

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EVALUACION DE UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS DE
Pinus oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii
EN CUATRO SITIOS DE COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del
Programa Conjunto de Estudios de Posgrado en
Ciencias Agrícolas y Naturales de la Universidad de Costa Rica
y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza,
para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

por

EUGENIO COREA ARIAS

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
DEPARTAMENTO DE RECURSOS NATURALES RENOVABLES
TURRIALBA, COSTA RICA

1989

DEDICATORIA

A la memoria de mi abuela

Rafaela Hernández Camacho

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa su más sincero agradecimiento a las siguientes personas y entidades:

A David Boshier, M.Sc., profesor consejero, por sus enseñanzas, su apoyo incondicional y su amistad.

A los miembros del Comité Asesor Ronnie de Camino, Ph.D.; Pedro Ferreira, Ph.D.; Rodolfo Salazar D. Phil. y Assefaw Tewolde, Ph.D.; por sus oportunos consejos y la revisión del borrador de este trabajo.

A Ronald Vargas, Ph.D., Director del Programa de Posgrado, por su constante y valiosa cooperación.

A Marvin Hernández y Marcos Masís por su invaluable ayuda en el trabajo de campo.

A mi esposa, mis hijos y mis padres por el apoyo y estímulo brindado durante mis estudios.

A la Administración para el Desarrollo de Ultramar del Reino Unido, ODA, por el apoyo técnico

A la Cooperación Suiza para el Desarrollo, COSUDE, por el apoyo económico.

Al Proyecto MADELEÑA por su apoyo en la edición de este trabajo.

Al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza y a la Universidad de Costa Rica por permitirme realizar mis estudios de maestría.

BIOGRAFIA

El autor nació en Heredia, Costa Rica, el 20 de febrero de 1954. Realizó sus estudios primarios en la Escuela República Argentina y la secundaria en el Colegio Claretiano de Heredia.

De 1972 a 1976 fue estudiante de la Facultad de Ingeniería Civil de la Universidad de Costa Rica. En 1981 inició estudios en la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional Autónoma, en donde se graduó de Bachiller en Ciencias Forestales en 1983.

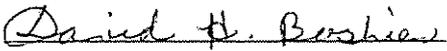
En 1984 ingresó al Programa de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica y el CATIE, y en 1989 obtuvo el grado de Magister Scientiae en Recursos Naturales Renovables con especialidad en Manejo Forestal.

Desde noviembre de 1986 ha laborado para el CATIE como investigador en semillas y como jefe del Banco Latinoamericano de Semillas Forestales y, a partir de marzo de 1989, como investigador en el Proyecto de Mejoramiento Genético Forestal.

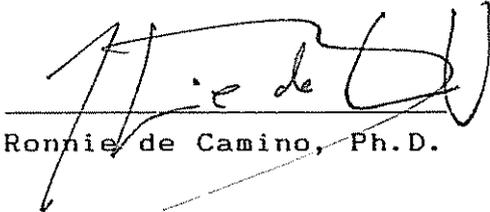
Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agonómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar al título de

Magister Scientiae

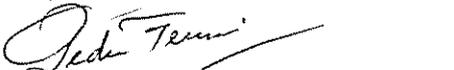
Comité Asesor


David H. Boshier, M.Sc.

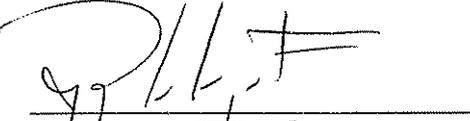
Consejero Principal


Ronnie de Camino, Ph.D.

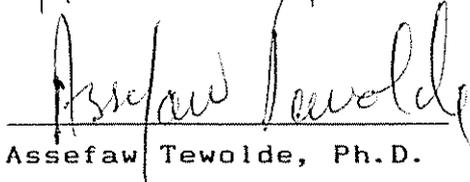
Miembro del Comité


Pedro Ferreira, Ph.D.

Miembro del Comité


Rodolfo Salazar, Ph.D.

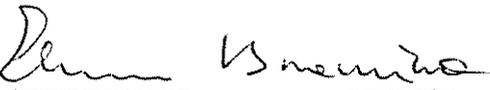
Miembro del Comité


Assefaw Tewelde, Ph.D.

Miembro del Comité


Eugenio Corea Arias

Candidato


Ronald Vargas, Ph.D.

Representante del Decano del Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica

TABLA DE CONTENIDO

	Página
Resumen	ix
Summary	xi
Lista de apéndices	xiii
Lista de figuras	xiv
Lista de cuadros	xv
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	5
2.1 Las especies	5
2.1.1 <u>Pinus oocarpa</u> Schiede	5
2.1.1.1 Taxonomía	5
2.1.1.2 Descripción general	5
2.1.1.3 Distribución geográfica	6
2.1.1.4 Ecología	8
2.1.1.5 Usos	8
2.1.2 <u>Pinus patula</u> Schiede y Deppe ssp. <u>tecunumanii</u> (Eguiluz y Perry) Styles	8
2.1.2.1 Taxonomía	8
2.1.2.2 Descripción general	11
2.1.2.3 Distribución geográfica	13
2.1.2.4 Ecología	13
2.1.2.5 Usos	16
2.2 Ensayos de procedencias de <u>P. oocarpa</u> - <u>P. patula</u> ssp. <u>tecunumanii</u>	17
2.2.1 Variables de crecimiento	18
2.2.2 Características del fuste y de la copa	20
2.2.3 Resistencia a vientos	22
2.2.4 Efecto de heladas	22
2.2.5 Pestes y plagas	23
2.2.6 Características de la madera	23
2.3 Interacción genotipo-ambiente	24
2.3.1 Interacción genotipo-ambiente en pinos tropicales	26
3. MATERIALES Y METODOS	29
3.1 Procedencias	29
3.2 Sitios	29

3.3 El ensayo	33
3.3.1 Diseño experimental	33
3.3.2 Historial del ensayo	36
3.3.2.1 Vivero, establecimiento y manejo	36
3.3.2.2 Problemas en los sitios	37
3.4 Procedimiento general	39
3.4.1 Edad al momento de la evaluación y su importancia	39
3.4.2 Procedimiento de campo	39
3.4.2.1 Medición de los árboles	39
3.4.2.2 Evaluación del suelo	39
3.4.3 Procesamiento de datos	40
3.5 Las variables de respuesta	41
3.5.1 Selección de variables para el análisis estadístico	41
3.5.2 Variables de respuesta analizadas	41
3.5.2.1 Supervivencia	41
3.5.2.2 Diámetro del eje principal	41
3.5.2.3 Altura total del eje principal	41
3.5.2.4 Area basal	42
3.5.2.5 Volumen con corteza	42
3.5.2.6 Volumen sin corteza	44
3.5.2.7 Porcentaje de corteza	44
3.5.2.8 Número de bifurcaciones	45
3.5.2.9 Porcentaje de árboles bifurcados	45
3.5.2.10 Índice de bifurcación	46
3.5.2.11 Número de ramas	46
3.5.2.12 Número de verticilos	47
3.5.2.13 Número de ramas por verticilo	47
3.5.2.14 Longitud del internodio mayor	48
3.5.2.15 Rectitud del fuste	48
3.6 Procedimiento analítico	49
3.6.1 Tipos de análisis efectuados	49
3.6.2 Análisis de varianza	50
3.6.2.1 Modelo general	50

3.6.2.2 Problemas en el análisis y soluciones .	52
3.6.2.2.1 Covariable drenaje	52
3.6.2.2.2 Desbalance en el diseño	56
3.6.2.3 Comparaciones de medias	57
3.6.3 Análisis de la interacción procedencia-sitio .	59
3.6.4 Correlaciones fenotípicas juvenil-maduro	63
4. RESULTADOS Y DISCUSION	64
4.1 Variables de producción	64
4.1.1 Supervivencia	64
4.1.2 Diámetro	67
4.1.3 Altura	68
4.1.4 Area basal	71
4.1.5 Volumen con corteza	73
4.1.6 Volumen sin corteza	73
4.1.7 Porcentaje de corteza	76
4.2 Hábitos de ramificación	77
4.2.1 Número de verticilos	77
4.2.2 Número de ramas por verticilo	81
4.2.3 Número de ramas	82
4.2.4 Longitud del internodio mayor	83
4.3 Hábitos de bifurcación y rectitud del fuste	85
4.3.1 Hábitos de bifurcación	85
4.3.2 Rectitud del fuste	87
4.4 Correlación juvenil-maduro	89
5. DISCUSION GENERAL	95
6. CONCLUSIONES	107
7. RECOMENDACIONES	112
8. LITERATURA CITADA	115
9. APENDICES	124

COREA, E. 1989. Evaluación de un ensayo de procedencias de Pinus oocarpa - Pinus patula ssp. tecunumanii en cuatro sitios de Costa Rica. Tesis Mag.Sc. Turrialba, Costa Rica, UCR/CATIE. 179 p.

Palabras Clave: Pinus oocarpa, Pinus caribaea, Pinus patula ssp. tecunumanii, Pinus tecunumanii, procedencias, interacción genotipo-ambiente, adaptación, correlación juvenil-maduro, Costa Rica.

RESUMEN

El ensayo evaluado en este estudio es parte del Proyecto Internacional de Investigaciones de Procedencias de Pinos Centroamericanos coordinado por el OFI y del Proyecto de Mejoramiento Genético Forestal del CATIE. El experimento fue plantado en cuatro sitios húmedos de Costa Rica, ubicados entre 680 y 1160 msnm, consta de 13 procedencias de P. oocarpa, 2 de P. patula ssp. tecunumanii y 1 de P. caribaea var. hondurensis. La edad promedio de evaluación fue de 6 años y 7 meses.

Los objetivos de este trabajo fueron: 1) estimar las medias poblacionales de las procedencias y las diferencias entre ellas, 2) estimar el porcentaje de la variación fenotípica observada dentro de los sitios que es atribuible a procedencias, 3) determinar la existencia de interacciones procedencia-sitio y su importancia y 4) estimar el grado de correlación entre el comportamiento inicial de las procedencias y su comportamiento a la edad de la evaluación, para las variables de crecimiento (correlación juvenil-maduro).

Las variables de respuesta fueron: supervivencia, diámetro, altura total, área basal, volumen con corteza, volumen sin corteza, porcentaje de corteza, longitud del internodio mayor, número de verticilos, número de ramas por verticilo, número de ramas, porcentaje de árboles bifurcados, número de bifurcaciones, índice de bifurcación y rectitud del fuste.

El análisis de varianza detectó diferencias altamente significativas ($P < 0,001$) entre procedencias para todas las variables de respuesta indicando un fuerte control genético. El porcentaje de la variación fenotípica total observada dentro de sitios atribuible a diferencias genéticas entre procedencias fue alto (36-63%) en todas las variables de respuesta, con excepción de la altura total (24%) y la supervivencia (20%), con valores medios, y las variables relacionadas con el hábito de bifurcar que obtuvieron valores bajos (10-13%).

Las procedencias mostraron una estabilidad alta en su comportamiento relativo al cambiar el ambiente. La interacción procedencia-sitio solo fue significativa ($P < 0,05$) para la altura total y el número de verticilos. El análisis bajo el modelo de Eberhart y Russell mostró que la significancia de la interacción en esas dos variables obedece principalmente al comportamiento inestable de unas pocas procedencias de P. oocarpa de baja productividad.

El análisis de correlación "juvenil-maduro" para las variables de crecimiento indicó que, bajo las condiciones de estudio, las posibles diferencias genéticas entre procedencias se manifiestan a temprana edad (3-4 años) lo que permite una selección preliminar con un alto nivel de confianza.

Las procedencias más productivas fueron Yucul (Nicaragua), Mountain Pine Ridge (MPTB) (Belice), ambas de P. patula ssp. tecunumanii, Mountain Pine Ridge (MPCHB) (Belice) de P. caribaea var. hondurensis y Dipilto (Nicaragua) de P. oocarpa, en ese mismo orden. Yucul calificó primera en todos los sitios y fue significativamente superior ($\alpha = 0,05$) a 14 de las 15 procedencias restantes, produciendo 112% más volumen sin corteza que el promedio de las procedencias de P. oocarpa y 36% más que la procedencia MCHB de P. caribaea. Las dos procedencias de P. patula ssp. tecunumanii fueron también las que presentaron los porcentajes de corteza menores y calificaron entre las tres procedencias con el número de bifurcaciones por árbol y el porcentaje de árboles bifurcados más bajos.

Las procedencias de mayor crecimiento presentaron algunas características indeseables en sus hábitos de ramificación. Yucul, MPTB y Dipilto fueron las que produjeron mayor cantidad de ramas por verticilo. Particularmente, Yucul fue la que presentó mayor cantidad de ramas por unidad de longitud del fuste. Por otra parte, las dos procedencias de Belice (MPTB y MCHB) fueron las únicas que mostraron inestabilidad en la longitud de los internodios que producen, siendo que la procedencia de P. caribaea (MCHB) produjo crecimientos tipo "cola de zorro" con mayor frecuencia y longitud que la procedencia de P. patula ssp. tecunumanii (MPTB).

Entre las procedencias más productivas se presentaron también diferencias importantes en la rectitud del fuste. Yucul y Dipilto calificaron entre las cinco mejores procedencias para esta característica mientras que, las procedencias de Belice (MPTB y MCHB) calificaron entre las de peor forma.

COREA, E. 1989. Evaluation of a provenance trial of Pinus oocarpa and Pinus patula ssp. tecunumanii in four sites of Costa Rica. Thesis Mag.Sc. Turrialba, Costa Rica. UCR/CATIE. 179 p.

Keywords: Pinus oocarpa, Pinus caribaea, Pinus patula ssp. tecunumanii, Pinus tecunumanii, provenances, genotype-environment interaction, adaptation, juvenile-mature correlation, Costa Rica.

SUMMARY

The trial evaluated in this study is part of the OFI-coordinated international series of provenance trials of Central American pines and of the Forest Tree Improvement Project at CATIE. The experiment was planted on four humid sites in Costa Rica, located between 680 and 1160 m.a.s.l. It involves 13 provenances of P. oocarpa, 2 of P. patula ssp. tecunumanii and 1 of P. caribaea var. hondurensis. Average evaluation age was 6 years and 7 months.

The objectives of this work were to: 1) Estimate the population means of the provenances and the differences between them, 2) Estimate the percentage of the phenotypic variation within sites due to provenances, 3) Determine the existence of provenance-site interactions and their importance and 4) Estimate the correlation between the initial performance of the provenances and their performance at evaluation age for growth traits (juvenile-mature correlation).

The traits evaluated were: survival, diameter at breast height, total height, basal area, volume over bark, volume under bark, bark percentage, longest internode length, number of whorls, number of branches, number of branches per whorl, percentage of forked trees, number of forks per tree, forking index and stem straightness.

The analysis of variance detected highly significant differences ($P < 0.001$) between provenances for all variables, indicating a very strong genetic control. The percentage of phenotypic variation within sites due to genetic differences between provenances was high (34-63%) in all variables, except for total height (24%) and survival (20%), with medium values, and forking variables with low values (10-13%).

Relative performance of provenances was highly stable over the four locations; provenance-site interaction being significant ($P < 0.05$) only for total height and number of whorls. Analysis based on Eberhart and Russell's model showed that significant interaction for both variables was due basically to the unstable performance of a few, low productive provenances of P. oocarpa. These interactions are not of practical or economic importance.

Juvenile-mature correlation analysis for growth traits indicated that, under the study conditions, possible genetic differences between provenances become evident at early age (3-4 years). Thus, a preliminary selection of provenances may be made with a high level of confidence.

The most productive provenances were Yucul (Nicaragua), Mountain Pine Ridge (MPTB) (Belize), both P. patula ssp. tecunumanii, Mountain Pine Ridge (MCHB) of P. caribaea var. hondurensis and Dipilto (Nicaragua) of P. oocarpa, in that order. Yucul ranked first at all sites and was significantly better ($\alpha=0.05$) than 14 of the 15 remaining provenances, producing 112% more volume under bark than the mean of the P. oocarpa provenances and 36% more than MCHB of P. caribaea. Yucul and MPTB showed the lowest bark percentage and ranked among the three provenances with the smallest values for the number of forks per tree and the percentage of forked trees.

The best growing provenances presented some undesirable branching characteristics. Yucul, MPTB, and Dipilto produce the most branches per whorl, with Yucul also producing the largest number of branches per unit length of stem. In addition, the two Belizean provenances (MPTB and MCHB) were the only ones to show high within tree variability of internode length, with MCHB of P. caribaea producing more and longer "foxtails" than MPTB of P. patula ssp. tecunumanii.

There were also important differences in stem straightness within the most productive provenances. Yucul and Dipilto ranked within the 5 straightest-stemmed provenances, whilst the Belizean provenances were among those of poorest stem form.

LISTA DE APENDICES

Apéndice		Página
1	Análisis de varianza, componentes de varianza y pruebas de comparación de medias por sitio	124
2	Variabes evaluadas en el campo	136
3	Definición y forma de cálculo del volumen y de la rectitud del fuste	140
4	Mapas de los sitios experimentales	147
5	Descripción de los suelos	152
6	Formulario de campo	171
7	Modelos usados en el análisis de varianza	173

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Distribución natural de <u>Pinus oocarpa</u>	7
2	Distribución natural de <u>Pinus patula</u> ssp. <u>tecunumanii</u>	14
3	Ubicación de las procedencias en su área de origen	31
4	Diagramas climáticos de las procedencias	32
5	Ubicación de los sitios experimentales	35
6	Mapa del ensayo en el sitio Celulosa:	148
7	Mapa del ensayo en el sitio San Juan Sur	149
8	Mapa del ensayo en el sitio San Isidro	150
9	Mapa del ensayo en los sitios Finca Thiele y Finca Sánchez, La Suiza	151
10	Formulario de campo	172

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Algunas diferencias entre <u>P. oocarpa</u> y <u>P. patula ssp. tecunumanii</u>	12
2	Identificación, ubicación y características de las procedencias	30
3	Información general sobre los sitios	34
4	Características del diseño experimental	36
5	Probabilidad de obtener una "F" mayor para los efectos drenaje (D) e interacción procedencia-sitio (PxS), para todas las variables evaluadas ..	53
6	Probabilidad de obtener una "F" mayor para los efectos drenaje (D), interacción drenaje-procedencia (DxP) e interacción drenaje-bloque, (DxB) para las variables afectadas por drenaje ..	54
7	Análisis de varianza para interacción procedencia-sitio según Eberhart y Russell	62
8	Análisis de varianza y medias marginales poblacionales de supervivencia (SUP), altura (ALT), diámetro (DAP) y área basal (ABA), agrupadas según Bonferroni (alfa=0,05)	65
9	Análisis de varianza y partición de la interacción procedencia-sitio (PxS), para la variable altura total (ALT), bajo el modelo de Eberhart y Russell	70
10	Promedio estimado de la altura (ALT), y estimaciones de los parámetros de estabilidad B_1 y S^2_{e1} , para 15 procedencias	71
11	Análisis de varianza y medias marginales poblacionales de volumen con corteza (VCC), volumen sin corteza (VSC), porcentaje de corteza por árbol (PCA) y porcentaje de corteza de parcela (PCP), agrupadas según Bonferroni (alfa=0,05) ...	74
12	Análisis de varianza y medias marginales poblacionales del número de verticilos (NVE), longitud del internodio mayor (LIM), número de ramas (NRA) y número de ramas por verticilo (RPV), agrupadas según Bonferroni (alfa=0,05)	78

13	Análisis de varianza y partición de la interacción procedencia-sitio (PxS), para la variable número de verticilos (NVE), bajo el modelo de Eberhart y Russell	80
14	Promedio estimado del número de verticilos (NVE), y estimaciones de los parámetros de estabilidad B_1 y S^2_{e1} , para 15 procedencias	81
15	Análisis de varianza y medias marginales poblacionales del porcentaje de árboles bifurcados (PAB), número de bifurcaciones (NBI), índice de bifurcación (IBI) y rectitud del fuste (REC), agrupadas según Bonferroni (alfa=0,05)	86
16	Componentes porcentuales de varianza de los efectos procedencia (P), bloques en sitio (B(S)), interacción procedencia-sitio (PxS) y el error (E), para las variables estudiadas, según análisis intersitios	88
17	Coefficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Celulosa, usando medias de procedencia	93
18	Coefficientes de correlación (r) juvenil-maduro en San Juan Sur, usando medias de procedencia ...	93
19	Coefficientes de correlación (r) juvenil-maduro en San Isidro, usando medias de procedencia	93
20	Coefficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Finca Thiele, usando medias de procedencia ...	94
21	Coefficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Finca Sánchez, usando medias de procedencia ..	94
22	Coefficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Celulosa, usando los valores de árboles individuales	94
23	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la supervivencia (%), agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05)	125
24	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la altura (m), agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05)	125
25	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del diámetro (cm), agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05)	126

26	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del área basal (m^2/ha), agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$)	126
27	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen con corteza ($VCC2 m^3/ha$), agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$) ..	127
28	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen sin corteza ($VSC2 m^3/ha$), agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$) ..	127
29	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen con corteza ($VCC1 m^3/ha$), agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$) ..	128
30	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen sin corteza ($VSC1 m^3/ha$), agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$) ..	128
31	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de árbol (PCA2), agrupadas según Tukey ($\alpha=0,05$)	129
32	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de parcela (PCP2), agrupadas según Tukey ($\alpha=0,05$)	129
33	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de árbol (PCA1), agrupadas según Tukey ($\alpha=0,05$)	130
34	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de parcela (PCP1), agrupadas según Tukey ($\alpha=0,05$)	130
35	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de bifurcaciones, agrupadas según Tukey ($\alpha=0,05$)	131
36	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de árboles bifurcados, agrupadas según Tukey ($\alpha=0,05$)	131
37	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del índice de bifurcación (IBI), agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$) ..	132
38	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de verticilos, agrupadas según Tukey o Bonferroni ($\alpha=0,05$)	132

39	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de ramas, agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05)	133
40	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de ramas por verticilo, agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05) ..	133
41	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la longitud del internodio mayor, agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05) ..	134
42	Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la rectitud del fuste (REC), agrupadas según Tukey o Bonferroni (alfa=0,05) ..	134
43	Porcentaje de los componentes de varianza para todas las variables estudiadas en los cuatro sitios experimentales	135
44	Valores posibles para el índice de rectitud "f" ..	146
45	Descripción del perfil 01 (Celulosa)	153
46	Descripción del perfil 02 (Celulosa)	154
47	Descripción del perfil 03 (San Juan Sur)	155
48	Descripción del perfil 04 (San Juan Sur)	156
49	Descripción del perfil 05 (San Isidro)	160
50	Descripción del perfil 06 (La Suiza)	163
51	Descripción del perfil 07 (La Suiza)	164
52	Análisis químico del horizonte A por bloque, Celulosa	167
53	Características químicas del perfil 01, Celulosa .	167
54	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 01, Celulosa	167
55	Características químicas del perfil 02, Celulosa .	167
56	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 02, Celulosa	167
57	Análisis químico del horizonte A por bloque, San Juan Sur	168
58	Características químicas del perfil 03, San Juan Sur	168

59	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 03, San Juan Sur	168
60	Características químicas del perfil 04, San Juan Sur	168
61	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 04, San Juan Sur	168
62	Análisis químico del horizonte A por bloque, San Isidro	169
63	Características químicas del perfil 05, San Isidro	169
64	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 05, San Isidro	169
65	Análisis químico del horizonte A por bloque, La Suiza	170
66	Características químicas del perfil 06, Finca Thiele, La Suiza	170
67	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 06, Finca Thiele, La Suiza	170
68	Características químicas del perfil 07, Finca Sánchez, La Suiza	170
69	Capacidad de intercambio catiónico y textura: perfil 07, Finca Sánchez, La Suiza	170
70	Componentes de la varianza según el modelo 1	174
71	Componentes de la varianza según el modelo 2	175
72	Componentes de la varianza según el modelo 3	176
73	Componentes de la varianza según el modelo 4	177
74	Componentes de la varianza según el modelo 5	178
75	Componentes de la varianza según el modelo 6	179

1. INTRODUCCION

Pocos países tropicales pueden esperar llenar sus necesidades futuras de productos forestales con base en sus bosques naturales. Las proyecciones a mediano y largo plazo indican un aumento sustancial en el consumo de dichos productos en estos países. Esta creciente demanda difícilmente podrá ser satisfecha, aún en aquellos países con áreas extensas de bosques naturales (Hughes y Willan, 1979).

El aumento de las exigencias de una producción mayor, en un área menor y a un plazo más corto, hace necesaria la búsqueda y desarrollo de medios para lograr mejores rendimientos en plantaciones forestales (Willan, 1980). Una de las formas de aumentar la productividad es el mejoramiento genético de especies con potencial.

Por lo general, el primer paso en el mejoramiento de una especie forestal es la selección de procedencias. La procedencia es la zona geográfica y ambiental dentro de la cual crecieron los árboles progenitores y dentro de la cual se ha desarrollado su constitución genética por selección natural y/o artificial (Styles, 1979). Se ha demostrado que existen adaptaciones genéticas a ambientes locales en poblaciones de especies forestales de distribución amplia (Callahan, 1964). Es necesaria la exploración de dichas adaptaciones para identificar en cada zona, aquella(s) fuente(s) de semilla que producen la mejor cosecha forestal (Burley, 1969).

Como consecuencia de las variaciones genéticas inter e intraespecíficas, la respuesta fenotípica relativa de los genotipos (especies, procedencias o individuos) puede variar al cambiar el ambiente, fenómeno conocido como interacción genotipo-ambiente (Finlay y Wilkinson, 1963). La importancia de dicha interacción depende de su magnitud y del patrón que sigue con respecto a factores o grupos de factores

ambientales. Si el patrón es conocido y la magnitud es grande, es posible obtener ganancias genéticas mayores mediante la selección de procedencias adaptadas a ambientes específicos (Mathenson y Raymond, 1984).

El mejoramiento de árboles es por lo general a largo plazo, por lo que es importante detectar la existencia de correlaciones entre las características juveniles y adultas. Esto permitiría una intensidad alta de selección en la etapa juvenil, obteniéndose ganancias genéticas y por lo tanto económicas en menos tiempo (Franklin, 1978).

Costa Rica no cuenta con coníferas nativas, con la excepción de tres especies poco estudiadas: Podocarpus oleifolius y P. standleyi de las montañas altas y frías y P. guatemalensis de zonas tropicales bajas, calientes y húmedas. Esta situación ha motivado la investigación y plantación de coníferas exóticas productoras de madera liviana de fibra larga, especialmente pinos (Bird, 1983). Las primeras introducciones de pinos en Costa Rica, realizadas en terrenos del IICA (actualmente CATIE) en Turrialba a principios de la década de los sesentas, mostraron un crecimiento superior de Pinus caribaea var. hondurensis (procedencia Poptún, Guatemala) con respecto a P. oocarpa (fuente desconocida) (Combe y Gewald, 1979). Posteriormente se han efectuado varias introducciones de P. caribaea, especialmente de Poptún y de Belice (Boshier y Mesén, 1986), y el crecimiento ha sido en general sobresaliente, convirtiéndose en una de las especies forestales más plantada.

P. caribaea y en menor grado P. oocarpa, han sido ampliamente utilizados en programas de reforestación en países del trópico (Greaves, 1979). Esto se debe a su crecimiento rápido, su adaptación a sitios degradados y poco fértiles y a la diversidad de usos que se le da a sus maderas, especialmente para la construcción en general y producción de pulpa (Lamb, 1973; Webb et al, 1980).

Los recursos genéticos de P. oocarpa y otras especies forestales han sido fuertemente erosionados (Greaves, 1982). En América Central y México bosques extensos han sido talados para abastecer el mercado o para convertirlos en tierras agrícolas y, principalmente, ganaderas. Otras áreas han sido explotadas selectivamente reduciendo los rodales a solo pocos árboles fenotípicamente inferiores, con escaso o ningún valor como fuente para programas de reforestación y mejoramiento. Si las tendencias actuales se mantienen, muchos de los bosques remanentes en esta región desaparecerán en los próximos 20 o 30 años (Dvorak, 1984). Esta situación ha puesto de manifiesto la necesidad inmediata de evaluar los rodales remanentes de estas especies con el fin de identificar y conservar aquellos de mayor potencial como fuente de semilla y para el establecimiento ex-situ de bancos genéticos de conservación, con miras a futuros programas de mejoramiento.

La importancia de los pinos de América Central y la disminución acelerada de sus recursos genéticos, motivó que en 1969 se iniciara el Proyecto Internacional de Investigaciones de Procedencias de Pinos Centroamericanos, coordinado por el Instituto Forestal de Oxford (O.F.I.). El Instituto Nacional de Investigaciones Forestales de México (I.N.I.F.) se encargó de la recolección y distribución de semillas del ámbito mexicano. Por su parte el O.F.I. se encargó del área centroamericana (Greaves, 1979).

El ensayo evaluado en este estudio es parte del Proyecto Internacional antes mencionado y del Proyecto de Mejoramiento Genético Forestal del Centro Agronómico Trópicos de Investigación y Enseñanza (CATIE), Costa Rica, el cual inició en 1977 el establecimiento de una red amplia de ensayos de procedencias y de ensayos de descendencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, P. caribaea y de otras especies forestales importantes (Boshier y Mesén, 1986).

El ensayo fue plantado en cuatro sitios de Costa Rica y la edad promedio al momento de la medición fue de seis años y

siete meses. Consta de trece procedencias de P. oocarpa, dos de P. patula ssp. tecunumanii y una de P. caribaea var. hondurensis usada como comparador. La evaluación de campo se efectuó usando básicamente el procedimiento desarrollado por Barnes y Gibson para este tipo de ensayos (Gibson, 1982).

Los objetivos de este estudio fueron: 1) estimar las medias poblacionales de las procedencias y las diferencias entre ellas, 2) estimar el porcentaje de la variación fenotípica observada dentro de sitios que es atribuible a procedencias, 3) determinar la existencia de interacciones procedencia- sitio y su importancia y 4) estimar el grado de correlación existente entre el comportamiento inicial de las procedencias y su comportamiento a la edad de evaluación, para las variables de crecimiento (correlación juvenil-maduro).

2. REVISION DE LITERATURA.

2.1 Las especies.

2.1.1 Pinus oocarpa Schiede.

2.1.1.1 Taxonomía.

En su rango de distribución natural P. oocarpa muestra una alta variabilidad. Este fenómeno ha propiciado que los taxónomos, trabajando independientemente, hayan descrito muchas variedades, creando confusión en la taxonomía de la especie (Greaves, 1979). El nombre P. oocarpa var. ochoteranae ha sido comunmente usado por los forestales de México y América Central para designar cualquier árbol de P. oocarpa de forma superior. Styles (1976) concluye que esta variedad debe ser reclasificada como P. patula var. longipedunculata, nombre que debe ser aplicado solo a las poblaciones de Chiapas, México, de donde fue descrita originalmente. Se reconocen en P. oocarpa, además de la variedad típica, otras tres variedades: P. oocarpa var. manzanoi, P. oocarpa var. trifoliata y P. oocarpa var. microphylla (Greaves, 1982).

2.1.1.2 Descripción General.

Los árboles maduros alcanzan normalmente una altura de 20 a 30 m y un diámetro de hasta 90 cm. La copa tiene forma irregular, cónica, piramidal o redondeada. El ángulo de ramificación es variable y las ramas pueden ser horizontales y aún pendulosas. En individuos jóvenes las placas de la corteza son alargadas y con fisuras profundas, pudiendo observarse entre ellas la corteza joven de color anaranjado. En la base del fuste de individuos adultos las placas son más cortas y las fisuras menos profundas (Wolffsohn, 1984) Los fascículos tienen predominantemente 5 acículas, aunque algunos tienen 3 o 4 y ocasionalmente 6. Los conductos resiníferos

son usualmente septales y cada acícula tiene entre 1 y 8 conductos. Los conos son ovoides o cónicos y persisten en las ramas durante varios años después de la caída de las semillas. Normalmente tienen menos de 10 cm de longitud y la espina terminal de las escamas cae antes de la maduración (Greaves, 1979 ; Styles, 1985).

2.1.1.3 Distribución geográfica

La distribución natural de la especie (Figura 1) forma una banda discontinua a lo largo de las montañas desde el noroeste de Nicaragua, a través de Honduras y el norte del Salvador, la mitad sur de Guatemala y el sur, este y oeste de México. Cubre un ámbito latitudinal de más de 15° y un ámbito longitudinal de poco menos de 22°. El extremo sur de su área de distribución principal ocurre al sur de Matagalpa, Nicaragua, a 12° 45'N y 85° 51'O. El extremo norte se encuentra en el Estado de Sinaloa, México, a 27° 00'N y 108° 08'O. Una ocurrencia aislada se da un poco más al norte en el Estado de Sonora, México, a 28° 21'N y 108° 36'O (Greaves, 1979).

P. oocarpa crece entre los 600 y 2.400 msnm aunque la mayoría de las poblaciones se encuentran entre los 700 m y 1.500 m de elevación (Greaves, 1979). En Guatemala existe una población atípica a 250 msnm (Kemp, 1973) y en México ocurre otra población a 500 m de altitud (Gomes-Pompa, 1973). En general, los límites del ámbito altitudinal de la especie aumentan con la latitud: en Nicaragua ocurre entre los 600 m y 1.700 msnm mientras que en México es común entre los 1.500 y 2.100 msnm Este fenómeno es usual entre otras especies de coníferas y latifoliadas del macizo montañoso de la sección norte del ítsmo centroamericano. Ha sido explicado por Hastenrath (1968) en términos del efecto de elevación de masas sobre la temperatura de la atmósfera en las montañas de México y América Central.

2.1.1.4 Ecología

Las poblaciones naturales de P. oocarpa se encuentran generalmente en sitios con 1.000 a 1.500 mm de precipitación promedio anual con una estación seca severa de 4 a 6 meses de duración. Algunas poblaciones crecen en sitios con 700 mm y otras donde excede los 2.000 mm anuales. La temperatura promedio anual es de 13 °C a 23 °C. En las partes más altas ocurren heladas muy ocasionalmente (Greaves, 1979).

P. oocarpa se encuentra en condiciones naturales creciendo sobre suelos erosionados, delgados, arenosos, bien drenados, ácidos y de baja fertilidad; derivados de materiales de origen volcánico antiguo, con un contenido alto de cuarzo (Prats, 1962; Taylor, 1963). Por otra parte los fuegos repetidos y la habilidad de los pinos para sobrevivir a ellos, es una característica de los bosques de ésta y otras especies de pino. En condiciones de mayor fertilidad y humedad crece mejor, pero no compete con éxito con especies latifoliadas (Greaves, 1979).

2.1.1.5 Usos

La especie se usa en construcción liviana, cajas, postes de transmisión y de cerca, leña, extracción de resinas y en la producción de pulpa para papel (Webb et al, 1980).

2.1.2 Pinus patula Schiede & Deppe ssp. tecunumanii (Equiluz & Perry) Styles.

2.1.2.1 Taxonomía.

En el pasado, esta subespecie de P. patula ha sido confundida con P. oocarpa por la mayoría de los botánicos y forestales que han trabajado en la región centroamericana. Aún en un área pequeña muchos caracteres morfológicos de ambas especies son en extremo variables y los respectivos ámbitos de

variación se traslapan considerablemente (McCarter y Birks, 1985). En rodales mixtos de especies de pino filogenéticamente cercanas es probable la ocurrencia de individuos híbridos (Styles et al, 1982), lo que junto con las variaciones en la calidad de sitio y su influencia en la expresión fenotípica, podrían contribuir a crear mayor confusión y controversias sobre la verdadera identidad taxonómica de este pino (McCarter y Birks, 1985).

Schwerdtfeger (1953) fue el primero que describió P. patula ssp. tecunumanii y que consideró debía tener la categoría de especie. El nombre P. tecunumanii dado por él no tiene validez, ya que omitió su descripción en latín y no designó un holotipo, requisitos ambos del Código Internacional de Nomenclatura Botánica

Otros investigadores han considerado este pino como una forma desviante de P. oocarpa (Standley y Steyermark, 1958) o una variedad de esta especie: P. oocarpa var. tecunumanii (Aguilar, 1962; Mittak, 1977).

Eguiluz y Perry (1983) realizaron estudios detallados en Guatemala y basados en características morfológicas, anatomía foliar y análisis de terpenos, consideraron que el taxón debe tener categoría de especie. El nombre fue cambiado ligeramente a P. tecunumanii y los requisitos formales de la descripción fueron satisfechos.

Posteriormente Styles (1985), aportó evidencia, basada en morfología básica, fenología y ecología, que apoya su tesis de que el pino descrito por Schwerdtfeger no es una especie nueva, ni una forma o variedad de P. oocarpa y que se trata, más bien, de una extensión de P. patula al área centroamericana. Styles autor considera que el pino debe tener la categoría de subespecie y la denominó P. patula ssp. tecunumanii. Difiere de la subespecie típica en que, además de crecer en un área ecológica diferente, sus acículas son más

cortas y menos pendulosas. La microanatomía interna es sin embargo idéntica (Styles y Hughes, 1983).

El análisis multivariado de características morfológicas de acículas y conos de procedencias incluidas en el Ensayo Internacional de P. oocarpa ha confirmado la existencia de dos grupos de procedencias taxonómicamente diferentes, uno perteneciente a P. oocarpa y el otro a P. patula ssp. tecunumanii. Dos procedencias de P. patula típico fueron incluidas en el análisis y los resultados sugieren que la clasificación de P. tecunumanii dentro de P. patula es correcta (McCarter y Birks, 1985). Por otra parte, el análisis multivariado de características de producción en ambientes exóticos también ha puesto de manifiesto la existencia de dos grupos de procedencias diferentes (Birks y Barnes, 1985). Ambos análisis concuerdan en la forma de agrupar las procedencias y muestran además, que el grupo de P. patula ssp. tecunumanii presenta mayor variabilidad que el de P. oocarpa.

En este trabajo se utilizará el nombre a P. patula ssp. tecunumanii, sin embargo la verdadera identidad de este pino continúa en discusión (Eguiluz, 1986).

La taxonomía formal propuesta por Styles (1985) es la siguiente:

Nombre: Pinus patula Schiede & Deppe ssp. tecunumanii
(Eguiluz & Perry) Styles.

Sinónimos: P. tecunumanii Eguiluz y Perry.

P. tecunumanii Schwerdtfeger.
(nombre inválido)

P. oocarpa var. tecunumanii (Schwerdtfeger)
Aguiar. (nombre inválido)

2.1.2.2 Descripción general.

Los árboles maduros pueden alcanzar alturas de 55 m o más y diámetros de hasta 140 cm en sitios favorables, aunque alturas de 30 a 50 m y diámetros de 40 a 80 cm son más frecuentes. El fuste es recto y libre de ramas en la mayor parte de su longitud. La corteza es delgada, de color café rojizo o anaranjado, siendo más oscura en la base del tronco donde forma placas pequeñas separadas por fisuras poco profundas. Arriba de 3 o 4 m del suelo se torna lisa o escamosa, decidua, exfoliando en láminas delgadas y de apariencia papelosa. La copa es estrecha, cónica o redondeada. Las ramas están dispuestas en verticilos y son normalmente cortas y delgadas. Cuando jóvenes presentan escamas decurrentes de color café canela o verdosas. Las acículas son de color verde brillante aunque a veces pueden ser amarillo verdosas. Los fascículos generalmente tienen 4 acículas aunque son comunes los que tienen 3 o 5. Las acículas son flexibles, triangulares y con vaina persistente. Presentan de 1 a 5 conductos resiníferos medios, 2 a 3 más frecuentemente y ocasionalmente uno interno o septal. Los conos son subsimétricos, raramente persistentes, solitarios o en pares, de 4 a 6 cm de longitud en promedio y de 2.5 a 3.5 de diámetro promedio cuando están cerrados; cónicos o ligeramente ovoides, de color ocre o café claro y de apariencia barnizada recién abiertos. El pedúnculo es delgado y de 7 a 20 mm de longitud, articulado en el punto de unión con la ramita; cae adherido al cono. Las escamas son angostas y abren pronto después de que el cono madura. La producción de conos es menor que en P. oocarpa (Eguiluz y Perry, 1983; Styles y Hughes, 1983; Styles, 1985).

En plantaciones jóvenes es difícil distinguir P. patula ssp. tecunumanii de P. oocarpa usando características macromorfológicas ya que éstas muestran una gran variabilidad. El Cuadro 1 resume algunas de las principales diferencias que se dan, especialmente a nivel de individuos adultos. El carácter diagnóstico discriminatorio entre ambos taxones que

Cuadro 1. Algunas diferencias entre *P. oocarpa* y *P. patula* ssp. *tecunumanii*

	<i>P. oocarpa</i>	<i>P. patula</i> ssp. <i>tecunumanii</i>
Acículas	Rígidas y anchas casi siempre erectas; generalmente cinco por fascículo. De uno a ocho canales resiníferos septales por acícula. Vainas negras y escamosas.	Finas, pendulosas o extendidas; generalmente cuatro por fascículo. De uno a cinco canales resiníferos mediales por acícula, más frecuentemente dos o tres. Vainas finas y suaves.
Conos femeninos y semillas	Abundantes; tan anchos como largos, de base achatada o aplanada. Escamas anchas de color mate oscuro. Alta producción de semillas por cono, por lo general entre febrero y marzo.	Escasos y dispersos en el árbol, aislados o en pares; de forma conoidal estrecha, con ápice punteagudo y base redondeada; más pequeños que en <i>P. oocarpa</i> , usualmente de menos de 7 cm de largo y 3,5 cm de ancho. Escamas más angostas de aspecto barnizado recién abiertas. Baja producción de semillas por cono, madurando por lo general entre enero y marzo. Semillas más pequeñas que en <i>P. oocarpa</i> .
Corteza	Color gris pardo oscuro a plateado; gruesa y escamosa, con placas casi cuadrangulares.	Pardo rojiza fuerte. En la parte superior del fuste forma escamas o láminas suaves y muy finas de aspecto papeloso.

ha mostrado mayor consistencia, es la posición de los canales resiníferos en la sección transversal de las acículas. Mientras en P. oocarpa son usualmente septales en P. patula ssp. tecunumanii tienen una posición medial (McCarter y Birks, 1985).

2.1.2.3 Distribución geográfica

P. patula ssp. tecunumanii habita en áreas montañosas en los estados de Oaxaca y Chiapas en el sur de México, en las montañas centrales de Guatemala, norte de El Salvador, Honduras y el noroeste de Nicaragua (Eguiluz y Perry, 1983; Styles y Hughes, 1983; Styles, 1985). Ocurre una población aislada en Mountain Pine Ridge, Belice (McCarter y Birks, 1985) (Figura 2).

2.1.2.4 Ecología

Aunque P. patula ssp. tecunumanii y P. oocarpa comparten gran parte de su área de distribución geográfica natural y en ocasiones sus respectivas poblaciones son simpátricas, P. patula ssp. tecunumanii ocupa por lo general sitios ligeramente más altos, con mayor precipitación y con suelos más fértiles y profundos, especialmente en los valles de las tierras altas del sur de México y América Central (Styles, 1985).

