

UNIVERSIDAD NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA TIERRA Y EL MAR
ESCUELA DE CIENCIAS AGRARIAS
LICENCIATURA EN AGRONOMÍA

**Preservación de la diversidad de *Rubus* en fincas productoras de mora en
Costa Rica**

Trabajo de graduación sometido a consideración del Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional bajo la modalidad de proyecto de graduación para optar al grado de Licenciatura en Ingeniería en Agronomía con énfasis en Agricultura Alternativa

Estudiante

Bach. Melissa Salazar González

Tutor

Ph. D. Ramón Molina Bravo

Asesores

Ph. D. Rafael Acuña Castillo

M. Sc. Santos Johaner Rosales Flores

Campus Omar Dengo
Heredia, Costa Rica, 2026

Trabajo de graduación aprobado por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional, para optar al grado de Licenciatura en Ingeniería en Agronomía con énfasis en Agricultura Alternativa.

INTEGRANTES DEL TRIBUNAL EXAMINADOR

.....
M. Sc. Andrés Alpízar Naranjo
Decano de la Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar

.....
M. Sc. José Alonso Calvo Araya
Director de la Escuela de Ciencias Agrarias

.....
Ph. D. Ramón Molina Bravo
Tutor

.....
Ph. D. Rafael Acuña Castillo
Asesor

.....
M. Sc. Santos Johaner Rosales Flores
Asesor

.....
Bach. Melissa Salazar González
Postulante

RESUMEN

El presente trabajo aborda la diversidad del género *Rubus* en Costa Rica, con un enfoque en las moras cultivadas y nativas. Se plantea como objetivo principal contribuir a la preservación de la diversidad de moras (*Rubus* spp.) en fincas agrícolas en la región del Valle Central y el cantón de Pérez Zeledón de Costa Rica, a través de la preparación y almacenamiento de ejemplares de herbario y análisis genéticos. De este modo, se podrá realizar la clasificación y el mantenimiento de los especímenes para un manejo sostenible de los recursos agrícolas, con el propósito de establecer una colección para el acervo genético de *Rubus* y aprovechamiento en mejoramiento genético.

El estudio favorece el apoyo a productores locales en cuanto a la identificación de especies nativas e introducidas y a la selección de materiales con potencial agronómico. Para la preservación de los ejemplares y su posterior identificación taxonómica, el material vegetal se prensó, secó y cuarentenó antes de su ingreso a los herbarios nacionales. Paralelamente, se realizaron análisis genéticos basados en secuenciación de Sanger empleando PCR y marcadores plastidiales (*matK*, *rpoC1* y *trnH-psbA*). Además, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) con base en características morfológicas y morfométricas para evaluar similitudes y variabilidad entre accesiones, reduciendo la dimensionalidad y revelando agrupamientos consistentes.

Los resultados evidenciaron la presencia de 11 especies de *Rubus* de las 14 reportadas en la literatura del país, incluidas nativas e introducidas. Los análisis genéticos con marcadores plastidiales permitieron establecer relaciones filogenéticas claras, mientras que el PCA mostró alta variabilidad morfológica, lo cual determinó la complejidad taxonómica del género. Asimismo, a través de las revisiones taxonómicas, se identificó la posible confusión taxonómica entre *Rubus miser* y *Rubus adenotrichos*, resaltando la necesidad de una reclasificación precisa.

En conclusión, se destaca que las fincas moreras son reservorios clave de diversidad genética de *Rubus*. Se confirma la eficacia de los herbarios y análisis moleculares para la identificación, reclasificación precisa de especies, y se enfatiza en la importancia de conservar y aprovechar de manera sostenible las moras y frambuesas en Costa Rica.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a todas las personas que hicieron posible la realización de esta tesis.

En primer lugar, a mi familia, por su apoyo incondicional, paciencia y comprensión durante cada etapa de este camino académico. Su confianza en mí ha sido la fuerza que me impulsó a seguir adelante.

A mi comité de tesis, por su guía, dedicación y valiosas orientaciones que enriquecieron este trabajo.

A mis profesores y compañeros de la universidad, quienes, con sus enseñanzas, críticas constructivas y compañía, hicieron de este proceso una experiencia satisfactoria y motivadora.

A la institución y las personas que colaboraron en la investigación, brindando información, recursos y tiempo para que este proyecto se concretara. Dedico un agradecimiento específico a la Vicerrectoría de Investigación y el programa Focaes Investigación por promover el desarrollo de valiosos proyectos que aportan conocimiento desde las personas estudiantes.

Siendo mujer, deseo también reconocer la importante labor de las mujeres en la ciencia, quienes con su talento, perseverancia y aportes han abierto caminos y han sido inspiración para generaciones de investigadoras. Su ejemplo me ha recordado que el conocimiento se construye con diversidad de voces y perspectivas, y que la ciencia se enriquece cuando se reconoce el papel fundamental de todas las personas que la impulsan.

Finalmente, agradezco a todos aquellos que, de manera directa o indirecta, contribuyeron a que este esfuerzo académico se convirtiera en una realidad.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS.....	3
2.1. Objetivo general.....	3
2.2. Objetivos específicos.....	3
3. MARCO TEÓRICO.....	4
3.1. Generalidades de Rubus	4
3.2. Especies de Rubus en Costa Rica	8
3.3. La técnica de PCR en análisis genéticos	8
3.4. Identificación de especies con secuencias cortas de ADN.....	9
3.5. Variabilidad genética	9
3.6. El acervo genético para el mejoramiento de Rubus.....	10
3.7. La preservación de especies a través de los herbarios.....	11
3.8. Análisis de Componentes Principales (ACP).....	12
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
4.1. Localización del estudio	13
4.2. Recolección de muestras vegetales y elaboración del herbario	14
4.3. Identificación de especies de Rubus.....	14
4.4. Análisis genético	15
4.5. Análisis de componentes principales.....	16
4.6. Inventario de metadatos descriptivos	16
5. RESULTADOS.....	18
5.1. Preservación de especies de Rubus a través de los herbarios	18
5.2. Especies identificadas.....	18
5.3. Análisis de los árboles filogenéticos.....	25
5.4. Análisis de componentes principales de características morfológicas y morfométricas.....	26
6. DISCUSIÓN.....	28
6.1. Preservación y el valor de los herbarios.....	28
6.2. Diversidad de especies identificadas	28
6.3. Relaciones filogenéticas (matK, rpoC1, trnH-psbA)	29
6.4. Comparación entre marcadores moleculares.....	30
6.5. Análisis morfológico y ACP.....	30
7. CONCLUSIONES.....	32
8. RECOMENDACIONES	33

TABLA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de Costa Rica donde se ubican geográficamente las especies de <i>Rubus</i> muestreadas para este estudio, 2026.	13
Figura 2. <i>Rubus adenotrichos</i> Schled.	20
Figura 3. <i>Rubus costaricanus</i> Liebm.	20
Figura 4. <i>Rubus ellipticus</i> Sm.	21
Figura 5. <i>Rubus glaucus</i> Benth.	21
Figura 6. <i>Rubus miser</i> Liebm.	22
Figura 7. <i>Rubus niveus</i> Thunb.	22
Figura 8. <i>Rubus panamanus</i> L.H. Bailey.	23
Figura 9. <i>Rubus rosifolius</i> Sm.	23
Figura 10. “Brazos” (<i>Rubus</i> sp. 2).	24
Figura 11. <i>Rubus urticifolius</i> Poir.	24
Figura 12. <i>Rubus vulcanicola</i> (Donn. Sm.) Rydb.	25

TABLA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista con los datos geográficos de las especies muestreadas en campo en las fincas agrícolas.	45
Anexo 2. Imprimados definidos para <i>Rubus</i> utilizados para la elaboración de los árboles filogenéticos.	45
Anexo 3. Muestras de partes de los órganos de las plantas, tallos, hojas e inflorescencia, recolectados para elaborar los ejemplares de los herbarios.	45
Anexo 4. Árbol filogenético generado por Inferencia Bayesiana bajo el modelo GTR+G, a partir de las secuencias de matK con los imprimadores matK-2.1 a y matK-3.2.	46
Anexo 5. Árbol filogenético generado por Inferencia Bayesiana bajo el modelo GTR+G, a partir de las secuencias de rpoC1 con los imprimadores rpoC1-2 y rpoC1-4.	47
Anexo 6. Árbol filogenético generado por Inferencia Bayesiana bajo el modelo GTR+G, a partir de las secuencias generadas con los imprimadores trnH-psbA.	48
Anexo 7. Mediciones de características morfométricas y morfológicas de especies de <i>Rubus</i> , empleadas para elaboración de ACP. Longitud del foliolo principal (L.fol), longitud de sépalos (L.sep), longitud de pétalos (L.pet), presencia de tricomas glandulares (Tric.gl) y pares de venas secundarias.	49
Anexo 8. Porcentaje de varianza de cada dimensión perteneciente al análisis de componentes principales de las variables morfológicas y morfométricas de los taxones de <i>Rubus</i>	49
Anexo 9. Gráfico de análisis de componentes principales a partir de variables morfológicas y morfométricas de caracteres foliares y florales de los taxones de <i>Rubus</i>	49

1. INTRODUCCIÓN

El género *Rubus* es un grupo grande y diverso de plantas perteneciente a la familia Rosaceae, en el cual se encuentran más de 700 especies descritas a nivel mundial (Huang & Hu, 2009). En el caso de Costa Rica, Hernández (2018) reconoce 14 especies de *Rubus*, entre nativas y naturalizadas, concentradas mayormente en las provincias de San José y Cartago.

Diversos estudios han propuesto hipótesis sobre el origen y la evolución del género *Rubus*. Lu (1983) señaló que, aunque la mayoría de diversidad de especies se encuentran en América del Norte (64%), China alberga 194 especies (26 %), donde una alta proporción son endémicas. Esto sugiere que el suroccidente de ese país podría ser un centro de distribución y diferenciación e, incluso, el origen del género.

En contraste, Alice & Campbell (1999), mediante análisis de la región ITS del ADN ribosómico nuclear, plantearon que el sitio ancestral de *Rubus* podría ubicarse en América del Norte, Europa del Este o Asia. Así también, Carter *et al.* (2019) utilizando secuencias de ADN de cloroplastos y captura dirigida de genes nucleares de baja copia, encontraron que el ancestro común más reciente del género *Rubus* se distribuyó en Norteamérica, donde probablemente tuvo su origen. Por lo tanto, Carter *et al.* (2019) destacan la complejidad evolutiva del género y la necesidad de integrar enfoques para comprender su historia evolutiva.

En términos de producción y domesticación, los cultivos de mayor relevancia económica dentro del género *Rubus* corresponden a las frambuesas del subgénero *Idaeobatus* y las moras (o zarzamoras) del subgénero *Rubus* (Graham & Mcnicol, 1995). En Costa Rica, la mora es cultivada en sistemas diversificados por pequeños productores en las zonas altas del Valle Central y de la zona sur del país, donde, en el 2021, la producción alcanzó una total de 1424 t con un rendimiento del 1,07 t/ha (Secretaría Ejecutiva de Planificación Sectorial Agropecuaria, comunicación personal, 22 de setiembre del 2023). La Promotora de Comercio Exterior (Procomer) (2020) considera que existe un potencial para la comercialización de la mora nacional, dado el interés en el mercado por productos nutricionales y mejoradores de la salud.

Las moras presentan altos contenidos de antioxidantes y polifenoles, y son fuente de fibra dietética, vitamina C, manganeso, cianidina y taninos. Estos compuestos han sido asociados con múltiples beneficios para la salud, incluida la reducción del daño ocasionado por radicales libres, efectos anticancerígenos, reducción del colesterol, retraso de los procesos de envejecimiento y fortalecimiento de los vasos sanguíneos (Nile & Park, 2014). El potencial alimenticio de las moras las

convierte en un recurso económico para la actividad agrícola, por lo cual resulta crucial la caracterización y conocimiento de la diversidad de moras para maximizar sus usos y aprovechamiento.

Los herbarios constituyen, por excelencia, uno de los más esenciales recursos para documentar, investigar y conservar la diversidad de plantas, algas y hongos a nivel mundial. Aunque es probable que, en términos generales, su mayor importancia se encuentre actualmente en esos campos, igualmente se extiende a otros, como la educación, la bioprospección, la farmacia, la ecología y la agronomía, entre otros (Marín-Rodulfo *et al.*, 2024).

Por medio de la recolección y clasificación de ejemplares de plantas, se registra la diversidad vegetal en los herbarios. Aun cuando las metodologías de recolección y análisis de muestras son ampliamente empleadas, los herbarios no han presentado mayores cambios en 200 años. Mantienen las herramientas requeridas para identificar las plantas, sus propiedades y los beneficios de los organismos colectados. Asimismo, aportan la documentación de la biodiversidad en un momento específico, datos relevantes para la comunidad científica y el público (Castellano, 2003). Aunado a esto, contribuyen con el conocimiento para valorar y utilizar de forma racional estos recursos naturales (Robles *et al.*, 1996).

Por su parte, los análisis genéticos mediante marcadores moleculares constituyen una herramienta fundamental en cuanto a caracterizar las especies. En el esfuerzo por desarrollar un código de barras eficiente para plantas, Fazekas *et al.* (2008) compararon ocho regiones de genes de cloroplastos y una del genoma mitocondrial, con el fin de discriminar especies en grupos taxonómicamente complejos. De estas, Hernández (2018) empleó tres genes plastidiales considerados altamente informativos para identificar especies de *Rubus* presentes en Costa Rica y Panamá. Estos enfoques no solo facilitan la delimitación taxonómica, sino también la evaluación de la diversidad genética, a través de evidencias clave para comprender los procesos evolutivos y las relaciones filogenéticas dentro del género.

Actualmente, en Costa Rica, no existe un registro y estudio detallado y exhaustivo de la diversidad de especies, variedades y formas de *Rubus*, tanto en su estado nativo como en condiciones de cultivo dentro de fincas agrícolas. El propósito de este trabajo fue contribuir al conocimiento y preservación de dicha diversidad, reflejada en fincas productoras de mora del Valle Central y Pérez Zeledón, mediante la identificación de especies apoyada en análisis genéticos, la incorporación de ejemplares en herbarios y el registro sistemático de información sobre las fincas con cultivos de mora.

Estos análisis genéticos, basados en marcadores moleculares, permiten no solo la correcta identificación de especies, sino también la evaluación de su diversidad genética, lo cual resulta

esencial para comprender los procesos evolutivos y orientar estrategias de conservación. Los datos recopilados constituyen un recurso valioso para promover el uso sostenible de la diversidad de moras y potenciar el desarrollo del mercado de este fruto en el país. Además, el acervo genético de *Rubus* representa un insumo estratégico para la producción agrícola, ya que conforma la base para seleccionar variedades adaptadas, el mejoramiento de cultivos y la resiliencia frente a plagas, enfermedades y el cambio climático.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Contribuir a la preservación de la diversidad de moras (*Rubus* spp.) en fincas agrícolas en la región del Valle Central y el cantón de Pérez Zeledón de Costa Rica, a través de la preparación y almacenamiento de ejemplares de herbario y análisis genéticos que permitan la clasificación y mantenimiento de los especímenes para un manejo sostenibles de los recursos agrícolas.

2.2. Objetivos específicos

2.2.1. Realizar árboles filogenéticos de las accesiones de *Rubus* por medio de la secuenciación de tres marcadores moleculares.

2.2.2. Depositar en los principales herbarios del país material vegetal recolectado para su determinación taxonómica y preservación.

2.2.3. Determinar el grado de similitud entre las accesiones de *Rubus* mediante un análisis de componentes principales con base en características morfológicas y morfométricas.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. Generalidades de *Rubus*

3.1.1. Origen y distribución geográfica

El género *Rubus* es un grupo grande y diverso de Rosaceae, el cual incluye a las moras y las frambuesas (Huang & Hu, 2009). Barrie (2015), en la “Flora Mesoamericana”, expone la existencia de 700 especies presentes principalmente entre los continentes de América, Europa y Asia; 23 especies en Mesoamérica; y una diversidad reducida en África y Oceanía. Sochor *et al.* (2022) reportaron 18 especies de *Rubus* en la región de Sudáfrica y, para la región de Nueva Zelanda, Allan (1961) reconoce cinco especies endémicas. Las especies de *Rubus* crecen en todos los continentes a excepción de la Antártida (Alice & Campbell, 1999).

