

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA
CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**Diversidad genética en poblaciones de *Swietenia macrophylla* King
(Meliaceae) en Costa Rica y Bolivia**

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Postgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar por el grado de:

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Por

Juan Gustavo Adolfo Basil

Turrialba – Costa Rica

2007

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Postgrado del CATIE, y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

***Magister Scientiae* en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad**

FIRMANTES:

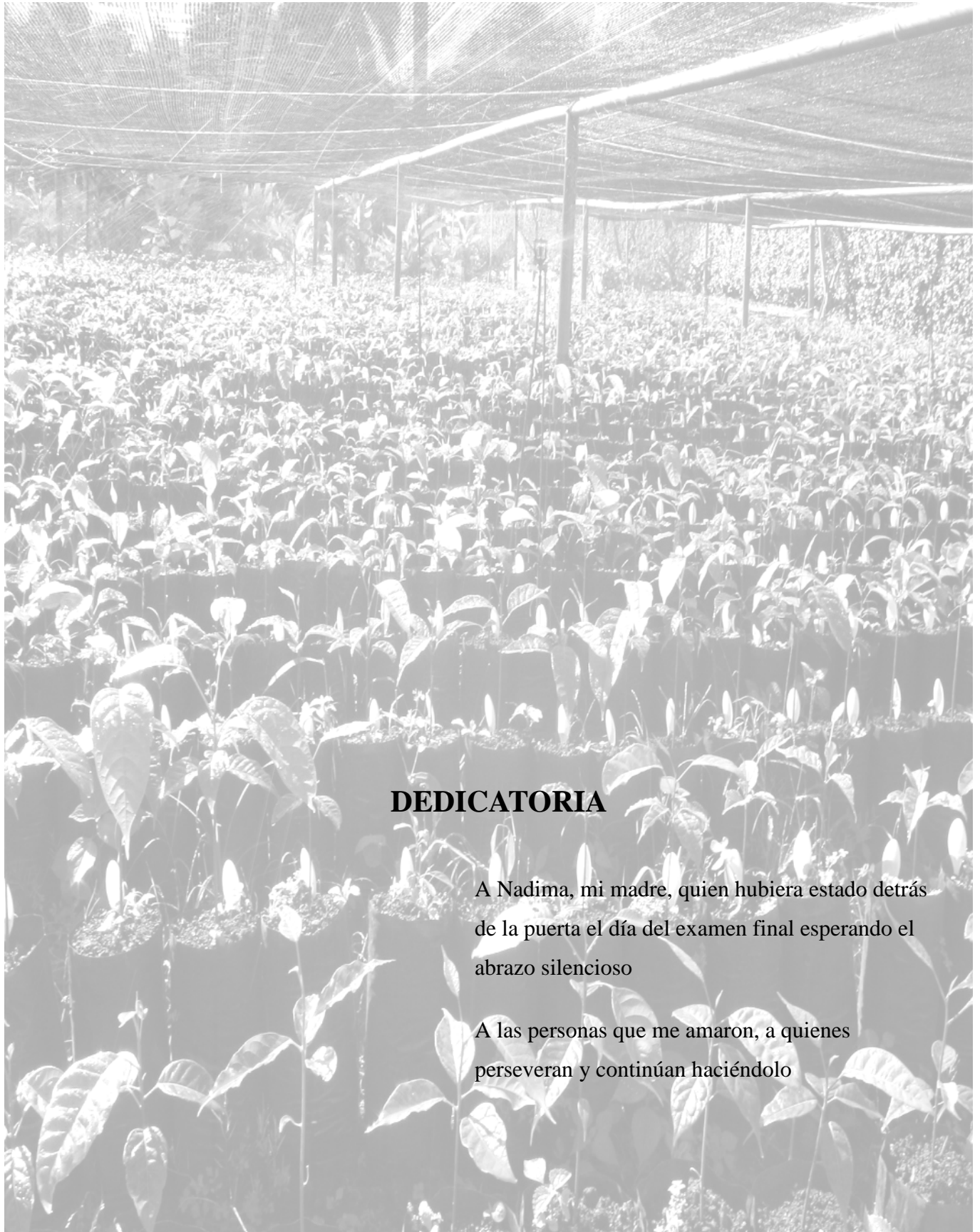
Carlos Navarro Ph. D.
Consejero Principal

Fernando Casanoves Ph. D.
Miembro del Comité Consejero

Glenn Galloway Ph. D.
Miembro del Comité Consejero

Glenn Galloway Ph. D.
Decano de la Escuela de Postgrado

Juan Gustavo Adolfo Basil
Candidato



DEDICATORIA

A Nadima, mi madre, quien hubiera estado detrás de la puerta el día del examen final esperando el abrazo silencioso

A las personas que me amaron, a quienes perseveran y continúan haciéndolo

AGRADECIMIENTOS

Al INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), quien aportó los fondos para hacer posible mi capacitación, y a todos mis amigos y compañeros de trabajo, quienes siempre me alentaron a seguir luchando por los sueños.

A mi profesor consejero, Carlos Navarro, por estimularme a trabajar en este tema y por su apoyo continuo en el desarrollo de la tesis.

A Fernando Casanoves, compatriota, quien formó parte de mi Comité Asesor y dedicó muchas horas de trabajo a coordinar todos los aspectos de estadística y revisión general del documento de tesis. Por los asados que preparó y por los que vamos a compartir en Argentina.

A Glenn Galloway, quien también formó parte de mi Comité de Tesis y continuamente me alentó en el trabajo de investigación, con la crítica y revisión exhaustiva del documento.

A Leonel Coto, Manuel Sojo, Carolina Cascante y Gustavo Hernández, con quienes aprendí trabajando no solo de las caobas, sino de los amigos que se cosechan en el trabajo. Quiero decirles además que sin ellos las caobas no hubiesen visto la luz.

A Analía Pugener, quien durante incansables horas me ayudo a pulir la tesis en todos sus aspectos, tanto aquí como desde EEUU, por los mates compartidos y las tortas degustadas; y a su esposo, José "Tito" Gobbi (no el cantante de óperas sino el economista), quien me soportó en su casa mientras yo interrumpía la tranquilidad familiar.

A Ana Munier, Philipp Schweigler, Eliza Zamora y Jonathan Sojo, quienes me ayudaron a medir las caobas y con quienes compartimos buenos momentos de amistad y algún asado.

Al CIAT de Bolivia y en especial al Ing. Blas García, quien facilitó la colección de dicho país.

Al personal del vivero de Cabiria del CATIE: Edgar Viquez, Carlos Umaña, Luis Sánchez, Luis Arias, Juan Masís y Belisario Masís.

Al personal del Banco de Semillas Forestales del CATIE: William Vásquez, Diego Jiménez, Mario Argüello, Gerardo Barquero, Alan Barquero, Juan Araya, Carlos Castro y Luisa García.

Al personal del Departamento de Recursos Naturales y Ambiente: Emilce Chavarría, Lorena Orozco, Geoffrey Venegas, Victor Madrigal y Alberto Vargas.

A Franklin López, del Laboratorio de Nutrición Animal del CATIE, por los aportes recibidos en el tema de materia seca y por facilitar el acceso a los hornos de secado. A Eduardo Hidalgo, del Laboratorio de Control Microbial, por proporcionar también el acceso a los hornos de secado.

A todo el personal del CATIE, Claustro de Profesores, Escuela de Postgrado, Gimnasio, Club, etc., que colaboró directa o indirectamente en mi trabajo, y a toda la gente pura vida con quienes compartí inolvidables momentos de amistad.

A mis compañeros y amigos de maestría y de promoción 2005–2006, con quienes reviví la etapa de universidad de mis 20 años, pero no por el hecho de volver a esa edad, sino por recordarme que dentro de cada uno de nosotros guardamos los momentos más hermosos de nuestra vida, y lo que somos hoy y seremos mañana lo debemos en parte a las vivencias y a los amigos cosechados en el camino.

A las personas de mi familia en el CATIE, con quienes nos elegimos mutuamente en forma tácita y hoy compartimos los silencios. No los nombro para evitar dejar gente de lado, pero el que lea este texto y lo sienta, forma parte de esta familia.

A mi familia en Argentina, que desde la distancia siempre estuvo presente, porque la familia siempre está.

A mis amigos, de aquí y de allá, a los que están y a los que se fueron, a los grandes y a los pequeños, a todos, porque contribuyeron en gran medida a lo que soy y también gracias a ellos me embarqué en esta empresa.

GRACIAS

BIOGRAFÍA

El autor nació en Santiago del Estero - Argentina el 31 de marzo de 1958. Se graduó de Ingeniero Forestal en la Universidad Nacional de Santiago del Estero - Facultad de Ciencias Forestales en 1986. Desde el año 1988 trabaja como técnico en investigación y extensión en el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria).

Entrenamientos Forestales: beca otorgada por la DSE (Fundación Alemana para el Desarrollo Internacional) para realizar un entrenamiento forestal durante 15 meses (noviembre 93-enero 95) en centros de investigación y administraciones forestales en Alemania y beca otorgada por JICA (*Japan International Cooperation Agency*) para realizar un curso sobre Planificación y Manejo de Bosque. El mismo fue durante 3 meses (11/08/98 - 07/11/98) en el Centro de Entrenamiento Forestal en Takao (Tokio).

Actividades hasta antes de iniciar los estudios de maestría: Jefe del Campo Forestal General San Martín del INTA, Director Técnico del Vivero y Planta Procesadora de Semillas.

CONTENIDO

DEDICATORIA

III

AGRADECIMIENTOS

IV

BIOGRAFÍA

VI

CONTENIDO

VII

RESUMEN

XI

SUMMARY

XII

ÍNDICE DE CUADROS

XIII

ÍNDICE DE FIGURAS

XVII

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

XIX

1 INTRODUCCIÓN

1

1.1 Objetivos del estudio 3

1.1.1 Objetivo general 3

1.1.2 Objetivos específicos..... 3

1.2 Hipótesis del estudio 3

2 REVISIÓN DE LITERATURA

5

	3.3.1	Análisis de caracteres de semilla.....	29
	3.3.2	Análisis de caracteres de plántulas	30
	3.3.3	Análisis de materia verde y seca.....	31
	3.3.4	Cálculos de Heredabilidad (h^2).....	31
	3.3.5	Coefficiente de variabilidad genética aditiva (CVGA).....	32
	3.3.6	Cálculo de Q_{st}	32
	3.3.7	Cálculo de F_{st}	33
	3.3.8	Análisis multivariado.....	33
4			RESULTADOS
		35	
	4.1	Semillas.....	35
	4.1.1	Análisis descriptivo de las poblaciones	35
	4.1.2	Comparación de diversidad genética	37
	4.1.3	Comparación de diferenciación genética	40
	4.2	Plántulas.....	43
	4.2.1	Mediciones en vivero	43
	4.2.1.1	Análisis descriptivo de las poblaciones	43
	4.2.1.2	Comparación de diversidad genética	46
	4.2.1.3	Comparación de diferenciación genética	50
	4.2.2	Materia seca	53
	4.2.2.1	Análisis descriptivo de las poblaciones	53
	4.2.2.2	Comparación de diversidad genética	55
	4.2.2.3	Comparación de diferenciación genética	57
	4.3	Análisis multivariado.....	58
	4.3.1	Análisis de la información de caracteres cuantitativos.....	58
	4.3.2	Análisis de la información de marcadores moleculares.....	61
	4.3.3	Análisis conjunto de información cuantitativa y molecular	62
	4.3.4	Relaciones entre Q_{st} y F_{st}	66
5			DISCUSIÓN
		69	
6			CONCLUSIONES
		78	

7

RECOMENDACIONES

80

8

BIBLIOGRAFÍA

81

RESUMEN

El presente trabajo se llevó a cabo en CATIE, Turrialba, Costa Rica entre julio de 2005 y octubre de 2006. Se estudió la variabilidad genética de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en 168 familias de 10 poblaciones de Costa Rica y Bolivia, utilizando descriptores cuantitativos de semillas y plántulas y a través del cálculo de la heredabilidad (h^2) y del Coeficiente de Variabilidad Genética Aditiva (CVGA). Asimismo, se calcularon los coeficientes de diferenciación de poblaciones con caracteres cuantitativos (Q_{st}) y con marcadores moleculares (F_{st}) con lo que se estableció la relación existente entre la información cuantitativa y molecular. En el ensayo se evaluaron cuatro caracteres cuantitativos en cerca de 10.000 semillas, 21 caracteres en 4.595 plántulas y 7 caracteres de materia seca en 465 plántulas. Se encontraron altos valores de h^2 para los caracteres peso y ancho (en semillas), altura y diámetro (en plántulas) y la relación peso seco/húmedo raíz y peso seco aéreo (en materia seca), lo que indicaría que son los caracteres con mayor diversidad genética. En función de los CVGA los caracteres con mayor posibilidad de ser heredables son peso y espesor (en semillas), largo del pecíolo y altura (en plántulas) y la relación peso seco/húmedo raíz y el peso seco aéreo (en materia seca). Se encontró mayor varianza entre familias que entre poblaciones, lo que indica altas heredabilidades, existencia de variabilidad genética aditiva y mayor habilidad para responder a la selección natural. Los valores de los coeficientes de diferenciación de poblaciones, Q_{st} y F_{st} por pares de poblaciones, mostraron distribuciones similares entre las mismas y una alta correlación entre ellos. Los valores de Q_{st} y F_{st} más bajos, manifestados para las asociaciones de poblaciones de Bolivia, indican menor diferenciación genética entre poblaciones. En la mayoría de los casos los F_{st} fueron mayores que los Q_{st} , esto indicaría la posibilidad de selección convergente favoreciendo similares fenotipos en poblaciones diferentes o que la deriva genética es la principal responsable de esa diferenciación. Las poblaciones de Costa Rica y Bolivia mostraron agrupamientos en función de características climáticas (cuantitativos) y en función del flujo genético (moleculares). Las poblaciones de Bolivia se diferenciaron claramente de las de Costa Rica, manteniendo estas últimas la mayor variabilidad genética. Existe un alto consenso entre los caracteres cuantitativos evaluados y la información de los marcadores moleculares.

SUMMARY

The present work was carried out in CATIE, Turrialba, Costa Rica between July 2005 and October 2006. The genetic variability of the mahogany (*Swietenia macrophylla* King) was studied in 168 families of 10 populations of Costa Rica and Bolivia, using quantitative descriptors of seeds and seedlings and through calculation of the heritability (h^2) and the Coefficient of Additive Genetic Variance (CAGV). Also, with the coefficients of differentiation of populations with quantitative characters (Q_{st}) and molecular markers (F_{st}), the relationship between these coefficients was established. In the test, four quantitative characters for 10.000 seeds were evaluated, 21 characters for 4.595 seedlings and 7 characters of dry matter in 465 seedlings. We find high values of h^2 for the characters weight and wide (in seeds), height and diameter (in seedlings) and the relation root dry weight/humid and aerial dry weight (in dry matter), that would indicate that they are the characters with greater genetic diversity. Based on the CAGV the characters with greater possibility of being heritable are weight and thickness (in seeds), length of petiole and height (in seedlings) and the relation dry /humid root weight and the aerial dry weight (in dry matter). The variance between families was greater than between populations, what indicates height heritability, existence of additive genetic variance and ability to respond to natural selection. The pair wise values of the coefficients of differentiation of population (Q_{st} and F_{st}), showed similar distributions and a high correlation between them. The low values of Q_{st} and F_{st} , within populations of Bolivia, indicate minor genetic differentiation between populations. In most of the cases F_{st} were greater than Q_{st} , this could be interpreted like selection favoring same phenotype in different population, or that genetic drift is mostly responsible for that differentiation. The populations of Costa Rica and Bolivia showed groups based on climatic characteristics (quantitative) and the genetic flow (molecular). The populations of Bolivia were different themselves clearly from those of Costa Rica, maintaining the later greater genetic variability. A high consensus exists between quantitative characters and molecular markers.

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1. ÉPOCAS DE FLORACIÓN DE LA CAOBA EN DISTINTAS REGIONES DE AMÉRICA

8

CUADRO 2. POBLACIONES Y N° DE FAMILIAS DE SWIETENIA MACROPHYLLA UTILIZADAS EN EL ESTUDIO

24

CUADRO 3. TIPOS DE MEDICIONES TOMADAS DE LAS PLÁNTULAS DE SWIETENIA MACROPHYLLA

28

CUADRO 4. MEDIAS Y ERROR ESTÁNDAR (EE) DE CARACTERES DE SEMILLAS DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

36

CUADRO 5. VALORES P PARA EL ANDEVA DE EFECTOS FIJOS Y DIFERENCIAS DE MEDIAS DE CARACTERES DE SEMILLA PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

36

CUADRO 6. COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS CARACTERES DE SEMILLA PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA OBTENIDOS POR ESTIMACIÓN MÁXIMO VEROSÍMIL RESTRINGIDA (REML)

37

CUADRO 7. ESTADÍSTICAS DESCRIPTIVAS DE LAS HEREDABILIDADES PROMEDIO DE TODOS LOS CARACTERES DE SEMILLAS CON FACTOR 3 Y 4 PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

38

CUADRO 8. HEREDABILIDADES Y VARIANZAS DE LAS HEREDABILIDADES CON FACTOR 3 DE CARACTERES DE SEMILLAS PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

39

CUADRO 9. COEFICIENTES DE VARIANZA GENÉTICA ADITIVA (%) PARA LOS CARACTERES DE SEMILLA EN LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

40

CUADRO 10. QST PROMEDIOS DE CARACTERES DE SEMILLAS PARA PARES DE POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA (SOMBREADO)

41

CUADRO 11. COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS CARACTERES DE SEMILLA OBTENIDOS POR ESTIMACIÓN MÁXIMO VEROSÍMIL RESTRINGIDA (REML), QST PROMEDIOS Y ERROR ESTÁNDAR DE POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA (PROMEDIANDO TODAS LAS POBLACIONES)

42

CUADRO 12. MEDIAS Y ERROR ESTÁNDAR (EE) DE CARACTERES DE PLÁNTULAS DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

44

CUADRO 13. VALORES P PARA EL ANDEVA DE EFECTOS FIJOS Y DIFERENCIAS DE MEDIAS DE CARACTERES DE PLÁNTULAS PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

45

CUADRO 14. COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS CARACTERES DE PLÁNTULAS PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA OBTENIDOS POR ESTIMACIÓN MÁXIMO VEROSÍMIL RESTRINGIDA (REML)

46

CUADRO 15. ESTADÍSTICAS DESCRIPTIVAS DE LAS HEREDABILIDADES PROMEDIO DE CARACTERES DE PLÁNTULAS CON FACTOR 3 Y 4 PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

47

CUADRO 16. HEREDABILIDADES Y VARIANZAS DE LAS HEREDABILIDADES CON FACTOR 3 DE CARACTERES DE PLÁNTULAS PARA LA POBLACIÓN DE COSTA RICA, INCLUYE MEDIAS DE H^2 DE AMBOS PAÍSES

48

CUADRO 17. HEREDABILIDADES Y VARIANZAS DE LAS HEREDABILIDADES CON FACTOR 3 DE CARACTERES DE PLÁNTULAS PARA LA POBLACIÓN DE BOLIVIA

49

CUADRO 18. COEFICIENTES DE VARIACIÓN GENÉTICA ADITIVA (%) PARA LOS CARACTERES DE PLÁNTULAS EN LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

50

CUADRO 19. QST PROMEDIOS DE LOS 21 CARACTERES DE PLÁNTULAS PARA PARES DE POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA (SOMBREADO)

51

CUADRO 20. COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS CARACTERES DE PLÁNTULAS OBTENIDOS POR ESTIMACIÓN MÁXIMO VEROSÍMIL RESTRINGIDA (REML), Y QST PROMEDIOS Y ERROR ESTÁNDAR DE POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA (RELACIONANDO LAS 10 POBLACIONES)

52

CUADRO 21. MEDIAS Y ERROR ESTÁNDAR (EE) DE CARACTERES DE MATERIA SECA DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

54

CUADRO 22. VALORES P PARA EL ANDEVA DE EFECTOS FIJOS Y DIFERENCIAS DE MEDIAS DE CARACTERES DE MATERIA SECA PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

54

CUADRO 23. COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS CARACTERES DE MATERIA SECA PARA LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA OBTENIDOS POR ESTIMACIÓN MÁXIMO VEROSÍMIL RESTRINGIDA (REML)

55

CUADRO 24. HEREDABILIDADES DE MATERIA SECA CON FACTOR 3 Y SUS VARIANZAS

56

CUADRO 25. COEFICIENTES DE VARIANZA GENÉTICA ADITIVA (%) PARA LOS CARACTERES DE MATERIA SECA EN LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

57

CUADRO 26. COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS CARACTERES DE MATERIA SECA OBTENIDOS POR ESTIMACIÓN MÁXIMO VEROSÍMIL RESTRINGIDA (REML), Y QST PROMEDIOS Y ERROR ESTÁNDAR DE POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA (RELACIONANDO LAS 10

POBLACIONES, NO DE A PARES)

58

CUADRO 27. SUMAS DE CUADRADOS DE CONSENSO ENTRE CARACTERÍSTICAS CUANTITATIVAS Y MOLECULARES OBTENIDAS A PARTIR DE UN ANÁLISIS DE PROCRUSTES GENERALIZADO USANDO LA INFORMACIÓN MOLECULAR Y CUANTITATIVA DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA

63

CUADRO 28. VALORES ESTANDARIZADOS POR VARIANZAS COMUNES DE LOS CINCO PRIMEROS EJES CANÓNICOS OBTENIDOS MEDIANTE UN ANÁLISIS DISCRIMINANTE LINEAL DE LOS 32 CARACTERES CUANTITATIVOS

64

CUADRO 29. QST PROMEDIOS DE CARACTERES DE SEMILLAS, PLÁNTULAS Y MATERIA SECA Y FST DE MARCADORES MOLECULARES PARA PARES DE POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA (SOMBREADO)

67

ÍNDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1. ZONAS DE EXTRACCIÓN DE MATERIALES EN COSTA RICA.
25
- FIGURA 2. ZONAS DE EXTRACCIÓN DE MATERIALES EN BOLIVIA.
25
- FIGURA 3. VARIACIÓN ENTRE Y DENTRO DE LAS POBLACIONES PARA VARIABLES MEDIDAS A LAS SEMILLAS, TÍPICO DE ESPECIES EXOGÁMICAS (COMPARACIÓN ENTRE LAS 10 POBLACIONES).
42
- FIGURA 4. COMPONENTES DE VARIANZAS DE PLÁNTULAS ENTRE Y DENTRO POBLACIONES (COMPARACIÓN ENTRE LAS 10 POBLACIONES)
53
- FIGURA 5. COMPONENTES DE VARIANZAS DE MATERIA SECA ENTRE Y DENTRO POBLACIONES (COMPARACIÓN ENTRE LAS 10 POBLACIONES)
57
- FIGURA 6. BILOT OBTENIDO MEDIANTE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES USANDO LOS DESCRIPTORES DE SEMILLAS, PLÁNTULAS Y MATERIA SECA DE LAS POBLACIONES DE CAOBA DE COSTA RICA Y BOLIVIA
59
- FIGURA 7. ÁRBOL DE RECORRIDO MÍNIMO OBTENIDO MEDIANTE ANÁLISIS DE COORDENADAS PRINCIPALES USANDO DISTANCIA EUCLÍDEA Y DATOS ESTANDARIZADOS DE LOS DESCRIPTORES DE SEMILLAS, PLÁNTULAS Y MATERIA SECA DE LAS POBLACIONES DE CAOBA DE COSTA RICA Y BOLIVIA
60
- FIGURA 8. DENDROGRAMA OBTENIDO MEDIANTE ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS (MÉTODO DE WARD, DISTANCIA EUCLÍDEA) DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA USANDO LOS DESCRIPTORES DE SEMILLAS, PLÁNTULAS Y MATERIA SECA.
61

FIGURA 9. DENDROGRAMA OBTENIDO MEDIANTE ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS (MÉTODO DE WARD, DISTANCIA DE NEI) DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA USANDO LOS MARCADORES MOLECULARES MICROSATÉLITES

62

FIGURA 10. ÁRBOLES DE RECORRIDO MÍNIMO PARA LA CONFIGURACIÓN DE CONSENSO (LÍNEA LLENA), CONFIGURACIÓN CUANTITATIVA (LÍNEA Y PUNTO) Y CONFIGURACIÓN MOLECULAR (LÍNEA DE PUNTOS) OBTENIDOS MEDIANTE ANÁLISIS DE PROCRUSTES GENERALIZADO USANDO LA INFORMACIÓN MOLECULAR Y CUANTITATIVA DE LAS POBLACIONES DE COSTA RICA Y BOLIVIA.

63

FIGURA 11. DIAGRAMA DE DISPERSIÓN Y ELIPSES DE CONFIANZA (90%) DE LOS DOS PRIMEROS EJES CANÓNICOS OBTENIDOS MEDIANTE ANÁLISIS DISCRIMINANTE LINEAL DE LOS 32 CARACTERES CUANTITATIVOS.

65

FIGURA 12. DIAGRAMA DE DISPERSIÓN Y RECTA DE AJUSTE POR REGRESIÓN LINEAL SIMPLE DEL QST PROMEDIO EN FUNCIÓN DEL FST. $QST \text{ PROMEDIO} = 0,0076 + 0,6055 \text{ FST. } (R^2 = 0,63).$

68

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

ah	ancho hoja simple
ahcompu	ancho hoja compuesta
ahojue	ancho hojuela
alt1	altura planta 1 ^{er} medición
alt2	altura planta 2 ^{da} medición
alt3	altura planta 3 ^{ra} medición
alt3diam2	altura planta 3 ^{ra} medición/ diámetro tallo en la base 2 ^{da} medición
ancho	ancho semilla
Bol	Bolivia
BSF	Banco de Semillas Forestales del CATIE
CATIE	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
CITES	Convention on International Trade in Endangered Species
CR	Costa Rica
CVGA	Coefficientes de Variación Genética Aditiva
dap	diámetro a la altura del pecho
diam1	diámetro tallo en la base 1 ^{er} medición
diam2	diámetro tallo en la base 2 ^{da} medición
diam2alt3	diámetro tallo en la base 2 ^{da} medición/ altura planta 3 ^{ra} medición
dinternodal	distancia últimos cuatro entrenudos
EE	error estándar
espesor	espesor semilla
ITTO	International Tropical Timber Organization
largo	largo semilla
lhcompu	largo hoja compuesta
lhojue	largo hojuela
lht1	largo hoja total simple
nhojas1	n° de hojas
nhojue	n° de hojuelas

peso	peso semilla
PG	Porcentaje de Germinación
phs	largo pecíolo hoja simple
phcompu	pecíolo hoja compuesta
sar	peso seco aéreo/ peso seco raíz
saereo	peso seco aéreo
sh	sólo hoja
shhoj	peso seco/peso húmedo de hoja
shpec	peso seco/peso húmedo de pecíolo
shra	peso seco/peso húmedo de raíz
shtal	peso seco/peso húmedo de tallo
slhcompu	sólo largo hoja compuesta
slhcompu/ahcompu	sólo largo hoja compuesta/ ancho hoja compuesta
sraíz	peso seco raíz

1 INTRODUCCIÓN

La caoba (*Swietenia macrophylla* King) se encuentra entre las maderas del trópico de mayor valor estético e importancia económica (Mayhew y Newton 1998). No sólo debido al color rojo de su madera, sino también por su trabajabilidad y durabilidad, asimismo está considerada como una de las maderas más finas del mundo por su fortaleza y belleza (Brown et ál. 2003). Se la utiliza principalmente para la fabricación de muebles y revestimiento de interiores de viviendas (Gillies et ál. 1999, Navarro 1999). Sin embargo, esto ha ocasionado una explotación indiscriminada que ha incrementado las tasas de deforestación y ha conducido a que la especie se encuentre amenazada desde hace ya varios años (Grogan et ál. 2002). Por ejemplo, *Swietenia mahagoni*, la especie americana que fue la más aprovechada desde la época de la colonia, presenta actualmente un fuerte proceso de erosión genética. Procesos similares se están dando también en *Cedrela odorata* y *S. macrophylla* (Patiño Valera 1997).

La corta empezó hace más de cinco siglos, principalmente en México y América Central, posteriormente el proceso ha continuado en Sudamérica (Verissimo y Grogan 2002). La extracción tuvo serios problemas logísticos por el tamaño de los árboles y por los mecanismos de transporte (los árboles muy grandes no eran extraídos). La corta fue inicialmente de árboles que estaban cerca de los ríos (en donde las trozas podían flotar o ser embarcadas), pero con la sucesiva introducción de los bueyes, ferrocarril y carreteras, éstas restricciones desaparecieron (Snook 1993, Navarro 1999).

En la década de los años 70 el CATIE realizó considerables esfuerzos de investigación para combatir la plaga que ataca a las caobas, sin embargo, pocos fueron los resultados favorables, lo que generó cuestionamientos sobre su uso en plantaciones comerciales (Mayhew y Newton 1998). Más recientemente, se incrementó el interés sobre las explotaciones de caoba en bosques naturales, lo que ha generado un debate internacional que condujo a la inclusión de las caobas en el Apéndice II de CITES. Esta situación alentó el incremento de los esfuerzos de investigación enfocados en la ecología de la especie en los bosques naturales (Mayhew y Newton 1998). Las tasas de sobreexplotación de la caoba han sido particularmente alarmantes en Mesoamérica donde la deforestación se consideraba cerca del 4% anual y una gran proporción de la caoba contenida en los bosques se había perdido (Gillies et ál. 1999).

La caoba esta siendo ampliamente considerada en los esfuerzos de conservación de las especies amenazadas, en ese sentido algunos autores opinan que se encuentra al borde de la extinción (Patiño Valera 1997). Sin embargo, a través de gran parte de su rango de distribución, existe generalmente una buena regeneración, tanto en bosques vírgenes como aprovechados, y además es una buena especie colonizadora de potreros abandonados. Este tema así planteado parece una contrariedad, pero es factible que no sea un problema de porcentaje de germinación a campo, sino más bien un problema de reclutamiento de árboles jóvenes. Asimismo, prospera en suelos disturbados, y fuera de su área natural de distribución es una buena especie para plantaciones (Pennington 2002).

White et ál. (2002) estudiaron el flujo de polen en bosques fragmentados de *Swietenia humilis* en Costa Rica y demostraron que, a pesar del alto nivel de fragmentación de los bosques y del pequeño tamaño de las subpoblaciones, había una extensa red de intercambio genético dentro del área de la investigación. Asimismo, Hanson (2006) en un estudio de *Dipteryx panamensis* encontró que las distancias de dispersión de polen se incrementan fuertemente en áreas fragmentadas y que las mediciones de diversidad genética en las progenies son generalmente elevadas. También encontró, contrariamente a otros autores, que los árboles dispersos en potreros aportan con sus descendientes a las áreas adyacentes fragmentadas. En Centroamérica *Swietenia macrophylla* subsiste en forma de pequeñas poblaciones fragmentadas, y se estima que su viabilidad dependerá en gran medida del flujo de genes entre ellas (Navarro 1999). En tal sentido, es importante conservar las poblaciones locales de caoba, teniendo en cuenta que estuvieron sometidas a un proceso de selección durante muchos años y desarrollaron habilidad para prosperar en un determinado tipo de suelo, bajo ciertos patrones climáticos, asociadas con especies de plantas y animales y bajo regímenes disturbados (Snook 1996). Por tal motivo existe la necesidad de promover un manejo sustentable de la especie y desarrollar estrategias de conservación que conduzcan a la recuperación de las poblaciones fragmentadas de caoba (Gillies et ál. 1999).

