

EL BALANCE ENTRE LA GANANCIA GENÉTICA Y LA CONSERVACIÓN EN UN PROGRAMA DE MEJORAMIENTO PARTICIPATIVO: EL CASO DEL PIJUAYO (*BACTRIS GASIPAES* KUNTH)

J.P. Cornelius, C.R. Clement, J.C. Weber, C. Sotelo-Montes, J. van Leeuwen, L.J. Ugarte Guerra, A. Ricse Tembadera y L. Arévalo López

RESUMEN

Encontrar un equilibrio entre la conservación de recursos genéticos y el mejoramiento genético puede ser difícil. El problema se explora en el presente artículo, en parte a través de un estudio de caso de un programa de mejoramiento genético participativo de pijuayo (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae), conducido en la Amazonía peruana por el Centro Mundial de Agroforestería (ICRAF) y el Instituto Nacional de Investigación Agraria del Perú (INIA). El pijuayo, que fue originalmente domesticado por los amerindios, produce un rango de materiales y productos comercializables, sin embargo, hoy, los frutos y los cogollos (palmito) constituyen los principales productos. Se describen las características de los clientes (agricultores pequeños de subsistencia y empresas con plantaciones agro-industriales) para estos productos y aquellos del proyecto ICRAF – INIA y se explora el impacto sobre la diversidad genética de futuras opciones de manejo. Sigue a esto una amplia discusión de las relaciones entre la ganancia genética y el mantenimiento de la diversidad genética para el mejoramiento y sus implicaciones.

El programa ICRAF – INIA fue diseñado para enfatizar la conservación genética y la puntual distribución de germoplasma en vez de la ganancia genética. El análisis presentado aquí sugiere que con manejo cuidadoso la diversidad genética se puede conservar efectivamente a los largo de 20 generaciones de mejoramiento. No obstante, existe un conflicto fundamental entre la ganancia genética y la conservación genética. Consecuentemente, ningún programa de mejoramiento puede conservar toda la diversidad genética de procedencias locales (landrace) o especies y deben desarrollarse estrategias de manejo de recursos genéticos para resolver estos conflictos a través de decisiones informadas y explícitas. Se presentan algunas de tales estrategias correspondientes a diferentes niveles de énfasis o ganancia *versus* diversidad

Palabras clave: Amazonía, frutales nativos, mejoramiento participativo, conservación genética – a través del uso, erosión genética.

INTRODUCCIÓN

La conservación de recursos genéticos de plantas (PGR) es un objetivo común de programas de desarrollo y de acuerdos internacionales tales como la Convención de Diversidad Biológica de 1993 (CDB 2003) y el Tratado Internacional de PGR para la Alimentación y Agricultura (ITPGRFA 2004). Sin embargo, puede ser difícil conciliar la conservación de PGR con el desarrollo. Esencialmente debido a que:

- La variación genética dentro de las poblaciones tiende a ser correlacionada positivamente con el tamaño de la población; y
- Tanto la domesticación como el mejoramiento involucran restricción del tamaño de la población mediante la selección.

De esta manera, la domesticación y el mejoramiento han tendido a resultar En la erosión genética espectivamente de las procedencias locales o de las poblaciones mejoradas. La uniformidad que demandan los mercados modernos exacerba este problema.

Aquí, analizamos el balance entre la ganancia genética y la conservación genética en el mejoramiento de pijuayo (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) para pequeños agricultores amazónicos, con particular referencia a un programa de mejoramiento participativo actualmente implementado en la Amazonía peruana por el Centro Mundial de Agroforestería (ICRAF) en colaboración con el Instituto Nacional de Investigación Agraria del Perú (INIA). El pijuayo, domesticado mucho antes de la conquista europea (Mor Urpí et al., 1997), es cultivado por los pequeños agricultores y por agroindustriales en los Neotrópicos bajos, pero en diferentes sistemas de producción y para diferentes productos. Los agricultores generalmente producen frutos en sistemas agroforestales de subsistencia y para mercados locales, mientras que la agroindustria produce el palmito (cogollo) para exportación y mercados regionales en monocultivos con altos insumos a gran escala.

El pijuayo hace un estudio de caso de utilidad por dos razones principales:

- Los programas de mejoramiento de pijuayo convencional no han conciliado exitosamente la conservación de PGR con la ganancia genética, no han incrementado significativamente la demanda de la fruta, en parte debido a los altos costos de los bancos de genes en el campo, a menudo han impedido los esfuerzos de mejoramiento (Clement et al., 2004);
- Los programas participativos aquí descritos podrían ser adecuados para aplicaciones más amplias.

PRODUCTOS DE PIJUAYO, PRODUCTORES Y CONSUMIDORES

El pijuayo es la única palmera neotropical domesticada (Clement, 1988). Aunque domesticada por su fruto, se le considera hoy un frutal cultivado sub-utilizado (Clement et al., 2004). Su actual importancia económica es mayormente como fuente de palmito (cogollo). Plantaciones industriales, principalmente en Ecuador y Costa Rica (primariamente para exportación) y en los alrededores de Sao Paulo (primariamente para mercados domésticos), reemplazaron a las poblaciones naturales de otras especies de palmeras como la principal fuente de palmito en los años 1980s y 1990s, aunque la producción natural de *Euterpe* se mantiene importante en Brasil. El tamaño de la plantación varía de 10 – 1,000 has. dependiendo de la disponibilidad de capital, la orientación del mercado y de la localidad. En Brasil, los agricultores medianos y de gran escala son a menudo descendientes de inmigrantes europeos. Ellos tienden a ser bien educados, orientados al mercado, y tener buen acceso a agentes de extensión y a crédito. Sin embargo, ellos han tenido dificultad en mantenerse el paso con las demandas de los consumidores (p.e., productos procesados al mínimo, listos para comer) y en cumplir con los requerimientos de seguridad alimentaria. Por lo tanto, los mercados de exportación están estancados y la re-estructuración basada en precios está actualmente en camino.

Los pequeños agricultores indígenas y mestizos en la Amazonía, las tierras bajas al norte de Suramérica y sur de Centro América, cultivan pijuayo casi exclusivamente como fruto en huertas y en áreas de reciente tala y quema, típicamente en asociación con otros numerosos cultivos y ocasionalmente en pequeñas huertas cerca de los mercados principales (Clement et al., 2004). La densidad en las huertas es usualmente alrededor de 400 plantas ha⁻¹. La densidad en los huertos domésticos y áreas de reciente tala y quema es más baja y con gran variación. Estos agricultores tienden a ser orientados a la subsistencia, tener poca educación formal, con acceso limitado o sin éste a crédito y extensión y con pobre entendimiento de las demandas de consumo más allá de los mercados locales. Sin embargo, ellos tienen gran interés en participar más de lleno en los mercados regionales.