Según Lu (1983), en su estudio sobre especies de *Rubus* en China, de las aproximadamente 750 especies en el mundo, el 64 % se encuentra en América del Norte, lo que la convierte en una región clave de distribución. En China, se registran 194 especies (26 %), muchas de ellas endémicas. Sus resultados evidenciaron la presencia de grupos complejos, taxones morfológicamente primitivos, intermedios y avanzados de relevancia filogenética. Concluye que el suroccidente de China constituye un centro de distribución y diferenciación de *Rubus* y, posiblemente, el centro de origen del género en ese país.

Por su parte, Carter *et al.* (2019), a partir de secuencias de ADN de cloroplastos y captura dirigida de genes nucleares de baja copia, hallaron que el ancestro común más reciente del género *Rubus* se distribuyó en Norteamérica, donde probablemente tuvo su origen. Los autores expresan que, durante el Mioceno temprano, hubo eventos de migración hacia Asia y Europa a través del puente de Bering. Posteriormente, con la formación del istmo de Panamá, migró hacia Suramérica desde donde posiblemente se dispersó a Australia y Nueva Zelanda mediante eventos de larga distancia. Hallaron que en el Mioceno medio y tardío el género experimentó gran diversificación en Asia, Europa, Sudamérica y Oceanía, junto con duplicaciones del genoma, lo cual generó especies poliploides.

Carter *et al.* (2019) señalan la presencia de dos visiones divergentes sobre la evolución del género *Rubus*. Los autores retoman el trabajo de Alice & Campbell (1999), quienes, mediante el análisis de la región ITS del ARN ribosómico nuclear, sugirieron que el sitio ancestral del género podría encontrarse en América del Norte, Europa del Este o Asia. Esta propuesta contrasta con la hipótesis de Lu (1983), quien plantea a China como centro de origen del género debido a la presencia de grupos complejos y una alta proporción de especies endémicas. Así también, Huang & Hu (2009) sugieren su origen en las zonas templadas del hemisferio norte del planeta.

Este género de plantas se ha extendido a las partes altas de las zonas tropicales de América (Hernández, 2018). En relación con ello y con las condiciones agroclimáticas óptimas para la planta, varias especies de moras y frambuesas, entre ellas las locales, se desarrollan adecuadamente en alturas entre 1500–2300 m s. n. m., bajo una precipitación mínima anual entre 1200–1600 mm, temperaturas entre los 15–22 °C, humedad relativa de 75–90 % y en suelos de texturas franca arcillosa, con buen drenaje y ricos en materia orgánica (Castro y Cerdas, 2005).

En Costa Rica, las especies crecen desde los 550 m hasta los 3.500 m de altura, en ambientes de zonas abiertas, potreros, jardines, bordes de caminos y bosques. Se distribuyen en todas las provincias, pero su producción es mayor en San José, Cartago y en la zona del Cerro de la Muerte (Hernández, 2018). Con respecto a la producción, generalmente las especies de moras generan flores y frutos durante todo el año, pero la mejor fructificación ocurre en la temporada seca entre marzo y abril (Morales, 2014).

3.1.2. Descripción del género

El orden de las Rosales son plantas eudicotiledóneas, contiene, entre otras, a Rosaceae, Moraceae y Urticaceae consideradas las más diversas de la orden (Hernández, 2018). En Rosaceae, existe el género *Rubus*, formado por 15 subgéneros, y en el subgénero *Rubus* (anteriormente *Eubatus*) se clasifican las moras y en el subgénero *Idaeobatus* las frambuesas (Finn & Clark, 2012). En el estudio realizado por Hernández (2018), se reportan 14 especies de *Rubus* en Costa Rica. Morales (2014), por su parte, reportó 12 especies de *Rubus* en Costa Rica y Barrie (2015) 23 spp. en Mesoamérica.

Se describe a las moras y las frambuesas (*Rubus* spp.) como arbustos perennes con tallos bienales, erectos, trepadores o rastreros, con o sin aguijones, pilosos, glabros, sin o con glándulas y cerdas. Presentan hojas alternas, imparipinnadas y ternadas en la misma planta o digitadas y ternadas en la misma planta (en especies nativas de Costa Rica y Panamá); las hojas basales en el tallo muestran ser digitadas o imparipinnadas y las hojas distales del tipo ternadas; los folíolos mayormente pubescentes, de margen irregularmente dentado y aguijones sobre el nervio central en el envés (Hernández, 2018).

Las inflorescencias son terminales o axilares, paniculadas, a veces con flores solitarias. Las flores presentan cinco pétalos, de colores blanco, rosado pálido o lila; pétalos alternos a los sépalos, con numerosos estambres (>40) dispuestos en círculo rodeando la base del receptáculo; gineceo apocárpico con más de diez carpelos; los frutos son una drupa compuesta, de forma esférica o alargada, glabras o con pubescencia (Hernández, 2018). Los frutos en donde las drupeolas quedan

adheridas al receptáculo se le llama moras, mientras que las drupeolas de las frambuesas se desprenden del receptáculo, el cual permanece en la planta, y el fruto queda íntegro, unido por pequeños pelos (Clark *et al.* 2007; Morales, 2014). Es de considerar que Clark *et al.* (2007) indicaron que la diferenciación basada en caracteres morfológicos del fruto ha servido para delimitar los subgéneros *Rubus* e *Idaeobatus*, una división útil para la actividad agrícola, pero no refleja la verdadera delimitación taxonómica del género cuando se analizan las relaciones moleculares. Los autores destacan que numerosas especies de mora comparten rasgos con las frambuesas, especialmente en aquellas con hábito de crecimiento erecto. Los genes de la frambuesa se encuentran en el origen del grupo y existe un flujo continuo de genes desde la frambuesa hacia la mora en la naturaleza (Alice *et al.*, 2001).

El género *Rubus* presenta reproducción asexual, la cual se da por medio de yemas adventicias de la raíz, raíces adventicias del tallo y apomixis (Hernández, 2018; Gustafsson 1943; Monasterio–Huelin 1992; Ortiz *et al.* 2004). Aunado a esto, la reproducción sexual se presenta en plantas con comportamiento alógamo o autógeno (Jennings, 1988). A nivel de ploidía, se pueden encontrar desde diploides ($2x=2n=14$) hasta dodecaploides ($12x=2n=84$) (Roa *et al.*, 2014). Estas condiciones otorgan al género una gran diversidad morfológica, variabilidad genética y una compleja circunscripción. Esta complejidad ha sido relacionada a factores como la poliploidía, la apomixis, la hibridación entre especies y subgéneros (Alice & Campbell, 1999).

3.1.3. Importancia del cultivo

En el mercado internacional, en el 2019, las importaciones de mora alcanzaron ingresos de US\$4192 millones, donde Estados Unidos de América (EE. UU.) y Alemania fueron los principales países compradores de moras, siendo la mora fresca la de mayor participación en el mercado (Procomer, 2020). En Costa Rica, la comercialización de la mora se distribuye ampliamente en el mercado nacional y en la industria alimentaria para la elaboración de jugos, conservas, helados y postres (Morales, 2014).

En años anteriores, se documentó la producción mundial de mora (*Rubus* spp.), con base en los estudios como los de Strik *et al.* (2007) y Hall (2017). Dichos trabajos señalaron que para el año 2005 se registró una superficie global de 20 035 ha, con una producción estimada de 140 292 t de fruta. En ese contexto, Europa contaba con 7692 ha y una producción de 43 000 t, mientras que América del Norte con 7159 ha y 59 123 t, siendo ambas regiones los principales productores a nivel mundial, seguidas de América Central, con un área sembrada de 1640 ha y una producción de 1590 t.

En el caso de Centroamérica, se reportó que las principales variedades cultivadas en 2005 eran ‘Brazos’ y *R. glaucus*. Costa Rica concentraba la mayor superficie cultivada con 1590 ha, seguida de Guatemala con el área restante. México, dentro de la región norteamericana, representaba 2300 ha y producía principalmente los cultivares ‘Brazos’ y ‘Tupy’. Por su parte, Sudamérica registraba 1597 ha con una producción de 6380 t. Lo anterior evidencia que, a pesar de contar con una superficie similar a Centroamérica, alcanzaba un rendimiento mejor en términos de volumen de fruta.

En Costa Rica, la producción de mora se da a pequeña escala con propósito de diversificación agrícola y económica. Para el año 2021, esta producción alcanzó 1424 t en 1324 ha y con un rendimiento del 1,07 t/ha. Con respecto al 2005, Costa Rica ha disminuido su área de producción de moras. Las zonas en el país donde se desarrolla principalmente la actividad son Pérez Zeledón, Cartago, Desamparados, Dota, El Guarco y Tarrazú (Secretaría Ejecutiva de Planificación Sectorial Agropecuaria, comunicación personal, 22 de septiembre del 2023).

En el ámbito comercial, Procomer realizó un estudio sobre las características para la comercialización internacional de tres productos, y la fruta de la mora fue destacada por su valor nutricional. La Promotora expresa el potencial de comercialización para la mora, basados en la creciente necesidad de productos naturales, sostenibles, sin aditivos artificiales, con propiedades nutricionales y nutraceuticas mejoradores de la salud, factores que han sido dinamizadores de la demanda de este producto (Procomer, 2020). Es un producto con oportunidad para la diversificación del sector agroalimentario costarricense.

3.1.4. Contenido nutricional

Las moras presentan altos contenidos de antioxidantes y polifenoles, además son fuente de fibra dietética, vitamina C, manganeso, cianidina y taninos. Estos compuestos han sido asociados con múltiples beneficios para la salud, incluyendo la reducción del daño ocasionado por radicales libres, efectos anticancerígenos, reducción del colesterol, retraso de los procesos de envejecimiento y fortalecimiento de los vasos sanguíneos (Nile & Park, 2014).

De acuerdo con el estudio de Soto *et al.* (2019), las moras cultivadas en el país presentan niveles significativos de polifenoles y elagitaninos, por lo que son una fuente rica en compuestos de interés nutricional. Además, los autores exponen que las frutas de las moras orgánicas en comparación con las convencionales presentaron mayor contenido de elagitaninos. Se ha demostrado que varias especies poseen propiedades para la protección ante los efectos producidos por los rayos ultravioleta B (UVB) y, en Costa Rica, la mora mencionada como *R. adenotrichos* Schltdl (pero que posiblemente es más bien *R. miser* Liebm.) contiene compuestos fenólicos, principalmente elagitaninos y

antocianinas, que otorgan un beneficio antioxidante al cuerpo y puede mitigar el daño cutáneo producido por los rayos UV (Calvo *et al.*, 2013).

3.2. Especies de *Rubus* en Costa Rica

Uno de los trabajos más recientes es el de Hernández (2018), que abarca la identificación y la clasificación de especies de *Rubus* en el país. Hernández examinó los herbarios de Costa Rica, Panamá, Nicaragua, Reino Unido y EE. UU., así como recolectó material vegetal fresco de diferentes localidades, características del hábitat y condiciones ambientales. También, revisó imágenes de material tipo y descripciones originales (protólogos). Los productos de ese trabajo incluyen una clave dicotómica, un mapa de distribución de especies de *Rubus* presentes en Costa Rica y Panamá, y la revisión taxonómica más reciente del género para nuestro país. De igual importancia, se pueden consultar el “Manual de Plantas de Costa Rica” un trabajo de Morales (2014), quien también elaboró una clave dicotómica, ilustraciones y descripciones de especies de *Rubus* y la revisión de Barrie (2015) en la “Flora Mesoamérica”.

Los recursos taxonómicos pueden variar en descripciones y especies aceptadas, pero integran en común un grupo no mayor de 14 especies reportadas en Costa Rica, entre especies nativas (*R. adenotrichos* Schltdl., *R. costaricanus* Liebm., *R. glaucus* Benth., *R. fagifolius* Schltdl. & Cham., *R. humistratus* Steud., *R. irasuensis* Liebm., *R. miser* Liebm., *R. nubigenus* Kunth., *R. urticifolius* Poir., *R. vulcanicola* (Donn. Sm.) Rydb. y *R. sp. 1*) e introducidas (*R. ellipticus* Sm., *R. niveus* Thunb., *R. rosifolius* Sm. y *R. sp.*), de acuerdo con Hernández (2018).

3.3. La técnica de PCR en análisis genéticos

El análisis genético es una de las herramientas más fundamentales en la biología molecular y la sistemática. Ha permitido la identificación de especies y la comprensión de los procesos evolutivos, donde entre las técnicas más utilizadas se encuentra la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), y ha significado una revolución en la investigación genética, puesto que ha favorecido ampliar fragmentos específicos de ADN de manera rápida y eficiente (Mullis & Faloona, 1987).

La técnica de PCR se basa en la replicación *in vitro* de secuencias de ADN mediante ciclos repetitivos de desnaturalización, alineamiento de cebadores (“primers”) y extensión por un ADN polimerasa termoestable. Este método ha propiciado el desarrollo de las aplicaciones en genética de poblaciones, filogenia y taxonomía, así como obtener las secuencias cortas de ADN, que serían los marcadores moleculares para la identificación de especies y el estudio de las relaciones evolutivas (Garibyan & Avashia, 2013).

3.4. Identificación de especies con secuencias cortas de ADN

Se puede acudir a análisis genéticos para identificar y descubrir especies, además estudiar sus relaciones y linajes. *Rubus* presenta una gran complejidad taxonómica, por ello el uso de secuencias cortas de ADN ha sido fundamental para su identificación. Para identificar especies de *Rubus* presentes en Costa Rica y Panamá, Hernández (2018) utilizó tres regiones de genes plastidiales que Fazekas *et al.* (2008) consideraron útiles para discriminar especies vegetales taxonómicamente complejas y realizar estudios de monofilia de especies.

Hernández (2018) utilizó las regiones marcadoras *matK* con 1600 pares de bases (pb), el cual contiene el intrón *trnK* de plantas fotosintéticas I (Ems *et al.* 1995); el gen *rpoC1* que codifica proteínas homólogas de una subunidad β de la ARN polimerasa bacteriana (Lee *et al.*, 2012); y el gen no codificante *trnH-psbA*, un espaciador intergénico de 450 pb, relacionado con una región en los plastidios de alta variabilidad genética en las angiospermas y de fácil amplificación en plantas con flores (Kress *et al.* 2005). Además, Hernández (2018) empleó dos regiones de genes de plastidios codificantes y una no codificante para el estudio de la filogenia e identificación de 14 especies de *Rubus* en Costa Rica. Los análisis filogenéticos expusieron una semejanza entre *R. glaucus* y *R. humistratus* y una distinción entre las especies nativas y las introducidas. El autor consideró más informativo emplear marcadores de plástidos para el análisis de grupos taxonómicos complejos.

Con respecto a Wu *et al.* (2020), seleccionaron de modo preliminar potenciales códigos de barras de ADN para *Rubus*. Para ello, evaluaron seis regiones: ITS, ITS2, *matK*, *rbcL*, *trnH-psbA* y *trnL-trnF*, donde se mostró que la combinación de plastidiales y nucleares mejora la resolución taxonomía, principalmente para grupos con hibridación frecuente. En el mismo trabajo, los resultados mostraron que en el árbol de consenso NJ, (“neighbor-joining”) el marcador *matK* expuso la mayor proporción monofilética (67 %) y de segundo *trnH-psbA* (64 %). Las secuencias *matK* y *trnH-psbA* de las especies de *Rubus* presentaron variaciones intraespecíficas e interespecíficas significativas, lo que demuestra su capacidad y potencial para la identificación.

