

## VARIACIÓN GENÉTICA DE PROCEDENCIAS Y FAMILIAS DE *Vochysia guatemalensis* A LOS 18 AÑOS DE EDAD EN SARAPIQUÍ, HEREDIA, COSTA RICA

Francisco Mesén<sup>1/</sup>\*, William Vásquez\*

**Palabras clave:** *Vochysia guatemalensis*, procedencias, familias, heredabilidad, mejoramiento forestal.

**Keywords:** *Vochysia guatemalensis*, provenances, progenies, heritability, forest tree improvement.

Recibido: 12/01/09

Aceptado: 05/06/09

### RESUMEN

Se evaluó un ensayo de 7 procedencias y 49 familias de polinización abierta de *Vochysia guatemalensis*, de 18 años de edad, en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Los materiales fueron originados de árboles plus seleccionados en rodales naturales de Guatemala, Honduras y Costa Rica. El análisis incluyó información sobre altura total, diámetro a la altura del pecho (dap) y forma del fuste. Se encontró diferencias significativas entre procedencias y familias únicamente para dap. En promedio, los incrementos medios anuales (IMA) en altura y dap fueron de 1,64 m y 2,29 cm, respectivamente; mientras que los mejores 25 árboles presentaron IMA de 1,79 m en altura y 2,66 cm en dap. Estos valores de crecimiento, así como la buena forma del fuste mostrados por los árboles del ensayo confirman el potencial de esta especie para reforestación en zonas de vida de bosque húmedo tropical. En promedio, todas las procedencias costarricenses mostraron mejor crecimiento que las del norte de Centro América. En el análisis a nivel de familia se encontró heredabilidades para dap, altura y forma de 0,43, 0,22 y 0,12, y coeficientes de variación genética aditiva de 9,95, 4,32 y 10,67 para estas 3 variables, respectivamente. Asumiendo la selección y propagación de los mejores 25 árboles del ensayo, se esperarían ganancias genéticas de 2,7-2,9 cm en dap, 0,61-0,65 m en altura y una reducción de 0,1-0,2 unidades en cuanto a la

### ABSTRACT

**Genetic variation of provenances and progenies of *Vochysia guatemalensis* at 18 years of age in Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.** A provenance/progeny trial of *V. guatemalensis* in Sarapiquí, Heredia, Costa Rica was evaluated at 18 years of age. The trial included 7 provenances and 49 open-pollinated progenies originated from plus trees selected in Guatemala, Honduras and Costa Rica, and was evaluated for total height, diameter at breast height (dbh) and stem form. Significant differences between provenances and progenies were found only for dbh. On average, mean annual increments (MAI) in height and dbh were 1.64 m and 2.29 cm, respectively; while the best 25 trees showed MAI of 1.79 m in height and 2.66 cm in dbh. These growth rates, together with the good stem form shown by the trees, confirm the potential of this species for reforestation in the low elevation humid tropics. On average, all Costa Rican provenances showed higher growth than those from north Central America. In the progeny analysis, heritabilities for dbh, height, and stem form of 0.43, 0.22 and 0.12, were found, and coefficients of additive genetic variance of 9.95, 4.32 and 10.67 for these 3 variables, respectively. Assuming the selection and use as seed parents of the 25 best trees from the trial, genetic gains of 2.7-2.9 cm in dbh, 0.61-0.65 m in height, and a reduction of 0.1-0.2 units in stem form should be expected. Gains should

1/ Autor para correspondencia. Correo electrónico: fmesen@gmail.com

\* Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica.

forma del fuste. Las ganancias podrían ser mucho mayores mediante la clonación de los árboles seleccionados y utilización de propágulos juveniles directamente en reforestación. Se ofrecen recomendaciones prácticas para la utilización de los árboles seleccionados en programas de mejoramiento genético.

## INTRODUCCIÓN

*Vochysia guatemalensis* (San Juan, mayo, chanco blanco) es un árbol nativo de los bosques tropicales lluviosos desde el sur de México hasta Colombia, que puede alcanzar alturas de hasta 55 m y diámetros a la altura del pecho (dap) de hasta 1,5 m (Cordero y Boshier 2003). Aunque puede crecer hasta los 1200 msnm, su mejor crecimiento se da en sitios por debajo de los 1000 msnm, en ambientes de bosque lluvioso, con precipitaciones de 2500-5000 mm y temperaturas promedio anuales de 24-30°C. Es capaz de prosperar en suelos ácidos, con una alta concentración de hierro y bauxita, debido a su capacidad de extraer aluminio del suelo y acumularlo en sus tejidos (Flores 1993). Se le encuentra de manera abundante en llanuras costales y valles en las orillas de ríos, donde con frecuencia puede formar rodales puros, o en mezclas con *V. ferruginea* y *V. allenii* (Flores 1993, Cordero y Boshier 2003).

En Costa Rica, desde finales de la década de los 80 se ha venido usando cada vez más en programas de reforestación, principalmente por los pequeños finqueros, debido a su rápido crecimiento, buena forma del fuste y la amplia aceptación de su madera en el mercado local (Cornelius y Mesén 1997, Espinoza y Butterfield 1989, Flores 1993, González y Fisher 1994, Mesén y Cornelius 1999, Montagnini et al. 1995, 1997). En diversos ensayos establecidos en la zona Atlántica de Costa Rica, ha sobresalido como una de las especies nativas de mejor forma y mayor creci-

be much higher through cloning of the best trees and use of the vegetative propagules directly for reforestation. Practical recommendations are given for the use of the selected individuals in tree improvement programs.

miento (Espinoza y Butterfield 1989, Montagnini et al. 1995).