Los consumidores tienden a preferir frutos de piel roja, con pulpa anaranjada (rico en beta caroteno) y contenido moderado de aceite. Sin embargo, las preferencias del consumidor varían y en consecuencia, en todas las regiones se comercializan frutos con contenido de aceite y colores variados (frutos de piel anaranjada y amarilla con pulpa de color anaranjado a crema) (Clement y Santos, 2002). En Costa Rica, los frutos con bajo contenido de aceite se venden bien, principalmente debido a que los consumidores asocian la calidad con las rajaduras o rayas en la piel, que en América Central son más comunes. Un defecto de todos los programas de mejoramiento de pijuayo convencional ha sido el fracaso en identificar claramente y responder a las preferencias de fruto del consumidor (Clement, 2004).

EL PROGRAMA DE MEJORAMIENTO PARTICIPATIVO DEL ICRAF – INIA

En 1995, el ICRAF y el INIA iniciaron un programa de mejoramiento participativo en la Amazonía peruana. Se incluyó el pijuayo en el programa luego de un proceso de priorización sistemática incluyendo a agricultores, investigadores y especialistas en mercado (Sotelo Montes y Weber, 1997). El programa tiene tres objetivos principales: mejoramiento genético (con criterios de selección informados por la demanda local), conservación genética y producción de semilla para el desarrollo de la comunidad (Sotelo Montes et al., 2000; O'Neill et al., 2001; Weber et al., 2001). La producción de semilla apunta a la generación de ingresos para los agricultores participantes (particularmente mediante la provisión de semillas para la industria de palmito) y a la facilitación de siembra local.

El programa de pijuayo está activo en dos áreas geográficamente separadas (> 300 km) en las regiones de Loreto (provincia de Alto Amazonas) y Ucayali (cuenca del Aguaytía). La población primitiva Pampa Hermosa sin espinas, generalmente considerada en producir el mejor germoplasma para plantaciones de palmito (Mora Urpí et al., 1999), ocurre en la región de Loreto; el pijuayo local de Ucayali muestra varios grados de presencia de espinas y hasta la fecha no sido descrita como una procedencia local. La demanda de semilla de la población Pampa Hermosa conecta a los productores pequeños con el sector de palmito, un enlace que posiblemente persista debido a que la baja producción de semilla en clima más frío en las áreas de mayor de palmito en Brasil.

Los agricultores colaboradores seleccionaron árboles madre de la procedencia local Pampa Hermosa, primeramente basados en las características del fruto (cantidad, color del exocarpo, contenido de aceite y almidón, textura, tamaño). En 1977 se colectó semilla de polinización abierta de 100 plantas madre (cuatro localidades a lo largo del río Cuiparillo, al este de la ciudad de Yurimaguas) y 302 en 1999 (12 localidades a lo largo del río Paranapura, al oeste de Yurimaguas). Las intensidades de selección se mantuvieron bajas (≈ 1 en 20) para asegurar la relativa alta variación genética de todos los rasgos al inicio del programa. Al año siguiente las progenies resultantes fueron sembradas en dos experimentos multilocales (Cuadro 1).

En ambos experimentos se usó un diseño de bloque completo randomizado. Los bloques, cada uno de los cuales constituye un huerto independiente de plántulas de semilla, son distribuidos en diferentes propiedades de los agricultores. Los lugares fueron seleccionados por los agricultores y por ICRAF – INIA basados en las características del suelo y la distancia a fuentes potenciales de polen extraño de pijuayo (la distancia mínima aceptada fue de 100 m). Cada bloque consiste de 150 familias sembradas en parcelas de dos árboles a un espaciamiento de 2.5m x 5m. El área de cada uno (alrededor de 0.5 ha) es lo suficientemente pequeña para ser manejable por familias individuales de agricultores. El uso de parcelas de dos árboles refleja el objetivo de conservación genética, ya que el raleo de 50% para el espaciamiento final de 5m x 5m puede ser efectuado

removiendo un árbol por familia, minimizando así la reducción de la variación genética. Esto también permite una evaluación preliminar de la productividad del palmito (p.e., los rebrotes de los tallos de los hermanos raleados). Se utilizó *Centrosema macrocarpum* Benth como cultivo de cobertura debido a su comportamiento conocido y su valor económico local (Pérez et al., 1993). Las prácticas culturales incluyen el deshierbo manual, aplicación de fertilizantes NPK, y la eliminación oportuna de tallos no deseados. Generalmente, el crecimiento y supervivencia han sido altamente satisfactorios. En la mayoría de los bloques, la floración y fructificación comenzaron en el año 3.

Los agricultores participaron en todas las decisiones clave y efectuaron las prácticas culturales (Cuadro 2), y están en contacto frecuente con el personal de ICRAF. Reuniones trimestrales entre ICRAF y PROSEMA (ver abajo) permiten mayor intercambio de opiniones e información. Los agricultores reciben pago por el deshierbo. Así como se asegura niveles relativamente consistentes de mantenimiento de los bloques, estos subsidios también reconocen que dirigiéndose a un desarrollo más amplio y a objetivos de conservación, el programa genera beneficios públicos, cuyos costos no nacen de los agricultores colaboradores.

En 1999, los agricultores colaboradores en Ucayali formaron una asociación civil, la Asociación de Productores de Semilla de Alta Calidad de la Cuenca del Aguaytía (PROSEMA). Más recientemente, PROSEMA y la Asociación de Mujeres Rurales de Ucayali (AMUCAU) se han unido para formar dos sociedades limitadas que abastecerán de servicios forestales y bienes, incluyendo semillas y plantas. Aunque las percepciones de los agricultores desprograma no han sido formalmente evaluadas, estos desarrollos demuestran su interés en la producción de semilla (para siembra y comercialización) y fruta (para consumo humano y comercialización).

CUADRO 2

Participación de los agricultores e institucional en las actividades y decisiones del programa de mejoramiento de pijuayo en la Amazonía peruana.

| Actividad / decisión | Participación* | |
|---|----------------|--------------|
| | Agricultor | ICRAF / INIA |
| <i>Pasado / presente</i> | | |
| Selección de procedencia local objetivo | 1 | 1 |
| Determinación del criterio de selección para selección de árbol madre | 1 | 1 |
| Selección de árboles, colección de semillas | 1 | 1 |
| Producción de plántones | 1 | 1 |
| Diseño experimental | 0 | 1 |
| Selección del sitio | 1 | 1 |
| Provisión de áreas experimentales | 1 | 0 |
| Establecimiento de ensayos | 1 | 1 |
| Monitoreo diario / semanal | 1 | 0 |
| Monitoreo mensual | 1 | 1 |
| Mantenimiento de los ensayos | 1 | 1 |
| Medición de los ensayos | 0 | 1 |
| Análisis estadístico e interpretación | 0 | 1 |
| | | |
| <i>Futuro</i> | | |
| Identificación de los criterios para raleo y depuración (roguing) | 1 | 1 |
| Raleo | 1 | 1 |
| Colección de semilla en huertos | 1 | 1 |

*1 = mayor participación; 0 = poca o sin participación

El futuro a mediano y largo plazo del programa de mejoramiento está en discusión con los agricultores. En todos los bloques, se harán selecciones dentro de las familias, no mucho para ganancia genética como para evitar una depresión endogámica debido a un cruce entre hermanos adyacentes, que podría ocurrir si ellos florecen en el mismo día. Subsecuentemente, cualquier selección necesariamente involucrará una selección de familia.