3.5. Variabilidad genética

La variabilidad genética se refiere a la variación o diferencias en los genes presentes en individuos de una misma especie o genotipos diferentes, y se expresa como diferencias en la secuencia del ADN, en alelos diferentes, además variación del fenotipo (Begna & Teresa, 2024). Es posible identificar la variación genética. En el estudio de Espinosa (2011) sobre variabilidad genética en diferentes especies de *Rubus*, se menciona el empleo de los métodos de hibridación con SSRs, análisis de minisatélites, uso de marcadores RAPDs y marcadores AFLPs para el análisis de variación intra e

interespecífica. De acuerdo con Stafne *et al.* (2005) un número de 32 pares de cebadores SSR, derivados de *Rubus* y *Fragaria*, pueden ser útiles para el mapeo genético en poblaciones de mora. En el trabajo de Roa *et al.* (2014), utilizaron marcadores de RAPDs polimórficos para detectar la variabilidad genética de especies de *Rubus* de dos localidades distintas. Asimismo, emplearon el análisis de agrupamiento y de coordenadas principales para distinguir genotipos de *R. idaeus* de otras, y para detectar el genotipo según su procedencia.

En otro estudio, sobre variabilidad genética en moras y frambuesas sudafricanas, Sochor & Manning (2023) demostraron que especies de *R. ludwigii* y *R. thaumasius* son linajes nativos mientras que *R. pinnatus* y *R. rigidus* presentan patrones complejos de variación genética asociado a hibridación y la presencia de niveles de ploidía. Los autores emplearon tres tipos de marcadores moleculares, secuencias plastidiales (*matK*, *trnL-trnF*) para estudios filogenéticos y filogeográficos permitiendo identificar haplotipos maternos y patrones de dispersión. También emplearon ADN ribosomal nuclear (ITS) para detectar variación nuclear y demostrar hibridación para evaluar introgresiones entre especies. Además, aplicaron microsatélites nucleares (SSR) para analizar la diversidad a nivel genotipo y microevolución y evaluar el grado de apomixis en poblaciones híbridas.

Espinosa *et al.* (2016) evaluaron la variabilidad morfológica de 31 accesiones de *Rubus* a partir de 38 descriptores fenotípicos y aplicaron análisis de componentes principales (ACP) y análisis de conglomerado. Los métodos permitieron demostrar introgresiones y diversidad genética subyacente. De forma similar, Real & Madulid (2019), en un análisis fenético de especies de *Rubus* utilizando análisis de cluster y ACP con caracteres morfológicos de hojas, tallos, flores y frutos, demostraron que estos caracteres explican en gran medida la variación morfológica, además una alta variabilidad observada en una misma especie sugiriendo plasticidad fenotípica y diversidad genética significativa.

3.6. El acervo genético para el mejoramiento de *Rubus*

El acervo genético en *Rubus* es fundamental para los programas de mejoramiento genético, puesto que concentra el material hereditario necesario para seleccionar y combinar rasgos de interés agrícola, nutricionales y comerciales (Rimieri, 2017). La riqueza genética de este género está caracterizado al presentar múltiples niveles de ploidía, hibridación natural e introgresiones interespecíficas (Clark & Finn, 2011; Clark *et al.*, 2007; Jennings, 1988).

Según Clark & Finn (2011), el cultivo de la mora surgió a partir de selecciones de material nativo. Estos genotipos proporcionaron las bases para el mejoramiento de la plantación, uno de los primeros logros fue el cruce de especies de mora en el este de los EE. UU. y especies de mora y frambuesa en el oeste de los EE. UU., a partir de ello se generó un diverso acervo genético.

Aproximadamente en el siglo XIX, se desarrollaron los híbridos ‘Loganberry’ (*R. ursinus* x *R. idaeus*) y ‘Boysenberry’, y se fue avanzando hasta cultivares modernos con fructificación en primocañas (tallos vegetativos) y características como ausencia de espinas, permitiendo responder a demandas productivas y de mercado (Clark & Finn, 2011; Clark, Stafne, Hall, & Finn, 2007).

Un aspecto interesante es que en 1908, en la Estación Experimental Agrícola de Texas, hubo un programa público de mejoramiento genético, con el objetivo de desarrollar genotipos adaptados a climas cálidos, donde se desarrolló la variedad ‘Nessberry’ a partir de germoplasma de *R. trivialis* y que posteriormente resultó como progenitor de la variedad ‘Brazos’, que requiere pocas horas de frío para la floración (Clark & Finn, 2011).

El aprovechamiento de especies nativas como *R. adenotrichos* en Centroamérica y *R. glaucus* en los Andes amplía las posibilidades de adaptación a condiciones tropicales de altura y aporta rasgos funcionales como alto contenido de antioxidantes y polifenoles, vinculando conservación con innovación agrícola (Schmidt-Durán *et al.*, 2024).

3.7. La preservación de especies a través de los herbarios

Los herbarios albergan colecciones de plantas que documentan la diversidad existente o que ha estado en el planeta. Estimulan crear conocimiento nuevo y educar sobre la importancia de conservar la diversidad biológica; así también los herbarios colaboran en la identificación de plantas y sus posibles usos, participan en programas de conservación, son útiles para la investigación y consulta del público (Castellano, 2003). Como instituciones, los herbarios fungen un rol protagónico en propiciar la valoración y la guía al momento de hacer uso de la biodiversidad, además cumplen con preservar información de la diversidad de organismos de las áreas naturales protegidas y suministrar documentación de especies amenazadas, por lo que resulta clave su participación en proyectos de conservación de la biodiversidad (Robles *et al.*, 1996).

En cuanto a herbarios relevantes que preservan colecciones de organismos, existe el Jardín Botánico de Nueva York (NYBG siglas en inglés), el cual es considerado el más grande del hemisferio occidental. Asume su labor de documentar la biodiversidad de plantas y hongos, destaca ejemplares procedentes de América y en su herbario virtual se pueden consultar aproximadamente 242 taxones tipo de *Rubus* (New York Botanical Garden (NYBG), 2023). De acuerdo con el *Index Herbariorum* del NYBG, en Costa Rica se mantienen activos en el listado los siguientes herbarios (nombre y acrónimo): Museo Nacional de Costa Rica (CR), Estación Biológica las Cruces de la Organización de Estudios Tropicales (HLDG), Universidad Nacional de Costa Rica (JVR y AAG) y Universidad de Costa Rica (USJ), en los que se puede encontrar información acerca de las especies de *Rubus* (NYBG,

2023). La información obtenida de las muestras de herbario va más allá de la que se puede estudiar directamente en los especímenes y de la asociada a estos, usualmente en forma de etiquetas de herbario.

3.8. Análisis de componentes principales (ACP)

En un estudio con múltiples variables, el método de ACP permite la reducción de la dimensionalidad y proyectar las observaciones en un espacio menor al espacio original, conservando información representativa, así también es posible proyectar observaciones en un espacio de dos o tres dimensiones y determinar grupos uniformes o atípicos (Amat, 2023). Puede utilizarse para determinar variación fenotípica en sistemas independientes de caracteres correlacionados (Di Masso *et al.*, 2010).

Por su parte, Espinosa *et al.* (2016), a través del análisis de componentes principales, lograron mostrar diferencias morfológicas entre tres especies de *Rubus*, así también el análisis de datos cualitativos y cuantitativos evidenció la variabilidad en las especies, permitió evidenciar una relación entre el lugar de origen con la expresión fenotípica, demostrando la influencia del ambiente en el genotipo. De manera similar, el estudio de Real & Madulid (2019), aplicó el análisis fenético y PCA a especies de *Rubus* en Filipinas, demostrando que variables florales y foliares fueron determinantes en la separación de especies donde los argumentos a la vez reflejaron afinidades taxonómicas. Además, Xiong *et al.* (2019), en sus análisis sobre la morfología de polen en 155 especies de *Rubus*, demostraron que los caracteres morfológicos combinados con análisis multivariados son clave para delimitar especies de un género taxonómico complejo.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Localización del estudio

Las muestras para el estudio se recolectaron de plantas de moras y frambuesas creciendo de forma cultivada y nativa en fincas agrícolas ubicadas en diferentes distritos de los cantones de Pérez Zeledón, León Cortés, Dota de San José y Barva de Heredia (figura 1 y anexo 1). A las plantas de estudio localizadas en las fincas, se les asignó un número de muestra para el registro, identificación y ubicación del material vegetal recolectado, el cual consistió en un número de finca y la cantidad de especímenes hallados.

La selección de las fincas se determinó mediante los datos facilitados por la agencia del Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG) de Santa María de Dota, el INTA y la Cooperativa de Productores Agrícolas y de Servicios Múltiples de la Zona de los Santos (Apacoop R.L.). La solicitud de permisos de ingreso y de extracción de material genético está concedida por el Conagebio según la resolución R-CM-UNA-005-2023-OT-Conagebio, este trámite fue emitido dentro del marco del proyecto “Aumento de competitividad del sector morero, mediante la valorización de la diversidad genética y química medicinal de la fruta y hoja de la mora costarricense (*Rubus* spp.)” financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación, Tecnología y Telecomunicación (Micitt).

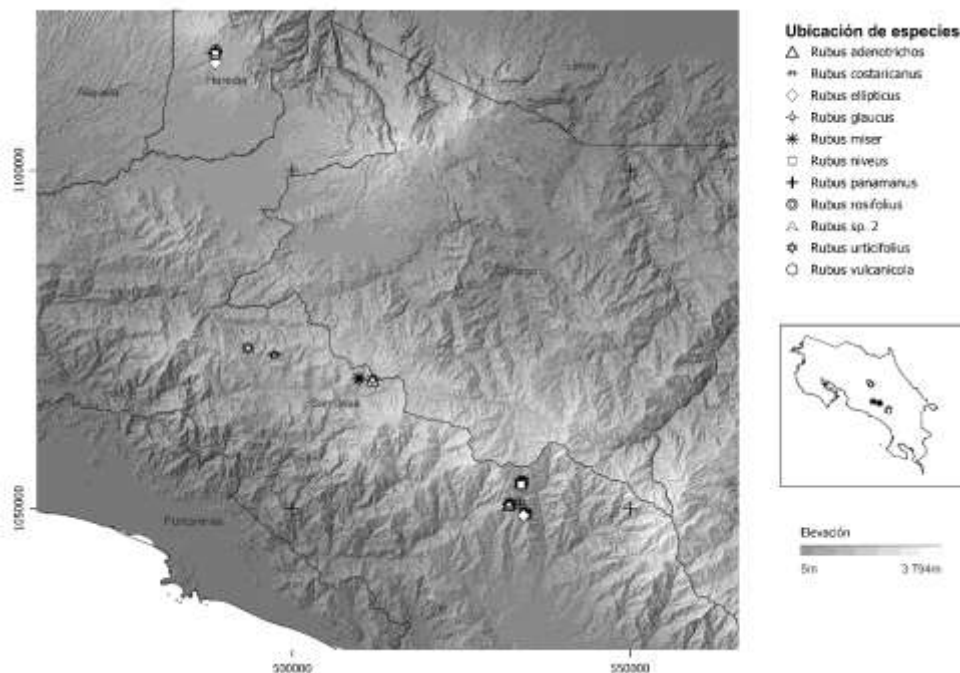


Figura 1. Mapa de Costa Rica donde se ubican geográficamente las especies de *Rubus* muestreadas para este estudio, 2026

4.2. Recolección de muestras vegetales y elaboración del herbario

De las plantas registradas en las fincas, se recolectaron partes de sus órganos: tallos y hojas de ejes vegetativos, así como tallos, hojas, flores y frutos de ejes reproductivos (anexo 3). Para la recolección, se utilizó una tijera de podar previamente esterilizada con alcohol etílico al 70 %. El transporte del material se realizó guardando las muestras en bolsas de plástico rotuladas individualmente con el número de la finca y planta, para luego ser sometidas al proceso de prensado, secado y cuarentena.

La preservación de las muestras se llevó a cabo mediante el método de secado con presión. Cada muestra (o partes de cada muestra) se colocaron entre 2 planas de papel periódico con cartones, separando una muestra de la otra. Posteriormente, se colocaron las muestras entre periódico y cartones en una prensa de madera con dimensiones de 40 cm × 30 cm. Finalmente, las muestras en las prensas se llevaron al horno secador del herbario de la Universidad Nacional de Costa Rica (JVR) donde se dejaron de 5 a 7 d, a una temperatura entre 30° C a 60° C hasta alcanzar una humedad relativa del 12 %, para ser preservada y mantener las propiedades de las plantas. Para el ingreso de ejemplares a los herbarios, se cuarentenó el material por una semana a -20°C. Luego, el material ingresó al herbario USJ de la Universidad de Costa Rica, sitio donde se trabajó el estudio de las muestras, la identificación taxonómica, la cuarentena y el montaje.

Una vez que el material estuvo prensado, seco y de haber cumplido su cuarentena, quedó listo para el proceso de montaje y preservación en los herbarios. Las muestras se montaron en cartulina (medidas de 28 cm por 38 cm), a cada ejemplar se le colocó una etiqueta en la esquina inferior derecha de la cartulina. En la etiqueta se anotó el nombre científico del taxón, nombre de la familia a la que pertenece el taxón, localidad de recolecta (distrito, cantón, provincia), coordenadas geográficas, elevación, hábitat, descripción de la planta, número de registro de la muestra, duplicado, fecha de la recolección, nombre de la persona que llevó a cabo la recolección y nombre de la persona que determinó e identificó el taxón.

4.3. Identificación de especies de *Rubus*

Para este estudio, se utilizó como referencia el tratado de Hernández (2018). Este material fue base para identificar las muestras de las accesiones recolectadas. Además, se consultaron y estudiaron los trabajos taxonómicos anteriores de Barrie (2015) y de Morales (2014). Se revisaron y consultaron los ejemplares disponibles en el Herbario Luis A. Fournier Origgí de la Universidad de Costa Rica (USJ), los ejemplares tipo del Herbario Nacional de Costa Rica (CR), donde también se empleó un estereoscopio para observar tejido y para la comparación de las muestras recolectadas con material

previamente determinado por otros botánicos. Asimismo, se revisaron por computadora imágenes de los ejemplares tipo y de otros ejemplares relevantes en la base de datos del Global Plant (<https://plants.jstor.org/>).

Como parte del trabajo de campo, se tomaron fotografías de las plantas muestreadas, con una cámara de celular que porta un sensor principal de 50 MegaPíxeles con tecnología Quad Pixel, y dos sensores de 2 MP para macro y profundidad. Además, en campo se utilizó una lupa botánica de 10x de aumento.

4.4. Análisis genético

Se recolectaron ápices de crecimiento vegetativos que fueron guardados en bolsas herméticas debidamente rotuladas, seguidamente almacenadas temporalmente en una hielera con bloques de hielo artificial. El mismo día de recolecta, las muestras se traspasaron a tubos Falcon™ de 15 ml, para luego ser almacenadas en frío a -20°C de temperatura, para su análisis.

4.4.1. Extracción de ADN

Para la extracción de ADN, se tomaron entre 100 y 200 mg del tejido vegetal de las accesiones de *Rubus* que se encontraba almacenado en congelación, se colocaron individualmente en tubos para microcentrífuga de 2 ml junto con dos balines de acero inoxidable y se colocaron en el homogenizador de tejidos Spex SamplePrep 1600 MiniG™. Seguidamente, se empleó el kit de extracción de ADN NucleoSpin® Plant II y se aplicó el protocolo recomendado por el fabricante. Posteriormente, se verificó la integridad del ADN extraído mediante electroforesis horizontal en geles de agarosa TopVision™ al 0.8 %. Los geles se corrieron bajo un programa de 30 minutos a 90 Voltios, fueron teñidos con GelRed 1X (Biotium) y se visualizaron en un transiluminador de luz ultravioleta (Fotodocumentador FireReader, Uvitech).