Por las razones anteriores, en 1990 el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), con apoyo de la Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centro América y México (CAMCORE), inició un proceso de selección y recolección de semilla a nivel de árbol individual en diversas localidades de América Central, con el fin de estudiar la variabilidad genética de esta especie y desarrollar fuentes de semilla mejoradas. Como resultado de este trabajo, fueron seleccionados 57 árboles plus en 6 procedencias: Izabal, Guatemala; La Ceiba, Honduras, y Florencia de San Carlos, Guápiles, Sarapiquí y Siquirres, estas 4 últimas de Costa Rica. La semilla fue utilizada para el establecimiento de ensayos de procedencias/familias en 3 sitios de Costa Rica: 2, en Sarapiquí y 1 en Turrialba. De estos sobrevivieron 2, uno establecido en terrenos de la Organización para Estudios Tropicales (OET) en la Estación Biológica La Selva, en Sarapiquí y uno establecido en terrenos del CATIE en Turrialba. El ensayo del CATIE fue convertido eventualmente en un huerto semillero de plántulas (Mesén y Cornelius 1999), aunque la producción de semillas ha sido escasa y errática, además de que no puede ser almacenada por largo tiempo.

El ensayo de la OET fue evaluado por última vez a los 3,5 años de edad y los resultados fueron publicados por Cornelius y Mesén (1997). Un año después recibió un raleo silvicultural del

20%, y desde entonces no se volvió a intervenir de ninguna manera. Recientemente, el Banco de Semillas Forestales del CATIE retomó el interés en esta especie, por lo que se creyó conveniente realizar una nueva evaluación del ensayo, para identificar materiales promisorios y definir acciones para su conservación y aprovechamiento. En este documento se analiza este ensayo a la edad de 18 años, y se ofrece recomendaciones para su conservación y uso en programas de mejoramiento genético.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Fuente de material

Todos los árboles plus que dieron origen al ensayo fueron seleccionados en rodales naturales, tomando como criterios principales de selección la rectitud del fuste, ausencia de bifurcaciones y sanidad, además de presentar altura y diámetro a la altura del pecho (dap) superiores al promedio del rodal. La semilla fue recolectada e identificada a nivel de procedencia y árbol, donde cada lote de semilla representa una familia de polinización abierta. El ensayo de la OET incluye 49 familias: 2 de Florencia de San Carlos, 3 de Siquirres, 5 de Guápiles, 7 de Sarapiquí, 8 de La Ceiba y 23 de Izabal. Como testigo se incluyó un lote de semilla de un árbol seleccionado por la OET en Sarapiquí. La información geográfica y

climática de los sitios de recolección se muestra en el cuadro 1.

### Establecimiento del ensayo

El ensayo fue establecido en julio de 1990 en terrenos de la OET en la Estación Biológica La Selva, en Sarapiquí, Provincia de Heredia. El sitio se encuentra a 40 msnm, en la zona de vida bosque húmedo tropical (Holdridge 1967), dentro del rango natural de la especie. Presenta una precipitación media anual de 3921 mm y una temperatura media anual de 24°C. El sitio es plano, arcilloso pero con buen drenaje, fuertemente ácido (pH 4,8) y deficiente en P, Ca y Mg (Cornelius y Mesén 1997, González y Fisher 1997). Anteriormente estuvo dedicado a la ganadería, pero había sido abandonado 10 años atrás, razón por la cual se encontraba encharrado. Antes de plantar se hizo una limpieza general, y luego 3-4 chapeas manuales por año durante los primeros 2 años. No se realizó ninguna aplicación de fertilizante. Aproximadamente a los 4,5 años de edad, se realizó un raleo del 20%, y desde entonces el ensayo no se volvió a intervenir de ninguna manera.

### Diseño experimental y evaluación

El diseño experimental consistió de bloques completos al azar con anidamiento por procedencia, con las procedencias aleatorizadas

Cuadro 1. Información geográfica y climática de las procedencias de *V. guatemalensis* incluidas en el ensayo en Sarapiquí, Costa Rica.

Procedencia	Latitud N	Longitud O	Precipitación promedio anual (mm)	Altitud (msnm)	Número de meses con <80 mm de lluvia
Florencia, CR	10°22'	84°31'	3118	160	2
Siquirres, CR	10°07'	83°32'	3863	60	0,3
Guápiles, CR	9°31'-9°32'	83°42'-83°43'	4494	250	0,4
Sarapiquí, CR	10°19'	84°11'	4532	500	0,6
La Ceiba, Honduras	15°47'	86°50'	2857	8	2
Izabal, Guatemala	15°38'	88°32'	1750	40	n/d

dentro de cada bloque y las familias respectivas aleatorizadas dentro de cada procedencia y bloque. Se establecieron 9 bloques, con parcelas de 6 árboles en línea por familia como unidad experimental. El espaciamiento fue de 3 x 3 m, y se plantaron 2 líneas de borde alrededor de todo el ensayo, para un área total de ensayo de 3 ha.

Para la presente evaluación se midió la altura total, dap y rectitud del fuste, utilizando para esta última una escala de 1 a 4, donde 1=excelente, 2=bueno, 3=regular y 4=malo.

### Análisis de los datos

Para obtener estimados válidos de una procedencia, se considera que esta debe estar representada por un mínimo de 5 familias (Cotterill 1990), de manera que las procedencias Florencia y Siquirres no deberían incluirse en el análisis. Sin embargo, se decidió realizar 2 análisis, uno excluyendo estas procedencias y otro incluyéndolas, este último con fines ilustrativos. Para cada una de las variables se realizaron análisis de varianza (ANDEVA), seguidos por pruebas de t (LSD) para determinar diferencias entre tratamientos, usando el programa PROC GLM de SAS. En el caso de las familias se realizó también un análisis de componentes de varianza, para estimar las heredabilidades en sentido estricto para las 3 variables.