En Guatemala se le encuentra más comunmente entre los 1500 y 2600 msnm en sitios con una precipitación media anual entre 1800 y 2400 mm y con una humedad relativa aproximada de un 80%, donde usualmente se forma una neblina densa. Sobre los 2000 msnm frecuentemente ocurren heladas y escarcha. Los mejores rodales han sido encontrados en suelos fértiles y bien drenados; sin embargo, algunos fenotipos de calidad crecen en suelos arcillosos y pobres en materia orgánica. Se le puede encontrar en suelos desde rojos arcillosos hasta suelos profundos de origen volcánico (Eguiluz y Perry, 1983). En la Sierra de Omoa, en el Noreste de Honduras, crece en

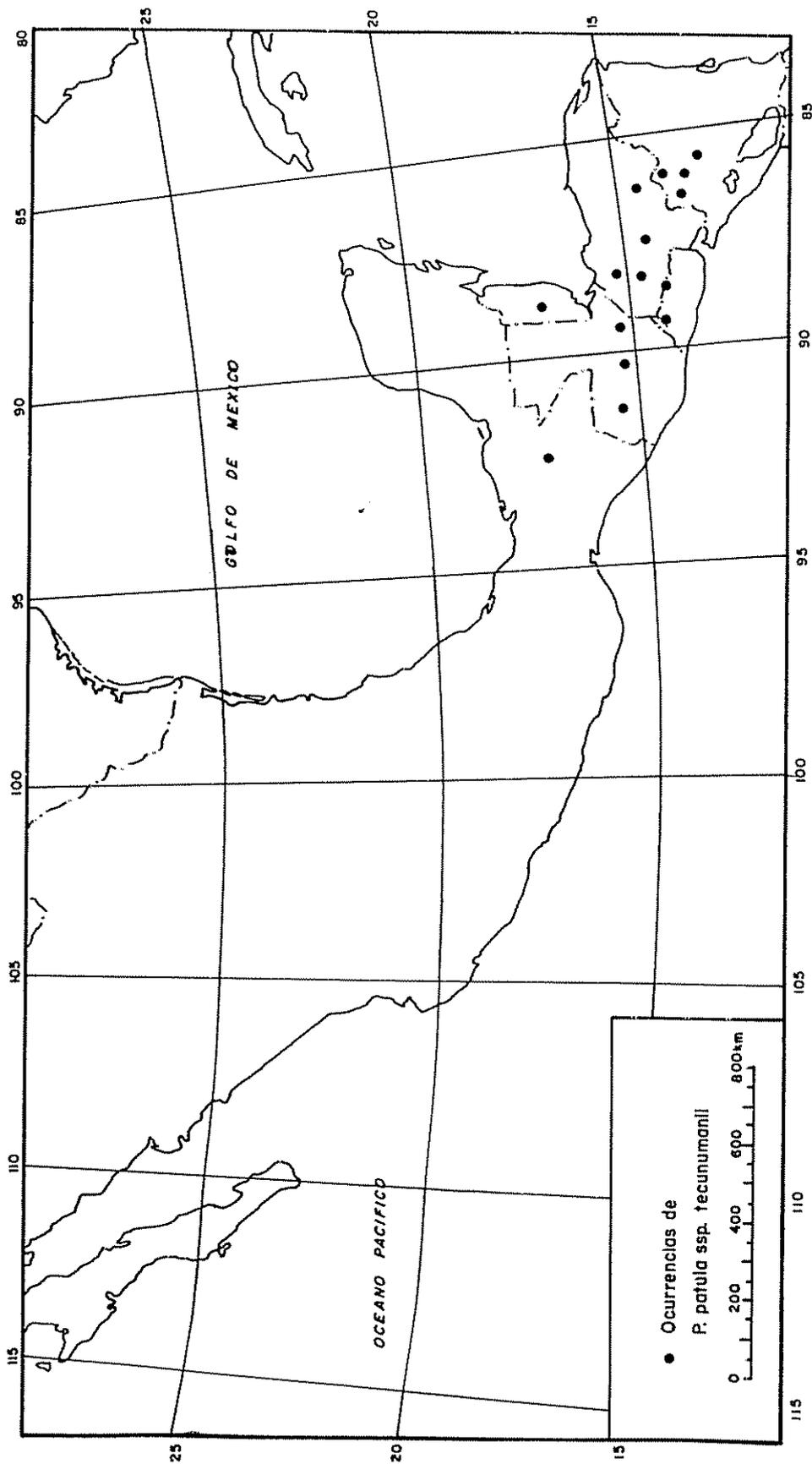


Figura 2. Distribución natural de *Pinus patula* ssp. *tecunumanii*

Fuente: Basado en Barnes y Styles (1983) y Greaves (1979)

situaciones similares de humedad que en Guatemala (Styles y Hughes, 1983).

Normalmente forma bosques mixtos asociado con especies típicas de elevaciones altas como P. ayacahuite, P. maximinoi, P. pseudostrobus, Abies guatemalensis y Cupressus lusitanica. También se le encuentra en rodales puros. La flora del sotobosque es por lo general rica y diversa, con helechos arborecentes y estratos arbustivos bien desarrollados. Estos bosques a menudo se entremezclan o limitan con bosques de latifoliadas dominados por especies del género Quercus. P. patula ssp. tecunumanii está asociado también en muchos sitios con Liquidambar styraciflua indicando, tal vez, situaciones climáticas más húmedas y mejores condiciones de suelo (Styles, 1985).

P. patula ssp. tecunumanii presenta también poblaciones a altitudes menores, especialmente en la parte sur de su área de distribución, donde el efecto de las masas montañosas sobre el aumento de la temperatura atmosférica es menor que en la sección norte de Centroamérica (Hanstenrath, 1968). En Villa Santa (El Paraíso) y en Culmí (Olancho), en el este de Honduras, se le encuentra creciendo a 900 y 600 msnm, respectivamente (Mc Carther y Birks, 1985). Las poblaciones identificadas en el noroeste y la parte central de Nicaragua crecen entre 900 y 1200 msnm. En estos sitios de Honduras y Nicaragua la temperatura media anual es de 20 a 24 °C, la precipitación es de 1300 a 1500 mm anuales y ocurre una estación seca de seis meses de acuerdo a datos suministrados por Greaves (1978; 1979); parece que P. patula ssp. tecunumanii no habita en áreas con precipitaciones menores a 1300 mm (Styles, 1988¹). Las especies asociadas en algunos de los sitios bajos son las mismas que las de las localidades de mayor elevación de la sección norte del área de distribución, lo que sugiere condiciones ambientales especiales (Styles y Hughes, 1983). Styles (1985), menciona además que los bosques del norte de

1/ B.T. Styles. 1988. Universidad de Oxford. Comunicación personal.

Nicaragua, donde crece esta especie, son ecológicamente similares a los de las tierras altas de Honduras y Guatemala.

En Belice, P. patula ssp. tecunumanii habita en una meseta disectada (Mountain Pine Ridge) ubicada en la sección noroeste del Macizo Montañoso Maya (Johnson et al, 1973), donde el ámbito altitudinal va de 300 a 900 msnm y la precipitación media anual de 1500 a 2100 mm. Bosques extensos de P. caribaea crecen abajo de 600 msnm, en suelos altamente lixiviados, sobre una base subyacente de granito. P. patula ssp. tecunumanii está confinado a la región más húmeda y fresca, ubicada en la parte oriental de la meseta, donde forma rodales puros por encima de los 600 msnm. Greaves (1979) menciona para un rodal ubicado a 700 msnm, una precipitación media anual de 2064 mm y una temperatura media de 21,2 °C con solamente un mes de estación seca (menos de 60 mm.). Se le encuentra en los sitios más favorables, especialmente en valles con suelos derivados de rocas sedimentarias. En estos lugares los fuegos son menos frecuentes aunque, al parecer, todavía necesarios para que los pinares no sean reemplazados por especies de hoja ancha. En esta región, P. patula ssp. tecunumanii es más susceptible al efecto del fuego y de los huracanes que P. caribaea y parece menos tolerante a condiciones de baja fertilidad (Hunt, 1962; Johnson et al; 1973).

2.1.2.5 Usos

En Guatemala se usa en vigas, madera para aserrío y leña (Eguiluz y Perry, 1983). Parte de lo que ha sido plantado como exótico y de lo que ha sido aprovechado y utilizado de los bosques naturales de P. oocarpa es en realidad P. patula ssp. tecunumanii, por lo que sus usos deben ser comparables

2.2 Ensayos de procedencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii .

Aunque P. oocarpa se encuentra principalmente en sitios marginales, el ámbito de condiciones ambientales en su área de distribución natural es muy amplio (Greaves, 1979), lo que sumado a una distribución discontinua, ha influido para que la especie sea genéticamente muy variable entre y dentro de sus subpoblaciones. Sin embargo, a la luz de los últimos estudios biosistemáticos es necesario que se establezcan con mayor claridad los ámbitos ecológicos y de distribución natural tanto para P. oocarpa como para P. patula ssp. tecunumanii. De todas maneras, la variabilidad genética de ambas especies se ha manifestado en una alta variación morfológica, botánica y en caracteres de importancia económica, como ha sido demostrado en un sinnúmero de ensayos de procedencias establecidas en una gran variedad de ambientes exóticos en áreas tropicales y subtropicales (Birks y Barnes, 1985; Greaves, 1980).

En las primeras introducciones de P. oocarpa como exótico en países tropicales, se utilizó semilla procedente principalmente de México y los resultados no fueron satisfactorios. Sin embargo, algunas procedencias del ámbito centroamericano tuvieron un comportamiento satisfactorio produciendo árboles más vigorosos y de mejor forma que las procedencias mexicanas (Golfari y Barret, 1967; Martin, 1971; Goudet, 1975).

La primera exploración importante de las poblaciones de P. oocarpa fue realizada por Mortenson en 1968 y 1969 (Mortenson, 1969). Se recolectó semilla de 21 procedencias de Guatemala, Honduras y México que sirvieron de base para una serie de ensayos en Australia y el este de Africa (Dyson y Greaves, 1976). Estos ensayos confirmaron la superioridad general de las procedencias de Centro América sobre las procedencias de México, con la excepción de un lote de semillas (EM70) de Jitotol, Chiapas, México. Este lote fue identificado por Mortenson como P. oocarpa var. ochoteranae,

ahora reclasificada como P. patula var. longipedunculata. En esos ensayos la procedencia Jitotol (EM70) fue superior al resto de las procedencias mexicanas y comparable vigor y comportamiento con las mejores procedencias de América Central (Greaves y Dyson, 1977; Greaves, 1978 a)

Posteriormente el Instituto Forestal de Oxford recolectó semilla de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii de 46 procedencias como parte de su programa de exploración y evaluación de las poblaciones centroamericanas. Se incluyeron además especímenes botánicos y muestras de resina para realizar investigaciones taxonómicas. En 1981, organizaciones de 44 países habían recibido semilla para el establecimiento de ensayos de procedencias (Greaves, 1981). La mayoría de los informes en la literatura sobre estos ensayos los identifican como ensayos de P. oocarpa, aunque en realidad incluyen los dos taxones mencionados. Sin embargo, el número de procedencias P. patula ssp. tecunumanii incluidas es considerablemente más pequeño que el de P. oocarpa.

Greaves (1980) revisó los datos de 166 evaluaciones de 77 ensayos establecidos en 24 países. La mayor parte de las evaluaciones fueron hechas a edades de 2.6 a 3.5 años. Encontró que, a pesar de la gran variación existente en vigor y forma del fuste y de la copa entre árboles en todas las procedencias, había también diferencias marcadas entre procedencias para éstas y otras características, como se explica a continuación.

2.2.1 Variables de crecimiento

Las evaluaciones de los ensayos internacionales de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, establecidos en un ámbito amplio de sitios, muestran que las procedencias Yucul, Camelias y San Rafael de Nicaragua y Mountain Pine Ridge de Belice son casi invariablemente superiores en crecimiento inicial a todas las demás procedencias estudiadas (Greaves y Kemp, 1977; Greaves, 1980). Esta tendencia se ha mantenido al aumentar la edad de los ensayos, e incluso, se ha puesto de

manifiesto en algunos sitios donde no era clara al principio. Por ejemplo, los resultados de ensayos evaluados entre 4 y 10 años de edad en Thailandia (Granhof, 1977), el territorio norte de Australia (Bridgen, Cracium y Williams, 1984), Zimbabwe (Mullin y Quaille, 1984), Kenya (Chagala y Gibson, 1984), Zambia (Wright, Gibson y Barnes, 1986), Brasil (Ferreira y Kageyama, 1977) y Puerto Rico (Liegel, 1984b; Liegel, 1984c) entre otros, muestran que esas mismas procedencias, principalmente Yucul, son las más productivas. Estudios taxonómicos recientes indican que Yucul, Camelias, San Rafael y Mountain Pine Ridge son en realidad P. patula ssp. tecunumanii y no P. oocarpa como se creyó inicialmente (Birks y Barnes, 1985; McCarter y Birks, 1985; Styles, 1985).

Algunas procedencias de P. oocarpa como Bucaral, Conacaste y Cañas de Guatamala y Angeles de Honduras muestran un buen crecimiento en varios sitios y presentan algunos árboles con forma de fuste y de la copa similares al P. patula ssp. tecunumanii de Nicaragua. Esto sugiere una probable mezcla de estos taxones en esas procedencias. Árboles con crecimiento y forma excepcionales se presentan ocasionalmente también en las procedencias El Bonete de Nicaragua y Lagunilla de Guatemala, aunque éstas no tienen en general un buen comportamiento en los ensayos internacionales (Greaves, 1982).

En general, el vigor de las procedencias de P. oocarpa muestra una relación inversa con la latitud de su lugar de origen. Particularmente las procedencias de Huehuetenango del oeste de Guatemala y las del sur de México se distinguen de las del resto de América Central por tener un crecimiento y forma del fuste notablemente inferior (Greaves, 1982).

Por otra parte, muchos de los ensayos internacionales de procedencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii contienen una o más procedencias de P. caribaea var. hondurensis y viceversa. Las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii son generalmente superiores en crecimiento y forma a las mejores procedencias de P. caribaea var. hondurensis en un ámbito ecológico amplio (Greaves y Kemp, 1977). Greaves (1980), com-

paró el crecimiento en altura de Alamicamba, una de las más productivas de P. caribaea, con el de Yucul, en 26 ensayos en que ambas están presentes simultáneamente. Yucul fue superior o igual a Alamicamba en 16 de ellos. Sin embargo, no se menciona en que clase de sitios ocurre este fenómeno.

En Costa Rica, en un ensayo de P. caribaea plantado en cuatro sitios húmedos ubicados entre 420 y 720 msnm y evaluado a los cinco (Bird, 1984) y ocho años de edad (Boshier y Mesén, 1986), las procedencias Yucul y Mountain Pine Ridge de P. patula ssp. tecunumanii, usadas como comparadores, tuvieron, en general, un crecimiento superior al de las nueve procedencias de P. caribaea var. hondurensis incluidas en el experimento. Entre ellas se encuentran la mayoría de las más productivas de P. caribaea de acuerdo a los resultados de los ensayos internacionales (Gibson, 1982; Greaves, 1980)

2.2.2 Características del fuste y de la copa.

Existe mucha variación entre árboles dentro de procedencias y entre procedencias en la rectitud del fuste y forma de la copa. Sin embargo, Yucul, Camelias y especialmente San Rafael tienen las más altas frecuencias de árboles bien formados. Estas procedencias son también las que producen los árboles con las copas más densas debido a un espaciamiento corto y uniforme entre verticilos, mayor número de ramas por verticilo y a una producción mayor de ramas secundarias y terciarias (Greaves, 1980; Greaves, 1982).

Por otra parte, Mountain Pine Ridge, además de presentar problemas en la rectitud forma del fuste, ha sido la única de las procedencias probadas en los ensayos internacionales de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, que produce algunos árboles "colas de zorro" en casi todos los sitios. (Greaves, 1980).

La superioridad en forma del fuste de las procedencias mencionadas de P. patula ssp. tecunumanii no es tan clara como en las variables de crecimiento. Procedencias poco

productivas de P. oocarpa como Lagunilla, San Marcos, Bucaral, Canacaste y Cañas de Guatemala; Zapotillo, Angeles y otras procedencias de Honduras y Bonete de Nicaragua producen árboles de fuste recto y copa bien formada. Algunos de estos árboles tienen una apariencia similar a los de las procedencias de crecimiento rápido de P. patula ssp. tecunumanii (Ferreira y Kageyama, 1977; Greaves, 1982).

Por otra parte, se ha logrado detectar algunas relaciones probables entre la rectitud del fuste, las características del lugar de origen de las procedencias y el sitio de plantación. La calidad promedio de la forma del fuste decrece conforme aumenta la latitud del lugar de origen de la procedencia. Árboles de fuste recto son menos frecuentes en las procedencias de crecimiento medio de Honduras y son escasos en las procedencias de crecimiento lento de Guatemala, particularmente en aquellas del noroeste del país (Greaves, 1982; Kageyama 1977). Es probable que estos resultados hayan sido afectados por una mayor representación de P. patula ssp. tecunumanii en las procedencias sureñas. Esto no significa necesariamente que no haya efecto de la latitud, dentro de cada especie, sobre la rectitud del fuste.

Se ha encontrado, además, que los defectos en el fuste son más frecuentes en sitios plantados en altitudes altas y latitudes mayores. Sin embargo, en estos sitios las condiciones ambientales han sido frecuentemente propicias para que el crecimiento sea continuo y prolongado, siendo probablemente esta la causa de la mala forma y no la latitud o la altitud por sí mismas (Greaves, 1980). Granhof (1977) llama la atención sobre el hecho de que en las procedencias de crecimiento rápido la forma del fuste se deteriora más que en las procedencias de crecimiento lento al aumentar la tasa de crecimiento. De esta forma se podría esperar un deterioro mayor de la rectitud del fuste en sitios húmedos en comparación con sitios secos en las procedencias más productivas. Algunas veces este problema se manifiesta después de dos o tres años de crecimiento recto.

2.2.3 Resistencia a vientos.

Las procedencias de P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii, con excepción de Mountain Pine Ridge, son más susceptibles que las de P. caribaea a daños causados por el viento, tales como volcadura de árboles y quebradura de ramas y del fuste (Liegel, 1984a; Greaves, 1978; Greaves, 1980). Este fenómeno puede estar relacionado con el hecho de que las poblaciones de P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii se encuentran a mayor distancia de la costa que las de P. caribaea siendo afectadas con menor frecuencia por vientos fuertes y huracanes. Nikles *et al* (1980), encontraron que en Queensland, Australia, las procedencias continentales costeras de P. caribaea son más resistentes a daños por viento que las procedencias continentales no costeras. Esta tendencia ha sido observada también en Puerto Rico (Liegel, 1984a).

La susceptibilidad a vientos fuertes puede deberse a la producción de madera quebradiza o a la alta resistencia que ofrecen al viento las copas densas de las procedencias de P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii (Greaves, 1982).

2.2.4 Efecto de heladas.

En un ensayo de procedencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii en Tweefontein, Africa del Sur, casi todos los árboles de casi todas las procedencias murieron como consecuencia del efecto de heladas moderadas. La procedencia Yucul fue la menos afectada y muchos de sus árboles sobrevivieron sin daño aparente (Greaves, 1980)

Yucul fue significativamente superior en crecimiento y rectitud del fuste al resto de las procedencias en Grasslands, Zimbabwe. El sitio está ubicado a 18° 10' de latitud sur, a una elevación de 1646 msnm y la precipitación media anual es de apenas 885 mm (Mullin y Quaile, 1984). Estas condiciones ambientales son propicias para que ocurran fuertes descensos nocturnos en la temperatura de la atmósfera, especialmente en las noches de cielo despejado.

2.2.5 Pestes y plagas.

En los ensayos del Proyecto Internacional de Procedencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, han ocurrido ataques esporádicos de varios agentes patógenos, sin que representen un problema serio desde un punto de vista silvicultural y económico (Greaves, 1982).

2.2.6 Características de la madera

Wright, Gibson y Barnes (1986), evaluaron dos ensayos de procedencias en Zambia, uno de P. caribaea y otro de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, ambos ubicados a 1300 msnm. Aunque los resultados de los dos ensayos no son estrictamente comparables, indican que la madera de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii es más densa que la de P. caribaea, aunque presenta mayor variabilidad dentro de las muestras. Algunas de las procedencias de crecimiento menor como Andros y Alamicamba de P. caribaea y Huehuetenango de P. oocarpa producen madera de baja densidad, mientras que algunas de las de crecimiento rápido como Santa Clara de P. caribaea y Camelias de P. patula ssp. tecunumanii están entre las que tienen densidad más alta. Por otra parte, Yucul y Mountain Pine Ridge (P. patula ssp. tecunumanii) ocupan el primer y tercer lugar en producción de volumen sin corteza y se encuentran entre las tres últimas en densidad de la madera dentro de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, aunque sus valores son superiores a los de las procedencias de P. caribaea.

En Costa Rica, Durdy (1987) encontró evidencia que indica que a elevaciones menores de 700 msnm P. patula ssp. tecunumanii (Yucul y Mountain Pine Ridge) produce madera de densidad similar a la de la mayoría de las procedencias de P. caribaea. A elevaciones superiores a los 700 msnm las procedencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii produjeron madera más densa en comparación con Mountain Pine Ridge de P. caribaea var. hondurensis.

2.3 Interacción genotipo - ambiente.

En la mayoría de los países tropicales el mejoramiento de especies forestales se encuentra aún en las primeras etapas. Las pruebas hechas hasta ahora consisten esencialmente en ensayos de especies y procedencias. Estos ensayos son necesarios, no solo para seleccionar la(s) fuentes de semilla mejores para el establecimiento inmediato de plantaciones, sino también para asegurar en lo posible, la elección de la mejor base genética sobre la cual se sustente y se dé continuidad a los trabajos de mejoramiento.

Sin embargo, la selección del mejor material genético puede ser obstaculizado por la existencia de interacción genotipo-ambiente. La procedencia más productiva en un sitio puede no serlo en otro, aún dentro de la misma región. Los sitios elegidos para los ensayos no siempre son representativos de la región en la que se encuentran y aún y cuando así fuera, los factores ambientales usados para caracterizar y delimitar dicha región, pueden no ser los factores relevantes para determinar diferencias entre procedencias. Por otra parte, cuando un experimento se planta en varios sitios, la procedencia con el mejor comportamiento promedio no necesariamente es la mejor en cada uno de los sitios (Mathenson y Raymond, 1984).

Estadísticamente la interacción genotipo-ambiente se define, para una característica dada, como las desviaciones de las respuestas de los genotipos en uno o varios ambientes, con respecto de los efectos aditivos de los genotipos y de los ambientes (Mathenson y Raymond, 1984).

El término genótipo no es usado aquí en su acepción correcta, la cual se refiere al conjunto de genes de un individuo, sino, más bien, para designar cualquier entidad genética con un cierto grado de repetibilidad (Wright, 1976). Estas entidades genéticas pueden ser especies, razas, variedades, procedencias, etc.

En términos biológicos la interacción genotipo-ambiente se manifiesta como cambios en el comportamiento relativo de los genotipos al cambiar uno o varios factores ambientales. Existen diferencias en las frecuencias génicas entre poblaciones o subpoblaciones, como consecuencia de las presiones de selección natural o artificial o del fenómeno de deriva genética, que conllevan a diferentes grados de adaptación de los genotipos a diferentes condiciones ambientales. En el contexto de un experimento, cuando la interacción genotipo-ambiente ocurre, se manifiesta en cambios en las posiciones relativas o en las diferencias absolutas entre los genotipos al cambiar el ambiente. La inconsistencia o inestabilidad en el comportamiento de los genotipos ha significado un problema en el campo del mejoramiento genético en general y del mejoramiento de especies forestales en particular. La tendencia actual es producir poblaciones estables que representen mayores y más seguras ganancias en función de costos menores.

En general se puede diferenciar dos tipos de interacción con implicaciones diferentes en el campo del mejoramiento. Por un lado tenemos aquellas en las que se conocen los factores ambientales causales y que al ser predecibles, posibilitan mayores ganancias, especialmente en ambientes específicos y por otro lado, aquellas que parecen no seguir un patrón definido y que conllevan a una reducción en la ganancia genética (James, 1975).

Cuando existe interacción genotipo-ambiente, hayan sido identificados los factores ambientales relacionados o no, es necesario evaluar su efecto sobre las ganancias genéticas antes de tomar una decisión. Interacciones pequeñas, con poco efecto sobre las ganancias, pueden no tomarse en cuenta y concentrar esfuerzos para desarrollar poblaciones altamente productivas y adaptadas a la gama de sitios de una o varias regiones. Si la magnitud de la interacción es grande y su patrón conocido, entonces puede ser necesario subdividir el programa de mejora y desarrollar dos o más subpoblaciones

adaptadas a condiciones ambientales específicas (Mathenson y Raymond, 1984)

2.3.1 Interacción genotipo-ambiente en pinos tropicales

A pesar de la gran cantidad de ensayos de procedencias de especies tropicales establecidas en todo el mundo, los informes de la gran mayoría de ellos no dan explicaciones de las causas de la interacción genotipo-ambiente cuando ésta se presenta. En general, no se han identificado con claridad los factores ambientales relacionados con la interacción, ni los patrones generales que ésta sigue.

Un ejemplo típico de las zonas templadas donde se ha identificado el patrón general de la interacción procedencia-sitio, es el caso de Pinus contorta. Este fue introducido de Norte América a la región Norte de Europa. En ambas regiones se dan temperaturas bajas especialmente en invierno. El frío es menos intenso en la parte Sur y en áreas marítimas de ambas zonas. En general, las procedencias sureñas de la costa de Oregon, Washington y Columbia Británica se comportan bien en los climas marítimos de Irlanda, Bretaña y el oeste de Noruega. Por otra parte, en los climas continentales del Norte de Escandinavia, las procedencias interiores de Columbia Británica son las mejores (Mathenson y Raymond, 1984).

A nivel tropical, un caso similar de interacción se da entre variedades de P. caribaea y la temperatura o altura sobre el nivel del mar del sitio de plantación. P. caribaea var. hondurensis supera en crecimiento a las variedades P. caribaea var. bahamensis y P. caribaea var. caribaea en una amplia gama de sitios, aunque éstas últimas tienen mejor forma (Greaves, 1980). La principal excepción a este patrón se da en sitios altos (1000 msnm o más) en donde la variedad bahamensis crece mejor que la hondurensis (Greaves y Kemp, 1977a; Vivekanandan, 1977). Es posible que las variedades bahamensis y caribaea sean más resistentes a descensos fuertes de la temperatura por provenir de mayores latitudes que la hondurensis (Nikles, 1977 b).

Por otra parte, Gibson (1982) encontró interacciones procedencia-sitio significativas para 9 de 10 características al evaluar el comportamiento de 6 procedencias de P. caribaea var. hondurensis en 12 sitios de 8 países. Las variables de crecimiento, calidad del fuste, hábitos de ramificación y producción de conos fueron las que mostraron significancia en la interacción, mientras que para la variable porcentaje de corteza las procedencias tuvieron un comportamiento estable.

Interacciones significativas procedencia-sitio para P. caribaea se han encontrado también para crecimiento y densidad de la madera en Zimbabwe (Mullin et al., 1980), y para crecimiento en Africa del Sur (Falkenhagen, 1977), en Australia (Nikles, 1977 a) y en Uganda (Kaumi, 1977).

Evans y Sabido (1980) encontraron cambios en la respuesta de las procedencias de P. caribaea en dos sitios a diferentes altitudes en Belice. En Mountain Pine Ridge (530 msnm) las procedencias de Guanaja, Poptum y Alamicamba superaron a la procedencia Mountain Pine Ridge en crecimiento en altura. En el sitio Melinda (10 msnm) Mountain Pine Ridge y Las Lomitas crecieron mejor que las procedencias Guanaja, Poptum, Alamicamba y la procedencia local Melinda. Resultados similares se han presentado en Africa del Sur (Van Wyk, 1977 a).

Por otra parte, Bird (1984) evaluó la producción de volumen con corteza, la rectitud del fuste y la longitud del internodio mayor en un ensayo de procedencias de P. caribaea establecido en cuatro sitios húmedos en Costa Rica y no encontró significancia para la interacción procedencia-sitio en ninguna de las tres variables. Es probable que las diferencias entre los sitios no sean suficientes para que se manifiesten posibles interacciones o que, como apunta Bird, el alto error experimental causado por problemas en el diseño, no permita la identificación de la mismas.

A diferencia del comportamiento inestable de muchas de las procedencias sobresalientes de P. caribaea, otros pinos

tropicales como P. oocarpa, P. patula ssp. tecunumanii y P. kesiya han mostrado mayor estabilidad en sus procedencias más productivas.

Van Wyk (1977 b) analizó los datos de ensayos de procedencia de P. kesiya en 20 sitios de 8 países y concluyó que, a pesar de que existen cambios en la respuesta de las procedencias de un sitio a otro, las procedencias Coto Mine, Mt Otang, Kayapa y Lepanto crecen bien en casi todos los sitios mostrando un comportamiento consistente.

Por otra parte, como se mencionó en la sección de ensayos de procedencias de P. oocarpa - P. patula ssp. tecunumanii, Yucul, Camelias, Rafael y Mountain Pine Ridge son las mejores en casi todos los sitios, siendo Yucul la más estable. En este caso, posiblemente la superioridad de P. patula ssp. tecunumanii sobre P. oocarpa haya camuflado probables interacciones procedencia-sitio dentro de cada una de estas especies. En general, podría tener poca importancia práctica analizar la situación para P. oocarpa, aunque algunas procedencias podrían ser apropiadas en condiciones muy adversas de clima y suelo. Para P. patula ssp. tecunumanii la situación es diferente, ya que podrían existir diferencias adaptativas útiles entre las procedencias de Nicaragua y la de Mountain Pine Ridge, lo que hace necesario un análisis más profundo de resultados de evaluaciones a mayor edad. Por otra parte, es necesario ampliar la muestra de procedencias de P. patula ssp. tecunumanii a incluir en los ensayos, ya que las poblaciones de Honduras, Guatemala y México no han sido representadas y podrían mostrar diferencias adaptativas importantes a diferentes ambientes. Las cuatro procedencias de P. patula ssp. tecunumanii incluidas en los ensayos son de las poblaciones menor elevación. McCarter y Birks (1985), han encontrado no solo mayor variabilidad morfológica entre las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii que entre las de P. oocarpa, sino también diferencias entre de las procedencias de mayor y menor elevación de P. patula ssp. tecunumanii, lo que justifica aún más continuar explorando las poblaciones de esta especie.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Procedencias

La semilla fue suministrada por el Instituto Forestal de Oxford. Se probaron trece procedencias de P. oocarpa, dos de P. patula ssp. tecunumanii y una de P. caribaea var. hondurensis. Algunas de las procedencias de P. oocarpa como Dipilto, La Unión, Villa Santa y Cerro El Bonete presentan en sus parcelas individuos con características fenotípicas similares a las de P. patula ssp. tecunumanii en este ensayo. Ambas especies están presentes en dichas áreas de procedencia (Birks y Mc Carter, 1985; Styles, 1985¹). Es probable que estas procedencias contengan individuos de ambos taxones, individuos híbridos, o ambas cosas. Tampoco se descarta que este fenómeno se dé en otras procedencias.

P. caribaea var. hondurensis se incluyó en el ensayo como comparador, dado que es el pino más plantado en Costa Rica y la procedencia, Mountain Pine Ridge, es una de las más usadas en programas de reforestación (Boshier y Mesén, 1986).

El Cuadro 2 brinda información resumida de las procedencias, la Figura 3 muestra la ubicación de los sitios de recolección y la Figura 4 presenta los diagramas climáticos respectivos. Información más detallada se encuentra en Greaves (1978, 1979).

3.2 Sitios

Aunque los sitios que se elijan para establecer un ensayo de procedencias deben ser representativos del área geográfica objeto del proyecto de mejoramiento, no siempre es posible cumplir a cabalidad este requisito.

1/ B.T. Styles. Comunicación personal. Universidad de Oxford. 1985.

Nombre de la procedencia (Sitio)	Especie	No. de colección y almacenaje (OFI)	Identificador en el texto	País	Departamento	Distrito o municipio	Latitud norte	Longitud oeste	Elevación (msnm)	Temperatura media anual (°C)	Precipitación media anual (mm)	No. de meses secos (< 80 mm)
1. La Unión	<u>P. oocarpa</u> [†]	K 78 (12/72)	UJUH	Honduras	Olancho	Campamento	14°32'	86°38'	800	22,9	1272	6
2. El Zamorano	<u>P. oocarpa</u>	K 86 (03/73)	ZAMH	Honduras	Moraráh	El Zamorano	14°02'	87°03'	1100-1240	20,2	1117	6
3. Villa Santa	<u>P. oocarpa</u> [†]	K 85 (02/73)	VSTH	Honduras	El Paraíso	Villa Santa	14°12'	86°25'	900	22,4	1348	6
4. Valle Bonito	<u>P. oocarpa</u>	K 102 (03/74)	VBOH	Honduras	Comayagua	-	14°53'	87°31'	850-950	22,4	1134	6
5. San Juan	<u>P. oocarpa</u>	K 98 (04/74)	SJUH	Honduras	Intibutá	San Juan	14°24'	86°23'	1250-1330	20,2	1261	6
6. Pimentilla	<u>P. oocarpa</u>	K 99 (05/74)	PIWH	Honduras	Comayagua	-	14°54'	87°30'	650-850	23,5	1134	6
7. Cerro El Bonete	<u>P. oocarpa</u> [†]	K 103 (07/74)	CBON	Nicaragua	León	Sébaco	12°50'	86°18'	950	21,4	922	8
8. Mountain Pine Ridge	<u>P. patula</u> ssp. <u>tecunumani</u>	- (11/74)	MPTB	Belize	-	Cayo	17°00'	88°55'	700	21,2	2064	3
9. Pueblo Viejo	<u>P. oocarpa</u>	K 111 (07/75)	PVIG	Guatemala	Huehuetenango	-	15°22'	91°36'	1790-1900	16,5	1036	6
10. Mal Paso	<u>P. oocarpa</u>	K 114 (04/75)	MPAG	Guatemala	Zacapa	-	15°11'	89°21'	1000	22,4	1800	6
11. El Pinalón	<u>P. oocarpa</u>	K 113 (05/75)	PIHG	Guatemala	Zacapa	-	14°43'	89°46'	1300-1400	20,8	936	7
12. Dipilto	<u>P. oocarpa</u> [†]	K 116 (06/75)	DIPN	Nicaragua	Nueva Segovia	Dipilto	13°43'	86°32'	1100-1200	21,3	1143	6
13. Cusmapa	<u>P. oocarpa</u>	K 117 (07/75)	CUSH	Nicaragua	Madriz	San José	13°17'	86°37'	1250	20,5	1474	7
14. Lagunilla	<u>P. oocarpa</u>	K 112 (08/75)	LAGE	Guatemala	Jalapa	Jalapa	14°42'	89°57'	1600	19,5	936	7
15. Yucul	<u>P. patula</u> ssp. <u>tecunumani</u>	K 128 (02/76)	YUCN	Nicaragua	Matagalpa	Matagalpa	12°55'	85°47'	900	22,4	1394	6
16. Mountain Pine Ridge	<u>P. caribaea</u> var. <u>hondurensis</u>	- (30/73)	MCHR	Belize	-	Cayo	17°00'	88°55'	400	23,9	1558	3

[†] Resumen basado en Greaves (1978, 1979).

[†] Procedencias de P. oocarpa que pueden presentar algún nivel de mezcla con P. patula ssp. tecunumani.

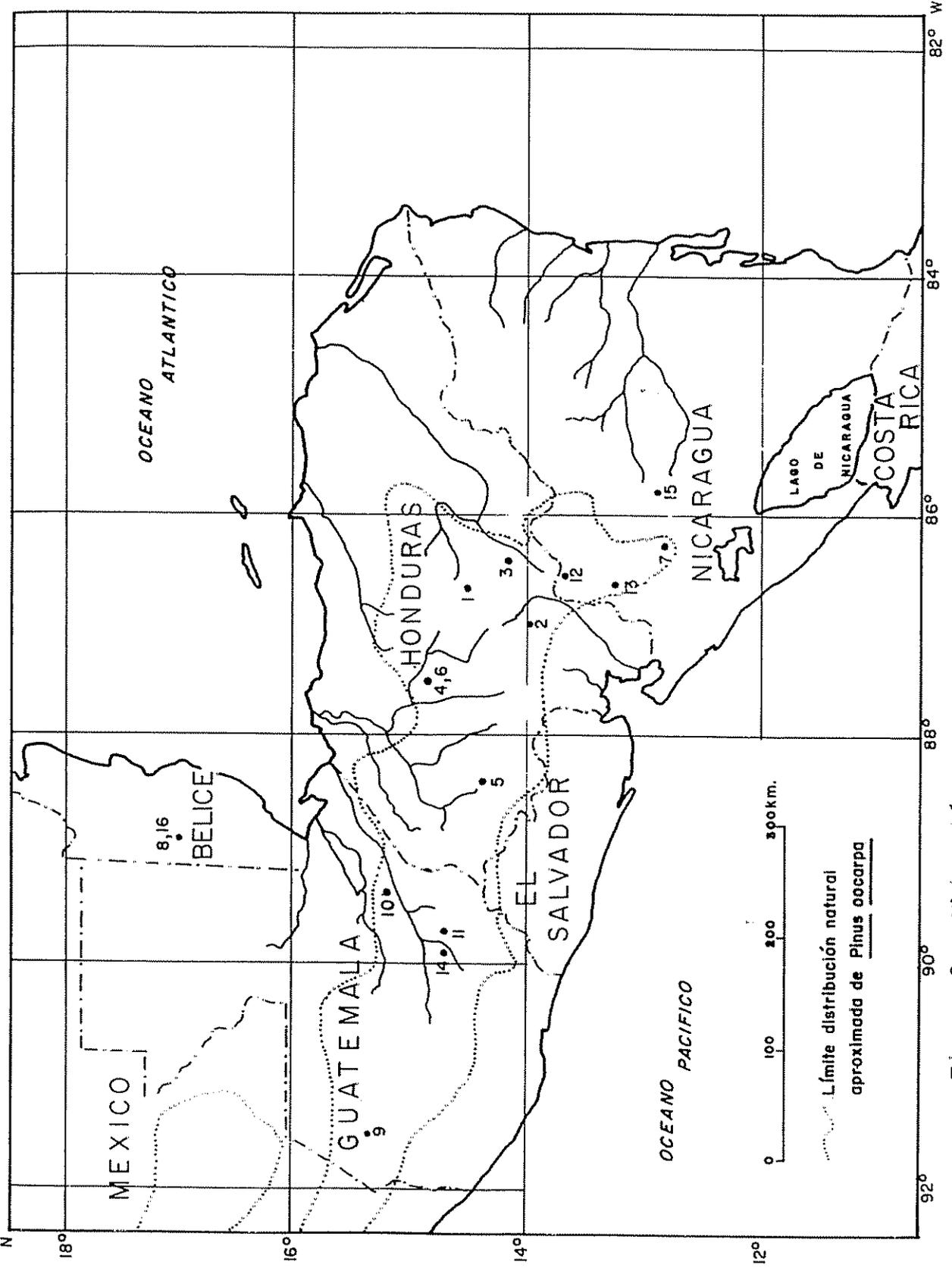


Figura 3. Ubicación de las procedencias en su área de origen

Fuente: Greaves (1979)

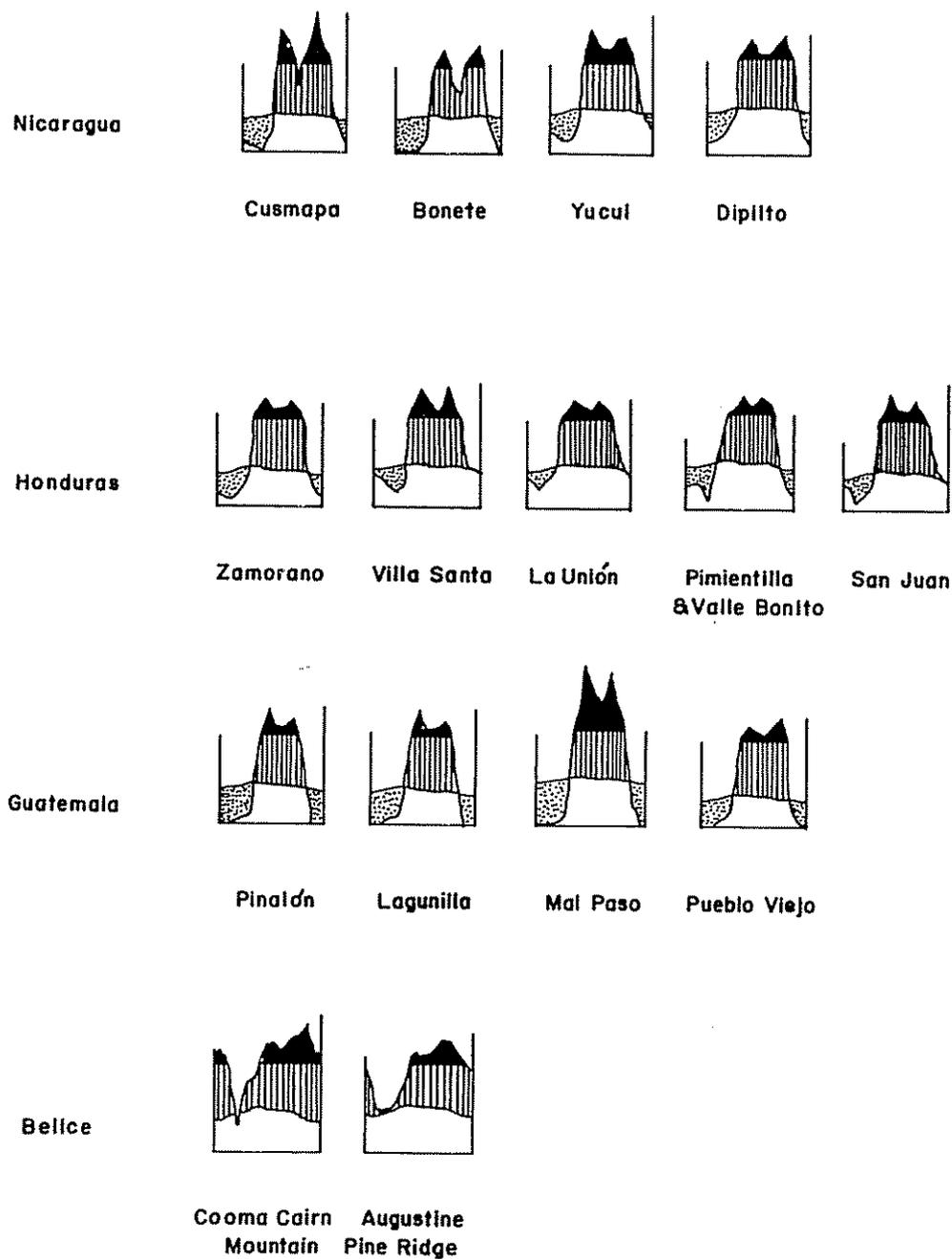


Figura 4. Diagramas climáticos de las procedencias

Fuente: Greaves (1979)

El área geográfica que abarca este ensayo es la parte entre los 600 y 1200 msnm de las regiones húmedas de Costa Rica. En este país, a alturas medias y húmedas, las condiciones fisiográficas, edáficas y aún pluviográficas son muy variables, aunque predominan los terrenos muy ondulados y laderas escarpadas con pequeños aluviones y terrazas intercaladas, en general enmarcado todo dentro de un régimen de altas precipitaciones. Los sitios donde fue plantado el ensayo probablemente responden más a la disponibilidad de terreno que a una selección deliberada de sitios representativos del área (Boshier, 1985¹). Sin embargo, dos de los sitios se encuentran en terrenos muy ondulados (Celulosa y San Juan Sur), dos en laderas escarpadas con fuertes pendientes (La Suiza 1 y 2, que luego consideraremos un solo sitio por razones estadísticas) y uno en un terreno plano horizontal (San Isidro). Desde este punto de vista y tomando en cuenta además la variabilidad edáfica entre sitios, podemos considerar que éstos son representativos de la mayor parte de las condiciones de las áreas húmedas de alturas medias en Costa Rica.