4.4.2. PCR y secuenciación de ADN

Para la PCR, se prepararon reacciones de 25 µl que contenían 1.25U de DreamTaq™ polimerasa con DreamTaq™ PCR Buffer al 1X, 0.2 mM dNTPs, 0.1 µM de cada imprimador y aproximadamente 20 ng/ µl de ADN, en microtubos para PCR de 0.2 ml. Se utilizaron los imprimados definidos por Fazekas *et al.* (2008) para *Rubus*, matK-2.1 a, matK-3.2, rpoC1-2, rpoC1-4 y trnH-psbA (anexo 2). Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un termociclador para PCR tiempo final (Proflex, Applied Biosystem, USA). Para la amplificación, se programó el termociclador con el siguiente perfil de temperaturas: para *matK* una desnaturalización a 95°C por 7 min, 30 ciclos a 95°C por 35 s, 55-60°C (autodelta) por 45 s, 72°C por 1 min y 45 s y una extensión final a 72°C por 10 min. Para el imprimador *rpoC1*, una de una desnaturalización a 95°C por 7 min, 30 ciclos a 95°C por 35 s,

58-60°C (autodelta) por 45 s, 72°C por 1 min y 45 s y una extensión final a 72°C por 10 min. Para *trnH-psbA* una desnaturalización a 95°C por 7 min, 30 ciclos a 95°C por 35 s, 53-62°C (autodelta) por 45 s, 72°C por 1 min y 45 s y una extensión final a 72°C por 10 min.

Posteriormente, los productos de PCR amplificados fueron verificados por medio de electroforesis horizontal en geles de agarosa TopVision™ al 1 % (1 h/ 90 V) teñidos con GelRed (Biotium) y visualizados en un transiluminador de luz ultravioleta (Fotodocumentador FireReader, Uvitech). Se enviaron los productos de PCR a Macrogen Inc. (Corea del Sur) para su purificación y secuenciación bidireccional tipo Sanger. Se editaron las secuencias FASTA generadas en el programa BioEdit v.7.2.5 (Hall, 1999) para obtener secuencias consenso de ambas direcciones de la secuenciación. Las secuencias editadas se enviaron al Laboratorio de Biología Molecular de la Escuela de Ciencias Agrarias-UNA para hacer alineamientos múltiples y elaborar árboles filogenéticos empleando diferentes paquetes bioinformáticos en el programa GeneiousPrime v.2026.0.1.

Se hicieron alineamientos múltiples con el algoritmo FFT-NS-2 con el programa MAFFT v.7.490 (Kato et al. 2002). Se utilizó el programa jModelTest v.2.1.10 (Darriba et al. 2012) para determinar el mejor modelo de sustitución de nucleótidos para generar los árboles. Se evaluaron los criterios de asignación de modelo por máxima similitud (ML) (Hemmerle & Hartley, 1973), inferencia bayesiana (BIC) (Schwarz, 1978), teoría de decisión (DT) (Minin et al. 2003) y el criterio de Akaike (AIC) (Akaike, 1973). Se utilizó el programa Mr. Bayes v.3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) ("chain length"=1.100.000, "heat chains"=4, "burn-in length"= 100.000, "sub-sampling frequency"=200, "random seed"=26.500) para generar los árboles por inferencia bayesiana según los modelos de sustitución con mayor probabilidad para cada alineamiento.

4.5. Análisis de componentes principales

Se aplicó la herramienta del análisis de componentes principales, por medio del paquete estadístico *FactoMineR* 2.12 y *factoextra* 1.0.7 del programa RStudio (R Core Team, 2023), se emplearon características morfológicas y morfométricas presentes en el catálogo “Descriptores para moras criollas costarricenses” de Varela et al. (2015). De al menos tres ejemplares por especie, se midieron las variables morfométricas de longitud del foliolo principal, longitud de sépalos, longitud de pétalos, presencia de tricomas glandulares y pares de venas secundarias.

4.6. Inventario de metadatos descriptivos

Se respaldó la información con una hoja de cálculo en Excel, en la cual se establecieron 14 columnas con los siguientes datos: número de colección, nombre común, cantón, distrito, ubicación

GPS, nombre de finca, nombre del productor, apellido, teléfono, correo electrónico, identificación de la muestra, tipo de hoja, tipo de fruto y clasificación taxonómica.

5. RESULTADOS

5.1. Preservación de especies de *Rubus* a través de los herbarios

Se recolectaron muestras de 64 plantas de moras y frambuesas, las cuales se clasificaron por especies y están conservadas en varios herbarios nacionales. Para mayor detalle, se puede consultar el anexo 1. Los ejemplares de cada planta, y duplicados de estos, permanecen conservados en el AAG, CR y USJ.

5.2. Especies identificadas

A partir de la identificación de las muestras, se encontraron 11 especies de *Rubus* en las fincas agrícolas muestreadas. Las principales características morfológicas que las distinguen se describen a continuación:

Rubus adenotrichos Schltdl. Tipo: México, Jalapa, mayo 1829, *Schiede s.n* (Tipo: HAL (imagen!)). (Fig. 2). Nombre popular mora negrita. Hábito de arbusto suberecto y escandente. Los tallos, peciolos y pedicelos con presencia de tricomas glandulares sin presencia de exudado. Foliolos de las hojas con el margen plano. Inflorescencia en forma de panícula, flores con pétalos rosados o blancos y sobresalen a los sépalos. Frutos con penacho de pelos en el ápice.

Rubus costaricanus Liebm. Tipo: Costa Rica, Agua Caliente, enero 1845-1848, *Orsted 1690* (Tipo: C (imagen!)). (Fig. 3). Nombre popular mora caballo. Hábito de arbusto suberecto. Tallos con escasa presencia de tricomas glandulares. Foliolos con el margen doblemente aserrada y nervaduras prominentes en el haz. Inflorescencia paniculada, con pétalos más grandes que los sépalos, de color blanco o rosado pálido, en ocasiones con textura corrugada.

Rubus ellipticus Sm. Tipo: China, Yun-nan, mayo 1882, *Delava 3733* (Tipo: P (imagen!)). (Fig. 4). Nombre popular mora amarilla. Hábito de arbusto suberecto. Tallos y peciolos vellosos con cerdas rojas no glandulares. Hojas ternadas, foliolos ovados-orbiculares. Inflorescencia en panícula, pétalos blancos con margen ondulado. Frutos amarillos glabros, al desprenderse el receptáculo queda adherido.

Rubus glaucus Benth. Tipo: Ecuador, Pichincha, 1843, *Hartweg 973* (Isotipo: LD (imagen!)), Holotipo: K (imagen!)). (Fig. 5). Nombre popular mora castilla. Tallo glauco y glabro. Hábito arbusto suberecto y escandente. Hojas ternadas, foliolos lanceolados, acuminados, haz puberulento, envés blanco. Inflorescencia en racimo, sépalos lanceolados acuminados.

Rubus miser Liebm. Tipo: Costa Rica, Cartago, dic 1846, *Oersted 1700* (Tipo: NY (imagen!)). (Fig. 6). Nombres populares mora vino, mora enana, mora espina roja, espina blanca, mora dulce. Hábito de arbusto suberecto. Tallos, peciolos y pedicelos con tricomas glandulares de color amarillo,

verde o rojo y al tacto deja un exudado o resina amarilla. Foliolos con margen ligeramente revoluto. Inflorescencia racemosa, pétalos blancos y sépalos de mayor longitud que los pétalos. Frutos glabros.

Rubus niveus Thunb. Tipo: India, Dyra Dhoun, 1825, *Geu lua s.n* (K (imagen!)). (Fig. 7). Nombre popular frambuesa negra. Hábito de planta sufrútice, suberecto o escandente. Tallos glabros, glaucos, con aguijones. Hojas imparipinadas, foliolos ovados o cordados, haz glabrescente y el envés lanuginoso blanco. Inflorescencia en panícula, flores con pétalos espatulados y rosados. Frutos de drupas panosas, de forma cónica o esférica, al desprenderse el receptáculo queda adherido al pedicelo.

Rubus panamanus L.H. Bailey. Tipo: Panamá, Bajo Chorro, enero 1938, *Davidson 72* (Holotipo: MO (imagen!)). (Fig. 8). Hábito de planta sufrútice, suberecto o escandente. Tallos pueden presentar colores rojizos o morados, pentagonales, glabrescente, escasos o nulos tricomas glandulares. Hojas con foliolos elípticos de margen serrulado. Inflorescencia paniculada, con escasos tricomas glandulares, flores tomentulosas, pétalos blancos a rosados pálidos, pétalos orbiculares o espatulados, de mayor longitud que los sépalos.

Rubus rosifolius Sm. Tipo: Indonesia, Java, *Commerson s.n* (Holotipo: P (imagen!)), Isotipo: P (imagen!)). (Fig. 9). Nombre popular frambuesa roja. Hábito de planta sufrútice, suberecto o escandente. Tallos con crecimiento sinuoso o recto, pubescentes, no glandulares, no glaucos. Hojas imparipinadas, foliolos lanceolados pilosos, fruto glabrescente, al desprenderse el receptáculo queda adherido al pedicelo.

Rubus sp 2. (Fig. 10). Nombre popular mora extranjera o variedad ‘Brazos’. Hábito de planta sufrútice, suberecto. Tallos carentes de tricomas glandulares, glabrescente. Hojas pentadas y ternadas, foliolos glabrescentes, cordados, margen biserrados. Inflorescencia en racimo o solitarias, terminal y axilar. Flores con pétalos blancos o rosado pálido con margen ondulado.

Rubus urticifolius Poir. Tipo: Peru, Lima, *Dombey s.n* (Holotipo: P (imagen!)), Isotipo: P (imagen!)). (Fig. 11). Nombre popular mora ratón. Hábito sufrútice. Tallos vellosos con cerdas rojas no glandulares. Hojas pentadas y ternadas, foliolos elípticos, haz piloso, envés blanquecino. Inflorescencia paniculada, con cerdas rojas en pedúnculo y pedicelo, flores con pétalos blancos de forma elíptica.

Rubus vulcanicola (Donn. Sm.) Rydb. Tipo: Costa Rica, Poás, enero 1889, *Pittier 806* (Isotipo: BR (imagen!)), Isosintipo: examinado en (CR)). (Fig. 12). Se conoce como una mora nativa. Hábito sufrútice, suberecto o escandente. Tallos angulados o pentagonales de color morados o verdes, glabrescentes, con ausencia de tricomas glandulares. Hojas con foliolos elípticos, con margen

serrulado, glabros. Inflorescencia paniculada, terminal, ligeramente tomentoso. Flores con pétalos orbiculares rosado pálido con blanco.

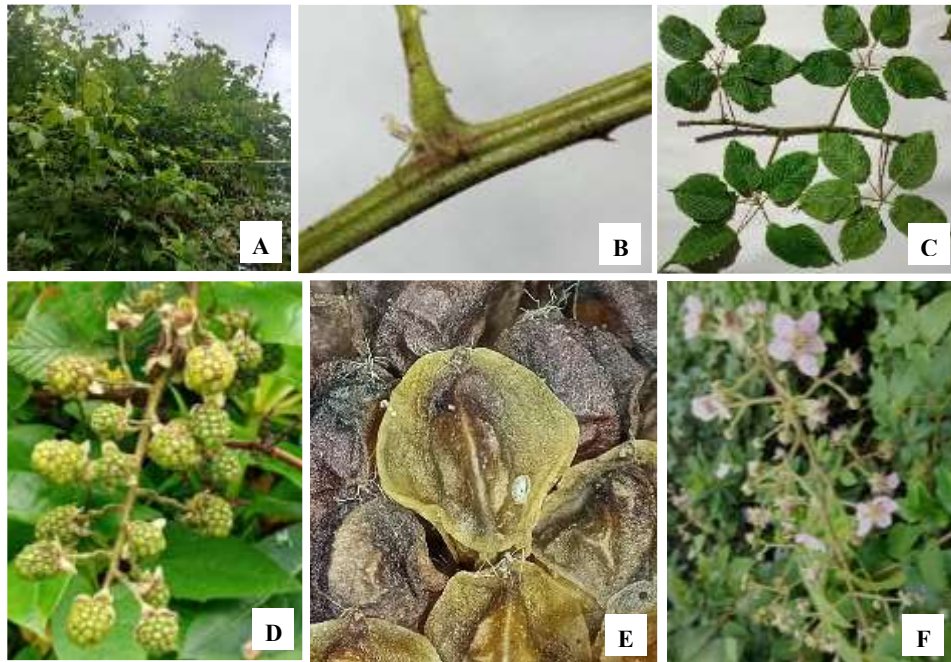


Figura 2. *Rubus adenotrichos* Schled

Nota: Hábito (A). Tallo (B). Hojas (C). Frutos (D y E). Inflorescencia (F).



Figura 3. *Rubus costaricanus* Liebm

Nota: Tallo (A). Hojas (B). Inflorescencia (C). Frutos (D).

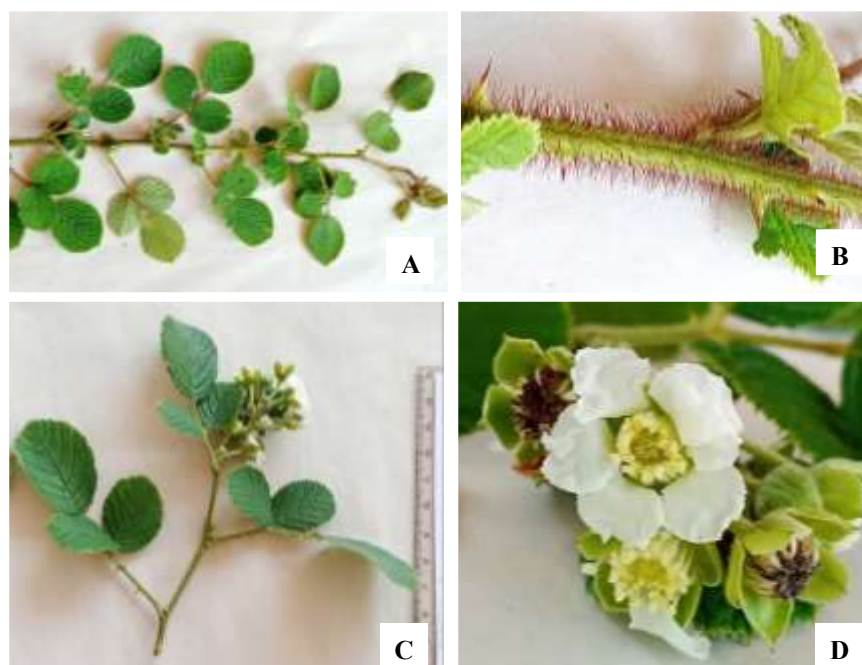


Figura 4. *Rubus ellipticus* Sm

Nota: Hojas (A). Tallo (B). Inflorescencia (C). Flor (D).



Figura 5. *Rubus glaucus* Benth

Nota: Frutos (A). Inflorescencia (B). Tallo y Hojas (C y D).

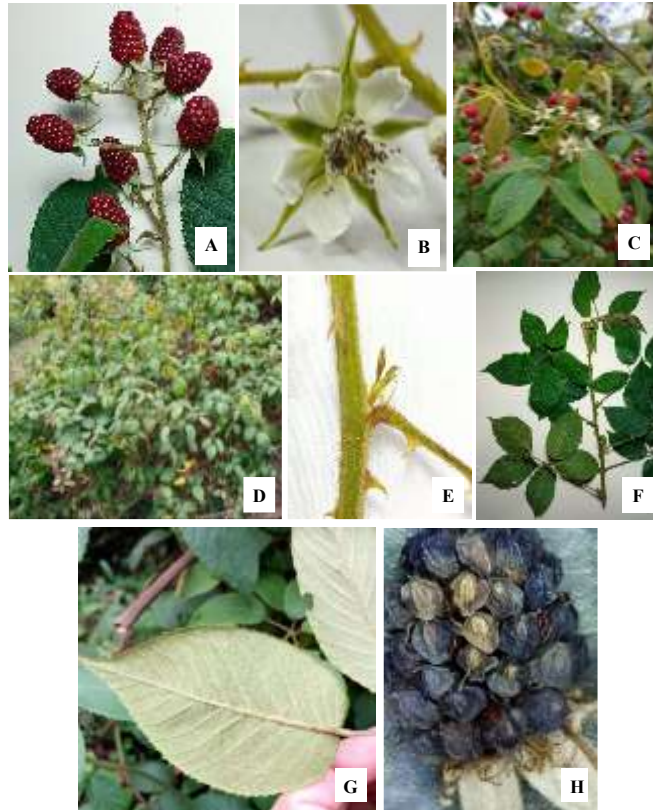


Figura 6. *Rubus miser* Liebm

Nota: Frutos (A y H). Flor (B). Inflorescencia (C). Hábito (D). Tallo (E). Hojas (F y G).