Los métodos principales para caracterizar los recursos genéticos de árboles forestales involucran la evaluación de caracteres cuantitativos (características de crecimiento), cualitativos, o el uso de marcadores bioquímicos o moleculares (Newton et ál. 1996). Para verificar si una variación de las características morfológicas o de crecimiento tiene una base genética, es aconsejable realizar un ensayo de procedencias o de progenie (Zobel y Talbert

1984). Las técnicas con marcadores moleculares son usadas para el análisis de la variación genética en caoba y están destinadas a que se incremente su utilización en el futuro (Newton et ál. 1996).

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Estimar, mediante el uso de descriptores cuantitativos de semillas y plántulas¹, la variabilidad genética de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en 168 familias de 10 poblaciones de Costa Rica y Bolivia.

1.1.2 Objetivos específicos

- 1- Describir y comparar las características de las semillas de las poblaciones de caoba mediante descriptores cuantitativos.
- 2- Describir y comparar las características de las plántulas de las poblaciones de caoba mediante descriptores cuantitativos.
- 3- Identificar cuales son los descriptores que permiten caracterizar la variabilidad genética de las poblaciones de caoba a nivel de vivero.
- 4- Establecer la relación entre la información cuantitativa y la información molecular en las poblaciones de caoba estudiadas.

1.2 Hipótesis del estudio

Los descriptores cuantitativos de las poblaciones de semillas son válidos para determinar la variabilidad genética de la caoba.

Los descriptores cuantitativos de las poblaciones de las plántulas en vivero son válidos para determinar la variabilidad genética de la caoba.

¹ Planta joven de vivero desde el momento de repique hasta aproximadamente 200 días.

Existen descriptores calificados para caracterizar la variabilidad genética de las poblaciones de caoba a nivel de vivero.

Existe relación entre la información cuantitativa y la información molecular en las poblaciones de caoba.

2 REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Distribución geográfica

Las caobas pertenecen a la familia Meliaceae, que incluye cerca de 50 géneros y 1000 especies distribuidas en América, África y Asia. En el Neotrópico se han descrito ocho géneros: *Cabrarea*, *Carapa*, *Cedrela*, *Guarea*, *Ruegea*, *Schmardea*, *Swietenia* y *Trichilia*, siendo *Swietenia* y *Cedrela* los más importantes desde el punto de vista de la industria forestal (Helgason et ál. 1996, Patiño Valera 1997, Navarro 1999). El género *Swietenia* cuenta con tres especies que se encuentran distribuidas en América, *S. mahagoni* Jacq., *S. macrophylla* King y *S. humilis* Zucc. Además, existen dos híbridos naturales, uno producto de la cruce de *S. macrophylla* x *S. humilis* y el otro obtenido por la cruce de *S. macrophylla* x *S. mahagoni*. El primero de estos híbridos se originó en áreas donde la distribución de ambas especies coincide, mientras que el segundo se originó en áreas de proximidad a plantaciones de ambas especies, y se ha denominado *S. x aubrevilleana* (Pennington 1981).

La especie *Swietenia macrophylla* presenta una distribución disjunta que se extiende entre los 22° de latitud norte y los 21° de latitud sur (Styles 1981). En la zona norte, la distribución de la especie se extiende desde el sur de México, en la Península de Yucatán, a través de Belice, la costa Atlántica de Guatemala, Honduras y Nicaragua, hasta el norte de Costa Rica. La segunda zona de distribución incluye el Pacífico de Panamá, Atlántico de Colombia y Venezuela y la Amazonia de Perú, Bolivia y Brasil (Mayhew y Newton 1998, Grogan et ál. 2002).

En Costa Rica, la especie *Swietenia macrophylla* fue abundante en el sector del Pacífico Norte (Guanacaste y Puntarenas), cubriendo una superficie de aproximadamente 13.700 Km². Esto significa que *S. macrophylla* se encontraba originalmente en el 26,8% del territorio nacional (Bolaños y Navarro 1999). En la actualidad, la especie se encuentra en forma natural en las provincias de San José y Alajuela (Pacífico Central y Zona Norte).

Bolivia cuenta con aproximadamente 4,5 millones de hectáreas de áreas protegidas que comprenden el rango donde históricamente se encontraba *Swietenia macrophylla*. Sin embargo, la especie se encuentra a densidades mayores de 0,1 árbol/ha en sólo un 36% de ése

área. En el pasado, tanto el aprovechamiento industrial como el de pequeña escala contribuyeron a la disminución de las caobas en las áreas protegidas. El aprovechamiento ilegal continúa actualmente ocurriendo en al menos dos áreas protegidas en Bolivia, representando el 5% del área total del país bajo protección (Kometer 2004).

2.2 Caracterización general de la planta

El árbol de caoba llega hasta una altura de 40 o 50 metros y posee corteza fisurada. Las hojas son grandes con 6 a 12 hojuelas glabras, paripinnadas, alternas, sin glándulas y con raquis sin crecimiento terminal, con tres o más pares de hojuelas. Las flores son pequeñas y de colores pardos amarillentos, en panículas y unisexuales pero con vestigios bien desarrollados del sexo opuesto (Pennington 2002). Los frutos son cápsulas de forma ovoide a piriformes, de 12 a 20 cm de largo, cerca de 5 cm de diámetro y 300 g de peso, que se abren en cinco válvulas de color café. Cada fruto produce entre 40 y 60 semillas viables y en un kilogramo se pueden contar entre 1300 y 2000 semillas (Gómez y Jasso 1995, Navarro 1999). Según Niembro (1995) el peso y las dimensiones de los frutos tienen correlaciones positivas significativas con la cantidad y calidad biológica de las semillas, y se recomienda recolectar los frutos de mayor peso y tamaño para obtener la mayor cantidad de semillas. Las semillas son alargadas y chatas, poseen un ala en el extremo más angosto, y son de color café, rojizo o pardo (Pennington 2002). La dispersión por el viento no sobrepasa los 100 m alrededor de los árboles semilleros y la densidad de las semillas dispersadas es alta cerca del árbol y disminuye con la distancia (Jiménez Saa 1999, Navarro 1999).

La producción de semillas varía considerablemente de año en año. Además, tanto la cantidad de semillas como la fecundidad aumentan con las dimensiones de los árboles. Árboles por encima de los 30 cm de diámetro se considera que ya están en capacidad reproductiva (Kometter 2004), aunque la mayor fecundidad se observa a 70 cm dap o mayor, siendo especialmente elevada en árboles gruesos cuya copa ocupa el dosel superior. En Chimanés, Bolivia, la fecundidad es relativamente baja en árboles de 30 a 80 cm dap y llega al máximo en árboles de 130 cm dap con porcentajes de germinación entre el 70% y el 95% (Jiménez Saa 1999). Según Parraguirre (1992), los porcentajes de germinación (PG) de la caoba no están solamente relacionados con el tamaño de los árboles, sino también con la época

de cosecha de las semillas y con su porcentaje de humedad. Así, las semillas requieren entre 15 y 30 días para alcanzar un PG del 75% y 40 días para alcanzar un PG del 95%.

La caoba crece en gran variedad de condiciones edafológicas, desde suelos arcillosos hasta suelos con arenas gruesas. El pH preferido se encuentra en un rango entre alcalino y neutro, aunque se conocen plantaciones con buenos resultados en suelos ácidos con pH de 4,5 (Mayhew y Newton 1998, Verissimo y Grogan 2002). Con relación a la cantidad de agua en el suelo, la caoba prefiere suelos bien drenados, pero en los climas más secos prefiere suelos con mayor capacidad de retención de agua (Jiménez Saa 1999). Por otro lado, se sabe de plantaciones que sobreviven sin efectos apreciables en suelos que sufren periodos de inundación (Verissimo et ál. 1995). La caoba tolera suelos con deficiencias en nutrimentos que otras especies no toleran, pero el crecimiento es lento en suelos excesivamente cultivados y con su materia orgánica degradada (Mayhew y Newton 1998).

2.3 Caracterización de plántulas y producción en vivero

La producción de plántulas de caoba en vivero se realiza sembrando directamente en bolsas o en cama de germinación. No es necesario realizar tratamientos pre-germinativos y la germinación ocurre aproximadamente entre 10 y 20 días luego de la siembra (Gerhardt 1996a). Las plántulas deben ser mantenidas con buena humedad y sombra durante los primeros dos meses, y pueden ser trasladadas al lugar de plantación tres o cuatro meses después de la germinación, cuando tienen entre 40 y 50 cm de alto (Hayashida Oliver et ál. 2001). El espaciamiento recomendado durante el transplante es de 3 a 8 m, tanto entre hileras como entre plántulas. Para disminuir el ataque de plagas, se recomienda plantar en sistemas agroforestales con café u otros cultivos (Navarro 1999). La tasa de crecimiento de las plántulas varía considerablemente dependiendo de la fertilidad del suelo y de los tratamientos culturales en vivero. Las alturas de la planta varían entre los 60 y 90 cm a los seis meses (Mayhew y Newton 1998).

2.4 Biología floral y reproducción

La floración de las caobas puede ocurrir en diferentes períodos según la región (Cuadro 1). A pesar que los elementos masculinos (estambres) y los femeninos (carpelos) están en la

misma flor, las flores son funcionalmente unisexuales y el árbol tiene ambos tipos de flores en la misma inflorescencia (especie monoica) (Styles 1972). Originalmente, se había especulado que la polinización era realizada por mariposas nocturnas y abejas (Styles y Khosla 1976); sin embargo, recientemente se la asocia a la actividad de *Thrips*, insectos del orden *Thysanoptera* (Howard et ál. 1995, Patiño Valera 1997).

Cuadro 1. Épocas de floración de la caoba en distintas regiones de América

Países	Épocas de floración
México (Quintana Roo)	febrero a abril
Puerto Rico	entre mayo y junio
Panamá	noviembre
Costa Rica	entre noviembre y diciembre
Nicaragua (costa atlántica)	enero a febrero
Honduras (zona central - 700 msnm)	febrero a marzo
Guatemala (Petén)	entre febrero y marzo
Belice	entre febrero y marzo
Venezuela	febrero a abril
Bolivia	Chimanes en septiembre y El Choré entre junio y julio
Perú	entre septiembre y octubre

Fuente: Navarro (1999).

2.5 Ecología

Swietenia macrophylla se encuentra en bosques secos y en bosques lluviosos temporalmente secos, y parece prosperar en un amplio rango de condiciones de suelo (Gerhardt 1994, Lamb 1966, Mayhew y Newton 1998). Se ha argumentado ampliamente (Snook 1996, Patiño Valera 1997) que el aprovechamiento de *S. macrophylla* en bosques naturales genera problemas en la regeneración natural de la especie, y por lo tanto existiría la posibilidad que la misma se extinga. De hecho, un estudio realizado por Brown et ál. (2003) muestra una escasa regeneración o ausencia de la misma en bosques aprovechados de caoba. Además, ciertas observaciones acerca de la ecología de la especie indican que: i) la regeneración de la caoba es poco frecuente y generalmente ocurre sólo después de grandes disturbios en el bosque, ii) los disturbios generados por aprovechamientos son demasiado pequeños para estimular la regeneración y iii) los aprovechamientos de madera reducen drásticamente la producción de semillas, debido a la remoción selectiva de los árboles más grandes y de mayor producción semillera (Brown et ál. 2003). Contrariamente a lo expresado por Jiménez Saa (1999), la investigación de Brown et ál. (2003) sugiere que las plántulas de

caoba no necesitan aperturas en el bosque para establecerse. El establecimiento y supervivencia de plántulas esta también determinado por la precipitación y por la disponibilidad de agua en el suelo. Además, en sitios con temporada seca, la sombra producida por el dosel arbóreo superior puede permitir la supervivencia de plántulas jóvenes mediante la reducción de los efectos desecantes (Mayhew y Newton 1998). Asimismo, Gerhardt (1994) ha reportado que la supervivencia de plántulas en un bosque semi siempre verde (donde la sombra en temporada seca es del 40 al 50%) fue casi el doble que en un bosque con follaje deciduo (donde la sombra en temporada seca es del 10 al 25%). Finalmente, Gerhardt (1996b) afirma que la supervivencia de plántulas en el bosque está más influenciada por las condiciones favorables de humedad que por la ocurrencia de una apertura en el dosel arbóreo. Sin embargo, cabe aportar que uno de los principales problemas en el establecimiento de algunas especies arbóreas, no es precisamente la germinación sino el reclutamiento efectivo de individuos en edades más avanzadas que aseguren la permanencia de la especie en sus ámbitos naturales (Quevedo Hurtado 1986, Acosta Gutiérrez 2000).

2.6 Plagas

Las plagas principales que atacan a las meliáceas son dos especies del género *Hypsipyla*, *H. grandella* e *H. robusta*. *H. grandella* se distribuye en Norte y Sur América y parte del Caribe, mientras que *H. robusta* se encuentra en África, India, sureste de Asia, Indonesia y Australia (Navarro 1999, Jiménez Saa 1999). El barrenador *H. grandella* es un lepidóptero que co-evolucionó con algunas especies de meliáceas y ataca preferentemente los géneros *Swietenia*, *Cedrela* y *Carapa* (Navarro y Hernandez 2004). Ambas especies de *Hypsipyla* infestan a *S. macrophylla* y *S. mahagoni* (Patiño Valera 1997); sin embargo, existe menos información acerca de la susceptibilidad de *S. humilis* al ataque de *H. grandella*. Este insecto ataca los brotes terminales y axilares de los árboles a temprana edad², siendo el factor que más limita el establecimiento de plantaciones de caoba (Watt et ál. 1996, Patiño Valera 1997, Jiménez Saa 1999, Navarro 1999).

² En vivero se han detectado plantas de 7 meses de edad y aproximadamente un metro de altura atacadas por *Hypsipyla* (observación personal).

En ensayos de progenie de caoba establecidos en Costa Rica no se encontró variación en la presencia o ausencia de ataque por parte de *Hypsipyla* spp., aunque sí se encontró que los individuos más jóvenes parecen responder mejor al ataque del barrenador (Bolaños y Navarro 1999). Dado el importante efecto perjudicial que esta plaga tiene sobre las caobas, se han realizado numerosas investigaciones para desarrollar métodos de control para prevenir los efectos de la misma; sin embargo pocas medidas han resultado prácticas y/o efectivas (Patiño Valera 1997). Algunos autores han sugerido que el mejor camino para combatir esta plaga puede ser a través de la búsqueda y selección de plantas resistentes a su ataque, mediante un programa de mejoramiento genético (Gripjma 1976, Newton 1990, Newton et ál. 1993).

2.7 Importancia económica

Según Lamb (1966) en el Siglo XVI ya se reconocía el valor de la madera de caoba cuando se predijo su futuro al decir que “en todas partes del mundo [esta madera] sería estimada”. Asimismo, dicho autor afirmó que en el comercio desarrollado entre América y Europa, la caoba asumió rápidamente un rol muy importante en la industria naviera. Esta preponderancia duró hasta la aparición del metal en la construcción de barcos. Sin embargo, la caoba siguió siendo utilizada en la fabricación de muebles finos (Snook 1993).

En América las caobas han sido explotadas desde los inicios de la colonización española (Snook 1993). Inicialmente el comercio estaba orientado principalmente a *Swietenia mahagoni* (L.) Jacquin, especie nativa de Cuba, Jamaica, Las Bahamas, Florida, Haití y República Dominicana. Esa severa explotación redujo extraordinariamente las poblaciones en sus áreas de origen (Snook 1996). Actualmente, esta especie se encuentra en severo estado de erosión genética, no sólo por la explotación en si misma, sino porque dicho aprovechamiento ha resultado en la extracción de los mejores individuos (Styles 1981). Desde otro punto de vista, otros autores opinan que el aprovechamiento selectivo de los mejores individuos en detrimento del material remanente, genera solo un efecto disgénico de bajo porcentaje ($\leq 5\%$) y que dicho efecto puede ser revertido a través de una selección positiva (Cornelius et ál. 2005). La sobreexplotación de *S. mahagoni* provocó que desde principios del Siglo XX se iniciara un creciente aprovechamiento de poblaciones naturales de *S. macrophylla*, en gran medida en América Central y en el extremo sur de México (Patiño Valera 1997). Actualmente,

las mayores existencias de esta caoba se encuentran en Brasil y Bolivia, países que también son los mayores exportadores de madera en Sudamérica, así como Guatemala en América Central. Los mayores importadores son Estados Unidos y Gran Bretaña (Verissimo et ál. 1995, Jiménez Saa 1999).

En América Central las poblaciones de caoba han sido y siguen siendo objeto de explotación intensiva, y se han visto reducidas considerablemente, en especial los individuos maduros de grandes dimensiones (Blundell 2004). Sin embargo, gracias a iniciativas de conservación también se ha producido una disminución progresiva del comercio internacional (Jiménez Saa 1999).

El aprovechamiento maderero de la caoba en Bolivia se inició a finales de la década de los sesenta. Sin embargo, como resultado de la sobreexplotación y del aumento de las regulaciones en su manejo y comercialización, las exportaciones en Bolivia disminuyeron precipitadamente a finales de la década de los noventa. Esto provocó que el aprovechamiento maderero se trasladara al Perú, donde las exportaciones han aumentando dramáticamente en los últimos años (Kometter et ál. 2004). La medida de los árboles que se comercializan internacionalmente es igual o mayor a los 60 cm de diámetro a la altura del pecho (Verissimo et ál. 1995). Sin embargo, el diámetro mínimo legal para aprovechamientos forestales es de 75 cm en Perú y 70 cm en Bolivia (Kometter et ál. 2004).

2.8 Implicancias de la deforestación

Gillies et ál. (1999) sostienen que la fuerte deforestación ocurrida en Mesoamérica ha llevado a que las poblaciones actuales de caoba presenten un menor flujo genético y de semillas que poblaciones que en el pasado se encontraban en un bosque menos fragmentado. Además, opinan que el aprovechamiento maderero ha reducido significativamente el entrecruzamiento, lo cual tiene profundas implicancias para las futuras generaciones. Sin embargo, estos autores (Gillies et ál. 1999) también mencionan que si bien la población de caoba que ellos estudiaron tenía una diversidad genética más baja que las poblaciones no aprovechadas, es difícil documentar el efecto del aprovechamiento sobre la diversidad genética.

El elevado valor económico de la caoba hace que no resulte sencillo mantenerla en bosques productivos, aún cuando exista la intención de proteger las poblaciones. Esto se debe a que los árboles de esta especie suelen presentarse en bajas densidades y se extraen selectivamente de un conjunto de árboles más abundantes de especies en su mayoría no comerciales (Snook et ál. 2003).

2.9 *Swietenia macrophylla* en CITES

En la 12ª Conferencia de las Partes, llevada a cabo en Chile en noviembre de 2002, los países participantes votaron a favor de incluir la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en el Apéndice II de CITES. Eso ha implicado que a partir del año 2003 los países exportadores tienen la obligación de verificar que cada cargamento cumpla con los requisitos legales, y que las actividades de aprovechamiento de dicha madera no resulten en un detrimento del rol que juega la caoba en su ecosistema boscoso (Blundell 2004).

La propuesta de CITES argumentó que la caoba reunía los requisitos para ser incorporada al Apéndice II, debido a que la explotación ilegal amenaza la capacidad de regeneración de la especie y la perspectiva de futuros aprovechamientos. El primer paso para la incorporación de *Swietenia macrophylla* en CITES, previo a su incorporación en el Apéndice II, fue dado por Costa Rica en 1995. Dicho país logró incorporar en forma unilateral sus poblaciones en el Apéndice III, después de dos propuestas fallidas (en 1992 y 1994). Después de una tercera propuesta en 1997, otros países adhirieron sus poblaciones al Apéndice III: Bolivia (Marzo 1998), México (Abril 1998), Brasil (Julio 1998), Perú (Junio 2001) y Colombia (Octubre 2001). Cabe destacar que actualmente no sólo *S. macrophylla*, sino también *S. mahagoni* y *S. humilis* se encuentran listadas en el Apéndice II de CITES (www.cites.org/eng/app/appendices).

2.9.1 *Parámetros biológicos*

El aprovechamiento de *Swietenia macrophylla* generalmente excede su capacidad de regeneración ya que la reproducción está comprometida por la extracción de árboles adultos semilleros, especialmente los más grandes y fecundos (Gullison et ál. 1996, Snook 1996). Por ejemplo, Gullison et ál. (1996) calcularon que en Bolivia la producción de semillas después de

los aprovechamientos madereros es sólo un 10% de la cantidad que era producida previo al madereo. Resultados similares fueron reportados por Grogan (2001) en Brasil. Por otra parte, el aumento del aprovechamiento maderero incrementa el auto-cruzamiento de los árboles remanentes; por ejemplo, en Bolivia la tasa de cruzamiento exógeno bajó al 15% después de un aprovechamiento maderero (Loveless y Gullison 1996). Además, Gillies et ál. (1999) afirmaron que la reducción de la diversidad genética en poblaciones de reciente regeneración en América Central está directamente asociada con el aprovechamiento de los árboles. Por otro lado, los pequeños claros en el bosque causados por la extracción selectiva no favorecen el crecimiento y supervivencia de las plántulas de caoba demandantes de luz (Gullison 1995, Snook 1996). En Bolivia se investigaron 39 claros en un bosque donde hace más de 20 años se habían extraído árboles de *S. macrophylla* y se encontraron sólo tres árboles jóvenes de esa especie (Gullison et ál. 1996).

2.9.2 Parámetros comerciales

La explotación de la caoba está principalmente manejada por los altos valores de exportación (US\$ 1.700,00 / m³, ITTO 2003) y por la demanda internacional. La mayoría de los países exportadores de caoba venden las mejores trozas de madera y retienen la madera de peor calidad para usos domésticos (Government of Bolivia 2001). Las operaciones de aprovechamiento de madera son generalmente prefinanciadas por compradores internacionales, generalmente de EEUU (por ejemplo el respaldo financiero de EEUU en Perú, Blundell 2004). En Sudamérica, Bolivia se transformó en el exportador líder de *S. macrophylla* a partir de 1996 debido a la caída del comercio brasilero por el agotamiento de las áreas más ricas (Blundell 2004). Sin embargo, esto disminuyó rápidamente las existencias y ahora Bolivia sólo aporta el 8% del comercio internacional (Government of Bolivia 2001). En contraste, las exportaciones en Perú han aumentado cerca de un 300% desde 1996 (Blundell y Rodan 2003).

Aun durante períodos de severo agotamiento, la apariencia de producción sostenible de caoba (por ejemplo constantes volúmenes de producción) pueden ser mantenidos a través de la reducción secuencial en los límites de los diámetros aprovechables (Weaver y Sabido 1997). Además, la caoba puede ser fácilmente comercializada como contrabando debido a que los agentes aduaneros tienen dificultades para la identificación de la madera aserrada

(Government of Bolivia 2001). Durante la década de los años 90, las poblaciones de caoba en Bolivia sufrieron una rápida y drástica disminución como consecuencia de la corta ilegal, y el proyecto Chimanes en la zona de Beni en ese país —financiado por la ITTO (International Tropical Timber Organization) y cuyo objetivo era demostrar el manejo sustentable de esas poblaciones— fue incapaz de controlar dicho problema. Las tres compañías madereras que se encontraban explotando caoba violaron los planes de manejo y rápidamente agotaron el recurso. Desde entonces, estas compañías han recurrido a la compra ilegal de caoba aprovechada en territorios indígenas (Gullison 1995). Así, a pesar de las regulaciones existentes es claro que un gran volumen de caoba ilegal continúa siendo exportada, no sólo por Bolivia sino también por otros países, y bajo estas circunstancias CITES termina siendo considerada como la veta que ofrece legalidad a lo que de otra forma sería comercio ilegal de madera (Blundell y Rodan 2003).

2.10 Genética de poblaciones

A través del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), durante la década de los años '90 se realizó un estudio acerca de la variabilidad genética de la caoba (Bolaños y Navarro 1999). Dicho estudio consistió en el establecimiento de tres ensayos de progenies de *Swietenia macrophylla* (dos con progenies de Costa Rica y uno con progenies provenientes de otros países de Mesoamérica). Los resultados de los dos primeros ensayos mostraron que en Costa Rica la especie posee altos niveles de variación genética para los valores de rendimiento en altura y diámetro. El tercer ensayo dio resultados inconclusos, por lo que Bolaños y Navarro (1999) recomendaron la realización de estudios más exhaustivos mediante marcadores cuantitativos y moleculares.

Estudios recientes han mostrado una considerable variación genética dentro de poblaciones de *Swietenia macrophylla* y moderada diferenciación genética entre las poblaciones (Novick et ál. 2003). Una de dichas investigaciones (Lemes 2000, Lemes et ál. 2003) estuvo basada en microsatélites de poblaciones de *S. macrophylla* distribuidas en un amplio rango del Amazonas. Otro estudio, realizado por Gillies et ál. (1999), consistió en un análisis de ADN de 19 poblaciones de *S. macrophylla* en la región mesoamericana. El estudio reveló un alto nivel de variación genética dentro de las poblaciones (87,9%). Este amplio

grado de diferenciación dentro de las poblaciones de *S. macrophylla* y menor diferenciación entre poblaciones, indica la existencia de una disminución en el flujo genético, que podría explicarse si se asume que la polinización de esta especie es efectivamente realizada por los insectos del género *Thrips* (Patiño Valera 1997). Estos insectos no pueden trasladarse grandes distancias y se mantienen localizados dentro de la población o región (Gillies et ál. 1999). El vasto rango geográfico de las caobas en el Neotrópico y la diversidad de hábitats que ocupan también estarían indicando una variación considerable dentro y entre poblaciones (Loveless y Gullison 1996).

2.11 Marcadores

Inicialmente, los marcadores utilizados en estudios de genética y mejoramiento eran aquellos controlados por genes asociados a caracteres morfológicos, en general fenotipos de fácil identificación visual, como por ejemplo: enanismo, deficiencia clorofílica, color de pétalos o morfología foliar, entre otros (Ferreira y Grattapaglia 1998). Estos marcadores contribuyeron a la construcción de las primeras versiones de mapas genéticos (Ferreira y Grattapaglia 1998). Posteriormente, se descubrieron y utilizaron marcadores isoenzimáticos, y la aplicación de la técnica se extendió prácticamente a todas las especies de plantas. Finalmente, con la llegada de las técnicas modernas de biología molecular, surgieron diversos métodos de detección de polimorfismo genético directamente a nivel del ADN (Ferreira y Grattapaglia 1998).

2.11.1 Marcadores moleculares

La estimación de diversidad molecular se utiliza en muchos casos como un indicador alternativo de la variación genética para variaciones cuantitativas. Por otro lado, las medidas moleculares de la subdivisión de la población parecen dar en forma conservativa bajas estimaciones del grado de subdivisión genética a los niveles de caracteres cuantitativos. Esto sugiere que aunque los marcadores moleculares provean poca información en cuanto a variación genética para caracteres cuantitativos dentro de las poblaciones, pueden ser indicadores válidos a nivel de variaciones entre poblaciones para tales caracteres (Pfrender et ál. 2000). Sin embargo, otros autores como McKay y Latta (2002) opinan que los marcadores

moleculares parecen ser pobres indicadores de la variación heredable en caracteres cuantitativos y que la comparación directa de la estructura de poblaciones se hace a través de la medición de los Q_{st} (cuantitativos) con los F_{st} (moleculares).

Plantear prioridades de conservación basados exclusivamente en la diversidad de marcadores moleculares puede inducir a la pérdida de poblaciones adaptadas localmente. La heterogeneidad del hábitat mantiene ecológicamente la variación genética entre poblaciones de plantas escasas, aun cuando están ausentes la variación molecular y la divergencia (McKay et ál. 2001).

2.11.2 Caracteres (marcadores) cuantitativos

Los caracteres de interés en la conservación biológica son principalmente cuantitativos. La variación de estos caracteres es debida a factores genéticos y del medio ambiente. Los componentes de la variación genética cuantitativa en una especie determinan su capacidad de evolucionar en forma adaptativa, así como los efectos de la endogamia y del cruzamiento exogámico sobre la aptitud reproductiva (Frankham et ál. 2002). Los ensayos de progenie permiten obtener el coeficiente de heredabilidad para los diferentes caracteres a ser estimados, lo cual da un índice cuantitativo del grado de variación genética para el carácter analizado (Zobel y Talbert 1984).

Los caracteres cuantitativos (métricos o poligénicos) de mayor importancia para la biología de la conservación son aquellos relacionados con la aptitud reproductiva; principalmente el número de vástagos fértiles aportados por un individuo que sobreviven hasta la edad reproductiva (Frankham et ál. 2002). Tales caracteres incluyen todos los componentes de los individuos sobrevivientes, tales como tasa reproductiva, habilidad de apareamiento y longevidad, entre otros. Los caracteres cuantitativos muestran típicamente distribuciones continuas más que discretas, están influenciados por muchos loci y se encuentran fuertemente afectados por el medio ambiente (Frankham et ál. 2002).

Existen dos razones diferentes para realizar comparaciones de variación genética mediante caracteres cuantitativos. La primera es para comparar grados de evolución o habilidad para responder a la selección y la segunda es para hacer inferencias acerca de las fuerzas que mantienen la variabilidad genética (Houle 1992). Asimismo, Houle (1992) define

como evolucionabilidad (*evolvability*), la habilidad de una población de responder a una selección natural o artificial. Cuando se comparan las medias estandarizadas de las mediciones, los caracteres estrechamente relacionados al rendimiento son más variables que los caracteres morfológicos, la conclusión opuesta a estudios basados en la heredabilidad (Houle 1992).

2.11.3 Comparación de marcadores moleculares con caracteres cuantitativos

Según Navarro et ál. (2005), recientemente se ha incrementado el interés en evaluar la utilidad de los marcadores genéticos neutrales para generar conclusiones acerca de la variación de los caracteres cuantitativos, y sostienen que este interés ha sido motivado por dos puntos íntimamente relacionados. En primer lugar, en conservación genética, donde cada vez es mayor la utilización de marcadores moleculares, hay una necesidad de establecer si la variabilidad de los marcadores moleculares refleja alguna variabilidad en los caracteres cuantitativos involucrados en la adaptación local y en la presión de selección. Asimismo, estos autores (Navarro et ál. 2005) sostienen que las inferencias basadas en ensayos de variabilidad en marcadores moleculares se utilizan en la actualidad como una base para recomendaciones de manejo bajo la suposición que maximizando la variabilidad molecular se proveerá a las poblaciones remanentes con el mayor potencial evolutivo y al mismo tiempo minimizando las consecuencias negativas del endocruzamiento. En segundo lugar, desde una perspectiva evolutiva, la utilidad de los marcadores genéticos neutrales para evaluar la importancia relativa de la deriva genética y de la selección natural como causas de la diferenciación de población, ha sido un motivo que incrementó el interés en estudios comparativos de diferenciación de poblaciones.

2.12 Heredabilidad

La conservación genética de una especie está relacionada con la evolución de los caracteres cuantitativos, y la habilidad que tiene dicha especie para adaptarse es afectada por la reducción del tamaño de las poblaciones, por la fragmentación y por los cambios en el medioambiente. Por lo tanto, el potencial inmediato evolutivo de una población está determinado por la heredabilidad. La heredabilidad (h^2), en el sentido estricto, se utiliza para

medir la diversidad genética en caracteres cuantitativos de una población (Futuyma 1998, Frankham et ál. 2002), y se define como la proporción de la variación fenotípica total en una población (V_P) debida a la variación genética aditiva (V_A) (Falconer y MacKay 1996).