Con el fin de ordenar las familias de acuerdo a su desempeño combinado en dap y rectitud del fuste, se calculó un índice  $I = (y_{dap} - \mu_{dap}) / \sigma_{dap} + (\mu_r - y_r) / \sigma_r$ , donde  $y_{dap}$  = media de la familia para dap;  $\mu_{dap}$  = media poblacional para dap;  $\sigma_{dap}$  = desviación estándar para dap;  $\mu_r$  = media poblacional para rectitud del fuste;  $y_r$  = media de la familia para rectitud del fuste;  $\sigma_r$  = desviación estándar para rectitud del fuste. En el caso de rectitud del fuste, se varió el orden de las medias en la fórmula debido a la escala utilizada, que otorga un menor puntaje a los mejores árboles. La variable altura no fue incluida en el cálculo del índice debido a la ausencia de diferencias significativas entre familias para esta variable.

La heredabilidad en sentido estricto a nivel de árbol individual ( $h^2$ ), para las 3 variables evaluadas, fue estimada mediante la fórmula  $h^2 = \sigma_A^2 / (\sigma_P^2 + \sigma_{BP}^2 + \sigma_E^2)$ , donde  $\sigma_A^2$  = varianza aditiva, calculada como  $1/0,4597 \sigma_P^2$ ;  $\sigma_P^2$  = varianza debida a las familias;  $\sigma_{BP}^2$  = varianza debida a la interacción de familias y bloques; y  $\sigma_E^2$  = varianza residual (árboles dentro de parcelas) (Cotterill 1987, Zobel y Talbert 1984).

En el caso de *V. guatemalensis* existen dudas acerca de su estrategia de cruzamiento. Flores (1993), presentó evidencia de que la especie es predominantemente autógena con algún porcentaje de alogamia, aunque Cornelius y Mesén (1997) indican que esta conclusión estuvo basada en estructura floral y no en estudios de sistemas de cruzamiento. En sus evaluaciones de familias de *V. guatemalensis*, y ante la ausencia de datos concluyentes, estos autores realizaron 2 tipos de análisis, asumiendo tasas de 20% o de 100% de autogamia. Para el presente trabajo, y ante la ausencia de evidencia concluyente, se asumió una tasa de autogamia de 20%, simplemente bajo la premisa de que la alogamia es la estrategia predominante en la mayoría de las especies forestales tropicales (Bawa 1974, Bawa et al. 1985, Boshier et al. 1995). Por esta razón,  $\sigma_A^2$  fue calculada como  $1/0,4597 \sigma_P^2$ , donde 0,4597 corresponde a la correlación genética entre miembros de las familias de polinización abierta, de acuerdo con la metodología de Squillace (1974).

El coeficiente de variación genética aditiva (CVGA) fue calculado mediante la fórmula  $CVGA = 100 (\sigma_A / \mu)$ , donde  $\sigma_A$  es la desviación estándar genética aditiva y  $\mu$  es la media poblacional (Houle 1992).

Para estimaciones de ganancia genética (G) como producto de la selección de árboles en el ensayo, y para fines de comparación, se utilizaron las fórmulas  $G = S h^2$  y  $G = i h^2 \sigma_f$ , donde S = diferencial de selección,  $h^2$  = heredabilidad,  $i$  = intensidad de selección y  $\sigma_f$  = desviación estándar fenotípica. Los valores de 'i' fueron obtenidos de Zobel y Talbert (1984).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Crecimiento

El promedio general del ensayo en cuanto a parámetros de crecimiento fue de 29,6 m para altura y 41,3 cm para dap, lo que equivale a incrementos medios anuales (IMA) de 1,64 m y 2,29 cm, respectivamente. La mejor familia mostró IMA de 1,83 m en altura y 2,49 cm en dap, mientras que los 25 árboles identificados como superiores mostraron IMA de 1,79 m en altura y 2,66 cm en dap. La sobrevivencia fue muy baja, cercana al 10%, quizá un reflejo del pobre mantenimiento que recibió el ensayo durante los últimos 15 años.

Los valores de crecimiento de este ensayo aportan un dato importante sobre el desempeño de esta especie a edades adultas, puesto que la mayoría de los artículos publicados hasta la fecha han reportado el crecimiento en plantaciones jóvenes. Por ejemplo, Cornelius y Mesén (1997) reportaron IMA en altura de 2,6 m y de 4,0 cm en dap para este mismo ensayo a los 3,5 años de edad. En parcelas puras y mixtas de 4 años de edad establecidas en la misma localidad del ensayo, Montagnini et al. (1995) encontraron crecimientos medios anuales en altura de 2,9 m en ambos tipos de parcelas, e incrementos en dap de 2,9 cm en las parcelas puras, y de 4,5 cm en las parcelas mixtas. Por su parte, Espinoza y Butterfield (1989) informaron de crecimientos anuales de 2,7 m en altura y 3,4 cm en dap en plantaciones de 3 años de edad en este mismo sitio. Los reportes de plantaciones a mayor edad corresponden a una repetición de este ensayo en Turrialba, Costa Rica, donde se informó de incrementos anuales medios de 1,6 m en altura y 2,5 cm en dap a los 8 años (Mesén y Cornelius 1999).

Los altos valores de crecimiento encontrados en el ensayo, así como la buena forma del fuste en general, a pesar del pobre mantenimiento recibido, confirman el potencial de *V. guatemalensis* como una especie para reforestación en condiciones de bosque tropical húmedo. Sería lógico esperar un desempeño superior con buen mantenimiento y raleos oportunos.