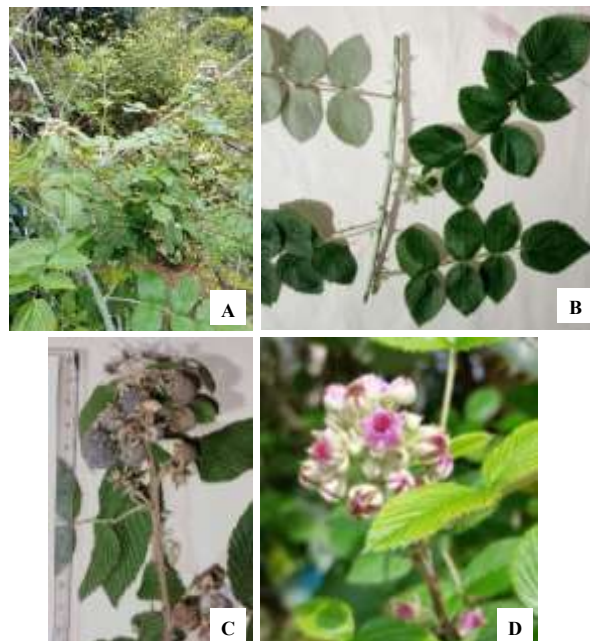


Figura 7. *Rubus niveus* Thunb

Nota: Hábito (A). Hojas (B). Frutos (C). Inflorescencia (D).



Figura 8. *Rubus panamanus* L.H. Bailey

Nota: Frutos (A). Flores (B y C). Hábito (D). Hojas (E). Tallo (F).



Figura 9. *Rubus rosifolius* Sm

Nota: Flor (A). Fruto (B). Hoja (C). Hábito (D).



Figura 10. “Brazos” (*Rubus* sp. 2)

Nota: Hábito (A). Hoja (B). Flores (C y D). Inflorescencia (E).



Figura 11. *Rubus urticifolius* Poir

Nota: Hábito (A). Tallo (B). Hoja (C). Flores (D). Frutos (E y F).

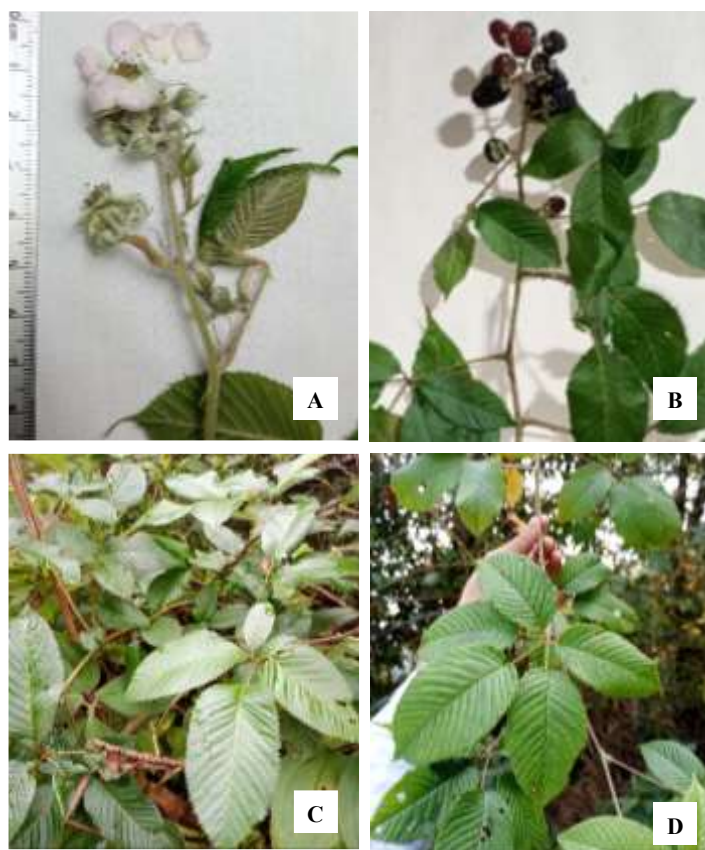


Figura 12. *Rubus vulcanicola* (Donn. Sm.) Rydb

Nota: Inflorescencia (A). Frutos (B). Hábito (C). Hoja (D).

5.3. Análisis de los árboles filogenéticos

El análisis de los árboles filogenéticos con los imprimadores moleculares *matK* (anexo 4), *rpoC1* (anexo 5) y *trnH-psbA* (anexo 6) muestra las relaciones evolutivas entre las especies de *Rubus* y los taxones relacionados, en cada uno de los árboles se muestra la pertenencia de *Rubus* a Rosaceae. El análisis basado en secuencias del gen *matK* mediante inferencia bayesiana agrupó a las muestras de la mora vino en el clado de *R. miser* con valores altos de soporte (0.88-0.91), manteniendo similitud genética y fenotípica, aunque mostrando alguna diferencia en la población. También, se agrupó a *R. glaucus* en un clado definido (0.97), expresando su identidad taxonómica, a la vez refleja diversidad interna. Otro aspecto relevante es que *R. adenotrichos* y *R. costaricanus* se agruparon en un clado con un soporte fuerte (0.99) sugiriendo una relación evolutiva cercana. Del mismo modo, se presentó la agrupación de las frambuesas, *R. niveus* con un soporte alto (0.99) y *R. rosifolius* con valores máximos (0.99-1), mostrando cohesión en las especies.

El análisis bayesiano a partir de secuencias del gen *rpoC1* expone que el grupo de muestras que corresponden a *R. miser* se agrupó en un clado con un soporte elevado (0.91-0.97). Sin embargo,

R. glaucus y *R. ellipticus* aparecen asociadas en el mismo grupo mostrando existencia de una relación evolutiva. Se diferenciaron en otro grupo las muestras de las especies de *R. adenotrichos*, *R. costaricanus*, *R. panamanus*, *R. vulcanicola* y *R. urticifolius* con un considerado valor de soporte (0.91) indicando un grupo con estrecha relación genética. Otro aporte radica en que las muestras de los taxones de *R. ellipticus* y ‘Brazos’ (*R. sp2*) se encontraron en clados de especies nativas, lo que sugiere afinidad genética con estas especies. Las especies introducidas de *R. niveus*, *R. rosifolius*, y del grupo externo *R. idaeus*, *R. occidentalis* se encuentran en clados separados a las especies nativas con valor de soporte alto (0.97- 1).

En la inferencia bayesiana con el marcador intergénico trnH-psbA se identifican a las muestras de *R. miser* en un clado con un valor de soporte variado (0.75, 0.59, 0.99), diferenciándose de otras especies. Además, para *R. glaucus* se generó un valor de soporte consistente (0.59- 1) manteniendo relación cercana con *R. miser*. Se evidencia el vínculo entre las especies de *R. adenotrichos*, *R. costaricanus*, *R. urticifolius*, *R. panamanus* y *R. vulcanicola*, agrupados en clados con variado valor de soporte (0.53-0.82). Por otra parte, en clados separados se agrupan con valores altos de soporte las frambuesas, *R. rosifolius* (0.96-1), *R. niveus* (1) y *R. ellipticus* (1) mostrando diferencia con las especies nativas. En particular, *R. urticifolius* y *R. costaricanus* se agruparon repetidamente, y mostraron valores de soporte relevantes (0.91-1) en los análisis de los árboles filogenéticos de los tres marcadores moleculares. Además, con los grupos externos, se demostró la raíz del árbol y la pertenencia de las especies de *Rubus* a la familia Rosaceae.

5.4. Análisis de componentes principales de características morfológicas y morfométricas

Se aplicó el análisis de componentes principales a las variables morfométricas y morfológicas (longitud del foliolo principal (L.fol), longitud de sépalos (L.sep), longitud de pétalos (L.pet), presencia de tricomas glandulares (Tric.gl) y pares de venas secundarias (V.sec), obteniendo 41 observaciones de 10 especies de *Rubus* (anexo 6). El análisis mostró que los dos primeros componentes principales en conjunto explican el 63.1 % de la variabilidad total (Dimensión 1= 37.6 %, Dimensión 2=25.5 %), lo cual manifiesta una gran representación de las variables en estas dos dimensiones (anexo 8). La primera dimensión estuvo influenciada principalmente por las variables L.pet y L.sep. En cuanto a la segunda dimensión, reflejó influencia de las variables Tric.gl, L.fol y V.sec. La correlación dentro de las variables muestra que L.pet y L.sep, actúan de manera conjunta, están cercanas y apuntan a una misma dirección, en posición contraria las variables Tric.gl, L.fol y V.sec (anexo 9).

En cuanto a las variables con las especies en el gráfico del anexo 9, se observó que de *R. costaricanus*, *R. miser*, *R. adenotrichos*, *R. panamanus* se agruparon de forma central, mostrando que presentaron valores intermedios con las variables medidas. La especie *R. miser* mostró valores intermedios y cercanos al promedio general, además mostró un patrón morfológico homogéneo de las variables en la especie, por otra parte, la especie se agrupa cercana a la variable V.sec indicando que esta característica es determinante para su caracterización. Por su parte, *R. costaricanus* se ubicó relacionada con las variables del tipo florales y foliares indicando que son características morfológicas claves para su identificación. Entre otras asociaciones observadas, se determinó que la variable L.fol es fundamental para identificar la especie *R. adenotrichos*, con *R. panamanus*. Las variables V.sec y L.fol son determinantes para su identificación. Por su parte, las especies situadas en los cuadrantes superiores mostraron valores altos con las cinco variables morfológicas observadas, influyentes para su identificación.

Los grupos de especies ubicadas de forma distantes o contrarias mostraron diferencias morfológicas. Las especies relacionadas con las frambuesas se encontraron separadas de las especies relacionadas con las moras. Se presentó que *R. glaucus*, *R. ellipticus* y *R. niveus* se encuentran en un cuadrante contrario a las especies de moras, lo que sugiere que se diferencian de estas en variables florales y foliares. Por otra parte, *R. rosifolius* y ‘Brazos’ (*R. sp2*) se diferenciaron de otras especies en aspectos morfométricos como L.sep y L.pet. y se ubicaron en el cuadrante contrario a *R. urticifolius*, lo que indica características contrarias y valores bajos en estas variables.

6. DISCUSIÓN

6.1. Preservación y el valor de los herbarios

Se recolectaron ejemplares de 64 plantas de moras y frambuesas del género *Rubus*, los cuales fueron identificados y preservados en herbarios nacionales (AAG, CR y USJ). Con este trabajo, se contribuye a la conservación de este material biológico, que es representativo de distintas localidades de Costa Rica. Además, constituye aportes a la base de datos y referencias para futuros estudios taxonómicos, descriptivos y comparativos del género.

Los depósitos de especímenes de plantas en los herbarios proporcionan un registro permanente de la diversidad de plantas contribuyendo a la conservación mediante la preservación de especímenes, en la investigación taxonómica, además informa sobre la influencia del cambio climático en las plantas (Sharma *et al.*, 2024). Con el fin de comprender la evolución, la distribución geográfica y la ecología de las especies, cada espécimen registra la morfología, anatomía y rasgos reproductivos ofreciendo información de la historia evolutiva de las especies (Ecker *et al.*, 2024).

La preservación de ejemplares testigo de estudios moleculares como este también permite la confirmación cruzada e, incluso, replicar el estudio si fuese necesario. Si los ejemplares fueran determinados bajo un nombre diferente en un futuro, los datos moleculares asociados podrían entonces ser asignados a los nuevos nombres sin que fuese preciso realizar nuevamente la extracción, amplificación y secuenciación *de novo*, ahorrando tiempo y esfuerzo.

6.2. Diversidad de especies identificadas

Se puede considerar la existencia de una diversidad del género en los sistemas agrícolas locales, dado que se identificaron 11 especies de *Rubus*, en torno a estudios previos que han reportado de 12 a 14 especies del género para Costa Rica (Morales, 2014; Hernández, 2018). Esto sugiere que la diversidad encontrada en este estudio refleja una fracción importante de la variedad total del género en el país. Esta diferencia en el número reportado de especies y la literatura puede deberse al muestreo limitado a los agrosistemas de las fincas, además a la distribución geográfica, la hibridación entre especies y poliploidía en el género (Alice & Campbell, 1999; Jennings, 1988).

La caracterización morfológica y morfométrica observada (como presencia de tricomas glandulares, variaciones en longitud de sépalos y pétalos, rasgos foliares distintivos) contribuye a delimitar las especies; sin embargo, el proceso es complejo debido a la variación morfológica dentro de una misma especie. Jennings (1988) expone que la flexibilidad fenotípica y la influencia de la poliploidía dificultan la identificación taxonómica en el género. Por otra parte, Sochor & Manning (2023) analizan cómo especies nativas e introducidas en Sudáfrica amplían la variabilidad a través de

procesos de introgresión, la apomixis y la poliploidía, los cuales inciden en la diversidad morfológica y genética. Este caso podría compararse con la variabilidad de caracteres en Costa Rica con especies nativas (como *R. adenotrichos*, *R. costaricanus*, *R. panamanus* y *R. vulcanicola*), junto con introducidas (como *R. niveus*, *R. rosifolius*, *R. ellipticus*, *R. sp.2*), pues se puede interpretar por procesos similares.

Durante la identificación de las especies se evidencio el aspecto de que en varios trabajos previos se ha confundido a *Rubus adenotrichos* con *Rubus miser*, si bien son especies que morfológicamente pueden tener similitudes resulta fundamental garantizar la caracterización más precisa, esta situación refleja la complejidad taxonómica del género.

Se ha llegado a contrastar, la revisión taxonómica de Hernández (2018) que reconoce a *R. miser* (mora vino) como un arbusto suberecto, tallos densamente glandular hirsutos (presencia de tricomas glandulares que dejan una resina amarilla al tacto), foliolos con el margen ligeramente revoluto, pétalos blancos, distinto a Morales (2014) quién la clasifica como un arbusto rastrero, suberecto o escandente, tallos puberulentos con tricomas no glandulares, con pétalos de color blancos a rosados, y con la sinonimia de *R. guyanensis* Focke var. *vulcanicola* Donn. Sm.; *R. panamanus* L. H. Bailey. En el Tipo: Costa Rica, Cartago, dic 1846, *Oersted 1700* (Tipo: NY (imagen!)). En la descripción de Hernández (2018) y en la figura 6, se puede evidenciar la presencia de tricomas glandulares en *R. miser*.

6.3. Relaciones filogenéticas (*matK*, *rpoC1*, *trnH-psbA*)

Los análisis filogenéticos realizados con los marcadores *matK*, *rpoC1* y *trnH-psbA* mostraron agrupamientos consistentes y buen soporte con el clado de *R. adenotrichos*, *R. costaricanus*, y asociaciones en el mismo clado con *R. panamanus*, *R. vulcanicola* y *R. urticifolius*. De manera particular, la especie introducida *R. sp2* ('Brazos') se ubica en clados con especies nativas, indicando que comparte relación con estas.

Estos resultados coinciden con los análisis de inferencia bayesiana de Hernández (2018), validando estas relaciones evolutivas. Asimismo, tanto en este estudio como en el de Hernández (2018), *R. miser* y *R. glaucus* muestran un importante vínculo genético, a pesar de ser especies que muestran características morfológicas distintas, como la presencia de abundantes tricomas glandulares en *R. miser* y ausencia de ellas en *R. glaucus*, lo que a la vez se asocia con la variabilidad morfológica y genética que presenta el género (Alice & Campbell, 1999; Jennings, 1988).