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

Los componentes de la variación fenotípica incluyen la variación genética aditiva, la variación dominante, la variación epistática y la variación del medio ambiente. La variación genética aditiva (V_A) refleja el potencial evolutivo adaptativo de una población para el carácter bajo estudio (Frankham et ál. 2002), y por lo tanto constituye la base para la respuesta a la selección dentro de las poblaciones (Futuyma 1998). La variación dominante (V_D) refleja la susceptibilidad a la depresión endogámica (Frankham et ál. 2002). La variación epistática (V_I) manifiesta las interacciones entre distintos genes e influye sobre los efectos tanto benéficos como deletéreos de la exogamia (Frankham et ál. 2002). La variación del medio ambiente (V_E) es la variación entre individuos debido a los efectos ambientales (Futuyma 1998). Por lo tanto, la heredabilidad se puede expresar como:

$$h^2 = \frac{V_A}{V_A + V_D + V_I + V_E}$$

La variación ambiental puede, en ocasiones, resultar difícil de separar de la variación genética aditiva. Una forma de evitar este problema es aleatorizar la ubicación de los individuos en el ensayo (Futuyma 1998). Sin embargo, algunos efectos ambientales pueden ser prácticamente inevitables, como es el caso de los efectos maternos, que manifiestan las diferencias no genéticas entre las hembras en las influencias pre- y postnatales sobre sus descendientes (Roach y Wulff 1987). Los efectos maternos (Wade 1998) ocurren cuando el fenotipo de un individuo es determinado no solo por su propio genotipo y por las condiciones del medio ambiente sino también por el fenotipo o medio ambiente de su madre. La calidad del medio ambiente en el cual se desarrollan las plantas puede tener un efecto inmediato y a veces persistente sobre su apariencia, sobre su éxito reproductivo y sobre la calidad y rendimiento de su descendencia (Mazer y Wolfe 1998).

Entre los métodos más comunes para estimar heredabilidad se encuentran la comparación de varianzas entre familias de medios hermanos (*half sibs*) y hermanos completos (*full-sibs*). La fórmula de cálculo contempla generalmente la utilización de 1/4 de la varianza aditiva (factor 4), lo que indica la inclusión de medios hermanos dentro de cada familia, mientras que la utilización de 1/2 de la varianza aditiva (factor 2) indica la inclusión de hermanos completos en las familias (Falconer y MacKay 1996). Sin embargo, Squillace (1974) afirma que es muy factible que haya hermanos completos y al menos algo de endogamia en la descendencia de un rodal natural de polinización abierta. Por lo tanto, se deben realizar ajustes en el cálculo de la heredabilidad de los datos obtenidos de familias de polinización abierta, y en tal sentido Squillace (1974) recomienda la utilización de 1/3 de la varianza aditiva (factor 3) para evitar la sobreestimación de la heredabilidad.

$$h^2 = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_p^2} = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2}$$

donde:

σ_f^2 = varianza entre familias

σ_p^2 = varianza fenotípica total

σ_e^2 = varianza debida al medioambiente (varianza residual)

Cuando no se tiene conocimiento *a priori* de la heredabilidad de la población, los análisis de medios hermanos deben generalmente diseñarse considerando entre 20 y 30 individuos por familia (Robertson 1959, citado por Falconer y MacKay 1996). Un análisis de este tipo arroja valores que varían de 0 a 1, siendo 0 heredabilidad nula y encontrándose en poblaciones altamente endogámicas con ninguna variación genética, mientras que el valor 1 representa heredabilidad máxima y se espera para un carácter sin variancia del medio ambiente en una población con polinización abierta, donde toda la variación genética es aditiva (Frankham et ál. 2002).

2.13 Coeficiente de variabilidad genética aditiva (CVGA)

En asociación directa con las heredabilidades se encuentran los CVGA, que expresan la manifestación de la varianza genética aditiva, la cual es la componente genética de la heredabilidad (Falconer y MacKay 1996). Los CVGA ofrecen una herramienta importante para la toma de decisiones tanto en la selección de los caracteres con mayores posibilidades de ser heredables como de la elección de poblaciones con probabilidades más altas de adaptación. Así, si el valor de CVGA es alto significa que la variabilidad se debe a efectos genéticos, lo que indicaría que dicho carácter sería altamente heredable (Frankham et ál. 2002). Hay dos diferentes razones para hacer comparaciones de variación genética para caracteres cuantitativos, la primera es comparar la habilidad para responder a la selección y la segunda es hacer inferencias acerca de las fuerzas que mantienen la variabilidad genética; en tal sentido, el CVGA es apropiado para ambos propósitos (Houle 1992). La fórmula para el cálculo del CVGA se detalla a continuación (Kremer et ál. 1997).

$$CVGA = 100 \frac{\sigma_a}{x}$$

donde:

$$\sigma_a = \sqrt{4\sigma_f^2}$$

x = promedio de la población

2.14 Coeficiente de diferenciación de poblaciones para caracteres cuantitativos (Q_{st})

Los coeficientes de diferenciación de poblaciones que se utilizan con caracteres cuantitativos son los Q_{st} y son equivalentes a los F_{st} en marcadores moleculares (Merila y Crnokrak 2001). Según McKay et ál. (2001), cuando la media de Q_{st} es mayor que la media de F_{st} indica que la diferenciación de la población para caracteres cuantitativos está influenciada primeramente por la selección natural, mientras que la diferenciación de la población para marcadores moleculares es primeramente el resultado de la deriva genética.

Más aun, Kremer et ál. (2000) sugieren que las discrepancias entre caracteres adaptativos (cuantitativos) y marcadores moleculares pueden atribuirse al hecho que los mismos son controlados por diferentes conjuntos de loci que no están interconectados y que no se encuentran afectados por las mismas fuerzas evolutivas. La fórmula para el cálculo de los Q_{st} se detalla a continuación.

$$Q_{st} = \frac{\sigma_b^2}{2\sigma_w^2 + \sigma_b^2}$$

donde:

σ_b^2 = varianza entre poblaciones

σ_w^2 = varianza genética aditiva dentro de las poblaciones

2.15 Coeficiente de diferenciación de poblaciones para marcadores moleculares (Fst)

La variación genética total en marcadores neutrales (moleculares) puede ser separada en componentes dentro y entre poblaciones, donde σ_b^2 es equivalente a la diversidad genética esperada (o heterocigocidad asumiendo cruzamiento aleatorio) entre poblaciones y σ_w^2 dentro de las poblaciones. A partir de allí se puede obtener una medida del grado de diferenciación genética entre poblaciones, llamado Fst, el cual varía en un rango de 0 a 1 (Merila y Crnokrak 2001).

$$F_{st} = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_w^2 + \sigma_b^2}$$

donde:

σ_b^2 = varianza entre poblaciones

σ_w^2 = varianza genética aditiva dentro de las poblaciones

2.16 Relaciones entre los coeficientes de diferenciación Qst y Fst

Varios autores, entre ellos Bonnin et ál. (1996), Kremer et ál. (2000) y Goudet y Büchi (2006), han estudiado las posibles relaciones existentes entre los Qst (caracteres cuantitativos) y Fst (marcadores moleculares) tratando de encontrar alguna relación entre ellos para hacer estimaciones de las características cuantitativas a través de las moleculares. Según Yang et ál. (1995) cuando los Qst son significativamente mayores que los Fst la selección puede ser una de las causas de la diferenciación observada. Por otro lado, si los Qst son iguales o menores a los Fst se manejan las hipótesis que la deriva genética o la selección pueden ser las causas de la baja diferenciación.

Según Goudet y Büchi (2006), en ausencia de selección las únicas fuerzas que actúan sobre los marcadores moleculares y caracteres cuantitativos son la mutación, la migración y la deriva genética, por lo tanto esta afirmación sustenta la idea de comparar los valores estadísticos arrojados por el análisis de los marcadores moleculares (Fst) con los valores mostrados mediante el análisis de los caracteres cuantitativos (Qst).

Merila y Crnokrak (2001), sostienen que de las comparaciones entre los Qst y Fst hay tres posibles resultados. Si $Qst > Fst$ significa que el grado de diferenciación en caracteres cuantitativos excede a los obtenidos sólo por deriva genética y consecuentemente la selección natural direccional, favoreciendo diferentes fenotipos en diferentes poblaciones, debe haber estado implicada para conseguir esta gran diferenciación. Si las estimaciones de Qst y Fst son aproximadamente iguales, significa que el grado de diferenciación observado en caracteres cuantitativos pudo haber sido obtenido solo por deriva genética. Sin embargo esto no prueba que el grado de diferenciación fue causado por deriva genética, sino que el efecto de deriva y selección son indistinguibles. El tercer resultado posible es que $Qst < Fst$, lo que implica que el grado de diferenciación observado es menor que aquel valor esperado sobre las bases de sólo deriva genética, lo que significa que la selección natural debe estar favoreciendo la misma media fenotípica en diferentes poblaciones.

Según Nason (2002), la evolución de la estructura genética y su mantenimiento en el tiempo y en el espacio están sujetos a la acción de tres fuerzas evolutivas con efectos divergentes. Por un lado, la selección natural y la deriva genética (fuerzas eminentemente

perturbadoras) que favorecen la diferenciación genética de una población y por el otro, el flujo genético que favorece el intercambio de material genético entre poblaciones. En efecto, mientras la selección natural constituye el principal mecanismo de evolución adaptativa y la deriva genética produce cambios, debidos al azar, en las frecuencias alélicas de una población o de poblaciones distintas; el flujo genético promueve la homogenización de la diversidad genética entre poblaciones. La selección y la deriva genética tienden a diferenciar las poblaciones, por lo tanto las nuevas poblaciones formadas tendrán una reducida diversidad genética, pero a través del flujo de genes las nuevas poblaciones pueden aumentar su diversidad (por genes migrados de otras poblaciones) dentro de ellas mismas y reducir la diferenciación existente entre poblaciones que comparten el flujo de genes (Navarro 2006 comunicación personal³).

³ Navarro, C. 2006. Lider de Proyecto Seedsource, especialista en genética forestal. Turrialba, CR, CATIE.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Descripción del área de estudio

La investigación se llevó a cabo en el sector Cabiria de la Finca del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) en Turrialba, Costa Rica, en el período comprendido entre agosto de 2005 y octubre de 2006. La ubicación del área de estudio es 9° 54' de Latitud Norte, 83° 40' Longitud Oeste, la altura es de 625 msnm, la precipitación media anual es de 2600 mm y la temperatura media anual es de 22 °C.

Las semillas con que se trabajó, pertenecen a la colección del departamento de genética del CATIE y fueron colectadas entre los años 1999 y 2005. Las semillas que se sometieron a estudio son procedentes de Costa Rica (4 poblaciones con 78 familias, Figura 1) y Bolivia (6 poblaciones con 90 familias, Figura 2). Las 10 poblaciones fueron tomadas de lugares con diferentes características (Cuadro 2).

Cuadro 2. Poblaciones y n° de familias de Swietenia macrophylla utilizadas en el estudio

País	Poblaciones	n° de familias	latitud	longitud	msnm	pptac.mm/año
Costa Rica	Los Chiles	18	10,96	-84,74	45	2885
	La Cruz	18	11,07	-85,49	300	2585
	Sardinal	21	10,09	-84,83	50	1940
	Pocosol	21	10,53	-85,36	270	1510
Bolivia	Jorge Cruz	19	-17,98	-63,47	550	1500
	Yotaú	7	-16,10	-62,98	340	1900
	La Chonta	13	-15,73	-62,85	300	1900
	Sapecho	13	-15,63	-67,17	450	1500
	San Borja	19	-15,01	-67,10	460	2500
	Bolpebra	19	-11,11	-69,06	250	2500

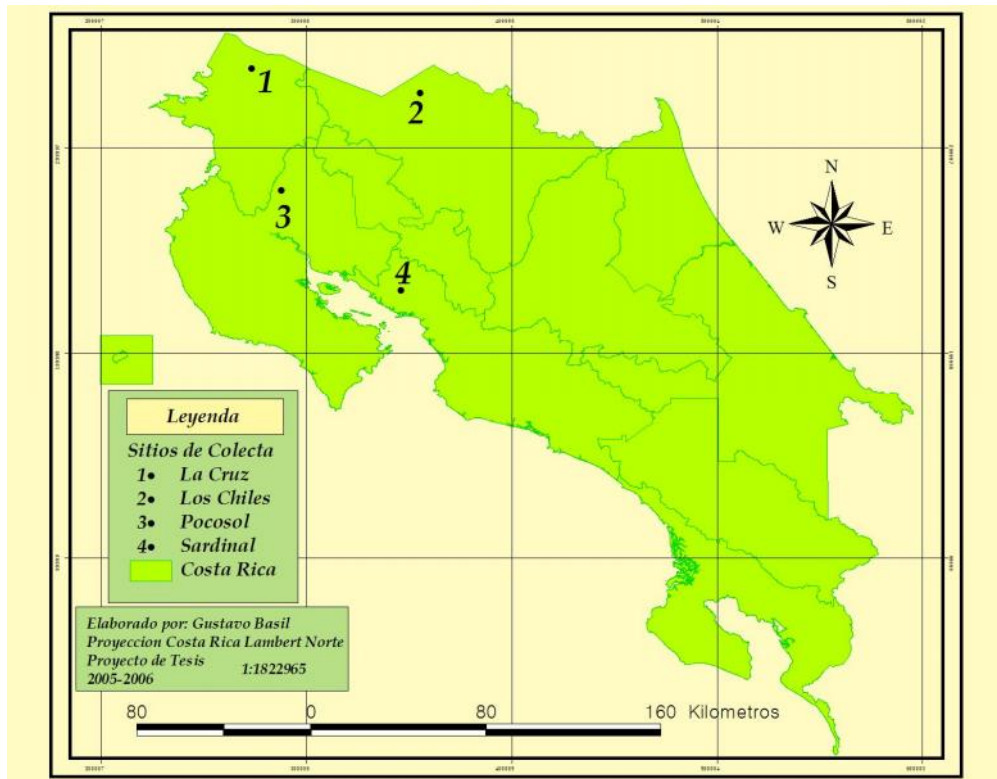


Figura 1. Zonas de extracción de materiales en Costa Rica.

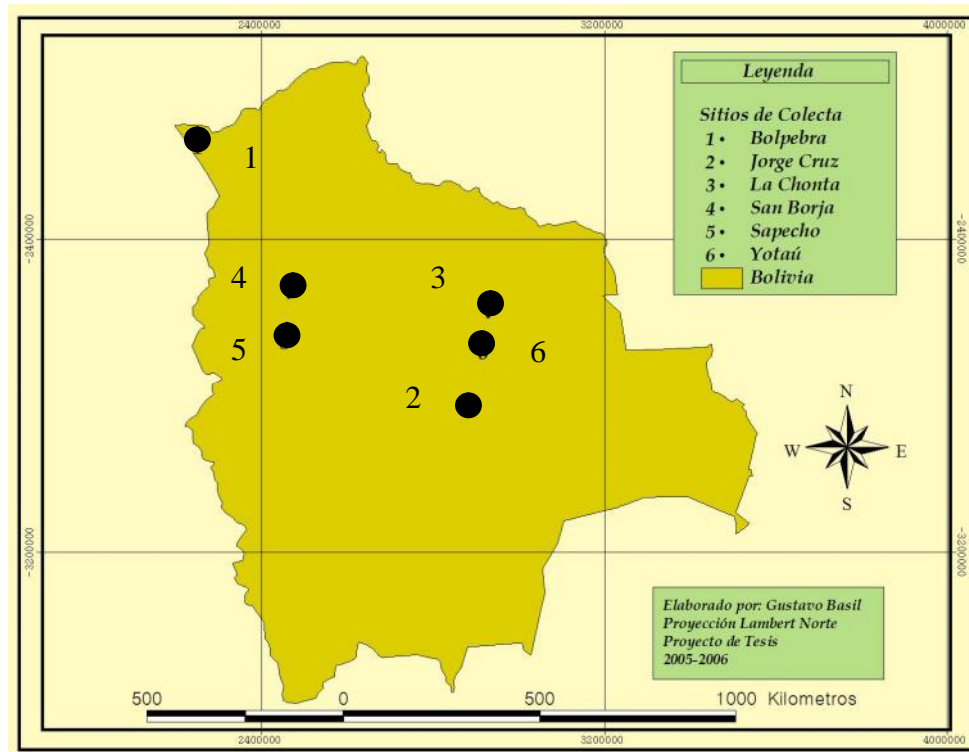


Figura 2. Zonas de extracción de materiales en Bolivia.

3.2 Actividades desarrolladas en vivero

3.2.1 Acondicionamiento de semillas

Las semillas de caoba, por sus características de conservación, son del tipo ortodoxas, por lo cual estuvieron almacenadas con bajo contenido de humedad (5 a 7%) y a bajas temperaturas (2 a 5 °C). Entre agosto y diciembre de 2005 se caracterizaron 60 semillas para cada una de las 168 familias pertenecientes a las 10 poblaciones de Costa Rica y Bolivia (Cuadro 2).

Todas las semillas caracterizadas fueron posteriormente sembradas con el fin de obtener (dentro de las posibilidades) al menos 30 plantas por familia para el ensayo definitivo en el campo, y evitar así un ensayo con un número de plantas excesivamente reducido a causa de posibles problemas de germinación.

Antes de proceder a la siembra se realizaron medidas en las semillas para obtener el largo (mm), ancho (mm), diámetro (mm) y peso (g). Las mediciones se tomaron con un calibre digital y por medio de una balanza electrónica; la información se almacenó directamente en una base de datos electrónica.

3.2.2 Siembra

En el mes de febrero de 2006 se sembraron en invernadero las semillas de las 168 familias, humedecidas previamente durante 24 horas. El almácigo se preparó con estructuras de madera sobre mesadas de cemento, dentro de las cuales se colocó arena previamente lavada y esterilizada. Durante la etapa de siembra, germinación y hasta el repique (transplante de las plántulas a la intemperie), se realizaron aplicaciones de funguicidas y hormiguicidas cada siete días.

Las semillas de cada familia fueron distribuidas al azar en dos cuadros que se ubicaron en forma separada al momento de la siembra para evitar que algún ataque de insectos u hongos las afectara sectorialmente. El número de plantas germinadas no fue igual en todas las familias; en algunas germinaron más de 30 plántulas, en otras germinó sólo una plántula, y en seis familias no hubo semillas germinadas.

3.2.3 Repique

Cada plántula fue repicada a una maceta (bolsa plástica) de 1000 cm³. Las macetas se colocaron en vivero bajo un arreglo correspondiente a un diseño en bloques, con seis repeticiones. Cada bloque consistió de siete filas de 120 macetas (24 familias por fila), sin espacio entre macetas, mientras que las filas se colocaron separadas cada 30 centímetros. La unidad experimental consistió de cinco macetas.

El sustrato de las macetas se elaboró con tierra común de vivero (70%), arena (20%), abono (10%) y fertilizante granulado. Para evitar que las plántulas de los extremos sufrieran efectos de borde, se colocó una fila adicional de plántulas (también de *Swietenia macrophylla*) en el perímetro del ensayo. Una vez instaladas las macetas a la intemperie y antes de iniciar el repique se colocó una media sombra (sarán 50%) para proteger las plántulas en su primera etapa postrepique y para disminuir el estrés del transplante. Asimismo, se instaló un sistema de riego de mini aspersión a fin de uniformizar la distribución de agua.

El diseño de bloques fue necesario para contemplar el efecto de la edad y el vigor de la plántula, debido a que el repique se realizó en forma escalonada en función del momento de germinación de las semillas, y así el factor de bloqueo removió variabilidad temporal. Sin embargo, el rápido crecimiento inicial de las plántulas tuvo como consecuencia que se repicaran plantas de diferentes tamaños. El repique escalonado obligó a realizar una medición inicial de altura y número de hojas, que estuvo relacionada con la fecha del transplante.

En los caminos internos del ensayo se desmalezó en forma manual y con cortadora de césped, mientras que las bolsas se desmalezaron en forma manual; no se utilizaron herbicidas para evitar posibles daños en las plántulas. En el ensayo instalado a la intemperie se aplicó un insecticida cada 14 días para evitar posibles ataques de insectos. A los diez días de haber concluido el repique se retiró la media sombra debido a que las plántulas ya estaban en condiciones de soportar la incidencia directa del sol.

3.2.4 Toma de datos

Durante la etapa de crecimiento de las 4595 plántulas se registraron 21 caracteres (Cuadro 3). La primera medición se realizó inmediatamente después del repique, la segunda

medición se realizó aproximadamente a los 100 días de la germinación; la tercera se efectuó aproximadamente a los 120 días de la germinación y la cuarta a aproximadamente los 200 días de la germinación.

Sobre una muestra de 465 plántulas se calcularon por separado los pesos húmedos y secos de raíces, tallo, pecíolos y hojas, lo que generó siete caracteres (Cuadro 3). Se utilizaron tres plántulas de cada familia, extraídas de los Bloques I y II (por ser los más completos).

Cuadro 3. Tipos de mediciones tomadas de las plántulas de Swietenia macrophylla

	Longitud	Longitud	Cantidad	Peso húmedo y seco
	<i>Planta</i>	<i>Hojas</i>	<i>Hojas/hojuelas</i>	<i>Planta</i>
1° Medición	1-alt1		2-nhojas1	
2° Medición		3-phs 4-lht1 5-sh 6-ah		
3° Medición	7-diam1 8-alt2			
4° Medición	9-diam2 10-alt3 11-alt3/diam2 12-diam2/alt3 19-dinternodal	13-lhcompu 14-ahcompu 15-phcompu 16-slhcompu 17-lhojue 18-ahojue 21-slhcompu/ahcompu	20-nhojue	
Materia seca				22-shpec 23-shhoj 24-shtal 25-shra 26-saereo 27-sraiz 28-sar

¹siempre se midió la hoja y/u hojuela más grande. Abreviaciones: ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhojue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta); shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

En siete de las 168 familias no se obtuvieron plántulas (69 de Los Chiles y 652 de Sardinal, ambas de Costa Rica; 876, 882 y 885 de San Borja; 891 y 896 de Bolpebra, siendo todas éstas últimas de Bolivia.) En 149 de las 161 familias restantes se extrajeron tres plántulas y de las otras 12 familias se obtuvieron menos de tres plántulas (de las familias 66,

612, 626, 662, 694 y 880 se tomaron dos plántulas y de las familias 639, 658, 886, 889, 899 y 8114 se tomó una plántula).

Las mediciones fueron tomadas con calibre digital, reglas en centímetros y balanza electrónica del BSF (Banco de Semillas Forestales del CATIE). El material fue secado en hornos de los laboratorios de nutrición animal y de fitoprotección del CATIE a 60 °C hasta llegar a peso constante. La información fue registrada inicialmente en planillas en papel y posteriormente se almacenó en forma electrónica.

3.3 Análisis de datos

Para la obtención de los datos de heredabilidad y sus varianzas, los coeficientes Q_{st} , los coeficientes de variación genética aditiva (CVGA) (Houle, 1992) y las medidas de posición y dispersión, se utilizaron los programas estadísticos SAS (SAS Institute 2006) e InfoStat (InfoStat, 2005). Para el análisis multivariado de los descriptores se utilizó el programa InfoStat (InfoStat, 2005). En el presente trabajo se utilizó la variación dentro y entre poblaciones para determinar la varianza genética.

3.3.1 Análisis de caracteres de semilla

Los datos del ensayo de semillas fueron analizados mediante ANDEVA para un diseño completamente aleatorizado, con 60 semillas por familia y estructura jerárquica de factores. El modelo de análisis utilizado se detalla a continuación:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + F(P)_{j(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

Y_{ijk} = variable de respuesta

μ = media general

P_i = efecto de la i -ésima población

$F(P)_{j(i)}$ = efecto de la j -ésima familia dentro de la i -ésima población

ε_{ijk} = término de error experimental independiente y distribuido $N(0, \sigma^2)$

Para evaluar este modelo se utilizó el PROC GLM de SAS (SAS Institute 2006) y las medias de población para cada uno de los caracteres fueron comparadas mediante la prueba de Duncan. Con el mismo modelo se estimaron los componentes de varianza utilizando el estimador de máxima verosimilitud restringida (REML) en PROC MIXED de SAS (SAS Institute 2006), tomando como aleatorios los efectos de población y familia dentro de población para el cálculo de heredabilidad de los caracteres evaluados.

3.3.2 Análisis de caracteres de plántulas

Los datos del ensayo de plántulas fueron analizados mediante ANDEVA para un diseño en bloque completamente aleatorizado, con 6 repeticiones y estructura jerárquica de factores. Debido a que se contó con 5 plantas por unidad experimental, se trabajó con el promedio de cada carácter en la unidad experimental. El modelo de análisis utilizado se detalla a continuación:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + F(P)_{k(j)} + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

Y_{ijk} = variable de respuesta

μ = media general

B_i = efecto del i-ésimo bloque

P_j = efecto de la j-ésima población

$F(P)_{k(j)}$ = efecto de la k-ésima familia dentro de la j-ésima población

ε_{ijk} = término de error experimental independiente y distribuido $N(0; \sigma^2)$

Para la evaluación de este modelo se utilizó el PROC GLM de SAS (SAS Institute 2006) y las medias de población para cada uno de los caracteres fueron comparadas mediante la prueba de Duncan. El efecto de bloques fue considerado fijo. Con el mismo modelo se estimaron los componentes de varianza utilizando el estimador de máxima verosimilitud restringida (REML) en PROC MIXED de SAS (SAS Institute 2006), tomando como aleatorios los efectos de población y familia dentro de población para el cálculo de heredabilidad de los caracteres evaluados.

3.3.3 Análisis de materia verde y seca

Los datos del ensayo de materia seca y verde fueron analizados mediante ANDEVA para un diseño completamente aleatorizado, con 3 plantas por familia y estructura jerárquica de factores. El modelo de análisis utilizado se detalla a continuación:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + F(P)_{j(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

Y_{ijk} = variable de respuesta

μ = media general

P_i = efecto de la i-ésima población

$F(P)_{j(i)}$ = efecto de la j-ésima familia dentro de la i-ésima población

ε_{ijk} = término de error experimental independiente y distribuido $N(0, \sigma^2)$

Para evaluar este modelo se utilizó el PROC GLM de SAS (SAS Institute 2006) y las medias de población para cada uno de los caracteres fueron comparadas mediante la prueba de Duncan. Con el mismo modelo se estimaron los componentes de varianza utilizando el estimador de máxima verosimilitud restringida (REML) en PROC MIXED de SAS (SAS Institute 2006), tomando como aleatorios los efectos de población y familia dentro de población para el cálculo de heredabilidad de los caracteres evaluados.

3.3.4 Cálculos de Heredabilidad (h^2)

La heredabilidad (h^2) se utiliza para medir la diversidad genética en caracteres cuantitativos de una población (Frankham et ál. 2002). La fórmula utilizada fue la siguiente:

$$h^2 = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_p^2} = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2}$$

donde:

σ_f^2 = varianza entre familias

σ_p^2 = varianza fenotípica total

σ_e^2 = varianza debida al medioambiente (varianza residual)

En el numerador de la fórmula se pueden utilizar diferentes factores (2, 3 ó 4), dependiendo del grado de parentesco existente entre las plantas dentro de las familias utilizadas en el ensayo. El factor es cuatro cuando consideramos que trabajamos con medios hermanos (*half sib*) y dos con hermanos completos (*full sib*). Algunos autores trabajan con un valor intermedio en función de los grados de correlación existentes entre los padres y sus descendientes o entre los hermanos (Squillace, 1974). Un valor intermedio frecuentemente usado es el 3. En este trabajo se determinaron las heredabilidades con factor tres y cuatro para definir cuál de ellas ajusta mejor a los requerimientos de la investigación.

3.3.5 Coeficiente de variabilidad genética aditiva (CVGA)

Se determinó el CVGA para conocer la cuota porcentual de la variabilidad respecto a la media de cada variable mediante la siguiente fórmula:

$$CVGA = 100 \frac{\sigma_a}{\bar{x}}$$

donde:

$$\sigma_a = \sqrt{4\sigma_f^2}$$

\bar{x} = promedio de la población

3.3.6 Cálculo de *Qst*

Se analizaron las poblaciones a través de los *Qst* utilizando todos los caracteres cuantitativos. Se calcularon los *Qst* para cada característica, por país y entre países. Mediante los *Qst* se analizaron las poblaciones y se obtuvieron los valores de diferenciación genética. La fórmula para el cálculo de los *Qst* se detalla a continuación.

$$Qst = \frac{\sigma_b^2}{2\sigma_w^2 + \sigma_b^2}$$

donde:

σ_b^2 = varianza entre poblaciones

σ_w^2 = varianza genética aditiva dentro de las poblaciones

La diferenciación para caracteres adaptativos se mide a través de la estimación de la varianza de las poblaciones para los caracteres métricos; la diferenciación para los marcadores moleculares se estima a través de la varianza de las frecuencias alélicas entre poblaciones.

3.3.7 Cálculo de *Fst*

El coeficiente de diferenciación de poblaciones mediante marcadores moleculares (*Fst*) se obtuvo particionando la variabilidad dentro de las poblaciones y entre las poblaciones. Los datos aun no publicados fueron facilitados por el Dr. Navarro. El *Fst* se calcula como:

$$Fst = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_w^2 + \sigma_b^2}$$

donde:

σ_b^2 = varianza entre poblaciones

σ_w^2 = varianza genética aditiva dentro de las poblaciones

Esta información se utilizó para correlacionar la información molecular con la cuantitativa mediante un análisis de regresión lineal simple.

3.3.8 Análisis multivariado

Se realizaron análisis multivariados con el fin de caracterizar a las poblaciones con la totalidad de los caracteres estudiados. Previo a este análisis se construyó una matriz con los promedios de cada carácter por población.

Se efectuó un análisis de conglomerados con los caracteres cuantitativos a fin de establecer grupos de poblaciones a partir del vector de información multivariado. El método utilizado fue el propuesto por Ward y la distancia fue la euclídea. El análisis de conglomerados es una técnica que se utiliza para agrupar **n** individuos en grupos o conglomerados, utilizando mediciones realizadas en **p** variables. Al iniciar un análisis de conglomerados, normalmente se sabe cuantos grupos hay o que características tiene cada grupo. Normalmente en cada individuo se miden diversas variables, de modo que los datos formen una matriz. El argumento se hace con base en una medida de distancia o disimilitud, o equivalentemente, con base a una medida de similaridad (InfoStat, 2005).

Para conocer la correlación entre las variables de semillas y plántulas se realizó un análisis de correlaciones canónicas. La finalidad de este análisis es determinar el efecto que puede tener las características de las semillas (efecto materno) sobre las características evaluadas en las plántulas.

También se realizó un análisis de coordenadas principales para construir un gráfico con las dos primeras coordenadas y luego obtener la configuración de las poblaciones mediante un árbol de recorridos mínimos. Debido a que se contaba con datos moleculares que fueron tomados de estudios anteriores realizados sobre las mismas familias y poblaciones (Navarro, 2006, en preparación), se realizaron también análisis de conglomerados con el método de Ward y la distancia de Nei para los datos moleculares, con el fin de comparar el agrupamiento obtenido mediante datos moleculares y cuantitativos.

Con los datos moleculares se realizó un análisis de coordenadas principales a partir de la matriz de distancia genética de Nei para las diez poblaciones, obteniéndose nueve ejes de coordenadas principales. Con los datos cuantitativos se realizó un análisis de componentes principales utilizando distancia euclídea y datos estandarizados de las diez poblaciones para obtener nueve componentes principales. Con esta información, *i.e.* las coordenadas principales y las componentes principales (basados en los promedios de los 32 caracteres) se realizó un análisis de procrustes generalizado con el fin de encontrar el consenso entre ambas informaciones. Para visualizar las configuraciones de consenso entre la información cuantitativa y molecular, se realizó un gráfico bi-plot con los árboles de recorrido mínimo.

También se realizó un análisis de componentes principales con los datos cuantitativos y se construyó un gráfico bi-plot con los dos primeros componentes con el fin de visualizar la relación entre descriptores, la relación entre poblaciones y la interdependencia, *i.e.* relación entre poblaciones y descriptores. Para conocer la capacidad discriminante de cada una de las características cuantitativas se realizó un análisis discriminante lineal.