La Figura 5 muestra la ubicación de los sitios en Costa Rica y el Cuadro 3 brinda información general sobre los mismos. El Apéndice 5 da información detallada de las características de los suelos en cada sitio.

3.3 El ensayo

3.3.1 Diseño experimental

El ensayo fue establecido en cinco sitios siguiendo un diseño de bloques completos al azar, con una sola parcela por procedencia por bloque. El Cuadro 4 resume las características del diseño en cada sitio y el Apéndice 4 muestra los mapas de distribución y forma de las parcelas en el campo. Los árboles fueron plantados a una distancia de 2,5 m x 2,5 m.

1/ D.H. Boshier. Comunicación personal. CATIE. 1985.

Cuadro 3. Información general sobre los sitios.

Sitio	Latitud norte	Longitud oeste	Altitud (msnm)	Temperatura media anual (°C)	Precipitación media anual (mm)	Meses secos (< 80 mm)	Tipo de suelo	Uso anterior de la tierra	Geomorfología y pendiente
Celulosa	9°56'	83°37'	720	20,9*	3360*	0	Typic Palehumult	Bosque secundario joven	Escarpe ondulado de terraza con pendientes de 20-60% y abanicos coluviales en la base con pendientes de 0-15%
San Juan Sur	9°51'	83°42'	940	19,6*	3000**	0	Andic Humitropept Typic Dystrandept	Pastos	Escarpe ondulado de terraza con pendientes de 50 a 90%
San Isidro	9°21'	83°41'	680	22,8**	3090**	3	Typic Palehumult	Plantación de café	Terreno plano con pendientes de 0 a 3%
La Suiza Finca Thiele	9°52'	83°36'	1160	18,4*	3500**	0	Typic Tropohumult	Pastos	Escarpe de terraza erosionado, con pendientes de 70 a 120%
La Suiza Finca Sánchez	9°51'	83°36'	960	19,5*	3200**	0	Andic Humitropept	Pastos	Escarpe de terraza erosionado con pendientes de 50 a 120%

* Datos extrapolados usando un factor de 0,56 °C por cada 100 m de altitud tomando como base la temperatura media anual horaria de la estación meteorológica del CATIE.

** Estación meteorológica San Isidro del General

* Registro pluviométrico diario. Celulosa de Turrialba, S. A.

** Valores estimados del Mapa de Precipitación de Costa Rica, 1983. Centro de Cómputo, CATIE, C.R.

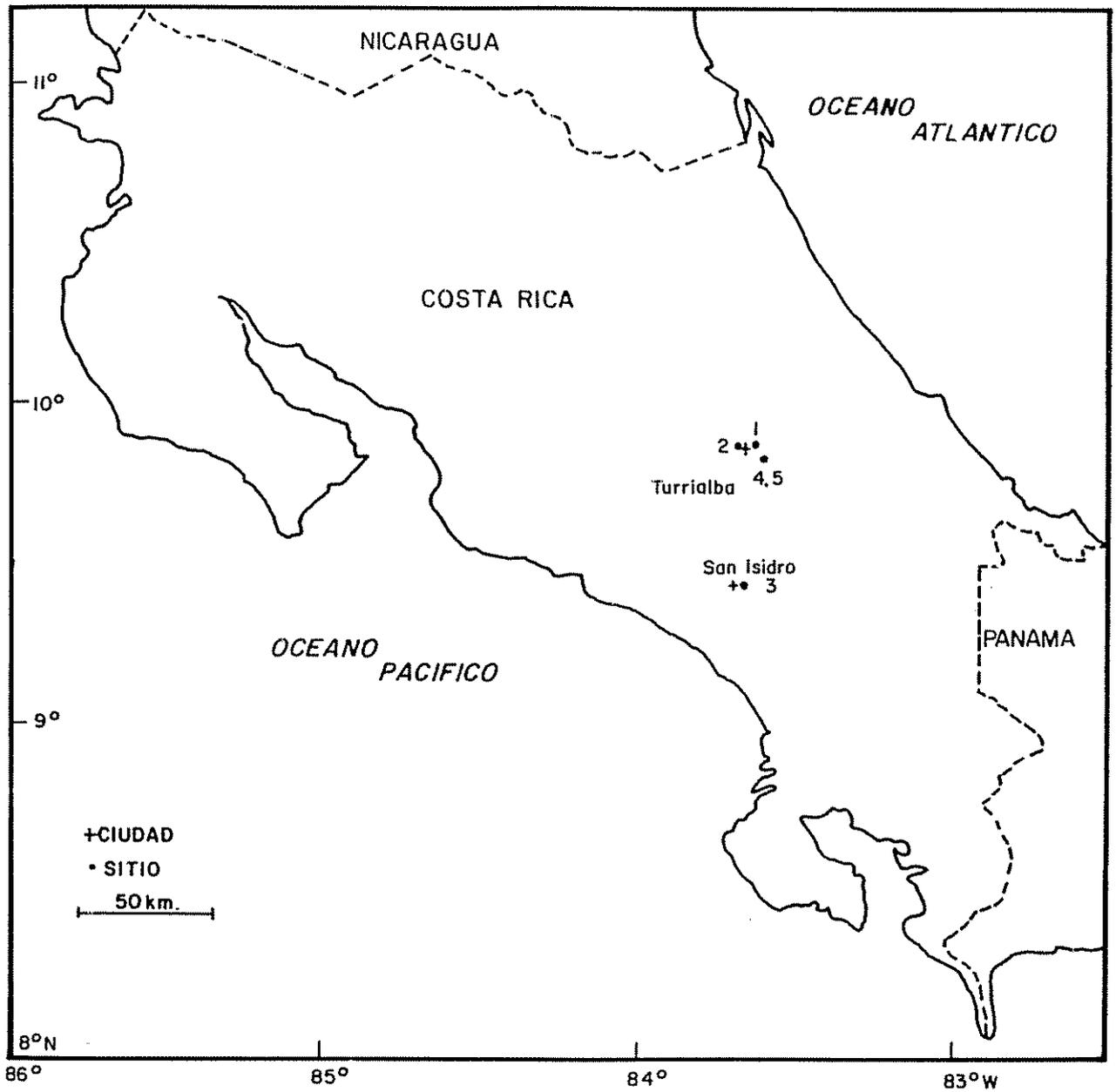


Figura 5. Ubicación de los sitios experimentales

Cuadro 4. Características del diseño experimental

Sitio	Número de bloques	Número de procedencias	Número de árboles en parcela útil	Fecha de plantación	Fecha de medición
Celulosa	5	16	3x4	oct - 78	jul-ago - 85
San Juan Sur	5	16	1x10	dic - 78	ago-set - 85
San Isidro	5	16	1x10	may - 79	oct - 85
La Suiza Finca Thiele	1	15*	5x5	jun - 79	set - 85
La Suiza Finca Sánchez	1	15*	5x5	jul - 79	oct - 85

* Procedencia Zamorano excluida

3.3.2 Historial del ensayo

3.3.2.1 Vivero, establecimiento y manejo

Los lotes de semilla se recibieron en diciembre de 1976 y se almacenaron a 5°C y 30 por ciento de humedad relativa en 1977.

Las plantas se produjeron en 1978. Para la inoculación de micorriza se aplicó a cada recipiente una pequeña cantidad de suelo proveniente de una plantación de pino cercana. Se inoculó a los 4 días después del trasplante y se repitió a los 3 y 6 meses. Se aplicó abono foliar fórmula 20:20:20 en una proporción de 7 g/l a los 2, 3 y 5 meses.

Inicialmente se planeó plantar un solo sitio con parcelas de 7 x 7 árboles y 5 repeticiones. Sin embargo, no fue posible disponer de un lugar con área suficiente para establecerlo. Se procedió entonces a plantar el sitio Celulosa con parcelas rectangulares más pequeñas (6 x 5 árboles) y 5 bloques.

Como el material sobrante en el vivero era suficiente se pensó en establecer otros sitios (San Juan Sur, San Isidro)

con la idea de obtener mayor información sobre el comportamiento y estabilidad de las procedencias. El diseño usado en estos sitios obedece a que ocupa un área menor y se utilizan menos árboles, lo que permite establecer más sitios.

En la vertiente pacífica de Costa Rica ocurre una estación seca definida que normalmente inicia en diciembre y cuya duración oscila entre 3 y 6 meses dependiente del sitio y del año. Esta situación no se da en la vertiente atlántica donde habitualmente llueve todo el año. Por esta razón los sitios Celulosa y San Juan Sur se plantaron a finales de 1978, mientras que San Isidro del General fue establecido al inicio de la estación lluviosa de 1979.

Como parte de un ensayo de especies para reforestación en potreros degradados y con el material sobrante en vivero, se procedió a establecer en 1979 dos bloques en la Suiza de Turrialba (Finca Thiele y Finca Sánchez), separados entre sí por una distancia aproximada de 1 km en línea recta. La procedencia Zamorano no fue incluida en estos bloques por falta de árboles.

El manejo del ensayo hasta el momento de esta evaluación estuvo restringido al control de malezas, especialmente en los primeros años. No se han realizado otras actividades como raleos, podas, fertilización o control de plagas y enfermedades.

3.3.2.2 Problemas en los sitios.

Sitio Celulosa:

a) En este sitio los bloques 1, 2 y 3 no son homogéneos dentro de sí mismos. Cada uno de ellos presenta parcelas en zonas del escarpe sin problemas de drenaje y parcelas en la base del escarpe o en ondonadas en donde el efecto de acumulación de agua en el suelo es claramente visible en la supervivencia y desarrollo de los árboles. La Figura 6 (Apéndice 4) muestra las áreas afectadas por mal drenaje.

b) En el año 1984 se instaló una línea eléctrica que atraviesa los bloques 2 y 3. En esta ocasión se cortaron dos hileras de árboles, algunos de los cuales pertenecían a parcelas efectivas de las procedencias La Unión, Villa Santa y Lagunilla (Apéndice 4, Figura 6).

Sitio San Juan Sur:

En este sitio existen dos caminos de paso que atraviesan perpendicularmente a las parcelas de los bloques 1 y 5. El paso de la gente ocasionó daños en algunos árboles y la muerte de otros. El efecto en el ensayo en general es mínimo y, al ser perpendicular, afecta a todas las procedencias de manera similar.

c) Sitio San Isidro:

Este sitio sufrió un incendio en el sotobosque durante la estación seca de 1985. Una evaluación posterior mostró que la gran mayoría de los árboles (más del 95%) sobrevivieron y crecían vigorosamente. Los árboles que murieron medían aproximadamente menos de 2,5 m de altura. Es probable que algunos de ellos ya estuvieran muertos o muriendo cuando ocurrió el incendio ya que eran árboles totalmente suprimidos. De todas formas el volumen de madera de estos árboles representaba menos del 1% del volumen total de la parcela y desde el punto de vista silvicultural ese volumen es inútil.

d) Sitio Finca Thiele, La Suiza.

Este sitio está ubicado en una ladera con pendientes altas. Se pueden distinguir dos secciones en el escarpe. La mitad superior con una pendiente muy fuerte, suelo inestable y exposición a vientos fuertes, especialmente en el límite superior, y la mitad inferior con pendientes menos fuertes, suelo más estable y protegida en alguna medida del viento por los árboles de la sección superior. Esta situación provocó la caída de algunos árboles en la mitad superior, especialmente en la parcela de la procedencia Dipilto de Nicaragua.

3.4 Procedimiento general

3.4.1 Edad al momento de la evaluación y su importancia

El tiempo apropiado para efectuar una evaluación intensiva de ensayos de procedencias de pinos tropicales es justo antes del primer raleo, usualmente entre 5 y 7 años, dependiendo del crecimiento y el espaciamiento inicial. Esta es la última oportunidad para estimar la variabilidad total de la población sin que ésta sea afectada por una fuerte competencia entre árboles. Al mismo tiempo a esta edad también se pueden estimar las posibles diferencias genéticas entre procedencias, si es que no intervienen factores ambientales limitantes especiales. Por otra parte, la evaluación de las características del fuste y de los hábitos de ramificación resulta más fácil que en experimentos más jóvenes, ya que la visibilidad dentro del ensayo es apropiada (Gibson, 1982).

3.4.2 Procedimiento de campo

3.4.2.1 Medición de los árboles

Se siguió, con algunas ligeras variantes, la metodología propuesta por el Instituto Forestal de Oxford, diseñada para la evaluación de ensayos de procedencias de pinos, la cual es utilizada y descrita por Gibson (1982).

Se evaluaron 26 variables a cada árbol para lo que se usó el formulario que se muestra en el Apéndice 6. Las variables evaluadas en campo y el procedimiento usado se describen en el Apéndice 2. La medición fue efectuada siempre por las mismas personas para evitar sesgos.

3.4.2.2 Evaluación del suelo

Con el fin de completar el marco ambiental del ensayo se realizó una caracterización edáfica de cada sitio. Para ello

se efectuó un estudio del perfil del suelo y una evaluación de la fertilidad del horizonte A.

En cada sitio se realizaron una o dos calicatas para identificar y analizar los horizontes diagnóstico con fines de clasificación taxonómica y de identificación de posibles factores limitantes especiales.

En el sitio Celulosa se hicieron dos calicatas, una ubicada en la ladera y la otra en un área plana con problemas de saturación hídrica del suelo, localizada en la base de la ladera. En San Juan Sur se realizaron dos calicatas ya que aparentemente existía heterogeneidad edáfica dentro del sitio. En el sitio San Isidro se efectuó solo una calicata dado que se consideró que el sitio es homogéneo. En La Suiza se hizo una calicata en cada bloque ya que éstos están separados por una distancia aproximada de 1 km.

Para evaluar la fertilidad del horizonte A se realizó en cada bloque de cada sitio un muestreo sistemático. Se recorrió todo el bloque en zig-zag tomando 20 submuestras. La profundidad de muestreo dependió de la profundidad del horizonte A.

Los análisis de suelo correspondientes se efectuaron en el laboratorio de suelos del CATIE. Los resultados y la caracterización de cada sitio se brinda en el Apéndice 5.

3.4.3 Procesamiento de datos

Para el cálculo de las variables derivadas de los datos de campo y su posterior análisis estadístico se usaron varios procedimientos del Statistical Analysis System (SAS)^{1/}, principalmente PROC MEANS, PROC GLM, PROC CORR y PROC REG. Las pruebas de comparación de medias se realizaron manualmente utilizando una calculadora de bolsillo.

1/ Statistical Analysis System. Sistema de programas de computadora para análisis de datos. SAS Institute Inc. Cary N.C.

3.5 Las variables de respuesta.

3.5.1 Selección de variables para el análisis estadístico.

El análisis estadístico de todas las variables medidas en el campo, y su correspondiente interpretación, está fuera del alcance de este estudio. Por este motivo se seleccionaron para ser analizadas las variables más importantes desde el punto de vista de producción bruta de madera, calidad del fuste y hábitos de ramificación. El Proyecto Mejoramiento Genético Forestal del CATIE analizará el resto de la información generada en el trabajo de campo.

3.5.2 Variables de respuesta analizadas.

3.5.2.1 Supervivencia (SUP)

La supervivencia se determinó como el porcentaje de árboles vivos en la parcela.

3.5.2.2 Diámetro del eje principal (DAP)

La variable analizada es el promedio aritmético del diámetro del eje principal de los árboles presentes en la parcela. Cuando el árbol presenta dos o más ejes se consideró como eje principal el de altura mayor. El diámetro es una de las variables más importantes para evaluar el vigor de crecimiento de las procedencias y su potencial económico, ya que está completamente relacionado con la cantidad y dimensiones de los posibles productos.

3.5.2.3 Altura total del eje principal (ALT)

Se evaluó el promedio aritmético de la altura del eje principal de los árboles en la parcela. Los árboles doblados o arqueados no fueron tomados en cuenta ya que no fue posible medir la longitud del fuste. Esta variable también está relacionada con el vigor y el potencial de producción de las procedencias. A su vez, expresa mejor que el diámetro la

respuesta de las procedencias a la calidad de sitio ya que es menos afectada por la competencia.

3.5.2.4 Area basal (ABA)

El área basal es la suma de las áreas transversales medidas a 1,3 m sobre el suelo de todos los ejes ortotrópicos de los árboles en la parcela. Se expresa en m²/ha permitiendo hacer comparaciones entre sitios y con otros estudios. La forma de cálculo es:

$$ABA = \frac{10000 \pi}{4p} \sum_{i=1}^a (d_{1,1}^2 + d_{1,2}^2)$$

donde:

- d_1 = diámetro del eje principal del i-ésimo árbol (m)
- $d_{1,2}$ = diámetro del eje secundario del i-ésimo árbol (m)
- p = área de la parcela (m²)
- a = número de árboles vivos en la parcela

Esta variable da información sobre el grado de ocupación del sitio y de la competencia existente entre individuos. Así mismo, es un estimador de la productividad de las procedencias y está completamente relacionada con la producción de volumen por unidad de área.

3.5.2.5 Volumen con corteza (VCC)

El volumen con corteza se evaluó expresado en m³/ha. Se probaron dos métodos diferentes para el cálculo de esta variable. El Apéndice 3 describe estos métodos.

El primero, utilizado por Gibson (1982), fue descartado ya que sobreestima en gran medida el volumen de los árboles. Esto obedece a que el factor de forma que usa tiene un valor mínimo de 0,5 pudiendo alcanzar valores de hasta 0,8 o más. Estos valores son muy altos para las dimensiones de la gran mayoría de los árboles en el ensayo y probablemente sean apropiados solo para ensayos de menor edad que el evaluado. Los resultados obtenidos con este método se brindan en el

Apéndice 1 para facilitar comparaciones con otros estudios que lo utilicen.

En el segundo método, utilizado por Bird (1983) en la evaluación de un ensayo de procedencias de Pinus caribaea en Costa Rica, el volumen de cada árbol resulta de la suma del volumen de dos secciones del fuste. La primera es la sección de 0 a 6 m de altura, cuyo volumen se calcula a través de una regresión que usa los diámetros a 1,3 y 6,0 m como variables independientes. La segunda es la sección de 6 m hasta la punta del fuste y se asume que tiene forma de cono perfecto para el cálculo del volumen.

En los dos métodos, el volumen con corteza de árboles de menos de 6 m de altura se calculó usando un factor de forma de 0,5. Estos árboles representan un porcentaje muy bajo de la muestra y aportan una cantidad muy pequeña al volumen total. El volumen de ejes secundarios se estimó usando el factor de forma resultante para el eje principal del árbol según cada uno de los métodos.

El cálculo del volumen con corteza de árboles arqueados o doblados a los que no se les midió la altura, se realizó a través de regresiones de la forma:

$$VCC = c_1 (d^2) + c_2$$

donde:

VCC = volumen con corteza

d = diámetro del árbol a 1,3 m sobre el suelo

c_1 y c_2 son constantes.

Las regresiones fueron calculadas para cada procedencia en cada sitio y para cada uno de los métodos, usando sus respectivos valores.

Los árboles a los que no se les midió la altura representan un 4,5 por ciento del total de árboles vivos en el ensayo.

Para el cálculo del volumen de los árboles que fueron cortados en el sitio Celulosa (diez árboles en parcela útil) se siguió el mismo método que el usado para los árboles sin medición de altura. En este caso se utilizó el diámetro de la medición anterior como variable independiente para el cálculo de los coeficientes de regresión y posterior estimación del volumen.

3.5.2.6 Volumen sin corteza (VSC)

El volumen sin corteza es probablemente la variable más importante de las evaluadas, ya que es la que da el mejor estimado de la productividad real bruta de madera de las procedencias.

Fue calculado usando los dos métodos descritos para el volumen con corteza y se expresó en m^3/ha . El diámetro fue sustituido por el diámetro sin corteza a 1,3 m sobre el suelo, que se obtiene restando las dos mediciones de grosor de corteza hechas a cada árbol.

El volumen sin corteza de árboles doblados o arqueados fue calculado usando el mismo procedimiento que se siguió para el caso del volumen con corteza, sustituyendo únicamente los respectivos diámetros utilizados como variables independientes. Las regresiones para el cálculo del volumen sin corteza de los árboles que fueron cortados en el sitio Celulosa se efectuaron usando como variable independiente el diámetro con corteza de la medición anterior, en la que no se midió el grosor de corteza.

3.5.2.7 Porcentaje de corteza (PCA y PCP)

El porcentaje de corteza se evaluó de dos maneras diferentes: la primera corresponde al porcentaje promedio de los árboles en la parcela (PCA) y la segunda al porcentaje de corteza total de la parcela (PCP) (Apéndice 3). En general, los árboles más pequeños tienen un porcentaje de corteza más alto que el de los árboles más desarrollados. Sin embargo, participan en la misma proporción en el cálculo del porcentaje

promedio, a pesar de que aportan poco volumen a la producción total por unidad de área. Por esta razón el porcentaje promedio por árbol no es aplicable al cálculo del volumen sin corteza cuando se trata de valores de productividad, ya que, de ser así, ésta resultaría subestimada.

El porcentaje de corteza de la parcela, derivado de sus valores de volumen con y sin corteza, brinda una estimación mejor de la cantidad de corteza que producen las procedencias en relación al volumen total de cada una, resultando en una comparación mejor desde el punto de vista económico.

3.5.2.8. Número de bifurcaciones (NBI)

El número de bifurcaciones se evaluó como el promedio aritmético del número de bifurcaciones del eje principal, de los árboles vivos en la parcela.

La tendencia de los árboles a bifurcar puede ser evaluada a través del número de bifurcaciones que presenten. Cuando este carácter es dominado genéticamente el árbol tiende a bifurcar varias veces durante su desarrollo, repitiendo el modelo de crecimiento.

La tendencia a bifurcar es una característica indeseable desde el punto de vista económico ya que el volumen producido por el árbol se distribuye en varios ejes dando lugar a trozas de menor diámetro. Además, si el árbol bifurca frecuentemente la longitud de las posibles trozas puede ser más corta.

El porcentaje de desperdicio en el proceso de aserrío y los costos son mayores en trozas pequeñas. Así mismo, las dimensiones de los posibles productos están limitadas por el diámetro y la longitud de las trozas.

3.5.2.9. Porcentaje de árboles bifurcados (PAB)

Esta variable se definió como el porcentaje de árboles en la parcela que presentan al menos una bifurcación. Se trata de evaluar con que frecuencia las procedencias producen árboles que bifurcan.

3.5.2.10 Índice de bifurcación (IBI)

El índice de bifurcación (Gibson, 1982) de cada árbol se definió como:

$$IBI = (h - h_b) (b + (n - 1))$$

donde:

h : altura total del eje principal

h_b : altura de bifurcación

b : número de bifurcaciones

n : número de ejes ortotrópicos que parten del suelo

El deterioro de la calidad de los árboles como consecuencia del hábito de bifurcar y de producir un mayor número de ejes, depende no solo de la frecuencia de árboles bifurcados y de el número de bifurcaciones que producen, sino también de la altura a que éstas se presentan, especialmente la primera bifurcación. El índice de bifurcación combina estas características para obtener un valor que permita comparar la calidad de los árboles desde este punto de vista. De esta forma, aquellas procedencias con tendencias a bifurcar a alturas mayores y que presenten menor número de bifurcaciones y ejes secundarios, obtendrán los valores más bajos y viceversa.

La variable evaluada (IBI) es la media aritmética de los valores de los árboles en la parcela.

3.5.2.11 Número de ramas (NRA)

Se evaluó el promedio aritmético del número de ramas presentes en el eje principal en la sección comprendida entre el segundo y quinto metro inclusive, de los árboles presentes en la parcela.

La calidad de la madera depende, entre otras características, del número, tamaño, forma y distribución de los nudos que presente. Obviamente esto está relacionado con el número, diámetro, ángulo de inserción y distribución de las ramas, con la capacidad de autopoda y con las prácticas de

manejo. Los costos y rendimientos de las prácticas de poda dependen a su vez de los hábitos de ramificación de los árboles.

Por otra parte, el número de ramas influye en la densidad de copa y en la capacidad de las procedencias para capturar adecuadamente el sitio. Aparte de las implicaciones que esto tiene en términos de fotosíntesis y productividad, influye también en la frecuencia e intensidad de las prácticas de limpieza de malezas, sobre todo en las primeras etapas de desarrollo de la plantación.

3.5.2.12 Número de verticilos (NVE)

Se evaluó la media aritmética del número de verticilos de ramas presentes en el eje principal en la sección comprendida entre el segundo y quinto metro inclusive, de los árboles en la parcela.

El número de ramas y su distribución en el fuste depende de la cantidad y distribución de los verticilos y del promedio de ramas por verticilo. La estabilidad en la producción de verticilos durante el crecimiento del árbol, es una característica importante desde el punto de vista económico ya que, favorece la producción de madera de calidad uniforme, una mayor formación de madera tardía, y evita las quebraduras y doblamientos del fuste de los árboles.

3.5.2.13 Número de ramas por verticilo (RPV)

El número de ramas por verticilo se derivó del número total de ramas dividido por la cantidad de verticilos en la parte del fuste comprendido entre el segundo y quinto metro inclusive. Luego se calculó el promedio aritmético de los árboles en la parcela.

Como hemos visto, esta variable es importante en la calidad de madera que se obtiene. Particularmente, la presencia de muchos nudos en un solo verticilo favorece

posibles fallas tangenciales o radiales en esa sección y en los productos que se obtengan de ella.

3.5.2.14 Longitud del internodio mayor (LIM)

El internodio mayor de un árbol es el que tiene la máxima longitud entre los verticilos que lo determinan. Esta variable evalúa la tendencia de las procedencias a producir árboles que tienen algún internodio de longitud notablemente mayor que la normal, conocidos como "cola de zorro". Los crecimientos "cola de zorro" están asociados a quebraduras por viento, fustes doblados, reducción del crecimiento diamétrico, ausencia de formación de madera tardía, presencia de madera de compresión y restricción de la producción de semillas (Kozlowski y Greathouse, 1970).

La longitud del internodio mayor fue evaluada como la media de los árboles en la parcela.

3.5.2.15 Rectitud del fuste (REC)

El método utilizado para evaluar la rectitud del fuste se describe en detalle en Gibson y Barnes (1986). Este método valora la rectitud del eje principal metro a metro en sus primeros seis metros y modifica el valor obtenido de acuerdo a la forma de dicho eje arriba de los seis metros. La metodología toma en cuenta que la mayor parte del volumen del árbol se encuentra en los primeros metros por lo que la rectitud tiene un valor más alto en las partes más bajas y gruesas del fuste. Asume además, una longitud de dos metros para la sección mínima utilizable. El método tiene la ventaja de ser cuantitativo y relacionarse directamente con el potencial de utilización, sin embargo, no distingue entre diferentes grados de torceduras.

La rectitud es, junto con el volumen sin corteza, una de las variables más importantes en términos económicos. La proporción aprovechable del volumen de madera producido depende en gran medida de la forma del fuste. Así mismo, la longitud de productos tales como tablas, vigas, postes, etc,

está limitada por las dimensiones de las trozas, es decir por el largo de las secciones rectas del fuste. Por otra parte, cualquiera que fuere el producto final, esta variable afecta los costos y rendimientos en los procesos aprovechamiento y conversión.

En el análisis de varianza, se evaluó la media del índice de rectitud del fuste (f) en la parcela. En el Apéndice 3 se describe como se obtiene dicho índice.

3.6 Procedimiento analítico

3.6.1 Tipos de análisis efectuados

En este estudio se efectuaron tres tipos de análisis: análisis de varianza, análisis de interacción procedencia-sitio y análisis de correlaciones juvenil-maduro.

Para obtener el máximo de información del experimento, se realizaron análisis de varianza en cada sitio y un análisis combinado que considera todos los sitios en conjunto, para cada variable de respuesta. Como consecuencia de algunos problemas en el diseño, que se comentarán más adelante, se utilizaron finalmente seis modelos estadísticos (Apéndice 7).

En los análisis de varianza se consideró a Finca Thiele y Finca Sánchez como dos bloques de un mismo sitio (La Suiza) ya que éstos no cuentan con repeticiones dentro de sí. Estos localidades son muy cercanas geográfica y ecológicamente, por lo que se tomaron como parte de un solo sitio, aprovechando así la información que pueden generar.

El análisis de la interacción procedencia-sitio se efectuó usando el modelo de Eberhart y Russell (1966) el cual es discutido ampliamente por Gómez (1983).

3.6.2 Análisis de varianza

Los análisis de varianza de este trabajo se hicieron utilizando los valores de parcela. Para algunas variables de respuesta se usó la media parcelaria y para otras la suma de los valores de los árboles en la parcela transformados a valores por hectárea, como se indicó en la Sección 3.5.

3.6.2.1 Modelo general

Por algunos problemas en el diseño que se mencionan en el punto 3.3.2.2 el modelo general resultante incluye el efecto de una covariable "drenaje". El modelo general es:

$$Y_{i,j,k} = \mu + P_i + B_{j(k)} + S_k + PS_{i,k} + p(X_{i,j,k} - \bar{X}) + e_{i,j,k}$$

donde:

$Y_{i,j,k}$ = valor observado de la variable de respuesta "Y" de la i-ésima procedencia en el j-ésimo bloque del k-ésimo sitio

μ = la media general de "Y" en el experimento

P_i = el efecto aleatorio de la i-ésima procedencia

$B_{j(k)}$ = el efecto aleatorio del j-ésimo bloque del k-ésimo sitio

S_k = el efecto fijo del k-ésimo sitio

$PS_{i,k}$ = el efecto aleatorio de la interacción procedencia-sitio de la i-ésima procedencia y el k-ésimo sitio

p = el coeficiente de regresión de "Y" sobre "X"

$X_{i,j,k}$ = el valor de la covariable drenaje "X" en la parcela de la i-ésima procedencia en el j-ésimo bloque del k-ésimo sitio.

\bar{X} = la media general de la covariable "X" en el experimento.

$e_{i,j,k}$ = la variación residual de la i-ésima procedencia en el j-ésimo bloque del k-ésimo sitio

Para efecto de la interpretación de los resultados y de la estimación de los componentes de la varianza, del modelo general resulta un modelo mixto para el análisis combinado de sitios y un modelo aleatorio para el análisis en cada sitio.

En el modelo general se asume que los sitios incluidos en el ensayo fueron seleccionados de tal forma que representen y cubran un rango definido y restringido de posibles ambientes, por lo que se consideran de efecto fijo. Por otra parte, se necesita estimar la variabilidad debida a los cambios ambientales dentro de los sitios para compararla con la variabilidad atribuible a procedencias, y estimar la contribución de ambas a la varianza total dentro de sitios. Por esta razón se consideran los bloques como de efecto aleatorio. Se asume también que la muestra de procedencias incluidas en el ensayo es adecuada para estimar la variabilidad de las posibles procedencias de Centroamérica y Belice (ver Figura 3).

Lo que se ha denominado en el modelo "efecto de sitio" es en realidad la suma de los efectos de sitio, edad y año de plantación. Estos efectos están confundidos y no es posible separarlos en el análisis de varianza. De todas formas, los años en que se establecieron los sitios no fueron excepcionales desde el punto de vista climático y la supervivencia durante el primer año fue buena y sin diferencias importantes para todas las procedencias en todos los sitios. En el efecto de sitio participan, además, la suma de los efectos climáticos de varios años los que, junto con los otros factores ambientales, determinan el efecto global. Por otra parte, las diferencias de edad entre los sitios son muy pequeñas y no deberían influir en la manifestación de las posibles diferencias genéticas entre procedencias.

Como consecuencia de los diferentes problemas del diseño y de las soluciones empleadas para resolverlos finalmente se utilizaron seis modelos derivados del modelo general. En el Apéndice 7 se describen estos modelos, los componentes de varianza, y en que caso y con cuales variables se usó cada uno.

3.6.2.2 Problemas en el análisis y soluciones

3.6.2.2.1 Covariable drenaje

Como se mencionó en el punto 3.3.2.2, los bloques en el sitio Celulosa se colocaron sin tomar en cuenta las variaciones en la saturación hídrica del suelo (drenaje). La falta de homogeneidad dentro de bloques no solo aumenta el error experimental sino que modifica su distribución en el experimento; de esta forma, se alteran diferencialmente las estimaciones de los efectos de los bloques y de las procedencias, en la medida en que cada uno de ellos esté afectado por el drenaje.

Una solución a este problema es utilizar el análisis de covarianza el cual reduce el error experimental y lo homogeniza. Esto se logra a través de la introducción en el modelo de una covariable "X" la que debe ser independiente de las otras variables involucradas.

El siguiente paso fue encontrar una variable que expresara las diferencias existentes entre parcelas en la saturación hídrica del suelo. Para ello se midió la pendiente del terreno en cada parcela en el sentido en que escurre el agua y los valores obtenidos se usaron en un análisis de covarianza de prueba. Se seleccionó el área basal como variable de respuesta ya que ésta es muy sensible a cambios en la calidad de sitio. Sin embargo, a pesar de que existe relación entre la pendiente del terreno y la acumulación de agua, es probable que dicha relación no sea lineal o que el ámbito de valores usados no fuera apropiado, ya que el análisis de prueba no mostró significancia para la pendiente usada como covariable.

Posteriormente se procedió a elaborar un mapa de las áreas mal drenadas, sin tomar en cuenta el comportamiento de los árboles (Figura 6, Apéndice 4). Los límites se definieron con base en los cambios abruptos en la pendiente del terreno que separan las áreas planas de las laderas y los cambios en la composición florística de la vegetación herbácea.

Las parcelas ubicadas dentro de las áreas mal drenadas se les asignó el valor cero (0) y al resto un valor de uno (1). Aunque estos valores son arbitrarios, se considera que se ajustan a la realidad del fenómeno ya que la saturación hídrica del suelo en este caso se presenta de una manera más o menos discreta y no hay evidencia de gradientes definidos importantes. Nuevamente se realizó un análisis de prueba usando el área basal como variable de respuesta y la nueva covariable "X", que hemos llamado en el modelo general "drenaje". Esta resultó ser altamente significativa ($P < 0.0001$).

Se efectuó un análisis de covarianza en el sitio Celulosa, para identificar cuales variables de respuesta son afectadas por la covariable drenaje. Los resultados se muestran en el Cuadro 5. Se decidió, entonces, eliminar la covariable drenaje del modelo para aquellas variables de respuesta que no son afectadas por el drenaje ($P > 0,05$).

Cuadro 5. Probabilidad de obtener una "F" mayor para los efectos drenaje (D), e interacción procedencia-sitio (PxS), para todas las variables evaluadas

Variable	D	PXS
SUP	0,0001	0,270
ALT	0,0073	0,004
DAP	0,0103	0,366
ABA	0,0001	0,395
VCC	0,0001	0,409
PCP	0,5535	0,902
NBI	0,2555	0,429
PAB	0,2727	0,656
IBI	0,0596	0,530
NVE	0,3274	0,047
NRA	0,1657	0,635
RPV	0,0318	0,785
LIN	0,3192	0,671
REC	0,5570	0,723

Un requisito que debe cumplir el análisis de covarianza "usual", es que el coeficiente de regresión que se obtiene sobre los valores de todas las parcelas ("p" general), sea aplicable dentro de cada una de las procedencias y bloques, es decir, que los coeficientes de regresión particulares deben ser homogéneos y no diferentes de "p". Esto implica la no existencia de interacciones de las procedencias y de los bloques con la covariable drenaje. De esta forma los ajustes que se realicen en los valores de las parcelas usando "p" son válidos de forma general. Para verificar ésto se realizó un análisis de covarianza del sitio Celulosa, incluyendo en el modelo las interacciones lineales procedencias-drenaje y bloques-drenaje para todas las variables de respuesta que mostraron influencia del drenaje (Cuadro 5). Se incluyó solo aquellas procedencias (once) que tienen parcelas en áreas bien drenadas y mal drenadas. Este análisis no mostró evidencia de la presencia de interacciones en ningún caso (Cuadro 6). Nótese, sin embargo, que el efecto del drenaje continúa siendo significativo. Se decidió, entonces, no incluir en el modelo las interacciones mencionadas, asumiendo que las procedencias eliminadas en este análisis preliminar (cinco), tienen un comportamiento similar con respecto a la covariable.

Cuadro 6. Probabilidad de obtener una "F" mayor para los efectos drenaje (D), interacción drenaje-procedencia (DxP) e interacción drenaje-bloque (DxB), para las variables afectadas por drenaje*

VARIABLE	D	DxP	DxB
SUP	0,003	0,157	0,910
ALT	0,019	0,360	0,191
DAP	0,065	0,713	0,306
ABA	0,001	0,355	0,883
VCC	0,007	0,667	0,894
VSC	0,010	0,668	0,947
RPV	0,048	0,251	0,323

* Para determinar los valores de las probabilidades se tomó en cuenta solo aquellas procedencias (11) que tienen parcelas en ambas situaciones de drenaje.

El análisis combinado de sitios para las variables de respuesta afectadas por la covariable drenaje trajo consigo el problema de definir que valores de drenaje se deberían asignar a las parcelas de los sitios restantes. Ninguno de estos sitios tiene problemas de heterogeneidad dentro de bloques por causa de saturación hídrica del suelo.

Una solución podría ser ajustar previamente los valores de parcela en el sitio Celulosa usando "p" y la diferencia entre el valor del drenaje en la parcela y la media para este sitio. Sin embargo, el usar estos valores ajustados tiene el inconveniente de omitir en el análisis el error asociado a este ajuste previo.

Examinando el modelo de análisis de covarianza combinado se llegó a la conclusión de que una solución es asignar a las parcelas del resto de los sitios, el valor medio de la covariable drenaje en el sitio Celulosa.

Algunas implicaciones importantes en el análisis combinado al usar en el resto de los sitios el valor medio de la covariable drenaje del sitio Celulosa son:

- a) El valor medio de la covariable no cambia.
- b) El término del modelo $p (X_{i,j,k} - \bar{X})$ vale cero cuando $X_{i,j,k} = \bar{X}$, es decir, en los sitios que no son Celulosa.
- c) El coeficiente de regresión general que se obtiene es el mismo que el del sitio Celulosa en particular:

$$\text{Si } p = \frac{\sum (X_{i,j,k} - \bar{X}) (Y_{i,j,k} - \bar{Y})}{\sum (X_{i,j,k} - \bar{X})^2}$$

$$\text{y si } (X_{i,j,k} - \bar{X}) = 0 \quad \text{cuando } k \neq 1$$

$$\text{entonces } p = p_1 = \frac{\sum (X_{i,j,1} - \bar{X}) (Y_{i,j,1} - \bar{Y})}{\sum (X_{i,j,1} - \bar{X})^2}$$

Nótese que el valor de $\Sigma (X_{i,j} - \bar{X}) (Y_{i,j} - \bar{Y})$ no cambia cualquiera que sea el valor de " \bar{Y} " ya que:

$$\Sigma (X_{i,j} - \bar{X}) (Y_{i,j} - \bar{Y}) = \Sigma (X_{i,j} - \bar{X}) Y_{i,j}$$

$$\text{dado que } \Sigma (X_{i,j} - \bar{X}) \bar{Y} = \bar{Y} \Sigma (X_{i,j} - \bar{X}) = 0$$

De estas implicaciones se desprende que al hacer el análisis combinado solamente los efectos de procedencias y bloques dentro del sitio Celulosa son ajustados por la covariable drenaje a través del coeficiente de regresión de ese sitio. Los efectos de todos los sitios y de las procedencias y bloques en los demás sitios no son modificados. Este tipo de análisis tiene la ventaja de no omitir el error asociado al ajuste mismo y de reducir el error experimental.

3.6.2.2.2 Desbalance en el diseño

El experimento fue establecido en cuatro sitios. Tres de ellos cuentan con 5 bloques y 16 procedencias y uno con 2 bloques y 15 procedencias. Por otra parte las variables altura, longitud del internodio mayor, número de verticilos, número de ramas por verticilo, número de ramas y rectitud del fuste tienen una observación perdida en el sitio Celulosa. Estos hechos conllevan a problemas de estimación ya que se pierde la ortogonalidad, independencia y existe un sesgo en el cálculo de los efectos por los métodos tradicionales (Namkoong, 1979; Steel y Torrie, 1980). Para resolver este problema se usó el procedimiento GLM (General Linear Models) de SAS, el cual, además, permite ajustar las medias por mínimos cuadrados. Se ha propuesto el nombre de Media Marginal Poblacional (M.M.P.) para estas medias indicando que son funciones paramétricas de la población (Searle, et al, 1980).

Otro problema que emergió durante el análisis combinado es que las medias marginales poblacionales no son estimables por el procedimiento GLM cuando se incluye en el modelo la interacción procedencia-sitio. Esto se debe a la ausencia de

la procedencia Zamorano en el sitio La Suiza, por lo que su interacción con este sitio no es estimable. Para solucionar este problema se estudió la interacción procedencia-sitio para todas las variables de respuesta y se encontró que solo es estadísticamente significativa para la altura y el número de verticilos (Cuadro 5). Por esta razón se decidió eliminar dicha interacción del modelo para el resto de las variables, lo que hace posible el cálculo de las medias marginales poblacionales.

Para las variables con interacción significativa se realizaron dos análisis combinados incluyendo la interacción en los modelos:

a) Análisis combinado de los cuatro sitios excluyendo la procedencia Zamorano.

b) Análisis combinado excluyendo el sitio La Suiza e incluyendo la procedencia Zamorano.

El análisis individual de cada sitio no tuvo problemas por falta de ortogonalidad, con la excepción de las variables con una observación perdida en el sitio Celulosa en donde el desbalance es mínimo. Esta observación perdida se debe a que los árboles presentes en esa parcela tienen el fuste arqueado, por lo que no fue posible realizar algunas mediciones.

3.6.2.3 Comparaciones de medias.

Las medias calculadas para las procedencias se pueden clasificar en dos clases según el tipo de análisis y los ajustes implicados:

a) Medias aritméticas: estas se obtuvieron en análisis sin problemas de ortogonalidad y sin ajustes por la covariable drenaje. Incluye aquellas medias obtenidas en el sitio Celulosa para las variables de respuesta que no son afectadas por el drenaje y que no tienen observaciones perdidas, y todas las medias resultantes de los análisis individuales en el resto de los sitios.

Para la comparación de estas medias se usó el método de comparación múltiple de Tukey, usando un alfa de 0,05 para el error tipo uno.

b) Medias marginales poblacionales (MMP) se calcularon en los casos en que existen problemas de ortogonalidad, ajuste por la covariable drenaje o ambas cosas. Incluye todas las medias obtenidas en análisis combinados de sitios con o sin covariable, y las del sitio Celulosa para las variables de respuesta con observaciones perdidas o afectadas por el drenaje.

En este caso no es posible usar la prueba de Tukey o cualquier otra que utilice un valor único de comparación. Las pruebas aplicables en esta situación son la de Scheffé y la de Bonferroni (Neter y Wasserman, 1974). Se eligió esta última ya que tiene mayor potencia para encontrar diferencias entre medias que la de Scheffé. Para evaluar las diferencias existentes entre medias de procedencias se contrastó cada una de las 120 parejas posibles. Se usó un alfa de 0,05 para el error tipo uno total acumulado.

Para la comparación de medias de procedencias ajustadas por la covariable drenaje mediante la prueba de Bonferroni, se usó como estimador de la desviación típica de la diferencia entre medias el siguiente:

$$S (Y_1 (aj) - Y_2 (aj)) = \sqrt{CME (aj) \left[\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} + \frac{(\bar{X}_1 - \bar{X}_2)^2}{SCE_x} \right]}$$

donde:

$S (Y_1 (aj) - Y_2 (aj))$ = estimador de la desviación típica de la diferencia entre las medias ajustadas de la procedencia 1 y la procedencia 2.