Se separa de forma clara las especies nativas de las introducidas, lo que expone una diferenciación entre linajes locales y exóticos, este patrón se expone en el trabajo de Hernández (2018)

y también en el estudio global del género *Rubus* mediante secuenciación dirigida de Carter *et al.* (2019) donde especies introducidas y nativas forman clados separados, por procesos evolutivos distintos o eventos de colonización diferentes.

6.4. Comparación entre marcadores moleculares

El análisis filogenético realizado empleando tres marcadores plastidiales (matK, rpoC1 y trnH-psbA) mostró diferencias en resolución y valores de soporte. Los genes codificantes ofrecieron mayor estabilidad en la delimitación de clados, mientras que el espaciador intergénico aportó mayor variabilidad. Esto expone procesos de hibridación o introgresión dado los valores de soporte moderados. Esta complementariedad con los tres marcadores permitió obtener una visión robusta de las relaciones filogenéticas en *Rubus*.

El empleo de marcadores plastidiales, como los provenientes de cloroplastos, tiene sus implicaciones, puesto que en las angiospermas los plastidios son transmitidos por la madre, lo que significa que los árboles analizados reflejan la historia evolutiva del linaje materno (Alice & Campbell, 1999). Este aspecto es relevante dado que *Rubus* es un género donde la hibridación es frecuente, por lo que los análisis a partir de plastidios pueden mostrar afinidad materna que no siempre coincide con la historia nuclear, pero siguen siendo necesarios para entender los patrones de dispersión y colonización (Hernández, 2018).

Los resultados de soportes moderado en los clados evidencia procesos de hibridación e introgresión que influyen en la diversidad genética del género. Este hecho ha sido señalado por Sochor & Manning (2023) donde la variabilidad morfológica y reproductiva se interpreta como resultado de procesos de poliploidía, apomixis y flujo genético.

6.5. Análisis morfológico y ACP

Procesar variables morfométricas y morfológicas a través del análisis de componentes principales permitió diferenciar especies y se observó como la diversidad morfológica se refleja en grupos específicos. Este procedimiento mostró que para la primera dimensión hubo predominancia de las variables morfológicas florales (longitud de sépalos y pétalos) y para la segunda dimensión dominaron las variables foliares y presencia de tricomas. Este resultado permitió ubicar especies nativas (*R. miser*, *R. costaricanus*, *R. adenotrichos*, *R. panamanus*) de forma central en el gráfico con valores intermedios en las variables, mientras que *R. ellipticus* y *R. niveus* y *R. glaucus* proyectados en cuadrantes opuestos, *R. rosifolius* y *R. sp 2* ('Brazos') por rasgos florales, reflejando como caracteres morfológicos foliares y florales delimitan especies dentro de un género. De forma complementaria, el trabajo de Xiong *et al.* (2019) demostró que caracteres morfológicos combinados

con análisis multivariados son clave para delimitar especies taxonómicamente complejos, la variabilidad en la ornamentación del polen y su correlación con variables foliares y florales apoyan la importancia de integrar múltiples evidencias para una delimitación precisa.

Lo anterior es consistente con lo reportado en Espinosa *et al.* (2016), donde variables foliares (longitud de peciolo, folíolos y número de aguijones) determinaron grupos de *Rubus* de Colombia distinguiendo especies nativas de cultivadas. De manera similar, en Filipinas, Real & Madulid (2019) demostraron mediante ACP que las características foliares y florales (número de lóbulos, pubescencia en pedicelo, ápice de sépalos) influyen en la variación morfológica, separando especies con hojas simples de especies con hojas compuestas.

7. CONCLUSIONES

Entre los resultados más sobresalientes de este estudio está la confirmación de una diversidad significativa de especies de *Rubus* en los sistemas agrícolas del Valle Central y Pérez Zeledón, lo que evidencia que estas fincas funcionan como reservorios de variabilidad genética y constituyen espacios estratégicos para la preservación del género en Costa Rica.

Se concluye que la integración de herbarios y análisis genéticos mediante marcadores moleculares es una herramienta eficaz para la identificación y clasificación de especies, aportando evidencia sólida sobre sus relaciones evolutivas y diversidad genética. Este enfoque fortalece la taxonomía del género y permite superar dificultades parte de la variación morfológica, la hibridación y la poliploidía.

Un hallazgo relevante es la aclaración sobre la necesidad de resolver el estatus de *R. miser* y *R. adenotrichos*, ya que en trabajos previos se ha identificado erróneamente a *R. miser* así como a *R. adenotrichos*. Se reconoce que *R. miser* ha sido descrita en tratados taxonómicos con características semejantes a *R. vulcanicola*, como lo señala Morales (2014). Así también la aclaración entre las especies *R. costaricanus*, conocida con el nombre popular como mora caballo, que se había identificado como *R. urticifolius* conocida como mora ratón, ambas son especies distintas de moras nativas. La evidencia morfológica y genética obtenida en este trabajo confirma que se trata de especies distintas, por lo tanto, la importancia de una caracterización precisa para evitar confusiones taxonómicas y garantizar validez de los registros científicos.

Asimismo, se establece que la diversidad de *Rubus* en Costa Rica incluye tanto especies nativas como introducidas, diferenciadas en sus linajes evolutivos y patrones de variabilidad genética. Este conocimiento técnico científico amplía la comprensión de la filogenia del género en el país y ofrece bases para orientar estrategias de conservación, manejo sostenible, además para el aprovechamiento en programas de mejoramiento genético que permita desarrollar cultivares adaptados a las condiciones agroecológicas de Costa Rica y hacer frente a los retos ante el cambio climático y las demandas del mercado.

Finalmente, se reconoce que la documentación en herbarios, junto con la caracterización genética y morfológica, constituye un recurso esencial para la preservación de la biodiversidad, la valoración de los recursos naturales y el aprovechamiento agrícola de las moras. Este trabajo aporta información innovadora que fortalece el uso sostenible del género *Rubus* y potenciar su relevancia económica y científica en Costa Rica.

8. RECOMENDACIONES

Las estrategias de conservación de especies vegetales en fincas moreras deben integrar enfoques *in situ* y *ex situ*, combinando prácticas agrícolas sostenibles con cultivo *in vitro*, bancos de semillas y herbarios. Estos enfoques aseguran la preservación de la diversidad genética de *Rubus*, fortaleciendo la resiliencia productiva y el aprovechamiento futuro en programas de mejoramiento.

Se recomienda la aplicación en fincas o zonas de producción de mora estrategias de conservación como las siguientes:

- Conservación *in situ* (en campo): que implica áreas protegidas, corredores biológicos, restauración de hábitats. Se recomienda mantener parcelas diversificadas con especies nativas junto a cultivos de interés comercial, establecer cercas vivas y corredores agroforestales que conecten poblaciones silvestres con las cultivadas y promover prácticas agrícolas sostenibles como el control biológico y la reducción de agroquímicos.
- Conservación *ex situ*: implica bancos de semilla, herbarios, cultivo *in vitro*. Es fundamental recolectar y almacenar semillas en bancos nacionales de germoplasma, depositar ejemplares en herbarios para su documentación y acceso futuro, emplear cultivo de tejidos vegetales para preservar genotipos de interés o resistentes a plagas y condiciones climáticas adversas.
- Innovación tecnológica: que integre modelos predictivos, cultivo de tejidos, genética molecular. Se recomienda implementar códigos de barras de ADN para evitar confusiones taxonómicas, aplicar análisis de componentes principales y marcadores moleculares para seleccionar materiales con mayor potencial agronómico y utilizar técnicas de cultivo *in vitro* para multiplicar variedades de alto valor.
- Participación comunitaria y políticas: aspectos que conlleva integración de comunidades locales, planes nacionales de biodiversidad, incentivos económicos. En donde es necesario capacitar a las personas productoras sobre las especies nativas e introducidas, integrar la conservación en programas de extensión agrícola y políticas de comercialización, así también fomentar certificaciones de sostenibilidad donde se reconozca la conservación de la diversidad genética como parte del valor del producto.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In B. N. Petrov & F. Csaki. (Eds.), *Second International Symposium on Information Theory*. Budapest (pp. 267-281). Hungary: Akademiai Kiado.
- Alice, L.A. & Campbell, C.S. (1999). Phylogeny of *Rubus* (Rosaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. *American Journal of Botany*, 86(1), 81-97. <https://doi.org/10.2307/2656957>
- Alice, L.A., Ericsson, T., Eriksen, B. & Campbell, C.S. (2001). Hybridization and gene flow between distantly related species of *Rubus* (Rosaceae): evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. *Systematic Botany*, 26(4), 769–778. <https://www.jstor.org/stable/3093858?origin=JSTOR-pdf>
- Amat, J. (29 de octubre del 2023). *Detección de anomalías: autoencoders y PCA*. [https://github.com/JoaquinAmatRodrigo/Estadistica-con-R/blob/master/PDF format/52 deteccion anomalias autoencoder pca.pdf](https://github.com/JoaquinAmatRodrigo/Estadistica-con-R/blob/master/PDF%20format/52%20deteccion%20anomalias%20autoencoder%20pca.pdf)
- Barrie, F.R. (2015). Saururaceae a Zygophyllaceae. En Davidse, G., Sousa, M., Knapp, S. y Chiang, F. (eds.), *Flora Mesoamericana* (Vol. 2, pp. 48). Missouri Botanical Garden, St. Louis. <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=40027499&projectId=3>
- Begna, T. & Teresa, T. (2024). Genetic Variability and Its Benefits in Crop Improvement: A review. *Middle East Journal of Agriculture Research*, 13(1), 128-136. <http://dx.doi.org/10.36632/mejar/2024.13.1.6>
- Calvo-Castro, L., Syed, D., Chamcheu, J., Vilela, F., L., Pérez, A., Vaillant, F., Rojas, M. & Mukhtar, H. (2013). Protective effect of tropical highland blackberry juice (*Rubus adenotrichos* Schltdl.) against UVB-mediated damage in human epidermal keratinocytes and in a reconstituted skin equivalent model. *Photochem Photobiol*, 89(5), 199-207. <https://doi.org/10.1111/php.12104>
- Carter, K.A., Liston, A., Bassil, N.V., Alice, L.A., Bushakra, J.M., Sutherland, B.L., Mockler, T.C., Bryant, D.W. & Hummer, K.E. (2019). Target capture sequencing unravels *Rubus* evolution. *Frontiers in Plant Science*, 10(1615). doi.org/10.3389/fpls.2019.01615
- Castellano, E. (2003). Herbarios y jardines botánicos. En Aguilera, M., Azócar, A. y González, E. (eds), *Biodiversidad en Venezuela*, 2, 944-957. [https://bibliofep.fundacionempresaspoler.org/media/17058/libro bio t2 054.pdf](https://bibliofep.fundacionempresaspoler.org/media/17058/libro_bio_t2_054.pdf)

- Castro, J.J. y Cerdas, M.M. (2005). *Mora (Rubus spp.) cultivo y manejo postcosecha*. Ministerio de Agricultura y Ganadería. <http://www.mag.go.cr/bibliotecavirtual/F01-8862.pdf>
- Clark, J. R. & Finn, C. E. (2011). Blackberry breeding and genetics. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*, 5(1), 27–43.
- Clark, J. R., Stafne, E. T., Hall, H. K. & Finn, C. E. (2007). Blackberry breeding and genetics. *Plant Breeding Reviews* 29, 19–144. <https://share.google/Pc82uToztFscVmxMP>
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Di Masso, R.J., Pippa, C., Silva, P.S. y Font, M.T. (2010). Componentes principales como fenotipos de sistemas biológicos complejos: relación músculo-hueso en el ratón (*Mus musculus*). *Journal of basic and applied genetics*, 21(1), 15-25. https://www.researchgate.net/publication/262427261_Componentes_principales_como_fenotipos_de_sistemas_biologicos_complejos_Relacion_musculo-hueso_en_el_raton_Mus_musculus
- Eckert, I., Bruneau, A., Metsger, D.A., Joly, S., Dickinson, T.A. & Pollock, L.J. (2024). Herbarium collections remain essential in the age of community science. *Nature Communications*, 15(7586). <https://doi.org/10.1038/s41467-024-51899-1>.
- Ems, S.C., Morden, C.W., Dixon, C.K., Wolfe, K.H., De Pamphilis, C.W. & Palmer, J.D. (1995). Transcription, splicing and editing of plastid RNAs in the nonphotosynthetic plant *Epifagus virginiana*. *Plant Molecular Biology* 29, 721–733. <https://doi.org/10.1007/BF00041163>
- Espinosa, N. (2011). *Evaluación morfoagronómica y caracterización molecular de la colección de mora de Corpoica y materiales del agricultor* [Tesis para Maestría, Universidad Nacional de Colombia]. https://www.academia.edu/1140806/Evaluaci%C3%B3n_morfoagron%C3%B3mica_y_caracterizaci%C3%B3n_molecular_de_la_colecci%C3%B3n_de_mora_de_Corpoica_y_materiales_del_agricultor
- Espinosa, N., Ligarreto, G.A., Barreno, L.S. y Medina, C.I. (2016). Variabilidad morfológica de variedades nativas de mora (*Rubus* sp.) en los Andes de Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 10(2), 211-221. <https://doi.org/10.17584/rcch.2016v10i2.4755>
- Fazekas, A.J., Burgess, K.S., Kesanakurti, P.R., Graham, S.W., Newmaster, S.G., Husband, B.C., Percy, D.M., Hajibabaei, M. & Barrett, S. (2008). Multiple multilocus DNA barcodes from

- the plastid genome discriminate plant species equally well. *PLoS ONE* 3(7).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002802>
- Fernández, M.C. y Díaz, T. E. (2013). *Cómo preparar un herbario*.
https://bos.uniovi.es/c/document_library/get_file?uuid=a0cfdeb1-8fb7-4bde-9d34-1481e509f69c&groupId=788272
- Finn, C.E. & Clark, J.R. (2012). Blackberry. In Badenes, M. & Byrne, D. (eds), *Fruit Breeding. Handbook of Plant Breeding*, 8, 151-190. Springer, Boston, MA.
https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0763-9_5
- Garibyan, L. & Avashia, N. (2013). Polymerase chain reaction. *Journal of Investigative Dermatology*, 133(3), 1-4. [https://www.jidonline.org/article/S0022-202X\(15\)36139-X/fulltext](https://www.jidonline.org/article/S0022-202X(15)36139-X/fulltext)
- Graham, J. & McNicol, R. J. (1995). An examination of the ability of RAPD markers to determine the relationships within and between *Rubus* species. *Theoretical and Applied Genetics*, 90, 1128-1132. <https://doi.org/10.1007/BF00222932>
- Gu, Y., Zhao, C., Jin, W. & Li, W. (1993). Evaluation of *Rubus* Germplasm Resources in China. *Acta Horticulturae*, 1(89), 317-324. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.352.45>
- Gustafsson, A. 1943. The genesis of the European blackberry flora. *Acta Universitatis Lundensis* 39: 1–199. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1942.tb03279.x>
- Hall, H. K. (2017). World blackberry production. In Hall, H. K. & Funt, R. C (eds), *Blackberries and their hybrids*, 308–314. CAB International, Oxfordshire, UK.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41(41), 95–98.
https://www.academia.edu/2034992/BioEdit_a_user_friendly_biological_sequence_alignment_editor_and_analysis_program_for_Windows_95_98_NT
- Hemmerle, W. J., & Hartley, H.O. (1973). Computing maximum likelihood estimates for the mixed AOV model using the W transformation. *Technometrics*, 15(4), 819-31.
- Hernández, O. F. (2018). *Revisión taxonómica del género Rubus L. (Rosaceae) en Costa Rica y Panamá* [Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica].
<https://www.kerwa.ucr.ac.cr/bitstream/handle/10669/79924/Tesis%20Oscar%20Ferm%C3%ADn%20Hern%C3%A1ndez%20Agudo.doc?sequence=1&isAllowed=y>
- Huang, J.Y. & Hu, J.M. (2009). Revision of *Rubus* (Rosaceae) in Taiwan. *Taiwania*, 54(4), 285-310.