Por último, se confeccionaron grupos de poblaciones a partir del análisis de conglomerados jerárquicos (método de Ward, matriz de distancias de Nei) utilizando los datos de marcadores moleculares. Se realizó un análisis discriminante lineal con los 32 caracteres y los grupos formados con datos moleculares como otra forma de analizar el consenso entre información cuantitativa y molecular (Demey et ál. 2003). El grado de consenso se calcula como el complemento a 100 de la tasa de error de clasificación cruzada (InfoStat 2005).

4 RESULTADOS

4.1 Semillas

4.1.1 Análisis descriptivo de las poblaciones

Las medias para los cuatro caracteres de semillas, expresadas en función de las poblaciones y discriminadas por país, mostraron que en el carácter ancho los valores oscilan entre 14,4180 mm para La Cruz (CR) y 16,5749 mm para Pocosol (CR). En el carácter espesor los valores oscilaron entre 5,1737 mm para La Cruz (CR) y 6,7231 mm para Pocosol (CR). En el carácter largo los valores oscilaron entre 21,4326 mm para La Chonta (Bol) y 23,6904 mm para Los Chiles (CR) y en el carácter peso oscilaron entre 0,4273 g para La Cruz (CR) y 0,5417 g para Sapecho (Bol) (Cuadro 4). Vale destacar que la población La Cruz (CR) mantuvo los valores más bajos en los caracteres ancho, espesor y peso, y la población La Chonta (Bol) el valor más bajo en el carácter largo. Asimismo, la población Pocosol (CR) presentó los valores más altos en ancho y espesor, mientras que Los Chiles (CR) presentó el valor más alto en largo y Sapecho el valor más alto en peso. Con respecto al error estándar (EE), los bajos valores registrados oscilaron entre, 0,0458 y 0,1096 para el carácter ancho, entre 0,0347 y 0,0692 para el carácter espesor, entre 0,0880 y 0,1760 para el carácter largo y entre 0,0028 y 0,0068 para el carácter peso, esto indica que el número de individuos evaluados en los análisis estadísticos para los diferentes caracteres fue apropiado. Asimismo, cabe señalar que para los caracteres: ancho, espesor y largo los EE fueron menores en la población de La Cruz (CR) y la población de Yotau (Bol) tuvo los valores más altos. Por otro lado, el carácter peso registró los valores aun más bajos de EE, correspondiendo el mínimo para la población de San Borja (Bol) y el máximo nuevamente para la población de Yotau (Bol).

Cuadro 4. Medias y error estándar (EE) de caracteres de semillas de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Poblaciones	N° sem	Ancho (mm)		Espesor (mm)		Largo (mm)		Peso (g)	
			Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE
Costa Rica	Los Chiles	1033	14,9635	0,0524	5,4056	0,0375	23,6904	0,0969	0,4573	0,0037
	La Cruz	1029	14,4180	0,0458	5,1737	0,0347	23,2047	0,0880	0,4273	0,0031
	Sardinal	1189	16,2045	0,0538	5,8046	0,0366	22,5244	0,0912	0,4451	0,0034
	Pocosol	1249	16,5749	0,0550	6,7231	0,0387	22,7566	0,0972	0,4452	0,0042
Bolivia	Jorge Cruz	1029	15,4544	0,0482	6,3131	0,0382	22,2603	0,1003	0,4687	0,0031
	Yotau	294	15,9582	0,1096	6,0245	0,0692	22,3857	0,1760	0,4998	0,0068
	La Chonta	534	15,5826	0,0780	5,9545	0,0515	21,4326	0,1147	0,4804	0,0048
	Sapecho	712	16,4850	0,0657	6,1350	0,0457	22,8978	0,0996	0,5417	0,0038
	San Borja	1140	15,8114	0,0486	6,1761	0,0352	23,4004	0,1160	0,5408	0,0028
	Bolpebra	1137	16,4878	0,0586	6,3316	0,0428	23,3417	0,1003	0,5216	0,0034

Los resultados del ANDEVA de efectos fijos de familia dentro de población y entre poblaciones, mostraron diferencias significativas para los cuatro caracteres evaluados ($p < 0,0001$, Cuadro 5). Los caracteres que presentaron mayor diferencia entre medias de poblaciones fueron peso y espesor.

Cuadro 5. Valores p para el ANDEVA de efectos fijos y diferencias de medias de caracteres de semilla para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Población	Caracteres			
		Ancho (mm)	Espesor (mm)	Largo (mm)	Peso (g)
	Familia	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
Costa Rica	Los Chiles	F	G	A	F
	La Cruz	G	H	B	H
	Sardinal	B	F	DE	G
	Pocosol	A	A	C D	G
Bolivia	Jorge Cruz	E	B	E	E
	Yotau	C	D E	E	C
	La Chonta	E	E	F	D
	Sapecho	A	C D	C	A
	San Borja	D	C	B	A
	Bolpebra	A	B	B	B

Letras distintas entre filas indican diferencias significativas entre poblaciones (prueba de Duncan, $p < 0,05$).

Analizando las componentes de varianzas para los caracteres de semillas (Cuadro 6), cabe destacar que las varianzas residuales siempre registraron valores muy superiores a los valores de las varianzas familiares en los caracteres ancho, espesor y largo. Esto puede ser debido a diferencias ambientales no controladas por el modelo. Por otra parte, en el caso del carácter peso se observó en algunos casos (Los Chiles, La Cruz y Pocosol) la superioridad de

la varianza de familias dentro de población sobre la varianza residual, pero esta diferencia no fue muy marcada.

Cuadro 6. Componentes de varianza para los caracteres de semilla para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia obtenidos por estimación máximo verosímil restringida (REML)

Caracteres	Varianzas	Costa Rica				Bolivia					
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotau	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra
Ancho (mm)	familiar	1,0610	0,7972	1,2245	1,5474	0,8588	1,6104	1,2952	0,9540	0,8653	1,9259
	residual	1,8396	1,4165	2,2235	2,3158	1,6208	1,9431	2,0263	2,1567	1,8682	2,0767
Espesor (mm)	familiar	0,1190	0,2047	0,5195	0,6191	0,2900	0,1280	0,2294	0,1676	0,2643	0,4041
	residual	1,3458	1,0421	1,1256	1,2822	1,2284	1,3229	1,1818	1,3247	1,1617	1,6945
Largo (mm)	familiar	1,6816	1,8268	2,5470	5,4368	3,8404	1,9242	0,5926	1,0324	5,4105	3,2432
	residual	8,1301	6,2228	7,6056	6,6565	6,5217	7,0413	6,4757	6,1014	10,2126	8,3620
Peso (g)	familiar	0,0072	0,0057	0,0070	0,0165	0,0050	0,0029	0,0031	0,0025	0,0041	0,0057
	residual	0,0070	0,0048	0,0072	0,0063	0,0059	0,0106	0,0090	0,0076	0,0053	0,0081

4.1.2 Comparación de diversidad genética

Debido a las posibles diferencias entre las relaciones de parentesco entre los descendientes de familias se determinaron las heredabilidades con factor 3 y factor 4 a fin de trabajar con el factor que mejor explique los resultados de las heredabilidades. Se calcularon estadísticas descriptivas a partir de las heredabilidades de los cuatro caracteres tomados en forma conjunta con el fin de resumir la información para las 10 poblaciones (Cuadro 7). Con factor 3, los valores mínimos de heredabilidad oscilaron entre 0,2254 (Los Chiles - CR) y 0,7369 (Pocosol - CR) y los valores máximos se encontraron entre 0,7041 (Sapecho - Bol) y 1,2586 (Pocosol - CR). Los valores medios oscilaron entre 0,4943 (Sapecho - Bol) y 0,9460 (Pocosol - CR). Coincidentemente, siempre los valores máximos pertenecieron a la población de Pocosol en Costa Rica. Asimismo, son notables las diferentes amplitudes de los rangos; por ejemplo, la población de Los Chiles (CR) osciló entre 0,2254 y 1,0062 con una amplitud de 0,7808 y Sardinal (CR) entre 0,6017 y 0,9880 con una amplitud de 0,3863. También se observó que en sólo tres poblaciones (Los Chiles, La Cruz y Pocosol, todas de Costa Rica) las heredabilidades máximas superaron el valor de uno, mientras que ninguna de las medias estuvo por encima de dicho valor.

Analizando los valores con factor 4, se observó que los mismos se desplazaron hacia arriba. Los valores mínimos oscilaron entre 0,3005 y 0,9825 mientras que los máximos se encontraron entre 0,9388 y 1,6782 (Cuadro 7). Las medias oscilaron entre 0,6591 y 1,2613. Asimismo, hubo un incremento de la cantidad de valores de heredabilidad por encima de uno.

Lógicamente, las poblaciones que presentaron estos valores son las mismas que poseían los valores de factor 3, teniendo en cuenta que sólo cambió un índice en la fórmula. Todos los valores máximos superaron el valor de uno, excepto Sapecho (CR) con 0,9388, mientras que en las medias hubo tres valores que superan el valor de uno.

Cuadro 7. Estadísticas descriptivas de las heredabilidades promedio de todos los caracteres de semillas con factor 3 y 4 para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Poblaciones	h ² (factor 3)				h ² (factor 4)			
		Mínimo	Máximo	EE	Media	Mínimo	Máximo	EE	Media
Costa Rica	Los Chiles	0,2254	1,0062	0,3047	0,6185	0,3005	1,3415	0,4062	0,8246
	La Cruz	0,4231	1,0557	0,2413	0,7070	0,5641	1,4076	0,3218	0,9427
	Sardinal	0,6017	0,9880	0,1401	0,7740	0,8022	1,3173	0,1868	1,0319
	Pocosol	0,7369	1,2586	0,1933	0,9460	0,9825	1,6782	0,2577	1,2613
Bolivia	Jorge Cruz	0,4811	0,9444	0,1690	0,7521	0,6415	1,2592	0,2254	1,0028
	Yotau	0,2432	0,9356	0,2464	0,5614	0,3243	1,2474	0,3285	0,7485
	La Chonta	0,2321	0,8416	0,2261	0,5259	0,3094	1,1222	0,3015	0,7012
	Sapecho	0,3029	0,7041	0,1607	0,4943	0,4038	0,9388	0,2142	0,6591
	San Borja	0,4690	0,9151	0,1610	0,7193	0,6254	1,2201	0,2147	0,9590
	Bolpebra	0,4844	0,9746	0,1913	0,7481	0,6459	1,2994	0,2551	0,9975

A causa que con factor 4 se elevan los valores por encima de uno, lo que induce a pensar que hay una mayor proporción de hermanos completos que de medios hermanos, en la presente investigación se consideró solamente el factor 3 para los análisis posteriores. Los valores promedios de la heredabilidad oscilaron entre un mínimo de 0,4506 para el carácter espesor y un máximo de 0,8784 para el carácter peso, mientras que los valores intermedios se encontraron en el carácter ancho con 0,8191 y el carácter largo con 0,5906 (Cuadro 8). Valores de heredabilidad por encima de uno sólo se registraron para el carácter peso en las poblaciones de Los Chiles, La Cruz y Pocosol, todas de Costa Rica. Analizando cada uno de los caracteres se observa, por ejemplo, que el carácter espesor registró el rango más bajo de heredabilidades, con valores que oscilaron entre 0,2254 para Los Chiles (CR) y 0,7369 (CR) para Pocosol, con una amplitud de 0,5115. El siguiente carácter con un rango de heredabilidades ligeramente más elevado fue largo de semilla, con valores que oscilaron entre 0,2321 para La Chonta (Bol) y 0,9303 para Pocosol (CR), con una amplitud de 0,6982. El carácter ancho de semilla, por su parte, presentó un valor mínimo de 0,7071 para Sapecho (Bol) y un valor máximo de 0,9746 para Bolpebra (Bol), con una amplitud de 0,2675. Finalmente, el carácter peso de semilla registró las heredabilidades más altas, con un rango que osciló entre un mínimo de 0,5366 para Yotaú (Bol) y un máximo de 1,2586 para Pocosol

(CR), registrando una amplitud de 0,6753. Analizando todos los valores, se observa claramente que los caracteres espesor y largo registraron los valores más bajos, mientras que los caracteres ancho y peso registraron los valores más altos. Asimismo, son los de más fácil medición y precisión al realizar su evaluación, especialmente el peso, el cual está directamente relacionado con el potencial de reservas que contiene la semilla.

Cuadro 8. Heredabilidades y varianzas de las heredabilidades con factor 3 de caracteres de semillas para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

Caracteres		Costa Rica				Bolivia						medias totales
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotau	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra	
Ancho (mm)	h^2	0,8035	0,7943	0,7862	0,8580	0,7717	0,9356	0,8416	0,7041	0,7213	0,9746	0,8191
	$varh^2$	0,0806	0,0790	0,0657	0,0774	0,0730	0,3099	0,1287	0,0896	0,0621	0,1094	
Espesor (mm)	h^2	0,2254	0,4231	0,7200	0,7369	0,4811	0,2432	0,4195	0,3029	0,4690	0,4844	0,4506
	$varh^2$	0,0089	0,0249	0,0568	0,0581	0,0309	0,0384	0,0367	0,0200	0,0282	0,0299	
Largo (mm)	h^2	0,4389	0,5549	0,6017	0,9304	0,8112	0,5301	0,2321	0,3793	0,7717	0,6553	0,5906
	$varh^2$	0,0267	0,0406	0,0410	0,0900	0,0779	0,1088	0,0152	0,0296	0,0704	0,0519	
Peso (g)	h^2	1,0062	1,0557	0,9880	1,2586	0,9444	0,5366	0,6104	0,5910	0,9151	0,8784	0,8784
	$varh^2$	0,1231	0,1348	0,1014	0,1605	0,1077	0,1114	0,0719	0,0651	0,0970	0,0898	

Para determinar la cuota porcentual de la variabilidad respecto a la media de cada variable, se calcularon las medias del CVGA discriminado por carácter (Cuadro 9). El valor medio más bajo se observó para los caracteres ancho y largo, con un 14%, mientras que el valor medio más alto se observó para el carácter peso con un 31%. Esto indicaría que el carácter peso, por su alta variabilidad genética aditiva, tendría una mayor posibilidad de ser heredable que el carácter espesor, que se presentó en segundo lugar con un 17%. Asimismo, los valores mínimos se encontraron entre 7% para el carácter largo y 18% para el carácter peso, mientras que los valores máximos se encontraron en el rango de 17% para el carácter ancho y 58% para el carácter peso.

Cuadro 9. Coeficientes de varianza genética aditiva (%) para los caracteres de semilla en las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Poblaciones	Ancho (mm)	Espesor (mm)	Largo (mm)	Peso (g)
Costa Rica	Los Chiles	14	13	11	37
	La Cruz	12	17	12	35
	Sardinal	14	25	14	38
	Pocosol	15	23	20	58
Bolivia	Jorge Cruz	12	17	18	30
	Yotau	16	12	12	22
	La Chonta	15	16	7	23
	Sapecho	12	13	9	18
	San Borja	12	17	20	24
	Bolpebra	17	20	15	29
Mínimo		12	12	7	18
Máximo		17	25	20	58
Media		14	17	14	31

4.1.3 Comparación de diferenciación genética

Los Q_{st} calculados como promedios de las relaciones por pares de poblaciones familiares (Cuadro 10) han generado un total de 45 relaciones. El rango de los Q_{st} promedio oscila entre 0 cuando compara las poblaciones de Sapecho (Bol) y Bolpebra (Bol) y 0,1505 entre las poblaciones de La Cruz (CR) y Sapecho (Bol). Esto indicaría que existe una alta uniformidad genética entre las dos primeras poblaciones, mientras que habría más diferenciación genética entre el segundo grupo de poblaciones.

Analizando los valores de Q_{st} de pares de poblaciones, ordenados en forma ascendente, se observa claramente que algunos de los pares de poblaciones de Bolivia forman un agrupamiento que presenta valores bajos (entre 0 y 0,0054). Más aun, otros pares de poblaciones del mismo país forman agrupamientos que presentan valores de Q_{st} un poco más elevados, pero que no superan el valor de 0,0576. Esto indicaría la tendencia entre dichos pares de poblaciones a poseer una baja diferenciación genética. Por el contrario, los pares de poblaciones de Costa Rica presentan una distribución discontinua dentro del rango de valores de Q_{st} . Así, por ejemplo, Los Chiles y La Cruz presentan un valor de Q_{st} de 0,006975, Sardinal y Pocosol presentan un valor de 0,018475, Los Chiles y Sardinal presentan un valor de 0,033575, La Cruz y Sardinal presentan un valor de 0,05815, Los Chiles y Pocosol presentan un valor de 0,079775 y La Cruz y Pocosol presentan un valor de 0,110575.

Cuadro 10. Qst promedios de caracteres de semillas para pares de poblaciones de Costa Rica y Bolivia (sombreado)

Poblacion1	Poblacion2	Qst promedio	Poblacion1	Poblacion2	Qst promedio
Sapecho	Bolpebra	0,0000	La Chonta	San Borja	0,0273
Yotau	Bolpebra	0,0013	Pocosol	La Chonta	0,0319
San Borja	Bolpebra	0,0034	Los Chiles	Sardinal	0,0336
Yotau	San Borja	0,0034	Jorge Cruz	Sapecho	0,0352
Sardinal	Yotau	0,0040	La Chonta	Bolpebra	0,0362
Jorge Cruz	Yotau	0,0043	La Chonta	Sapecho	0,0576
Yotau	Sapecho	0,0054	La Cruz	Sardinal	0,0582
Sapecho	San Borja	0,0054	Los Chiles	Yotau	0,0596
Los Chiles	La Cruz	0,0070	Los Chiles	Jorge Cruz	0,0604
Jorge Cruz	La Chonta	0,0083	Los Chiles	San Borja	0,0640
Pocosol	Bolpebra	0,0095	Los Chiles	Bolpebra	0,0681
Pocosol	Yotau	0,0118	Los Chiles	La Chonta	0,0764
Sardinal	La Chonta	0,0134	Los Chiles	Pocosol	0,0798
Yotau	La Chonta	0,0136	La Cruz	Jorge Cruz	0,0835
Sardinal	Jorge Cruz	0,0155	La Cruz	Yotau	0,0913
Pocosol	Jorge Cruz	0,0183	La Cruz	La Chonta	0,0938
Sardinal	Pocosol	0,0185	Los Chiles	Sapecho	0,0961
Pocosol	Sapecho	0,0200	La Cruz	Pocosol	0,1106
Sardinal	Bolpebra	0,0201	La Cruz	Bolpebra	0,1120
Jorge Cruz	San Borja	0,0208	La Cruz	San Borja	0,1156
Sardinal	Sapecho	0,0222	La Cruz	Sapecho	0,1505
Jorge Cruz	Bolpebra	0,0222			
Pocosol	San Borja	0,0256			
Sardinal	San Borja	0,0262			

Los Qst promedios se calcularon relacionando las 10 poblaciones entre sí (no por pares). Las varianzas entre poblaciones, las varianzas entre familias, la varianza residual y el error estándar se encuentran discriminados por caracteres (Cuadro 11). El carácter largo registra el Qst más bajo, con un valor de 0,0111, y el carácter espesor registra el valor más alto, con un valor de 0,0683. Los resultados indican que las varianzas promedio entre poblaciones (22%) son menores que las varianzas promedio dentro de poblaciones, *i.e.* entre familias (78%) (Figura 3).

Cuadro 11. Componentes de varianza para los caracteres de semilla obtenidos por estimación máximo verosímil restringida (REML), Qst promedios y error estándar de poblaciones de Costa Rica y Bolivia (promediando todas las poblaciones)

Caracteres	Tipo Varianza	Varianza	Pob	Fam	Qst	Var(VarPobla)	Error Qst
Ancho (mm)	poblacional	0,4418	26,9524	73,0476	0,0441	0,0193	0,0002
	familiar	1,1975					
Espesor (mm)	poblacional	0,1901	36,9709	63,0291	0,0683	0,0015	0,0002
	familiar	0,3241					
Largo (mm)	poblacional	0,2709	8,2221	91,7779	0,0111	0,1266	0,0002
	familiar	3,0237					
Peso (g)	poblacional	0,0013	16,8082	83,1918	0,0246	0,0000	0,0002
	familiar	0,0066					

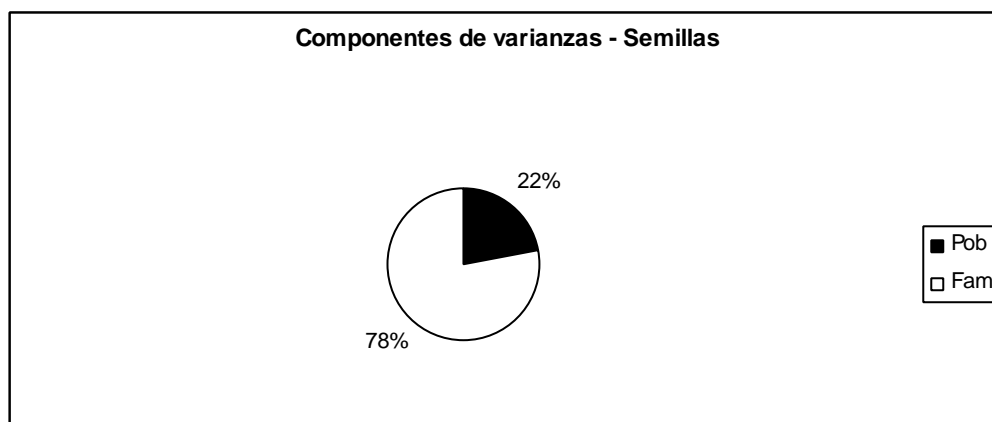


Figura 3. Variación entre y dentro de las poblaciones para variables medidas a las semillas, típico de especies exogámicas (comparación entre las 10 poblaciones).

4.2 Plántulas

4.2.1 Mediciones en vivero

4.2.1.1 Análisis descriptivo de las poblaciones

Las medias obtenidas para los 21 caracteres de plántulas (Cuadro 12) muestran que todos los valores mínimos se han registrado en las poblaciones de Costa Rica, excepto la población de La Cruz que sólo cuenta con un valor máximo y un mínimo. Quince caracteres presentaron valores máximos en poblaciones de Bolivia, donde Sapecho y San Borja cuentan con los valores más altos y los seis restantes en poblaciones de Costa Rica. Con respecto a los valores máximos, se observa una cierta predominancia en la población de Sapecho en las primeras mediciones, pasando a dominar San Borja en las últimas mediciones, pero cabe aclarar que éstas están relacionadas específicamente con los caracteres asociados a las dimensiones de las hojas, hojuelas y sus partes. Sapecho (Bol) mantuvo su preeminencia en cuanto a los caracteres como altura y diámetro, salvo en altura 3 que por muy poca diferencia es superado por la población de La Cruz (CR).

Cuadro 12. Medias y error estándar (EE) de caracteres de plántulas de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

Caracteres		Costa Rica				Bolivia					
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotau	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra
Nº fam/individ		18 / 465	18 / 490	21 / 555	21 / 580	19 / 540	7 / 195	13 / 365	13 / 380	19 / 505	19 / 520
alt1 (cm)	Media	9,3868	10,2325	8,3365	9,1244	11,2058	11,0930	11,7934	13,5151	11,7463	12,4850
	EE	0,2007	0,1687	0,1643	0,1437	0,1326	0,1919	0,1166	0,1220	0,1992	0,1345
nhojas1 (nº)	Media	2,9019	3,4833	2,9157	3,7471	3,6759	4,0698	4,0569	4,0200	3,7631	4,0410
	EE	0,0774	0,0600	0,0755	0,0651	0,0498	0,0758	0,0328	0,0415	0,0730	0,0468
phs (cm)	Media	2,8490	3,0047	2,6917	3,6554	2,8691	3,1906	2,8258	2,9770	3,1283	2,8683
	EE	0,0587	0,0485	0,0607	0,0972	0,0408	0,0882	0,0496	0,0524	0,0817	0,0554
lht1 (cm)	Media	15,4268	16,5226	13,7973	15,0856	16,1883	17,1626	16,7003	17,6925	16,9251	16,3689
	EE	0,2420	0,2226	0,1988	0,2000	0,1595	0,2476	0,1736	0,1903	0,2373	0,1959
sh1 (cm)	Media	12,5778	13,5179	11,1056	11,4302	13,3193	13,9719	13,8746	14,7155	13,7968	13,5006
	EE	0,2003	0,1886	0,1604	0,1490	0,1322	0,2020	0,1449	0,1569	0,2003	0,1600
ah1 (cm)	Media	5,4035	5,6305	4,8690	5,0615	6,2721	7,1234	7,0060	6,9787	6,8527	6,6240
	EE	0,0805	0,0740	0,0714	0,0711	0,0657	0,1098	0,0716	0,0799	0,0994	0,0823
diam1 (mm)	Media	3,9333	4,2492	4,5735	4,9543	5,1775	5,6759	5,6246	5,8023	5,4437	5,4906
	EE	0,0528	0,0582	0,0579	0,0618	0,0522	0,0877	0,0556	0,0622	0,0651	0,0618
alt2 (cm)	Media	21,1027	20,9868	17,9204	18,3301	19,4481	20,0029	20,4713	21,5736	20,5516	20,8656
	EE	0,2710	0,2985	0,2466	0,2336	0,1670	0,2902	0,1873	0,1785	0,2277	0,2128
diam2 (mm)	Media	7,5165	7,9679	9,7846	10,2834	10,4902	10,8158	11,1680	11,1428	10,6785	10,7552
	EE	0,1075	0,1009	0,1068	0,1084	0,0934	0,1533	0,1009	0,0996	0,1011	0,1060
alt3 (cm)	Media	45,6488	45,8946	41,1746	38,8094	43,2256	43,4708	43,6865	45,4052	44,1864	42,6948
	EE	0,7127	0,7554	0,5873	0,6016	0,4245	0,7251	0,4517	0,4619	0,5096	0,4745
alt3diam2	Media	6,1304	5,7635	4,2569	3,8091	4,1780	4,1212	3,9868	4,1272	4,1641	4,0226
	EE	0,0635	0,0680	0,0525	0,0493	0,0366	0,1023	0,0548	0,0388	0,0401	0,0400
diam2alt3	Media	0,1681	0,1977	0,2480	0,2823	0,2487	0,2567	0,2617	0,2509	0,2468	0,2579
	EE	0,0020	0,0092	0,0033	0,0041	0,0024	0,0045	0,0030	0,0028	0,0026	0,0027
lhcompu (cm)	Media	29,4575	30,4837	33,8467	31,9650	34,0576	34,0439	34,4518	35,0766	36,3602	35,3476
	EE	0,4019	0,3640	0,3550	0,3184	0,2410	0,3907	0,2760	0,2870	0,3368	0,3065
ahcompu (cm)	Media	28,2348	29,0635	27,0759	25,5638	28,4261	27,9152	29,2108	28,5043	29,7079	28,4571
	EE	0,4463	0,3798	0,2950	0,2643	0,2304	0,3338	0,2588	0,2693	0,2878	0,2633
phcompu (cm)	Media	8,6538	8,9023	10,1190	8,6725	10,9913	11,0468	11,0979	10,9465	11,7115	11,3601
	EE	0,1278	0,1183	0,1322	0,1102	0,0993	0,1695	0,1234	0,1194	0,1407	0,1191
slhcompu (cm)	Media	20,8036	21,5814	23,7277	23,2925	23,0663	22,9971	23,3539	24,1301	24,6487	23,9875
	EE	0,3143	0,2771	0,2660	0,2454	0,1800	0,2918	0,2018	0,2137	0,2515	0,2303
lhjue (cm)	Media	14,3684	14,4661	13,5923	12,8000	14,0843	14,0345	14,4919	14,1720	14,7491	14,0055
	EE	0,2267	0,1892	0,1609	0,1383	0,1219	0,1649	0,1406	0,1465	0,1559	0,1412
ahojue (cm)	Media	4,5421	4,4495	4,5551	4,3850	4,9120	5,1316	5,3072	4,9870	5,2348	5,0402
	EE	0,0745	0,0579	0,0483	0,0472	0,0457	0,0634	0,0520	0,0521	0,0555	0,0549
dinternodal (cm)	Media	14,0811	13,7333	13,1864	10,3069	12,9219	12,6140	12,8078	12,4971	13,2366	12,1657
	EE	0,3054	0,2656	0,2382	0,1945	0,1790	0,2659	0,2057	0,1875	0,2182	0,1976
nhojue (nº)	Media	4,4818	4,7124	5,8095	6,4850	5,3739	5,3626	5,1807	5,6301	5,4337	5,5540
	EE	0,0813	0,0689	0,0629	0,0720	0,0505	0,0759	0,0491	0,0551	0,0663	0,0597
slhcompu/ahcompu	Media	0,7533	0,7528	0,8905	0,9244	0,8227	0,8312	0,8093	0,8573	0,8377	0,8528
	EE	0,0094	0,0071	0,0092	0,0084	0,0061	0,0096	0,0069	0,0066	0,0076	0,0073

Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhjue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (nº de hojas); nhojue (nº de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta).

Los resultados del ANDEVA de efectos fijos de familia dentro de poblaciones y poblaciones, mostraron diferencias significativas para los 21 caracteres evaluados ($p < 0,0001$, Cuadro 13) excepto en efecto familia para el carácter diámetro 2/altura 3 ($p = 0,0013$). El carácter que encontró mayor diferencia entre medias de poblaciones fue el diámetro 1.

Cuadro 13. Valores p para el ANDEVA de efectos fijos y diferencias de medias de caracteres de plántulas para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

Caracteres	Probabilidades			Costa Rica				Bolivia					
	Bloque	Población	Familia	Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotaú	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra
alt1 (cm)	0,1482	<.0001	<.0001	D E	D	F	E	C	C	C B	A	C	B
nhojas1 (n°)	<.0001	<.0001	<.0001	D E	D	E	A B C	C D	A	A	A B	B C	A
phs (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	C D	C	D	A	C D	B	C D	B C	B C	C D
lht1 (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	D E	C D	F	E	C D	A B	B C	A	B C	C D
sh1 (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	D	C	E	E	C	B	B C	A	B C	C D
ah1 (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	D	D	E	E	C	A	A	A	B	B
diam1 (mm)	<.0001	<.0001	<.0001	I	H	G	F	E	A B	B C	A	D	C D
alt2 (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	A B	B C	E	E	D	C D	B C	A	C D	B C
diam2 (mm)	<.0001	<.0001	<.0001	F	F	E	D	C D	B C	A B	A	C	C
alt3 (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	A B	A B C	E	F	C D	A B C D	A B C D	A	B C D	D E
alt3diam2	0,015	<.0001	<.0001	A	B	C	E	C D	C D	D E	C D	C D	C D
diam2alt3	0,038	<.0001	0,0013	D	C	B	A	B	B	B	B C	B	B
lhcompu (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	E	D E	C	D	B C	B C	A B C	A B	A	A B
ahcompu (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	B C	A B	C	D	A B	B C	A	A B	A	A B
phcompu (cm)	0,0001	<.0001	<.0001	D	D	C	D	B	A B	A B	B	A	A B
silhcompu (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	D	D	A B C	C	B C	B C	A B C	A	A	A B
lhjue (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	A	A	B	C	A B	A B	A	A	A	A B
ahjue (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	D	D	D	D	C	A B	A	B C	A B	B C
dinternodal (cm)	<.0001	<.0001	<.0001	A	B	B	D	B	B C	B	B C	B	C
nhojue (n°)	<.0001	<.0001	<.0001	F	F	B	A	D E	D E	E	B C	D E	C D
silhcompu/ahcompu	<.0001	<.0001	<.0001	E	E	B	A	D	C D	D	C	C D	C

Letras distintas entre columnas indican diferencias significativas entre poblaciones (prueba de Duncan, $p < 0,05$). Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahjue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhjue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); silhcompu (sólo largo hoja compuesta).