DIVERSIDAD GENÉTICA VERSUS GANANCIA EN EL PROGRAMA ICRAF – INIA

Se puede caracterizar la variación genética usando mediciones basadas en frecuencia de alelos estimadas de marcadores moleculares o estimando la variación genética en rasgos observables (p.e., tamaño del fruto, diámetro del árbol) en ensayos de campo. Los marcadores moleculares dominantes y co-dominantes son útiles. Sin embargo, con los marcadores dominantes, la heterocigocidad, una medida clave de la variación genética, debe ser inferida de las frecuencias de alelos nulos. Esto afecta la precisión de los estimados de los parámetros genéticos de la población (Avisé, 2004). Para la procedencia local Pampa Hermosa, los datos moleculares y morfológicos existen y son relevantes para definir la línea base contra la cual el programa ICRAF-INIA debe medir en cuanto a los efectos en la diversidad genética.

Variación genética molecular

En el presente contexto, los parámetros clave son los tres tipos de coeficiente de endogamia (F_{IS} , F_{ST} , F_{IT}). Estas miden diferentes tipos de salida de apareamiento al azar y están relacionadas con la siguiente ecuación (Hartl and Clark 1997) $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$.

F_{IS} mide la endogamia como generalmente es entendida, p.e., apareamiento entre parientes, incluyendo a sí mismos. F_{ST} refleja el grado a que una población está genéticamente sub-dividida, p.e., en grupos cuyos miembros son más similares a cada uno que los individuos retirados al azar de una población entera. Por ejemplo, si una especie es dividida en dos pequeñas, subpoblaciones separadas geográficamente, entonces debido al cambio o movimiento genético al azar, es posible que a través del tiempo diverjan genéticamente. Esto produciría una “estructura de subpoblación” la que es medida por F_{ST} . El movimiento de semilla o polen entre las subpoblaciones previene o reduce la diferenciación. Niveles bajos de diferenciación genética puede implicar que las diferentes poblaciones, aun estando espacialmente distantes, están conectadas genéticamente a través del movimiento de semilla o polen. F_{IT} es el coeficiente de endogamia total y refleja el F_{IS} y el F_{ST} .

La variación genética molecular en la procedencia local Pampa Hermosa fue descrita recientemente (Adin et al., 2004, usando marcadores AFLP dominantes). Los autores encontraron que bajos niveles de F_{ST} (0.038 entre las subpoblaciones del río Cuiparillo, 0.042 entre las sub-poblaciones del río Parapapura, 0.025 entre los ríos). Ellos sugirieron que los movimientos entre poblaciones mediados por los agricultores explica la falta de sub-división genética. Cole (2004), usando marcadores micro-satelitales codominantes y trabajando a 500 km al norte de Pampa Hermosa también encontró bajos niveles de F_{ST} (0.012 entre comunidades de indígenas, 0.024 entre comunidades de colonos, 0.027 total) y relativamente estimados altos de F_{IT} (0.16 y 0.2 entre las subpoblaciones de comunidades de indígenas y de colonos, respectivamente). Basado en entrevistas, Cole confirmó que los agricultores efectúan movimientos de fruto/semilla en corta, media y larga distancia, y que podrían también usar palmeras viejas de su preferencia en sus chacras como fuente de semilla. El uso de semilla colectada en la chacra, tal como lo reportan Cole (*op. cit.*) y Brodie et al. (1997), podría causar endogamia (p.e., apareamiento entre medios hermanos o entre la descendencia de los padres). Las implicaciones de las prácticas de los agricultores dependen de si ellos las han conducido por largos períodos de tiempo. Si es así, esto sería reflejado en la pérdida de

heterocigocidad y los actuales valores de F reflejarían estas prácticas. Sin embargo, si estas prácticas son relativamente nuevas o han sido intensificadas, entonces podría resultar en más reducciones de F_{ST} pero incrementos de F_{IS} .

Variación genética morfológica

La procedencia local Pampa Hermosa exhibe considerable variación fenotípica para rasgos como el color del exocarpo, color del mesocarpo y textura, y peso del fruto (36.9 ± 12.2 g; rango de 21 a 57.3 g; con $89 \pm 2\%$ mesocarpo) y número de frutos por racimo (177 ± 34 ; rango de 136 a 237) (Clement and Mora Urpí, 1988). Es muy probable que esta variación fenotípica tenga un componente genético importante y refleja preferencias variables de los agricultores. La incidencia de espinas, en contraste, muestra poca variación, sugiriendo una selección unidireccional y fuerte del agricultor.

En resumen, no existe evidencia de que el pijuayo se encuentre bajo amenaza crítica de erosión genética en la provincia de Alto Amazonas. Sin embargo deben señalarse dos advertencias. Primero, como se mencionó anteriormente, las implicaciones de las fuentes actuales de germoplasma – que deben diferir las fuentes históricas – por los agricultores no son claras. Segundo, en razón de las actuales tasas de deforestación en la Amazonía peruana y el cambio socio-cultural en curso en las áreas marginales de los bosques, no sería sabio concluir que los recursos genéticos de la procedencia local Pampa Hermosa necesariamente serán conservados en forma adecuada bajo un escenario de “no hacer nada”. La línea base con la que comparamos los efectos de la diversidad genética en el programa ICRAF – INIA pueden ser mejor descritas como una seguridad a corto plazo, junto con una incertidumbre de mediano a largo plazo.

Efectos inmediatos del Programa ICRAF – INIA

El efecto más inmediato del programa ha sido probablemente el aumento de la biodiversidad a nivel de agricultor y local como, en efecto, se ha constituido un “completar y compartir” de la diversidad genética de la procedencia local. Aunque la importancia de este efecto depende del grado de la estructuración de la subpoblación, el mismo efecto ha sido documentado en programas de mejoramiento de especies coníferas (El- Kassaby, 2000)., el que, como el pijuayo, tiende a exhibir una pequeña estructuración de la sub-población. En el corto plazo, por lo tanto, el efecto esperado del programa en la diversidad genética dentro del rango de la procedencia local Pampa Hermosa es positivo a nivel local y neutral (debido al tamaño grande de muestra) a nivel de población. Los bloques en la región Ucayali introducen nueva diversidad de la procedencia Pampa Hermosa. Sin embargo, se debe reconocer que si el material introducido se siembra ampliamente en Ucayali, existe un riesgo de cambio genético en las poblaciones locales debido al flujo de genes.