$CME(aj)$ = cuadrado medio del error ajustado por la covariable "X"

SCE_x = suma de cuadrados del error de covariable "X"

- \bar{X}_1 = media de los valores de la covariable "X" para la procedencia 1
 \bar{X}_2 = media de los valores de la covariable "X" para la procedencia 2
 n_1 = número de observaciones de la procedencia 1
 n_2 = número de observaciones de la procedencia 2

3.6.3 Análisis de la interacción procedencia-sitio

De todas las variables de respuesta evaluadas, la altura y el número de verticilos son las únicas en las que se encontró significancia estadística para la interacción procedencia-sitio (Cuadro 5).

Con el fin de investigar la estabilidad de las procedencias y determinar la contribución de cada una de ellas al componente interacción, se realizó un análisis de regresión conjunta según el método desarrollado por Yates y Cochran (1938) y formalizado por Eberhart y Russell (1966).

Este método tiene el inconveniente de utilizar un índice ambiental derivado y dependiente de la variable estudiada. Según Eberhart y Russell (1966) lo ideal sería usar un índice independiente, obtenido de los factores ambientales. El conocimiento actual de la relación entre dichos factores y la respuesta, no permite en el presente caso deducir tal índice. De todos modos si se encuentran las relaciones generales entre la respuesta y los factores ambientales, estas relaciones no son aplicables necesariamente a todos los genotipos particulares; es decir, las relaciones son dependientes de los genotipos con los cuales se hagan los estudios y por tanto no generalizables. La solución sería usar los valores de los factores ambientales, para detectar respuestas diferenciales de los genotipos ante cambios en determinados factores o grupos de factores del ambiente.

En este caso se usó un índice ambiental obtenido del promedio de las procedencias en cada sitio menos la media general del experimento. De todas formas la existencia de interacción entre una procedencia y un determinado sitio depende del comportamiento del resto de las procedencias, es decir, es relativa y dependiente por definición.

El modelo propuesto por Eberhart y Russell (1966) es el siguiente:

$$Y_{i,j} = \mu_i + B_i I_j + d_{i,j}$$

donde:

$Y_{i,j}$ = la media de la i -ésima procedencia en el j -ésimo sitio

μ_i = la media de la i -ésima procedencia sobre todos los sitios

B_i = coeficiente de regresión que mide la respuesta de la i -ésima procedencia al variar el índice ambiental (I_j)

I_j = índice ambiental calculado como la media de todas las procedencias en el j -ésimo sitios menos la media general del experimento

$d_{i,j}$ = desviación de regresión de la i -ésima procedencia en el j -ésimo sitio

Aplicando el método de mínimos cuadrados al modelo se llega a la tabla de Análisis de Varianza que se muestra en el Cuadro 7.

El modelo permite partir la interacción en dos componentes:

- 1- La variación debida a la respuesta de la procedencia al variar los índices ambientales (B_i).
- 2- Las desviaciones no explicadas por la regresión sobre los índices ambientales (d_i).

Para describir la estabilidad de una procedencia se usan los parámetros B_i y $\sigma^2 d_i$, donde B_i es como se definió antes y $\sigma^2 d_i$ es la varianza de las desviaciones de la regresión de la i -ésima procedencia. Se considera que una procedencia es estable cuando los valores de los parámetros se aproximan a:

$$1) B_i = 1, \quad y \quad 2) \sigma^2 d_i = 0$$

Los estimadores de los parámetros de estabilidad son:

$$\hat{B}_i = \frac{\sum_j Y_{i,j} I_j}{\sum_j I_j^2} \quad y \quad S^2_{d_i} = \frac{\sum_j \hat{d}_{i,j}^2}{(p-2)} - \frac{S^2_e}{r}$$

$$\text{donde: } \hat{d}_{i,j} = (Y_{i,j} - \hat{Y}_{i,j}) \quad y \quad \hat{Y}_{i,j} = \bar{Y}_i + \hat{B}_i I_j$$

y

$$\frac{S^2_e}{r} = \text{es el estimador del error ponderado o combinado}$$

El análisis hecho bajo este modelo debe considerarse una aproximación, no solo por la falta de independencia del índice ambiental, sino también por la falta de ortogonalidad en el diseño. Las variables de respuesta estudiadas tienen una observación perdida de un total de 270 lo que constituye un desbalance muy leve y de efecto casi despreciable. De todas formas se le restó un grado de libertad al error combinado.

Para el análisis de la variable altura se usaron los valores ajustados por la covariable drenaje en el sitio Celulosa. Dichos ajustes son muy pequeños y para algunas procedencias nulos. Por esta razón la posición relativa de

las procedencias en este sitio con respecto a los valores de sus medias es la misma y la diferencia entre ellas se mantuvo casi idéntica. El error relativo al ajuste mismo es muy pequeño y no causa problemas en los resultados y su interpretación. Para la variable número de verticilos no se realizó ningún ajuste ya que ésta no es afectada por la covariable drenaje.

En el análisis de la interacción para ambas variables se eliminó la procedencia Zamorano ya que ésta no fue incluida en el sitio La Suiza.

Cuadro 7. Análisis de varianza para interacción procedencia-sitio según Eberhart y Russell.

Fuente de variación	Grados de libertad
Total	(sp-1)
Procedencias (P)	(p-1)
Sitios (S)	(s-1)
+ P * S	(p-1) (s-1) } p (s-1)
Sitios lineal	1
P * S lineal	p-1
Desviación conjunta	p (s-2)
Procedencia 1	s-2
⋮	⋮
⋮	⋮
⋮	⋮
Procedencia p	s-2
Error combinado	$\Sigma (r-1) (p-1)$

donde: p: es el número de procedencias
s: es el número de sitios
r: es el número de bloques en los sitios

3.6.4 Correlaciones fenotípicas juvenil-maduro.

El análisis de correlación se efectuó entre las variables de crecimiento medidas a diferentes edades usando los valores medios de parcela. El objetivo de este análisis es determinar el grado de asociación entre el comportamiento inicial y posterior con el comportamiento al momento de la evaluación hecha en este estudio y poder así establecer en que ámbito de edad se manifiestan las diferencias fenotípicas debidas a diferencias genéticas.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados de los análisis de varianza combinados y de las pruebas de comparación de medias de procedencias para las variables de producción se presentan en los Cuadros 8 y 11, los relativos a hábitos de ramificación en el Cuadro 12 y los relacionados con la calidad del fuste (bifurcaciones y rectitud) se presentan en el Cuadro 15.

En el caso de las variables altura y número de verticilos se muestran los resultados de los dos tipos de análisis combinados efectuados para cada una de ellas: uno excluyendo la procedencia ZAMH y otro excluyendo el Sitio La Suiza. Los resultados de los análisis de la interacción procedencia-sitio para estas variables se muestran en los Cuadros 9, 10, 13 y 14. Los porcentajes de los componentes de varianza estimados se brindan en el Cuadro 16 (pag.88).

Por otra parte, los resultados de análisis de varianza, pruebas de comparación de medias y componentes de varianza encontrados para cada una de las variables en cada sitio se presentan en el Apéndice 1.

4.1 Variables de producción

4.1.1 Supervivencia (SUP)

El análisis de varianza combinado del porcentaje de supervivencia por parcela muestra que existen diferencias significativas ($P < 0,001$) entre procedencias (Cuadro 8). Sin embargo, los análisis de varianza y las prueba de comparación de medias para cada sitio (Apéndice 1) y en el análisis combinado (Cuadro 8), hacen evidente que la significancia encontrada para el efecto procedencias, se debe esencialmente a la baja supervivencia de la procedencia PVIG en los sitios Celulosa y San Juan Sur. No existen diferencias significativas entre las demás procedencias en estos sitios con

Cuadro 8. Análisis de varianza y medias marginales poblacionales de supervivencia (SUP), altura (ALT), diámetro (DAP) y área basal (ABA) agrupadas según Bonferroni (alfa = 0,05)

SUP (%)		ALT1 (m)*		ALT2 (m)*		DAP (cm)		ABA (m ² /ha)	
Proc.	Media	Proc.	Media	Proc.	Media	Proc.	Media	Proc.	Media
YUCN	85,2	YUCN	14,7	YUCN	14,6	YUCN	17,9	YUCN	37,6
CUSN	83,1	MPTB	14,3	MPTB	14,3	MCHB	17,1	MPTB	33,4
MPTB	81,6	UNIH	13,8	DIPN	13,9	HPTB	16,8	MCHB	31,3
MCHB	78,1	DIPN	13,6	VSTH	13,3	DIPN	16,0	DIPN	27,2
VSTH	77,0	MCHB	13,5	MCHB	13,2	MPAG	15,4	VSTH	24,4
DIPN	76,8	VSTH	13,4	SJUH	12,9	VSTH	14,7	CUSN	22,7
SJUH	76,7	ZAMH	13,1	UNIH	12,7	UNIH	14,5	UNIH	21,8
PIMH	75,8	MPAG	13,0	CBON	12,6	CUSN	14,2	SJUH	21,8
CBON	72,9	CBON	13,0	CUSN	12,5	CBON	14,2	MPAG	21,8
UNIH	72,8	CUSN	13,0	PIMH	12,3	SJUH	14,0	CBON	21,2
VBOH	72,5	SJUH	12,9	MPAG	12,1	ZAMH	13,6	PIMH	19,0
LAGG	71,9	PIMH	12,8	VBOH	12,0	PING	13,4	ZAMH	17,5
MPAG	69,9	LAGG	12,3	PING	11,4	PIMH	13,3	LAGG	17,2
ZAMH	68,6	PING	12,0	LAGG	11,3	LAGG	13,0	PING	17,0
PING	65,5	VBOH	11,9	PVIG	10,7	VBOH	12,8	VBOH	16,6
PVIG	47,3	PVIG	11,0			PVIG	12,4	PVIG	8,8

Análisis de varianza : probabilidad de una "F" mayor

Sit.	0.000								
B(S)	0.016	B(S)	0.000	B(S)	0.000	B(S)	0.000	B(S)	0.017
Proc.	0.000								
P*S	-	P*S	0.126	P*S	0.004	P*S	-	P*S	-
Dren.	0.000	Dren.	0.004	Dren.	0.002	Dren.	0.033	Dren.	0.000

* Excluye el sitio La Suiza

* Excluye la procedencia Zamorano

excepción de las encontradas entre YUCN y MPAG en el sitio Celulosa y entre las PING y YUCN en el análisis combinado. Nótese que en San Isidro y la Suiza, donde el comportamiento de PVIG es mejor, los análisis de varianza no detectan significancia para el efecto procedencias (Apéndice 1).

Los resultados obtenidos podrían atribuirse, con las excepciones mencionadas, a que realmente no existen diferencias entre los valores medios de supervivencias de las procedencias o a un error experimental alto para esta variable. Existe evidencia que apoya la segunda de estas alternativas. El error experimental representa un alto porcentaje (79%) de la variabilidad total observada (Cuadro 16). El Cuadro 8 muestra que aún omitiendo la procedencia Pueblo Viejo, el ámbito de valores de las diferencias entre las medias de las procedencias es amplio y que algunas procedencias como YUCN, CUSN y MPTB tienen en general un buen comportamiento. Por otra parte, el cambio en el comportamiento relativo de la procedencia PVIG al cambiar el sitio, a pesar de ser evidente,

no es detectado en el análisis de varianza general. Nótese que la interacción procedencia-sitio no es significativa.

Entre los factores que han contribuido a un error experimental alto están:

a) El tamaño pequeño de parcela en los sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro que no permite una buena estimación del porcentaje promedio de supervivencia.

b) La falta de homogeneidad dentro de bloques en los sitios Celulosa y la Suiza. En el sitio Celulosa la saturación de agua en el suelo afecta significativamente la supervivencia. Este factor no fue aislado en el diseño experimental original y aunque se usó como covariable en el análisis, los valores asignados no distinguen entre diferentes niveles de saturación. En el sitio La Suiza la fuerte pendiente en ambos bloques contribuye a que los suelos sean muy inestables y superficiales, encontrándose horizontes enterrados y una alta variabilidad en el perfil del suelo. Además, la pendiente, aunque fuerte, no es homogénea dentro de los bloques, propiciando la caída de árboles grandes en las parcelas de mayor pendiente, lo que afecta no solo la supervivencia en la parcela misma sino que, ocasionalmente, la supervivencia en parcelas vecinas.

c) En los sitios San Juan Sur y San Isidro las parcelas son hileras de árboles sin borde entre ellas. La parcela vecina podría tener algún efecto en la supervivencia.

d) En el sitio San Isidro el incendio ocurrido en el área experimental eliminó algunos de los árboles más pequeños. Estos incluyen no solo aquellos de crecimiento lento debido a su constitución genética sino también a aquellos suprimidos en condiciones de alta competencia.

e) Corta ocasional no controlada de árboles en los sitios Celulosa y San Juan Sur para diferentes usos.

4.1.2 Diámetro (DAP)

El análisis de varianza combinado (Cuadro 8) y los correspondientes análisis de cada sitio (Apéndice 1) detectan que el efecto de las procedencias es altamente significativo para la variable diámetro promedio.

De las procedencias evaluadas YUCN, MCHB, MPTB Y DIPN son las que muestran el mejor comportamiento en el crecimiento diamétrico. La procedencia YUCN es la que alcanza los mayores valores y la que muestra un comportamiento más estable: ocupa la primera posición en los sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro y es segunda en la Suiza. En el análisis combinado es la procedencia con la media más alta y es significativamente superior a once de las procedencias evaluadas, según la prueba de Bonferroni.

Aunque la interacción procedencia-sitio no es significativa cuando se incluye en el modelo (Cuadro 5), algunas procedencias tienen un comportamiento relativamente inestable. La procedencia DIPN parece comportarse mejor en sitios con mayor altitud: ocupa la segunda y tercera posición en los sitios San Juan Sur y La Suiza respectivamente y es quinta en los sitios Celulosa y San Isidro. En el sitio La Suiza, una de las dos parcelas de esta procedencias es la de mayor pendiente en el bloque, lo que sumado a un suelo superficial, ha provocado la caída de algunos de los árboles más grandes, afectando negativamente su media diamétrica en el sitio. La procedencia MPAG, quinta en el análisis general parece tener un comportamiento inverso al de la procedencia DIPN, con respecto a la altitud. En los sitios más bajos, Celulosa y San Isidro, ocupa la cuarta posición, mientras que en San Juan Sur y La Suiza es quinta y décimosegunda respectivamente. Otro ejemplo de comportamiento inestable es el de la procedencia UNIH. En los mejores sitios, Celulosa y San Juan Sur, califica en sexta posición, mientras que en los peores sitios, San Isidro y la Suiza, ocupa la octava y décimo cuarta posición respectivamente. Parece que esta procedencia es más afectada por la altitud que por la estación seca de San Isidro. Por otra parte, responde mejor en los mejores sitios, Celulosa y San Juan Sur. La procedencia PVIG, por su parte,

mejora su posición relativa en forma inversa a la calidad de sitio. Es la de peor crecimiento diamétrico en los sitios Celulosa, San Juan Sur y mejora su posición relativa, aunque no dramáticamente, en los sitios San Isidro y La Suiza. Precisamente en estos últimos sitios es donde obtuvo los mejores porcentajes de supervivencia. En Celulosa, algunas de las parcelas de PVIG se encuentran en las áreas mal drenadas, lo que pudo haber acentuado su mal crecimiento en ese sitio.

Los resultados antes expuestos, parecen los más relevantes para mostrar indicios de la existencia de interacción procedencia-sitio, aunque en este caso tienen poca importancia práctica, con excepción del ejemplo de la procedencia DIPN. Es probable que el error experimental alto haya influido para no detectar significancia en el efecto de la interacción en el análisis combinado de varianzas. Las razones antes expuestas para explicar la magnitud del error para la variable supervivencia son válidas también para la variable diámetro promedio. Cabe agregar que el efecto de la densidad de árboles en la parcela sobre el diámetro contribuye a enmascarar posibles diferencias, aún mayores que las encontradas para esta variable, entre las procedencias de mayor y menor supervivencia.

4.1.3 Altura (ALT)

El análisis de varianzas combinado (Cuadro 8) para esta variable se realizó de dos formas diferentes por las razones expuestas en el Capítulo de Materiales y Métodos. En ambos casos se encontró significancia para el efecto de las procedencias en la expresión de la altura ($P < 0,001$).

El análisis combinado que incluye la procedencia ZAMH y excluye el sitio La Suiza no se utilizará en el subsiguiente análisis de los resultados. Esto se debe a que el orden secuencial de las medias de las procedencias no muestran diferencias importantes entre ambos análisis y la procedencia ZAMH ocupa lugares intermedios en los sitios donde está representada. Además, la interacción procedencia-sitio no es significativa ($P < 0,126$) al excluir el sitio La Suiza y sí muestra significancia ($P < 0,004$) al analizar todos los sitios en conjunto excluyendo la procedencia ZAMH. Por estos motivos

significativa ($P < 0,126$) al excluir el sitio La Suiza y sí muestra significancia ($P < 0,004$) al analizar todos los sitios en conjunto excluyendo la procedencia ZAMH. Por estos motivos se considera que esta última forma brinda mayor información sobre el comportamiento del resto de las procedencias.

Las procedencias de P. patula spp. tecunumanii, YUCN y MPTB, son las que alcanzan los mejores promedios en altura, seguidas de DIPN, VSTH (P. oocarpa) y MCHB (P. caribaea), en ese orden. La procedencia YUCN supera a nueve procedencias de P. oocarpa según la prueba de Bonferroni en el análisis combinado (Cuadro 8). El crecimiento en altura de las procedencias de P. oocarpa muestra una relación inversa con la latitud de su lugar de origen. En general, las procedencias más sureñas (Nicaragua y el este de Honduras) ocupan lugares intermedios, mientras que las procedencias de la sección norte de Centroamérica (Guatemala y el noroeste de Honduras) muestran los peores promedios para esta variable.

Aunque la expresión fenotípica de la altura está controlada por el efecto de las procedencias, es ésta la variable más afectada por variaciones microambientales dentro de los sitios y por el efecto de interacciones procedencia-sitio. El componente de varianza atribuible a procedencias es de 24 %, el componente debido a bloques es de 17 % y el de la interacción procedencia-sitio es de 9 %. Los valores de los últimos dos componentes, a pesar de ser bajos, son los más altos encontrados para estos efectos en todas las variables evaluadas (Cuadro 16).

Por otra parte, los resultados del análisis de varianza bajo el modelo de Eberhart y Russell (Cuadro 9), muestran nuevamente que el efecto de las procedencias es significativo ($P < 0,0005$). Del análisis de la interacción procedencia-sitio, bajo este modelo, se concluye que no existe diferencia significativa entre los coeficientes de regresión (B_i) obtenidos para cada procedencia sobre el índice ambiental ($P < 0,7898$). Esto significa que la interacción no es explicada por relaciones lineales diferentes entre procedencias, del

Cuadro 9. Análisis de varianza y partición de la interacción procedencia-sitio (PxS), para la variable altura total (ALT), bajo el modelo de Eberhart y Russell.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	"F" calculada	Probabilidad de una "F" mayor
Total	59	226,8697			
Procedencias (P)	14	67,8731	4,8481	4,22	0,0005
Sitios (S) 3	45	158,9967			
P*S 42					
Sitios (lineal)	1	113,8540			
P*S (lineal)	14	10,6739	0,7624	0,66	0,7898
Desviación conjunta	30	34,4688	1,1490	2,52	
Procedencia					
VSTH	2	0,0360	0,5180	1,14	NS
• YUCN	2	1,3983	0,6992	1,53	NS
• VBOH	2	4,9472	2,4736	5,42	**
• PVIG	2	4,0194	2,0097	4,41	*
• SJUH	2	1,7305	0,8652	1,90	NS
• MPAG	2	3,1290	1,5645	3,43	*
• PINH	2	0,1653	0,0826	0,18	NS
• PING	2	1,1211	0,5605	1,23	NS
• DIPN	2	3,8917	1,9459	4,27	*
• CBON	2	0,2760	0,1380	0,30	NS
• CUSN	2	0,3199	0,1600	0,35	NS
• LAGG	2	6,2563	3,1281	6,86	**
• MPTB	2	1,8789	0,9395	2,06	NS
• UNIH	2	4,1121	2,0560	4,50	*
• MCHB	2	0,1869	0,0932	0,20	NS
Error ponderado	181		0,4561		

crecimiento en altura y la calidad promedio del sitio estimada a través del índice ambiental. En otras palabras, la interacción procedencia-sitio se debe a desviaciones de regresión (d_i) de procedencias que interactúan independientemente con factores ambientales concretos y no con el índice ambiental.

Al considerar la varianza de las desviaciones de regresión estimada a través de $S^2_{d_i}$ (Cuadro 10), se concluye que las procedencias DIPN, UNIH, MPAG, VBOH, LAGG y PVIG no presentan un comportamiento estable, según la definición de estabilidad de Eberhart y Russell dada en el Capítulo 3.

Cuadro 10. Promedio estimado de la altura (ALT), y estimaciones de los parámetros de estabilidad B_i y $S^2_{d,i}$, para 15 procedencias.

Procedencia	ALT	B_i	$S^2_{d,i}$
YUCN	14,6	0,95	0,2431
HPTB	14,3	0,70	0,4834
DIPN	13,9	0,63	1,4898 *
VSTH	13,3	0,99	0,0619
MCHB	13,2	0,63	-0,3629
SJUH	12,9	0,68	0,4091
UNIH	12,7	1,58	1,5999 *
CBON	12,6	1,04	-0,3181
CUSN	12,5	0,99	-0,2961
PIHH	12,3	1,60	-0,3735
MPAG	12,1	1,21	1,1084 *
VBOH	12,0	1,00	2,0175 **
PING	11,4	1,05	0,1044
LAGG	11,3	1,14	2,6720 **
PVIG	10,7	0,41	1,5336 *

Para analizar el comportamiento individual de cada una de estas procedencias inestables y determinar con cuales factores ambientales interactúan se necesita un estudio más detallado. Sin embargo, desde el punto de vista del mejoramiento forestal, ninguna de ellas, con la excepción de DIPN, amerita tal estudio considerando el pobre crecimiento que muestran.

Es probable que la procedencia DIPN pueda crecer mejor en los sitios de mayor elevación. En los sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro, DIPN ocupa la cuarta posición para la altura promedio. En el sitio La Suiza mejora evidentemente su crecimiento en altura superando incluso a YUCN y MPTB y ocupando la primera posición (Apéndice 1).

Las procedencias YUCN y MPTB, que son las que tienen el mejor promedio general entre sitios, muestran un comportamiento muy estable de acuerdo a sus valores para los estimadores de los parámetros B_i y $S^2_{d,i}$.

4.1.4 Area basal (ABA)

El análisis de varianza combinado (Cuadro 8) y los análisis en cada sitio (Apéndice 1), indican que el efecto de

procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) para la variable área basal.

El crecimiento en área basal está fuertemente dominado por factores genéticos. El componente de la varianza debido a procedencias es de 45 % según el análisis combinado de sitios (Cuadro 16). Este comportamiento se mantiene en cada sitio siendo que el menor componente de varianza atribuible a procedencias se presenta en el sitio Celulosa y es de 44 % (Apéndice 1).

De acuerdo a los resultados, las procedencias YUCN, MPTB, MCHB y DIPN son las que tienen, en ese orden, el mejor crecimiento en área basimétrica. El comportamiento de la procedencia YUCN es el más estable ocupando la primera posición en todos los sitios. Según el análisis combinado y la prueba de comparación de medias de Bonferroni, YUCN de P. patula spp. tecunumanii es significativamente superior a todas las procedencias (trece en total) de P. oocarpa y no muestra diferencia significativa solamente con las procedencias MPTB y MCHB de P. patula ssp. tecunumanii y P. caribaea var. hondurensis, respectivamente.

En general, el comportamiento de las procedencias es estable y no muestra cambios importantes al cambiar el ambiente. El efecto de la interacción procedencia-sitio no es significativo ($P < 0,395$) cuando se incluye en el modelo (Cuadro 5).

Las procedencias DIPN y UNIH son las únicas que muestran un comportamiento irregular de alguna importancia. DIPN, de la misma forma que para las otras variables de producción, parece tener mejor crecimiento en área basal en los sitios de mayor altitud: ocupa la tercera y cuarta posición en los sitios San Juan Sur y La Suiza y la quinta y séptima en San Isidro y Celulosa respectivamente. Por su parte, la procedencia UNIH es la más inestable de todas las evaluadas. Su comportamiento parece estar relacionado directamente con la calidad general de sitio. En los mejores sitios, Celulosa y San Juan Sur, ocupa la cuarta y séptima posición, mientras que en los peores sitios, San Isidro y La Suiza, es décima y décimo quinta respectivamente.

4.1.5 Volumen con corteza (VCC)

Como es lógico, los resultados obtenidos para la variable volumen con corteza son muy similares a los encontrados para el área basal. El análisis de varianza combinado (Cuadro 11) y los análisis particulares en los sitios, muestran que el efecto de procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) para esta variable.

Los componentes de la varianza atribuibles al efecto de las procedencias demuestran un alto control genético en la expresión de esta característica. El valor obtenido, en el análisis combinado, para este componente es de 46 % y los porcentajes en cada sitio son similares.

Las procedencias de P. patula spp. tecunumanii, YUCN y MPTB, son las mayores productoras de volumen con corteza en todos los sitios, ocupando siempre YUCN el primer puesto. De acuerdo al análisis combinado y la prueba de Bonferroni de comparación de medias, YUCN es significativamente superior a todas las procedencias de P. oocarpa. La diferencia en rendimiento entre esta procedencia y las de P. oocarpa, es en promedio de 98 % y la diferencia con respecto a la peor procedencia (PVIG) es de 408 % (Cuadro 11).

El efecto de la interacción procedencia-sitio cuando se incluye en el modelo no es significativo ($P < 0,409$) para esta variable (Cuadro 5). El comportamiento, en general, de las procedencias es estable con las mismas excepciones mencionadas para la variable área basal.

4.1.6 Volumen sin corteza (VSC)

De todas las variables de crecimiento evaluadas, el volumen sin corteza, además de ser la más importante en

Cuadro 11. Análisis de varianza y medias marginales poblacionales de volumen con corteza (VCC), volumen sin corteza (VSC), porcentaje de corteza por árbol (PCA) y porcentaje de corteza de parcela (PCP), agrupadas según Bonferroni (alfa = 0,05). **

VCC (m ³ /ha)			VSC (m ³ /ha)			PCA (%)			PCP (%)		
Proc.	Media	Bonf.	Proc.	Media	Bonf.	Proc.	Media	Bonf.	Proc.	Media	Bonf.
YUCN	242,6		YUCN	166,6		VBON	41,7		VBOH	40,2	
MPTB	212,8		MPTB	150,8		PING	40,7		PIMH	39,1	
MCHB	193,7		MCHB	122,8		MPAG	40,2		PING	38,4	
DIPN	174,7		DIPN	116,3		PIMH	40,0		ZAMH	38,1	
VSTH	160,8		VSTH	103,8		CUSN	39,5		CUSN	38,0	
UNIH	141,7		SJUH	92,2		ZAMH	39,4		MPAG	38,0	
CUSN	140,4		UNIH	91,4		UNIH	38,7		MCHB	37,0	
SJUH	139,0		CUSN	87,7		VSTH	38,7		VSTH	36,7	
MPAG	129,9		CBON	81,9		MCHB	38,5		CBON	36,5	
CBON	127,1		MPAG	81,5		CBON	38,2		UNIH	36,3	
PIMH	117,4		PIMH	72,9		DIPN	36,3		DIPN	35,2	
ZAMH	112,0		ZAMH	70,2		SJUH	35,8		SJUH	34,4	
VBOH	102,9		LAGG	66,6		LAGG	35,5		LAGG	34,0	
PING	102,3		PING	64,0		PVIG	35,3		PVIG	33,9	
LAGG	100,0		VBOH	63,1		YUCN	33,1		YUCN	31,8	
PVIG	47,7		PVIG	31,3		MPTB	31,2		MPTB	30,1	

Análisis de varianza : probabilidad de una "F" mayor

Sit.	0.000	Sit.	0.000	Sit.	0.000	Sit.	0.000
B(S)	0.032	B(S)	0.027	B(S)	0.000	B(S)	0.000
Proc.	0.000	Proc.	0.000	Proc.	0.000	Proc.	0.000
Dren.	0.000	Dren.	0.000	Dren.	-	Dren.	-

** Valores calculados según el método 2 descrito en el Apéndice 3.

términos de producción bruta de madera, es la que muestra mayor efecto de las procedencias. El componente de varianza atribuible a procedencias es de 48 % según el análisis combinado de sitios (Cuadro 16). El mayor valor para este componente se obtuvo en el sitio La Suiza y el menor en el sitio San Juan Sur, siendo del 64 y el 45 % respectivamente (Cuadro 43 en Apéndice 1). Los análisis de varianza realizados indican un efecto altamente significativo de las procedencias ($P < 0,001$) sobre la producción de volumen sin corteza (Cuadro 11 y Apéndice 1).

De igual forma que para la variable volumen con corteza, los resultados muestran que las procedencias de P. patula spp. tecunumanii son las que tienen la mayor productividad bruta. La procedencia YUCN es la mejor en todos los sitios y es significativamente superior a las procedencias de P. oocarpa, y lo que es más importante, supera a la procedencia MCHB de P. caribaea var. hondurensis de acuerdo a la prueba de Bonferroni en el análisis combinado para esta variable. La

diferencia en producción de volumen sin corteza entre YUCN y la producción promedio de las procedencias de P. oocarpa es de 112 % y la diferencia con respecto a PVIG es de 432 %.

El hecho de que la diferencia entre las medias de YUCN y MCHB, obtenidas del análisis combinado, sea significativa para el volumen sin corteza y no para el volumen con corteza, obedece a que el porcentaje de corteza de parcela (PCP) de la procedencia MCHB (37%) es significativamente superior al de la procedencia YUCN (31,8%). Por esta razón YUCN supera a MCHB en la producción de volumen sin corteza en un 36 %, mientras que la diferencia para el volumen con corteza es del 25 %.

La procedencia MPTB de P. patula spp. tecunumanii muestra también un comportamiento excelente, ocupando el segundo lugar en productividad de volumen sin corteza en todos los sitios. De acuerdo a los resultados esta procedencia es significativamente superior a doce de las trece procedencias de P. oocarpa y no muestra diferencias significativas, según la prueba de Bonferroni, solamente con las procedencias YUCN, MCHB y DIPN en el análisis combinado de sitios para esta variable.

La superioridad de YUCN y MPTB sobre MCHB, apoyan la hipótesis de que P. patula ssp. tecunumanii tiene un mayor crecimiento que P. caribaea var. hondurensis en condiciones de trópico húmedo de elevaciones medias. En el Capítulo 5 se discute este aspecto en detalle.

De las procedencias de P. oocarpa la más sobresaliente es DIPN. Esta tiene un comportamiento similar a MCHB de P. caribaea superándola incluso en los sitios de mayor elevación, San Juan Sur y La Suiza, donde ocupa la tercera posición en la producción de volumen de madera. Es probable que esta recolección sea una mezcla de P. patula ssp. tecunumanii y P. oocarpa ya que las muestras botánicas originales contiene material de ambas especies¹.

Como fue visto anteriormente el comportamiento de las procedencias es estable. Cuando se incluye en el modelo

1/ B.T. Styles. 1985. Universidad de Oxford. Comunicación personal.

(Cuadro 5), el efecto de la interacción procedencia-sitio para esta variable no es significativo ($P < 0,462$). La excepción más notable, aunque de poca importancia práctica, la presenta la procedencia UNIH. Esta ocupa la cuarta posición en el sitio Celulosa y la última en La Suiza.

4.1.7 Porcentaje de corteza (PCA y PCP)

El porcentaje de corteza se evaluó a través de dos variables diferentes: el porcentaje promedio por árbol (PCA) y el porcentaje de parcela (PCP) (Cuadro 11). A pesar de que los valores que alcanza PCA son siempre mayores que los de PCP, los resultados son idénticos desde el punto de vista de comparación de medias de procedencia y de estimación de varianzas. Las pequeñas diferencias entre ambas variables son en este sentido intrascendentes. En el análisis de los resultados se usará la variable PCP ya que ésta es más útil en términos prácticos y estima mejor el porcentaje de corteza producida por la masa arbórea en su totalidad.

De acuerdo al análisis de varianza combinado, el efecto de procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) en la producción porcentual de corteza. Este resultado es consistente con los obtenidos en los análisis de cada sitio por separado (Apéndice 1). El componente de varianza atribuible a procedencias (43%) indica que la expresión fenotípica de esta variable está influenciada por las diferencias entre las frecuencias génicas de las procedencias, para los genes que la controlan (Cuadro 16).

Las procedencias MPTB y YUCN de P. patula ssp. tecunumanii producen menos corteza en términos porcentuales que las procedencias de P. oocarpa y la de P. caribaea var. hondurensis en todos los sitios evaluados. La media obtenida por MPTB en el análisis combinado es significativamente inferior a las de las restantes procedencias, con excepción de la YUCN, según la prueba de Bonferroni.

Es interesante observar que el porcentaje de corteza no muestra relación con el vigor de las procedencias. Si bien es cierto, durante la vida de cada árbol el porcentaje de corteza

disminuye conforme aumentan sus dimensiones, esto no significa que las procedencias que contienen los árboles más grandes tengan necesariamente porcentajes de corteza menores y viceversa. Ambas características parecen ser independientes. Nótese, por ejemplo, que LAGG, PING, VBOH y PVIG son las menos productivas; sin embargo, mientras que PVIG y LAGG ocupan la tercera y cuarta posición entre las procedencias que producen menos corteza, PING y VBOH ocupan la décimo cuarta y última posición respectivamente (Cuadro 11). Este ejemplo, entre otros que podrían mencionarse, parece indicar que los genes que controlan el crecimiento, o al menos un grupo de ellos, actúan independientemente de los que controlan la producción de corteza. De esta forma se puede concluir que las procedencias YUCN y MPTB tienen un porcentaje de corteza menor por factores genéticos intrínsecos y no necesariamente por las dimensiones que alcanzan sus árboles

4.2 Hábitos de ramificación

4.2.1 Número de verticilos (NVE)

El número de verticilos es una de las características con mayor control genético en su expresión fenotípica. El componente de varianza de procedencias es de 51 % según el análisis combinado (Cuadro 16) y los análisis de varianza indican que el efecto de procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) en todos los sitios (Apéndice 1). De acuerdo al análisis combinado de sitios (Cuadro 12), las procedencias PVIG y MPAG son las que producen mayor cantidad de verticilos por unidad de longitud del fuste. En este sentido, PVIG muestra un comportamiento indeseable, siendo la mayor productora de verticilos en todos los sitios. La prueba de Bonferroni indica que la media obtenida por esta procedencia es significativamente superior a todas las restantes.

Por otra parte, MCHB y MPTB son las que producen menor cantidad de verticilos. En particular MCHB es significativamente diferente del resto de las procedencias,

Cuadro 12. Análisis de varianza y medias marginales poblacionales del número de verticilos (NVE), longitud del internodio mayor (LIM), número de ramas (NRA) y número de ramas por verticilo (RPV), agrupadas según Bonferroni (alfa = 0,05)

NVE1*		NVE2*		LIM		NRA		RPV	
Proc.	Media								
PVIG	12,8	PVIG	13,0	MCHB	1,87	YUCN	40,8	YUCN	4,2
MPAG	10,4	MPAG	10,9	MPTB	1,01	PVIG	38,6	MPTB	4,1
VBOH	10,4	VBOH	10,5	LAGG	0,93	CBON	38,4	DIPN	3,9
CBON	10,3	PING	10,5	UNIH	0,81	MPAG	38,0	CUSN	3,8
PING	10,3	CBON	10,4	SJUH	0,79	DIPN	37,1	CBON	3,8
ZAMH	10,3	PIMH	10,3	CUSN	0,76	LAGG	37,0	VSTH	3,8
PIMH	10,2	UNIH	10,2	DIPN	0,74	ZAMH	37,0	LAGG	3,7
YUCN	10,1	LAGG	10,1	ZAMH	0,74	PING	36,9	ZAMH	3,6
UNIH	10,0	YUCN	9,9	YUCN	0,73	CUSN	36,6	UNIH	3,6
LAGG	10,0	SJUH	9,8	CBON	0,72	MPTB	36,3	SJUH	3,6
SJUH	9,9	CUSN	9,7	PIMH	0,71	UNIH	36,0	PING	3,6
VSTH	9,8	VSTH	9,7	VSTH	0,71	VSTH	35,9	MPAG	3,6
DIPN	9,8	DIPN	9,5	MPAG	0,70	SJUH	35,6	MCHB	3,6
CUSN	9,6	MPTB	8,9	PING	0,70	VBOH	35,3	VBOH	3,4
MPTB	9,0	MCHB	8,1	VBOH	0,69	PIMH	34,4	PIMH	3,4
MCHB	8,2			PVIG	0,60	MCHB	28,7	PVIG	3,0

Análisis de varianza : probabilidad de una "F" mayor

Sit.	0.000	Sit.	0.000	Sit.	0.002	Sit.	0.007	Sit.	0.000
B(S)	0.000	B(S)	0.000	B(S)	0.013	B(S)	0.001	B(S)	0.017
Proc.	0.000								
P*S	0.103	P*S	0.039	P*S	-	P*S	-	P*S	-
Dren.	-	Dren.	-	Dren.	-	Dren.	-	Dren.	0.008

* Excluye el sitio La Suiza

* Excluye la procedencia Zamorano

con excepción de MPTB, al comparar sus medias sobre todos los sitios. Estas dos procedencias son originarias de Mountain Pine Ridge, Belice, y es posible que las presiones de selección que han determinado la frecuencia de los genes que controlan esta variable, hayan sido muy similares para ambas. La similitud entre estas procedencias en la expresión de este carácter, podría ser explicada, además, por un eventual, aunque probablemente limitado, flujo de genes entre *P. caribaea* var. *hondurensis* y *P. patula* ssp. *tecunumanii* en esa

región. Cabe señalar que la subpoblación de P. patula ssp. tecunumanii de Mountain Pine Ridge se encuentra aislada, no solo del resto de la especie, sino también con respecto de P. oocarpa.

Las medias obtenidas por MPTB y MCHB, aunque son las menores no pueden considerarse como indicadoras de un comportamiento indeseable de estas procedencias. Es necesario examinar, además, la producción de internodios de longitud anormal para lograr una visión más clara de los hábitos y estabilidad en la producción de verticilos.

Las doce procedencias restantes, incluyendo YUCN, ocuparon lugares intermedios en todos los sitios y no se encontró diferencias significativas entre sus medias.

El análisis de varianza combinado, excluyendo la procedencia ZAMH, detectó significancia estadística para el efecto de la interacción procedencia-sitio ($P < 0.039$). Esta interacción no fue explicada por relaciones lineales diferentes entre procedencias, de la producción de verticilos y la respuesta general promedio en los sitios, medida a través del índice ambiental. El análisis de varianza bajo el modelo de Eberhart y Russell (Cuadro 13) no encontró diferencias significativas entre los coeficientes de regresión (B_1) de las procedencias sobre el índice ambiental ($P < 0.8251$). Al analizar las desviaciones de regresión se concluye que la interacción procedencia-sitio es explicada por cambios en la respuesta de procedencias, que no necesariamente interactúan con los mismos factores ambientales y por tanto no responden en forma lineal al comportamiento promedio de todas las procedencias.

Considerando la estimación de la varianza de las desviaciones de regresión ($S^2_{d,i}$), se infiere que las procedencias PVIG, MPAG y YUCN no muestran estabilidad en su comportamiento (Cuadro 14). Aunque la respuesta de PVIG es variable, en todos los sitios ocupa la primera posición (Apéndice 1), restando así importancia al efecto de la interacción. La procedencia MPAG ocupa el segundo lugar en Celulosa, San Juan Sur y La Suiza y es octava en San Isidro.

Cuadro 13. Análisis de varianza y partición de la interacción procedencia-sitio (PxS), para la variable número de verticilos (NVE), bajo el modelo de Eberhart y Russell.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	"F" calculada	Probabilidad de una "F" mayor
Total	59	89,7086			
Procedencia (P)	14	62,1542	4,4396	14,09	0,0001
Sitios (S) 3	45	27,5544			
PxS 42					
Sitio (lineal)	1	15,3538			
PxS (lineal)	14	2,7466	0,1962	0,62	0,8251
Desviación conjunta	30	9,4540	0,3151	1,86	
Procedencia					
VSTH	2	0,4870	0,2435	1,42	NS
· YUCN	2	1,1809	0,5904	3,49	*
· VBOH	2	0,2394	0,1197	0,71	NS
· PVIG	2	2,1209	1,0604	6,27	**
· SJUH	2	0,2222	0,1111	0,66	NS
· MPAG	2	2,4269	1,2134	7,18	***
· PIMH	2	0,0044	0,0022	0,01	NS
· PING	2	0,4685	0,2342	1,38	NS
· DIPN	2	0,8093	0,4046	2,39	NS
· CBON	2	0,0078	0,0039	0,02	NS
· CUSN	2	0,0200	0,0100	0,06	NS
· LAGG	2	0,2378	0,1189	0,70	NS
· HPTB	2	0,6514	0,3257	1,93	NS
· UNIH	2	0,0505	0,0252	0,15	NS
· MCHB	2	0,4864	0,2432	1,44	NS
Error ponderado	181		0,1691		

Es en este último sitio donde presentó el efecto mayor para las variables de crecimiento, mostrando una posible relación entre el vigor y la longitud promedio de los internodios. En el caso de YUCN, la interacción tampoco tiene importancia práctica, ya que en ningún sitio obtiene valores cercanos a los extremos y sus promedios en todos los sitios se pueden considerar adecuados.

Cuadro 14. Promedio estimado del número de verticilos (NVE), y estimaciones de los parámetros de estabilidad B_i y $S^2_{e_i}$, para 15 procedencias.

Proc.	NVE	B_i	$S^2_{e_i}$
PVIG	13,0	0,15	0,8913 **
MPAG	10,9	0,94	1,0443 **
VBOH	10,5	1,39	-0,0494
PING	10,5	0,93	0,0651
CBON	10,4	1,10	-0,1652
PIMH	10,3	1,61	-0,1669
UNIH	10,2	1,51	-0,1439
LAGG	10,1	0,60	-0,0502
YUCN	9,9	1,15	0,4213 *
SJUH	9,8	0,67	-0,0580
CUSN	9,7	1,14	-0,1591
VSTH	9,7	0,73	0,0744
DIPN	9,5	0,84	0,2355
MPTB	8,9	1,42	0,1566
MCHB	8,1	1,13	0,0741

4.2.2 Ramas por verticilo (RPV)

Los análisis de varianza realizados encontraron que el efecto de procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) en todos los sitios, para el número promedio de ramas por verticilo (Apéndice 1). El componente de varianza atribuible a procedencias es de 41 % de acuerdo al análisis combinado de sitios (Cuadro 16).

Las procedencias de *P. patula* ssp. *tecunumanii*, YUCN y MPTB, son las que producen mayor cantidad de ramas por verticilo en todos los sitios. La prueba de comparación de medias en el análisis combinado (Cuadro 12), muestra que estas procedencias superan significativamente a las restantes en la producción promedio de ramas por verticilo, con excepción de DIPN y CUSN que ocupan la tercera y cuarta posición respectivamente.

Por otra parte, la procedencia PVIG se distingue por ser la que produce menor cantidad de ramas por verticilo en todos

los sitios. Su media general en el experimento es significativamente inferior a todas las demás. Las restantes once procedencias incluyendo MCHB de P. caribaea var. hondurensis, no muestran diferencias significativas entre sus medias ni en los sitios ni en el análisis combinado.

Nótese que en general, a nivel de las procedencias de P. oocarpa, el número ramas por verticilo muestra una clara relación inversa con la latitud del lugar de origen, fenómeno que también se da para las variables de crecimiento.