### Diferencias entre procedencias

En los análisis de varianza, tanto el que excluyó las procedencias Florencia y Siquirres, como el que incluyó todas las procedencias, se encontró diferencias significativas entre procedencias únicamente para dap (Cuadros 2 y 3).

En la comparación de medias se puede notar el mayor crecimiento en dap de las procedencias costarricenses y las pocas diferencias en general en cuanto a forma del fuste, destacando únicamente el peor desempeño de la procedencia Siquirres (Cuadro 4). Esta procedencia fue también la de menor crecimiento entre todas las procedencias costarricenses. En el análisis de este mismo ensayo a los 3,5 años, Cornelius y Mesén (1997) también habían destacado el crecimiento superior de las procedencias costarricenses, lo cual indica que las diferencias que se manifestaron a tan temprana edad se mantuvieron hasta la edad adulta. La procedencia Guápiles, que fue superior en el análisis a los 3,5 años, fue también una de las mejores en la presente evaluación. La procedencia Florencia, que fue la de mejor desempeño en el presente análisis, no fue incluida en la evaluación a los 3,5 años.

*V. guatemalensis* en general es una especie de buena forma del fuste, de manera que las plantaciones de procedencias costarricenses deberían producir tantos árboles de buena forma al final del turno, como cualquier otra procedencia. Por lo tanto, para zonas similares al sitio del ensayo, se recomienda el uso de las procedencias costarricenses, en particular Florencia y Guápiles, de mayor crecimiento que las procedencias de Honduras y Guatemala.

Estos resultados a nivel de procedencia son consistentes con los informados por Cornelius y Mesén (1997) para este mismo ensayo a los 3,5 años de edad. Esto parece confirmar que para estas especies tropicales de rápido crecimiento, los resultados a edades tempranas son buenos indicadores del comportamiento futuro, de manera que a edades tan cortas como 3,5 años ya se pueden hacer recomendaciones confiables sobre selección de las mejores procedencias, al menos para las variables consideradas en este estudio.

Cuadro 2. Resumen de resultados del ANDEVA para procedencias de *V. guatemalensis* en Sarapiquí, Costa Rica, excluyendo las procedencias Florencia y Siquirres.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P>F
<b>Altura</b>				
Bloques	8	22,00	2,89	0,0165
Procedencias	4	11,11	1,46	0,2398
Bloque x Procedencia	30	7,62	0,99	0,4876
Familias (Procedencias)	39	8,83	1,15	0,2777
Residual	129	7,68		
<b>Dap</b>				
Bloques	8	163,36	3,11	0,0112
Procedencias	4	153,98	2,93	0,0371
Bloque x Procedencia	30	52,55	1,76	0,0167
Familias (Procedencias)	39	32,99	1,10	0,3355
Residual	129	29,93		
<b>Forma del fuste</b>				
Bloques	8	0,47	0,95	0,4951
Procedencias	4	0,61	1,21	0,3254
Bloque x Procedencia	30	0,50	0,77	0,8006
Familias (Procedencia)	39	0,77	1,18	0,2487
Residual	129	0,65		

### Diferencias entre familias

Se encontró diferencias altamente significativas entre familias únicamente para dap, y diferencias a  $p=0,077$  en cuanto a forma del fuste (Cuadro 5). En las pruebas de medias (Cuadro 6), tanto entre las primeras como en las últimas posiciones para las diferentes variables, es posible encontrar familias de todas las procedencias. Esto indica la enorme variabilidad existente dentro de estas poblaciones y el potencial de mejoramiento mediante selección y utilización de los mejores individuos. En dap, por ejemplo, la diferencia entre la mejor (10, Florencia) y la peor familia (28, Izabal) fue de 45,6%.

Cuando se aplicó el índice combinado para dap y forma del fuste, un 55% de las familias presentó un índice positivo, i.e. superiores para

ambas características (Cuadro 7). En este caso, de nuevo, no se observan agrupamientos definidos por procedencia, sino que todas las procedencias presentan familias tanto en las primeras como en las últimas posiciones. Por ejemplo, las 2 familias con mejor índice (2 y 10) pertenecen a las procedencias Guápiles y Florencia, respectivamente, pero la familia con el peor índice (21) es también de esta última procedencia. El cálculo de este índice es útil en una eventual conversión de este ensayo en huerto semillero, ya que los mejores individuos de las familias con índice positivo serían los indicados para conformar el huerto. Sin embargo, esta opción implica la remoción de individuos inferiores, lo cual no se ajusta a las políticas de conservación del ecosistema de la OET. Una opción menos intrusiva

Cuadro 3. Resumen de resultados del ANDEVA para procedencias de *V. guatemalensis* en Sarapiquí, Costa Rica, incluyendo todas las procedencias.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P>F
<b>Altura</b>				
Bloques	8	29,08	4,33	0,0006
Procedencias	6	8,20	1,22	0,3130
Bloque x procedencia	46	6,72	0,90	0,6508
Familias (Procedencias)	42	8,62	1,16	0,2638
Residual	137	7,46		
<b>Dap</b>				
Bloques	8	165,18	3,64	0,0023
Procedencias	6	115,23	2,54	0,0330
Bloque x Procedencia	46	45,38	1,51	0,0358
Familias (Procedencia)	42	35,89	1,19	0,2217
Residual	137	30,04		
<b>Forma del fuste</b>				
Bloques	8	0,55	1,22	0,3097
Procedencias	6	0,64	1,40	0,2351
Bloque x Procedencia	46	0,45	0,68	0,9355
Familias (Procedencia)	42	0,75	1,12	0,3057
Residual	137	0,67		

consiste en la obtención de pequeños propágulos vegetativos de árboles superiores, para iniciar un programa de clonación, ya sea para injertación y establecimiento de huertos semilleros clonales, o para enraizamiento de estaquillas juveniles para reforestación. Con este propósito, se realizó la identificación de 25 árboles sobresalientes para las 3 variables evaluadas. En este caso, tampoco se encontró una tendencia de superioridad por procedencia, sino que es posible encontrar buenos representantes en casi todas las procedencias, con la única excepción de Siquirres (Cuadro 8).