Analizando las componentes de varianzas para los caracteres de plántulas (Cuadro 14) cabe destacar que las varianzas residuales generalmente registran valores muy superiores a los valores de las varianzas entre familias en la mayoría de los caracteres. Salvo en algunas excepciones como por ejemplo en el carácter diámetro 1 en que las varianzas resultan con valores muy similares para las poblaciones de Costa Rica, en cambio si analizamos las de Bolivia, las varianzas residuales superan a las familiares, excepto en las poblaciones de San Borja y Bolpebra donde resultó superior la varianza familiar. En el carácter altura 2 hay un patrón de comportamiento similar, donde se observan cercanías entre los valores de Costa Rica, donde en las poblaciones de La Cruz y Sardinal las varianzas familiares superan las varianzas residuales. Asimismo, en las poblaciones de Bolivia las diferencias son más marcadas, siendo siempre superiores las varianzas residuales, excepto en la población de San Borja en que la varianza familiar es superior a la residual. Nuevamente se repite el patrón de comportamiento para el carácter diámetro 2 y en la población de La Cruz (CR) la varianza familiar es superior a la residual.

Cuadro 14. Componentes de varianza para los caracteres de plántulas para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia obtenidos por estimación máximo verosímil restringida (REML)

Caracteres	Varianzas	Costa Rica				Bolivia					
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotau	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra
alt1 (cm)	familiar	2,5654	3,7349	3,2895	3,5925	3,0590	1,5058	1,4526	1,1419	5,5408	2,2534
	residual	7,8127	5,1786	6,0730	5,6848	5,6471	4,4765	3,1595	3,8964	7,2917	4,8984
nhojas1 (n°)	familiar	0,3941	0,2803	0,5942	0,1422	0,4144	0,0679	0,0441	0,0929	0,5065	0,1764
	residual	1,1425	0,9137	1,2813	1,5214	0,7859	0,7932	0,3123	0,5416	1,1064	0,6222
phs (cm)	familiar	0,1333	0,2613	0,6843	0,8810	0,2298	0,0231	0,0370	0,1350	0,3744	0,3669
	residual	0,7361	0,4731	0,8289	2,8910	0,5560	1,1251	0,6447	0,7162	1,5375	0,7927
lht1 (cm)	familiar	4,3867	6,6225	6,3222	3,3725	4,4432	1,3157	0,2668	2,1904	7,2413	5,6962
	residual	10,3537	8,9177	7,9393	12,3438	7,9026	8,5346	7,6779	8,8915	11,1912	9,7623
sh1 (cm)	familiar	3,0531	4,3451	3,3915	1,5323	2,7334	1,1092	0,1910	1,2471	4,3076	3,1129
	residual	7,0808	6,7942	5,5855	7,2126	5,6965	5,7966	5,6314	6,4432	8,3266	7,0329
ah1 (cm)	familiar	0,4396	0,7947	0,8552	0,4260	0,6308	0,2266	0,1311	0,2247	1,3172	1,2062
	residual	1,2387	0,9649	1,0200	1,5408	1,3240	1,8425	1,3316	1,8862	1,9650	1,6075
diam1 (mm)	familiar	0,3220	0,5354	0,6370	0,7040	0,4951	0,3443	0,0976	0,3277	0,7716	0,8382
	residual	0,3571	0,5410	0,6498	0,8000	0,7016	0,8054	0,6511	0,7176	0,6900	0,7550
alt2 (cm)	familiar	9,6426	18,5044	12,9867	9,8520	5,9010	4,3931	2,0944	3,0461	10,4640	7,3113
	residual	10,1373	10,6238	10,1547	13,1678	8,2247	9,4121	7,8524	6,7460	8,3159	11,1942
diam2 (mm)	familiar	1,1866	1,8558	1,5805	1,0402	0,8434	0,5685	0,1548	0,3596	1,2434	1,1629
	residual	1,5841	1,4165	2,7243	3,2785	2,8934	2,9714	2,7593	2,9527	2,0820	2,9013
alt3 (cm)	familiar	45,6169	85,6528	48,6693	42,9699	12,3760	15,9078	3,4525	18,3530	28,2558	15,0494
	residual	67,1000	97,7087	72,2408	98,2672	67,5111	63,3948	54,3181	54,1531	56,4985	65,4027
alt3diam2	familiar	0,2433	0,0980	0,2537	0,1859	0,0237	0,0337	0,0105	0,0970	0,0011	0,1344
	residual	0,7643	1,2759	0,6666	0,8172	0,5691	1,7016	0,9552	0,4312	0,4183	0,4689
diam2alt3	familiar	0,0002	0,0024	0,0008	0,0013	0,0001	0,0001	0,0000	0,0004	0,0000	0,0007
	residual	0,0008	0,0227	0,0029	0,0056	0,0026	0,0032	0,0029	0,0023	0,0018	0,0021
lhcompu (cm)	familiar	11,2505	13,5710	10,8799	9,4186	3,9392	1,6153	1,1722	5,0652	8,2546	8,0868
	residual	25,5423	28,0512	33,9509	30,8756	23,2677	23,0641	24,0798	23,2782	25,1752	29,2717
ahcompu (cm)	familiar	9,8141	9,9021	4,7820	3,9855	2,2314	1,0973	0,2608	1,9394	1,0703	2,1532
	residual	37,1861	34,9931	23,3194	23,0978	21,5772	17,6500	21,7558	21,2720	21,0331	23,2100
phcompu (cm)	familiar	0,9819	0,9593	1,1909	0,9869	0,3729	0,0000	0,3248	0,8148	0,7873	0,1973
	residual	2,9491	3,4232	4,9868	3,7704	4,2090	4,5514	4,7622	4,1552	4,8590	4,9821
slhcompu (cm)	familiar	5,8932	7,3182	4,5127	5,0692	1,9666	1,7238	0,5299	1,9568	3,7084	4,6967
	residual	16,5945	16,6258	19,9075	18,9950	13,1035	12,6232	12,9388	13,6137	14,6436	16,0169
lhojue (cm)	familiar	1,7336	2,3877	1,3585	0,9250	0,4662	0,1476	0,1470	0,5261	0,3592	0,2252
	residual	9,0055	8,7904	6,7403	6,0965	6,1295	4,3301	6,1761	6,2566	5,9809	6,9671
ahojue (cm)	familiar	0,1690	0,2877	0,0807	0,1258	0,0627	0,0934	0,0658	0,0627	0,0178	0,0988
	residual	1,0542	0,7649	0,6984	0,7641	0,8567	0,5857	0,8324	0,8097	0,8231	1,0087
dinternodal (cm)	familiar	5,8141	5,7818	3,2020	2,8307	0,8639	2,5574	0,0854	0,1696	0,2909	1,1069
	residual	10,9736	14,8380	13,9880	11,2835	11,2188	8,6544	11,2742	10,1727	10,4065	10,6140
nhojue (n°)	familiar	0,3729	0,4674	0,1953	0,3611	0,0901	0,0660	0,0027	0,1176	0,2451	0,2454
	residual	1,1773	1,0528	1,1213	1,6750	1,0629	0,8854	0,7702	0,8949	1,0281	1,1171
slhcompu/ahcompu	familiar	0,0002	0,0012	0,0036	0,0015	0,0008	0,0003	0,0003	0,0008	0,0021	0,0012
	residual	0,0212	0,0144	0,0239	0,0247	0,0155	0,0130	0,0146	0,0135	0,0136	0,0179

Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhojue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta).

4.2.1.2 Comparación de diversidad genética

Debido a las posibles diferencias entre las relaciones de parentesco entre las plántulas descendientes de familias se determinaron las heredabilidades con factor 3 y factor 4 a fin de trabajar con el factor que mejor explique los resultados de las heredabilidades. Con factor 3, los valores mínimos para las plántulas oscilan entre 0 para las poblaciones Yotaú (Bol) y San Borja (Bol) y 0,2817 para Sardinal (CR) (Cuadro 15). Por otra parte, los valores máximos oscilan entre 0,7160 para Sapecho (Bol) y 1,1654 para La Cruz (CR). Asimismo, los valores medios oscilan entre 0,1769 para La Chonta (Bol) y 0,7068 para La Cruz (CR). Teniendo en

cuenta los valores superiores a uno, hay sólo cuatro poblaciones que lo superan: La Cruz y Sardinal en Costa Rica y San Borja y Bolpebra en Bolivia.

Analizando los resultados de las heredabilidades con factor 4, se observa que los valores promedios mínimos oscilan entre 0 para Yotau (bol) y San Borja (Bol) y 0,3756 para Sardinal (CR), los valores promedios máximos se encuentran entre 0,9547 para Sapecho (Bol) y 1,5539 para La Cruz (CR), y los valores medios oscilan entre 0,2358 para La Chonta (Bol) y 0,9424 para La Cruz (CR). En contraste con lo ocurrido con los resultados con factor 3, en este caso existen siete poblaciones, Los Chiles, La Cruz, Sardinal y Pocosol (CR), y Jorge Cruz, San Borja y Bolpebra (Bol), que superan el valor de uno en los máximos valores de heredabilidad.

Cuadro 15. Estadísticas descriptivas de las heredabilidades promedio de caracteres de plántulas con factor 3 y 4 para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Poblaciones	Nºfam/indiv	h ² (factor 3)				h ² (factor 4)			
			Min	Max	SE	Media	Min	Max	SE	Media
Costa Rica	Los Chiles	18/465	0,0238	0,9832	0,2153	0,6185	0,0318	1,3109	0,2871	0,8247
	La Cruz	18/490	0,1998	1,1654	0,2637	0,7068	0,2664	1,5539	0,3516	0,9424
	Sardinal	21/555	0,2817	1,0784	0,2342	0,6645	0,3756	1,4379	0,3123	0,8860
	Pocosol	21/580	0,1639	0,9565	0,1912	0,5264	0,2185	1,2753	0,2550	0,7019
Bolivia	Jorge Cruz	19/540	0,0696	0,8840	0,2781	0,4550	0,0927	1,1786	0,3708	0,6067
	Yotau	7/195	0,0000	0,7242	0,2136	0,3040	0,0000	0,9656	0,2848	0,4053
	La Chonta	13/365	0,0103	0,7186	0,1734	0,1769	0,0137	0,9581	0,2312	0,2358
	Sapecho	13/380	0,0484	0,7160	0,1690	0,3844	0,0645	0,9547	0,2253	0,5125
	SanBorja	19/505	0,0000	1,0735	0,3415	0,5245	0,0000	1,4313	0,4553	0,6993
	Bolpebra	19/520	0,0911	1,0342	0,2617	0,5342	0,1214	1,3790	0,3489	0,7122

Analizando las heredabilidades para cada carácter y considerando el factor 3, se observa que el carácter solo largo hoja compuesta/ancho hoja compuesta registra el valor promedio más bajo con 0,1700 y el carácter altura 2 registra el valor más alto con 0,8891 (Cuadro 16). Los resultados de las poblaciones de Costa Rica no muestran valores de heredabilidad que superen la unidad, excepto los caracteres altura 2 y diámetro 2 para la población de La Cruz y altura 2 para la población de Sardinal (Cuadro 16). Asimismo, las poblaciones de Bolivia tampoco presentan valores superiores a uno, excepto en los caracteres diámetro 1 y altura 2 para la población de San Borja y en diámetro 1 para la población de Bolpebra (Cuadro 17). Analizando los valores de altura 1 (0,7378), altura 2 (0,8891), altura 3 (0,6282), diámetro 1 (0,8613) y diámetro 2 (0,6270), se observa que los mismos disminuyen a medida que transcurre el tiempo. Estos resultados podrían estar indicando la influencia del

efecto materno en los valores iniciales, tomados hasta los 100 días de vida de las plántulas, comparados con las últimas mediciones tomadas aproximadamente entre los 150 y 200 días. Finalmente, cabe destacar la correspondencia existente entre las heredabilidades más altas y las varianzas más elevadas.

Cuadro 16. Heredabilidades y varianzas de las heredabilidades con factor 3 de caracteres de plántulas para la población de Costa Rica, incluye medias de h^2 de ambos países

Caracteres	Costa Rica								ambos países
	Los Chiles		La Cruz		Sardinal		Pocosol		
	h^2	var h^2	h^2	var h^2	h^2	var h^2	h^2	var h^2	
alt1 (cm)	0,5946	0,08003	0,8859	0,11113	0,78	0,08679	0,8374	0,0941	0,7378
nhojas1 (n°)	0,6123	0,06918	0,5703	0,06228	0,7218	0,07385	0,2362	0,0185	0,5103
phs (cm)	0,3989	0,04436	0,7873	0,10291	0,9342	0,16421	0,568	0,0496	0,5204
lht1 (cm)	0,688	0,10157	0,8964	0,1205	0,9214	0,1367	0,53	0,0507	0,6430
sh1 (cm)	0,6946	0,10468	0,8418	0,10736	0,8226	0,11772	0,4473	0,042	0,5937
ah1 (cm)	0,6227	0,08941	0,9333	0,13584	0,9396	0,14603	0,5341	0,0517	0,6352
diam1 (mm)	0,965	0,15423	0,9965	0,1609	0,9933	0,16434	0,9565	0,1247	0,8613
alt2 (cm)	0,9832	0,17177	1,1654	0,18359	1,0784	0,14155	0,8991	0,1116	0,8891
diam2 (mm)	0,8995	0,13744	1,0857	0,16871	0,8056	0,146	0,5823	0,0544	0,6270
alt3 (cm)	0,8643	0,13188	0,9552	0,13666	0,861	0,10342	0,6998	0,0732	0,6282
alt3diam2	0,5835	0,06649	0,1998	0,015288	0,6482	0,06228	0,4691	0,0408	0,3126
diam2alt3	0,4809	0,050622	0,2608	0,016499	0,5551	0,05019	0,4671	0,0417	0,2904
lhcompu (cm)	0,7025	0,089851	0,7376	0,093599	0,5859	0,06877	0,5684	0,0478	0,4874
ahcompu (cm)	0,5182	0,060776	0,5421	0,054531	0,4363	0,03763	0,3848	0,0267	0,2944
phcompu (cm)	0,5996	0,077277	0,5388	0,059898	0,4849	0,05245	0,5154	0,0435	0,3444
slhcompu (cm)	0,6229	0,074101	0,7023	0,084994	0,4679	0,04926	0,522	0,0415	0,4491
lhojue (cm)	0,417	0,046714	0,528	0,053897	0,4309	0,0367	0,3492	0,0239	0,2555
ahojue (cm)	0,3642	0,042187	0,644	0,071329	0,2817	0,02881	0,3716	0,0281	0,2930
dinternodal (cm)	0,7717	0,11774	0,657	0,08216	0,4711	0,04238	0,5012	0,0448	0,3568
nhojue (n°)	0,5817	0,067672	0,7055	0,096008	0,3876	0,03697	0,4519	0,037	0,3804
slhcompu/ahcompu	0,0238	0,007929	0,2095	0,015611	0,3466	0,04967	0,1639	0,009	0,1700

Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhojue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta).

Cuadro 17. Heredabilidades y varianzas de las heredabilidades con factor 3 de caracteres de plántulas para la población de Bolivia

Caracteres	Bolivia											
	Jorge Cruz		Yotau		La Chonta		Sapecho		San Borja		Bolpebra	
	h ²	varh ²	h ²	varh ²	h ²	varh ²	h ²	varh ²	h ²	varh ²	h ²	varh ²
alt1 (cm)	0,7800	0,0835	0,6033	0,1571	0,7186	0,1066	0,5543	0,1000	0,9047	0,1593	0,7188	0,0930
nhojas1 (n°)	0,7700	0,0824	0,2192	0,0318	0,3305	0,0349	0,3832	0,1020	0,7169	0,1278	0,5429	0,0526
phs (cm)	0,6788	0,0704	0,0591	0,0101	0,1543	0,0106	0,4107	0,0437	0,4913	0,0649	0,7210	0,0987
lht1 (cm)	0,7940	0,0919	0,3535	0,0649	0,0975	0,0071	0,4951	0,0680	0,8461	0,1580	0,8078	0,1350
sh1 (cm)	0,7346	0,0818	0,4152	0,0829	0,0953	0,0071	0,4186	0,0540	0,7628	0,1428	0,7043	0,1145
ah1 (cm)	0,7319	0,0777	0,2961	0,0537	0,2468	0,0206	0,2886	0,0333	0,8591	0,1653	0,9002	0,1538
diam1 (mm)	0,8779	0,1068	0,6913	0,1915	0,3461	0,0323	0,7160	0,1298	1,0365	0,2020	1,0342	0,1923
alt2 (cm)	0,8840	0,1123	0,7242	0,2084	0,5218	0,0595	0,7118	0,1151	1,0735	0,2292	0,8496	0,1483
diam2 (mm)	0,5524	0,0515	0,4151	0,0841	0,1514	0,0112	0,2938	0,0360	0,8164	0,1634	0,6674	0,0988
alt3 (cm)	0,4024	0,0301	0,5012	0,1122	0,1692	0,0124	0,6060	0,0822	0,7501	0,1619	0,4728	0,0765
alt3diam2	0,1155	0,0057	0,0571	0,0092	0,0324	0,0044	0,4656	0,0503	0,0078	0,0042	0,5467	0,0640
diam2alt3	0,0696	0,0038	0,1024	0,0163	0,0291	0,0035	0,3525	0,0326	0,0000	0,0000	0,5861	0,0859
lhcompu (cm)	0,3794	0,0278	0,1843	0,0281	0,1331	0,0109	0,4548	0,0481	0,5941	0,0819	0,5338	0,0888
ahcompu (cm)	0,2571	0,0164	0,1659	0,0254	0,0351	0,0075	0,2313	0,0192	0,1386	0,0150	0,2347	0,0362
phcompu (cm)	0,2258	0,0133	0,0000	0,0000	0,1800	0,0132	0,4226	0,0421	0,3671	0,0441	0,1101	0,0149
slhcompu (cm)	0,3463	0,0244	0,3218	0,0580	0,1136	0,0101	0,3349	0,0306	0,5043	0,0646	0,5545	0,0832
lhjue (cm)	0,1980	0,0116	0,0957	0,0158	0,0682	0,0076	0,2160	0,0172	0,1608	0,0160	0,0911	0,0154
ahojue (cm)	0,1915	0,0104	0,3628	0,0922	0,2047	0,0232	0,2012	0,0167	0,0622	0,0075	0,2457	0,0332
dinternodal (cm)	0,2002	0,0126	0,5572	0,1482	0,0224	0,0038	0,0484	0,0041	0,0794	0,0096	0,2589	0,0290
nhojue (n°)	0,2175	0,0117	0,1946	0,0286	0,0103	0,0024	0,3123	0,0274	0,4843	0,0605	0,4579	0,0622
slhcompu/ahcompu	0,1481	0,0077	0,0632	0,0127	0,0543	0,0051	0,1538	0,0108	0,3579	0,0331	0,1792	0,0132

Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhjue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta).

Para determinar la cuota porcentual de la variabilidad respecto a la media de cada variable, se calcularon las medias del CVGA discriminado por carácter (Cuadro 18). Los valores medios oscilan entre un mínimo de 8% para el carácter solo largo hoja compuesta/ancho hoja compuesta y un máximo de 34% para el carácter largo pecíolo hoja simple. Los valores mínimos oscilan entre 0% para el carácter diámetro 2/altura 3 y 16% para altura 1, mientras que los valores máximos oscilan entre un 13% para el carácter solo largo hoja compuesta/ancho hoja compuesta y un 61% para el carácter pecíolo hoja simple. Cabe destacar que los caracteres expuestos en el siguiente cuadro están distribuidos en forma cronológica y se observa que en general los CVGA van disminuyendo a medida que fue transcurriendo el tiempo. Asimismo, cabe señalar que el carácter relacionado con la altura de las plántulas fue disminuyendo a medida que transcurrió el tiempo, por ejemplo altura 1 tenía un valor de 31%, altura 2 bajó a 28% y finalmente altura 3 registró el valor de 24%. Del mismo modo el carácter diámetro inició en diámetro 1 con el valor de 28% y en diámetro 2 se

obtuvo el valor de 20%. Esto se podría asociar con la influencia del efecto materno en los primeros estadios de las plántulas, que podrían haber incrementado los valores iniciales de heredabilidad.

Cuadro 18. Coeficientes de variación genética aditiva (%) para los caracteres de plántulas en las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

Caracteres	Costa Rica				Bolivia						Mínimo	Máximo	Medias
	Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotau	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra			
alt1 (cm)	34	38	44	42	31	22	20	16	40	24	16	44	31
nhojas1 (n°)	43	30	53	20	35	13	10	15	38	21	10	53	28
phs (cm)	26	34	61	51	33	10	14	25	39	42	10	61	34
lht1 (cm)	27	31	36	24	26	13	6	17	32	29	6	36	24
sh1 (cm)	28	31	33	22	25	15	6	15	30	26	6	33	23
ah1 (cm)	25	32	38	26	25	13	10	14	33	33	10	38	25
diam1 (mm)	29	34	35	34	27	21	11	20	32	33	11	35	28
alt2 (cm)	29	41	40	34	25	21	14	16	31	26	14	41	28
diam2 (mm)	29	34	26	20	18	14	7	11	21	20	7	34	20
alt3 (cm)	30	40	34	34	16	18	9	19	24	18	9	40	24
alt3diam2	16	11	24	23	7	9	5	15	2	18	2	24	13
diam2alt3	16	49	23	25	6	8	4	15	0	20	0	49	17
lhcompu (cm)	23	24	19	19	12	7	6	13	16	16	6	24	16
ahcompu (cm)	22	22	16	16	11	8	3	10	7	10	3	22	12
phcompu (cm)	23	22	22	23	11	0	10	16	15	8	0	23	15
slhcompu (cm)	23	25	18	19	12	11	6	12	16	18	6	25	16
lhjue (cm)	18	21	17	15	10	5	5	10	8	7	5	21	12
ahjue (cm)	18	24	12	16	10	12	10	10	5	12	5	24	13
dinternodal (cm)	34	35	27	33	14	25	5	7	8	17	5	35	21
nhojue (n°)	27	29	15	19	11	10	2	12	18	18	2	29	16
slhcompu/ahcompu	3	9	13	8	7	4	4	6	11	8	3	13	8

Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahjue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhjue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta).

4.2.1.3 Comparación de diferenciación genética

Los Q_{st} como promedios de las relaciones por pares de familias (Cuadro 19), han generado un total de 45 relaciones. El Q_{st} promedio mínimo se manifiesta en la relación de las poblaciones de Jorge Cruz (Bol) y Bolpebra (Bol) con el valor de 0,0060, el máximo promedio es de 0,2498 y se lo encuentra en la relación de Los Chiles (CR) con La Chonta (Bol).

Analizando los valores de Q_{st} de pares de poblaciones ordenados en forma ascendente, considerando los caracteres de plántulas, se observa claramente que los pares de poblaciones de Bolivia forman un agrupamiento que presenta valores bajos, entre 0,0060 y 0,0387. Esto indicaría la tendencia entre dichos pares de poblaciones a poseer una baja diferenciación genética. Por el contrario, los pares de poblaciones de Costa Rica presentan una mayor

variación dentro del rango de valores de Qst. Así, por ejemplo, Los Chiles y La Cruz presentan un valor de Qst de 0,0076, Sardinal y Pocosol presentan un valor de 0,0314, La Cruz y Sardinal presentan un valor de 0,0792, Los Chiles y Sardinal presentan un valor de 0,1103, La Cruz y Pocosol presentan un valor de 0,1231 y Los Chiles y Pocosol presentan un valor de 0,1652. Esto indicaría que algunos pares de poblaciones de Costa Rica tienen baja diferenciación genética y en otros pares existe una diferenciación genética más marcada. Los patrones de comportamiento de estos pares de poblaciones son muy similares a los observados en el análisis de los Qst mediante pares de caracteres de semillas (Cuadro 10).

Cuadro 19. Qst promedios de los 21 caracteres de plántulas para pares de poblaciones de Costa Rica y Bolivia (sombreado)

Pob 1	Pob 2	Qst promedio	Pob 1	Pob 2	Qst promedio
Jorge Cruz	Bolpebra	0,0060	La Cruz	San Borja	0,1030
Yotau	Bolpebra	0,0063	Pocosol	Jorge Cruz	0,1098
Los Chiles	La Cruz	0,0076	La Cruz	Jorge Cruz	0,1102
San Borja	Bolpebra	0,0100	Los Chiles	Sardinal	0,1103
Jorge Cruz	San Borja	0,0106	Pocosol	San Borja	0,1124
Jorge Cruz	Yotau	0,0119	La Cruz	Bolpebra	0,1128
Sapecho	Bolpebra	0,0133	Sardinal	La Chonta	0,1231
Yotau	Sapecho	0,0144	La Cruz	Pocosol	0,1231
Yotau	San Borja	0,0165	Pocosol	Yotau	0,1253
Yotau	La Chonta	0,0256	La Cruz	Yotau	0,1297
La Chonta	Bolpebra	0,0260	La Cruz	Sapecho	0,1494
Sapecho	San Borja	0,0274	Los Chiles	San Borja	0,1513
Jorge Cruz	Sapecho	0,0299	Pocosol	Sapecho	0,1529
Sardinal	Pocosol	0,0314	La Cruz	La Chonta	0,1561
Jorge Cruz	La Chonta	0,0332	Los Chiles	Bolpebra	0,1619
La Chonta	San Borja	0,0384	Los Chiles	Pocosol	0,1652
La Chonta	Sapecho	0,0387	Los Chiles	Jorge Cruz	0,1664
Sardinal	Jorge Cruz	0,0422	Pocosol	La Chonta	0,1926
Sardinal	Bolpebra	0,0432	Los Chiles	Yotau	0,2148
Sardinal	San Borja	0,0530	Los Chiles	Sapecho	0,2279
Sardinal	Yotau	0,0747	Los Chiles	La Chonta	0,2498
La Cruz	Sardinal	0,0792			
Pocosol	Bolpebra	0,0870			
Sardinal	Sapecho	0,0943			

Los Qst promedios (Cuadro 20) se calcularon relacionando las 10 poblaciones entre sí, las varianzas entre poblaciones, las varianzas entre familias, la varianza residual y el error estándar, todos se encuentran discriminados por caracteres. El Qst promedio más bajo lo encontramos para el carácter pecíolo hoja simple con 0,0143, mientras el valor máximo es

Cuadro 20. Componentes de varianza para los caracteres de plántulas obtenidos por estimación máximo verosímil restringida (REML), y Qst promedios y error estándar de poblaciones de Costa Rica y Bolivia (relacionando las 10 poblaciones)

Caracteres	Tipo Varianza	Varianza	Pob	Fam	Qst	Var(VarPobla)	Error Qst
alt1 (cm)	poblacional	1,9553	39,1691	60,8309	0,0745	1,0450	0,0015
	familiar	3,0367					
nhojas1 (n°)	poblacional	0,1510	33,3017	66,6983	0,0587	0,0069	0,0010
	familiar	0,3025					
phs (cm)	poblacional	0,0395	10,4023	89,5977	0,0143	0,0009	0,0001
	familiar	0,3403					
lht1 (cm)	poblacional	1,0868	20,0126	79,9874	0,0303	0,4524	0,0004
	familiar	4,3438					
sh1 (cm)	poblacional	1,2260	32,4571	67,5429	0,0567	0,4481	0,0010
	familiar	2,5513					
ah1 (cm)	poblacional	0,7587	55,7074	44,2926	0,1359	0,0000	0,0000
	familiar	0,6032					
diam1 (mm)	poblacional	0,4643	47,8489	52,1511	0,1029	0,0565	0,0028
	familiar	0,5061					
alt2 (cm)	poblacional	1,4072	13,6917	86,3083	0,0194	0,8671	0,0002
	familiar	8,8705					
diam2 (mm)	poblacional	1,7600	64,0692	35,9308	0,1823	0,7511	0,0081
	familiar	0,9870					
alt3 (cm)	poblacional	4,1325	10,9588	89,0412	0,0152	8,9987	0,0001
	familiar	33,5774					
alt3diam2	poblacional	0,6261	84,6766	15,3234	0,4085	0,0900	0,0383
	familiar	0,1133					
diam2alt3	poblacional	0,0011	65,7301	34,2699	0,1934	0,0000	0,0092
	familiar	0,0006					
lhcompu (cm)	poblacional	4,0502	34,9085	65,0915	0,0628	4,8263	0,0012
	familiar	7,5521					
ahcompu (cm)	poblacional	1,2209	22,7975	77,2025	0,0356	-0,0008	0,0000
	familiar	4,1345					
phcompu (cm)	poblacional	1,3230	66,0133	33,9867	0,1954	0,4258	0,0093
	familiar	0,6811					
slhcompu (cm)	poblacional	0,9298	19,4951	80,5049	0,0294	0,3487	0,0003
	familiar	3,8398					
lhojue (cm)	poblacional	0,2891	23,7084	76,2916	0,0374	0,0298	0,0005
	familiar	0,9303					
ahojue (cm)	poblacional	0,1023	47,9698	52,0302	0,1033	0,0028	0,0029
	familiar	0,1110					
dinternodal (cm)	poblacional	1,1230	33,5076	66,4924	0,0593	0,3680	0,0010
	familiar	2,2284					
nhojue (n°)	poblacional	0,3227	59,3478	40,6522	0,1543	0,0256	0,0059
	familiar	0,2210					
slhcompu/ ahcompu	poblacional	0,0030	71,1949	28,8051	0,2360	0,0000	0,0135
	familiar	0,0012					

Abreviaciones : ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhojue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); slhcompu (sólo largo hoja compuesta).

0,4085 para el carácter altura 3/diámetro 2. Las varianzas promedio entre poblaciones resultaron menores que las varianzas promedio entre familias (Figura 4).

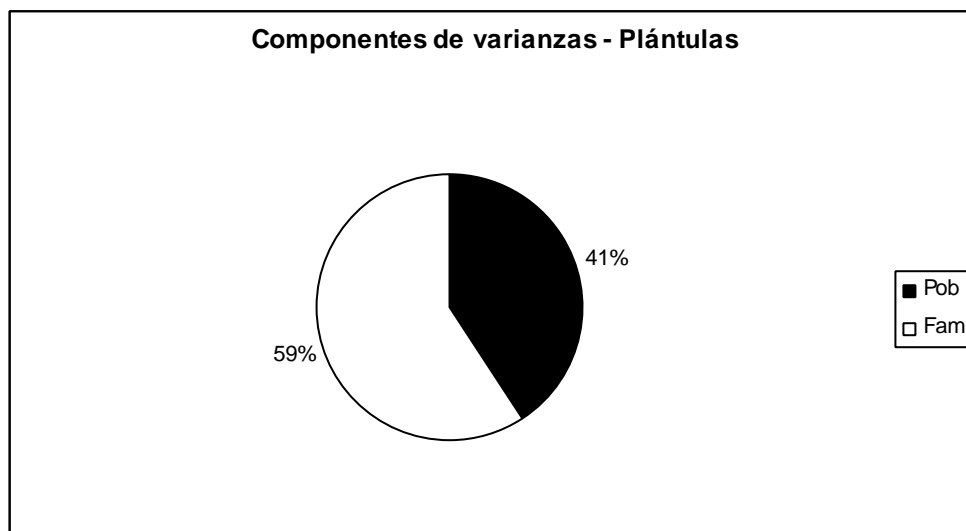


Figura 4. Componentes de varianzas de plántulas entre y dentro poblaciones (comparación entre las 10 poblaciones)

4.2.2 Materia seca

4.2.2.1 Análisis descriptivo de las poblaciones

Los valores mínimos y máximos de las medias para los siete caracteres de materia seca se encuentran distribuidos entre las poblaciones de ambos países (Cuadro 21). Los valores de los caracteres seco/húmedo pecíolo, seco/húmedo hoja, seco/húmedo tallo y seco/húmedo raíz oscilan aproximadamente en el rango de 0,30 a 0,45, no mostrando diferencias notables entre las poblaciones o países, lo mismo ocurre con seco raíz y seco/aéreo raíz que oscilan en otro rango de valores. Sin embargo, para el carácter seco aéreo, los valores oscilan entre 15,81 g para la población de Los Chiles (CR) y 24,15 g para la población La Chonta (Bol). Bolivia presenta los valores más altos, lo que induciría a pensar que las plantas de dichas poblaciones han crecido más que las plantas de las poblaciones de Costa Rica.