4.2.3 Número de ramas (NRA)

En el análisis de varianza combinado se encontró que el efecto de procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) para esta variable (Cuadro 12). Este resultado es consistente con el obtenido en cada uno de los sitios (Apéndice 1).

Las procedencias que producen mayor cantidad de ramas por unidad de longitud del fuste son YUCN, PVIG, CBON y MPAG, en ese orden. Sin embargo, sus hábitos de ramificación son diferentes: mientras YUCN produce muchas ramas por verticilo e internodios más largos, MPAG y principalmente PVIG, producen pocas ramas por verticilo e internodios más cortos. Por su lado, CBON tiene una producción alta de verticilos y ramas por verticilo, aunque no sobresale en ninguna de estas características.

Por otra parte, a pesar de que MPTB ocupa el segundo lugar en la producción de ramas por verticilo, su ubicación entre las procedencias es intermedia en la producción de ramas por unidad de longitud del fuste. Esto se debe a que, después de MCHB, es la procedencia que desarrolla internodios más largos.

La procedencia menos productora de ramas es MCHB de P. caribaea var. hondurensis en todos los sitios y es significativamente diferente de todas las procedencias de acuerdo a la prueba de comparación de medias en el análisis combinado. Esta procedencia se distingue por ser la que

produce menor cantidad de verticilos y ocupa el décimo tercer lugar en el número promedio de ramas por verticilo.

Las procedencias de P. oocarpa muestran en sus hábitos de ramificación patrones generales, aparentemente de tipo clinal, relacionados con la latitud de su origen. Si bien es cierto, las que producen mayor cantidad de ramas son las de los sitios extremos del área muestreada (Nicaragua y Guatemala), sus patrones de ramificación son diferentes. Las de Nicaragua son las que producen mayor cantidad de ramas por verticilo y producen menos verticilos que las de Guatemala. Por su parte las de Guatemala son las mayores productoras de verticilos y producen menor cantidad de ramas por verticilo que las de Nicaragua. Las procedencias de Honduras muestran un comportamiento intermedio para ambas características, pero el efecto combinado resulta en una menor producción global de ramas que en las procedencias de los Guatemala y Nicaragua. Al interior de Honduras, las procedencias del sureste del país se asemejan a las de Nicaragua, mientras que las de la región central y el oeste muestran mayor similitud con las de Guatemala.

4.2.4 Longitud del internodio mayor (LIL)

El hábito de producir internodios de longitud anormalmente superior al promedio está fuertemente controlado por factores genéticos. El componente de varianza atribuible a procedencias (64%) es el mayor encontrado entre todas las variables de respuesta evaluadas, de acuerdo al análisis combinado (Cuadro 16). El efecto de las procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) en todos los sitios (Cuadro 12).

Sin embargo, los resultados obtenidos se deben en su mayor parte a la diferencia que existe entre P. caribaea var. hondurensis y P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii en la producción de árboles con crecimientos tipo "cola de zorro". La procedencia MCHB alcanza valores promedio significativamente superiores al resto de las procedencias en tres de los cuatro sitios evaluados (Apéndice 1) y en el

análisis combinado, para la longitud media del mayor internodio.

De las procedencias de P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii, MPTB, LAGG y UNIH son las que muestran una mayor tendencia a producir internodios de longitud mayor que el promedio, aunque la frecuencia de árboles "cola de zorro" es muy baja. Las demás procedencias presentan un comportamiento similar entre ellas y no existe diferencia significativa entre sus medias.

Una forma ilustrativa de medir la inestabilidad de las procedencias en la longitud de los internodios que producen, es a través de la relación entre la longitud del mayor internodio y la longitud promedio de los internodios "normales" estimada por la relación $LIM/(4/NVE)$. Los valores obtenidos por MCHB, LAGG, MPTB y UNIH son 3,82, 2,35, 2,25 y 2,06 respectivamente. Las restantes procedencias obtienen valores que oscilan entre 1,72 y 1,95. Nótese que MCHB produce, en promedio, internodios largos que casi cuadruplican la longitud de sus internodios "normales".

De igual forma que para la variable número de verticilos, la procedencia MPTB es la que más se asemeja a MCHB en la producción de internodios anormalmente largos. Esta similitud apoya la idea de que ambas procedencias han sido sometidas a presiones de selección similares en este sentido, o que existe un posible flujo genético de poca magnitud entre ambas especies en esa región.

4.3 Hábitos de bifurcación y Rectitud del fuste

4.3.1 Hábitos de bifurcación (PAB, NBI e IBI)

Los análisis de varianza combinados realizados para el porcentaje de árboles bifurcados (PAB), el número promedio de bifurcaciones (NBI) e índice de bifurcación (IBI) encuentran significancia ($P < 0,001$) para el efecto de procedencias (Cuadro 15). Sin embargo, de todas las variables evaluadas son éstas las que muestran un menor control genético. El componente de varianza de procedencias es de 12 % para PAB, 13 % para NBI y 10 % para el IBI, indicando una alta variabilidad no controlada dentro de los sitios. El componente de varianza del error residual es de 95, 83 y 86 % respectivamente (Cuadro 16). Es probable que el número y sobre todo el tamaño de las parcelas no sean apropiadas para obtener una estimación precisa de las medias. Nótese que las diferencias entre las medias de las procedencias son altas y que la interacción procedencia-sitio no es significativa en ningún caso cuando se incluye en el modelo (Cuadro 5), indicando un comportamiento estable de las procedencias.

Las procedencias que tienen menor tendencia a bifurcar son CUSN y MPAG DE P. oocarpa, MCHB de P. caribaea var. hondurensis y MPTB y YUCN de P. patula ssp. tecumanii. MPAG muestra un comportamiento notablemente superior al resto de las procedencias, sin embargo, tanto MPAG como CUSN no son importantes desde el punto de vista de producción. En general, las procedencias de Honduras obtuvieron los mayores valores para las medias en las tres variables evaluadas. Es posible que la intensa explotación selectiva de los bosques de P. oocarpa de ese país, haya causado una fuerte erosión genética que afecte directamente la calidad de los árboles producidos.

De las variables utilizadas para estudiar los hábitos de bifurcación el IBI es la que muestra menor sensibilidad para

Cuadro 15. Análisis de varianza y medias marginales poblacionales del porcentaje de árboles bifurcados (PAB), número de bifurcaciones (NBI), índice de bifurcación (IBI) y rectitud del fuste (REC), agrupadas según Bonferroni (alfa = 0,05)

PAB (%)		NBI		IBI		REC	
Proc.	Media	Proc.	Media	Proc.	Media	Proc.	Media
LAGG	41.5	LAGG	0.65	LAGG	49.8	VSTH	13.3
PIMH	39.0	SJUH	0.54	SJUH	42.6	LAGG	12.5
SJUH	38.5	PIMH	0.54	UNIH	41.5	UNIH	12.4
ZAMH	36.8	UNIH	0.48	PIMH	36.8	DIPN	12.3
UNIH	35.1	ZAMH	0.46	ZAMH	32.7	YUCN	12.1
VBOH	31.4	CBON	0.36	CBON	26.4	ZAMH	11.4
DIPN	29.5	VSTH	0.36	DIPN	24.3	CBON	11.4
VSTH	29.2	DIPN	0.36	YUCN	23.7	SJUH	11.2
CBON	26.6	PVIG	0.34	MCHB	23.2	CUSN	11.0
PING	26.1	VBOH	0.34	VSTH	21.6	VBOH	9.8
PVIG	25.8	PING	0.33	PVIG	21.1	PING	9.7
CUSN	24.5	MCHB	0.30	PING	18.4	MCHB	9.2
MCHB	24.5	CUSN	0.27	VBOH	18.4	PIMH	9.0
YUCN	21.1	YUCN	0.26	CUSN	17.7	MPTB	8.9
MPTB	16.1	MPTB	0.22	MPTB	17.4	MPAG	8.2
MPAG	10.1	MPAG	0.11	MPAG	5.5	PVIG	2.9

Análisis de varianza : probabilidad de una "F" mayor

Sit.	0.001	Sit.	0.000	Sit.	0.000	Sit.	0.335
B(S)	0.063	B(S)	0.065	B(S)	0.050	B(S)	0.000
Proc.	0.000	Proc.	0.000	Proc.	0.000	Proc.	0.000

detectar diferencias entre procedencias. Este índice trata de evaluar el efecto del hábito de bifurcar en la producción. Nótese que la tendencia a producir bifurcaciones no está relacionada con la productividad de las procedencias. Este hecho resulta claro al comparar las medias de las variables de crecimiento con el número de bifurcaciones. Si los genes que controlan ambas características actúan independientemente y el efecto combinado no es necesariamente aditivo, entonces el IBI puede oscurecer posibles diferencias entre procedencias.

Por otra parte, la utilidad del IBI como índice para selección es muy limitada ya que, además de los inconvenientes antes apuntados, favorece las procedencias de menor crecimiento en altura. Si las bifurcaciones producidas por factores ambientales aleatorios se distribuyen homogéneamente y la tendencia a bifurcar determinada por factores genéticos se manifiesta varias veces durante la vida del árbol, entonces la variable NBI parece ser la más adecuada para detectar si existen diferencias entre procedencias.

4.3.2 Rectitud del fuste (REC)

El análisis de varianza combinado muestra que el efecto de procedencias es altamente significativo ($P < 0,001$) para esta variable (Cuadro 15). Los análisis por sitios muestran también significancia para esta fuente de variación (Apéndice 1). El control genético sobre la rectitud del fuste es ligeramente inferior que para los hábitos de ramificación y la mayoría de las variables de crecimiento. El componente de varianza atribuible a procedencias es de 35 % a nivel de todo el experimento (Cuadro 16).

Al observar las medias obtenidas por las procedencias en los sitios (Apéndice 1), se nota una gran inestabilidad en su comportamiento, ocurriendo cambios drásticos en la posición relativa a través de los sitios. Sin embargo el análisis de varianza no encontró significancia para el efecto de interacción procedencia-sitio ($P < 0,723$) cuando se incluye en el modelo (Cuadro 5). Esto obedece a una alta variación no controlada dentro de los sitios (57%). Es probable que el tamaño de las parcelas no sea suficiente para obtener una buena estimación de las medias y por ende de los efectos de procedencia dentro de sitios. De todas maneras, en la etapa de campo se notó una alta variabilidad en la forma del fuste de los árboles dentro de procedencias.

De acuerdo al análisis combinado de sitios las procedencias que muestran mayor rectitud del fuste son VSTH, LAGG, UNIH, DIPN y YUCN, en ese mismo orden. VSTH es la más estable de todas las procedencias evaluadas; ocupa la segunda posición en los sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro y en tercera en La Suiza. Por su parte, LAGG, a pesar de ocupar el segundo lugar a nivel general muestra un comportamiento errático. Mientras es la procedencia que produce árboles más rectos en Celulosa está entre las tres de peor forma en La Suiza.

La procedencia PVIG se distingue por ser la que muestra la peor forma de fuste en todos los sitios. Esta procedencia produce una gran cantidad de árboles con tendencia a crecer en forma de espiral, con una gran cantidad de fuertes torceduras.

En vista de que la rectitud del fuste y la producción de volumen sin corteza son las variables evaluadas más importantes, es necesario considerar de forma especial el caso de las procedencias de mayor productividad. En este sentido, DIPN y YUCN muestran superioridad sobre MPTB y MCHB. Nótese que mientras las dos primeras ocupan a nivel general el cuarto y quinto lugar en rectitud del fuste, MPTB y MCHB se encuentran entre las cinco peores procedencias. Este patrón general es constante en cada uno de los sitios (Apéndice 1).

Por otra parte, obsérvese que nuevamente las dos procedencias de Mountain Pine Ridge muestran un comportamiento muy similar para esta variable, a pesar de pertenecer a especies diferentes.

Cuadro 16. Componentes porcentuales de varianza de los efectos procedencias (P), bloques en sitios (B(S)), interacción procedencia - sitio (P x S) y el error (E), para las variables estudiadas, según análisis intersitios.

Variable	P	B(S)	P x S	E
SUP	19,73	5,18	-	79,09
ALT	23,85	17,43	9,44	49,28
DAP	33,73	8,15	-	58,12
ABA	45,47	3,47	-	51,06
VCC	45,89	2,91	-	51,20
VSC	47,94	2,94	-	49,12
PCA	44,30	9,76	-	45,94
PCP	42,64	9,37	-	47,95
NBI	13,12	3,57	-	83,31
PAB	11,81	3,68	-	84,51
IBI	9,86	4,11	-	86,03
NVE	50,62	8,34	4,02	37,02
NRA	37,59	6,30	-	56,11
RPV	41,11	3,72	-	55,17
LIM	63,60	2,42	-	33,98
REC	34,97	8,05	-	56,98

4.4 Correlación juvenil-maduro.

En vista de que los experimentos en genética forestal con fines de selección son de larga duración aún en los trópicos húmedos, la pregunta "¿Cuándo seleccionar con confiabilidad?" es de vital importancia para acelerar la obtención de ganancias genéticas. Por esta razón es necesario establecer a partir de cuál edad se manifiestan las diferencias genéticas y si éstas se mantienen con el transcurso del tiempo.

En este estudio se cuenta con mediciones hasta una edad de 6,5 años en promedio, lo que representa aproximadamente la mitad de una rotación para producción de pulpa y una tercera parte de una rotación para producción de madera de aserrío. Lo ideal en estos casos sería contar con observaciones hechas durante toda la vida del ensayo para obtener resultados aplicables según los objetivos de producción y la edad de aprovechamiento. Afortunadamente los análisis de varianza realizados en este trabajo muestran que existen diferencias estadísticamente significativas para las variables de crecimiento entre procedencias a la edad de 6,5 años, atribuibles a diferencias entre sus frecuencias génicas. Los resultados obtenidos en este sentido son consistentes de sitio a sitio y concuerdan con la gran mayoría de las evaluaciones de ensayos de procedencia de P. oocarpa - P. patula ssp tecunumanii hechas en todo el mundo tropical. Tomando estos hechos como base, se realizaron análisis de correlación juvenil maduro asumiendo que no habrá cambios importantes e inesperados en el futuro en el comportamiento de las procedencias.

Los análisis de correlación efectuados se orientan en dos sentidos: analizar la posibilidad de selección temprana de procedencias y evaluar la selección de individuos en estado juvenil. Para ello se analizó la correlación de las medias de procedencias en cada sitio y la correlación de los valores individuales de los árboles en el sitio Celulosa. En los Cuadros 17, 18, 19, 20, 21 y 22 se muestran los coeficientes de correlación obtenidos. En cada caso se presentan las correlaciones entre los valores de las variables de

crecimiento de la última medición con las de las mediciones anteriores.

Las medias de procedencia de la variable altura medida durante el primer año muestra grados de correlación variables con los medios de procedencia de las variables de crecimiento de la última medición. Los resultados indican inconsistencias de un sitio a otro: en Finca Thiele (Cuadro 20), la altura del primer año explica del 26 al 47 % de los valores medios de las variables de crecimiento a 6,25 años de edad, mientras que en San Juan Sur la altura a un año explica del 64 al 90 % de las medias de las procedencias a la edad de 6,75 años.

Los valores medios por procedencia de la altura y el diámetro de las mediciones hechos entre 2,5 y 3,6 años están altamente correlacionados respectivamente con sus medios de la última medición en cada sitio. El coeficiente de correlación "r" es mayor de 0,90 en todos los sitios para las relaciones entre los diámetros. Sus valores medios a edades de 2,5 a 3,6 años explican del 81 al 88 % de los valores del diámetro medio final según el sitio. Las correlaciones de las alturas a estas mismas edades son ligeramente inferiores ($r > 0,83$) y explican del 69 al 88 % de la altura media por procedencia de la última medición dependiendo del sitio.

Las medias de las variables de producción, área basal y volumen con y sin corteza por procedencia de la última medición muestran en cada sitio altas correlaciones con los medios de diámetros y altura medidas a partir de 2,5 años de edad. El coeficiente de correlación es mayor de 0.90 en casi todos los casos (Cuadros 17, 18, 19 y 20).

Por otra parte los análisis de correlación hechos usando los valores individuales de los árboles en el sitio Celulosa (Cuadro 22) muestran correlaciones menores que las obtenidas usando medias de procedencia. La altura del primer año explica un bajo porcentaje (19-25%) de los valores de las variables de crecimiento a la edad de 6,75 años. La altura y el diámetro a los tres y cuatro años tienen mejores correlaciones con sus respectivos valores finales, sin embargo, los niveles de asociación no paracen todavía

satisfactorios, con la excepción del diámetro a los cuatro años que muestra un coeficiente de correlación de 0.92 con el diámetro final (6,75 Años).

La variable altura a los tres y cuatro años explica un 52 y un 61 % respectivamente de la producción final de volumen del árbol (6,75 años), mientras que el diámetro a esas mismas edades explica un 56 y un 74 % en el mismo orden.

En ensayos de procedencias establecidos en sitios sin factores limitantes de crecimiento y en condiciones favorables, es probable que las diferencias genéticas se manifiestan más rápidamente que en sitios con condiciones adversas. Las correlaciones encontradas en este estudio para las variables de crecimiento indican que en condiciones de trópico húmedo de elevaciones medias, las diferencias genéticas entre procedencias, si es que existen, se expresan muy temprano y que existe la posibilidad de selección a los tres o cuatro años de edad.

Dicha selección es obviamente preliminar ya que se debe tomar en cuenta otros factores como rectitud del fuste, hábitos de ramificación y bifurcación que no necesariamente se han expresado completamente a edad juvenil, aunque es posible que se den algunas manifestaciones parciales iniciales. Por otra parte, la selección temprana de procedencias será más confiable tanto mayor sean las diferencias entre procedencias, según lo indique el análisis de varianza y las pruebas de comparación de medias.

La selección de procedencias en etapas juveniles no debe considerarse como una selección definitiva y pasar así a la distribución inmediata y masiva del material seleccionado. La utilidad reside en que brinda la oportunidad de seleccionar procedencias con un alto margen de seguridad cuando las correlaciones son altas, con el fin de realizar ensayos de procedencias seleccionadas, en un ámbito geográfico y ecológico más amplio, y establecer plantaciones para la conservación de genes, validación de las procedencias selectas en diferentes sitios del área objeto del mejoramiento, ampliar

la base genética y proveer en el menor tiempo posible material de selección a nivel individual (Selección de árboles).

De las variables juveniles evaluadas el diámetro promedio es la que muestra las mayores niveles de correlación y resultados más consistentes sitio a sitio. Sin embargo, la producción bruta por unidad de área no solo depende del diámetro y la altura sino también de los valores de supervivencia. Por esta razón, resulta más apropiado evaluar la productividad bruta usando el área basal por unidad de superficie con fines de selección temprana de procedencias. Esta variable depende directamente del diámetro y de la supervivencia y es además la que muestra mayor correlación con el volumen.

Por otra parte, las correlaciones juvenil-maduro a nivel de individuo en el sitio Celulosa indican que la selección de árboles debe ser un poco más tardía que la selección de procedencias. Es probable que la alta competencia existente entre árboles y las diferencias en micrositio inhiba la manifestación de diferencias genéticas entre individuos durante un lapso mayor de tiempo o que algunos individuos inicien su crecimiento más tarde que otros debido a factores genéticos.

Desafortunadamente no se cuenta con mediciones a mayor edad y con mayor frecuencia para aclarar esta situación, cuya solución requiere de un estudio más detallado.

Cuadro 17. Coeficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Celulosa usando medias de procedencia*

(6,75)*	DAP (3,0)	DAP (4,0)	ALT (1,0)	ALT (3,0)	ALT (4,0)
DAP	0,92	0,95	0,82	0,90	0,87
ABA	0,91	0,96	0,82	0,94	0,95
ALT	0,85	0,91	0,82	0,94	0,97
VCC	0,91	0,96	0,84	0,94	0,95
VSC	0,91	0,95	0,87	0,94	0,95

* La probabilidad de $r=0$ es menor de 1% en todos los casos
+ Edad en años entre paréntesis

Cuadro 18. Coeficientes de correlación (r) juvenil-maduro en San Juan Sur usando medias de procedencia*

(6,75)*	DAP (3,0)	DAP (4,2)	ALT (1,1)	ALT (3,0)	ALT (4,2)
DAP	0,90	0,93	0,80	0,82	0,79
ABA	0,94	0,94	0,92	0,93	0,91
ALT	0,75	0,71	0,80	0,83	0,81
VCC	0,94	0,93	0,95	0,96	0,94
VSC	0,94	0,93	0,95	0,95	0,93

* La probabilidad de $r=0$ es menor de 1% en todos los casos
+ Edad en años entre paréntesis

Cuadro 19. Coeficientes de correlación (r) juvenil-maduro en San Isidro usando medias de procedencia*

(6,4)*	DAP (3,0)	DAP (4,0)	ALT (1,0)	ALT (3,0)	ALT (4,2)
DAP	0,94	0,97	0,78	0,87	0,88
ABA	0,90	0,94	0,83	0,89	0,87
ALT	0,83	0,86	0,68	0,88	0,92
VCC	0,88	0,92	0,82	0,89	0,87
VSC	0,88	0,92	0,84	0,92	0,89

* La probabilidad de $r=0$ es menor de 1% en todos los casos
+ Edad en años entre paréntesis

Cuadro 20. Coeficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Finca Thiele usando medias de procedencia*

(6,25)+	ALT (0,1)	ALT (0,7)	ALT (1,6)	ALT (2,6)	ALT (3,6)	DAP (2,6)	DAP (3,6)
DAP	0,60	0,67	0,81	0,82	0,87	0,93	0,92
ABA	0,53	0,66	0,87	0,87	0,90	0,93	0,95
ALT	0,51	0,61	0,81	0,83	0,88	0,84	0,86
VCC	0,55	0,67	0,89	0,89	0,93	0,94	0,95
VSC	0,56	0,69	0,90	0,90	0,93	0,93	0,95

* La probabilidad de $r=0$ es menor de 5% en todos los casos.

+ Edad en años entre paréntesis

Cuadro 21. Coeficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Finca Sánchez usando medias de procedencia*

(6,25)+	ALT (0,1)	ALT (0,6)	ALT (1,6)	ALT (2,5)	ALT (3,5)	DAP (3,5)
DAP	0,68	0,73	0,73	0,75	0,83	0,91
ABA	0,80	0,89	0,83	0,87	0,88	0,95
ALT	0,75	0,87	0,91	0,93	0,97	0,94
VCC	0,80	0,92	0,90	0,93	0,95	0,97
VSC	0,79	0,93	0,91	0,94	0,95	0,96

* La probabilidad de $r=0$ es menor de 5% en todos los casos.

+ Edad en años entre paréntesis

Cuadro 22. Coeficientes de correlación (r) juvenil-maduro en Celulosa usando los valores de árboles individuales*

(6,75)+	DAP (3,0)	DAP (4,0)	ALT (1,0)	ALT (3,0)	ALT (4,0)
DAP	0,83	0,92	0,50	0,72	0,78
ABA	0,81	0,90	0,50	0,70	0,75
ALT	0,68	0,72	0,44	0,74	0,87
VCC	0,77	0,86	0,49	0,72	0,78
VSC	0,75	0,84	0,50	0,72	0,77

* La probabilidad de $r=0$ es menor de 1% en todos los casos.

+ Edad en años entre paréntesis

5. DISCUSION GENERAL

La completa validez de los análisis de varianza realizados podría ser cuestionada al considerar los problemas que presenta el diseño experimental. En el capítulo 3 se discutieron algunos de ellos y se presentaron las soluciones empleadas. Sin embargo, no se tomó en cuenta las diferencias en el tamaño de parcela entre y dentro de sitios que ocurren debido a variaciones en la supervivencia y a los diferentes tamaños originales de parcela en cada sitio.

Al no incluir en el modelo los árboles dentro de parcelas y realizar análisis no ponderados de las medias de parcela, es necesario asumir que no existen interacciones procedencia-bloque. Si este factor está presente, la prueba de F puede resultar ineficiente dependiendo de la magnitud de la interacción (Sokal y Rohlf, 1981). Los análisis combinados de sitios mostraron una gran estabilidad en el comportamiento de las procedencias con relación al cambio de sitio, por lo que parece razonable asumir que no existe interacción procedencia-bloque, ya que la variación ambiental dentro de sitios es menor que la que se da entre sitios. Por otra parte, el efecto de la supervivencia en las variables área basal, volumen con y sin corteza y el porcentaje de corteza de parcela, es parte del efecto de las procedencias.

En los sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro las parcelas son pequeñas, lo que sumado al efecto de la supervivencia, puede insidrir en una pobre estimación de las medias parcelarias, que pueden ser afectadas por la ocurrencia de individuos excepcionales, lo que conlleva a un aumento del error experimental. Nótese que en el sitio La Suiza, a pesar de contar con solo dos bloques, el error experimental es casi la mitad del encontrado en los otros sitios para la mayoría de las variables (Cuadro 46, Apéndice 1). Esto puede ser atribuido a una mejor estimación de las medias debido a un

mayor tamaño de parcela (25 árboles en la parcela útil original). Gibson (1982) recomienda 36 árboles (6x6) por parcela usando los 16 centrales (4x4) como parcela útil.

Otro aspecto que merece ser comentado es la ausencia de líneas de árboles aislantes entre parcelas en San Juan Sur y San Isidro. La competencia entre parcelas puede llevar a posibles correlaciones en el error por el efecto de vecino. Sin embargo, la aleatorización en la localización de las parcelas puede reducir en gran medida este problema (Cochran, 1947).

A pesar de los problemas en el diseño, los resultados en todos los sitios muestran una gran consistencia. Por otra parte, las conclusiones extraídas concuerdan con la gran mayoría de ensayos internacionales de procedencias de estas especies, por lo que la validez de las mismas son difícilmente cuestionables.

En cuanto a las variables de producción se refiere, las procedencias Yucul y Mountain Pine Ridge de P. patula ssp. tecunumanii son las más sobresalientes en todos los sitios superando a las de P. oocarpa y a la de P. caribaea. Resultados similares se han obtenido en casi todos los ensayos internacionales en otros países, en donde otras dos procedencias de P. patula ssp. tecunumanii, Camelias y San Rafael, ambas de Nicaragua, han mostrado también un buen comportamiento (Greaves, 1980).

Por otra parte, el mejor crecimiento de las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii con respecto a la procedencia Mountain Pine Ridge de P. caribaea var. hondurensis en este ensayo, sugiere que en ciertos ambientes, la primera especie es más productiva que la segunda. Este hecho se ha dado en muchos de los ensayos a nivel tropical, en donde las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii probadas, especialmente Yucul, superan a las mejores procedencias de P. caribaea var. hondurensis (Greaves y Kemp, 1978; Greaves

1980). Sin embargo, no se ha establecido con claridad en que tipo de ambientes ocurre este fenómeno.

En Costa Rica, de acuerdo a los resultados de este estudio y a los obtenidos en un ensayo de procedencias de P. caribaea en donde se incluyó a Yucul y Mountain Pine Ridge (MPTB) como comparadores (Bird, 1984), estas procedencias de P. patula ssp tecunumanii crecen mejor que P. caribaea var. hondurensis en sitios húmedos de elevaciones medias (400 - 1200 msnm). Entre las procedencias de P. caribaea incluidas en ese ensayo se encuentra la mayoría de las mas productivas de esta especie de acuerdo a los resultados de ensayos internacionales (Gibson, 1982; Greaves 1980). Algunas de ellas como Poptún, Mountain Pine Ridge y mas recientemente Culmí ha sido las mas usadas en plantaciones comerciales en Costa Rica (Boshier y Mesén, 1986). Por otra parte, evaluaciones preliminares (1,5 años de edad) del crecimiento en altura y supervivencia de ensayos de procedencias de P. caribaea establecidos en los sitios San Carlos (170 msnm, sin estación seca) y Santa Cruz, Guanacaste (35 msnm, 5 meses de estación seca), parecen indicar que P. patula ssp. tecunumanii se comporta mejor que P. caribaea var. hondurensis en condiciones de trópico húmedo bajo, pero que no se adapta a sitios con periodos secos prolongados en áreas de poca elevación y altas temperaturas (Boshier y Mesén, 1986). En estas condiciones, Guanaja, Mountain Pine Ridge, Poptún y Culmí de P. caribaea var hondurensis muestran un comportamiento superior.

P. caribaea var hondurensis ha sido la especie de pino mas plantada en Costa Rica y en la mayor parte de los países tropicales (Lamb, 1973). Sin embargo, a la luz de los resultados, cabe esperar que esta especie sea sustituida en un futuro próximo por P. patula ssp tecunumanii en programas de reforestación en áreas tropicales húmedas y probablemente en otras condiciones que están aún por ser identificadas.

Además de mostrar un mejor crecimiento en sitios húmedos en Costa Rica, la procedencia Yucul presenta otras ventajas silviculturales sobre Mountain Pine Ridge de P. caribaea var. hondurensis, tales como un menor porcentaje de corteza, producción de internodios de longitud uniforme, ausencia de crecimientos tipo "cola de zorro", menos bifurcaciones y fustes más rectos. Greaves (1980), en su revisión de los ensayos internacionales de estas especies, encontró las mismas diferencias y menciona que, en general, las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii de Nicaragua, Yucul, Camelias y San Rafael, producen árboles con menos defectos en el fuste y la copa que las procedencias de P. caribaea.

La procedencia Mountain Pine Ridge (MPTB) de P. patula ssp. tecunumanii, se comporta diferente a las procedencias de Nicaragua de esta especie. Aunque también presenta un bajo porcentaje de corteza, muestra menos uniformidad en la longitud de los internodios y una mayor cantidad de defectos en forma del fuste. En este sentido, es similar a Mountain Pine Ridge (MCHB). Sin embargo, en este ensayo MPTB presenta una menor frecuencia de crecimiento tipo "cola de zorro", los que a su vez son de menor longitud que los de MCHB.

Por otra parte, según los resultados obtenidos, las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii son las que producen mayor cantidad de ramas por verticilo. Sin embargo, el efecto negativo de este factor en la calidad de la madera es atenuado por el hecho de que las ramas son delgadas (Greaves, 1980). A diferencia de otras características menos modificables a través de prácticas silviculturales, la producción de nudos en la madera puede ser controlada mediante un programa adecuado de podas. Sin embargo, en la mayoría de los países latinoamericanos el aumento de la calidad por ausencia de nudos no se traduce en un aumento en el precio de la madera.

Otra desventaja que presentan las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii y las de P. oocarpa en comparación con P. caribaea, es una mayor susceptibilidad a volcadura de

árboles y quebraduras del ruste por efecto de vientos fuertes (Liegel, 1984a). La procedencia Mountain Pine Ridge (MPTB), sin embargo, muestra, en este sentido un mejor comportamiento, similar a algunas de las procedencias de P. caribaea var hondurensis (Greaves, 1978; Liegel, 1984a).

Las diferencias en la resistencia a daños por vientos fuertes entre P. patula ssp tecunumanii, P. oocarpa y P. caribaea podría atribuirse a diferencias en la calidad de la madera y en la resistencia al viento que ofrecen las copas de los árboles (Greaves, 1982). El segundo de estos factores puede ser realmente la verdadera causa del fenómeno. Se ha encontrado que P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii producen madera de igual o mayor densidad que P. caribaea (Durdy, 1987; Wright, Gibson y Barner, 1986) y aparentemente no hay razón para suponer que la situación sea diferente en otras propiedades físicas o mecánicas de la madera. Por otra parte, las copas de los árboles de P. oocarpa, y aún más las de las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii de Nicaragua, ofrecen mayor resistencia al viento que las de P. caribaea. Esto se debe a la producción de una mayor cantidad de ramas por verticilo y, sobre todo, a la producción de internodios de longitud estable y menor.

Dentro de las procedencias continentales de P. caribaea var. hondurensis, las costeras tienden a producir internodios mas largos que las del interior, las que presentan copas más parecidas a las de P. oocarpa (Greaves, 1980). Este hecho concuerda con la menor incidencia de daños por viento en las procedencias costeras en comparación con las del interior, como ha sucedido en Australia (Nikes et al, 1980) y en Puerto Rico (Liegel, 1984a)

El fenómeno global tipo de copa-resistencia al viento parece estar relacionado, entre y dentro de las especies mencionadas, con la distancia a la costa de sus poblaciones continentales naturales y, por ende, con la frecuencia con que son afectadas por los vientos fuertes y huracanes que ocurren

en la Cuenca del Caribe. La producción de internodios más largos facilita el paso del viento por el interior de la copa de los árboles y ante la ocurrencia de huracanes, la probabilidad de supervivencia y de dejar descendencia es mayor. Esto podría explicar también el hecho de que la procedencia Mountain Pine Ridge (Belice) de P. patula ssp. tecunumanii, a pesar de que produce muchas ramas por verticilo, presenta internodios más largos y es menos susceptible a daños por viento que las procedencias de P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii de Nicaragua, Honduras y Guatemala.

Por otra parte, también es posible que la mayor frecuencia de vientos fuertes haya influido para que las procedencias costeras desarrollen sistemas de raíces que permitan un mejor "anclaje". Sin embargo, esta hipótesis no ha sido estudiada.

Costa Rica no ha sido afectada hasta ahora por los huracanes que ocurren en la Cuenca del Caribe, ya que estos se dirigen hacia las costas de la sección norte de Centroamérica, el Golfo de México y Florida. Sin embargo, al oeste del país ocurren vientos relativamente fuertes durante la estación seca, principalmente en los pasos entre las montañas de la Cordillera de Guanacaste. A pesar de que los vientos son menos fuertes que los de los huracanes caribeños, no es recomendable establecer plantaciones usando P. patula ssp. tecunumanii en estos sitios, hasta tanto no se evalúe el efecto de este factor en esa región.

Los resultados obtenidos en esta evaluación indican también que las procedencias de P. oocarpa, aunque muestran variabilidad entre ellas, tienen un comportamiento diferente al de las procedencias de las otras dos especies incluidas en el ensayo. En general, presentan un crecimiento inferior, mayor porcentaje de corteza, menor cantidad de ramas por verticilo, mayor cantidad de árboles bifurcados y bifurcaciones por árbol que la de P. patula ssp. tecunumanii.

Con respecto a la procedencia de P. caribaea, se diferencian en que, además de ser menos productivas, producen internodios de longitud más corta y uniforme, mayor cantidad de ramas por unidad de longitud del fuste, mayor número de bifurcaciones y árboles de fuste más recto. Como excepciones a estas tendencias generales tenemos que la procedencia Mal Paso es la que presenta el menor porcentaje de árboles bifurcados y número de bifurcaciones por árbol y las procedencias Pimientilla, Mal Paso y Pueblo Viejo, junto con Mountain Pine Ridge (MPTB), son las que producen los árboles de peor forma del fuste.

De las procedencias de P. oocarpa, Pueblo Viejo muestra un comportamiento muy diferente y las peores características con respecto a cualquiera de las procedencias evaluadas. Se distingue por ser la de menor crecimiento y producir árboles de peor forma y, a pesar de que presenta el menor número de ramas por verticilo de todas las procedencias, es la que produce más verticilos y ocupa el segundo lugar en el número de ramas por unidad de longitud del fuste. Esta procedencia muestra un comportamiento similar al de las procedencias de P. oocarpa de los estados del sur de México, las que han presentado un comportamiento indeseable en las plantaciones y ensayos en que han sido probadas en el trópico (Greaves, 1982).

Las procedencias Dipilto y Villa Santa son las más sobresalientes de las de P. oocarpa evaluadas. Ambas muestran un comportamiento similar en la mayoría de las características. Además de ser las más productivas de la especie, ocupan los primeros lugares en rectitud del fuste y obtuvieron valores casi idénticos para las variables número de verticilos, ramas por verticilo, porcentaje de árboles bifurcados, número de bifurcaciones y, en menos grado, el porcentaje de corteza. Esta similitud se da también a nivel de características morfológicas de acículas y conos (Mc Carter y Birks, 1985).

Durante la evaluación de campo se observó que algunos árboles de Dipilto y Villa Santa son similares a los de P. patula ssp. tecunumanii, aunque la alta variabilidad existente

a temprana edad no permite una identificación definitiva. Sin embargo, el hecho sugiere que el buen comportamiento de Dipilto y Villa Santa podría estar relacionado con algún nivel de mezcla con P. patula ssp. tecunumanii, ya sea por la presencia de individuos híbridos, individuos puros de P. patula ssp. tecunumanii o por la inclusión, dentro de las poblaciones genéticas de P. oocarpa en esas localidades, de algunos genes de P. patula ssp. tecunumanii a través de flujos limitados y ocasionales entre ambas especies. En algunas procedencias de P. oocarpa como Bucaral, Conacaste y Cañas de Guatemala y +Angeles de Honduras se ha presentado un fenómeno similar en los ensayos internacionales. Greaves (1982) menciona que estas procedencias tienen un buen comportamiento en varios países y algunos de sus árboles tienen la forma del fuste y de la copa similar a las de la procedencia de P. patula ssp. tecunumanii de Nicaragua. El análisis de la posición de los canales resiníferos en las acículas de los árboles podría ayudar a aclarar la composición taxonómica de estas procedencias.

Con base en estas observaciones y en el mejor comportamiento mostrado por las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii de Belice y Nicaragua, se podría plantear la hipótesis de que la superioridad mostrada por las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii sobre las de P. oocarpa en ambientes exóticos tropicales, es generalizable para las procedencias de todo el ámbito de distribución natural común a ambas especies. Lamentablemente, los ensayos internacionales de P. oocarpa contienen una pobre representación de P. patula ssp. tecunumanii limitada aparentemente a las procedencias Mountain Pine Ridge, Yucul, Camelias y San Rafael.

Sin embargo, algunos autores dan algunas indicaciones que apoyan la hipótesis planteada. Styles (1985) menciona que P. patula ssp. tecunumanii es probablemente el pino que alcanza las mayores dimensiones y que tiene la mejor forma de todos los pinos de América Central. El nombre de P. oocarpa var. ochoteranae, que también se ha usado para designarlo, ha sido

utilizado por muchos forestales en el pasado para denominar procedencias o árboles de P. oocarpa de forma y crecimiento superior, las cuales probablemente son en realidad P. patula ssp. tecunumanii. (Styles, 1976).

Por otra parte, las recolecciones (EM70 y EM71) de P. oocarpa efectuadas por Morthenson (1969) en Jitotol, Chiapas, México, incluían en realidad dos grupos taxonómicamente diferentes (Greaves, 1982). El lote EM70 fue identificado por Morthenson como P. oocarpa var. ochoterenae. En ensayos realizados en Australia y el Este de Africa, la procedencia Jitotol (EM70) mostró un comportamiento superior al resto de las procedencias mexicanas de P. oocarpa y comparable con el de las mejores procedencias centroamericanas (Greaves y Dyson, 1977). Este lote produjo árboles de crecimiento rápido, de buena forma el fuste y con corteza café rojiza con escamas delgadas de apariencia papelosa, es decir, similares a las de P. patula ssp. tecunumanii. El lote EM71 produjo algunos árboles como los de EM70 y otros de crecimiento lento, malformados, de corteza café oscuro a grisácea formada por placas cuadrangulares separadas por fisuras profundas en individuos maduros. Estos últimos corresponden con P. oocarpa típico. Styles (1976), reclasificó P. oocarpa var. ochoterenae como P. patula var. longipedunculata y más recientemente Mc Carter y Birk (1985) aportan evidencia de que esta variedad es también P. patula ssp. tecunumanii. Las procedencias de P. patula var. longipedunculata del sur de México y de P. patula ssp. tecunumanii de América Central no parecen ser en realidad diferentes, ni las respectivas descripciones hechas por Styles, por lo que aparentemente no hay razón para pensar que sean taxones diferentes. Sin pretender definir su verdadera identidad taxonómica, los ejemplos anteriores sugieren que existe un pino (P. patula ssp. tecunumanii) desde el sur de México hasta Nicaragua que muestra un comportamiento superior en ambientes exóticos y en los bosques naturales, que el de P. oocarpa cuando se comparan procedencias o poblaciones de la misma región de origen

Las diferencias entre P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii se pueden explicar por diferencias en el nicho que ocupan y obviamente, por diferencias en las presiones de selección que modelan sus estructuras genéticas.

En su área de distribución natural, P. patula ssp. tecunumanii tiende a crecer en sitios más húmedos y en suelos más fértiles y profundos que los que ocupa P. oocarpa (Styles, 1985, Johnson et al, 1973). Ecológicamente y en relación a las variaciones de humedad y condiciones de suelo, en las montañas de América Central los bosques de latifoliadas se encuentran en los extremos más favorables y los bosques de pino, dominados por P. oocarpa en las condiciones más limitantes. P. patula ssp. tecunumanii ocupa aparentemente un lugar intermedio entre estas dos situaciones. Aunque se le encuentra en rodales puros, normalmente forma bosques mixtos asociado con otras coníferas, algunas de ellas como Cupresus lusitanica más exigentes en fertilidad que algunos pinos tropicales, y con especies latifoliadas como Liquidambar styraciflua y algunos Quercus. En estos bosques se presentan estratos arbustivos definidos florísticamente más ricos y diversos que los de bosques de P. oocarpa. Estos bosques a menudo se entremezclan o limitan con bosques de latifoliadas dominados por el género Quercus (Styles, 1985).

Para competir exitosamente con las latifoliadas en estos bosques, es necesario que P. patula ssp. tecunumanii haya desarrollado las adaptaciones que le permitan aprovechar y traducir en crecimiento las mejores condiciones edáficas y climáticas. Por otra parte si los fuegos naturales son menos frecuentes en estos ambientes, una mayor cantidad de energía puede ser invertida en el desarrollo de la parte aérea desde muy temprano en la vida del individuo. En bosques con fuegos frecuentes, algunas especies desarrollan primero su sistema de raíces como preparación para un desarrollo rápido y posterior de la parte aérea y sobrepasar así en el menor tiempo posible los fuegos que normalmente se dan en el sotobosque.

En vista de que P. patula ssp. tecunumanii es una especie exigente de luz, el crecimiento de la parte aérea probablemente ha sido encausado por la competencia por luz a un crecimiento rápido en altura desde temprana edad para alcanzar lo más pronto posible el dosel superior. El hecho de que las ramas en este pino sean delgadas y cortas (Greaves, 1980, Styles, 1985) apoya la idea de que una gran parte de la energía captada por ellas no se invierte en su propio desarrollo y que se utiliza en otras partes del árbol, especialmente en el desarrollo del fuste. Esto podría explicar además, la baja producción de conos típica de este taxón. La forma del fuste, posiblemente, también se ha visto afectada positivamente por una mayor densidad de especies y de árboles en los bosques donde crece P. patula ssp. tecunumanii. En general, es conocido que las poblaciones de áreas húmedas tienen mejor forma del fuste y un mayor crecimiento en altura que las poblaciones de zonas secas en muchas especies tropicales. Por ejemplo, este fenómeno es muy claro con la especie Cordia alliodora en Costa Rica. Al existir más disponibilidad de agua en el suelo en zonas húmedas, las posibilidades de crecer en altura son mayores, ya que se necesita invertir menos energía para llevar el agua hasta la copa. Pero no basta con que exista dicha posibilidad, sino que se tienen que desarrollar las adaptaciones genéticas para aprovechar el recurso hídrico y por tanto poder competir con éxito para alcanzar el dosel superior. La misma situación se da con respecto a una mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo. La estrategia de las especies o poblaciones de bosques secos, es por lo general, desarrollar desde temprana edad una copa ancha y menos alta que las de zonas húmedas, lo que es energéticamente más económico y físicamente más factible, en condiciones de déficit hídrico.

Además, el hecho de que P. patula ssp. tecunumanii tenga una corteza más delgada que P. oocarpa también podría ser explicado por una menor frecuencia de incendios en los ambientes donde evolucionó P. patula ssp. tecunumanii.