#### Estimación de parámetros genéticos y ganancia genética

Los parámetros poblacionales y genéticos se muestran en el cuadro 9. Los valores de

CVGA indican que para fines de mejoramiento, la selección de árboles debería concentrarse en dap y forma del fuste, y no tanto en altura. Estos datos refuerzan los encontrados en los análisis de varianza, que mostraron la ausencia de diferencias entre familias para la variable altura, es decir que la selección por esta variable tendría poco efecto en la descendencia.

El caso de la variable forma del fuste es interesante, por cuanto los análisis de varianza indicaron la ausencia de diferencias significativas entre familias, pero muestra un alto CVGA. Igualmente, en el análisis de medias se nota un gran rango de variación entre las mejores y las peores familias, pero aun así no se encontraron diferencias significativas entre familias. Esto puede ser el resultado de la alta mortalidad en el

Cuadro 4. Promedios de dap, altura y forma del fuste para las procedencias de *V. guatemalensis* en Sarapiquí, Costa Rica.

Procedencia	DAP (cm)	Procedencia	Altura (m)	Procedencia	Forma del fuste**
Florencia	45,10 a*	Florencia	31,13	Guápiles	2,27
Guápiles	44,99 ab	Guápiles	31,07	Sarapiquí	2,56
Testigo	44,82 ab	Testigo	30,00	Izabal	2,56
Sarapiquí	43,85 ab	Izabal	29,81	Testigo	2,57
Siquirres	41,68 abc	Sarapiquí	29,78	Florencia	2,58
La Ceiba	41,20 bc	Siquirres	28,97	La Ceiba	2,78
Izabal	39,93 c	La Ceiba	28,43	Siquirres	3,02

\*Promedios seguidos por la misma letra no difieren significativamente según la prueba de t,  $\alpha=0,05$ .

\*\*Escala de 1 (excelente) a 4 (malo).

Cuadro 5. Resumen de resultados del ANDEVA para familias de *V. guatemalensis* en Sarapiquí, Costa Rica.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P>F
<b>Altura</b>				
Bloques	8	59,16	8,14	<0,0001
Familias	48	9,39	1,29	0,1185
Residual	183	7,27		
<b>Dap</b>				
Bloques	8	201,79	5,95	<0,0001
Familias	48	59,16	1,75	0,0048
Residual	183	33,90		
<b>Forma del fuste</b>				
Bloques	8	1,24	2,02	0,0467
Familias	48	0,84	1,29	0,0765
Residual	183	0,62		

ensayo, que aumenta drásticamente el coeficiente de variación, unido a la escala de valoración de forma del fuste, que no se ajusta propiamente a una variación continua. El alto valor de CVGA, sin embargo, indica la posibilidad de obtener ganancias genéticas importantes mediante la selección por esta característica. Los valores de CVGA encontrados en este estudio están dentro de lo normal para este tipo de ensayos. Por ejemplo, Mesén et al. (2007) encontraron valores

de 4,81, 12,12 y 19,93 para altura, dap y forma, respectivamente, en un ensayo de familias de *Eucalyptus grandis*, una tendencia muy similar a la encontrada en el presente ensayo.

El alto valor de  $h^2$  para dap (0,43) encontrado en este análisis refuerza la importancia de esta variable en un proceso de selección de árboles superiores. En cuanto a la variable altura, el valor de  $h^2$  (0,22) se considera normal para esta variable y está muy cerca del rango de 0,23 a

Cuadro 6. Promedios de altura, dap y forma del fuste para las familias de *V. guatemalensis*.

Familia	Dap promedio (cm)	Familia	Altura promedio (m)	Familia	Forma**
10	48,85 a*	2	33,06	45	1,60
2	48,05 ab	34	33,00	56	2,00
22	47,85 ab	10	32,06	51	2,00
20	46,95 abc	33	31,83	34	2,00
13	45,67 abcd	35	31,79	11	2,00
35	44,99 abcde	25	31,70	2	2,06
99	44,82 abcde	23	31,60	22	2,14
40	44,75 abcde	22	30,93	1	2,20
11	44,50 abcdef	45	30,60	20	2,21
49	44,13 abcdef	20	30,57	10	2,22
25	44,03 abcdef	11	30,50	25	2,25
33	43,60 abcdefg	3	30,42	50	2,25
57	43,37 abcdefg	30	30,42	35	2,29
8	42,91 abcdefg	12	30,40	3	2,33
23	42,86 abcdefg	19	30,25	8	2,33
55	42,79 abcdefg	38	30,20	32	2,40
1	42,61 abcdefg	13	30,17	47	2,50
19	42,55 bcdefg	46	30,13	9	2,50
12	42,53 bcdefg	27	30,10	27	2,50
9	42,33 bcdefg	1	30,00	42	2,50
3	42,23 bcdefg	39	30,00	24	2,50
5	42,14 bcdefg	40	30,00	29	2,50
6	41,89 bcdefgh	41	30,00	23	2,53
24	41,78 bcdefghi	99	30,00	5	2,55
51	41,65 bcdefghi	36	29,77	99	2,57
38	41,35 bcdefghi	8	29,75	30	2,58
56	41,32 bcdefghi	44	29,75	38	2,60
30	41,05 bcdefghi	29	29,50	36	2,65
4	41,02 bcdefghi	5	29,50	44	2,67
34	41,00 bcdefghi	37	29,43	33	2,67
36	40,45 bcdefghi	56	29,17	41	2,70
44	39,88 bcdefghi	9	29,13	37	2,71
32	39,86 bcdefghi	6	29,00	19	2,75
52	39,40 cdefghi	24	29,00	46	2,75
50	39,40 cdefghi	57	28,90	55	2,79