<https://www.researchgate.net/publication/268287745> Revision of *Rubus Rosaceae* in Taiwan

- Huelsenbeck, J.P., & Ronquist, F. (2001). MrBayes: bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17(8), 754-755.
- Jennings, D. L. (1988). *Raspberries and blackberries: their breeding diseases and growth*. Academic Press London.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K.I., & Miyata, T. (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30(14), 3059-3066.
- Kress, W. J., Wurdack, K. J., Zimmer, E. A., Weigt, L. A. & Janzen, D. H. (2005). Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8369-8374. <https://doi.org/10.1073/pnas.0503123102>
- Lee, K. H., Kwon, K. R., Kang, W. M., Jeon, E. M. & Jang, J. H. (2012). Identification and analysis of the chloroplast rpoC1 gene differentially expressed in wild ginseng. *Journal of Pharmacopuncture*, 15(2), 20. <http://dx.doi.org/10.3831/KPI.2012.15.2.020>
- Lewers, K. S., Saski, C. A., Cuthbertson, B. J., Henry, D. C., Staton, M. E., Main, D.S., Dhanaraj, A.L., Rowland, L.J. & Tomkins, J.P. (2008). A blackberry (*Rubus* L.) expressed sequence tag library for the development of simple sequence repeat markers. *BMC Plant Biology*, 8, 69. doi:10.1186/1471-2229-8-69
- Lu, L.-T. (1983). Study on the genus *Rubus* of China. *Journal of Systematics and Evolution*, 21(1), 13–25. <https://www.jse.ac.cn/CN/Y1983/V21/I1/13>
- Minin, V., Abdo, Z., Joyce, P., & Sullivan, J. (2003). Performance-based selection of likelihood models for phylogeny estimation. *Systematic Biology*, 52(5), 674-683.
- Monasterio–Huelin, E. (1992). *Revisión Taxonómica del Género Rubus L. (Rosaceae) en La Península Ibérica e Islas Baleares* [Tesis de doctorado, Universidad Complutense de Madrid]. <https://hdl.handle.net/20.500.14352/63559>
- Morales, J. F. (2014). *Rubus* L. En Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C. & Zamora, N. (eds.), *Manual de plantas de Costa Rica* (Vol. 7, pp. 598-821). Monograph System Botanical, Missouri Botanical Garden.
- <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=40027499&projectId=66>

- Mullis, K.B. & Faloona, F.A. (1987). Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymology*, 155, 335-350. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)55023-6](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)55023-6)
- New York Botanical Garden. (4 de noviembre del 2023). NYBG: Herbario Steere. <https://sweetgum.nybg.org/science/>
- Nile, S. H. & Park, S. H. (2014). Edible berries: Bioactive components and their effect on human health. *Nutrition*, 30(2), 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2013.04.007>
- Ochieng, J. A., Gesimba, R. M., Korir, P. C. & Oyoo, M. E. (2016). Blackberry germplasm diversity and its importance to cultivar development. *RUFORUM Working Document Series*, 14(1), 661–671.
- Ortiz, J.P., Pessino, S.C., y Quarín, C.L. (2004). Manipulación de la apomixis y su aplicación en la agricultura. En Echenique V., Rubinstein, C. y Mroginski, L. (eds). *Biotecnología y Mejoramiento Vegetal*, 283-292.
- Promotora de Comercio Exterior (Procomer). (2020). *Caracterización de la comercialización internacional de mora, cúrcuma y subproductos de yuca*. <https://sistemas.Procomer.go.cr/DocsSEM/009C1885-9099-4D2F-8AC7-1CF6845B4E87.pdf>
- R Core Team. (24 de octubre del 2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Real, M.S & Madulid, D.A. (2019). A phenetic analysis of Philippine *Rubus* species (Rosaceae) by morphology. *Philippine Journal of Systematic Biology*, 13(1), 79-94. <https://doi.org/10.26757/PJSB2019A13009>
- Rimieri, P. (2017). La diversidad genética y la variabilidad genética: dos conceptos diferentes asociados al germoplasma y al mejoramiento genético vegetal. *Journal of Basic and Applied Genetics*, 28(2), 7–13.
- Roa, R., Fernández, H., Castro, L. y Useche, N. (2014). Diversidad genética de especies de *Rubus* determinada mediante RAPD. *Agronomía tropical*, 64(3-4), 227-235. https://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0002-192X2014000200009
- Robles, G., Correa, M. y Ocampo, R. (1996). *Situación de los herbarios de Centroamérica y el Caribe*. CATIE, Costa Rica.
- Schmidt-Durán, A., Rodríguez-Monroy, M. y Acosta-Montoya, O. (2024). La mora tropical de altura (*Rubus adenotrichos* Schltdl.) como potencial alimento funcional: una mirada a las

- investigaciones realizadas. *Revista Tecnología En Marcha*, 37(1), 128–148. <https://doi.org/10.18845/tm.v37i1.6654>
- Schwarz, G. (1978). Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, 6(2), 461-464.
- Servicio Nacional de Sanidad Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). (2019). *Manual de Técnicas de Curación y Preservación para un Herbario de Malezas*. <http://sinavef.senasica.gob.mx/CNRF/AreaDiagnostico/DocumentosReferencia/Documentos/ManualesGuias/Manuales/Manual%20Preservaci%C3%B3n%20Herbario%20V1%20PUB.pdf>
- Sharma, BP., Das, K., Sinha, MK., Yadav, R., Sohan., Sahu, K., Lal, S., Devi, RS. & Jain, D. (2024). Preserving biodiversity: the critical role of herbaria in plant conservation. *Journal of Biodiversity & Conservation*, 8(4), 140-151. https://www.researchgate.net/publication/387383352_Preserving_biodiversity_the_critical_role_of_herbaria_in_plant_conservation
- Sochor, M. & Manning, J.C. (2023). Evolutionary patterns in South African brambles (*Rubus* L.)- new insights from molecular markers. *BOTHALIA-Africa Biodiversity & Conservation*, 553(1), 1-41. https://www.researchgate.net/publication/370059466_Evolution_of_South_African_brambles_Rubus_L_-_new_insights_from_molecular_markers
- Sochor, M., Hroneš, M. & Manning, J.C. (2022). Guide to the genus *Rubus* L. (Rosaceae) in South Africa – disentangling a taxonomic Gordian knot with the help of ploidy and reproductive data. *South African Journal of Botany* 147, 511–567. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.01.044>
- Sosa, P.A., Batista, F., González-Pérez, M.A. y Bouza, N. (2002) La conservación genética de las especies vegetales amenazadas. En Bañares A (ed), *Biología de la Conservación de plantas amenazadas: Técnicas de diagnóstico del estado de conservación*, 134-160. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. <https://accedacris.ulpgc.es/bitstream/10553/1285/1/82.pdf>
- Soto, M., Pérez, A. M., Cerdas, M. D. M., Vaillant, F. & Acosta, O. (2019). Physicochemical characteristics and polyphenolic compounds of cultivated blackberries in Costa Rica. *Journal of Berry Research*, 9(2), 283-296.
- Stafne, E., Clark, J., Weber, C., Graham, J., & Lewers, K. (2005). Simple sequence repeat (SSR) markers for genetic mapping of raspberry and blackberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130(5), 722–728. <https://doi.org/10.21273/JASHS.130.5.722>

- Strik, B. C., Clark, J. R., Finn, C. E., & Bañados, M. P. (2007). Worldwide Blackberry Production. *HortTechnology*, 17(2), 205–213. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.17.2.205>
- Universidad de Granada. (2022). *Guía de elaboración de herbarios*.
<http://herbarium.ugr.es/pages/ayuda/guia?theme=pdf>
- Varela, O., Argüello, F. y Orozco, R. (2015). *Descriptores para moras criollas costarricenses*.
Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Wu, W-F., Shen, X-L., Chen, Z., Yang, D-Y., Li, Y-X., Wang, Y. & Zhang, Q-Y. (2020). Preliminary selection of potencial DNA barcodes for *Rubus*. *Bulletin of botanical Research*, 40(2), 301-307. doi: [10.7525/j.issn.1673-5102.2020.02.018](https://doi.org/10.7525/j.issn.1673-5102.2020.02.018)
- Xiong, X.H., Zhou, X.M., Li. M., Xu, B. Deng, H.N., Yu, Q & Gao, X.F. (2019). Pollen morphology in *Rubus* (Rosaceae) and its taxonomic implications. *Plant Systematic and Evolution*, 305, 705-716. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01600-7>

10. ANEXOS

Fecha	Muestra	Nombre Común	Especies	Ubicación	Coordenadas		Altitud (m.s.n.m)
					Latitud	Longitud	
7/3/2024	M1-1 (M3-10)	Nativa	<i>Rubus adenotrichos</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50143	-83,70761	2340
7/3/2024	M1-2 (M3-11)	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50147	-83,7077	2376
7/3/2024	M1-4 (M3-13)	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50295	-83,70768	2328
7/3/2024	M1-5 (M3-14)	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50302	-83,7077	2330
7/3/2024	M1-6 (M3-15)	Mora dulce	<i>Rubus miser</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50308	-83,70764	2340
7/3/2024	M1-7	Nativa	<i>Rubus glaucus</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,501028	-83,707618	2380
7/3/2024	M1-8	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,5013256	-83,70764	2380
7/3/2024	M1-9	Nativa	<i>Rubus adenotrichos</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,5013464	-83,70776	2385
7/3/2024	M1-10 (M1-12)	Nativa	<i>Rubus vulcanicola</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50159	-83,7072	2392
7/3/2024	M1-11 (M1-13)	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	División, Rivas, Pérez Zeledón	9,50133	-83,70768	2392
30/5/2024	M2-1 (M3-16)	Mora vino enana	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,50157	-83,69334	1961
30/5/2024	M2-2 (M3-17)	Mora ratón	<i>Rubus urticifolius</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,50157	-83,69334	1961
30/5/2024	M2-4	Brazos	<i>Rubus</i> sp. 2	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,50157	-83,69334	1961
30/5/2024	M2-6	Mora castilla sin espinas	<i>Rubus glaucus</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,50157	-83,69334	1961
30/5/2024	M2-7	Frambuesa negra	<i>Rubus niveus</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,5016688	-83,693168	1943
30/5/2024	M2-8	Mora vino sin espina	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo,	9,5016046	-83,693168	1942

				Pérez Zeledón			
30/5/2024	M2-9	Brazos	<i>Rubus</i> sp. 2	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,50209	-83,69415	1945
7/3/2024	M3-1	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,53362	-83,6884	2169
7/3/2024	M3-2	Mora ratón	<i>Rubus urticifolius</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,5329	-83,68735	2073
7/3/2024	M3-3	Nativa	<i>Rubus panamanus</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,53187	-83,69181	2094
7/3/2024	M3-5	Negrita	<i>Rubus adenotrichos</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,53177	-83,692	2093
7/3/2024	M3-6	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,53177	-83,692	2093
7/3/2024	M3-7	Mora vino sin espinas	<i>Rubus miser</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,53128	-83,69173	2105
7/3/2024	M3-19	Frambuesa roja	<i>Rubus rosifolius</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,531549	-83,691735	2100
7/3/2024	M3-20	Frambuesa negra	<i>Rubus niveus</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	s/d	s/d	s/d
7/3/2024	M3-21	Mora vino enana	<i>Rubus miser</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,52768	-83,69141	2298
7/3/2024	M3-22	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,52768	-83,69141	2297
7/3/2024	M3-23	Frambuesa negra	<i>Rubus niveus</i>	Macho mora, Rivas, Pérez Zeledón	9,52768	-83,69141	2305
9/4/2024	M6-1	Mora vino nana	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,48938	-83,6853	1865
9/4/2024	M6-2	Mora caballo	<i>Rubus urticifolius</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,48997	-83,68428	1869
9/4/2024	M6-3	Mora vino espina verde	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,48957	-83,68498	1868
9/4/2024	M6-4	Mora macho	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,48942	-83,68344	1805
9/4/2024	M6-5	Mora vino espina roja	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo,	9,48985	-83,68448	1869

				Pérez Zeledón			
13/6/2024	M7-1 B	Nativa	<i>Rubus panamanus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,107981	84,102648	2260
13/6/2024	M7-2 B	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10686	-84,10337	2253
13/6/2024	M7-3 B	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10544	-84,10326	2231
13/6/2024	M7-4 B	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10559	-84,10327	2231
13/6/2024	M7-5 B	Nativa	<i>Rubus glaucus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10537	-84,10346	2227
13/6/2024	M7-6 B	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10454	-84,10355	2219
7/7/2022	M7-7	Mora amarilla	<i>Rubus ellipticus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,09162	84,10789	2150
13/6/2024	M7-8 B	Frambuesa roja	<i>Rubus rosifolius</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10303	-84,10422	2202
13/6/2024	M7-9 B	Brazos	<i>Rubus</i> sp. 2	San José de la Montaña, Heredia	10,10302	-84,10321	2207
13/6/2024	M7-10B	Frambuesa negra	<i>Rubus niveus</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,10312	-84,10416	2205
13/6/2024	M7-11B	Nativa	<i>Rubus vulcanicola</i>	San José de la Montaña, Heredia	10,1081	-84,10294	2272
6/6/2024	M8-1	Mora vino espina roja	<i>Rubus miser</i>	La Trinidad, Dota, San José	s/d	s/d	s/d
6/6/2024	M8-2	Mora vino espina blanca	<i>Rubus miser</i>	La Trinidad, Dota, San José	9,66815	-83,89212	2471
6/6/2024	M8-3	Mora vino espina roja	<i>Rubus miser</i>	La Trinidad, Dota, San José	9,66745	-83,89193	2472
6/6/2024	M8-4	Mora vino sin espinas	<i>Rubus miser</i>	La Trinidad, Dota, San José	9,66739	-83,89195	2471
6/6/2024	M8-6	Negrita	<i>Rubus adenotrichos</i>	La Trinidad, Dota, San José	9,66773	-83,89188	2473
6/6/2024	M8-7	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	La Trinidad, Dota, San José	9,667908	-83,89179	2473
s.f	M11-1	Frambuesa roja	<i>Rubus rosifolius</i>	Vara Blanca, Heredia	s/d	s/d	s/d
s.f	M11-2	Frambuesa roja	<i>Rubus rosifolius</i>	Vara Blanca, Heredia	s/d	s/d	s/d

s.f	M11-3	Mora ratón	<i>Rubus urticifolius</i>	Vara Blanca, Heredia	s/d	s/d	s/d
s.f	M11-4	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	Vara Blanca, Heredia	s/d	s/d	s/d
17/11/2023	M13-1	Frambuesa	<i>Rubus idaeus</i>	Vara Blanca, Heredia	10,167978	-84,1566	1747
10/4/2024	M14-1	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,48687	-83,68773	2001
10/4/2024	M14-2	Mora ratón	<i>Rubus urticifolius</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,4866	-83,68816	2025
10/4/2024	M14-3	Frambuesa amarilla	<i>Rubus ellipticus</i>	El Jardín de Páramo, Pérez Zeledón	9,48652	-83,68819	2026
18/4/2024	M15-1	Nativa	<i>Rubus miser</i>	La Cima, Dota, San José	9,66973	-83,91046	2258
18/4/2024	M15-2	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	La Cima, Dota, San José	9,66968	-83,91002	2251
18/4/2024	M15-3	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	La Cima, Dota, San José	9,66973	-83,90978	2249
18/4/2024	M15-4	Nativa	<i>Rubus miser</i>	La Cima, Dota, San José	9,66968	-83,90978	2248
18/4/2024	M15-5	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	La Cima, Dota, San José	9,66947	-83,90948	2245
8/5/2024	M16-1	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	San Andrés, León Cortés, San José	9,71058	-84,05889	1819
8/5/2024	M16-2	Mora vino	<i>Rubus miser</i>	San Andrés, León Cortés, San José	9,71039	-84,05922	1826
8/5/2024	M16-3	Mora Caballo	<i>Rubus costaricanus</i>	San Andrés, León Cortés, San José	9,71015	-84,05951	1833
8/5/2024	M16-4	Mora Brazos	<i>Rubus</i> sp. 2	San Andrés, León Cortés, San José	9,71012	-84,05887	1838
8/5/2024	M16-5	Mora ratón	<i>Rubus urticifolius</i>	San Andrés, León Cortés, San José	9,71024	-84,05946	1829
16/5/2024	M17-1	Mora castilla	<i>Rubus glaucus</i>	San Pablo, León Cortés, San José	9,70161	-84,02392	2050
16/5/2024	M17-2	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	San Pablo, León Cortés, San José	9,70161	-84,02387	2058
16/5/2024	M17-3	Nativa	<i>Rubus costaricanus</i>	San Pablo, León Cortés, San José	9,7018	-84,02467	2032