Si bien es cierto, algunas procedencias de P. patula ssp. tecunumanii como Yucul, Camelias y San Rafael provienen de sitios con estación seca marcada y suelos relativamente pobres, y que esto modifica en alguna medida sus frecuencias genéticas, también es cierto que todas sus poblaciones provienen de una base común y que conservan y comparten una gran parte del material genético que las agrupa y las distingue, y que al fin y al cabo hace que formen una unidad filogenética definida. Esto obviamente es reforzado por los flujos genéticos que ocurren o han ocurrido entre sus poblaciones.

Resulta evidente la necesidad de ampliar el ámbito de procedencias de P. patula ssp. tecunumanii a probar en futuros ensayos. De esta forma no solo se lograría identificar otras procedencias con potencial económico para sitios húmedos tropicales y probablemente otras áreas ecológicas, sino que se obtendría un mejor conocimiento de la variabilidad del taxón.

Por otra parte, la selección de las procedencias Yucul y Mountain Pine Ridge (MPTB) para ser usadas en plantaciones comerciales en sitios húmedos de menos de 1200 msnm, los que representan la mayor parte del territorio de Costa Rica, y para el desarrollo de poblaciones mejoradas, es apoyada por el comportamiento estable de estas procedencias dentro de ese ámbito de condiciones ambientales, y por las altas correlaciones juveniles maduro obtenidas.

6. CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos en este estudio y de la literatura publicada sobre ensayos internacionales de procedencias de P. patula ssp. tecunumanii, P. oocarpa y P. caribaea, se concluye que:

- i. Las diferencias fenotípicas observadas entre procedencias se explican por diferencias entre las frecuencias génicas que controlan las características evaluadas.
- ii. La mayor parte de las diferencias encontradas "entre procedencias", se debe a las diferencias que existen entre P. oocarpa, P. caribaea var. hondurensis y P. patula ssp. tecunumanii. La procedencia Pueblo Viejo (Huehuetenango, Guatemala) de P. oocarpa, por su parte, muestra un comportamiento muy diferente y las peores características, en comparación con cualquier otra procedencia de las evaluadas. En este sentido presenta una gran similitud con las procedencias de P. oocarpa de los estados del sur de México, las cuales han demostrado no ser aptas para ser utilizadas en los trópicos.
- iii. Las variables de crecimiento, la producción de corteza, la rectitud del fuste y los hábitos de ramificación evaluados son fuertemente controlados por factores genéticos. Esto supone una ventaja para futuros trabajos de mejoramiento. La supervivencia y la producción de bifurcaciones son las características más afectadas por factores ambientales.
- iv. Las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii, Yúcul de Nicaragua y Mountain Pine Ridge de Belice, muestran un mayor vigor y crecimiento que las procedencias de P. oocarpa y P. caribaea en condiciones de trópico húmedo de elevaciones medias en Costa Rica. Este resultado es el mismo que los obtenidos en la gran mayoría de ensayos

internacionales en países tropicales, establecidos en una gran variedad de sitios.

- v. Las procedencias de *P. patula* ssp. *tecunumanii* evaluadas son las que producen menor cantidad de corteza en términos porcentuales. Presentan en este sentido, un mejor comportamiento que las procedencias de *P. oocarpa* y la de *P. caribaea* incluidas en el ensayo.
- vi. Las procedencias más productivas presentan algunas características indeseables en los hábitos de ramificación evaluados. Yúcul, Mountain Pine Ridge (MPTB) y Dipilto son las que producen mayor cantidad de ramas por verticilo. Particularmente Yúcul es la que presenta mayor cantidad de ramas por unidad de longitud del fuste de todas las procedencias estudiadas. Por otra parte, las dos procedencias de Mountain Pine Ridge (MPTB y MCHB), especialmente la de *P. caribaea*, son las que muestran mayor inestabilidad en la longitud de los internodios que producen. MPTB presenta, sin embargo, una frecuencia notablemente menor de crecimientos tipo "cola de zorro", los cuales son a la vez de menor longitud que los de MCHB.
- vii. La producción de bifurcaciones, a pesar de ser una de las características menos determinada por factores genéticos, muestra un ámbito amplio de valores para las medias de las procedencias. Esto hace suponer que el diseño empleado no es apropiado para detectar posibles diferencias entre procedencias. El índice de bifurcación (IBI) no es apropiado para evaluar el hábito de bifurcar. Este índice confunde caracteres que se manifiestan independientemente y cuyo efecto combinado puede oscurecer diferencias entre procedencias. Además, favorece a las procedencias con menor crecimiento en altura.

- viii. Las procedencias Yucul y Mountain Pine Ridge de P. patula ssp. tecunumanii y Mal Paso de Guatemala, son las que muestran mejores hábitos en la producción de ejes ortotrópicos. Estas procedencias son las que presentan menor frecuencia de árboles bifurcados y menor número de bifurcaciones por árbol. El comportamiento de P. caribaea (MCHB) se puede considerar apropiado y similar al de las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii. Dipilto tiene en este estudio, un comportamiento inferior al de las procedencias mencionadas.
- ix. Las procedencias más productivas presentan diferencias en la rectitud del fuste. Yucul y Dipilto se encuentran entre las mejores procedencias para esta característica, mientras que las procedencias de Belice (MPTB y MCHB) muestran un comportamiento indeseable debido a una mayor cantidad de torceduras en el fuste. Ambas se encuentran entre las procedencias de peor forma. La procedencia Villa Santa, quinta en la producción de volumen sin corteza, es la que presenta mayor proporción de árboles bien formados, por lo que podría tomarse en cuenta para mejorar la calidad del fuste en una eventual estrategia de mejoramiento de poblaciones múltiples.
- x. Las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii y P. caribaea de Mountain Pine Ridge, se comportan de manera similar en varios aspectos: producción de internodios anormalmente largos; calidad del fuste inferior y de acuerdo a la literatura, presentan menor cantidad de daños por efecto de vientos fuertes en comparación con el resto de las procedencias de P. oocarpa y P. patula ssp. tecunumanii. Este fenómeno supone presiones de selección similares para ambas procedencias para los genes que controlan estas características y/o un posible y limitado flujo de genes entre ambas especies en esa región.

xi. Las procedencias de P. oocarpa muestran relación entre la latitud de origen y el crecimiento, los hábitos de ramificación y la rectitud del fuste. En general, las procedencias de Guatemala tienen un crecimiento menor, mayor cantidad de verticilos, menos ramas por verticilo y peor forma del fuste. Las procedencias de Nicaragua muestran mayor vigor, internodios más largos, mayor cantidad de ramas por verticilo y mejor forma del fuste. Dentro de este patrón, las procedencias de Honduras presentan un comportamiento intermedio. Las del sureste se asemejan más a las de Nicaragua y las de la región central y oeste a las de Guatemala.

xii. En general, y como ha sido informado en experimentos similares, las procedencias muestran gran estabilidad en su comportamiento en la mayoría de las variables estudiadas. Este hecho brinda un mayor nivel de confianza en la selección de procedencias de alta productividad en un amplio espectro de sitios. El único caso de potencial importancia económica es el de procedencia Dipilto que mejora su crecimiento en los sitios de mayor elevación (900 - 1200 msnm).

Los resultados encontrados contrastan con los de ensayos de procedencias de P. caribaea en donde la interacción procedencia-sitio es importante para la mayor parte de las características. La mayoría de las procedencias de esta especie muestran un comportamiento inestable.

xiii. En condiciones de trópico húmedo de elevaciones medias en Costa Rica, y sin factores limitantes especiales, las posibles diferencias genéticas entre procedencias de estas especies se manifiestan a temprana edad (3-4 años), lo que permite una selección temprana preliminar con un alto nivel de confianza de acuerdo al análisis de correlación juvenil-maduro efectuado. La selección de árboles individuales debe hacerse a mayor edad aunque las correlaciones también fueron altas.

xiv. El tamaño de parcela utilizado en los sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro, no parece adecuado para lograr una buena estimación de las medias y reducir el error experimental. En el sitio La Suiza, con 25 árboles en parcela útil y solamente dos repeticiones, el error experimental es casi la mitad del encontrado en los otros sitios para la mayoría de las variables.

7. RECOMENDACIONES

- i. Seleccionar los mejores árboles dentro del ensayo, de las procedencias Yúcul y Mountain Pine Ridge de P. patula ssp. tecunumanii, para establecer huertos semilleros experimentales en áreas con climas potencialmente adecuados para la producción de semilla en Costa Rica.
- ii. Establecer plantaciones con las procedencias Yúcul y Mountain Pine Ridge de P. patula ssp. tecunumanii en varios sitios de Costa Rica, tratando de abarcar el mayor ámbito de condiciones ambientales dentro del área objeto de mejoramiento. Estas plantaciones deberán cumplir con los siguientes objetivos:
 - a) Conservación ex-situ de genes de estas procedencias.
 - b) Validación de la especie a nivel de plantaciones comerciales.
 - c) Ampliar la base genética y proveer material de selección para el desarrollo de poblaciones adaptadas a un amplio espectro de sitios.
 - d) Desarrollo de técnicas de manejo silvicultural y elaboración de modelos de crecimiento para estas procedencias.
 - e) Posible manejo y utilización como rodales semilleros
- iii. Efectuar introducciones de las procedencias Las Camelias y San Rafael, ambas de P. patula ssp. tecunumanii, con los mismos fines que los mencionados en el punto anterior.
- iv. Efectuar ensayos de procedencias selectas con el objeto de evaluar su comportamiento en áreas ecológicas que aún no han sido cubiertas en Costa Rica y de establecer

mejores comparaciones con P. caribaea var. hondurensis. Las áreas ecológicas a cubrir son:

- a) La región húmeda del Atlántico de Costa Rica abajo de 400 msnm.
- b) Las regiones montañosas entre 1200 y 2000 msnm (sin incluir P. caribaea), incluyendo procedencias de alta elevación de P. patula ssp. tecunumanii.
- c) Las áreas con estación seca definida y prologanda, especialmente en las colinas de la provincia de Guanacaste. En esta zona ocurren vientos fuertes durante la estación seca. Es recomendable establecer un ensayo, incluyendo P. patula ssp. tecunumanii, en uno de los sitios mas afectados (pasos entre montañas), para evaluar el efecto de este factor.

Estos ensayos podrian incluir las procedencias Yúcul, Mountain Pine Ridge, Las Camelias y San Rafael de P. patula ssp. tecunumanii y las mejores procedencias de P. caribaea var. hondurensis considerando los resultados de los ensayos internacionales en diferentes áreas ecológicas. En las regiones altas se debe tomar en cuenta la procedencia Dipilto y eventualmente alguna de las procedencias de P. patula ssp. tecunumanii de las regiones de mayor elevación de Guatemala u Honduras.

- v. Realizar estudios comparativos de las propiedades de la madera de las procedencias más productivas.
- vi. Realizar pruebas de descendencia de árboles seleccionados de las mejores procedencias.
- vii. Efectuar lo más pronto posible raleos en el ensayo, de tal forma que no afecten diferencialmente a las procedencias.

- vii. Continuar las evaluaciones del ensayo y preservar las parcelas de las mejores procedencias con fines de conservación.
- viii. Evaluar, a nivel general, la posible existencia de interacciones procedencia-sitio de las mejores procedencias de P. patula ssp. tecunumanii y P. caribaea var. hondurensis, considerando la situación dentro y entre estas especies. Este estudio debe contemplar factores ambientales concretos y no la respuesta general en cada sitio (índice ambiental), para lograr resultados de utilidad práctica. La información recopilada por el Instituto Forestal de Oxford de los ensayos internacionales de procedencias de estos pinos, ofrece la oportunidad de realizar el estudio propuesto.
- ix. Efectuar recolecciones de P. patula ssp. tecunumanii de las poblaciones de áreas ecológicas que aún no han sido exploradas, con el fin de determinar el ámbito de variabilidad que presenta y su importancia económica.
- x. Incluir P. patula ssp. tecunumanii en los proyectos de investigación silvicultural a nivel de países y en proyectos regionales en América Central.

8. LITERATURA CITADA

- AGUILAR, J.I. 1962. Pinos de Guatemala. La Aurora, Guatemala, Ministerio de Agricultura. 33 p.
- BIRD, N.M. 1983. An evaluation of a provenance trial of Pinus caribaea Morelet in Costa Rica, Central America. B.Sc. Thesis. Aberdeen, Inglaterra, University of Aberdeen. 113 p.
- _____. 1984. Variation in volume overbark, stem straightness and longest internode length at five years of age between ten provenances of Pinus caribaea Morelet and two provenances of Pinus oocarpa Schiede in Costa Rica. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 159-167.
- BIRKS, J.S.; BARNES, R.D. 1985. Multivariate analysis of data from International Provenance Trials of Pinus oocarpa / Pinus patula ssp. tecunumanii. Commonwealth Forestry Review (G.B.) 64(4):367-374.
- BIRKS, J.S.; McCARTER, P.S. 1985. Pinus patula subspecies tecunumanii. The application of numerical techniques to some problems of its taxonomy. Commonwealth Forestry Review. (G.B.) 64(2):117-132.
- BOSHIER, D.H.; MESEN, J.F. 1986. Proyecto de Mejoramiento Genético de Arboles del CATIE: estado de avance y principales resultados. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 18 p. (Presentado en el Congreso Forestal Nacional (I, 1986, San José, C.R.)).
- BRIGDEN, L.G.; CRACIUN, G.C.; WILLIAMS, E.R. 1984. Pinus oocarpa - Provenance testing in the Northern Territory, Australia and a comparison with Pinus caribaea. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 186-187.
- BURLEY, J. 1969. Methodology for provenance trial in the tropics. Unasyuva (Italia) 23(3):24-28.
- CALLAHAM, R.Z. 1964. Provenance research: investigation on genetic diversity associated with geography. Unasyuva (Italia) 18(2-3):40-50.

- COCHRAN, W.G. 1947. Some consequences when the assumptions for the analysis of variance are not satisfied. *Biometrics* (EE.UU.) 3(1):22-38.
- COMBE, J.; GEWALD, N.J. 1979. Guía de campo de los ensayos forestales del CATIE en Turrialba, Costa Rica. Turrialba, CATIE. 378 p.
- CHAGALA, E.M.; GIBSON, G.L. 1984. Pinus oocarpa Schiede international provenance trial in Kenya at eight years. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 191-199.
- DURDY, H, 1987. Wood density variation on provenances of Pinus caribaea in Costa Rica. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 25 p. (Informe Interno Proyecto Mejoramiento Genético Forestal, sin publicar).
- DVORAK, W.S. 1984. Seed collections of coniferous species in Central America and Mexico: A summary of the activities of the CAMCORE cooperative since 1980. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 500-509.
- DYSON, W.G.; GREAVES, A. 1976. A list of East African replicated provenance trials of Pinus caribaea and Pinus oocarpa. East African Agriculture and Forestry Research Organization. Forestry Technical Note no.37. 44 p.
- EBERHART, S.A.; RUSSELL, W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science* (EE.UU) 6(1):36-40.
- EGUILUZ-PIEDRA, T. 1986. Taxonomic relationships of Pinus tecunumanii from Guatemala. *Commonwealth Forestry Review* (G.B.) 65(4):303-313.
- _____. PERRY, J.P. 1983. Pinus tecunumanii: una especie nueva de Guatemala. *Ciencia Forestal* (México) 8(4):3-22.
- EVANS, H.B.L.; SABIDO, O.A. 1980. Pinus caribaea Morelet provenance trials in Belize. In IUFRO Symposium and Workshop on Genetic Improvement and Productivity of Fast Growing-Tree Species (1980, Aguas de Sao Pedro, Sao Paulo, Brazil).

- FALKENHAGEN, E.R. 1977. Pinus caribaea Morelet provenance variation in South Africa. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 356-369.
- FERREIRA, M.; KAGEYAMA, P.Y. 1977. Programme for genetic improvement of populations of Pinus oocarpa Schiede in Brazil by the IPEF. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.2, p. 643-654.
- FINLAY, K.W.; WILKINSON, G.N. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. Australian Journal of Agricultural Research (Australia) no.14:742-754.
- FRANKLIN, E.C. 1978. Juvenile-mature correlations. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 205-212.
- GIBSON, G.L. 1982. Genotype-environment interactions in Pinus caribaea. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. 112 p.
- _____. BARNES, R.D. 1986. A method to assess stem straightness in tropical pines. Commonwealth Forestry Review (G.B.) 65(2):168-171.
- GOLFARI, L.; BARRETT, W.H.G. 1967. Comportamiento de las coníferas cultivadas en Puerto Piray, Misiones. Idia (Argentina) Suplemento Forestal no.4:31-52.
- GOMEZ MEZA, M.V. 1983. Análisis estadístico del modelo de Eberhart y Russell y una metodología multivariada alternativa. Tesis Mag.Sc. Chapingo, México, Universidad Autónoma de Chapingo. 123 p.
- GOMEZ-POMPA, A. 1973. Ecology of the vegetation of Veracruz. In Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Amsterdam, Elsevier Scientific Publishing Company. p. 73-148.
- GOUDET, J.P. 1975. Plantation expérimentales d'espèces papetières en Côte d'Ivoire. Bois et Forêt des Tropiques (France) no.159:3-27.

- GRANHOF, J.J. 1977 Four years development of Pinus oocarpa Schiede in the International Provenance Trials of 1972 at two locations in Thailand. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.2, p.583-587.
- GREAVES, A. 1978. Description of seed sources and collections for provenances of Pinus caribaea. Commonwealth Forestry Institute. Tropical Forestry Paper no.12. 98 p.
- _____. 1978a. Tour Report - Visit to Queensland, Australia, 22nd October to 10th November, 1978. Commonwealth Forestry Institute, Oxford University. 25 p. (mimeografiado).
- _____. 1979. Descriptions of seed sources and collections for provenances of Pinus oocarpa. Commonwealth Forestry Institute. Tropical Forestry Paper no.13. 144 p.
- _____. 1980. Review of the Pinus caribaea Morelet and Pinus oocarpa Schiede International Provenance Trials, 1978. Commonwealth Forestry Institute. Occasional Paper no. 12. 89 p.
- _____. 1981. Progress in the Pinus caribaea Morelet and Pinus oocarpa Schiede International Provenance Trials. Commonwealth Forestry Review (G.B.) 60(1):35-43.
- _____. 1982. Pinus oocarpa. Forestry Abstracts (G.B.) 43(9):503-532.
- _____. DYSON, W.G. 1977. Early growth of the Jitotil provenance of Pinus oocarpa Schiede in East Africa. East African Agriculture and Forestry Research Organization. Forestry Technical Note no. 38. 16 p.
- _____. KEMP, R.H. 1978a. International Provenance Trials - Pinus caribaea Morelet. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 302-310.
- _____. KEMP, R.H. 1978b. International Provenance Trials - Pinus oocarpa Schiede. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.2, p. 552-562.

- HASTENRATH, S. 1968. Certain Aspects of the three-dimensional distribution of climate and vegetation belts in the mountain of Central American and Southern Mexico. In Geo-ecology of the mountainous regions of the Tropical Americas. Ed. by C. Troll. Bonn, Ferd Dümmlers Verlag. p. 122-130. (Colloquium Geographicum; Band 9).
- HUGHES, J.F.; WILLAN, R.L. 1979. Política, planificación y objetivos. In Manual sobre investigaciones de especies y procedencias con referencia especial a los trópicos. Comp. por J. Burley y P J. Wood. Commonwealth Forestry Institute. Tropical Forestry Paper no.10/10A. p. 4-14.
- HUNT, D.R. 1962. Some notes on the pines of British Honduras. Empire forestry Review (G.B.) 41(2):134-145.
- JAMES, J.W. 1975. Genetical consideration in large field experiments. In Developments in field experiment design and analysis. V.J. Bofinger; J.L. Wheeler. Farnham Royal, UK, CAB. p. 155-168. (Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops. Bulletin no.50).
- JOHNSON, M.S.; CHAFFEY, D.R.; BIRCHALL, C.J. 1973. A forest inventory of part of the Mountain Pine Ridge, Belize. Land Resource Study, Land Resources Division, Overseas Development Administration, no.13. 127 p.
- KAGEYAMA, P.R. 1977. Variacao genetica entre procedencias de Pinus oocarpa Schiede na regioao de Agudos. Tesis Mag.Sc. Piracicaba, Brasil, Universidad de Sao Paulo. 90 p.
- KAUMI, S.Y.S. 1977. Pinus caribaea Morelet international provenance trials. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 376-385.
- KEMP, R.H. 1973. International provenance research on Central American pines. Commonwealth Forestry Review (G.B.) 52(1):55-66.
- KOZLOWSKI, T.T.; GREATHOUSE, T.E. 1970. Shoot growth and form in pines in the tropics. Unasylva (Italia) 24(4):6-14.
- LAMB, A.F.A. 1973. Pinus caribaea. Fast growing timber trees of the lowland tropics. Oxford, Inglaterra, Universidad de Oxford. v.1. 272 p.

- LIEGEL, L.H. 1984a. Assessment of hurricane rain-wind damage in Pinus caribaea and Pinus oocarpa provenance trials in Puerto Rico. Commonwealth Forestry Review (G.B.) 63(1):47-53.
- _____. 1984b. Growth and performance in young Pinus oocarpa provenance trials in Puerto Rico on eight sites. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 324-325.
- _____. 1984c. Ten years growth results of Pinus caribaea and Pinus oocarpa provenance trials in Puerto Rico. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 326-327.
- MARTIN, B. 1971. Premiers travaux d'amélioration génétique des arbres forestiers en République Populaire du Congo. Deuxième Partie. Les pins tropicaux. Bois et Forêt des tropiques (France) 139:27-42.
- MATHENSON, A.C.; RAYMOND, C.A. 1984. Provenance x environment interaction: its detection, practical importance and use with particular reference to tropical forestry. In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 81-117.
- MCCARTER, P.S.; BIRKS, J.S. 1985. Pinus patula subspecies tecunumanii. The application of numerical techniques to some problems of its taxonomy. Commonwealth Forestry Review (G.B.) 64(2):117-132.
- MITTAK, W.L. 1977. Fortalecimiento al sector forestal. Guatemala. Estudios para la reforestación nacional. Guatemala, FAO, Documento de Trabajo 25. 64 p.
- MORTENSON, E. 1969. Report from an expedition to Mexico and Central America to obtain seeds of tropical pines. East African Agriculture and Forestry Research Organization, Muguga. 28 p. (mimeografiado).
- MULLIN, L.J.; GOUGH, J.; CARTER, D.T. 1980. Provenance trials of Pinus caribaea Morelet in Zimbabwe. In IUFRO Symposium and Workshop on Genetic Improvement and Productivity of Fast Growing-Tree Species (1980, Aguas de Sao Pedro, Sao Paulo, Brazil).

- MULLIN, L.J.; QUAILE, D.R. 1984. Pinus oocarpa provenance trials in Zimbabwe. Sirth - year results In Joint Work Conference on Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees (1984, Mutare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. by R.D. Barnes and G.L. Gibson. Oxford, Commonwealth Forestry Institute / Zimbabwe Forestry Commission. p. 380-389.
- NANKOONG, G. 1979. Introduction to quantitative genetics in forestry. US. Department of Agriculture. Forest Service. Technical Bulletin no. 1588. 342 p.
- NETER, J.; WASSERMAN, O. 1974. Applied linear statistical models. Homewood III. Richard, D. Irwin Inc. 841 p.
- NIKLES, D.G. 1977a. Establishment and early development (to 3.5 years) of the international provenance trials of Pinus caribaea var. hondurensis Barret and Golfari in Queensland, Australia. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 386-403.
- NIKLES, D.G. 1977b. Pinus caribaea Morelet: needs in genetic improvement and supportive research. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 531-543.
- NIKLES, D.G.; SPIDY, T.D.; RIDER, E.J. 1980. Genetic variation in windfirmness among provenances of Pinus caribaea var. hondurensis in Queensland. In IUFRO Symposium and Workshop on Genetic Improvement and Productivity of Fast Growing-Tree Species (1980, Aguas de Sao Pedro, Sao Paulo, Brazil).
- PRATS-LLAURADO, J. 1962. Ficha forestal de Pinus oocarpa Schiede. In World Forestry Congress (5th, 1960, Seattle). Proceedings. Washington, D.C., Department of Agriculture, Forest Research Service. v.3, p. 1975-1976.
- SCHWERDTFEGER, F. 1953. Informe al Gobierno de Guatemala sobre la entomología forestal de Guatemala 1. Los Pinos de Guatemala. Informe FAO/ETAP. Roma, FAO. 58 p.
- SEARLE, S.R.; SPEED, F.M.; MILLINKEN, G.A. 1980. Population marginal means in the linear model: an alternative to least squares means. American Statistician (EE.UU.) 34(4):216-221.

- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. 1981. Biometry. 2 ed. San Francisco, W.H. Freeman, 859 p.
- STANDLEY, P.C.; STEYERMARK, J.A. 1958. Flora of Guatemala. Fieldiana:Botany (EE.UU.) 24(1):36-56.
- STEEL, R.G.; TORRIE, T.H. 1980. Principles and procedures of statistics; a biometrical approach. 2 ed. New York, McGraw-Hill, 633 p.
- STYLES, B.T. 1976. Studies of variation in Central American pines I. The identity of Pinus oocarpa var. ochoterenae Martinez. Silvae Genetica (Alemania) 25 (3-4):109-118.
- _____. 1979. La población base, estudios taxonómicos y biosistemáticos. In Manual sobre investigaciones de especies y procedencias con referencia especial a los trópicos. Comp. por J. Burley y P.J. Wood. Commonwealth Forestry Institute. Tropical Forest Paper no.10/10A. p.15-48.
- _____. 1985. Identidad del pino centroamericano de Schwerdtfeger. Información sobre Recursos Genéticos Forestales (Italia) no.13:46-50.
- _____. HUGHES, C.E. 1983. Studies of variation in Central American Pines III. Notes on the taxonomy and nomenclature of the pines and related gymnosperms in Honduras and adjacent Latin American Republics. Brenesia (Costa Rica) no.21:269-291.
- _____. STEAD, J.W.; ROLPH, K.J. 1982. Studies of variation in Central American pines II. Putative hybridization between Pinus caribaea var. hondurensis and P. oocarpa. Turrialba (Costa Rica) 32(3):229-242.
- TAYLOR, B.W. 1963. An outline of the vegetation of Nicaragua. Journal of Ecology (G.B.) 51(1):27-54.
- VIVEKANANDAN, K. 1977. Ten years results of the Pinus caribaea Morelet international provenance trial in Sri Lanka. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 438-444.
- WEBB, D.B.; WOOD, P.J.; SMITH, J. 1980. A guide to species selection for tropical and subtropical plantations. Commonwealth Forestry Institute. Tropical Forestry Paper no.15. 342 p.

- WILLAM, R.L. 1980. Mejoramiento de árboles forestales en relación con la política forestal nacional y el manejo de árboles forestales. In Mejora genética de árboles forestales. Informe sobre el curso de capacitación FAO/DANIDA sobre la mejora genética de árboles forestales, Mérida, Venezuela, enero-febrero de 1980. Estudio FAO:Montes no 20. p. 11-17.
- WOLFFSOHN, A. 1984. Estudios silviculturales de Pinus oocarpa Schiede en la República de Honduras. Siguatepeque, Honduras, Escuela Nacional de Ciencias Forestales. Corporación Hondureña de Desarrollo Forestal. 55 p. (Serie Miscelánea no. 4).
- WRIGHT, A.J. 1976. The significance for breeding of linear regression analysis of genotype-environmental interactions. *Heredity* (G.B.) 37(1):83-93.
- WRIGHT, J.A.; GIBSON, G.L.; BARNES, R.D. 1986. Provenance variation in stem volume and wood density of Pinus caribaea, P. oocarpa and P. patula ssp. tecunumanii in Zambia. *Commonwealth Forestry Review* (G.B.) 65(1):33-40.
- WYK, G. VAN. 1977a. The international provenance trial of Pinus caribaea Morelet in the Republic of South Africa. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.1, p. 433-437.
- WYK, G. VAN. 1977b. Review of the contributions on Pinus kesiya Royle ex Gordon. In Joint Workshop on Progress and Problems of Genetic Improvement of Tropical Forest Trees (1977, Queensland, Australia). Proceedings. Ed. by D.G. Nikles, J. Burley and R.D. Barnes. Oxford, Commonwealth Forestry Institute. v.2, p. 685-693.
- YATES, F.; COCHRAN, W.G. 1938. The analysis of groups of experiments. *Journal of Agricultural Science* (G.B.) 28(4):556-580.

APENDICE 1

Análisis de varianza, componentes de varianza y
pruebas de comparación de medias por sitio

Cuadro 23. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la supervivencia (%), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
YUCN	83.3	SJUH	80.0	YUCN	90.0	PIMH	98.0
UNIH	77.6	YUCN	78.0	CUSN	90.0	MPTB	90.0
MPTB	77.5	HCHB	78.0	MPAG	90.0	CUSN	90.0
CUSN	74.2	CUSN	78.0	DIPN	88.0	SJUH	86.0
MCHB	74.1	VSTH	78.0	MPTB	84.0	YUCN	86.0
LAGG	70.7	DIPN	78.0	PIMH	82.0	LAGG	84.0
VSTH	70.0	MPTB	76.0	VBOH	80.0	VSTH	84.0
SJUH	67.5	CBON	70.0	CBON	80.0	CBON	80.0
VBOH	66.7	PIMH	68.0	HCHB	78.0	PING	78.0
ZAMH	65.0	UNIH	68.0	LAGG	78.0	HCHB	78.0
PIMH	64.2	VBOH	66.0	VSTH	76.0	MPAG	76.0
CBON	61.6	ZAMH	64.0	SJUH	74.0	DIPN	76.0
DIPN	60.8	PING	60.0	PVIG	74.0	VBOH	74.0
PING	59.2	MPAG	58.0	UNIH	72.0	UNIH	64.0
MPAG	55.0	LAGG	58.0	ZAMH	70.0	PVIG	64.0
PVIG	30.9	PVIG	26.0	PING	68.0		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,001	Proc.	0,000	Proc.	0,606	Proc.	0,392
Bloq.	0,592	Bloq.	0,000	Bloq.	0,537	Bloq.	0,862
Dren.	0,001						

Cuadro 24. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la altura (m), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
YUCN	16,3	YUCN	15,3	MPTB	12,6	DIPN	14,7
MPTB	15,9	UNIH	15,1	YUCN	12,4	YUCN	14,2
UNIH	15,2	VSTH	14,7	HCHB	11,7	MPTB	14,1
DIPN	14,6	DIPN	14,6	DIPN	11,6	VSTH	13,0
HCHB	14,6	PIMH	14,6	UNIH	11,4	SJUH	12,9
VSTH	14,5	CBON	14,4	MPAG	11,3	HCHB	12,5
PIMH	14,3	ZAMH	14,4	CUSN	11,2	VBOH	12,5
SJUH	14,2	MPTB	14,4	VSTH	11,1	CBON	11,4
MPAG	13,9	HCHB	14,2	ZAMH	11,1	CUSN	10,9
ZAMH	13,9	CUSN	13,9	CBON	11,0	PIMH	10,8
CUSN	13,8	VBOH	13,9	LAGG	11,0	PVIG	9,6
CBON	13,6	MPAG	13,9	SJUH	10,7	MPAG	9,5
LAGG	13,3	SJUH	13,8	PVIG	10,5	PING	9,4
PING	13,0	PING	12,8	PING	10,3	UNIH	9,4
VBOH	12,6	LAGG	12,7	PIMH	9,4	LAGG	8,2
PVIG	9,9	PVIG	12,6	VBOH	9,1		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0.000	Proc.	0,096	Proc.	0,003	Proc.	0,001
Bloq.	0.165	Bloq.	0,000	Bloq.	0,000	Bloq.	0,001
Dren.	0.007						

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 25. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del diámetro (cm), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
YUCN	18,5	YUCN	20,3	YUCN	16,5	HCHB	16,9
HCHB	17,9	DIPN	19,2	MPTB	15,5	YUCN	16,3
MPTB	17,6	MPTB	18,9	HCHB	15,3	DIPN	16,0
MPAG	16,9	HCHB	18,9	MPAG	13,1	MPTB	15,0
DIPN	16,8	MPAG	18,6	DIPN	12,6	VSTH	14,1
UNIH	16,7	UNIH	17,6	CBON	12,1	VBOH	14,1
VSTH	16,5	CBON	17,0	CUSN	12,1	CBON	13,9
CUSN	16,3	VSTH	17,0	UNIH	11,8	SJUH	13,7
PIMH	15,5	SJUH	16,9	VSTH	11,6	CUSN	13,0
ZAMH	15,4	PIMH	16,8	LAGG	11,5	PIMH	12,4
PING	15,3	VBOH	16,3	PING	11,1	PVIG	12,0
SJUH	15,2	ZAMH	16,1	SJUH	10,7	MPAG	11,5
LAGG	14,9	PING	15,8	ZAMH	10,5	PING	10,8
CBON	14,4	CUSN	15,6	PVIG	10,5	UNIH	10,3
VBOH	13,5	LAGG	14,4	VBOH	8,9	LAGG	9,9
PVIG	13,5	PVIG	14,4	PIMH	8,8		

Análisis de varianza (P F>)

Proc.	0,002	Proc.	0,002	Proc.	0,000	Proc.	0,003
Bloq.	0,007	Bloq.	0,067	Bloq.	0,014	Bloq.	0,031
Dren.	0,010						

Cuadro 26. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del área basal (m²/ha), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
YUCN	37,4	YUCN	44,7	YUCN	34,8	YUCN	30,9
MCHB	33,1	MPTB	41,5	MPTB	29,0	MCHB	29,8
MPTB	33,0	DIPN	38,8	MCHB	24,9	MPTB	27,9
UNIH	28,7	MCHB	37,8	MPAG	21,3	DIPN	26,5
VSTH	26,6	VSTH	32,3	DIPN	20,1	VSTH	24,0
CUSN	25,1	SJUH	31,7	CUSN	18,6	SJUH	23,3
DIPN	24,0	UNIH	29,2	CBON	16,9	CBON	22,1
PIMH	22,4	CBON	27,5	VSTH	15,6	CUSN	21,1
SJUH	22,3	MPAG	26,6	LAGG	14,2	PIMH	20,6
LAGG	21,6	CUSN	26,5	UNIH	13,8	VBOH	19,5
MPAG	21,3	PIMH	25,7	PING	12,2	MPAG	15,1
ZAMH	21,0	VBOH	23,0	SJUH	11,9	PING	13,5
PING	20,3	ZAMH	22,9	ZAMH	10,7	PVIG	13,4
CBON	20,0	PING	21,5	PVIG	10,5	LAGG	11,5
VBOH	17,9	LAGG	19,1	PIMH	9,9	UNIH	9,9
PVIG	7,9	PVIG	7,5	VBOH	9,0		

Análisis de varianza (P F>)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,001
Bloq.	0,017	Bloq.	0,190	Bloq.	0,094	Bloq.	0,207
Dren.	0,000						

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 27. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen con corteza (VCC2 m³/ha), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa			2.San Juan Sur			3.San Isidro			4.La Suiza		
Proc.	Media*	Bonf.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.
YUCN	264.9		YUCN	295.6		YUCN	199.8		YUCN	194.5	
MPTB	238.6		MPTB	267.9		MPTB	159.3		MPTB	175.9	
HCHB	232.0		DIPN	252.6		HCHB	134.4		DIPN	174.8	
UNIH	198.5		HCHB	237.3		DIPN	119.4		HCHB	168.5	
VSTH	188.2		VSTH	221.1		MPAG	119.0		SJUH	148.9	
DIPN	164.5		SJUH	205.6		CUSN	103.6		VSTH	148.5	
CUSN	161.0		UNIH	196.4		CBON	94.0		CBON	119.8	
SJUH	152.5		CUSN	180.5		VSTH	91.4		VBOH	119.5	
PIMH	151.3		CBON	174.5		LAGG	78.4		CUSN	115.8	
MPAG	138.6		MPAG	165.7		UNIH	77.9		PIMH	113.7	
ZAMH	136.6		PIMH	164.5		SJUH	67.2		MPAG	79.3	
PING	135.8		ZAMH	161.3		PING	67.2		PING	71.6	
LAGG	134.4		VBOH	154.4		ZAMH	60.0		PVIG	66.5	
CBON	129.2		PING	130.2		PVIG	56.3		UNIH	52.8	
VBOH	115.0		LAGG	119.2		PIMH	51.8		LAGG	51.5	
PVIG	47.1		PVIG	46.1		VBOH	46.0				

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,001
Bloq.	0,096	Bloq.	0,366	Bloq.	0,026	Bloq.	0,016
Dren.	0,000						

Cuadro 28. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen sin corteza (VSC2 m³/ha), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa			2.San Juan Sur			3.San Isidro			4.La Suiza		
Proc.	Media*	Bonf.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.
YUCN	180,9		YUCN	207,6		YUCN	134,7		YUCN	131,6	
MPTB	173,8		MPTB	191,2		MPTB	102,8		MPTB	123,7	
HCHB	149,7		DIPN	172,0		HCHB	82,0		DIPN	113,7	
UNIH	128,9		HCHB	152,4		DIPN	74,3		HCHB	106,5	
VSTH	122,7		VSTH	144,8		MPAG	72,1		SJUH	97,6	
DIPN	113,9		SJUH	136,5		CUSN	63,0		VSTH	95,8	
SJUH	101,7		UNIH	130,9		CBON	58,4		CBON	74,2	
CUSN	100,4		CBON	116,9		VSTH	56,7		VBOH	72,8	
PIMH	96,6		CUSN	115,9		LAGG	51,2		CUSN	71,9	
LAGG	90,8		MPAG	107,5		UNIH	48,3		PIMH	68,3	
PING	87,5		ZAMH	104,4		SJUH	43,4		MPAG	49,1	
MPAG	87,3		PIMH	104,1		PING	40,3		PVIG	43,6	
ZAMH	85,2		VBOH	98,1		ZAMH	37,0		PING	43,6	
CBON	82,9		PING	82,1		PVIG	35,8		LAGG	31,5	
VBOH	70,8		LAGG	81,0		PIMH	30,0		UNIH	31,3	
PVIG	30,9		PVIG	32,2		VBOH	26,0				

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,001
Bloq.	0,061	Bloq.	0,452	Bloq.	0,016	Bloq.	0,012
Dren.	0,000						

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 29. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen con corteza (VCCI m³/ha), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa			2.San Juan Sur			3.San Isidro			4.La Suiza		
Proc.	Media*	Bonf.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.
YUCN	496,0		YUCN	554,4		YUCN	337,4		YUCN	348,8	
MPTB	439,4		MPTB	485,9		MPTB	269,1		DIPN	315,6	
HCHB	414,2		DIPN	445,2		HCHB	211,0		MPTB	315,0	
UNIH	349,3		HCHB	418,8		DIPN	192,0		HCHB	272,4	
VSTH	340,7		VSTH	395,4		MPAG	186,6		VSTH	253,9	
DIPN	294,0		UNIH	358,1		CUSN	159,4		SJUH	250,5	
CUSN	275,0		SJUH	354,8		VSTH	149,0		VBOH	195,6	
SJUH	263,6		CUSN	316,5		CBON	144,9		CBON	189,9	
PINH	261,6		CBON	302,8		UNIH	122,0		CUSN	178,2	
ZAMH	241,5		ZAMH	285,6		LAGG	119,3		PINH	172,6	
MPAG	235,7		PING	284,0		PING	103,4		MPAG	120,6	
PING	230,9		MPAG	283,8		SJUH	102,1		PING	106,5	
LAGG	223,0		VBOH	266,7		ZAMH	92,9		PVIG	91,5	
CBON	220,4		PIMH	218,2		PVIG	82,0		UNIH	77,3	
VBOH	195,1		LAGG	208,0		PIMH	74,7		LAGG	66,4	
PVIG	71,3		PVIG	74,9		VBOH	63,8				

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,001
Bloq.	0,107	Bloq.	0,302	Bloq.	0,014	Bloq.	0,008
Dren.	0,000						

Cuadro 30. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del volumen sin corteza (VSCI m³/ha), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa			2.San Juan Sur			3.San Isidro			4.La Suiza		
Proc.	Media*	Bonf.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.	Proc.	Media	Tuk.
YUCN	367,7		YUCN	415,0		YUCN	241,0		YUCN	252,8	
MPTB	343,3		MPTB	369,5		MPTB	190,7		MPTB	235,9	
HCHB	295,7		DIPN	327,7		HCHB	138,4		DIPN	224,1	
UNIH	250,0		HCHB	292,2		DIPN	130,5		HCHB	184,7	
VSTH	245,1		VSTH	283,7		MPAG	122,5		SJUH	179,4	
DIPN	218,6		UNIH	259,2		CUSN	104,8		VSTH	178,6	
SJUH	193,3		SJUH	258,8		VSTH	100,5		VBOH	132,1	
CUSN	189,4		CUSN	224,3		CBON	97,1		CBON	125,5	
PIMH	184,4		CBON	219,0		LAGG	83,1		CUSN	119,8	
ZAMH	166,0		ZAMH	204,8		UNIH	82,0		PIMH	112,6	
PING	164,2		MPAG	199,6		SJUH	71,2		MPAG	80,6	
MPAG	163,6		PIMH	196,8		PING	67,2		PING	70,3	
LAGG	163,3		VBOH	188,6		ZAMH	62,1		PVIG	63,7	
CBON	155,5		LAGG	151,8		PVIG	56,3		UNIH	49,7	
VBOH	133,0		PING	149,7		PIMH	46,7		LAGG	42,9	
PVIG	50,6		PVIG	56,6		VBOH	39,2				

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,001
Bloq.	0,102	Bloq.	0,349	Bloq.	0,008	Bloq.	0,006
Dren.	0,000						

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 31. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de árbol (PCA2), agrupadas según Tukey (Tuk.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
VBOH	42,2	PING	38,6	VBOH	44,8	UNIH	45,0
PING	40,3	VBOH	37,6	PIMH	43,1	PING	43,9
CUSN	39,4	CUSN	37,4	MPAG	42,3	MPAG	43,3
MPAG	39,0	PIMH	37,0	VSTH	41,3	PIMH	41,7
ZAMH	38,8	MPAG	37,0	ZAMH	41,1	CUSN	40,9
CBON	38,7	ZAMH	36,8	PING	40,9	VBOH	40,6
VSTH	38,4	MCHB	36,5	CBON	40,6	LAGG	40,3
PIMH	38,3	UNIH	36,4	UNIH	40,4	CBON	39,1
MCHB	36,0	VSTH	35,3	CUSN	40,3	VSTH	38,9
UNIH	35,8	CBON	34,2	DIPN	40,3	MCHB	38,2
SJUH	35,4	SJUH	33,3	MCHB	40,2	DIPN	37,1
PVIG	35,1	LAGG	33,1	SJUH	38,0	PVIG	36,3
DIPN	34,6	DIPN	32,9	PVIG	37,7	SJUH	35,8
LAGG	34,0	PVIG	31,6	LAGG	36,6	YUCN	33,6
YUCN	33,0	YUCN	31,1	YUCN	34,3	MPTB	30,9
MPTB	28,9	MPTB	30,7	MPTB	33,2		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,003
Bloq.	0,002	Bloq.	0,545	Bloq.	0,001	Bloq.	0,002