Cuadro 6. Promedios de altura, dap y forma del fuste para las familias de *V. guatemalensis*. (Continuación)

Familia	Dap promedio (cm)	Familia	Altura promedio (m)	Familia	Forma**
31	39,35 cdefghi	49	28,89	12	2,90
46	39,25 cdefghi	50	28,75	13	2,92
15	38,41 defghi	51	28,75	57	3,00
27	38,23 defghi	54	28,50	28	3,00
41	38,12 defghi	4	28,33	39	3,00
45	37,52 defghi	21	28,33	54	3,00
39	37,25 efghi	55	28,29	15	3,00
29	36,96 efghi	47	28,25	31	3,17
47	36,94 efghi	31	28,00	4	3,33
37	36,38 fghi	32	27,40	6	3,38
54	35,65 ghi	15	26,75	40	3,50
42	35,60 ghi	42	26,50	21	3,67
21	33,83 hi	28	25,50	49	3,78
28	33,55 i	52	24,50	52	4,00

\* Familias con la misma letra no son estadísticamente diferentes según la prueba de t,  $\alpha=0,05$ .

\*\* Escala de 1 (excelente) a 4 (malo).

0,28 que encontró Cornelius (1994), en una revisión de más de 330 valores de heredabilidad. En este caso, sin embargo, el valor bajo del CVGA incidiría en una ganancia genética baja como producto de la selección por esta característica, como se discutió anteriormente. Con respecto a forma del fuste, normalmente se esperan valores de  $h^2$  mayores para esta variable, que en teoría se encuentra bajo un fuerte control genético aditivo (Zobel y Talbert 1984). El bajo valor de  $h^2$  (0,12) en este caso puede ser una consecuencia de la alta mortalidad del ensayo, la escala de valoración utilizada para esta variables y el hecho de que se trata de un ensayo de primera generación, que consiste de selecciones en ambientes naturales, que muestran una amplia variación ambiental.

Para las estimaciones de ganancia genética, se asumió la selección y utilización únicamente de los mejores 25 árboles del ensayo, como progenitores de las siguientes generaciones

de árboles. Los 2 métodos de cálculo utilizados produjeron resultados muy similares: asumiendo el uso de semilla sexual a partir de los árboles seleccionados, las siguientes generaciones mostrarían un aumento (a los 18 años de edad) de 2,7-2,9 cm en dap, de 0,61-0,65 m en altura y una reducción de 0,10 a 0,20 unidades en cuanto a forma del fuste, con respecto a la población total del ensayo. Hay que recordar que el ensayo está compuesto por una población de individuos seleccionados; por lo tanto, la magnitud de las ganancias lógicamente sería mayor en comparación con poblaciones naturales no mejoradas. Asimismo, hay que considerar que estos pequeños aumentos en forma, dap y altura pueden significar grandes cifras en términos de volumen de madera por hectárea. Por ejemplo, asumiendo un factor de forma de 0,7, y una población de 100 árboles.ha<sup>-1</sup>, estos incrementos representarían una ganancia de aproximadamente 50 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> de madera.

Cuadro 7. Ordenamiento de las familias de *V. guatemalensis* de acuerdo con el índice combinado para dap y forma del fuste.

Familia	Índice	Familia	Índice
2	3,08	57	-0,14
10	2,99	12	-0,16
22	2,86	36	-0,25
20	2,47	44	-0,45
11	2,20	27	-0,57
35	1,76	40	-0,75
25	1,57	46	-0,79
51	1,40	29	-0,93
56	1,31	47	-0,94
1	1,27	41	-1,00
34	1,22	6	-1,31
99	1,14	42	-1,31
8	1,09	4	-1,46
45	1,05	49	-1,49
3	0,90	37	-1,51
13	0,68	15	-1,53
23	0,67	31	-1,61
33	0,60	39	-1,86
9	0,58	54	-2,31
5	0,43	28	-2,90
24	0,43	52	-3,26
50	0,27	21	-4,17
19	0,14		
55	0,13		
38	0,11		
32	0,09		
30	0,06		

Cuadro 8. Detalles de los mejores 25 árboles de *V. guatemalensis* identificados en el ensayo de Sarapiquí, Costa Rica.

Procedencia	Familia	Dap (cm)	Altura (m)
Florencia	10	56,4	34
Florencia	10	61,0	35
Florencia	10	49,8	32
Guápiles	2	43,5	31
Guápiles	2	53,3	34
Guápiles	3	51,0	34
Guápiles	20	60,7	34
Guápiles	20	41,3	27
Guápiles	20	55,8	31
Sarapiquí	13	42,5	32
Sarapiquí	22	55,4	32
Sarapiquí	22	54,0	32
La Ceiba	50	31,7	29
La Ceiba	50	39,5	32
La Ceiba	51	50,4	35
La Ceiba	57	40,3	28
Izabal	25	44,0	32
Izabal	25	60,0	35
Izabal	32	48,0	36
Izabal	35	51,6	33
Izabal	35	49,0	35
Izabal	37	45,9	36
Izabal	45	34,5	25
Izabal	45	39,5	29
Izabal	45	41,0	36
Promedios		48,0	32,4

En caso de que la propagación de los árboles se realice vía asexual, es decir, mediante su clonación y utilización de propágulos vegetativos directamente para reforestación, se esperaría que la ganancia genética sea mayor, por cuanto esta incluirá la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ),

que es al menos igual y normalmente mayor que la heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ). No es posible determinar cuánto sería el aumento resultante de la utilización de clones en comparación con el uso de semilla, ya que el ensayo no permite la estimación de varianza genética

Cuadro 9. Parámetros poblacionales y genéticos para las familias de *V. guatemalensis*.