Cuadro 21. Medias y error estándar (EE) de caracteres de materia seca de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

Caracteres	Nº ptas	Costa Rica				Bolivia					
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotaú	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra
		90	90	105	105	95	35	65	65	95	95
shpec	Media	0,3441	0,3320	0,3513	0,3639	0,3370	0,3322	0,3323	0,3360	0,3392	0,3312
	EE	0,0074	0,0059	0,0071	0,0059	0,0062	0,0092	0,0069	0,0064	0,0067	0,0063
shhoj	Media	0,3714	0,3576	0,3805	0,3708	0,3615	0,3517	0,3482	0,3597	0,3576	0,3599
	EE	0,0046	0,0047	0,0049	0,0060	0,0048	0,0099	0,0047	0,0050	0,0057	0,0039
shtal	Media	0,3302	0,3116	0,3086	0,3188	0,3143	0,3129	0,3134	0,3214	0,3267	0,3118
	EE	0,0049	0,0035	0,0051	0,0046	0,0043	0,0045	0,0044	0,0042	0,0052	0,0044
shra	Media	0,4409	0,3978	0,4416	0,3521	0,4320	0,4082	0,4422	0,4491	0,4317	0,3985
	EE	0,0153	0,0158	0,0128	0,0096	0,0121	0,0299	0,0204	0,0174	0,0230	0,0152
saereo (g)	Media	15,8089	16,5418	19,5064	21,6111	21,7639	23,8057	24,1494	22,6687	21,7969	22,4729
	EE	0,8459	0,7901	0,8109	0,9886	0,6630	1,2047	0,8568	0,9004	0,8882	0,8173
sraiz (g)	Media	4,2344	4,3726	6,3872	7,3871	6,4943	7,3698	7,5779	6,7838	6,6380	6,5340
	EE	0,2268	0,2362	0,2953	0,3608	0,2218	0,3989	0,2446	0,2767	0,2418	0,2737
sar	Media	3,7780	3,8718	3,1677	3,0657	3,4378	3,3096	3,1934	3,3873	3,3057	3,5164
	EE	0,0909	0,1059	0,0871	0,0973	0,0917	0,1396	0,0660	0,0974	0,0847	0,0872

Abreviaciones: shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

Los resultados del ANDEVA de efectos fijos de familia dentro de población y entre poblaciones, mostraron diferencias significativas para los siete caracteres evaluados ($p < 0,0001$, Cuadro 22). Las variables que más se diferenciaron entre poblaciones fueron seco hoja tallo, seco aéreo, seco raíz y seco aéreo raíz.

Cuadro 22. Valores p para el ANDEVA de efectos fijos y diferencias de medias de caracteres de materia seca para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Población	Caracteres						
		shpec	shhoj	shtal	shra	saereo (g)	sraiz (g)	sar
		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
Costa Rica	Los Chiles	B C	A B	A B	A	D	D	A
	La Cruz	C	C	C D	B	D	D	A
	Sardinal	A B	A	D	A	C	C	C D
	Pocosol	A	A B	B C D	C	B	A B	D
Bolivia	Jorge Cruz	B C	B C	C D	A	B	C	B C
	Yotaú	C	C	C D	B	A B	A B	B C D
	La Chonta	C	C	C D	A	A	A	C D
	Sapecho	B C	B C	A B C	A	A B	B C	B C
	San Borja	B C	C	A B	A	B	B C	B C D
	Bolpebra	C	B C	C D	B	A B	C	B

Letras distintas entre columnas indican diferencias significativas entre poblaciones (prueba de Duncan, $p < 0,05$). Abreviaciones: shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

Analizando las componentes de varianzas para los caracteres de materia seca (Cuadro 23) cabe destacar que las varianzas residuales en la mayoría de los casos registraron valores

superiores a los valores de las varianzas familiares. Excepto en el caso del carácter seco/húmedo raíz donde en todos los casos la varianza familiar fue superior a la varianza residual.

Cuadro 23. Componentes de varianza para los caracteres de materia seca para las poblaciones de Costa Rica y Bolivia obtenidos por estimación máximo verosímil restringida (REML)

Caracteres	Varianzas	Costa Rica				Bolivia					
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotaú	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra
shpec	familiar	0,0010	0,0007	0,0012	0,0010	0,0006	0,0006	0,0013	0,0004	0,0011	0,0006
	residual	0,0018	0,0010	0,0017	0,0011	0,0016	0,0012	0,0006	0,0013	0,0008	0,0013
shhoj	familiar	0,0002	0,0007	0,0007	0,0010	0,0006	0,0011	0,0004	0,0006	0,0006	0,0001
	residual	0,0009	0,0005	0,0006	0,0013	0,0008	0,0010	0,0005	0,0004	0,0008	0,0006
shtal	familiar	0,0008	0,0003	0,0007	0,0005	0,0003	0,0000	0,0004	0,0000	0,0008	0,0003
	residual	0,0004	0,0004	0,0008	0,0008	0,0008	0,0004	0,0003	0,0007	0,0004	0,0007
shra	familiar	0,0093	0,0096	0,0075	0,0034	0,0070	0,0198	0,0155	0,0107	0,0164	0,0066
	residual	0,0022	0,0031	0,0022	0,0023	0,0017	0,0010	0,0014	0,0017	0,0059	0,0045
saereo (g)	familiar	15,6386	20,0936	19,6803	7,9786	8,4415	6,8543	2,7098	10,1125	12,6329	18,1358
	residual	20,1710	13,9428	19,3146	52,8720	16,9174	24,3058	26,0637	22,0409	22,5636	16,5203
sraíz (g)	familiar	1,2086	1,7843	1,7423	0,0000	0,6057	0,7465	0,3814	1,1236	0,9135	2,3132
	residual	1,3741	1,1423	3,3478	8,0707	2,2197	2,6690	1,9718	1,9208	1,6807	1,6113
sar	familiar	0,1196	0,2267	0,0510	0,2321	0,1033	0,0000	0,0000	0,1001	0,0000	0,0494
	residual	0,2901	0,3647	0,3830	0,3712	0,3795	0,4091	0,1696	0,2748	0,3087	0,3101

Abreviaciones: shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

4.2.2.2 Comparación de diversidad genética

Analizando las heredabilidades con factor 3 y sus varianzas (Cuadro 24), discriminadas para los 7 caracteres de materia seca, los valores medios oscilan entre un mínimo 0,4182 para el carácter seco/aéreo raíz y un máximo 1,3087 para el carácter seco/húmedo raíz. Cabe destacar que éste es el único carácter donde la heredabilidad supera el valor de uno en todas las poblaciones. Los otros caracteres poseen algunos valores que superan la unidad. Asimismo, hay algunos caracteres que tienen el valor cero de heredabilidad y son: seco raíz para la población de Pocosol (CR), seco/húmedo tallo y seco/aéreo raíz para la población de Yotaú (Bol) y seco/aéreo raíz para las poblaciones de La Chonta y San Borja ambas de Bolivia.

Las heredabilidades en materia seca descriptas en relación a los caracteres, definen al carácter seco/húmedo raíz con el valor 1,3087 como el más elevado, lo que nos indicaría entonces que la relación de peso seco/peso húmedo de la raíz es el valor que más expresa la heredabilidad, sin embargo los otros caracteres que relacionan caracteres medidos de la parte

aérea ofrecen valores de heredabilidad aproximadamente entre 0,7000 y 0,9000, por lo que se supondría que no son despreciables a la hora de utilizarlos para evaluar la diversidad genética de la especie. Sin embargo cabe aclarar que hay dos caracteres que presentan heredabilidades 0, seco/húmedo tallo en la población de Yotaú, y seco raíz en la población de Pocosol, de igual manera, el carácter seco/aéreo raíz, con la media más baja de 0,4182, cuenta con 3 poblaciones (Yotaú, La Chonta y San Borja) que aportan valores 0 de heredabilidad, todos estos valores tan bajos seguramente inciden en la tendencia descendente de dichos valores.

Cuadro 24. Heredabilidades de materia seca con factor 3 y sus varianzas

Caracteres		Costa Rica				Bolivia						media total
		Los Chiles	La Cruz	Sardinal	Pocosol	Jorge Cruz	Yotaú	La Chonta	Sapecho	San Borja	Bolpebra	
shpec	h ²	0,7950	0,8686	0,8739	0,9692	0,6444	0,7624	1,2288	0,5529	1,1243	0,7031	0,8523
	varh ²	0,2194	0,2072	0,1984	0,1823	0,1811	0,5588	0,3337	0,2644	0,2641	0,2404	
shhoj	h ²	0,3954	1,1034	1,0454	0,9134	0,9227	1,0248	0,9789	1,1211	0,8792	0,4132	0,8797
	varh ²	0,2018	0,2286	0,1981	0,1775	0,1978	0,6143	0,3025	0,3194	0,2384	0,1988	
shtal	h ²	1,2039	0,8884	0,9840	0,8528	0,6511	0,0000	1,0613	0,0220	1,1893	0,6570	0,7510
	varh ²	0,2522	0,2323	0,1993	0,1748	0,1814	0,0000	0,3120	0,2438	0,2778	0,2570	
shra	h ²	1,3412	1,2942	1,3091	1,1215	1,3408	1,4638	1,4343	1,3919	1,2723	1,1178	1,3087
	varh ²	0,2627	0,2475	0,2229	0,1919	0,2332	0,7381	0,3643	0,3576	0,2738	0,2486	
saereo (g)	h ²	0,9119	1,1136	1,0062	0,3478	0,7492	0,5409	0,2582	0,7178	0,7924	1,0306	0,7469
	varh ²	0,2322	0,2622	0,2187	0,1567	0,1867	0,5228	0,2493	0,2769	0,3124	0,3227	
sraiz (g)	h ²	0,9564	1,1363	0,7650	0,0000	0,5296	0,5381	0,4184	0,8087	0,7813	1,1125	0,7046
	varh ²	0,2362	0,2486	0,2122	0,0000	0,1758	0,5224	0,2564	0,2850	0,2983	0,3083	
sar	h ²	0,6779	0,8313	0,3157	0,8336	0,5289	0,0000	0,0000	0,6322	0,0000	0,3622	0,4182
	varh ²	0,2162	0,2674	0,1786	0,1891	0,1758	0,0000	0,0000	0,2701	0,0000	0,2119	

Abreviaciones: shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraiz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

Para determinar la cuota porcentual de la variabilidad respecto a la media de cada variable, se calcularon las medias del CVGA discriminado por carácter (Cuadro 25). Los valores medios oscilaron entre el valor mínimo de 11% para el carácter seco/húmedo tallo y el valor máximo de 48% para el carácter seco/húmedo aéreo. Los valores mínimos oscilaron entre el valor 0% para los caracteres seco/húmedo tallo, seco raíz y seco/aéreo raíz, mientras que los valores máximos oscilaron entre 18% para el carácter seco/húmedo tallo y 69% para el carácter seco/húmedo raíz. Cabe aclarar que algunas poblaciones poseen un coeficiente igual a 0% en relación a determinados caracteres.

Cuadro 25. Coeficientes de varianza genética aditiva (%) para los caracteres de materia seca en las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Poblaciones	shpec	shhoj	shtal	shra	saereo (g)	sraíz (g)	sar
Costa Rica	Los Chiles	18	7	17	44	50	52	18
	La Cruz	16	14	10	49	54	61	25
	Sardinal	20	14	18	39	45	41	14
	Pocosol	18	17	14	33	26	0	31
Bolivia	Jorge Cruz	15	14	11	39	27	24	19
	Yotaú	15	19	0	69	22	23	0
	La Chonta	22	12	13	56	14	16	0
	Sapecho	11	14	1	46	28	31	19
	San Borja	20	13	17	59	33	29	0
	Bolpebra	15	6	10	41	38	47	13
Mínimo		11	6	0	33	14	0	0
Máximo		22	19	18	69	54	61	31
Media		17	13	11	48	34	32	14

Abreviaciones: shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

4.2.2.3 Comparación de diferenciación genética

En los Q_{st} promedios relacionando las 10 poblaciones entre si y discriminados por caracteres (Cuadro 26), el valor promedio mínimo para Q_{st} es de 0,0039 para el carácter seco/húmedo tallo y el máximo valor es de 0,1326 para el carácter seco raíz. Las varianzas promedio entre poblaciones resultaron menores que las varianzas promedio entre familias (Figura 5).



Figura 5. Componentes de varianzas de materia seca entre y dentro poblaciones (comparación entre las 10 poblaciones)

Cuadro 26. Componentes de varianza para los caracteres de materia seca obtenidos por estimación máximo verosímil restringida (REML), y Qst promedios y error estándar de poblaciones de Costa Rica y Bolivia (relacionando las 10 poblaciones, no de a pares)

Caracteres	Tipo Varianza	Varianza	Pob	Fam	Qst	Var(VarPobla)	Error Qst
shpec	poblacional	0,0000491	5,3185	94,6815	0,0070	2,39496E-08	0,0005
	familiar	0,0008741					
shhoj	poblacional	4,251E-05	6,8069	93,1931	0,0090	9,54927E-09	0,0004
	familiar	0,000582					
shtal	poblacional	1,409E-05	3,0426	96,9574	0,0039	6,04046E-09	0,0005
	familiar	0,000449					
shra	poblacional	0,0004057	4,1169	95,8831	0,0053	1,41129E-06	0,0002
	familiar	0,0094489					
saereo (g)	poblacional	6,93148	36,5236	63,4764	0,0671	6,59148	0,0006
	familiar	12,04659					
sraiz (g)	poblacional	1,26209	55,0072	44,9928	0,1326	0,0649	0,0007
	familiar	1,03232					
sar	poblacional	0,05614	37,9606	62,0394	0,0711	0,0007156	0,0011
	familiar	0,09175					

Abreviaciones: shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

4.3 Análisis multivariado

4.3.1 Análisis de la información de caracteres cuantitativos

El análisis de componentes principales (Figura 6) para todas las características cuantitativas evaluadas permitió explicar un 78,3% de la variabilidad total con los dos primeros ejes. En el bi-plot se puede observar que las poblaciones de Bolivia están muy cercanas, indicando poca variabilidad. Por el contrario, las poblaciones de Costa Rica presentan mayor variabilidad, y a su vez forman dos grupos, uno compuesto por las poblaciones de Los Chiles y La Cruz, y otro formado por las poblaciones de Pocosol y Sardinal. Respecto a las variables, largo y altura 3/diámetro 2 están correlacionadas y altos valores de estas variables están asociados a Los Chiles y La Cruz. Las variables seco/húmedo hojas y seco/húmedo pecíolo están correlacionadas positivamente y altos valores de ellas se asocian a las poblaciones de Sardinal y Pocosol. Las variables altura 1, ancho hoja simple, ancho hojuela, peso, pecíolo hoja compuesta, número de hojas 1, diámetro 1 y largo hoja compuesta están correlacionadas positivamente y altos valores de ellas se asocian a las poblaciones de Bolivia.

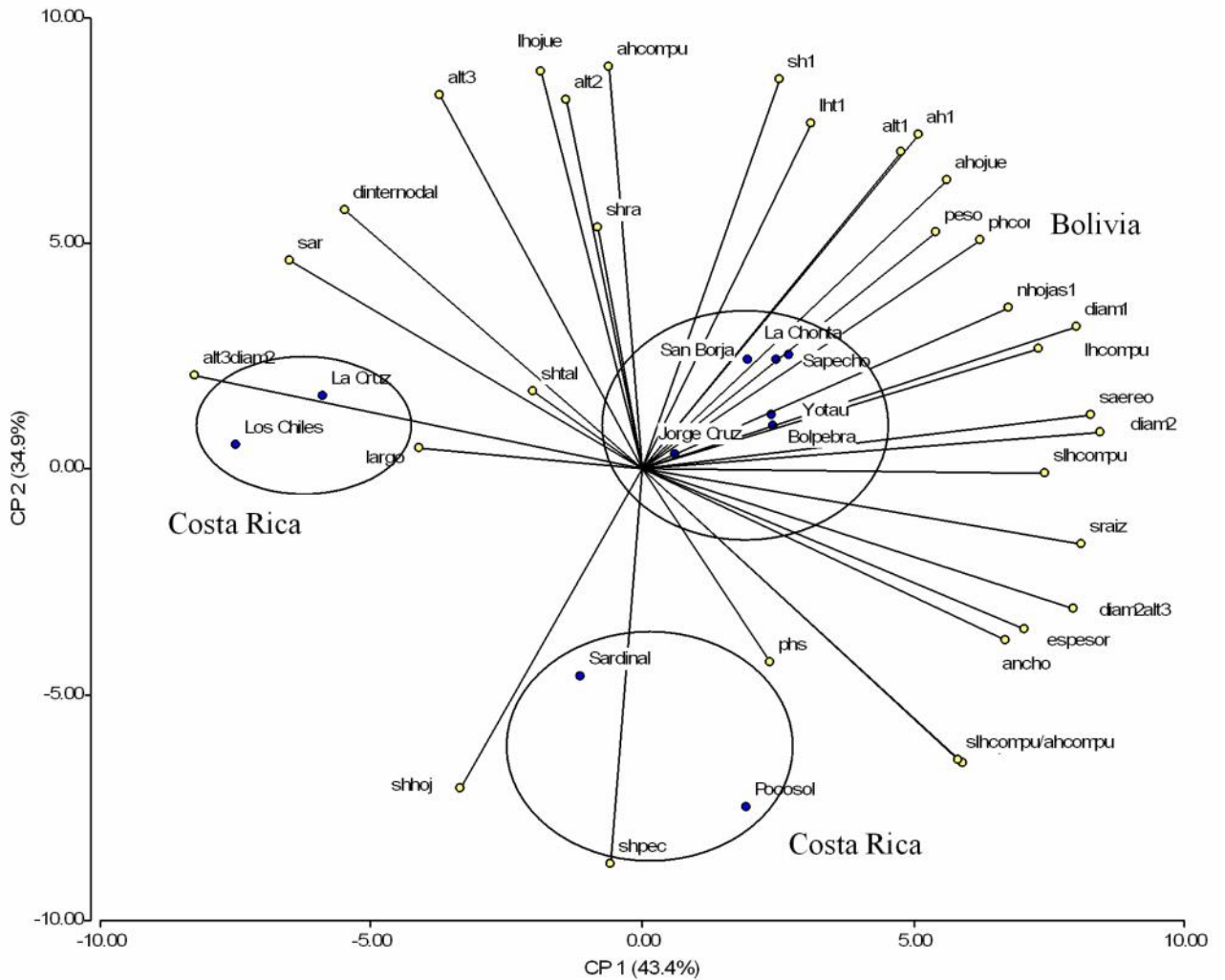


Figura 6. Biplot obtenido mediante análisis de componentes principales usando los descriptores de semillas, plántulas y materia seca de las poblaciones de caoba de Costa Rica y Bolivia

Abreviaciones en Figura 6: ah (ancho hoja simple); ahcompu (ancho hoja compuesta); ahojue (ancho hojuela); alt1 (altura planta 1^{er} medición); alt2 (altura planta 2^{da} medición); alt3 (altura planta 3^{ra} medición); diam1 (diámetro tallo en la base 1^{er} medición); diam2 (diámetro tallo en la base 2^{da} medición); dinternodal (distancia últimos cuatro entrenudos); lhcompu (largo hoja compuesta); lhojue (largo hojuela); lht1 (largo hoja total simple); nhojas1 (n° de hojas); nhojue (n° de hojuelas); phs (largo pecíolo); phcompu (pecíolo hoja compuesta); sh (sólo hoja); silhcompu (sólo largo hoja compuesta); shpec (seco/húmedo pecíolo); shhoj (seco/húmedo hoja); shtal (seco/húmedo tallo); shra (seco/húmedo raíz); saereo (seco aereo); sraíz (seco raíz); sar (seco aereo/raíz).

El análisis de coordenadas principales realizado con todos los caracteres cuantitativos permitió explicar el 78,3% de la variabilidad total (Figura 7). El árbol de recorridos mínimos

presenta a las poblaciones de Costa Rica mostrando la mayor variabilidad, a su vez Pocosol y Sardinal se presentan cercanas y también las poblaciones de Los Chiles y La Cruz. Las poblaciones de Bolivia, al igual que en componentes principales, se encuentran mucho más cercanas entre si.

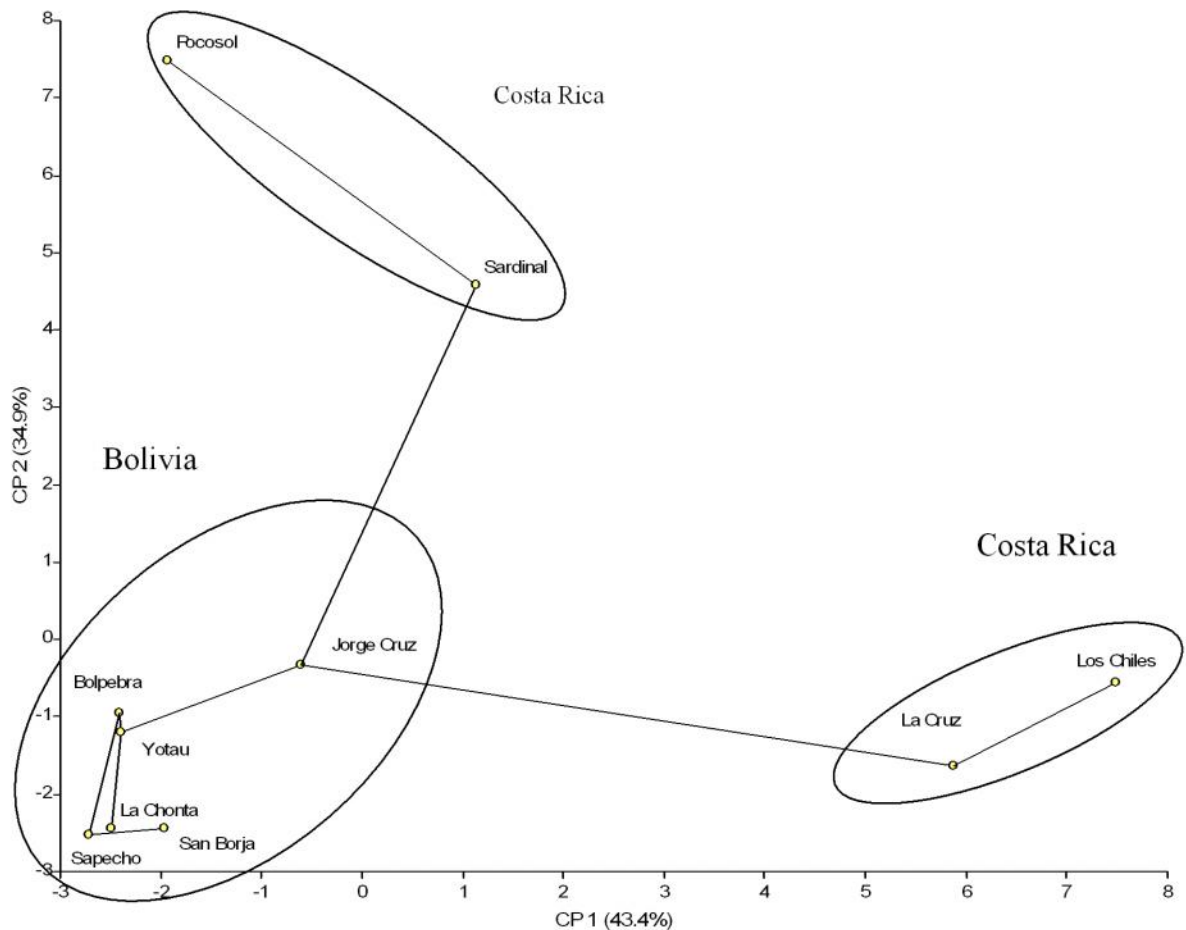


Figura 7. *Árbol de recorrido mínimo obtenido mediante análisis de coordenadas principales usando distancia euclídea y datos estandarizados de los descriptores de semillas, plántulas y materia seca de las poblaciones de caoba de Costa Rica y Bolivia*

En el dendrograma obtenido mediante análisis de conglomerados usando los 32 caracteres de semillas, plántulas y materia seca, se separan las poblaciones de Costa Rica y Bolivia (Figura 8). Asimismo, se generan claramente dos grupos en cada uno de los países.

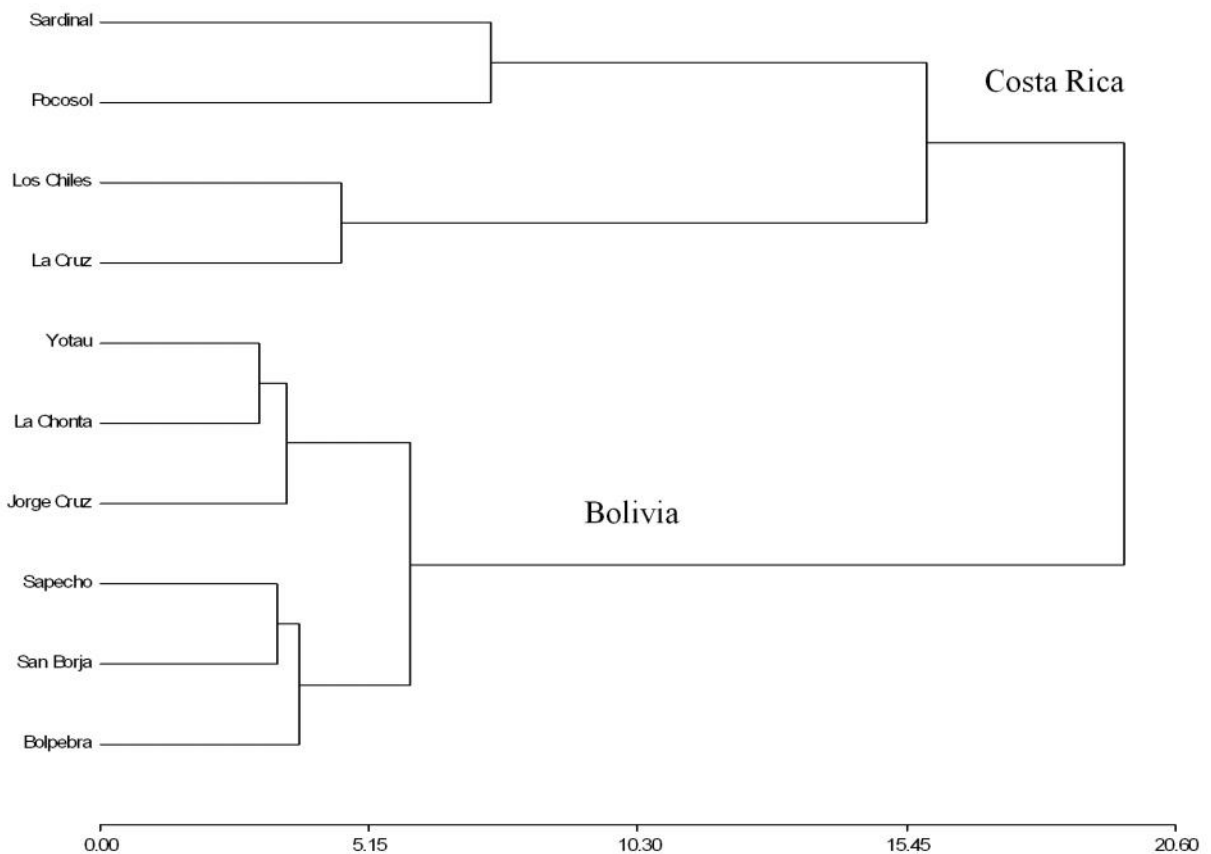


Figura 8. Dendrograma obtenido mediante análisis de conglomerados (método de Ward, distancia Euclídea) de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia usando los descriptores de semillas, plántulas y materia seca.

El análisis de correlaciones canónicas encontró una correlación significativa entre las características de las semillas y las de plántulas ($R=0,77$, $P<0,0001$). La variable con mayor contribución a la correlación en el grupo de semillas fue peso y en el grupo de plántulas fueron sh1 diam2/alt3 y phs.

4.3.2 Análisis de la información de marcadores moleculares

El dendrograma del análisis de conglomerados usando la información molecular separó en primer lugar las poblaciones de Costa Rica y Bolivia (Figura 9). Este resultado concuerda con el obtenido mediante información cuantitativa (Figura 8). También se obtiene similar

configuración para las poblaciones de Costa Rica, *i.e.*, Sardinal cercana a Pocosol y La Cruz cercana a Los Chiles. En el caso de Bolivia la configuración molecular presenta algunas diferencias con la cuantitativa.

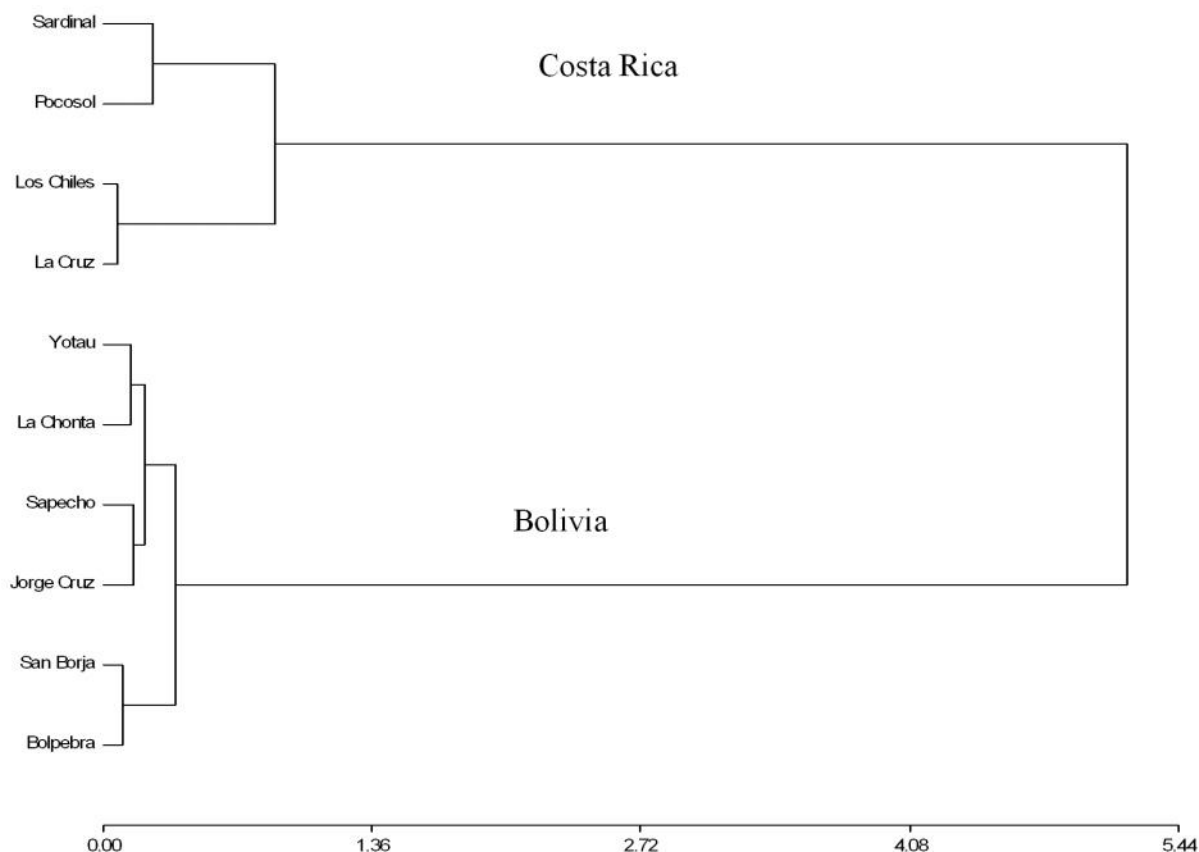


Figura 9. Dendrograma obtenido mediante análisis de conglomerados (método de Ward, distancia de Nei) de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia usando los marcadores moleculares microsatélites

4.3.3 Análisis conjunto de información cuantitativa y molecular

El análisis de procrustes generalizado permitió explicar el 78,8% de la variabilidad con los dos primeros ejes (Figura 10). El consenso entre la configuración molecular y configuración cuantitativa fue de 90,2%. La población con mayor consenso fue Los Chiles (CR) con 0,466 y la de menor consenso fue la población de Jorge Cruz (Bol) con 0,042 (Cuadro 27).