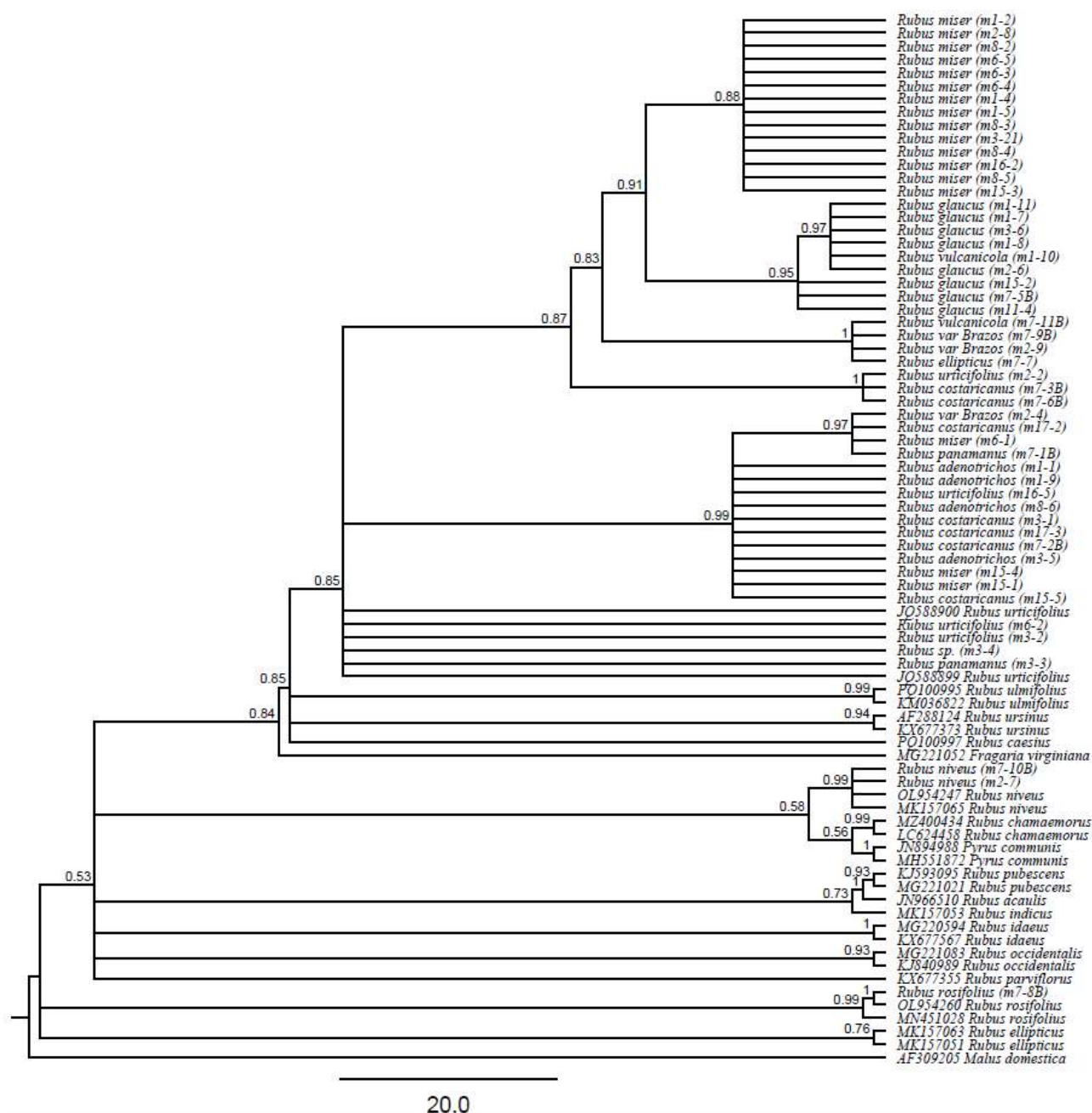
Anexo 1. Lista con los datos geográficos de las especies muestreadas en campo en las fincas agrícolas.

Gen	Imprimadores	Secuencia 5'-3'	Referencia
<i>matK</i>	2.1a	ATCCATCTGGAAATCTTAGTTC	Fazekas <i>et al.</i> 2008, Ems <i>et al.</i> 1995.
	3.2	CTTCCTCTGTAAAGAATTC	
<i>rpoC1</i>	2	GGCAAAGAGGGAAGATTTTCG	Fazekas <i>et al.</i> 2008, Lee <i>et al.</i> , 2012.
	4	CCATAAGCATATCTTGAGTTGG	
<i>trnH-psbA</i>	trnH /psbA	CGCGCATGGTGGATTCAATCC/ GTTATGCATGAACGTAATGCTC	Fazekas <i>et al.</i> 2008, Kress <i>et al.</i> 2005.

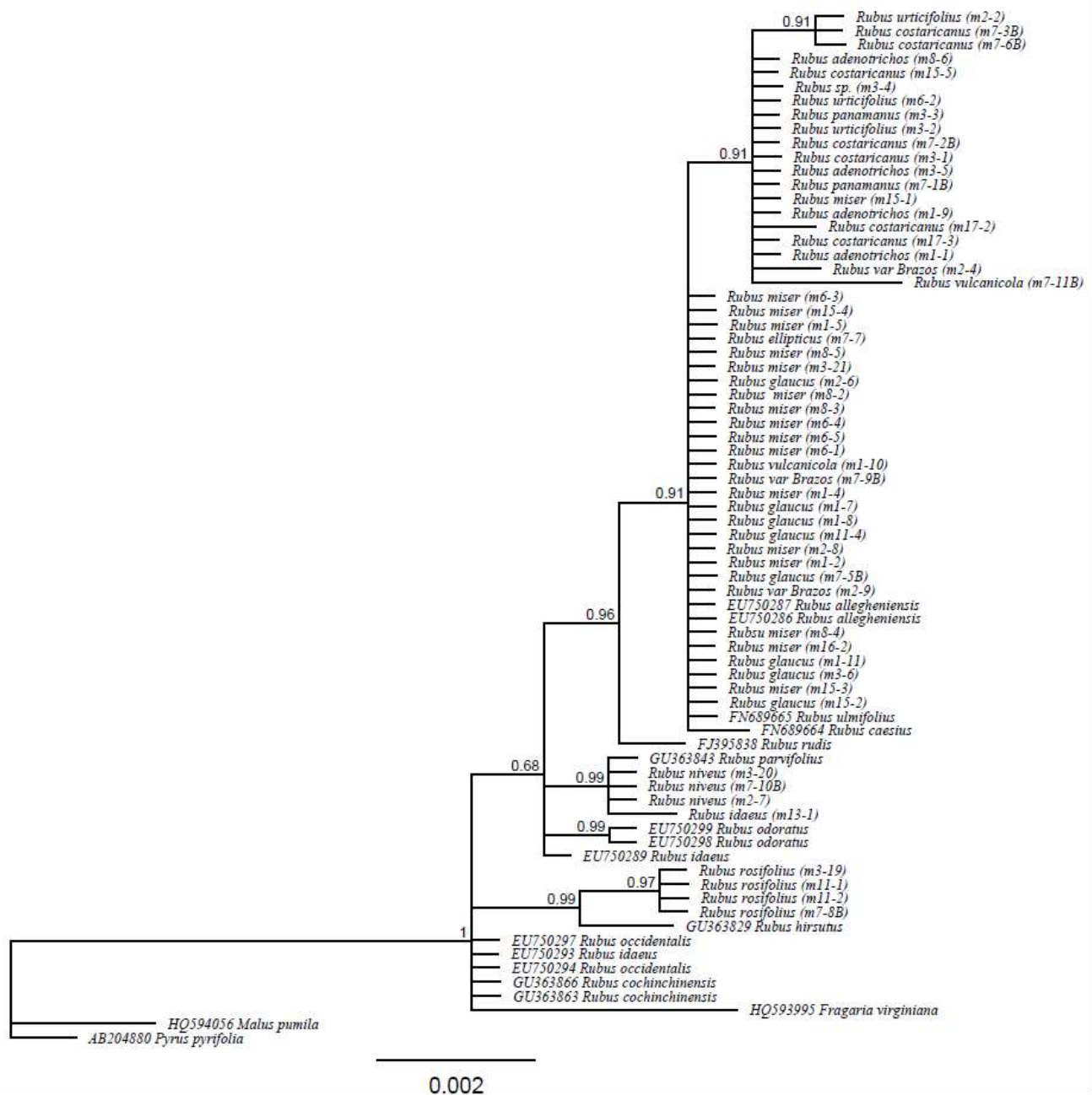
Anexo 2. Imprimados definidos para *Rubus* utilizados para la elaboración de los árboles filogenéticos.



Anexo 3. Muestras de partes de los órganos de las plantas, tallos, hojas e inflorescencia, recolectados, con los que se elaboraron los ejemplares de los herbarios.



Anexo 4. Árbol filogenético generado por Inferencia Bayesiana bajo el modelo GTR+G, a partir de las secuencias de *matK* con los imprimadores *matK*-2.1 a y *matK*-3.2.



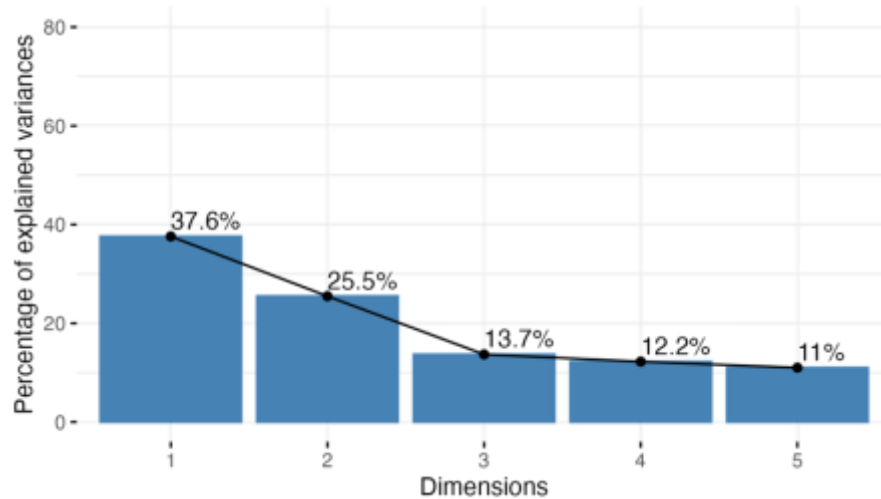
Anexo 5. Árbol filogenético generado por Inferencia Bayesiana bajo el modelo GTR+G, a partir de las secuencias de *rpoC1* con los imprimadores *rpoC1-2* y *rpoC1-4*.



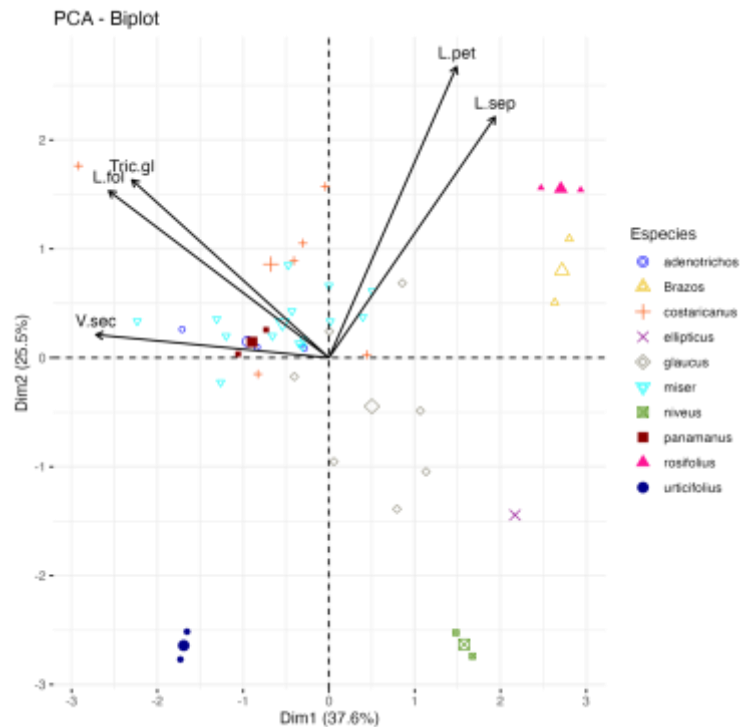
Anexo 6. Árbol filogenético generado por Inferencia Bayesiana bajo el modelo GTR+G, a partir de las secuencias generadas con los imprimadores *trnH-psbA*.

Especie	L.fol	V.sec	L.sep	L.pet	Tric.gl
1adenotrichos	112	16	6	7	1
2adenotrichos	88	13	7	7	1
3adenotrichos	87	15	6	8	1
4costaricanus	92	14	6	14	1
5costaricanus	94	14	6	11	1
6costaricanus	199	14	6	8	1
7costaricanus	108	12	5	7	1
8costaricanus	70	12	7	8	1
9costaricanus	86	15	7	11	1
10ellipticus	50	10	6	8	0
11glaucus	98	13	7	6	0,8
12glaucus	117	13	11	7	0
13glaucus	92	12	8	7	0
14glaucus	72	11	7	6	0,3
15glaucus	97	12	6	9	0,8
16glaucus	82	12	6	6	0
17glaucus	72	11	5	6	1
18miser	92	13	8	6	1
19miser	73	13	9	7	1
20miser	120	14	7	6	1
21miser	92	14	8	7	1
22miser	73	13	9	8	1
23miser	91	13	7	7	1
24miser	103	14	9	7	1
25miser	89	13	7	7	1
26miser	95	20	6	8	1
27miser	94	14	7	7	1
28miser	92	13	9	7	1
29miser	111	14	6	7	1
30miser	97	15	6	6	1
31miser	86	13	9	6	1
32niveus	57	10	6	3	0
33niveus	44	10	5	4	0
34panamanus	110	16	6	8	0,5
35panamanus	102	13	5	9	1
36rosifolius	61	13	13	12	0
37rosifolius	78	13	13	11	0
38Brazos	74	10	8	15	0
39Brazos	68	10	7	14	0
40urticifolius	98	17	3	3	0
41urticifolius	78	19	3	3	0

Anexo 7. Mediciones de características morfométricas y morfológicas de especies de *Rubus*, empleadas para elaboración de ACP. Longitud del foliolo principal (L.fol), longitud de sépalos (L.sep), longitud de pétalos (L.pet), presencia de tricomas glandulares (Tric.gl) y pares de venas secundarias.



Anexo 8. Porcentaje de varianza de cada dimensión perteneciente al análisis de componentes principales de las variables morfológicas y morfométricas de los taxones de *Rubus*.



Anexo 9. Gráfico de análisis de componentes principales a partir de variables morfológicas y morfométricas de caracteres foliares y florales de los taxones de *Rubus*.