Efectos futuros del Programa ICRAF – INIA

El modelo de Fisher-Wright (Hartl and Clark, 1997) describe como la variación genética en una población grande se pierde por un cambio genético al azar cuando es dividida en subpoblaciones más pequeñas y mutuamente aisladas. Bajo el modelo, cada subpoblación de N individuos produce un gran número de gametos, de los cuales los $2N$ son seleccionados al azar para formar la siguiente generación, y así. Debido a un error de muestreo, cada muestra de $2N$ es altamente improbable que tenga la misma frecuencia alélica como la de la población local, entonces ocurre un cambio al azar (cambio genético al azar). Su severidad depende del tamaño de la subpoblación N con los tamaños de las poblaciones pequeñas constituyendo “cuellos de botella genéticos” recurrentes en cada

generación. El efecto de cambio en cualquier subpoblación individual depende de la oportunidad y de las frecuencias iniciales de genes y no puede ser predicha en forma confiable a diferencia del resultado total en el conjunto de subpoblaciones.

El modelo Fisher-Wright es una aproximación razonable de la estructura del Programa de Mejoramiento de pijuayo de ICRAF – INIA, en tanto que bloques espacialmente separados pueden ser considerados como sub-poblaciones. En el mediano a largo plazo, generaciones sucesivas de plantas del programa ICRAF-INIA serán sujetas a selección recurrente y los bloques individuales serán usados como fuente de semilla. Usamos el programa PopG (Felsenstein 2003) para ilustrar la predicha pérdida de diversidad genética debida al cambio genético bajo tres escenarios diferentes de un posible manejo genético futuro: relativa selección intensiva, con o sin intercambio de genes, y manejo para la conservación genética. El programa PopG simula el efecto de la sub-división de población en la diversidad genética en un solo locus (posición) dialélico en un grupo de subpoblaciones inicialmente idénticas. Los diferentes escenarios se describen abajo más profundamente. Para cada uno, corrimos 100 simulaciones y estimamos el número promedio de subpoblaciones (homozigotas) que llegaron a ser fijadas (14 - correspondiente al número de bloques instalados en Ucayali en 2000) después de 3 y de 20 generaciones. La probabilidad de perder toda la diversidad genética fue estimada como la proporción de corridas (p.e., más de 100) en las que todas las subpoblaciones fueron fijadas por el mismo alelo.

A. Manejo para la conservación genética – manejo sin intercambio de genes usando un gran número de propágulos por subpoblación.

Bajo este escenario, no se condujo ninguna selección de familia, p.e., las 150 mejores plantas (de 150 familias diferentes) son retenidas en cada generación en cada uno de los 14 bloques (subpoblaciones) en la región Ucayali. La segunda y subsiguientes generaciones consistirían de 150 familias de polinización abierta cada vez más interrelacionadas. Bajo este escenario, existe un pequeño riesgo de pérdida de diversidad genética con excepción de alelos muy raros, y aún así, en un tiempo mucho más largo (20 generaciones, p.e., cerca de 100 años). (Cuadro 3A).

B. Selección sin intercambio de genes usando pequeños números de propágulos por subpoblación

Una estrategia alternativa de selección involucraría un “cuello de botella” relativamente estrecho, en el que los 20 mejores (en 20 familias diferentes), entre 300 individuos inicialmente sembrados en cada uno de los 14 bloques (subpoblaciones) en la región Ucayali son retenidos. Se asume que las selecciones están basadas en el rendimiento local (p.e., en vez de un rendimiento de varios lugares de las familias), para el criterio de selección decidido por cada agricultor. La Segunda y subsiguientes generaciones consistirían en 20 familias de polinización abierta cada vez más interrelacionadas. Para las frecuencias de alelos iniciales intermedios ($p_0 = 0.5$), sobre 20 generaciones (alrededor de 100 años) llegarían a ser fijadas pocas subpoblaciones para un alelo (Cuadro 3B). Para una frecuencia de alelos inicial de $p = 0.1$, la variación genética es perdida en más de la mitad de las subpoblaciones, p.e., las subpoblaciones llegan a ser fijadas por un alelo, pero en 100 simulaciones ambos alelos estuvieron siempre presentes en algún lugar en el grupo de 14 subpoblaciones. Para alelos muy raros ($p_0 = 0.01$), sin embargo, casi todas las subpoblaciones tendieron a ser fijada después de 20 generaciones y la probabilidad de pérdida estimada fue alrededor de 50%. Aún sobre 3 generaciones, más de la mitad de la subpoblación llegó a ser fijada, aunque la probabilidad de pérdida de toda la variación fue ligera.

C. Manejo para ganancia genética con intercambios recíprocos de plántones – mejoramiento con un individuo migrante por subpoblación por generación

La migración de alelos entre subpoblaciones tiende a mitigar la pérdida de variación genética debido al cambio. Niveles bajos de migraciones son suficientes para prevenir el cambio bajo el modelo Wright's Island; se espera la inclusión de un individuo migrante por subpoblación por generación para mantener un balance aceptable en- y entre- variación de la población (Mills and Allendorf 1996, Wang 2004). En el contexto presente la migración podría ser efectuada al azar incluyendo en cada grupo de 20 progenitores un solo plánton derivado de un lote masivo de semillas de todas las 14 subpoblaciones. Para $p = 0.1$, esta migración claramente mitiga la pérdida de diversidad: cerca de un tercio de las subpoblaciones llega ser homocigota sobre 20 generaciones, contra casi dos tercios para el caso B (Cuadro 3B, 3C). La inclusión de un solo individuo seleccionado al azar tendrá pequeño impacto en la ganancia genética. Para $p = 0.01$, existe un efecto mitigante más débil, ya que la probabilidad del individuo migrante lleve un alelo raro es muy baja.

Estas simulaciones ilustran que en el largo plazo, la variación genética podría perderse relativamente fácil por los alelos raros iniciales., pero, a excepción de los alelos muy raros, esto podría fácilmente prevenirse si los Cole 2004). Para los alelos de frecuencia intermedia existe poca probabilidad de pérdida, aún sin intercambio de plántones. Aunque el cambio genético es inevitable cuando una selección relativamente intensa es conducida en poblaciones pequeñas, la selección es probable que sea compatible con el mantenimiento de la diversidad genética a medio y largo plazo, excepto para alelos muy raros. Este resultado es aceptable cuando se conservan procedencias de cultivos locales (Brown 2000).