Cuadro 32. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de parcela (PCP2), agrupadas según Tukey (Tuk.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
VBOH	39,8	PING	37,4	VBOH	43,3	PING	41,4
ZAMH	37,6	VBOH	36,9	PIMH	43,0	UNIH	40,4
CUSN	37,5	PIMH	36,9	VSTH	40,2	PIMH	40,1
MPAG	37,3	CUSN	36,0	PING	40,0	VBOH	39,7
CBON	36,5	ZAMH	36,0	MPAG	39,7	MPAG	39,2
PIMH	36,2	MPAG	35,8	CUSN	39,7	LAGG	38,9
PING	35,9	MCHB	35,7	ZAMH	39,6	CUSN	38,3
MCHB	35,7	VSTH	34,8	DIPN	39,1	CBON	38,0
VSTH	34,6	UNIH	34,1	MCHB	39,0	MCHB	36,8
UNIH	34,4	CBON	33,0	CBON	38,9	DIPN	35,7
SJUH	33,7	SJUH	32,8	UNIH	38,0	VSTH	35,6
LAGG	33,0	DIPN	32,6	PVIG	36,4	PVIG	34,6
DIPN	32,9	LAGG	31,8	SJUH	35,9	SJUH	34,6
PVIG	32,7	PVIG	31,2	LAGG	34,5	YUCN	32,4
YUCN	31,7	YUCN	29,9	YUCN	33,0	MPTB	29,9
MPTB	27,8	MPTB	29,5	MPTB	32,6		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,028
Bloq.	0,006	Bloq.	0,486	Bloq.	0,000	Bloq.	0,014

Cuadro 33. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de árbol (PCA1), agrupadas según Tukey (Tuk.), ($\alpha = 0,05$).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
VBOH	37,0	PING	33,7	VBOH	42,0	UNIH	41,9
PING	34,3	MPAG	32,0	PIMH	40,2	MPAG	41,0
CBON	33,8	VBOH	31,8	MPAG	38,3	PING	41,0
CUSN	33,7	MCHB	31,7	VSTH	37,7	LAGG	36,8
ZAMH	33,2	CUSN	31,6	PING	37,4	CUSN	37,9
MPAG	32,9	PIMH	31,3	ZAMH	37,1	PIMH	37,7
VSTH	32,7	UNIH	30,4	CBON	36,8	CBON	35,6
PIMH	32,0	ZAMH	30,3	MCHB	36,8	VBOH	35,2
MCHB	31,6	VSTH	29,4	CUSN	36,2	VSTH	34,2
PVIG	31,6	CBON	29,4	DIPN	36,0	MCHB	34,2
UNIH	29,6	LAGG	29,1	UNIH	35,9	PVIG	33,3
SJUH	29,2	SJUH	28,1	SJUH	34,2	DIPN	31,8
DIPN	28,9	DIPN	27,7	PVIG	33,6	SJUH	30,7
LAGG	28,8	YUCN	27,0	LAGG	32,9	YUCN	29,7
YUCN	27,3	PVIG	26,8	YUCN	31,2	MPTB	27,1
MPTB	23,6	MPTB	26,6	MPTB	30,4		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,006	Proc.	0,000	Proc.	0,007
Bloq.	0,006	Bloq.	0,079	Bloq.	0,000	Bloq.	0,002

Cuadro 34. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de corteza de parcela (PCP1), agrupadas según Tukey (Tuk.), ($\alpha = 0,05$).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
VBOH	33,7	PING	31,7	PIMH	38,7	PING	37,4
ZAMH	31,4	PIMH	30,7	VBOH	38,5	LAGG	35,4
CUSN	31,2	VBOH	30,7	VSTH	35,8	UNIH	35,2
MPAG	30,8	MPAG	30,5	PING	35,3	PIMH	35,0
CBON	30,7	MCHB	30,3	CUSN	34,7	MPAG	34,5
PING	29,6	CUSN	29,2	MPAG	34,6	CBON	33,9
PIMH	29,3	ZAMH	29,0	MCHB	34,4	CUSN	33,8
MCHB	28,8	VSTH	28,5	ZAMH	34,4	VBOH	33,4
VSTH	28,3	UNIH	27,6	DIPN	34,0	MCHB	32,2
PVIG	27,9	CBON	27,6	CBON	33,9	PVIG	30,7
UNIH	27,9	SJUH	27,1	UNIH	32,8	DIPN	29,9
LAGG	27,4	DIPN	27,0	PVIG	31,4	VSTH	29,7
SJUH	27,0	LAGG	26,6	SJUH	31,0	SJUH	28,7
DIPN	26,7	PVIG	25,5	LAGG	30,1	YUCN	27,8
YUCN	25,9	YUCN	25,2	MPTB	29,3	MPTB	25,6
MPTB	22,4	MPTB	24,6	YUCN	29,0		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,083
Bloq.	0,041	Bloq.	0,163	Bloq.	0,000	Bloq.	0,012

Cuadro 35. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de bifurcaciones, agrupadas según Tukey (Tuk.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
LAGG	0,94	LAGG	0,83	ZAMH	0,54	PVIG	0,39
PIMH	0,81	SJUH	0,83	CBON	0,40	SJUH	0,30
UNIH	0,72	UNIH	0,59	PVIG	0,38	PIMH	0,26
SJUH	0,70	PIMH	0,58	PIMH	0,37	LAGG	0,26
PING	0,60	DIPN	0,55	VSTH	0,37	VSTH	0,26
VBOH	0,49	ZAMH	0,52	LAGG	0,37	HCHB	0,23
CBON	0,49	MPTB	0,50	VBOH	0,36	PING	0,23
DIPN	0,42	VSTH	0,49	HCHB	0,33	VBOH	0,23
ZAMH	0,41	HCHB	0,46	UNIH	0,29	UNIH	0,23
CUSN	0,36	YUCN	0,41	CUSN	0,27	YUCN	0,21
VSTH	0,32	PVIG	0,37	SJUH	0,24	DIPN	0,18
PVIG	0,30	PING	0,33	YUCN	0,23	CBON	0,18
YUCN	0,22	CBON	0,32	DIPN	0,22	CUSN	0,18
HPTB	0,21	CUSN	0,28	MPAG	0,18	MPAG	0,10
HCHB	0,17	VBOH	0,26	PING	0,16	HPTB	0,09
MPAG	0,12	MPAG	0,10	MPTB	0,04		
Análisis de varianza (P F)							
Proc.	0,003	Proc.	0,134	Proc.	0,034	Proc.	0,446
Bloq.	0,024	Bloq.	0,453	Bloq.	0,843	Bloq.	0,168

Cuadro 36. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del porcentaje de árboles bifurcados, agrupadas según Tukey (Tuk.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
PIMH	58,8	SJUH	52,9	ZAMH	41,9	PVIG	39,1
LAGG	56,7	LAGG	45,0	LAGG	32,4	SJUH	29,6
UNIH	51,9	DIPN	42,7	CBON	30,3	PIMH	26,3
SJUH	47,7	PIMH	41,2	VBOH	30,3	LAGG	26,2
VBOH	45,2	ZAMH	39,4	PVIG	28,9	VSTH	25,8
PING	43,2	VSTH	38,2	CUSN	27,0	HCHB	23,1
ZAMH	34,8	HCHB	37,8	VSTH	26,8	PING	22,9
CBON	32,7	UNIH	35,4	UNIH	26,5	VBOH	22,8
DIPN	31,9	PING	29,6	PIMH	25,5	UNIH	22,5
CUSN	30,5	HPTB	28,9	HCHB	23,2	YUCN	21,0
PVIG	30,0	YUCN	27,9	SJUH	21,9	DIPN	18,4
VSTH	27,3	VBOH	25,8	DIPN	21,7	CBON	18,3
HPTB	21,3	CBON	23,3	YUCN	21,3	CUSN	17,9
YUCN	17,5	CUSN	22,2	MPAG	13,9	MPAG	10,1
HCHB	16,6	PVIG	16,7	PING	10,2	HPTB	8,9
MPAG	10,1	MPAG	9,7	MPTB	4,4		
Análisis de varianza (P F)							
Proc.	0,025	Proc.	0,172	Proc.	0,046	Proc.	0,315
Bloq.	0,021	Bloq.	0,724	Bloq.	0,600	Bloq.	0,464

Cuadro 37. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del índice de bifurcación (IBI), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), ($\alpha = 0,05$).

1. Celulosa		2. San Juan Sur		3. San Isidro		4. La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
LAGG	79,0	LAGG	78,8	ZAMH	30,4	MCHB	22,5
UNIH	74,0	SJUH	69,3	CBON	20,6	PVIG	20,6
SJUH	67,3	UNIH	58,7	PIMH	18,1	SJUH	16,5
PIMH	62,7	MCHB	49,5	PVIG	17,9	PIMH	16,3
CBON	41,5	ZAMH	46,2	VSTH	16,8	DIPN	13,3
PING	36,3	PIMH	46,0	MCHB	16,8	CBON	12,9
VBOH	37,4	DIPN	43,9	LAGG	14,9	LAGG	12,4
ZAMH	35,5	YUCN	43,6	CUSN	14,1	YUCN	11,6
DIPN	34,6	MPTB	40,8	YUCN	14,0	VBOH	10,1
VSTH	27,7	PVIG	40,6	UNIH	13,7	VSTH	10,1
YUCN	26,6	VSTH	33,2	VBON	13,6	CUSN	9,9
CUSN	25,0	CBON	30,7	SJUH	10,1	UNIH	7,6
MPTB	20,6	CUSN	25,4	HPAG	9,5	MPTB	7,6
PVIG	13,4	PING	23,0	PING	7,3	PING	6,2
MCHB	11,9	VBOH	15,8	DIPN	7,2	HPAG	3,1
HPAG	9,0	NPAG	4,5	MPTB	2,9		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,005	Proc.	0,248	Proc.	0,290	Proc.	0,576
Bloq.	0,014	Bloq.	0,519	Bloq.	0,879	Bloq.	0,339

Cuadro 38. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de verticilos, agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), ($\alpha = 0,05$).

1. Celulosa		2. San Juan Sur		3. San Isidro		4. La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
PVIG	13,7	PVIG	11,9	PVIG	12,6	PVIG	13,6
MPAG	10,3	MPAG	10,0	VBOH	11,6	MPAG	12,3
VBOH	10,1	LAGG	10,0	PIMH	11,6	PING	11,2
ZAMH	10,0	CBON	9,9	UNIH	11,3	VBOH	10,7
PING	9,9	PING	9,9	CBON	11,2	CBON	10,6
CBON	9,8	YUCN	9,9	ZAMH	11,1	UNIH	10,5
SJUH	9,6	SJUH	9,7	YUCN	11,1	LAGG	10,5
LAGG	9,5	VSTH	9,7	MPAG	11,0	PIMH	10,5
PIMH	9,5	ZAMH	9,7	PING	10,9	CUSN	10,0
DIPN	9,4	PIMH	9,6	CUSN	10,6	SJUH	9,5
UNIH	9,4	VBOH	9,6	DIPN	10,5	VSTH	9,2
VSTH	9,3	UNIH	9,5	SJUH	10,5	YUCN	9,1
YUCN	9,3	DIPN	9,3	VSTH	10,5	DIPN	8,9
CUSN	9,1	CUSN	9,3	LAGG	10,4	MPTB	8,8
MPTB	7,8	MPTB	9,0	MPTB	10,1	MCHB	7,9
MCHB	7,2	MCHB	8,2	MCHB	9,1		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000
Bloq.	0,010	Bloq.	0,003	Bloq.	0,006	Bloq.	0,000

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 39. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de ramas, agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), ($\alpha = 0,05$).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
PVIG	42,0	YUCN	43,1	YUCN	41,1	MPAG	40,9
YUCN	39,0	CBON	39,4	CBON	38,9	PVIG	40,8
MPAG	37,7	MPAG	36,8	PING	36,7	CBON	40,0
DIPN	37,6	LAGG	36,4	UNIH	36,7	YUCN	39,7
ZAMH	37,2	VSTH	38,4	PVIG	36,6	LAGG	36,8
PING	37,2	DIPN	36,3	ZAMH	36,6	MPTB	36,5
LAGG	36,8	CUSN	36,0	MPAG	36,5	CUSN	36,4
UNIH	36,1	MPTB	37,8	CUSN	36,3	DIPN	35,6
CBON	36,1	PING	37,8	DIPN	36,3	PING	35,3
MPTB	35,9	ZAMH	37,7	SJUH	35,4	UNIH	34,9
CUSN	35,8	SJUH	37,3	LAGG	35,3	PIMH	33,7
SJUH	35,8	VBOH	36,8	MPTB	35,2	VSTH	33,7
VSTH	35,6	PVIG	36,4	PIMH	35,2	VBOH	33,5
VBOH	35,1	UNIH	36,0	VSTH	35,0	SJUH	31,8
PIMH	33,9	PIMH	34,6	VBOH	35,0	MCHB	27,9
MCHB	26,4	MCHB	30,9	MCHB	29,3		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,006
Bloq.	0,017	Bloq.	0,071	Bloq.	0,683	Bloq.	0,005

Cuadro 40. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio del número de ramas por verticilo, agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), ($\alpha = 0,05$).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
MPTB	4,7	YUCN	4,4	YUCN	3,7	YUCN	4,5
YUCN	4,3	MPTB	4,3	MPTB	3,5	MPTB	4,2
DIPN	4,1	DIPN	4,2	CBON	3,5	DIPN	4,0
CUSN	4,0	CUSN	4,1	CUSN	3,5	CBON	3,8
UNIH	3,9	VSTH	4,0	DIPN	3,5	VSTH	3,7
LAGG	3,9	CBON	4,0	LAGG	3,4	CUSN	3,7
VSTH	3,9	MCHB	3,9	VSTH	3,4	LAGG	3,7
PING	3,8	VBOH	3,9	SJUH	3,4	MCHB	3,5
ZAMH	3,8	LAGG	3,9	PING	3,4	MPAG	3,4
CBON	3,8	ZAMH	3,9	MPAG	3,3	SJUH	3,4
SJUH	3,7	SJUH	3,9	ZAMH	3,3	UNIH	3,3
MPAG	3,7	MPAG	3,9	UNIH	3,3	PIMH	3,3
MCHB	3,7	PING	3,8	MCHB	3,3	VBOH	3,2
PIMH	3,6	UNIH	3,8	PIMH	3,1	PING	3,2
VBOH	3,5	PIMH	3,6	VBOH	3,1	PVIG	3,0
PVIG	3,1	PVIG	3,1	PVIG	2,9		

Análisis de varianza (P F)

Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000
Bloq.	0,835	Bloq.	0,009	Bloq.	0,022	Bloq.	0,800
Dren.	0,032						

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 41. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la longitud del internodio mayor, agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Froc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
MCHB	2,10	MCHB	1,57	MCHB	2,04	MCHB	1,60
MPTB	1,23	LAGG	0,94	MPTB	0,98	LAGG	1,06
LAGG	1,04	MPTB	0,62	LAGG	0,77	MPTB	0,97
UNIH	1,01	SJUH	0,76	CUSN	0,75	VSTH	0,88
SJUH	0,84	UNIH	0,76	SJUH	0,72	SJUH	0,88
CUSN	0,81	ZAMH	0,75	UNIH	0,71	DIPN	0,81
DIPN	0,81	DIPN	0,74	PIMH	0,70	YUCN	0,79
ZAMH	0,81	CUSN	0,73	MPAG	0,69	CUSN	0,75
CBON	0,79	VSTH	0,73	PVIG	0,68	CBON	0,75
YUCN	0,79	YUCN	0,73	VSTH	0,67	VBOH	0,74
PIMH	0,76	MPAG	0,72	DIPN	0,65	PIMH	0,70
VBOH	0,73	PING	0,72	ZAMH	0,65	UNIH	0,69
PING	0,72	CBON	0,71	PING	0,65	PING	0,69
MPAG	0,71	VBOH	0,70	YUCN	0,64	MPAG	0,67
VSTH	0,66	PIMH	0,68	CBON	0,63	PVIG	0,57
PVIG	0,58	PVIG	0,55	VBOH	0,60		
Análisis de varianza (P F)							
Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000	Proc.	0,000
Bloq.	0,382	Bloq.	0,234	Bloq.	0,022	Bloq.	0,028

Cuadro 42. Análisis de varianza y medias de procedencia por sitio de la rectitud del fuste (REC), agrupadas según Tukey (Tuk.) o Bonferroni* (Bonf.), (alfa = 0,05).

1.Celulosa		2.San Juan Sur		3.San Isidro		4.La Suiza	
Proc.	Media* Bonf.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.	Proc.	Media Tuk.
LAGG	15,1	DIPN	13,0	UNIH	12,8	DIPN	13,5
VSTH	14,7	VSTH	12,9	VSTH	12,7	YUCN	13,4
YUCN	13,3	YUCN	12,6	ZAMH	12,2	VSTH	13,0
SJUH	12,8	CUSN	12,4	LAGG	12,1	UNIH	12,4
UNIH	12,6	ZAMH	12,3	DIPN	11,8	CBON	11,4
DIPN	11,6	LAGG	12,1	SJUH	11,7	VBOH	11,1
MCHB	11,1	CBON	11,9	CBON	11,6	SJUH	11,0
PING	11,0	UNIH	11,8	CUSN	11,2	MPTB	11,0
CBON	10,5	MPAG	11,0	YUCN	10,0	CUSN	9,4
CUSN	10,2	VBOH	10,8	PING	9,9	PIMH	9,0
ZAMH	10,0	PIMH	9,7	MPTB	9,2	MCHB	8,7
VBOH	9,7	MPTB	9,6	VBOH	8,4	MPAG	8,7
PIMH	9,6	SJUH	9,2	PIMH	7,8	LAGG	8,2
MPTB	7,2	MCHB	9,2	MCHB	7,5	PING	7,7
MPAG	6,2	PING	9,1	MPAG	7,4	PVIG	2,2
PVIG	4,5	PVIG	2,8	PVIG	1,9		
Análisis de varianza (P F)							
Proc.	0,001	Proc.	0,001	Proc.	0,000	Proc.	0,014
Bloq.	0,069	Bloq.	0,326	Bloq.	0,049	Bloq.	0,000

* Medias marginales poblacionales

Cuadro 43. Porcentaje de los componentes de varianza para todas las variables estudiadas en los cuatro sitios experimentales.

Variable	Celulosa			San Juan Sur			San Isidro			La Suiza		
	Bloq.	Proc.	Error	Bloq.	Proc.	Error	Bloq.	Proc.	Error	Bloq.	Proc.	Error
SUP	0,0	31,7	68,3	16,0	36,2	47,8	0,0	0,0	100,0	0,0	7,5	92,5
ALT	2,5	42,4	55,1	22,0	8,6	69,4	32,0	17,6	50,4	24,7	54,2	21,1
DAP	12,2	24,1	63,7	5,6	26,2	68,2	7,3	45,1	47,6	10,0	58,4	31,6
ABA	6,7	49,3	44,0	2,0	43,9	54,1	3,4	47,5	49,1	1,5	69,0	29,5
VCC	3,2	51,5	45,3	0,4	44,0	55,6	6,1	44,4	49,5	10,2	65,9	23,9
VSC	3,8	55,0	41,2	0,0	44,6	55,6	6,8	46,4	46,8	12,0	64,0	24,0
PCA	10,4	44,8	44,8	0,0	35,3	64,7	13,0	44,0	43,0	22,6	51,3	26,1
PCP	10,5	33,3	56,2	0,0	37,6	62,4	12,8	49,6	37,6	18,8	39,7	41,5
NBI	8,7	23,2	68,1	0,0	9,1	90,9	0,0	16,1	83,9	6,7	3,4	89,9
PAB	9,8	15,8	74,4	0,0	7,6	92,4	1,6	14,5	83,9	0,0	0,0	100,0
IBI	10,8	17,5	71,7	0,0	5,2	94,8	0,0	4,0	96,0	0,0	13,0	87,0
NVE	6,0	58,6	35,4	11,6	34,9	53,5	9,2	41,6	49,2	15,6	75,6	8,8
NRA	7,9	37,3	54,8	5,1	31,7	63,2	0,0	35,2	64,8	21,1	48,1	30,8
RPV	0,0	37,4	62,6	9,5	34,3	59,2	8,0	31,1	60,9	0,0	76,7	23,3
LIH	0,1	70,4	29,5	1,5	41,4	57,1	3,0	72,7	24,3	16,4	34,7	48,9
REC	5,5	27,9	66,6	0,8	29,3	69,9	4,3	50,9	44,8	48,4	28,4	23,2

APENDICE 2

VARIABLES EVALUADAS EN EL CAMPO

Variables evaluadas en el campo

1. Altura total del eje principal (h) (m): se midió con vara telescópica.
2. Copa quebrada: 0= ausencia, 1= presencia
3. Diámetro del fuste a 1,3 m sobre el suelo (d) (m): se midió con cinta diamétrica.
4. Diámetro del fuste a 6 m sobre el suelo (d_6) (m): se midió con la ayuda de una escala con divisiones de 2 cm, fijada en la punta de una vara de 6 m de longitud.
5. Grosor de corteza (c_1 y c_2) (mm): se efectuaron dos medidas diametralmente opuestas, en la dirección de las filas de los árboles y a 1.3 m sobre el suelo.
6. Número de ejes: conteo del número de ejes ortotrópicos que parten del suelo (n_e).
7. Altura de la primera bifurcación (h_b) (m): medida con vara telescópica.
8. Número de bifurcaciones del eje principal (b).
9. Altura del eje secundario (h_2) (m): altura total del eje secundario si la bifurcación está a menos de 1,3 m sobre el suelo. Se midió con vara telescópica.
10. Diámetro del eje secundario (d_2) (m): medido a 1,3 m sobre el suelo. Se uso cinta diamétrica.
11. Rectitud del fuste: se evaluó la rectitud en los primeros 6 m de fuste sobre el suelo. Para propósitos de anotación se dividió esta parte del fuste en seis secciones de 1 m cada una, con la ayuda de una vara de 6 m de longitud con divisiones claras cada metro. La posición de partes rectas del fuste de 2, 3, 4, 5 ó 6 m se anotaron con dos figuras del número dos, tres figuras del número tres, cuatro figuras del número cuatro, cinco figuras del número cinco o seis figuras del número seis respectivamente y en la posición correspondiente en el formulario de campo, el cual cuenta con una casilla para cada metro del fuste. Como ejemplo se puede mencionar que si un árbol tiene los dos primeros metros del fuste rectos, una torcedura en el

tercer metro y los últimos tres metros rectos, la anotación en el formulario es 221333 (Apéndice 3, cálculo del valor de rectitud)

12. Inclínación del fuste: se usaron diez categorías (del 0 al 9) correspondiendo a 0° , $0^\circ < 2,5^\circ$, $2,5^\circ < 5^\circ$, $5^\circ < 7,5^\circ$, $7,5^\circ < 10^\circ$, $10^\circ < 12,5^\circ$, $12,5^\circ < 15^\circ$, $15^\circ < 17,5^\circ$, $17,5^\circ < 20^\circ$ y $\geq 20^\circ$.
13. Torcedura basal: 0= ausencia, 1= presencia
14. Forma del fuste arriba de 6 m: se utilizaron tres categorías, 1. forma superior a los primeros 6 m del fuste, 2. similar y 3. forma inferior. Si el árbol tiene menos de 8 m de altura se anotó un dos.
15. Número de verticilos (v): conteo del número total de verticilos en una sección de 4 m de longitud, que abarca el segundo, tercero, cuarto y quinto metro del fuste. Se usó la vara de 6 m para definir la sección.
16. Longitud de la mayor distancia entre dos verticilos (l) (dm): se midió la altura de la base y de la punta de la sección de mayor longitud entre dos verticilos, en cada árbol. Se utilizó la vara telescópica.
17. Número de ramas (r): conteo del número total de ramas producidas entre el segundo y quinto metro inclusive. Se uso la vara de 6 m.
18. Grosor de ramas: relación entre el diámetro de las ramas a 5 cm del eje principal y el diámetro del eje principal, en los verticilos de la base de la copa viva. Se usaron cinco categorías, 1. fina (1:7), 2. media fina (1:6), 3. media (1:5), 4. media gruesa (1:4), 5. gruesa (1:3 o menos).
19. Número de ramas epicórnicas: conteo de ramas epicórnicas existentes en cada árbol. Una rama epicórnica es aquella anormalmente gruesa y con un ángulo pequeño de inserción en relación al fuste, por lo general menor de 45°
20. Número de canastas: conteo de las canastas presentes en el árbol.

21. Profundidad de copa (dm): se midió la altura sobre el suelo del primer verticilo con ramas vivas y vigorosas. Se utilizó la vara telescópica.
22. Muerte regresiva: se estimó el grado de severidad de la muerte regresiva usando cuatro categorías, 0. sin muerte regresiva, 1. muerte regresiva en el eje líder, 2. muerte regresiva en el eje líder y ramas, 3. muerte regresiva en varios lideres y ramas.
23. Flores masculinas: 0= ausencia, 1= presencia.
24. Conos inmaduros: estimado en seis categorías, 0= ninguno, 1= $1 \leq 5$, 2= $6 \leq 25$, 3= $26 \leq 50$ 4= $51 \leq 100$, 5= ≥ 101 .
25. Conos maduros: estimado en seis categorías= 0= ninguno, 1= $1 \leq 5$, 2= $6 \leq 15$, 3= $16 \leq 30$, 4= $31 \leq 60$, 5= ≥ 61 .

APENDICE 3

Definición y forma de cálculo del volumen y
de la rectitud del fuste

Definición y forma de cálculo del volumen
y de la rectitud del fuste.

1. Volumen con corteza (m³/ha) (VCC). Volumen total con corteza por hectárea. Esta característica se calculó de dos formas diferentes.

$$a) \quad VCC1 = \frac{10000}{p} \sum_{i=1}^a V_i$$

Si $h_i \geq 6$ m entonces:

$$V_i = \frac{\pi}{4} (d_i^2 h_i + d_{b,i}^2 (h_{2,i} - h_{b,i})) \times FFO_i$$

donde:

$$FFO_i = \frac{0,5 (d_i^2 + d_{b,i}^2)}{d_i^2}$$

$$b) \quad VCC2 = \frac{10000}{p} \sum_{i=1}^a V_i$$

Si $h_i \geq 6$ m entonces:

$$V_i = V1_i + V2_i + V3_i$$

donde:

$V1_i$ = volumen del i-ésimo árbol de 0 a 6 m de altura.

$$V1_i = \frac{\pi}{4} (3,8298 d_i^2 + 2,1702 d_{b,i}^2),$$

$V2_i$ = volumen del i-ésimo árbol desde 6 m hasta la punta del eje principal, asumiendo en cono perfecto

$$V2_i = \frac{\pi}{12} d_{b,i}^2 (h_i - 6),$$

y

V_{3i} = volumen del eje secundario asumiendo el mismo factor de forma del eje principal.

$$V_{3i} = \frac{\pi}{4} d_{2i}^2 h_{2i} \quad ((V_{1i} + V_{2i}) / (\pi/4) d_{1i}^2 h_{1i})$$

En los dos métodos de cálculo, el volumen con corteza de árboles de menos de 6 m de altura fue calculado asumiendo un factor de forma de 0,5, esto es:

$$V_i = \frac{\pi}{8} d_i^2 h_i$$

2. Volumen sin corteza (m³/ha) (VSC). Volumen total sin corteza por hectárea. Esta variable, al igual que la anterior se calculó usando dos métodos diferentes, siguiendo el mismo razonamiento en cada método.

$$a) \quad VSC1 = \frac{10000}{P} \sum_{i=1}^a V'_i$$

Si $h_i \geq 6$ m entonces:

$$V'_i = V'p_i + V's_i ,$$

donde:

$V'p_i$ = Volumen del eje principal sin corteza del i-ésimo árbol

$$V'p_i = \frac{\pi}{4} d_{*i}^2 h_i \text{ FFU}$$

donde:

$$\text{FFU} = 0,5 (d_{*i}^2 + d'_{*i}^2) / d_{*i}^2$$

$$y \quad d_{*i} = d_i - (C_{1i} + C_{2i}) / 1000$$

$$d'_{*i} = d_{*i} - 0,35 (C_{1i} + C_{2i}) / 1000,$$

$V's_i$ = volumen sin corteza del eje secundario del i -ésimo árbol

$$V's_i = \frac{\pi}{4} d_{2i}^2 (h_{2i} - h_{b_i}) FFO (1 - PCA1_i)$$

donde:

$$PCA1_i = \frac{((\pi/4) FFO_i d_i^2 h_i) - V'p_i}{(\pi/4) FFO_i d_i^2 h_i}$$

$$b) \quad VSC2 = \frac{10000}{p} \sum_{i=1}^a V'_i$$

Si $h_i \geq 6$ m entonces:

$$V'_i = V'1_i + V'2_i + V'3_i$$

donde:

$V'1_i$ = volumen sin corteza del eje principal del i -ésimo árbol entre 0 y 6 metros de altura

$$V'1_i = \frac{\pi}{4} (3,8298 d_{*i}^2 + 2,1702 d_{*i}^3)$$

donde:

$$d_{*i} = d_i \left(\frac{d_{*i}}{d_i} \right)$$

$V'2_i$ = volumen sin corteza del eje principal del i -ésimo árbol desde 6 metros hasta la punta del fuste, asumiendo un cono perfecto.

$$V'2_i = \frac{\pi}{12} d_{s,i}^2 (h_i - 6)$$

$V'3_i$ = Volumen sin corteza del eje secundario del i -ésimo árbol asumiendo el mismo factor de forma del eje principal y el mismo porcentaje de corteza.

$$V'3_i = V3_i (1 - PCA2_i)$$

donde:

$$PCA2_i = \frac{(V1_i + V2_i) - (V'1_i + V'2_i)}{V1_i + V2_i}$$

En las dos formas de cálculo, el volumen sin corteza de árboles de menos de 6 metros de altura fue calculado asumiendo un factor de forma de 0,5, esto es:

$$V'1_i = \frac{\pi}{8} d_{s,i}^2 h_i$$

3. Porcentaje de corteza (%). Se calculó el porcentaje promedio de corteza de los árboles en la parcela (PCA) y el porcentaje de corteza en la parcela (PCP), para cada uno de los métodos de cálculo de volúmenes con y sin corteza.

$$a) \quad PCA = \frac{\sum_{i=1}^a PC_i}{a}$$

donde:

$$PC_i = \frac{V_i - V'1_i}{V_i} \times 100 \quad \text{según cada método}$$

$$b) \quad PCP = \frac{VCC - VSC}{VCC} \times 100 \quad \text{según cada método}$$

Simbología: cálculo de volúmenes

a: número de árboles vivos en la parcela.

n: número de árboles plantados inicialmente en la parcela.

p: área de la parcela (m²).

d_i: diámetro sin corteza del eje principal del i-ésimo árbol (m).

d_{e,i}: diámetro sin corteza del eje principal del i-ésimo árbol estimado a 6 m de altura (m).

El resto de las variables están definidas en el Apéndice 2.

4.. Rectitud del fuste (REC)

$$REC = \frac{\sum_{i=1}^a f_i}{a}$$

El valor de f_i se calcula de la siguiente forma:

Primero se calcula un valor "w_i" utilizando los valores de la evaluación de campo (Apéndice 2). Por ejemplo, si la anotación para un árbol es 122333, entonces:

$$w_i = (6 \times 1) + (5 \times 2) + (4 \times 2) + (3 \times 3) + (2 \times 3) + (1 \times 3) = 42$$

Si la posición de las mismas secciones rectas fuera diferente, por ejemplo 333221 el valor de "w_i" sería:

$$w_i = (6 \times 3) + (5 \times 3) + (4 \times 3) + (3 \times 2) + (2 \times 2) + (1 \times 1) = 56$$

Todas las posibles combinaciones se ordenan de inferior a mejor forma del fuste evaluada a través de "w", como se muestra en el Cuadro 47. El valor de "w_i" es sustituido por un valor "x_i" (x_i = 1,2,3,..., 26) de acuerdo al valor relativo de "w_i"

Por su parte, "x" se modifica tomando en cuenta la forma del fuste en la sección ubicada entre los seis metros y el ápice del mismo. Si la forma de esta parte del fuste es superior a la de la sección abajo de los seis metros (forma 1), entonces el índice de rectitud (f) es igual a $x + 0,1x$; si es inferior (forma 3) entonces $f = x - 0,1x$ y si es igual $f = x$ (forma 2).

Los posibles valores que se pueden obtener para el índice de rectitud se muestran en el Cuadro 44.

Cuadro 44. Valores posibles para el índice de rectitud "f"

Evaluación de campo	Valor de "w"	Valores de "f"		
		Forma 2	Forma 3	Forma 1
1 1 1 1 1 1	21	1.0	0.9	1.1
1 1 1 1 2 2	24	2.0	1.8	2.2
1 1 1 2 2 1	26	3.0	2.7	3.3
1 1 2 2 1 1	28	4.0	3.6	4.4
1 2 2 1 1 1	30	5.0	4.5	5.5
1 1 2 2 2 2	31	6.0	5.4	6.6
2 2 1 1 1 1	32	7.0	6.3	7.7
1 2 2 1 2 2	33	8.0	7.2	8.8
1 1 1 3 3 3	33	8.0	7.2	8.8
2 2 1 1 2 2	35	9.0	8.1	9.9
1 2 2 2 2 1	35	9.0	8.1	9.9
2 2 1 2 2 1	37	10.0	9.0	11.0
2 2 2 2 1 1	39	11.0	9.9	12.1
1 1 3 3 3 1	39	11.0	9.9	12.1
2 2 2 2 2 2	42	12.0	10.8	13.2
1 2 2 3 3 3	42	12.0	10.8	13.2
2 2 1 3 3 3	44	13.0	11.7	14.3
1 3 3 3 1 1	45	14.0	12.6	15.4
1 3 3 3 2 2	48	15.0	13.5	16.5
2 2 3 3 3 1	50	16.0	14.4	17.6
3 3 3 1 1 1	51	17.0	15.3	18.7
1 1 4 4 4 4	51	17.0	15.3	18.7
3 3 3 1 2 2	54	18.0	16.2	19.8
3 3 3 2 2 1	56	19.0	17.1	20.9
2 2 4 4 4 4	62	20.0	18.0	22.0
3 3 3 3 3 3	63	21.0	18.9	23.1
1 4 4 4 4 1	63	21.0	18.9	23.1
4 4 4 4 1 1	75	22.0	19.8	24.2
4 4 4 4 2 2	78	23.0	20.7	25.3
1 5 5 5 5 5	81	24.0	21.6	26.4
5 5 5 5 5 1	101	25.0	22.5	27.5
6 6 6 6 6 6	126	26.0	23.4	28.6

APENDICE 4

Mapas de los sitios experimentales

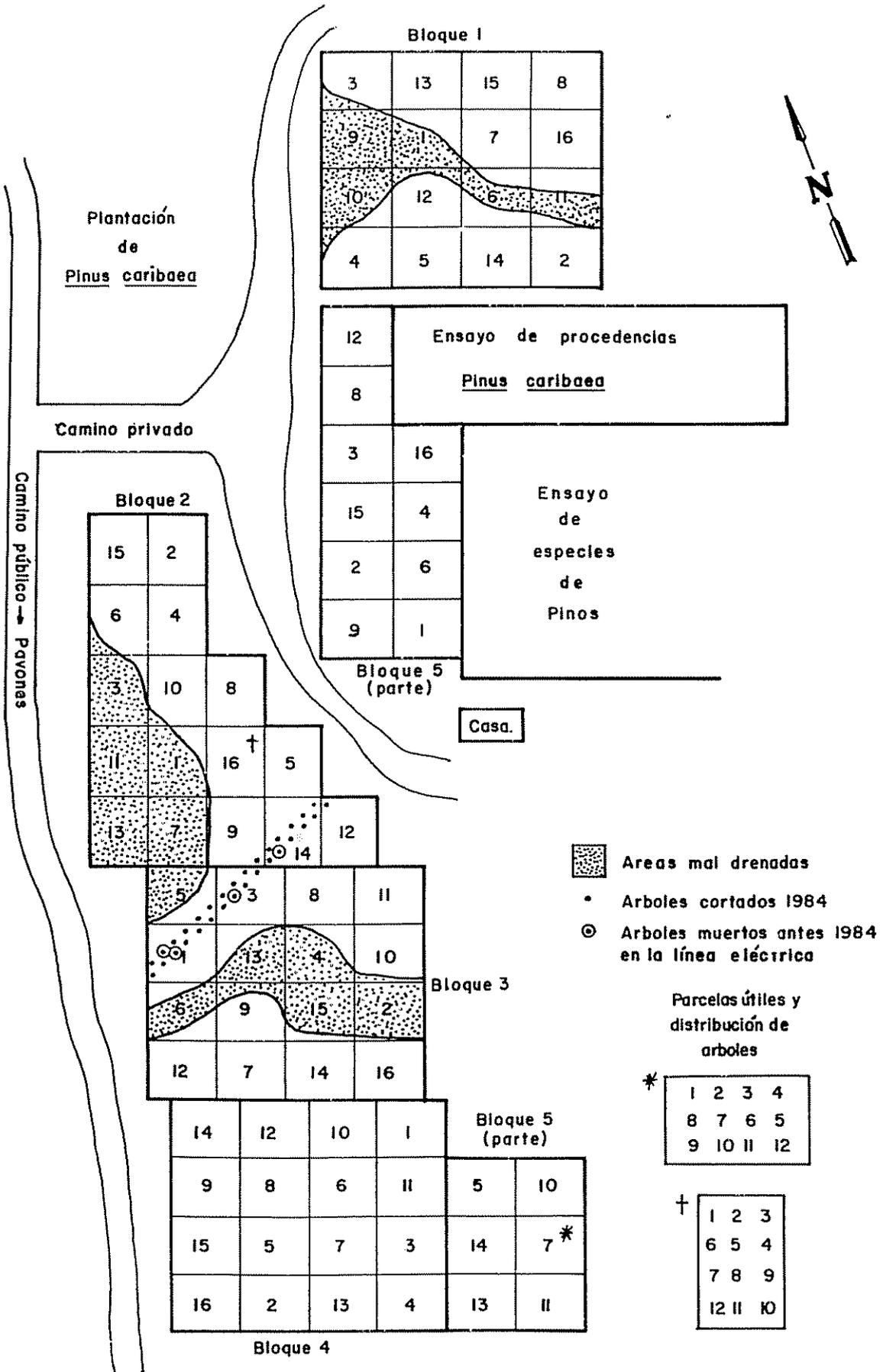


Figura 6. Mapa del ensayo en el sitio Celulosa

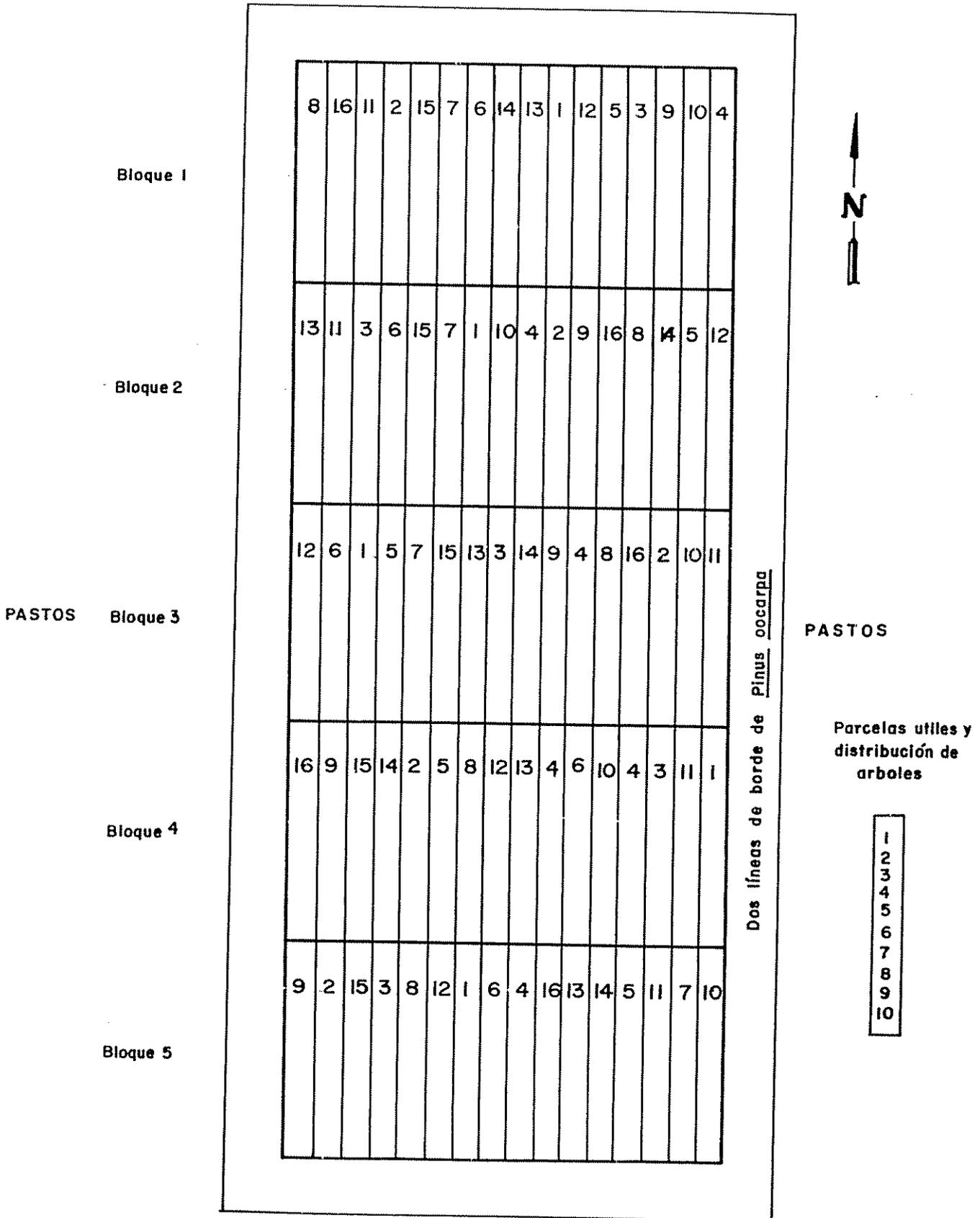


Figura 7. Mapa del ensayo en el sitio San Juan Sur

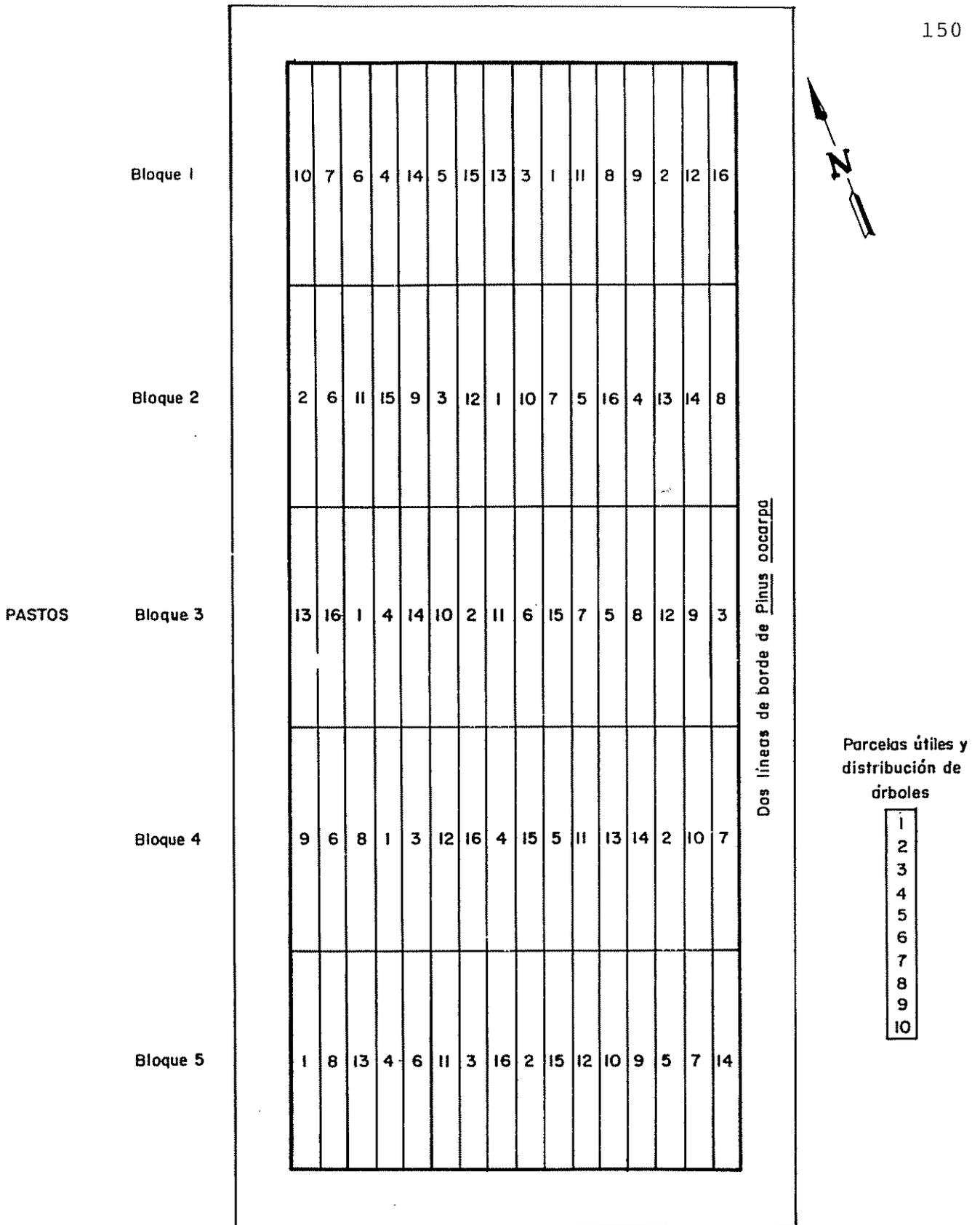
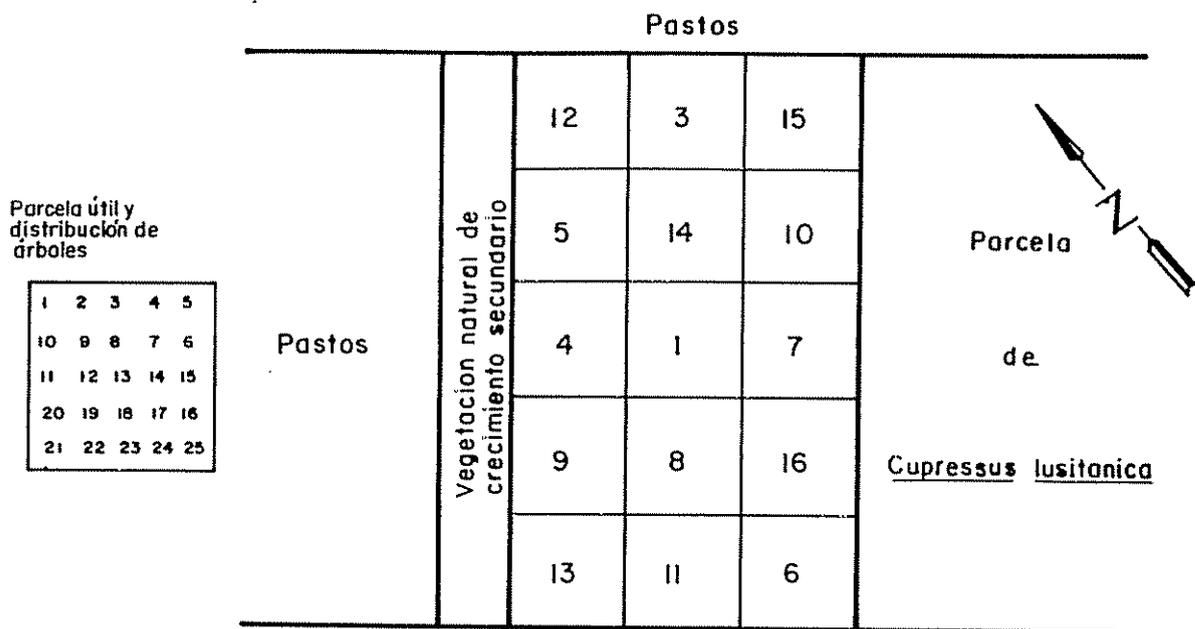


Figura 8. Mapa del ensayo en el sitio San Isidro

Finca Thiele, La Suiza



Pastos

Finca Sánchez, La Suiza

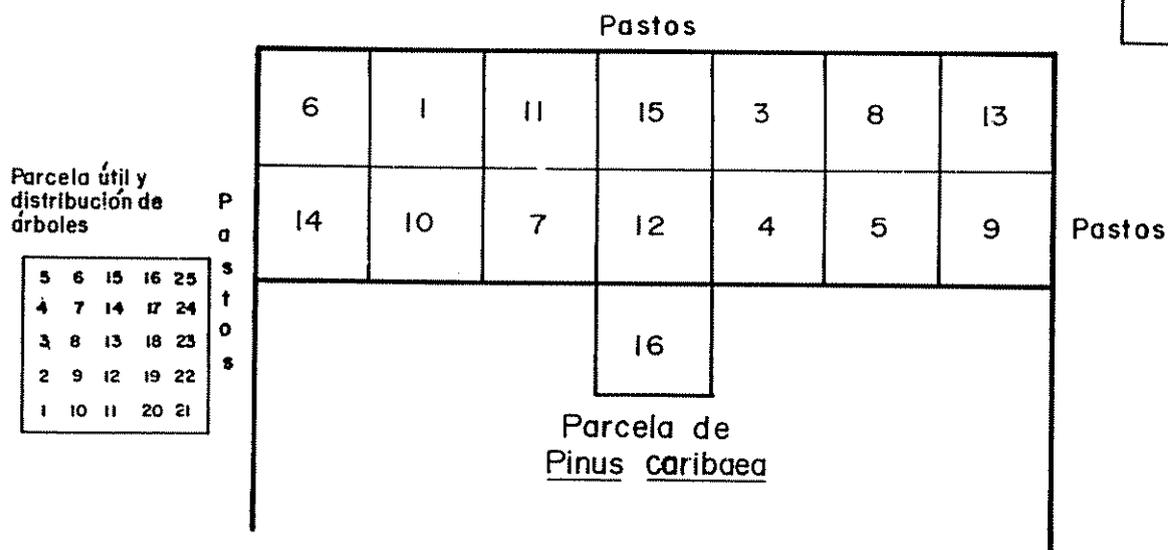


Figura 9. Mapa del ensayo en los sitios Finca Thiele y Finca Sánchez, La Suiza

APENDICE 5

Descripción de los suelos

Descripción de los suelos.