	$\mu$	$\sigma_f$	CVGA	$h^2$	S	G (S $h^2$ )	G (i $h^2 \sigma_f$ )
Altura	29,58 m	1,685	4,32	0,22	2,78 m	0,61m	0,65 m
Dap	41,26 cm	3,554	9,95	0,43	6,74 cm	2,90 cm	2,70 cm
Forma del fuste	2,64	0,496	10,67	0,12	-1,64*	-0,20	-010

$\mu$  = media poblacional fenotípica.

$\sigma_f$  = desviación estándar fenotípica.

CVGA = coeficiente de variación genética aditiva.

$h^2$  = heredabilidad.

S = diferencial de selección.

G = ganancia genética.

i = intensidad de selección (1,74) (obtenido de Zobel y Talbert (1984) para una proporción de selección de 10%).

\* el valor es negativo debido a la escala de valoración del fuste, lo que implica que los mejores árboles estarían por debajo de la media poblacional.

no aditiva ( $\sigma_{na}^2$ ), necesaria para calcular  $H^2$ . Sin embargo, Cornelius (1993) estimó que incluso en ausencia de varianza genética no aditiva, las ganancias serían similares a las producidas por un huerto semillero (12-22%), y que con solo valores modestos de  $\sigma_{na}^2$ , las ganancias estarían en el orden de 18-40%.

La alta mortalidad que presenta este ensayo, donde normalmente cada familia está representada por uno o muy pocos individuos, afectó el análisis estadístico ya que no se obtiene una estimación adecuada de la variación debida al componente *árboles dentro de parcelas*, que corresponde a la varianza residual. Al disminuir el número de arboles por parcela, la estimación de la variación residual tiende a ser mayor, lo que puede explicar por qué no se obtuvo diferencias significativas para altura y rectitud. Por la misma razón, los valores de CVGA y  $h^2$  encontrados en este estudio pueden estar ligeramente subestimados y deben interpretarse con precaución.

### Recomendaciones prácticas para el uso del ensayo en programas de mejoramiento genético

Bajo las condiciones actuales, hay 4 formas posibles de utilización de los árboles seleccionados: a) cosecha de semilla en bulto; b) cosecha de semilla separadamente de los mejores

árboles para el establecimiento de huertos de plántulas  $F_2$ ; c) injertación para el establecimiento de huertos semilleros clonales; o d) generación de rebrotes basales para iniciar un programa de enraizamiento de estaquillas juveniles.

La cosecha de semillas en bulto no parece aconsejable, ya que por las políticas conservacionistas de la OET no es factible la intervención del ensayo, tanto para limpiezas como para la aplicación de raleos genéticos. De esta forma, aún si la recolección fuera posible, la calidad genética de la semilla se vería reducida por la presencia de familias y árboles de inferior calidad, lo cual sería una limitante en el proceso de mejoramiento.

La cosecha de semilla separadamente de los mejores árboles para el establecimiento de huertos de plántulas  $F_2$ , es una estrategia recomendada para especies muy precoces y prolíficas (Mesén 1996), y fue utilizada con éxito por el antiguo Programa de Mejoramiento Genético del CATIE para especies como *Eucalyptus deglupta* y *E. grandis* (Mesén et al. 2007). En el caso de *V. guatemalensis* no sería una estrategia apropiada si se pretende obtener resultados en el corto plazo.

La cosecha de varetas de los árboles seleccionados, para injertación, es una opción si se pretende establecer huertos semilleros clonales. Esto implica la producción de patrones en vivero, la cosecha de varetas de la copa y la injertación

de suficientes individuos para la conformación del huerto. Aunque hay poca experiencia en injertación de *Vochysia*, algunos trabajos en el CATIE (observación personal) han demostrado que la injertación es sencilla y exitosa, en particular con la técnica de púa terminal. El proceso de producción de injertos requiere el acceso a la copa varias (o muchas) veces, ya que no hay garantía de que una sola cosecha de varetas pueda rendir la cantidad de rametos necesarios para el huerto, además de que no existe mucha experiencia sobre el mejor estado fenológico del material para injertación en esta especie. La estrategia de huertos clonales requiere un periodo de 4-5 años como mínimo para el inicio de la producción de semilla.

El enraizamiento de estaquillas juveniles representa la opción más rápida para iniciar el aprovechamiento de los árboles seleccionados en programas de reforestación, así como la que ofrece el mayor potencial de ganancia genética. Esta estrategia requiere la generación de rebrotes basales a partir de los árboles seleccionados, y la cosecha de los rebrotes para iniciar un proceso de propagación clonal mediante enraizamiento de estaquillas. Esta es una acción poco intrusiva que solo requiere producir heridas basales en los árboles, para remover una franja de corteza y cambium de unos 5 cm de ancho. Sin embargo, puede ser necesario la limpieza de un círculo de unos 2 m de diámetro alrededor del árbol para permitir la entrada de luz. Desafortunadamente esta práctica no siempre es efectiva, pero es la única opción ante la imposibilidad de talar el árbol, que bajo otras circunstancias sería el procedimiento más recomendable. Trabajos previos con esta especie demuestran que el enraizamiento de estaquillas juveniles es posible y relativamente sencillo (Mesén et al. 1992, Mesén 1998). En estos trabajos se reportaron porcentajes de enraizamiento superiores al 80% al término de 63 días, usando estaquillas de 5-6 cm de longitud. El tipo de sustrato no tuvo mayor influencia, ya que las estaquillas enraizaron igualmente bien en arena fina, grava o mezclas de estos con aserrín. En cuanto a aplicación de auxinas, aparentemente, *V.*