GANANCIA GENÉTICA Y DIVERSIDAD EN PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO

White (1987) presenta un marco para programas de mejoramiento que es útil en el presente contexto. El distingue cuatro componentes conceptualmente distintos de programas de mejoramiento de árboles. La "población base" es el punto de partida para cada generación de selección. La "población seleccionada" es el subgrupo de la población base que inicialmente es escogida para ser conducida hacia la siguiente generación. La "población para mejoramiento" está compuesta por aquellos árboles que son actualmente utilizados para producir la siguiente generación del programa de mejoramiento (p.e., la población base siguiente) y puede consistir de todas o de una parte de la población seleccionada. Finalmente, la "población para producción está compuesta por aquellos árboles usados para producir propágulos para siembra comercial. En programas más grandes o más tradicionales, la población para producción tiende a constituir un subgrupo relativamente pequeño de la población para mejoramiento. En programas menos tradicionales, los diferentes tipos de poblaciones, aunque conceptualmente distintos, pueden ser fusionados. Por ejemplo, en el programa ICRAF – INIA, los bloques individuales raleados simultáneamente completan las funciones de las poblaciones seleccionadas, para producción y para mejoramiento.

Con referencia a este marco, se pueden identificar tres caminos en los que los programas de mejoramiento pueden conducir a la pérdida de diversidad genética. Primero, la selección intensiva de la población para mejoramiento conducirá a la pérdida de diversidad en la población base de la siguiente generación y, si se repite en las generaciones subsiguientes, para acumular erosión genética. Como la variación genética es proporcional al tamaño de la población, se puede evitar asegurando un número adecuado de individuos en la población para mejoramiento. Segundo, la formación de poblaciones para producción por una selección altamente intensiva en la población seleccionada conducirá a la pérdida de diversidad en plantaciones comerciales, pero no a erosión a

largo plazo. Tercero, el uso como fuente de semilla para plantaciones comerciales establecidas con material de la población de producción – como puede ocurrir en el evento de una para del programa - conduciría en el corto plazo a reducir la diversidad y a una posible depresión endogámica en las plantaciones relacionados con resultantes. Este efecto podría ser exacerbado si en futuras generaciones, los agricultores continúan seleccionando dentro de la población inicialmente derivada de la población para producción.

En el Cuadro 4, resumimos las implicaciones para la ganancia y la diversidad de siete estrategias de mejoramiento que son usadas o que podrían ser usadas en el mejoramiento de árboles para desarrollo rural, cada uno clasificado de acuerdo al costo y al tiempo para distribuir el germoplasma mejorado. Se debe notar que las estrategias 3, 4, 6 y 7 dependen de la propagación vegetativa y por consiguiente no aplican en el caso del pijuayo y otros cultivos para los que todavía no han desarrollado técnica de propagación vegetativa eficientes.

La estrategias 1, 2,

5 y 6, están todas basadas en la selección recurrente, p.e., todas son compatibles con el mantenimiento de la variación genética. Sin embargo, para las opciones de bajo costo (p.e., 1 y 2), la ganancia genética parece ser baja, a excepción de los rasgos altamente heredables. En los rasgos con baja heredabilidad, la retención simultánea de la diversidad genética y el logro de una alta ganancia parece requerir una inversión sustancial. El crecimiento y algunas formas de rasgos de árboles maderables así como de rasgos íntimamente relacionados con el fitness, tienden a tener baja heredabilidad (Mousseau and Roff 1987, Cornelius 1994), mientras que las características del fruto frecuentemente tienen heredabilidad alta, p.e., sobre 0.5 (Resende 2002) Los árboles frutales nativos, como el pijuayo, pueden ofrecer mejores posibilidades para lograr alta ganancia con alta diversidad que las especies maderables, particularmente cuando las limitaciones de recursos hacen imposible una alta inversión.

En las estrategias 3, 4 y 7, la población de producción está compuesta por un grupo de clones seleccionados de la población base inicial. Se pueden añadir nuevos clones con el tiempo, pero no existe una fase sexual. Por lo tanto no hay una población para mejoramiento y la población base retiene su identidad inicial. El proceso de mejoramiento no afecta la población base del todo, excepto en la medida en que podría eventualmente ser desplazada de los campos de los agricultores por los clones seleccionados de la población de producción. En tanto en que el balance entre la ganancia y la diversidad en la población de producción concierne, las consideraciones establecidas en el párrafo anterior también aplican aquí.

En el caso que el programe pare, se pueden aplicar diferentes conclusiones. Puede ocurrir un mal uso de la población para producción. Las consecuencias para la diversidad genética serán más serias en el caso de las poblaciones para producción seleccionadas con mayor intensidad. Por ejemplo, la colección de semilla de unos pocos clones superiores y el uso de los árboles así producidos como progenitores para futuras generaciones, podrían tener efectos severos en la diversidad genética, aunque en muchas situaciones, el flujo de genes (p.e., movimiento de polen y/o semilla) de poblaciones silvestres y otras podría mitigar los resultantes cuellos de botella. En el caso de estrategias menos intensivas, la para del programa podría revertir a una situación similar a antes de la iniciación del programa y por consiguiente sus efectos en la diversidad podría no ser una preocupación.

Desde la perspectiva de éxito del programa, la falta de continuidad institucional plantea una amenaza más grande que la pérdida de diversidad genética. Por ejemplo, en el caso del programa de pijuayo, la disponibilidad de fondos podría limitar la participación de ICRAF e INIA mucho antes que el mejoramiento sea una seria preocupación. Similarmente, las prioridades de los agricultores pueden cambiar, así como la propiedad de la chacra, y como resultado las subpoblaciones se pueden perder o abandonar. El desafío en tales programas cae no solo en balancear la ganancia genética y la diversidad genética, sino también en asegurar que los beneficios a mediano y largo plazo se puedan acumular de tales programas en condiciones de financiación incierta. Abordando el desafío, la rentabilidad total del cultivo es crucial, en tanto que los ingresos ayudarán a asegurar un interés continuo de las instituciones nacionales y de los mismos agricultores. En el caso del pijuayo, en tanto la actual generación de huertas entren en producción, el ICRAF y el INIA ayudarán a los grupos de agricultores en localizar mercados domésticos e internacionales para semillas y frutos.