1. Sitio Celulosa

Cuadro 45. Descripción del perfil 01.

a-1. Información general del perfil 01.

Clasificación: Typic Palehumult

Ubicación: Bloque 2

Altitud: 710 msnm

Posición fisiográfica: abanico coluvial situado en la base del escarpe de terrazas altas, antiguas, moderadamente disectadas.

Material parental: tobas volcanoclásticas, con clastos de andersita y basalto dentro de la matriz tobácea.

Régimen de humedad: Udico.

Drenaje: moderado a impedido.

Pendiente: 5%.

Observaciones: pequeños fragmentos de toba muy meteorizada en el perfil.

a-2 Descripción del perfil.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
A	0-16	Color pardo oscuro (10 YR 3/3 en húmedo); franco arcilloso; estructura granular fina y mediana, mezclada con bloques subangulares finos, ambas de moderado desarrollo; friable en húmedo, no adhesiva ni plástica en mojado; poros gruesos frecuentes, finos y medianos abundantes; raíces finas frecuentes; límite abrupto y plano.
Bt2	49-83	Pardo fuerte (7,5 YR 4/6, húmedo); arcilloso; estructura débil en bloques subangulares finos y medianos; cutanes moderadamente espesos, asociados a moteos y concreciones de manganeso en un 7%, poros finos y medianos abundantes; límite claro y plano.

C1 83-127 Pardo amarillento (10 YR 5/4, húmedo); arcilloso; ligeramente plástico y adhesivo en mojado; moteos de manganeso pequeños y discontinuos en menos del 3%; poros finos y medianos frecuentes.

a-3 Clasificación: Typic Palehumult.

Tiene un horizonte argílico entre 16 y 83 cm de profundidad, con menos del 35% de saturación de bases en todo el perfil; presenta más del 0,9% de carbón orgánico en los primeros 15 cm del horizonte argílico; el contenido de arcilla no decrece del máximo en un 20% a 150 cm de profundidad.

a-4 Fertilidad en el perfil

Contiene muy bajos niveles de Ca, Mg y K, excesivamente altos en aluminio extraíble. Existen fuertes desbalances entre Ca/K y Mg/K abajo de los de 16 cm de profundidad debido a bajos niveles de K.

Cuadro 46. Descripción del perfil 02.

b-1 Información general del perfil 02.

Clasificación: Typic Palehumult

Ubicación: Bloque 4

Altitud: 730 msnm

Posición fisiográfica: sitiado en escarpe de terraza antigua moderadamente disectada.

Material parental: Tobas volcanoclásticas, con clastos de andesita y basalto dentro de la matriz tobácea.

Régimen de humedad: Udico

Drenaje: libre

Pendiente: 40%

Observaciones: presencia de erosión laminar severa.

b-2 Descripción del perfil y fertilidad de los horizontes.

Este perfil es casi idéntico al perfil 01 presentando diferencias en el espesor de los horizontes y en la ausencia de moteos y concreciones de manganeso. Las características químicas (fertilidad) de los horizontes son también similares (Cuadros 53, 54, 55, 56)

c. Fertilidad del horizonte A en los bloques del sitio Celulosa.

Todos los bloques presentan características químicas similares en su horizonte A (Cuadro 52). En general son extremadamente ácidos, con altos contenidos de materia orgánica y una relación C/N adecuada. Presentan bajos contenidos de P y Ca, niveles medios de K, Zn y Mn, y altos contenidos de Cu. La acidez extraíble es moderada en los bloques 1, 2 y 5 y alta en los bloques 3 y 4 con probables problemas de toxicidad por exceso de Al. Las relaciones Mg/K y Ca/K son adecuadas en todos los bloques. Por bajo contenido de Ca la relación Ca/Mg es ligeramente baja en los bloques 1, 2 y 5 y baja en los bloques 3 y 4.

2. Sitio San Juan Sur.

Cuadro 47. Descripción del perfil 03.

a-1 Información general del perfil 03.

Clasificación: Andic Humitropept

Ubicación: Bloque 2

Altitud: 940 msnm

Posición fisiográfica: escarpe de terraza moderadamente disectada.

Materia parental: cenizas volcánicas.

Régimen de humedad: Udico

Drenaje: libre

Pendiente: 30%

Observaciones: erosión laminar moderada.

a-2 Descripción del perfil.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
A	0-29	Color pardo oscuro (10 YR 3/3 en húmedo); franco; estructura granular fina a mediana, de moderado desarrollo; friable en húmedo; poros finos, medianos y gruesos abundantes; raíces finas y medianas pocas; límite claro y plano.
AB	29-53	Pardo a pardo fuerte (7,5 YR 4/5, húmedo); franco arcilloso; estructura moderadamente desarrollada, granular y en bloques subangulares, fina y mediana; friable en húmedo y ligeramente adhesiva en mojado; poros gruesos, medianos y finos abundantes; raíces finas pocas; límite gradual y plano.
Bw	53-108	Pardo amarillento oscuro (10 YR 4/6, húmedo); arcilloso, estructura en bloques subangulares, fina mediana y gruesa, fuertemente desarrollada; friable

en húmedo y ligeramente adhesiva y plástica en mojado; poros finos, medianos y gruesos abundantes; raíces finas pocas; límite gradual y plano.

BC 108-160* Pardo fuerte (7,5 YR 4/6, húmedo); arcilloso; débilmente desarrollado en estructura blocosa subangular mediana y gruesa; friable en húmedo y adhesiva y plástica en mojado; poros finos, medianos y gruesos frecuentes; raíces finas pocas. Contiene fragmentos de tobas meteorizadas (saprolita) en $\pm 7\%$, asociado a pequeños fragmentos de 0,1-0,5 cm de diámetro (gravilla) en un ámbito de $\pm 5\%$ por volumen.

a-3 Clasificación: Andic Humitropept.

Suelo de reciente desarrollo pedogenético con horizonte diagnóstico cámbico; temperaturas del suelo con régimen isohiper-térmico; tiene más de 12 kg de carbón orgánico a un metro de profundidad por metro cuadrado; presenta reacción mayor de 10 al NaF, entre 29-53 cm de profundidad.

a-4 Fertilidad en el perfil

Tiene bajos contenidos en P, Ca, Mg y K, alta acidez en porcentaje de saturación en todos los horizontes.

Cuadro 48. Descripción del perfil 04.

b-1 Información general del perfil 04.

Clasificación: Typic Dystrandept.

Ubicación: Bloque 4.

Altitud: 940 msnm

Posición fisiográfica: escarpe de terraza moderadamente disectada.

Material parental: cenizas volcánicas.

Régimen de humedad: Udico.

Drenaje: libre

Pendiente: 60%

Observaciones: erosión laminar moderada.

b-2 Descripción del perfil.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
A ₁	0-25	Color pardo grisáceo muy oscuro a pardo oscuro (10 YR 3/2,5, húmedo); franco arenoso; estructura moderada a fuertemente desarrollada, granular, fina a mediana; friable en húmedo; poros muy finos, finos, medianos y gruesos, abundantes; raíces finas y medianas frecuentes; límite difuso y plano.
A ₂	25-49	Pardo oscuro (7,5 YR 3/2, húmedo); franco arenoso; débil estructura granular; friable en húmedo, poros abundantes finos, medianos y gruesos; intensa actividad radicular con raíces gruesas y medianas frecuentes a abundantes; límite claro y plano.
A-B	49-69	Pardo oscuro a pardo (10 YR 4/3, húmedo); con moteos pardo grisáceos muy oscuros (10 YR 3/2,5, húmedo); franco arcillo-arenoso; estructura en bloques subangulares, fina a mediana, débil; friable en húmedo y no adhesiva ni plástica en mojado; poros finos, medianos y gruesos abundantes, raíces finas y medianas pocas; límite claro y plano.
Bw	69-138	Pardo fuerte (7,5 YR 4/6, húmedo); arcillo-arenoso; estructura prismática mezclada con bloques subangulares finos de moderado desarrollo; friable y ligeramente adhesivo en húmedo; abundantes poros finos, medianos y gruesos;

raíces finas y medianas pocas;
límite gradual y plano.

BC 138-190* Pardo oscuro a pardo (7,5 YR 4/4, húmedo); franco arcilloso; estructura en bloques subangulares fina a mediana, desarrollo débil; masivo en húmedo y ligeramente adhesivo y plástico en mojado; leves moteos pequeños y discontinuos de manganeso; poros finos y muy finos frecuentes.

b-3 Clasificación: Typic Dystrandept.

Suelo de joven desarrollo pedogenético, con horizonte diagnóstico cámbico; reacción ph al NaF mayor de 10,4 hasta 49 cm de profundidad; saturación de bases menor del 50% en todo el perfil.

b-4 Fertilidad en el perfil:

Alta acidez en el porcentaje de saturación; bajos contenidos de P, Ca, Mg y K.

c. Fertilidad del horizonte A en los bloques del sitio San Juan Sur.

Todos los bloques son extremadamente ácidos y con altos contenidos de materia orgánica en el horizonte A. Los bloques 1, 2 y 3 presentan relaciones C/N adecuadas, acidez extraíble moderada, niveles adecuados de K, Zn y Mn y alto contenido de Cu. En los bloques 4 y 5 la relación C/N no es apropiada para el proceso de mineralización de la materia orgánica, la saturación de acidez es alta, los contenidos de K, Zn y Mn son bajos y el nivel de Cu es moderado. Todo el sitio presenta bajos niveles de P, Ca y Mg con la excepción del bloque 2 donde el P tiene un nivel medio. La relación Ca/Mg tiene valores bajos en todos los bloques excepto el bloque 3 donde la relación es alta. Los bloques 1, 3 y 5 presenta relaciones adecuadas de Ca/K y ésta es baja en los restantes. La relación Mg/K es adecuada en todo el sitio menos en el bloque 4 debido a bajos contenidos de Mg respecto al K (Cuadro 57).

3. Sitio San Isidro.

Cuadro 49. Descripción del perfil 05.

a-1 Información general del perfil 05.

Clasificación: Typic Palehumult.

Ubicación: Bloque 3.

Altitud: 680 msnm.

Posición fisiográfica: parte distal del pie de monte, Cordillera de Talamanca.

Material parental: origen sedimentario.

Régimen de humedad: Udico.

Drenaje: bueno.

Pendiente: 2.3%

Observaciones: no hay problemas de erosión.

a-2 Descripción del perfil.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
A	0-13	Color pardo grisáceo muy oscuro (10 YR 3/2,5, en húmedo; franco arcilloso; estructura granular fina media y gruesa, fuerte; friable y ligeramente adhesiva en mojado; poros finos, medianos y gruesos abundantes; raíces finas, medianas y gruesas abundantes; alta actividad de lombrices; límite abrupto y plano.
AB	13-21	Rojo amarillento (5 YR 3/6, húmedo); franco arcilloso, estructura laminar mediana, moderada en desarrollo, con bloques subangulares medianos, fuerte; friable y ligeramente adhesiva y plástica en húmedo; partículas de humus en las caras de las unidades estructurales, zonales y espesas; poros finos, medianos y gruesos abundantes; raíces finas pocas; actividad moderada de lombrices; límite gradual y plano.

Bt ₁	21-66	Pardo fuerte (7,5 YR 5/8, húmedo); arcilloso; estructura en bloques subangulares finos y medianos, débil; friable, adhesiva y plástica en húmedo; revestimientos de humus discontinuos y débiles; cutanes moderadamente espesos en las caras de las unidades estructurales; raíces medianas y finas escasas; límite gradual y plano.
Bt ₂	66-111	Pardo fuerte (7,5 YR 5/8, húmedo); arcilloso; bloques subangulares finos y medianos de fuerte desarrollo; friable, adhesiva y plástica en mojado; cutanes zonales espesos; poros finos, medianos y grueso abundantes; pocas raíces finas; límite difuso y plano.
Bt ₃	111-138*	Rojo amarillento (SYR 4/6, húmedo) mezclado con pardo fuerte (5 YR 5/8, húmedo); arcilloso; bloques subangulares finos y medianos fuertes en desarrollo estructural; friable, adhesivo y plástico en mojado; cutanes espesos y continuos sobre las caras de las unidades estructurales, asociados a películas de óxido de hierro, con pequeñas concreciones zonales de hierro; poros muy finos y finos frecuentes, gruesos pocos.

a-3 Clasificación: Typic Palehumult.

Suelo con horizonte argílico entre los 21 y 138 cm de profundidad y saturación de bases menor de 35% en todo el perfil. Presenta más de 0,9 de carbón orgánico a los primeros 15 cm del horizonte argílico (Bt₁). Suelo rojizo desarrollado sobre una superficie geomórfica antigua y estable. Su contenido de arcilla no decrece en más de un 20% hasta 1,5 cm de profundidad.

a-4 Fertilidad del perfil:

Muy bajos contenidos de Ca, K y Mg. Altos valores de aluminio con problemas de toxicidad para la mayoría de los cultivos.

c. Fertilidad del horizonte A en los bloques del sitio San Isidro.

Las características químicas del horizonte A es similar en todos los bloques (Cuadro 62). En general son extremadamente ácidos, con muy altos contenidos de materia orgánica. La relación C/N es adecuada en los bloques 1 y 2 pero presenta fuertes desbalances en los bloques 3 y 4 que afectan la velocidad de nitrificación y mineralización de la materia orgánica. Los contenidos de P son muy bajos en todo el sitio y son extremadamente bajos para K, Ca, M, Zn y Mn. Los niveles de Cu son adecuados. Existe una muy alta saturación por acidez con posibles problemas de toxicidad por aluminio soluble. Las relaciones Ca/Mg son adecuadas pero existen desbalances en las relaciones Ca/K y Mg/K en todos los bloques.

4. Sitio La Suiza.

Cuadro 50. Descripción del perfil 06.

a-1 Información general del perfil 06.

Clasificación: Typic Tropohumult.

Ubicación: Finca Thiele.

Altitud: 1160 msnm.

Posición fisiográfica: escarpe de terraza.

Material parental: Toba

Régimen de humedad: Udico.

Drenaje: libre.

Pendiente: 100%

Observaciones: erosión severa en terracetas, surcos y laminar.

a-2 Descripción del perfil.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
A	0-23	Color pardo oscuro (10 YR 3/3, húmedo); arcilloso; estructura granular mezclada con bloques subangulares finos y medianos de moderado desarrollo; friable en húmedo y ligeramente adhesivo y plástico en mojado; poros muy finos, finos, medianos y gruesos abundantes; pocas raíces finas; límite abrupto y plano.
Bt ₁	23-51	Pardo fuerte (7,5 YR 4/6, húmedo); arcilloso; bloques subangulares finos, medianos y gruesos de moderado desarrollo; poros finos, medianos abundantes; raíces medianas pocas; límite claro y plano.
Bt ₂	51-149*	Pardo amarillento (5 YR 4/7 húmedo); arcilloso; bloques subangulares finos, medianos y gruesos, de moderado desarrollo; friable, adhesivo y plástico en húmedo; cutanes continuos, mode-

radamente espesos; poros gruesos pocos muy finos, finos y medianos abundantes.

a-3 Clasificación: Typic Tropohumult.

Suelo con un horizonte argílico; con menos de 35% de saturación de bases en todo el perfil; tiene más de 0,9% de carbón orgánico en el horizonte argílico; con régimen de temperatura isohipertérmico.

a-4 Fertilidad en el perfil

Ca y Mg tienen niveles adecuados en el horizonte A y bajos en el resto; K con bajos contenidos en todo el perfil; fuertemente ácidos.

Cuadro 51. Descripción del perfil 07.

b-1 Información general del perfil 07.

Clasificación: Andic Humitropept.

Ubicación: Finca Sánchez.

Altitud: 960 msnm.

Posición fisiográfica: escarpe de terraza.

Material parental: Toba conglomerática.

Régimen de humedad: Udico.

Drenaje: libre superficial, mal drenaje por compactación en el horizonte A.

Pendiente: 80%.

Observaciones: muy escarpado con erosión en terracetas y laminar severa.

b-2 Descripción del perfil.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
A	0-4	Color pardo oscuro (10 YR 3/3, húmedo); franco arcilloso; estructura granular fina a mediana, débil; friable en húmedo y

		ligeramente adhesiva y plástica en mojado; poros finos y medianos abundantes, muy finos poros; raíces finas pocas; límite claro y plano.
Bw	4-72	Pardo a pardo oscuro (7,5 YR 4/4, húmedo); arcilloso; friable, adhesivo y plástico en mojado; estructura en bloques subangulares finos y medianos de moderado desarrollo, poros gruesos, medianos y finos abundantes; raíces medianas pocas; límite claro y plano.
C ₁	72-123	Pardo fuerte (7,5 YR 4/5, húmedo); franco arcilloso; con grava, gravilla y fragmento tobáceos de 4-7 cm de diámetro en más del 35% por volumen; friable en húmedo, no adhesiva ni plástica en mojado; poros grandes, medianos y finos abundantes; raíces medianas pocas; límite abrupto y plano.
C ₂	123-150*	Saprolita (bloques de toba meteorizada) mezclada con fragmentos de toba de 8-15 cm de diámetro en más del 75% por volumen.

b-3 Clasificación: Andic Humitropept.

Suelo de desarrollo joven, con horizonte diagnóstico cámbico; con régimen de temperatura isohipertérmico; contiene más de 12 Kg de carbón orgánico por metro cuadrado hasta un metro de profundidad; reacción al NaF en ph mayor de 10,4 en el horizonte Bw.

b-4 Fertilidad en el perfil:

Contenidos adecuados de Ca y Mg en el horizonte Bw; con saturación por acidez media. Relaciones entre cationes Ca/Mg adecuadas.

c. Fertilidad del horizonte A en los bloques del sitio La Suiza.

Ambos bloques son fuertemente ácidos, con alto contenido de materia orgánica en Finca Thiele y medio en Finca Sánchez; las relaciones C/N son adecuadas en los dos bloques. Los niveles de P y K son muy bajos y los de Ca, Mg, Zn y Mn son medios. Finca Sánchez presenta un alto contenido de Cu. La saturación de acidez es media en Finca Thiele y ligeramente baja en Finca Sánchez. En ambos bloques existe una relación adecuada de cationes Ca/Mg, pero se dan desbalances en la relación Ca/K por bajo contenido de K respecto al Ca. Finca Sánchez presenta un balance adecuado de Mg/k, pero la relación es alta en Finca Thiele (Cuadro 65).

Sitio 1, Celulosa

Cuadro 52. Análisis químico del horizonte A por bloque, Celulosa.

Bloque	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					µg/ml			
			N	P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Cu	Zn	Mn
I	4,30	8,58	0,61	10,5	0,40	2,84	1,32	2,50	26	6	17
II	4,29	8,67	0,60	9,6	0,40	2,61	1,29	2,50	26	7	16
III	4,05	7,97	0,56	6,7	0,23	1,20	0,65	2,35	22	6	15
IV	4,04	7,37	0,51	8,6	0,19	1,18	0,64	3,25	29	5	20
V	4,34	8,37	0,58	7,4	0,30	3,10	1,32	1,80	22	6	20

Cuadro 53. Características químicas del Perfil 01, Celulosa.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Al
A	0- 16	9,38	3,69	4,09	4,35	19,8	0,26	2,61	1,40	1,95	1,50
Bt1	16- 49	10,03	3,79	4,08	2,68	3,5	0,15	1,50	0,58	2,80	2,00
Bt2	49- 83	10,10	3,55	3,98	2,01	5,4	0,08	0,97	0,24	4,50	4,05
C1	83-127	10,15	3,52	4,01	1,21	9,8	0,06	0,67	0,14	6,50	5,50

Cuadro 54. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 01, Celulosa.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C (%)			Textura
		K	Ca	Hg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A	0- 16	0,46	2,51	1,13	0,11	38,4	57,2	25,4	17,4	Franco Arenoso
Bt1	16- 49	0,18	1,21	0,40	0,11	28,2	27,2	13,4	59,4	Arcilloso
Bt2	49- 83	0,06	0,83	0,23	0,12	28,9	17,2	17,4	65,4	Arcilloso
C1	83-127	0,03	0,49	0,09	0,13	31,7	19,2	15,4	65,4	Arcilloso

Cuadro 55. Características químicas del Perfil 02, Celulosa.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Al
A	0- 06	9,03	3,36	3,47	7,54	15,7	0,22	0,65	0,47	5,35	4,75
Bt1	6- 87	10,07	3,71	3,73	3,55	2,4	0,10	0,30	0,15	4,90	4,00
Bt2	87-149	10,06	3,65	3,87	1,18	1,6	0,04	0,39	0,18	5,15	4,25
C1	149- +	10,04	3,58	3,67	0,94	2,1	0,06	0,45	0,18	6,30	5,00

Cuadro 56. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 02, Celulosa.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C (%)			Textura
		K	Ca	Hg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A	0- 06	0,26	0,60	0,35	0,10	38,7	41,2	19,4	39,4	Franco arcilloso
Bt1	6- 87	0,08	0,17	0,07	0,10	29,2	32,2	11,4	56,4	Arcilloso
Bt2	87-149	0,05	0,54	0,12	0,10	31,8	17,2	12,4	70,4	Arcilloso
C1	149- +	0,02	0,27	0,09	0,12	31,0	15,2	16,4	68,4	Arcilloso

Sitio 2, San Juan Sur

Cuadro 57. Análisis químico del horizonte A por bloque, San Juan Sur.

Bloque	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					µg/ml			
			N	P	K	Ca	Mg	Ac.Ext.	Cu	Zn	Mn
I	4,21	9,78	0,54	6,4	0,20	1,03	0,62	1,70	22	3	7
II	4,06	9,04	0,54	6,0	0,41	1,45	0,74	1,70	24	3	8
III	4,63	8,37	0,45	4,6	0,22	3,00	0,52	0,85	23	2	6
IV	4,14	8,48	0,65	4,9	0,17	0,54	0,30	1,48	16	1	4
V	4,17	11,20	0,36	5,3	0,11	0,55	0,30	1,50	14	1	4

Cuadro 58. Características químicas del Perfil 03, San Juan Sur.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Mg	Ac.Ext.	Al
A	0- 29	9,32	4,00	4,25	8,64	8,8	0,16	1,90	1,30	1,15	0,90
AB	29- 53	10,17	4,20	4,20	4,69	3,5	0,06	0,39	0,12	1,00	0,50
Bw	53-108	10,02	4,58	4,30	2,01	6,4	0,06	0,33	0,06	0,35	n.d.
BC	108-160+	9,71	3,77	4,42	0,94	5,9	0,15	0,58	0,19	2,00	1,50

Cuadro 59. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 03, San Juan Sur.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C			Textura
		K	Ca	Mg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A	0- 29	0,12	1,57	0,90	0,11	29,4	43,2	31,4	25,4	Franco
AB	29- 53	0,02	0,41	0,07	0,10	24,3	35,2	25,4	39,4	Franco arcilloso
Bw	53-108	0,02	0,26	0,02	0,12	17,4	31,2	27,4	41,4	Arcilloso
BC	108-160+	0,16	0,57	0,12	0,12	24,1	27,2	31,4	41,4	Arcilloso

Cuadro 60. Características químicas del Perfil 04, San Juan Sur.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Mg	Ac.Ext.	Al
A ₁	0- 25	11,00	4,20	4,18	11,39	7,4	0,07	0,31	0,14	1,40	1,00
A ₂	25- 49	11,18	4,28	4,25	11,39	8,3	0,05	0,18	0,08	1,35	1,00
A&B	49- 69	10,67	4,45	4,06	5,76	5,4	0,05	0,19	0,05	0,70	0,50
Bw	69-138	10,17	4,70	4,15	2,68	3,5	0,09	0,13	0,02	0,30	n.d.
BC	138-190+	8,58	4,10	3,88	2,55	3,5	0,18	0,22	0,02	0,80	0,50

Cuadro 61. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 04, San Juan Sur.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C			Textura
		K	Ca	Mg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A ₁	0- 25	0,05	0,18	0,08	0,12	41,5	71,2	17,4	11,4	Franco arenoso
A ₂	25- 49	0,01	0,11	0,02	0,10	46,1	75,2	15,4	9,4	Franco arenoso
A&B	49- 69	n.d.	0,09	0,01	0,10	30,7	63,2	15,4	21,4	Franco arc aren
Bw	69-138	n.d.	0,18	0,03	0,11	23,3	45,2	19,4	35,4	Arcillo arenoso
BC	138-190+	0,03	0,26	0,02	0,11	16,6	35,2	33,4	31,4	Franco arcilloso

Sitio 3, San Isidro

Cuadro 62. Análisis químico del horizonte A por bloque, San Isidro.

Bloque	ph (H ₂ O)	M.O (%)	meq/100 ml						µg/ml		
			N	P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Cu	Zn	Mn
I	4,04	11,2	0,47	4,7	0,07	0,33	0,12	1,15	6	1	3
II	3,97	13,5	0,52	5,7	0,06	0,35	0,14	1,40	5	1	3
III	3,96	12,3	0,19	6,1	0,06	0,44	0,20	1,50	6	1	3
IV	4,22	16,3	0,46	5,0	0,05	0,25	0,07	1,05	4	2	1
V	4,19	12,9	0,59	4,3	0,06	0,23	0,06	0,95	5	2	1

Cuadro 63. Características químicas del Perfil 05, San Isidro.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	M.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Al
A	0- 13	10,00	3,82	3,65	12,2	-	-	0,60	0,19	2,85	2,05
AB	13- 21	10,12	4,20	3,90	6,2	-	-	0,41	0,10	1,15	0,80
Bt ₁	21- 66	10,00	4,94	4,10	5,2	-	-	0,40	0,06	0,20	0,10
Bw ₂	66-111	10,00	5,20	4,71	1,8	-	-	0,39	0,04	0,15	0,10
Bt ₃	111-138+	10,00	5,70	4,85	3,8	-	-	0,43	0,04	0,15	0,10

Cuadro 64. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 05, San Isidro.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C (%)			Textura
		K	Ca	Hg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A	0- 13	0,11	0,36	0,18	0,11	47,4	43,2	28,0	28,8	Franco arcilloso
AB	13- 21	0,02	0,21	0,06	0,10	22,8	23,4	39,8	36,8	Franco arcilloso
Bt ₁	21- 66	0,02	0,19	0,04	0,10	14,1	9,4	15,8	74,8	Arcilloso
Bt ₂	66-111	0,01	0,16	0,04	0,10	15,4	0,0	15,2	84,8	Arcilloso
Bt ₃	111-138+	0,01	0,24	0,05	0,10	18,9	1,8	11,4	86,8	Arcilloso

La Suiza,

Cuadro 65. Análisis químico del horizonte A por bloque, La Suiza.

Bloque	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml						µg/ml		
			N	P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Cu	Zn	Mn
Thiele	4,57	7,61	0,51	3,4	0,09	4,94	2,21	1,57	19	4	8
Sánchez	4,20	5,09	0,31	5,2	0,17	4,43	1,97	1,43	24	5	30

Cuadro 66. Características químicas del Perfil 06, Finca Thiele, La Suiza.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Al
A	0- 23	9,81	4,15	4,45	5,96			4,67	2,44	1,50	0,95
Bt ₁	23- 51	10,25	3,95	4,64	1,67			2,12	0,71	4,30	2,75
Bt ₂	51-149+	10,23	3,78	4,65	1,07			0,94	0,33	9,10	6,10

Cuadro 67. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 06, Finca Thiele, La Suiza.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C (%)			Textura
		K	Ca	Mg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A	0- 23	0,04	6,56	2,79	0,09	35,6	21,8	31,6	46,6	Arcilloso
Bt ₁	23- 51	n.d.	2,86	0,83	0,17	33,3	15,8	25,6	58,6	Arcilloso
Bt ₂	51-149+	n.d.	1,32	0,34	0,11	34,6	17,8	23,6	58,6	Arcilloso

Cuadro 68. Características químicas del Perfil 07, Finca Sánchez, La Suiza.

Horizonte	Profundidad (cm)	ph (NaF)	ph (KCl)	ph (H ₂ O)	H.O (%)	meq/100 ml					
						P	K	Ca	Hg	Ac.Ext.	Al
A	0- 4	9,66	4,28	4,20	6,77	-	-	6,67	3,17	0,70	0,55
Bw	4- 72	10,45	4,18	4,21	2,08	-	-	3,46	1,32	2,55	1,80
C ₁	72-123	10,26	3,95	4,49	1,94	-	-	0,97	2,38	5,10	3,35

Cuadro 69. Capacidad de intercambio catiónico y textura: Perfil 07, Finca Sánchez, La Suiza.

Horizonte	Profundidad (cm)	µg/ml					C.I.C (%)			Textura
		K	Ca	Mg	Na	C.I.C	Arena	Limo	Arcilla	
A	0- 4	0,58	10,11	4,01	0,11	42,2	27,8	41,6	30,6	Franco arcilloso
Bw	4- 72	0,02	4,97	1,47	0,10	32,3	23,8	27,6	48,6	Arcilloso
C ₁	72-123	n.d.	0,95	2,74	0,09	36,9	33,8	29,6	36,6	Franco arcilloso

APENDICE 6

Formulario de campo

APENDICE 7

Modelos usados en el análisis de varianza

Modelos usados en el análisis de varianza.

Los miembros componentes de los modelos usados se definen de la misma forma que en el modelo general, tal como se definió en el Capítulo 3. Debido a la falta de ortogonalidad, los coeficientes de los componentes de la esperanza de los cuadrados medios de cada fuente de variación se obtuvieron usando el procedimiento GLM de SAS. Los estimadores de las varianzas se denotan con "S²" y los componentes fijos con "F²". Los modelos, las circunstancias en que se aplican, las variables de respuesta, los coeficientes y los componentes de la varianza se describen a continuación:

Modelo 1.

Se utilizó en el análisis de todas las variables de respuesta en los sitios San Juan Sur, San Isidro y La Suiza. En el sitio Celulosa se aplicó a las variables de respuesta no afectadas (Cuadro 5) por el drenaje: porcentaje de corteza, número de bifurcaciones, porcentaje de árboles bifurcados, índice de bifurcación, longitud del internodio mayor, número de verticilos, número de ramas y rectitud del fuste. El modelo es:

$$Y_{ij} = \mu + P_i + B_j + \epsilon_{ij}$$

Los componentes de varianza se describen en el Cuadro 70.

Cuadro 70. Componentes de la varianza según el modelo 1.

Fuente de variación	E (CM)
Procedencias (P)	S ² _. + C ₁ S ² _p
Bloques (B)	S ² _. + C ₂ S ² _b
Residuo	S ² _.

Los valores de las constantes C_1 y C_2 son:

a) Sitios Celulosa, San Juan Sur y San Isidro; variables sin observaciones perdidas (80 observaciones)

$$C_1 = 5 ; \quad C_2 = 16$$

b) Sitio Celulosa, variables con una observación perdida (79 observaciones)

$$C_1 = 4,93 ; \quad C_2 = 15,75$$

c) Sitios La Suiza (30 observaciones)

$$C_1 = 2 ; \quad C_2 = 15$$

Modelo 2.

Se aplicó en el sitio Celulosa a las variables de respuesta afectas por el drenaje: supervivencia, diámetro, altura, área basal, volumen con corteza, volumen sin corteza y número de ramas por verticilo (Cuadro 5). El modelo es:

$$Y_{i,j} = \mu + P_i + B_j + p (X_{i,j} - \bar{X}) + e_{i,j}$$

Los componentes de la varianza para el modelo 2 se describen en el Cuadro 71.

Cuadro 71. Componentes de la varianza según el modelo 2.

Fuente de variación	E (CM)
Procedencias (P)	$S^2_e + C_1 S^2_p$
Bloques (B)	$S^2_e + C_2 S^2_b$
Drenaje (D)	$S^2_e + C_3 F^2_d$
Residuo	S^2_e

Los valores de las constantes C_1 y C_2 son:

a) variables sin observaciones perdidas (80 observaciones)

$$C_1 = 4,94 ; \quad C_2 = 15,19$$

b) variables con una observación perdida (79 observaciones)

$$C_1 = 4,87 ; \quad C_2 = 14,92$$

Modelo 3.

Este modelo se usó en el análisis combinado de sitios para aquellas variables de respuesta que no son afectadas por el drenaje y para las cuales no existe evidencia estadística de la presencia de interacciones procedencia-sitio, según los análisis preliminares (Cuadro 5). Estas variables son: porcentaje de corteza, número de bifurcaciones, porcentaje de árboles bifurcados, índice de bifurcación, longitud del internodio mayor, número de ramas y rectitud del fuste. El modelo es el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + B_{j(k)} + S_k + \epsilon_{ijk}$$

La composición de la varianza para el modelo 3 se detalla en el Cuadro 72.

Cuadro 72. Componentes de la varianza según el modelo 3.

Fuente de variación	E (CM)
Procedencias (P)	$S^2_e + C_1 S^2_p$
Bloques en sitios B (S)	$S^2_e + C_2 S^2_{b(i)}$
Sitios (S)	$S^2_e + C_3 S^2_{s(i)} + C_4 F^2_e$
Residuo	S^2_e

Los valores de las constantes C_1 y C_2 son:

a) variables sin observaciones perdidas (270 observaciones)

$$C_1 = 16,87 ; \quad C_2 = 15,92$$

b) variables con una observación perdida (269 observaciones)

$$C_1 = 16,80 ; \quad C_2 = 15,86$$

Modelo 4.

El modelo 4 se empleó en el análisis combinado para aquellas variables de respuesta que son afectadas por el drenaje y para los cuales no existe evidencia estadística de la presencia de interacciones procedencia-sitio (Cuadro 5). Las variables son: supervivencia, diámetro, área basal, volumen con corteza, volumen sin corteza y número de ramas por verticilo. El modelo utilizado en este caso es:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + B_{j(k)} + S_k + d(X_{ijk} - \bar{X}) + e_{ijk}$$

Del modelo 4 se desprende que los componentes de varianza distribuyen como se indica en el Cuadro 73.

Cuadro 73. Componentes de la varianza según el modelo 4.

Fuente de variación	E (CM)
Procedencias (P)	$S^2_p + C_1 S^2_e$
Bloques en sitios B(S)	$S^2_b + C_2 S^2_{b(s)}$
Sitios (S)	$S^2_s + C_3 S^2_{b(s)} + C_4 F^2_d$
Drenaje (D)	$S^2_d + C_5 F^2_d$
Residuo	S^2_e

Los valores de las constantes C_1 y C_2 del Cuadro 73 son:

a) variables sin observaciones perdidas (270 observaciones)

$$C_1 = 16,80 ; \quad C_2 = 15,70$$

b) variables con una observación perdida (269 observaciones)

$$C_1 = 16,74 ; \quad C_2 = 15,63$$

Modelo 5.

La variable de respuesta número de verticilos es la única que no es afectada por el drenaje y presenta significancia estadística para la interacción procedencia-sitio (Cuadro 5). Para esta variable se tiene 269 observaciones. El modelo empleado en este caso es el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + B_{j(k)} + S_{ik} + PS_{ik} + e_{ijk}$$

Los componentes de la varianza según este modelo se describen en el Cuadro 74.

Cuadro 74. Componentes de la varianza según el modelo 5.

Fuente de variación	E (CM)
Procedencias (P)	$S^2_{\mu} + C_1 S^2_{p_{.s}} + C_2 S^2_{p_{.k}}$
Bloques en sitios B(S)	$S^2_{\mu} + C_3 S^2_{b_{(s)}}$
Sitios (S)	$S^2_{\mu} + C_4 S^2_{p_{.s}} + C_5 S^2_{b_{(s)}} + C_6 F^2_{.s}$
Interacción PXS	$S^2_{\mu} + C_7 S^2_{p_{.s}}$
Residuo	S^2_{μ}

Los valores de las constantes C_2 , C_3 y C_7 en el Cuadro 74 son:

$$C_1 = 3,72 ; \quad C_2 = 14,53 ; \quad C_3 = 15,85 ; \quad C_7 = 4,14$$

Modelo 6.

La única variable de respuesta que es afectada por el drenaje y que presenta evidencia estadística de la presencia de interacciones procedencia-sitio es la altura total (Cuadro 5). El modelo utilizado para describir este comportamiento es:

$$Y_{i,j,k} = \mu + P_i + B_{j(k)} + S_k + PS_{i,k} + p(X_{i,j,k} - \bar{X}) + e_{i,j,k}$$

La composición de la varianza según este modelo se muestra en el Cuadro 75.

Cuadro 75. Componentes de la varianza según el modelo 6.

Fuente de variación	E (CM)
Procedencias (P)	$S^2_{\cdot} + C_1 S^2_{p_{\cdot}} + C_2 S^2_p$
Bloques en sitios B(S)	$S^2_{\cdot} + C_3 S^2_{b(s)}$
Sitios (S)	$S^2_{\cdot} + C_4 S^2_{p_{\cdot}} + C_5 S^2_{b(s)} + C_6 F^2_{\cdot}$
Interacción PXS	$S^2_{\cdot} + C_7 S^2_{p_{\cdot}}$
Drenaje (D)	$S^2_{\cdot} + C_8 F^2_d$
Residuo	S^2_{\cdot}

Los valores de las constantes C_1 , C_2 , C_3 y C_7 son:

$$C_1 = 3,71; C_2 = 14,49; C_3 = 15,59; C_7 = 4,12$$

La variable altura cuenta con solo 269 observaciones para el análisis combinado (una observación perdida).