Cuadro 27. Sumas de cuadrados de consenso entre características cuantitativas y moleculares obtenidas a partir de un análisis de procrustes generalizado usando la información molecular y cuantitativa de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia

	Nº Fig	Poblaciones	Consenso	Residual	Total
Costa Rica	4	La Cruz	0.299	0.022	0.321
	5	Los Chiles	0.466	0.005	0.471
	6	Pocosol	0.219	0.063	0.282
	9	Sardinal	0.176	0.009	0.185
Bolivia	1	Bolpebra	0.087	0.004	0.090
	2	Jorge Cruz	0.042	0.015	0.057
	3	La Chonta	0.084	0.012	0.096
	7	San Borja	0.088	0.018	0.106
	8	Sapecho	0.127	0.007	0.134
	10	Yotau	0.216	0.042	0.258
Total			1.804	0.196	2.000

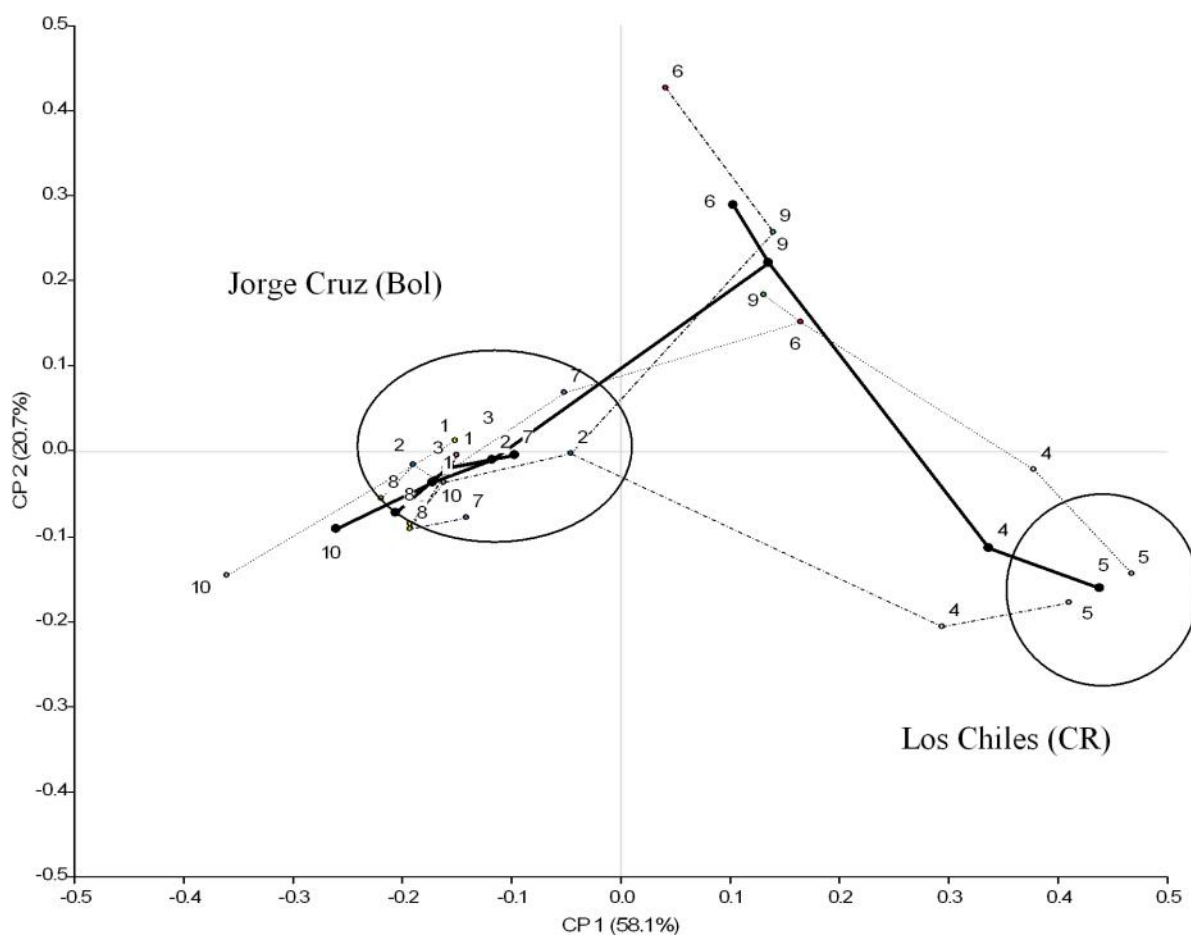


Figura 10. Árboles de recorrido mínimo para la Configuración de consenso (línea llena), configuración cuantitativa (línea y punto) y configuración molecular (línea de puntos) obtenidos mediante análisis de procrustes generalizado usando la información molecular y cuantitativa de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia.

También se realizó un análisis discriminante lineal (ADL) utilizando la información de los 32 caracteres, pero tomando como grupos de poblaciones a los grupos formados mediante análisis de conglomerados de los marcadores moleculares (Figura 9). Esto con el objeto de reafirmar la relación existente entre los caracteres cuantitativos y el análisis molecular. Así se definieron 5 grupos: 1) Sardinal y Pocosol, 2) Los Chiles y La Cruz, 3) Yotau y La Chonta, 4) Sapecho y Jorge Cruz, 5) San Borja y Bolpebra (Cuadro 28). La tabla de errores estimados de clasificación cruzada mostró una tasa de error del 9,94%, lo que indica una clasificación correcta de estos grupos según las características cuantitativas del 90,06%.

Cuadro 28. Valores estandarizados por varianzas comunes de los cinco primeros ejes canónicos obtenidos mediante un análisis discriminante lineal de los 32 caracteres cuantitativos

Caracteres	Ejes Canónicos				
	1	2	3	4	5
shpec	0,1	0,14	0,07	-0,29	-0,09
shhoj	4,60E-03	0,2	-0,26	0,04	0,05
shtal	-0,12	-0,12	-0,22	0,27	0,06
shra	-0,01	-0,16	-0,25	0,07	-0,09
saereo (g)	0,47	-0,81	0,09	0,55	0,17
sraiz (g)	-0,3	1,03	0,26	-0,05	-0,21
sar	-0,3	0,54	0,04	-0,42	-0,2
ancho (mm)	0,17	0,33	-0,04	-0,08	0,4
espesor (m)	0,12	0,19	0,17	0,05	0,37
largo (mm)	-0,36	0,03	0,02	-0,43	-0,26
peso (g)	0,47	-0,65	-0,27	0,31	-0,51
alt1 (cm)	0,66	-0,23	-0,91	-1,17	0,71
nhojas1 (n°)	-0,28	-1,10E-03	0,74	0,42	-0,85
phs (cm)	-16,56	2,24	15,27	13,74	-37,53
lht1 (cm)	53,29	-6,07	-49,87	-47,13	128,68
sh1 (cm)	-42,66	5,18	38,81	36,63	-101,57
ah1 (cm)	0,19	-1,54	1,53	0,31	-0,24
diam1 (mm)	0,63	-1,80E-03	-0,18	-0,57	0,09
alt2 (cm)	-0,93	0,56	-0,37	0,14	0,12
diam2 (mm)	0,23	-0,57	-0,7	2,07	2,85
alt3 (cm)	0,55	1,08	1,16	-1,74	-3,36
alt3diam2	-0,79	-0,78	-0,25	1,08	1,95
diam2alt3	-0,1	0,1	0,2	-0,04	-0,14
lhcompu (cm)	80,87	-61,34	-31,74	419,85	-158,12
ahcompu (cm)	-2,05	-0,81	0,17	-2,13	2,37
phcompu (cm)	-26,3	19,87	10,41	-140,45	52,93
slhcompu (cm)	-56,19	44,61	22,28	-299,95	109,74
lhojue (cm)	-0,37	-0,01	0,14	1,46	-0,24
ahojue (cm)	0,33	0,39	1,20E-03	-0,09	0,93
dintermodal (cm)	0,08	0,08	-0,67	0,54	0,12
nhojue (n°)	0,24	0,55	-0,12	0,05	0,28
slhcompu/ahcompu	-1,31	-0,17	-0,33	-0,78	1,64

Nota: Los valores sombreados corresponden a los ocho más altos dentro de cada eje canónico.

El análisis discriminante lineal (ADL) de los caracteres cuantitativos para las diez poblaciones permitió diferenciar tres grupos, un grupo conteniendo a Los Chiles y La Cruz, otro con Pocosol y Sardinal y un tercero con las poblaciones de Bolivia (Figura 11). Los dos primeros ejes canónicos explicaron el 84,54% de la variabilidad total. Las variables con mayor poder discriminante, *i.e.* aquellas con mayor capacidad para diferenciar entre poblaciones, fueron: largo del pecíolo, largo hoja total, largo hoja simple, ancho hoja simple, diámetro 2, altura 3, largo hoja compuesta, ancho hoja compuesta, pecíolo hoja compuesta, largo hoja compuesta, relación largo hoja compuesta/ancho hoja compuesta (Cuadro 28).

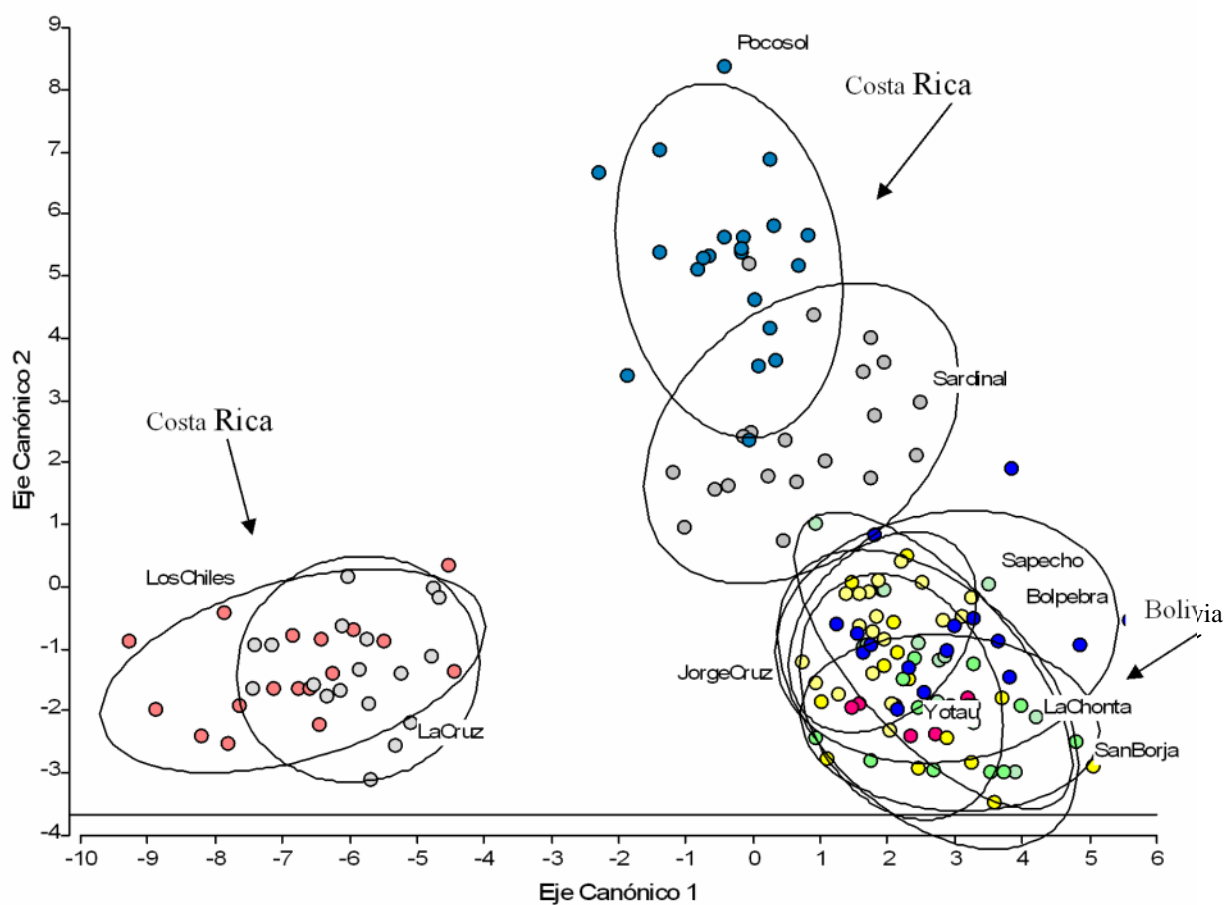


Figura 11. Diagrama de dispersión y elipses de confianza (90%) de los dos primeros ejes canónicos obtenidos mediante análisis discriminante lineal de los 32 caracteres cuantitativos.

4.3.4 Relaciones entre Qst y Fst

Comparando los valores de Qst (promedios de las relaciones por pares de poblaciones a partir de los caracteres de semillas, plántulas y materia seca) y Fst (evaluación molecular a través de microsátélites; Navarro; datos no publicados) para todas las poblaciones de Costa Rica y Bolivia (Cuadro 29), se observó claramente que los Fst mantuvieron un comportamiento similar al observado en el análisis de Qst de semillas (Cuadro 10) y plántulas (Cuadro 19). Así, los pares de poblaciones de Bolivia formaron un agrupamiento que se ubicó en la parte superior de la tabla ordenada en forma ascendente y, más allá que los valores mínimos y máximos de los Qst no coincidieron exactamente con los mínimos y máximos de Fst, el agrupamiento brinda sustento al supuesto de la existencia de una corta distancia genética entre las poblaciones de Bolivia. Por el contrario, los pares de poblaciones de Costa Rica presentan valores con mayor rango de Fst, que es análoga a los resultados de los Qst.

Cabe destacar que en 38 de las 45 combinaciones de a pares de poblaciones los Fst han superado a los Qst, especialmente en el caso de la mayoría de las relaciones formadas por las poblaciones de Bolivia. Asimismo, entre los pares de poblaciones con menor distancia genética y con Fst mayores que Qst se encuentran los pares de poblaciones de Costa Rica Los Chiles y La Cruz, que se encuentran en zonas más húmedas y Pocosol y Sardinal, ubicadas en la vertiente más seca.

Cuadro 29. Qst promedios de caracteres de semillas, plántulas y materia seca y Fst de marcadores moleculares para pares de poblaciones de Costa Rica y Bolivia (sombreado)

Pob 1	Pob 2	Qst Media		Fst
Yotau	Bolpebra	0.0053	<	0.0592
Jorge Cruz	Bolpebra	0.0068	<	0.0337
Los Chiles	La Cruz	0.0075	<	0.0355
Sapecho	Bolpebra	0.0094	<	0.0381
Jorge Cruz	San Borja	0.0097	<	0.0335
Jorge Cruz	Yotau	0.0101	<	0.0419
Yotau	San Borja	0.0127	<	0.0543
San Borja	Bolpebra	0.0151	=	0.0151
Sapecho	San Borja	0.0187	<	0.0387
Yotau	La Chonta	0.0191	<	0.0348
Jorge Cruz	Sapecho	0.0240	<	0.0371
Sardinal	Pocosol	0.0275	<	0.0386
Jorge Cruz	La Chonta	0.0290	<	0.0301
La Chonta	Bolpebra	0.0293	<	0.0352
Sardinal	Jorge Cruz	0.0321	<	0.1092
La Chonta	Sapecho	0.0346	<	0.0369
Sardinal	Bolpebra	0.0366	<	0.1160
Sardinal	San Borja	0.0403	<	0.0981
Yotau	Sapecho	0.0414	<	0.0543
Sardinal	Yotau	0.0534	<	0.1517
La Chonta	San Borja	0.0634	>	0.0331
Pocosol	Bolpebra	0.0639	<	0.0919
Sardinal	Sapecho	0.0676	<	0.1406
La Cruz	Sardinal	0.0710	<	0.1422
Pocosol	San Borja	0.0811	>	0.0750
Pocosol	Jorge Cruz	0.0820	<	0.0929
Pocosol	Yotau	0.0859	<	0.1407
Los Chiles	Sardinal	0.0899	<	0.1258
Sardinal	La Chonta	0.0901	<	0.0989
La Cruz	Jorge Cruz	0.0947	<	0.1986
La Cruz	Bolpebra	0.0962	<	0.1885
La Cruz	San Borja	0.0964	<	0.1560
Pocosol	Sapecho	0.1076	<	0.1257
La Cruz	Yotau	0.1138	<	0.2524
La Cruz	Pocosol	0.1182	>	0.0903
Los Chiles	San Borja	0.1262	<	0.1499
Los Chiles	Bolpebra	0.1269	<	0.1858
La Cruz	Sapecho	0.1304	<	0.2391
Los Chiles	Jorge Cruz	0.1322	<	0.1968
Pocosol	La Chonta	0.1355	>	0.0888
La Cruz	La Chonta	0.1389	<	0.1879
Los Chiles	Pocosol	0.1465	>	0.0755
Los Chiles	Yotau	0.1724	<	0.2584
Los Chiles	Sapecho	0.1775	<	0.2358
Los Chiles	La Chonta	0.2083	>	0.1899

La regresión lineal entre el Qst promedio de todos los caracteres y el Fst resultó significativa ($P < 0,0001$). La ordenada al origen fue no significativa ($P = 0,4088$) (Figura 12).

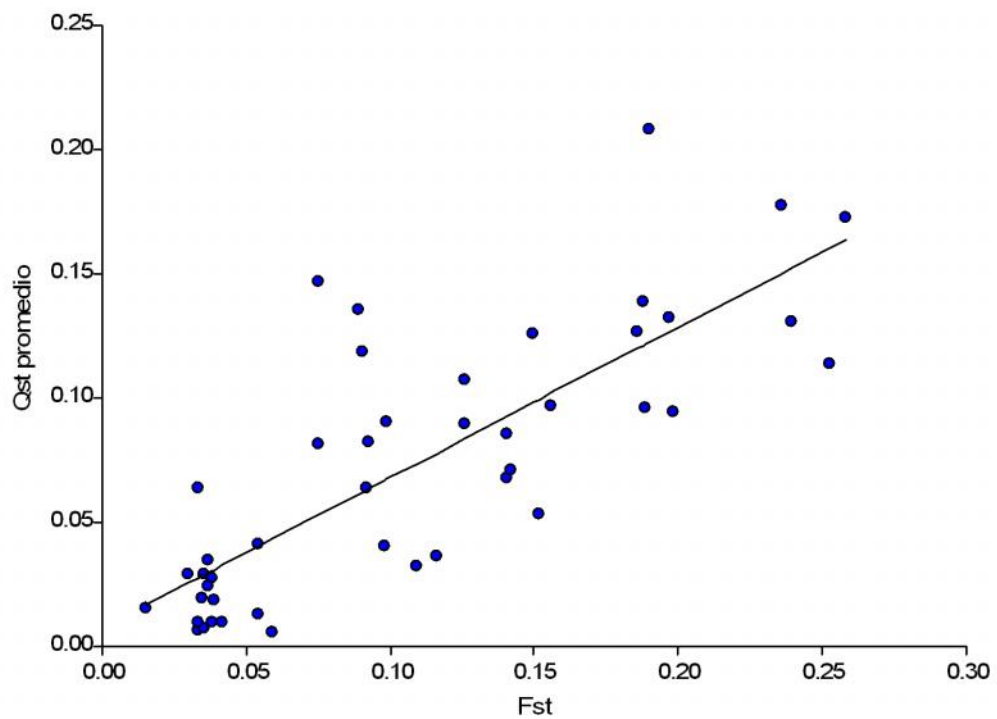


Figura 12. Diagrama de dispersión y recta de ajuste por regresión lineal simple del Qst promedio en función del Fst. $Qst\ promedio = 0,0076 + 0,6055 Fst$. ($R^2 = 0,63$).

5 DISCUSIÓN

Los resultados más salientes de este trabajo de investigación indicaron que existe diversidad genética dentro y entre las diez poblaciones estudiadas. Asimismo, se encontró diferenciación genética entre dichas poblaciones de *Swietenia macrophylla* de Costa Rica y Bolivia. Además, una serie de caracteres cuantitativos, tales como peso de semillas, altura y diámetro de plántulas y la relación peso seco/peso húmedo de raíz, entre otros, fueron identificados como los descriptores más importantes a través de las poblaciones de caoba a nivel de vivero.

Los 32 caracteres estudiados en caoba mostraron que, en general, las poblaciones de Bolivia presentan los valores medios de crecimientos más elevados, especialmente para los caracteres de plántulas. Así, en el análisis de los valores obtenidos para los 21 caracteres de plántulas se observó que todos los valores mínimos se registraron en las poblaciones de Costa Rica, mientras que los valores máximos de 15 caracteres se manifestaron en poblaciones de Bolivia. Vasquez (1998), quien trabajó con caobas en Mesoamérica, encontró en poblaciones del Pacífico seco de Costa Rica valores medios más altos en diámetro de cuello de tallo, que en poblaciones de la zona Central Norte. Asimismo, en el presente trabajo los resultados manifestaron una tendencia similar, mostrando nuevamente valores más altos en las poblaciones de la vertiente del Pacífico ubicadas en las zonas más secas. Para los caracteres de semillas y materia seca, los valores medios, mínimos y máximos se distribuyeron en forma más homogénea entre las poblaciones de Bolivia y Costa Rica. Navarro y Vásquez (1987) en un trabajo con *Cedrela odorata* a nivel de semillas y plántulas, en Nicaragua y Costa Rica, encontraron que los mayores crecimientos se manifestaron también en las poblaciones de las zonas más secas. Los bajos valores observados en los EE estarían indicando que los números de muestras utilizados en los ensayos fueron adecuados.

Los resultados del análisis de varianza (ANDEVA) de efectos fijos de familia dentro de población y entre poblaciones mostraron diferencias significativas para los cuatro caracteres en semillas, para los 21 caracteres en plántulas y para los siete caracteres en materia seca. Coincidentemente, Navarro y Hernandez (2004) encontraron diferencias altamente significativas entre familias y entre poblaciones para las variables altura y diámetro en un trabajo con caobas en Mesoamérica. Navarro y Vásquez (1987) en su trabajo con *C. odorata*

encontraron diferencias significativas entre poblaciones para las variables de semillas y plántulas analizadas.

Analizando los resultados de las componentes de varianzas familiares y residuales de los 32 caracteres examinados en semillas, plántulas y materia seca, se observó que generalmente los valores de las varianzas residuales registraron valores superiores a las varianzas familiares, lo que indicaría una fuerte interacción del genotipo con el ambiente, mientras que por el contrario, en los pocos casos en que los valores de las varianzas familiares resultaron superiores a las residuales diríamos que hay una fuerte manifestación de dicho carácter con menos influencia del medio ambiente. Navarro y Vásquez (1987) en *C. odorata* encontraron altos valores de componentes de varianzas para el largo del endocarpo de las semillas, lo que le confiere características apropiadas para detectar variación genética entre las poblaciones, en cambio no encontraron predominancia en ninguno de los caracteres evaluados en plántulas.

Contrariamente a lo que generalmente se considera, Cornelius (1994) encontró que las heredabilidades de los caracteres de forma en general no evidencian una superioridad sobre las heredabilidades de los caracteres de crecimiento. En concordancia con esta aseveración, otros análisis de plántulas en vivero (Vasquez 1998) han mostrado que las poblaciones de la región mesoamericana muestran los índices de heredabilidad más altos para los caracteres de altura y crecimiento diamétrico. Los resultados del presente trabajo de investigación también mostraron altos índices de heredabilidad para dichos caracteres, siendo como mínimo un 50% más elevado que los valores de heredabilidad para otros caracteres analizados. Por otra parte, los valores de heredabilidad de plántulas mostraron una tendencia descendente a medida que transcurrió el tiempo y las plántulas crecieron. Así, por ejemplo, el valor medio de la heredabilidad para el carácter diámetro del cuello del tallo a aproximadamente los 120 días a partir de la siembra fue de 0,8613, mientras que a los 200 días fue de 0,6270. Más aún, el valor de heredabilidad reportado por Navarro y Hernandez (2004) para el mismo carácter en la misma especie evaluado a los 250 días fue de 0,5500.

Estos resultados podrían estar indicando la influencia del efecto materno, el cual incide sobre los valores fenotípicos de muchos caracteres métricos, en la etapa inicial de crecimiento, siendo además el causante del parecido entre hijos de una misma madre (Falconer y MacKay

1996). Según Roff (1998), las heredabilidades basadas en caracteres afectados maternalmente dan generalmente altas estimaciones, mientras que aquellos caracteres influenciados por la contribución paterna dan valores pequeños y no significativos. Algunos árboles madres provenientes de zonas secas proveen de condiciones favorables a sus semillas y por lo tanto a sus progenies, para un mayor desempeño y mejor aprovechamiento de la humedad, lo que permite obtener un desarrollo ventajoso en los primeros seis meses de vida de los descendientes, incluyendo desarrollo radicular, y posibilita una mejor adaptación a la sequía en los próximos seis meses, esta característica es típica de los climas monzónicos de Costa Rica y América Central (Navarro 2006 comunicación personal).

Los análisis de semillas mostraron que los caracteres peso y ancho, presentaron los valores más altos de índices de heredabilidad y sus respectivas varianzas. Esto indicaría que la componente genética de la varianza fenotípica es la que más estaría aportando a la heredabilidad de dichos caracteres (Frankham et ál. 2002). Los análisis de materia seca revelaron altos índices de heredabilidad para todos los caracteres, esto nuevamente podría estar indicando la influencia del efecto materno. En cambio Vasquez (1998), estudiando los mismos caracteres también para caoba, encontró valores más bajos de heredabilidad.

Hayashida-Oliver et ál. (2001) estudiaron producción de biomasa en varias especies de meliáceas y reportaron que *Swietenia macrophylla* es la única especie que invirtió una mayor proporción de biomasa en raíces. En el presente trabajo la relación peso seco aéreo / peso seco raíz dio un valor de aproximadamente 3, en cambio en un trabajo de Navarro (1985) con árboles adultos de *Gliricidia sepium*, manifestó un valor de 5 al relacionar volumen aéreo con volumen radicular. Esto indicaría que hay una mayor proporción de material radicular en plántulas de caoba a nivel de vivero en comparación con plantas adultas de madero negro, aunque se debe dejar en claro que estamos comparando diferentes tamaños de plantas, se manifiesta proporcionalmente una mayor producción de biomasa radicular en las plántulas de caoba, donde también podría estar influenciando el efecto materno.

Analizando los resultados de las relaciones porcentuales entre los componentes de varianzas entre y dentro de poblaciones, para semillas, plántulas y materia seca, en todos los casos la variación entre familias (dentro de poblaciones) fue superior a la variación entre poblaciones. Asimismo Navarro y Vásquez (1987) en *C. odorata* en Mesoamérica encontraron

altos porcentajes de variación dentro de las procedencias (entre familias) y menor porcentaje de variación entre procedencias (poblaciones). Navarro y Hernandez (2004) en un estudio análogo para caobas en Mesoamérica, obtuvieron patrones similares de comportamiento en plantas de 250 días, pero el resultado se revirtió en posteriores mediciones en plantas en un rango de entre 980 y 1300 días, donde la variación entre poblaciones fue superior a la de entre familias. Por otro lado Gillies et ál. (1999) en un estudio de diversidad genética de caobas en Mesoamérica encontró que el 80% de la variación detectada se encontraba dentro de las poblaciones y lo asoció a un limitado flujo genético que podría estar explicado por el comportamiento del insecto polinizador, el cual no viaja grandes distancias y se mantiene localizado dentro de poblaciones o regiones.

Los CVGA en el presente trabajo, mostraron en semillas que los caracteres ancho, espesor y largo, dieron valores un 50% más bajos que para el carácter peso. Mientras que en plántulas, los caracteres altura y diámetro mostraron los valores más altos. Esto indicaría que dichos caracteres tendrían probabilidades más altas de ser heredables. Cornelius (1993) encontró valores similares para caracteres de altura y diámetro en especies arbóreas del género *Eucalyptus* y valores dos o tres veces más altos para especies del género *Pinus*.

Al igual que en el caso de las heredabilidades, un análisis de los CVGA reportados en distintos estudios de *Swietenia macrophylla* en diferentes momentos de su crecimiento parecen indicar una tendencia descendente en los valores a medida que transcurre el tiempo. Así, Vasquez (1998) reportó valores de CVGA de 29% tanto para altura como para diámetro de cuello de plántulas de caoba a los 106 días en vivero. En el presente trabajo, el valor de CVGA fue de 28% tanto para altura como para diámetro a los 120 días y de 24% para altura y 20% para diámetro a los 200 días. Por otra parte, Navarro y Hernandez (2004) reportaron valores de CVGA de 13% y 14% para diámetro y altura respectivamente, a los 250 días y finalmente Cornelius (1994) reportó valores medios de CVGA de 8,5% y 8,6% para altura y diámetro respectivamente, en su estudio de árboles adultos. Estos resultados de CVGA decrecientes en el tiempo parecerían estar indicando nuevamente la influencia del efecto materno sobre el crecimiento inicial de las plántulas en vivero. Para los caracteres de materia seca los valores de este trabajo resultaron ser más bajos que los reportados por Vasquez (1998).

Según Merila y Crnokrak (2001) para el cálculo de Q_{st} el punto crítico es que la estimación de las componentes de varianzas dentro y entre las poblaciones representan puramente efectos aditivos, y están libres de efectos maternos, del medio ambiente y de efectos genéticos no aditivos. En el presente trabajo, las varianzas poblacionales y de familia obtenidas para los caracteres de semillas, plántulas y materia seca de las diez poblaciones arrojaron resultados que siempre mostraron una mayor variabilidad dentro de las poblaciones (entre familias) que entre las poblaciones. Asimismo, Gillies et ál. (1999), quienes trabajaron con caobas en Mesoamérica usando RAPDs detectaron un 87,43% de variabilidad dentro de las poblaciones (entre familias). Por otro lado, los estudios con microsatélites de Novick et ál. (2003) en poblaciones de caoba en Mesoamérica y de Lemes (2000) y Lemes et ál. (2003) en el Amazonas demostraron un moderado nivel de diferenciación genética entre poblaciones. Contrariamente, otras especies parecen presentar una conducta diferente. Por ejemplo, Gillies et ál. (1997) cuantificó mediante marcadores moleculares el nivel de variación genética dentro y entre las poblaciones de *Cedrela odorata*, detectando mayores niveles de variación entre las poblaciones que dentro de ellas (entre familias). Esto podría deberse a que las poblaciones de *C. odorata* son de censo reducido y han perdurado estables durante un largo tiempo lo cual ha inducido a que alcancen un alto grado de fijación. Según Falconer y Mackay (1996), las poblaciones con estas características habitualmente muestran heredabilidades menores que las de censo elevado. Esta diferenciación puede deberse a que los análisis se realizaron contemplando conjuntamente las poblaciones de cedro de las vertientes del Pacífico y del Atlántico, ya que cuando se realizaron los análisis por separado de las poblaciones de las dos regiones, la variación entre las poblaciones resultó menor que dentro de las poblaciones (entre familias). Por lo tanto, la existencia de mayor variación dentro de las poblaciones que entre las poblaciones, como en el caso de las poblaciones de *Swietenia macrophylla* estudiadas, sugeriría la posibilidad de una alta heredabilidad e indicaría la existencia de variabilidad genética aditiva disponible y por lo tanto una mayor habilidad para responder a la selección (*sensu* Houle 1992).