CUADRO 1

Características ambientales y de las localidades de dos experimentos multilocalizados de pijuayo sembrados en la Amazonía peruana en 1988 y en 2000.

| Región ¹ | Zona ² | 1988 | | 2000 | | Características ambientales |
|---------------------|-----------------------------------|---------|----------|---------|-----------------------|--|
| | | Bloques | Familias | Bloques | Familias ³ | |
| Ucayali | Nueva Requena | 5 | 49 | 5 | 150 | Suelos bien drenados, muy ácidos arenosos: lluvia anual de 1600 mm, estación seca pronunciada |
| Ucayali | Curimaná | 4 | 49 | 4 | 150 | Suelos con textura variada (franco arcilloso, franco limoso), drenaje promedio, muy ácidos, lluvia anual de 2600 mm |
| Ucayali | San Alejandro | 0 | 0 | 5 | 150 | Suelos con textura variada (franco arcilloso, arcillo limoso, limo arcilloso) drenaje promedio a pobre, ligeramente ácidos, lluvia anual > 3000 mm |
| Loreto | Yurimaguas - Munichis | 6 | 99 | 4 | 150 | Suelos con textura variada (arenoso a franco arcilloso), drenaje promedio a bueno, ligeramente ácido, lluvia anual > 2000 mm |
| Loreto | Yurimaguas – Carretera a Tarapoto | 17 | 99 | 11 | 150 | Suelos con textura variada (arenoso a arcilla franca), drenaje promedio a bueno, ligeramente ácido, lluvia anual > 2500 mm |

¹ Región. División política peruana, geográficamente equivalente a departamento

² Designación del proyecto para cada grupo de bloques espacio-ambientales

³ En cada región, las 150 familias incluyen 75 comunes para ambas regiones; un total de 225 familias fueron sembradas en el experimento del 2000 (las familias restantes no produjeron suficiente semilla).

CUADRO 3

Efectos en la diversidad genética de tres escenarios de manejo diferentes para un programa de mejoramiento de pijuayo en la Amazonía Peruana.

| S ¹ | N ² | P ₀ ³ | Promedio estimado (error estándar, mínimo, máximo) número de subpoblaciones (14) donde ocurrió fijación ⁴ | | Probabilidad estimada (desviación estándar ⁵) de la pérdida de toda la diversidad | |
|--|----------------|-----------------------------|--|-----------------------|---|-----------------------|
| | | | Sobre 3 generaciones | Sobre 20 generaciones | Sobre 3 generaciones | Sobre 20 generaciones |
| <i>A. Mejoramiento sin intercambio de genes – número grande de progenitores por subpoblación por generación</i> | | | | | | |
| 14 | 150 | 0.5 | 0.0 (0.00, 0-0) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |
| | | 0.1 | 0.0 (0.00, 0-0) | 0.6 (0.07, 0-3) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |
| | | 0.01 | 2.3 (0.12, 0-6) | 10.2 (0.14, 7-13) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |
| <i>B. Mejoramiento sin intercambio de genes- número pequeño de progenitores por subpoblación por generación</i> | | | | | | |
| 14 | 20 | 0.5 | 0.0 (0.00, 0-0) | 2.0 (0.15, 0-7) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |
| | | 0.1 | 1.1 (0.11, 0-5) | 8.9 (0.16, 5-13) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |
| | | 0.01 | 10.6 (0.15, 6-14) | 13.4 (0.07, 11-14) | 0.01 (0.010) | 0.54 (0.050) |
| <i>C. Mejoramiento con un migrante individual por subpoblación por generación – número pequeño de progenitores por subpoblación por generación</i> | | | | | | |
| 14 | 20 | 0.5 | 0.0 (0.00, 0-0) | 0.0 (0.01, 0-1) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |
| | | | 0.7 (0.09, 0-3) | 4.8 (0.36, 0-11) | 0.00 (0.000) | 0.00 (0.000) |

| | | | | | | |
|--|--|--|-------------------|-------------------|--------------|--------------|
| | | | 10.6 (0.17, 5-13) | 12.5 (0.21, 5-14) | 0.00 (0.000) | 0.51 (0.050) |
|--|--|--|-------------------|-------------------|--------------|--------------|

¹S = número de subpoblaciones; ²N = número de progenitores por subpoblación; ³P₀ = frecuencia inicial de alelos (la misma en todas las subpoblaciones); ⁴ basado en corridas de 100 muestras; ⁵ p.e., $\sqrt{(pq/100)}$, desviación estándar de la distribución binomial.

CUADRO 4

Comparación de siete métodos de mejoramiento de árboles de acuerdo con el costo, tiempo de distribución del germoplasma, ganancia genética potencial y riesgo potencial de erosión genética. R = ganancia genética acumulativa esperada. VPP = niveles de variación genética de la población de producción esperados. VBP = riesgo de erosión genética de la población base. Los métodos están clasificados relativamente del 1 al 5, siendo 5 el mejor (mayor ganancia, mayor variación, menor riesgo de erosión)

| Método | Asunciones y explicación | R | VP P | VB P | Comentarios |
|--|--|---|---------|---------|---|
| <i>Bajo costo, distribución rápida de semilla</i> | | | | | |
| 1. ÁRBOLES SEMILLEROS: colección de semilla de 100 árboles madres en campos de agricultores | 1. Con el tiempo, los árboles caídos o muertos son reemplazados por nuevas selecciones. 2. Semilla a granel para distribución | 2 | 5 | 3 | 1. Población base = población de árboles en los campos de agricultores de donde se sacaron las nuevas selecciones. 2. No es población de mejoramiento como tal; en vez un constante reemplazo dentro de la población de producción. Población para producción = árboles seleccionados. 3. En tanto que las poblaciones sucesivas de la población base no son sistemáticamente derivadas de la población para mejoramiento, no está sujeta a ganancia acumulativa ni a erosión. 4. La plantación de producción es lo suficientemente grande para evitar la erosión genética en plantaciones comerciales. 5. Con el tiempo, la población base existente puede ser completamente reemplazada con material derivado de la población para producción, Esto constituye el principal mecanismo posible de erosión genética. 6. A excepción de rasgos altamente heredables, la ganancia esperada |