*guatemalensis* posee suficiente auxina endógena para promover el enraizamiento, de manera que no es imprescindible la aplicación externa; sin embargo, en estos trabajos, la dosis de 0,2% de AIB mostró el mejor balance entre porcentaje de enraizamiento y calidad del sistema radicular. Uno de los inconvenientes observados en estos primeros trabajos fue lo largo del periodo necesario para lograr el enraizamiento. Para implementar este método de reproducción a nivel comercial, será necesario realizar algunas pruebas adicionales para tratar de reducir el tiempo de enraizamiento, así como para verificar los resultados obtenidos en esas pruebas preliminares.

### AGRADECIMIENTO

Al M.Sc. Eugenio Corea (INISEFOR, Universidad Nacional) por sus valiosos comentarios y correcciones al borrador; al Lic. Gustavo López por su ayuda en el análisis estadístico y al Sr. Marvin Hernández por el trabajo de campo y digitación de los datos.

### LITERATURA CITADA

- BAWA K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85-92.
- BAWA K.S., PERRY D.R., BEACH J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. 1. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72:331-345.
- BOSHIER D.H., CHASE M.R., BAWA K.S. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 2. Mating systems. *American Journal of Botany* 82(4):476-483.
- CORDERO J., BOSHIER D.H. 2003. Árboles de Centroamérica, un manual para extensionistas. Oxford Forestry Institute, CATIE. 1079 p.
- CORNELIUS J.P. 1993. Sistemas de mejoramiento genético forestal utilizados en América Central: ¿cuánta ganancia genética podemos esperar?. pp. 32-49. In: M.O. Ochoa, F. Rojas, C. Valdés (eds.). *Memorias II Convención Centroamericana de Semillas Forestales*, Siguatepeque, Honduras.

- CORNELIUS J.P. 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24(2):372-379.
- CORNELIUS J.P., MESÉN F. 1997. Provenance and family variation in growth rate, stem straightness, and foliar mineral concentration in *Vochysia guatemalensis*. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1103-1109.
- COTTERILL P.P. 1990. Short note: on estimating heritability according to practical applications. *Silvae Genetica* 36:46-48.
- ESPINOZA M., BUTTERFIELD R. 1989. Adaptabilidad de 13 especies nativas maderables bajo condiciones de plantación en las tierras bajas húmedas del Atlántico, Costa Rica, pp. 159-172. In: Manejo y aprovechamiento de plantaciones forestales con especies de uso múltiple. R.Salazar (ed.), Actas Reunión IUFRO, Grupo de Trabajo S1-07-09, Antigua, Guatemala. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- FLORES E.M. 1993. Chanco blanco (white yemeri). *Árboles y Semillas del Neotrópico* 2(2):1-27.
- GONZÁLEZ E., FISHER R.F. 1994. Growth of native forest species planted on abandoned pasture land in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 70:159-167.
- GONZÁLEZ E., FISHER R.F. 1997. Variation in foliar elemental composition in mature wild trees and among families and provenances of *Vochysia guatemalensis* in Costa Rica. *Silvae Genetica* 46(1):45-50.
- HOLDRIDGE L.R. 1967. Life zone ecology. Revised edition. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- HOULE D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130:195-204.
- MESÉN F. 1996. Huertos semilleros de plántulas. I. Opción de producción de semilla mejorada para pequeñas organizaciones forestales. *Boletín Mejoramiento Genético y Semillas Forestales* 14:13-17.
- MESÉN F. 1998. Enraizamiento de estacas juveniles de especies forestales: uso de propagadores de sub-irrigación. CATIE, Serie Técnica, Manual Técnico N°. 30, 36 p.
- MESÉN F., CORNELIUS J.P. 1999. Evaluación de un ensayo de procedencias/progenies de *Vochysia guatemalensis* en Turrialba, Costa Rica, a los ocho años de edad con fines de conversión en huerto semillero, pp. 73-78. In: Memorias, R. Salazar (ed). II Simposio Avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina, Santo Domingo, República Dominicana, PROSEFOR, CATIE.
- MESÉN F., LEAKEY R.R.B., NEWTON A.C. 1992. Hacia el uso de la silvicultura clonal por el pequeño finquero. *El Chasqui* 28:6-18.
- MESÉN F., VÁSQUEZ W., VÍQUEZ E. 2007. Ensayos F<sub>2</sub> de *Eucalyptus deglupta* y *E. grandis* con fines de conversión en huertos semilleros. *Agronomía Costarricense* 31(2):9-20.
- MONTAGNINI F., GONZÁLEZ E., PORRAS C., RHEINGANS R. 1995. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. *Commonwealth Forestry Review* 74(4):306-314.
- MONTAGNINI F., SANCHO F., GONZÁLEZ E., PORRAS C., MOULAERT A., del MÓNACO A. 1997. Plantaciones forestales puras y mixtas con especies nativas para la reforestación de terrenos degradados en Costa Rica: estudio comparativo del crecimiento, daño por plagas, regeneración natural y costos de establecimiento. *Biocenosis* 12(1):25-34.
- SQUILLACE A.E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23:149-156.
- ZOBEL B., TALBERT J. 1984. Técnicas de mejoramiento genético de árboles tropicales. Limusa, México. 545 p.