Los promedios de Q_{st} para semillas y plántulas calculados por pares de poblaciones mostraron un patrón de comportamiento similar en todas las combinaciones. En tal sentido, se observó que los pares de poblaciones de Bolivia formaron un agrupamiento que presentó en general valores relativamente bajos de Q_{st} . Por el contrario, los pares de poblaciones de Costa

Rica presentaron algunos valores bajos y otros más elevados. Esto indicaría la tendencia entre las poblaciones de Bolivia a poseer una baja diferenciación genética mientras que entre los pares de poblaciones de Costa Rica parecería existir una diferenciación genética más marcada. El promedio de Q_{st} de todos los pares de poblaciones en caoba, fue de 0,073, considerando los 32 caracteres. Mientras que en un trabajo de Navarro (2002) con poblaciones de *Cedrela odorata* en Mesoamérica el promedio de Q_{st} para todas las poblaciones fue de 0,34. Por otro lado, se observó que las poblaciones de caoba de Costa Rica presentan una distribución disjunta; un grupo de poblaciones se encuentra en la vertiente del Pacífico y otro al norte, ambos separados por un sistema montañoso y con pocas posibilidades de intercambio de polen.

Analizando los resultados de los valores de Q_{st} y F_{st} para todas las poblaciones de Costa Rica y Bolivia, los F_{st} mantuvieron un comportamiento similar al observado en el análisis de los Q_{st} . Así, los pares de poblaciones de Bolivia nuevamente formaron un agrupamiento en la parte superior de la distribución ordenada en forma ascendente, dando sustento a la hipótesis anteriormente enunciada de una corta distancia genética entre las poblaciones de ese país. Navarro et ál. (2005) quienes trabajaron con poblaciones de *Cedrela odorata* en Mesoamérica, revelaron un alto grado de subdivisión de poblaciones a través de la estimación de los altos valores de F_{st} encontrados (0,670 para poblaciones distanciadas y 0,329 para poblaciones más cercanas). En contraposición, el grado de diferenciación cuantitativa Q_{st} fue más bajo (aproximadamente 0,300) en cualquier distanciamiento de poblaciones. Asimismo, coincidiendo con nuestros resultados, detectaron una fuerte correlación positiva entre los valores de Q_{st} y F_{st} . Coincidentemente, Navarro (2002) también trabajando con *C. odorata* encontró una fuerte correlación entre los valores de Q_{st} y F_{st} evaluados.

Observando las 45 comparaciones entre los coeficientes de diferenciación, en 38 (85%) los valores de F_{st} fueron superiores a los valores de Q_{st} (en la mayoría de los pares formados por las poblaciones de Bolivia), esto indicaría que la deriva genética estaría influenciando en la diferenciación (Merila y Crnokrak 2001), aunque para otros autores puede ser tanto la deriva como la selección (Yang et ál. 1995). En sólo una relación el valor del F_{st} resultó ser igual al valor del Q_{st} , en este caso se maneja la hipótesis que la deriva genética o la selección pueden ser las causas de este resultado (Yang et ál. 1995), aunque otros autores opinan que el

efecto de deriva y selección son indistinguibles (Merila y Crnokrak 2001). En seis comparaciones los Q_{st} resultaron ser superiores a los F_{st} , en este caso se dice que la selección natural, estuvo favoreciendo diferentes fenotipos en diferentes poblaciones y, que fue la causa de la diferenciación observada (Yang et ál. 1995 - Merila y Crnokrak 2001).

En trabajos de revisión de literatura donde se analizaron las relaciones de los Q_{st} con los F_{st} , se muestran diferentes resultados; por ejemplo Mc Kay y Latta (2002) muestran que los Q_{st} son en promedio mayores que los F_{st} y que la relación entre los mismos es débil. Contrariamente, Merilä y Crnokrak (2001) encontraron una fuerte relación positiva entre los mismos, y esto va en coincidencia con los resultados obtenidos en la presente investigación donde se encontró una fuerte relación entre los coeficientes de Q_{st} y F_{st} y además siendo la mayoría de las veces los F_{st} mayores que los Q_{st} .

Los análisis estadísticos multivariados de componentes principales, coordenadas principales y conglomerados, se realizaron para evaluar similitudes entre los comportamientos de las poblaciones, utilizando para ello 32 caracteres cuantitativos de semillas, plántulas y materia seca. Tanto el análisis de componentes principales como el de coordenadas principales explicaron un 78,3% de la variabilidad. En el de componentes principales (bi-plot) construido a partir de los dos primeros componentes se observó que las poblaciones de Bolivia están muy cercanas (Figura 6), indicando poca variabilidad fenotípica. Por el contrario, las poblaciones de Costa Rica presentaron mayor variabilidad y formaron dos grupos, uno compuesto por las poblaciones de Los Chiles y La Cruz, y otro formado por las poblaciones de Pocosol y Sardinal. Asimismo se observa que cada grupo de poblaciones se encuentra correlacionado con un grupo de caracteres que son los que mejor se expresan en dichas poblaciones. En el análisis de coordenadas principales se observa el árbol de recorridos mínimos de la distribución de las poblaciones y se confirma el agrupamiento de las mismas en función de lo encontrado en el bi-plot y en los resultados obtenidos a partir del análisis de conglomerados realizado con los caracteres cuantitativos. Nuevamente parecería que las poblaciones se asocian en función de condiciones medioambientales

Los caracteres cuantitativos están más influenciados por las condiciones climáticas y la selección natural juega un papel muy importante. En el dendrograma realizado a partir del análisis de conglomerados jerárquicos de los caracteres cuantitativos nuevamente se separaron

las poblaciones de Costa Rica y Bolivia, con la clara formación de dos grupos en cada uno de los países. En el caso de Costa Rica, las poblaciones de Los Chiles y La Cruz se encuentran en la zona norte, que es más húmeda y con precipitaciones entre 2500 y 2900 mm/año, mientras que las poblaciones de Pocosol y Sardinal se encuentran en la vertiente del Pacífico, que es más seca y con precipitaciones entre 1500 y 1900 mm/año. Navarro (2002) también observó una separación de poblaciones de *Cedrela odorata* en Costa Rica, encontrando una clara diferenciación entre aquellas que se hallaban en una zona húmeda y las ubicadas en una zona más seca. Del mismo modo, Gillies et ál. (1999) concluyeron que las poblaciones de *Swietenia macrophylla* en Mesoamérica presentan un patrón de agrupamiento que se puede explicar en función de semejanzas en las condiciones medioambientales, en particular asociadas a niveles de precipitación. En el caso de Bolivia, las poblaciones de caoba estudiadas parecerían seguir también un patrón de agrupamiento en función de condiciones climáticas. Así, La Chonta, Yotaú y Jorge Cruz forman un grupo hacia el este del país mientras que Sapecho, San Borja y Bolpebra forman una asociación hacia el oeste y a pesar de no formar asociaciones estrictamente en función de sus niveles de precipitación es factible que estén asociadas a través de otros factores edafo-climáticos.

Los marcadores moleculares están más influenciados por causas asociadas al flujo de genes. En el dendrograma realizado mediante el análisis de conglomerados jerárquicos de la información molecular se muestra también una separación entre las poblaciones de Costa Rica y Bolivia. Más aun, las poblaciones de Costa Rica mostraron una configuración similar a la obtenida con los caracteres cuantitativos, *i.e.* Sardinal cercana a Pocosol y La Cruz cercana a Los Chiles, separados ambos grupos por un cordón montañoso que impediría el flujo de genes. En el caso de Bolivia la configuración molecular presenta diferencias con los resultados obtenidos en base a los caracteres cuantitativos. Las poblaciones se asocian por cercanía y en función de la ausencia de barreras que posibilitaría un mejor flujo de genes. Por lo tanto, se asocian las poblaciones de: La Chonta con Yotau, Jorge Cruz con Sapecho y Bolpebra con San Borja. Gillies et ál. (1999) lograron separar claramente poblaciones de México y Belice, y por otro lado, aunque no tan diferenciadas, poblaciones de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá.

El análisis de procrustes generalizado, utilizando la información molecular y cuantitativa de las poblaciones de Costa Rica y Bolivia, permitió explicar el 78,8% de la

variabilidad con los dos primeros ejes. El alto consenso encontrado entre la configuración molecular y configuración cuantitativa (90,2%) indica que las 32 variables cuantitativas están brindando una información similar, lo cual valida el uso de los descriptores. La población con mayor consenso fue Los Chiles (CR) con 0,466, eso significa que dicha población tuvo la mayor coincidencia en el análisis comparativo de los caracteres cuantitativos y marcadores moleculares, en cambio en la de menor consenso que fue la población de Jorge Cruz (Bol) con 0,042, los análisis cuantitativos y moleculares manifestaron las menores coincidencias.

Este análisis fue usado por Demey et ál (2004) para relacionar información molecular, morfológica y bioquímica en una colección de yuca (*Manihot esculenta* Crantz). Estos autores reportan una consenso de 66,5% y concluyen que hay correlación significativa entre la información molecular y cuantitativa.

El análisis discriminante lineal (ADL) de los cinco grupos formados a partir de información molecular usando los 32 caracteres cuantitativos mostró una tasa de clasificación correcta del 90,06%, que es muy cercano al 90,2% de consenso obtenido por procrustes. Demey et ál. (2003), relacionando caracterización molecular y morfológica de una colección de yuca, encontraron tasas de clasificación correcta muy inferiores (60%) a las encontradas en este trabajo. Asimismo, con el ADL se encontró que los caracteres más útiles para diferenciar las poblaciones fueron: pecíolo hoja simple, largo hoja total 1, solo hoja 1, ancho de hoja 1, diámetro 2, altura 3, largo hoja compuesta, ancho hoja compuesta, pecíolo hoja compuesta, solo largo hoja compuesta, relación solo largo hoja compuesta/ ancho hoja compuesta.

6 CONCLUSIONES

En el presente estudio se logró estimar la variabilidad genética de la caoba mediante el uso de descriptores cuantitativos de semillas y plántulas. Se determinó que mediante el análisis de los mismos era posible diferenciar poblaciones de caoba y caracterizar la variabilidad genética entre sí. En igual forma los marcadores moleculares sirvieron para diferenciar poblaciones de caoba.

Los valores de heredabilidad fueron disminuyendo con el transcurso del tiempo lo que induce a pensar que hay un fuerte efecto materno sobre algunos caracteres.

El análisis de componentes de varianza mostró una mayor variabilidad entre familias dentro de poblaciones que entre poblaciones, lo que indica: presencia de caracteres con altas heredabilidades, existencia de variabilidad genética aditiva y habilidad de la especie para responder a la selección natural

Los coeficientes de diferenciación genética de caracteres cuantitativos (Q_{st}) y marcadores moleculares (F_{st}) se distribuyeron en forma similar en los análisis de las relaciones existentes entre pares de poblaciones de Costa Rica y Bolivia. Por ejemplo, los valores más bajos se obtuvieron en los análisis de los pares de poblaciones de Bolivia, indicando una menor diferenciación genética entre dichas poblaciones.

Los análisis multivariados realizados con la información cuantitativa y molecular evidenciaron una alta correlación entre ambas informaciones y en la mayoría de los casos los F_{st} resultaron ser mayores que los Q_{st} , esto nos haría suponer que la diferenciación esta siendo producida en mayor medida por la deriva genética y selección natural convergente.

Cuando se efectuaron los agrupamientos de poblaciones utilizando los descriptores cuantitativos de semillas y plántulas y los marcadores moleculares, arrojaron resultados muy similares indicando la contundencia de los mismos.

Las poblaciones de Costa Rica y Bolivia analizadas a través de sus caracteres cuantitativos, se agruparon en función de factores edafoclimáticos; mientras que el análisis a partir de los marcadores moleculares mostró agrupamientos influenciados por el flujo de genes. Estos resultados son relevantes, ya que la caoba está siendo sujeta a una gran presión

debido a una explotación poco controlada en muchos países y sometida a procesos de deforestación y fragmentación de bosques a lo largo de su distribución geográfica. Los resultados de este estudio demuestran que la caoba tiene una diferenciación genética considerable debido a la separación geográfica de poblaciones y a la selección natural.

Asimismo, las poblaciones de Costa Rica manifestaron igual comportamiento en ambos análisis mientras que las de Bolivia mostraron leves diferencias, sin embargo las poblaciones de ambos países se diferenciaron claramente en todos los análisis.

La variabilidad genética fue mayor en las poblaciones de Costa Rica y existe un alto consenso entre los caracteres cuantitativos evaluados y la información molecular. La población con mayor consenso entre las características cuantitativas y moleculares fue Los Chiles de Costa Rica y la de consenso más bajo fue Jorge Cruz de Bolivia.

7 RECOMENDACIONES

En el ámbito de la investigación y siguiendo con el espíritu del actual estudio, se recomienda continuar con la exploración de la diversidad genética de otras poblaciones de caoba, teniendo en cuenta su amplio rango de distribución desde México hasta Bolivia, a fin de determinar si se cumplen los patrones de comportamiento del presente trabajo.

En función de la disminución de los valores de heredabilidad a causa del efecto materno se recomienda que se continúe evaluando el progreso de los mismos en árboles durante los primeros años de desarrollo a nivel de plantación.

Cuando se realizó la evaluación de materia seca en las plántulas de caoba a los 200 días de viverización se detectó el enroscamiento de las raíces, en tal sentido se recomienda la plantación definitiva de la especie entre los 100 a 150 días a partir de la germinación o en caso contrario la utilización de macetas (bolsas plásticas) de mayor volumen. Con el material actual, es necesario efectuar una poda vertical superficial de las raíces enroscadas y eliminar las raíces en la base de las macetas.

Se recomienda aprovechar los estudios genéticos de caracteres cuantitativos y de marcadores moleculares para la formulación de estrategias de manejo y conservación genética. En caso que no sean posibles ambos estudios, debido principalmente a los altos costos de los análisis moleculares, los estudios cuantitativos nos ofrecen la posibilidad de obtener información válida para estrategias de conservación.

Estos resultados son relevantes, ya que indican claramente la importancia de implementar estrategias que permitirían conservar la variabilidad genética de la caoba. Además, teniendo en cuenta el amplio rango de distribución de la especie es de imaginar su plasticidad y las mejores posibilidades de adaptarse a los actuales cambios climáticos del medio ambiente.

8 BIBLIOGRAFÍA

- Acosta Gutiérrez, LE. 2000. Regeneración de especies arbóreas en bosques manejados un año y medio después del huracán Mitch, en la costa norte de Honduras. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 53 p.
- Blundell, AG. 2004. A review of the CITES listing of big-leaf mahogany. *Oryx* 38(1): 84–90.
- Blundell, AG; Rodan, BD. 2003. Mahogany and CITES: moving beyond the veneer of legality. *Oryx* 37(1): 87–90.
- Bolaños, R; Navarro, C. 1999. Diagnóstico de la Caoba (*Swietenia macrophylla* king) en Mesoamérica. Costa Rica. Centro Científico Tropical. 25 p.
- Bonnin, I; Prosperi, JM; Olivieri, I. 1996. Genetic markers and quantitative genetic variation in *Medicago truncatula* (Leguminosae): a comparative analysis of population structure. *Genetics* 143. 1795–1805.
- Brown, N; Jennings, S; Clements, T. 2003. The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): a critical review of the evidence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6(1–2): 37–49.
- CITES. 2005 Convention on International Trade Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Oficial Documents. Consultado Octubre 2006. Disponible en <http://www.cites.org/eng/app/appendices>.
- Cornelius, J; Navarro, CM; Wightman, KE; Ward, SE. 2005. Is mahogany disgenically selected?. *Environmental conservations* 32(2):129-139.
- Cornelius, J. 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal Forest Research* 24: 372–379.
- Demey, JR; Zambrano, AY; Fuenmayor, F; Segovia, V. 2004. Generalized procrustes analysis (GPA) to study the relationships between biochemical, molecular and morphological characterization in a cassava collection. XXII International Biometric Conference. Australia, 11-23 de julio de 2004.
- Demey, JR; Zambrano, AY; Fuenmayor, F; Segovia, V. 2003. Relación entre caracterizaciones molecular y morfológica en una colección de yuca. *Interciencia*. 28(12):684–689.

- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Gonzalez, LA; Tablada, EM; Diaz, M del P; Robledo, CW; Balzarini, MG. 2003. Estadística para las ciencias agropecuarias. Córdoba, Argentina, Brujas. 304 p.
- Falconer, DS; MacKay, TFC. 1996. Introducción a la genética cuantitativa. Zaragoza, España, Acribia. 469 p.
- Ferreira, ME; Grattapaglia, D. 1998. Introducción al uso de marcadores moleculares en el análisis genético. 1 ed. Brasilia, BR, EMBRAPA – CENARGEN. 220 p. (Documento 20).
- Frankham, R; Ballou, JD; Briscoe, DA. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge, UK, United Kingdom at the University Press. 617 p.
- Futuyma, DJ. 1998. Evolutionary Biology. Stony Brook, EEUU, Sinauer Associates, Inc. 827 p.
- Gerhardt, K. 1994. Seedling development of four tree species in secondary tropical dry forest in Guanacaste, Costa Rica. Uppsala, Suecia, Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 39. 43 p.
- Gerhardt, K. 1996a. Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology. 12(2):275-289.
- Gerhardt, K. 1996b. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. Forest Ecology and Management 82(1): 33-48.
- Gillies, A; Navarro, C; Hernández, M. 1995. First Annual Scientific Report: Assesment of genetic diversity of economically and ecologically important tree species of Central America and the Caribbean: Implications for conservation, sustainable utilization and management. Turrialba, CR, CATIE-ITE. XXX p. (Reporte Interno de trabajo).
- Gillies, ACM; Cornelius, JP; Newton, AC; Navarro, C; Hernandez, M; Wilson, J. 1997. Genetic variation in Costa Rican populations of the tropical timber species *Cedrela odorata* L., assessed using RAPDs. Molecular Ecology 6:1133–1145.
- Gillies, ACM; Navarro, C; Lowe, AJ; Newton, AC; Hernández, M; Wilson, J; Cornelius, JP. 1999. Genetic diversity in Mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs.1999. Heredity 83:722–732.

- Gómez, TJ; Jasso, MJ. 1995. Variación morfológica de frutos de *Swietenia macrophylla* King (Caoba). II Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales. Montecillo, MX p. 11.
- Goudet, J; Büchi, L. 2006. The effects of dominance, regular inbreeding and sampling design on Q_{st} an estimator of population differentiation for quantitative traits. *Genetics*. 172:1337–1347.
- Government of Bolivia. 2001. National Report. CITES Mahogany Working Group. Santa Cruz, Bolivia, MWG1 Doc. 8.8. 3–5 October 2001.
- Grijpma, P. 1976. Resistance of Meliaceae against the shoot borer *Hypsipyla* with particular reference to *Toona ciliata* M. J. Roem. var *australis* (F v M) C. D. C. In Burley, J y Styles, BT (eds). *Tropical trees, variation, breeding and conservation*. London, UK, Linnean Society Symposium 2: 69–78.
- Grogan, JE. 2001. Big-leaf mahogany in Southeast Pará, Brazil: a life history study with management guidelines for sustained production from natural forests. Ph.D. Thesis. Yale University, USA.
- Grogan, J; Barreto, P; Veríssimo, A. 2002. Mahogany in the Brazilian Amazon: ecology and perspectives on management. Brasi, Belem, Imazon: 58 p.
- Gullison, RE. 1995. Conservation of tropical forests through the sustainable production of forest products: the case of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. Ph.D. Thesis. Princeton University, USA. 172p.
- Gullison, RE; Panfil, S; Strouse, JJ; Hubbell, SP. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King.) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of The Linnean Society* 122:9–34.
- Hayashida-Oliver, Y; Boot, RGA; Porter, L. 2001. Influencia de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*. *Ecología en Bolivia* 35:51–60.
- Hanson, T. 2006. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology and conservation genetics of the almendro (*Dipteryx panamensis*), a keystone rainforest tree. Ph.D. Thesis. University of Idaho, US. 94 p.
- Helgason, T; Russell, SJ; Monro, AK; Vogel, JC. 1996. What is mahogany? The importance of a taxonomic framework for conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:47–59.

- Houle, D. 1992. Comparing Evolvability and Variability of Quantitative Traits. *Genetics* 130:195–204.
- Howard, F; Nakahara, S; William, DS. 1995. Thysanoptera as apparent pollinators of west Indies Mahogany *Swietenia mahagoni* (Meliaceae). *Annales des Sciences Forestieres*. 52(3):283-286.
- InfoStat. 2005. InfoStat versión p.2. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, AR.
- ITTO. 2003. Achieving the ITTO Objective 2000 and Sustainable Forest Management in Peru. Report of the Diagnostic Mission. *In* 35 Sesión del Consejo Internacional de Madera Tropical (2002, Yokohama). Yokohama, Japón, OIMT.10 p.
- Jiménez Saa, H. 1999. Diagnóstico de la Caoba (*Swietenia macrophylla* king) en Mesoamérica. Revisión Bibliográfica. San José, CR, Centro Científico Tropical. 63 p.
- Kometter, R; Martinez, FM; Blundell, AG; Gullison, RE; Steininger, MK; Rice, RE. 2004. Impacts of unsustainable mahogany logging in Bolivia and Peru. *Ecology and Society* 9(1):12. Consultado Septiembre 2006. Disponible en <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss1/art12>
- Kremer, A; Le Corre, V; Mariette, S. 2000. Population differentiation for adaptive traits and their underlying loci in forest trees: theoretical predictions and experimental results. *In* Mátyás, C (ed). *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer Academic Publishers.63: 59–74.
- Kremer, A; Zanetto, A; Ducouso, A. 1997. Multilocus and multitraits measures of differentiation for gene markers and phenotypic traits. *Genetics*: 145:1229–1241.
- Lamb, BF. 1966. Mahogany of tropical America. Its ecology and management. EEUU, The University of Michigan Press. 220 p.
- Lemes, MR; Gribel, R; Proctor, J; Grattapaglia, D. 2003. Population genetic structure of mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) across the Brazilian Amazon, based on variation at microsatellite loci: implications for conservation. *Molecular Ecology* 12(11): 2875–2883.
- Lemes, MR. 2000. Population genetic structure and mating system of *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) in the Brazilian Amazon: implications for conservations. Ph.D. Thesis. Scotland, UK, University of Stirling. 167p.

- Loveless, MD; Gullison, RE. 1996. Genetic variation, population differentiation, and mating systems in natural populations of mahogany *Swietenia macrophylla* in the Beni, Bolivia. *In* International conference on big-leaf mahogany. USDA Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, Río Piedras, Puerto Rico.
- Mazer, SJ; Wolfe, LM. 1998. Density-mediated maternal effects on seed size in wild radish. Genetic variation and its evolutionary implications. *In* Mousseau, T A y Fox, Ch W (eds). *Maternal Effects as Adaptations*. Oxford University Press. p. 323–343.
- Mayhew, JE; Newton, AC. 1998. *The silviculture of mahogany*. Edinburgh, UK, University of Edinburgh, CABI Publishing. 226 p.
- McKay, JK; Bishop, JG; Lin, JZ; Richards, JH; Sala, A; Mitchell-Olds, T. 2001. Local adaptation across a climatic gradient despite small effective population size in the rare sapphire rockcress. *Proc. R. Soc. Lond.* 268: 1715–1721.
- McKay, JK; Latta, RG. 2002. Adaptive population divergence: markers, Qtl and traits. *Trends in Ecology and Evolution.* 17: 285–291.
- Merilä J; Crnokrak P. 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 892–903.
- Nason, JD. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. lugar, CR, Editorial. p 299–327.
- Navarro, C. 1985. Costos de aprovechamiento y rendimientos en leña de (*Gliricidia sepium*) en El Salvador. *Actividades en Turrialba* 13(1):8–11.
- Navarro, C; Vásquez W. 1987. Variabilidad genética en semillas y plántulas de *Cedrela odorata*. Presentado en 1º Congreso Forestal Nacional de Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 12 p.
- Navarro, C. 1999. Diagnóstico de la Caoba (*Swietenia macrophylla*) en Mesoamérica. *Silvicultura-Genética*. San José, CR, Centro Científico Tropical. 25 p.
- Navarro, C; Hernández, G. 2001. Como introducir cedro (*Cedrela odorata*) y caoba (*Swietenia macrophylla*) dentro de cafetales: consejos prácticos para promover sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas*: 8(30): 52–54.
- Navarro, CM. 2002. Genetic resources of *Cedrela odorata* L. and their efficient use in Mesoamerica. Academic dissertation in forest tree breeding. Helsinki, FI, University of Helsinki. 112 p.

- Navarro, C; Hernández, G. 2004. Progeny test analysis and population differentiation of Mesoamerican mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Agronomía Costarricense* 28(2): 37–51.
- Navarro, C; Cavers, S; Pappinen, A; Tigerstedt, P; Lowe, A; Merila, J. 2005. Contrasting Quantitative Traits and Neutral Genetic Markers for Genetic Resource Assessment of Mesoamerican *Cedrela Odorata*. *Silvae Genetica* 54(6): 281–292.
- Newton, AC; Cornelius, JP; Baker, P; Gillies ACM; Hernández M; Ramnarine, S; Mesén, JF; Watt, AD. 1996. Mahogany as a genetic resource. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:61–73.
- Newton, AC; Baker, P; Ramnarine, S; Mesen, JF; Leakey, RRB. 1993. The mahogany shoot borer: prospects for control. *Forest Ecology and Management* 57:301–328.
- Newton, AC. 1990. Selección por resistencia al perforador de las meliáceas. *Noticiero* (5). Mejoramiento genético y semillas forestales para América Central. Turrialba. Costa Rica. CATIE.
- Niembro, A. 1995. Producción de semillas de caoba *Swietenia macrophylla* King bajo condiciones naturales en Campeche, México. *In* Avances en la producción de semillas forestales en América Latina. (1995, Managua, Ni). Memoria. Managua, NI. p. 249–263.
- Novick, RR; Dick, CW; Lemes, MR; Navarro, C; Caccone, A; Birmingham, E. 2003. Genetic structure of Mesoamerican populations of Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. *Molecular Ecology* 12: 2885–2893.
- Patiño Valera, F. 1997. Recursos genéticos de *Swietenia* y *Cedrela* en los neotrópicos: Propuesta para acciones coordinadas. Roma, IT, V. 58p.
- Pennington, TD. 1981. A monograph of the neotropical Meliaceae. *In* Pennington, TD; Styles, BT; Taylor, DAH. (eds.). *Flora Neotrópica*. New York, US, The New York Botanical Garden.
- Pennington, TD. 2002. Mahogany carving a future. *Biologist* 49(5): 204–208.
- Parraguirre L, C. 1992. Germinación de las semillas de trece especies forestales comerciales de Quintana Roo. *In* Snook, LK; Barrera de Jorgenson, A. (eds.). *Madera, Chicle, Caza y Milpa. Contribuciones al Manejo Integral de las Selvas de Quintana Roo, México*. p. 67–80.

- Pfrender, ME; Spitze, K; Hicks, J; Morgan, K; Latta, L; Lynch, M. 2000. Lack of concordance between genetic diversity estimates at the molecular and quantitative-trait levels. *Conservation Genetics* 1:263–269.
- Quevedo Hurtado, L. 1986. Evaluación del efecto de la tala selectiva sobre la renovación de un bosque húmedo subtropical en Santa Cruz, Bolivia. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 221 p.
- Roach, DA; Wulff RD. 1987. Maternal effects in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:209-236.
- Robertson, A. 1959. Experimental design in the evaluation of genetic parameters. *Biometrics* 15:219–226.
- Roff, DA. 1998. The detection and measurement of maternal effects. *In* Mousseau, TA; Fox, ChW (eds). *Maternal Effects as Adaptations*. Oxford, UK, University Press. p. 83–96.
- SAS Institute. 2006. Little, R C; Milliken, G A, Stroup, W W y Wolfinger, R D. 2006. SAS System for mixed models. Cary, N C: SAS Institute Inc. 633 p.
- Snook, LK; Santos Jiménez, VA; Carreón Mundo, M; Chan Rivas, C; May Ek, FJ; Mas Kantún, P; Hernández Hernández, C; Nolasco Morales, A; Escobar Ruiz, C. 2003. Ordenación de bosques naturales para la explotación sostenible de la caoba (*Swietenia macrophylla*): experiencias en bosques comunales de México. *Unasylva* 54:214-215.
- Snook, LK. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:35–46.
- Snook, LK. 1993. Stand dynamics of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) and associated species after fire and hurricane in the tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. Dissertation for Doctor of Forestry. Yale, US, Yale University. 254 p.
- Squillace, AE. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23(5):149-156.
- Styles, BT. 1972. The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. *Silvae Genetica*. 21(5):175-182.
- Styles, BT; Khosla, PK. 1976. Cytology and reproductive biology of Meliaceae. *In* Burley J; Styles BT (eds). *Tropical trees: variation, breeding and conservation*. Oxford, UK, Linnean Society Symposium. p. 61-68. (Series Number 2).
- Styles, BT. 1981. Swietenioideae. *In* Pennington, TD; Styles, BT; Taylor, DAH. (eds.). *Meliaceae*. *Flora neotropica monograph*. New York Botanical Garden 28: 359-418.

- Vasquez Wilson, SA. 1998. Estudio de la variabilidad genética a nivel molecular y cuantitativo de seis procedencias de caoba (*Swietenia macrophylla* King.) del área de Centroamérica y México. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 93 p.
- Verissimo, A; Barreto, P; Tarifa, R; Uhl, C. 1995. Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: the case of mahogany. *Forest Ecology and Management* 72: 39-60.
- Verissimo, A; Grogan, J. 2002. Síntese da Situação do Mogno, em Nivel Internacional. Brasília, BR, Ministerio do Meio Ambiente. 39 p.
- Wade, MJ. 1998. The evolutionary genetics of maternal effects. Mousseau, TA; Fox, ChW (eds). *Maternal Effects as Adaptations*. Oxford, UK, Oxford University Press. p. 5–21.
- Waldman, P. 2001. Additive and non-additive genetic architecture of two different-sized populations of *Sacbiosia canescens*. *Heredity* 86: 648-657.
- Watt, AD; Newton, AC; Cornelius JP. 1996. Resistance in Mahoganies to *Hypsipyla* Species – A basis for integrated pest management. *In* Proceeding of an International Workshop held at Kandy (1996, Sri Lanka). Australian Centre for Agricultural Research. Canberra 2001. p. 89-95.
- Weaver, PL; Sabido, OA. 1997. Mahogany in Belize: a historical perspective. Asheville NC US. Department of Agriculture. Forest Service, Southern Research Station. General Technical Report ITTF-2: 31p.
- White, GM; Boshier, DH; Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:2038–2042.
- Yang, RC; Yeh, FC; Yanchuk, AD. 1995. A comparison of Isozyme and Quantitative Genetic Variation in *Pinus contorta* ssp. *latifolia* by Fst. *Genetics* 142:1045–1052.
- Zobel, B; Talbert, J. 1984. Applied forest tree improvement. Carolina, US, North Carolina State University. 505 p.