| | | | | | |
|--|--|---|---|---|--|
| | | | | | es baja como (a) depende de la selección fenotípica (b) la intensidad de selección generalmente no será alta 7. Las peores consecuencias de la para del programa: regreso a la situación antes de la iniciación del programa (p.e., colecciones de uno o pocos árboles). Sin efectos negativos. |
| 2. Red de áreas de producción de semilla (SPAs) establecidas de plantaciones o de áreas naturales, 100 árboles por grupo | 1. Semilla a granel de cada SPA para distribución y uso local. 2. Sigüientes generaciones se establecen con semilla de cada SPA, con mínima 'migración artificial' para mantener la diversidad. | 1 | 4 | 4 | 1. Población base en cada generación se deriva de la población para mejoramiento de una generación previa y compuesta de la SPA no raleada. 2. Poblaciones para mejoramiento = Poblaciones para producción 3. Poblaciones para mejoramiento son lo suficiente grandes para evitar la erosión genética en la población base, particularmente cuando se efectúa migración artificial. 4. Excepto por rasgos altamente heredables, la ganancia esperada es baja como (a) depende de la selección fenotípica (b) la intensidad de selección generalmente no será alta. 5. Las peores consecuencias de la para del programa: SPAs usadas como fuente de semillas, hasta las moribundas; plantaciones establecidas con material de SPA usadas como fuente de semillas, podrían resultar en pequeña reducción en la diversidad de plantaciones comerciales. |
| <i>Estrategias para la rápida distribución de germoplasma a mediano costo</i> | | | | | |
| 3. MUCHOS CLONES: La propagación de muchos clones selectos en una red de comunidades de agricultores | 1. Plantas de 100 clones a granel para distribución. 2. Subsigüientes clones adicionales añadidos/sustituídos basados en las decisiones de los agricultores. | 3 | 4 | 4 | 1. Como en la estrategia 1, la población base está hecha de la población de árboles de los que se seleccionan nuevos clones. 2. Población para producción (n=100), lo suficiente grande para evitar pérdida significativa de variación debida al cambio 3. No es población para mejoramiento como tal; en vez un constante reemplazo dentro de la población de producción. 4. Se espera reemplazo clonal para mantener la variación en la población para producción. 5. Puede ocurrir erosión de la población base si esta es reemplazada por clones de la población para producción. Pero un número alto de clones le conferirá una relativa alta variación. 6. La ganancia parece ser relativamente alta porque: (a) esta estrategia relativamente cara solo se justifica si las selecciones son relativamente intensas y/o los rasgos seleccionados son altamente heredables, y de otra manera no es probable que sea implementada; (b) se captura una variación genética no-aditiva. 7. Las peores consecuencias de la para del programa: los agricultores |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|--|
| | | | | | usan solamente uno o pocos clones (erosión de las poblaciones base y de producción, alto riesgo de plagas y enfermedades); agricultores abandonan la propagación vegetativa y empiezan a coleccionar semilla de uno o pocos clones (posible extrema erosión). |
| 4. CULTIVARES DE LAS COMUNIDADES: La propagación de pocos clones seleccionados una red de comunidades de agricultores | 1. 5-10 clones seleccionados y usados por la comunidad. 2. Clones subsiguientes adicionales añadidos/sustituídos basados en las decisiones de los agricultores, posiblemente incluyendo clones de otras comunidades. | 4 | 3 | 3 | 1. La población base está compuesta de la población de la que cada selección de la comunidad es sacada (similar a estrategia 3, pero probablemente con menos variación inicial). 2. Poblaciones para producción de una comunidad individual tienen pocos clones y es probable que exhiban una reducida variación genética. Sin embargo, el grupo de clones de todas las comunidades es probable que no estén genéticamente empobrecida. 3. Como en la estrategia 3, no es población para mejoramiento como tal. 4. Como en la estrategia 3, Se espera reemplazo clonal para mantener la variación en la población para producción. 5. La ganancia es probable que sea relativamente alta por las razones indicadas en la estrategia 3, y porque los clones podrían estar mejor adaptados a las condiciones locales. 6. Las peores consecuencias de la para del programa: como en la estrategia 3, pero más severa ya que el programa está basado en pocos clones por localidad. |
| 5. SSO: Red de ensayos de progenies/ huertas de plántones de semilla (SSOs), semilla derivada de árboles superiores. | 1. 50 mejores familias seleccionadas en ensayos basadas en rendimiento de progenies. 2. Bloques raleados para las mejores 50 familias para reproducir semilla. 3. Semilla a granel de cada SSO para distribución y uso local. 4. Generaciones subsiguientes de SSOs establecidas por la colecta de semilla en cada SSO, con 'migración artificial' mínima para mantener la diversidad. | 3 | 4 | 4 | 1. Como en estrategia 2, pero también incluye selección de genotipo (p.e., selección basada en rendimientos de la familia). 2. Bloques raleados para las mejores 50 familias para reproducir semilla. 3. Semilla a granel de cada SSO para distribución y uso local. 4. Generaciones subsiguientes de SSOs establecidas por la colecta de semilla en cada SSO, con 'migración artificial' mínima para mantener la diversidad. 5. Con la migración artificial, la población de mejoramiento es lo suficiente grande para prevenir erosión genética apreciable, al menos en el corto plazo. 6. La ganancia genética podría ser más alta que en las estrategias 1 y 2 porque existen tres etapas de selección separadas (fenotípica inicial, en la familia y entre familia). Sin embargo, la ganancia de la selección de familia está limitada por el número de familias por ensayo. 7. Las peores consecuencias de la para del programa: como en |

| | | | | | |
|---|--|---|---|---|--|
| | | | | | estrategia 2. |
| 6.CSO: Huertos clonales con ensayos de progenie asociados, basados en número grande de selecciones iniciales de árboles superiores (c.g., 400-500). | <p>1. Huertas (poblaciones de producción) establecidas con stock injertado de las 25 mejores selecciones basados en los resultados de las pruebas de progenie.</p> <p>2. Población de mejoramiento de 100 genotipos, mantenidos en un banco de clones.</p> <p>3. Poblaciones selectas y para mejoramiento de cada generación basadas en selecciones hechas en ensayos de progenie.</p> | 4 | 3 | 5 | <p>1. Población base en cada generación se deriva de la población de mejoramiento de la generación previa.</p> <p>2. La población para mejoramiento es distinta de la población para producción y lo suficiente grande para evitar erosión genética seria de la población base.</p> <p>3. Se espera ganancia alta porque está basada en una selección genotípica de alta intensidad.</p> <p>4. Las peores consecuencias de la para del programa: agricultores colectan semilla de plantaciones comerciales derivadas de plantaciones de producción, conduciendo a pérdida significativa de variación genética en plantaciones futuras</p> |
| 7. CLONES PROBADOS: Pruebas de campo de 500 clones para seleccionar los 25 mejores. | En forma subsiguiente, clones adicionales añadidos/sustituídos basados en pruebas clonales de nuevos candidatos. | 5 | 4 | 2 | <p>1. Como en estrategias 1 y 3, la población base está hecha de poblaciones de árboles de los que se seleccionan nuevos clones.</p> <p>2. Población para producción de 25 clones es pequeña y probable que sea menos variable que la población base.</p> <p>3. Como en la estrategia 3, no es población para mejoramiento como tal.</p> <p>4. Como en la estrategia 3, se espera que el reemplazo clonal mantenga la variación en la población para producción, pero, el número de clones presentes es más bajo.</p> <p>5. Como en la estrategia 3, pero la erosión genética podría ser mucho más seria debido a que hay muchos menos clones.</p> <p>6. Como en la estrategia 3, la ganancia es probable que sea alta debido a la selección clonal, la que captura variación no-aditiva.</p> <p>7. Las peores consecuencias de la para del programa: como en estrategia 4, aunque más extrema debido a la falta de componente de variación entre comunidades.</p> |

REFERENCIAS

- Adin A., Weber J.C., Sotelo Montes C., Vidaurre H., Vosman B. and Smulders M.J.M. 2004. Genetic differentiation and trade among populations of peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth) in the Peruvian Amazon – implications for genetic resource management. *Theoretical and Applied Genetics* 108: 1654-1573.
- Avise J.C. 2004. *Molecular markers, Natural History and Evolution*, 2nd Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MD.
- Brodie A.W., Labarta-Chavarri R.A., and Weber J.C. 1997. Tree germplasm management and use on-farm in the Peruvian Amazon: a case study from the Ucayali region, Peru. Research report, Overseas Development Institute, London, and International Centre for Research in Agroforestry, Nairobi. 65 pp.
- Brown A.H.D. 2000. The genetic structure of crop landraces and the challenge to conserve them *in situ* on farms. Pp. 29-48 in Brush S.B. (ed.). *Genes in the Field: On-farm Conservation of Crop Diversity*. IPGRI, IDRC, Lewis Publications, Boca Raton, Florida, USA.
- CBD. 2003. *Handbook of the Convention on Biological Diversity*, 2nd edition (Updated to include the outcome of the sixth meeting of the Conference of the Parties). Secretariat of the Convention on Biological Diversity, World Trade Centre, Montreal, Quebec, Canada.
- Clement C.R. 1988. Domestication of the pejobaye palm (*Bactris gasipaes*): past and present. Pp. 155-174 in Balick M.J. (ed.). *The Palm – Tree of Life, Biology, Utilization and Conservation*. Advances in Economic Botany 6, The New York Botanical Garden, New York, USA.
- Clement C.R. and Mora Urpí J. 1988. Phenotypic variation of peach palm observed in the Amazon basin. Pp. 20-54 in Clement C.R. and Coradin L. (eds.). *Final Report (Revised): Peach Palm (Bactris gasipaes H.B.K.) Germplasm Bank* (AID grant number DAN-5542-G-SS-2093-00), INPA, Manaus and Embrapa Cenargen, Brasilia.
- Clement C.R. and Santos L.A. 2002. Pupunha no mercado de Manaus: Preferências de consumidores e suas implicacoes. *Revista Brasileira de Fruticultura* 24: 778-779.
- Clement C.R., Weber J.C., van Leewuen J., Domian C.A., Cole D.M., Arevalo Lopez L.A. and Arguello H. 2004. Why extensive research and development did not promote use of peach palm fruit in Latin America. *Agroforestry Systems* 61: 195-206.
- Cole D.M. 2004. Genetic Diversity and Population Structure of Peach Palm (*Bactris gasipaes* Kunth) in Agroforestry Systems in the Peruvian Amazon. Master's Thesis, School of Forest Resources, IFAS, University of Florida, Gainesville, Florida.
- Cornelius J.P. 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 372-379.

El-Kassaby Y.A. 2000. Effect of forest tree domestication on gene pools. Pp. 197-213 in Young A., Boshier D. and Boyle T. (eds.). *Forest Conservation Genetics: Principles and Practice*. CSIRO, Publishing, Collingwood, Australia.

Felsenstein J. 2003. *PopG. Version 3.1*. Online at: [ftp:// evolution.gs.washington.edu/pub/popgen/popg.html](ftp://evolution.gs.washington.edu/pub/popgen/popg.html).

Hartl D.L. and Clark A.G. 1997. *Principles of Population Genetics*, 3rd Ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

ITPGRFA. 2004. The International Treaty of Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Online at: <http://www.fao.org/ag/cgrfa/itpgr.html>.

Mills L.S. and Allendorf F.W. 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10: 1509-1518.

Mora Urpi J., Weber J.C. and Clement C.R. 1997. *Peach palm, Bactris gasipaes Kunth. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops*, 20. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research – IPK, Gatersleben, Germany/International Plant Genetic Resources Institute – IPGRI, Rome, Italy.

Mora Urpi J., Bogantes Arias A. And Arroyo Oquendo C. 1999. Cultivares de pejibaye para palmito. Pp. 41-47 in Mora Urpi and Echeverría J. (eds.). *Palmito de Pejibaye (Bactris gasipaes Kunth): Su cultivo e Industrialización*. Editorial Universidad de Costa Rica, SAN José, Costa Rica.

Mousseau T.A. and Rolf D.A. 1987. Natural selection and heritability of fitness components. *Heredity* 59: 181-197.

O'Neill G.A., Dawson I.K., Sotelo Montes C., Guarino L., Current D., Guariguata M. and Weber J.C. 2001. Strategies for genetic conservation of trees in the Peruvian Amazon basin. *Biodiversity and Conservation* 10: 837-850.

Pérez J.M., Szott L.T. and Arévalo L.A. 1993. Pijuayo con cobertura de leguminosas. Pp. 309-322. in Mora Urpi J .M., Szott L.T., Murillo M. and Patiño V.M. (eds.). *IV Congreso Internacional sobre Biología, Agronomía e Industrialización de Pijuayo*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Resende M.D.V. 2002. *Genética, biométrica e estadística no melhoramento de plantas perennes*. Embrapa Informacao Tecnológica, Brasília.

Sotelo Montes C. and Weber J.C. 1997. Priorización de especies arbóreas para sistemas agroforestales en la selva baja del Perú. *Agroforestería en la Américas* 4: 12-17.

Sotelo Montes C., Vidaurre H., Weber J.C., Simons A.J. and Dawson I. 2000. Producción de semillas a partir de la domesticación participativa de árboles agroforestales en la

Amazonía peruana. Pp. 65-72 in Salazar R. (Coord.). *Memorias del Segundo Simposio sobre Avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina, Proyecto de Semillas Forestales (PROSEFOR)*. Centro de Agricultura Tropical y de Enseñanza (CATIE) International Union of Forest Research Organizations (IUFRO), Santo Domingo, República Dominicana.

Wang J. 2004. Application of the One-Migrant-per-Generation Rule to Conservation and Management. *Conservation Biology* 18(2): 332-343.

Weber J.C., Sotelo Montes C., Vidaurre H., Dawson I.K. and Simons A.J. 2001. Participatory domestication of agroforestry trees: an example from the Peruvian Amazon. *Development in Practice* 11: 425-433.

White T.L. 1987. A conceptual framework for tree improvement programs. *New Forests* 4: 325-342.