

EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA DE ESPECIES TROPICALES DE IMPORTANCIA ECONÓMICA Y ECOLÓGICA EN CENTRO AMÉRICA Y EL CARIBE, IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN, LA UTILIZACIÓN SOSTENIBLE Y EL MANEJO

MSc. Carlos Navarro¹, CATIE. Líder Proyecto
Marvín Hernández². CATIE. Técnico Agrícola.

Resumen

Se evaluó el desempeño de progenies de *Swietenia macrophylla* en Costa Rica. Se establecieron tres ensayos en el norte del país, Los Chiles (ensayos Laberinto y Lagartera) y Upala todos en el norte de la provincia Alajuela. Los ensayos de Upala y Lagartera contienen progenies de Costa Rica y el ensayo de Laberinto progenies de seis países centroamericanos y México. Se colectó datos de diámetro al cuello de la raíz, altura total, sobrevivencia y presencia de ataque de *Hypsipyla grandella*. Análisis de varianza para las variables altura y diámetro mostraron diferencias significativas ($P > F = 0.0001$) entre familias, no así para la variable ataque.

A los 621 días las heredabilidades en Upala fueron de 0.54 ± 0.02 , 0.55 ± 0.02 y 0.07 ± 0.002 para las variables diámetro, altura y ataque respectivamente. El ensayo de Laberinto se analizó a los 251 días, presentó heredabilidades para el diámetro, la altura y ataque de 0.55 ± 0.008 ; 0.59 ± 0.008 y 0.02 ± 0.0006 respectivamente. Los CVGA fueron de 12.82 para el diámetro y 13.76 para la altura. El ensayo Lagartera se analizó a los 585 días y obtuvo heredabilidades de 0.09 ± 0.005 ; 0.16 ± 0.008 y 0.12 ± 0.005 para el diámetro, la altura y ataque respectivamente. Los valores bajos de heredabilidad se deben principalmente a problemas de inundación por desbordamiento de un río aledaño.

Abstract

The performance of progenies of *Swietenia macrophylla* in Costa Rica was evaluated through trials established in the north of the country, Alajuela province. The trials Upala and Lagartera contain progenies of Costa Rica and the Laberinto trial contain material from six Central American countries and Mexico. Root collar diameter, height, survival, and attack of *Hypsipyla grandella* were collected. Analysis of variance for those variables were made, resulting in highly significant differences on height and diameter but not for attack of *Hypsipyla*.

Heritabilities at 621 days for Upala were 0.54 ± 0.02 , 0.55 ± 0.02 and 0.07 ± 0.002 for diameter, height and attack respectively. Laberinto at 251 days presented heritabilities for diameter, height and attack of 0.55 ± 0.008 ; 0.59 ± 0.008 and 0.02 ± 0.0006 respectively. CVAG were 12.8 for diameter and 13.76 for height. Trial Lagartera was analysed at 585 days and heritabilities of 0.09 ± 0.005 ; 0.16 ± 0.008 and 0.12 ± 0.005 for diameter, height and attack, low values in this trial were caused by environmental error caused by flooding.

Introducción

La Caoba (*Swietenia macrophylla* King) ha sido la especie más importante comercialmente de la familia Meliaceae en la costa Atlántica de Centroamérica, posee quizás la más larga historia de explotación en la mayoría de los países y uno de los mercados de exportación más tradicionales desde la historia de la conquista.

¹ CATIE. APDO. 65. COSTA RICA. EMAIL:cnavarro@catie.ac.cr. fax: 506 5561533, tel:5562426

² CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

Trabajo presentado al Primer Congreso Latinoamericano IUFRO Valdivia Chile 1988

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) en colaboración con el Instituto de Ecología Terrestre de Escocia desarrollan el proyecto Evaluación de la Diversidad Genética de Especies Árboreas y trabaja con especies de importancia económica y ecológica en Centro América y el Caribe. En su primera fase labora en la exploración, recolección y análisis de muestras de hojas y semillas de *Swietenia macrophylla*, en un área comprendida entre la Península de Yucatán en México y las selvas del Darién en Panamá.

Los objetivos del proyecto han sido: 1. Contribuir a la caracterización, conservación y utilización de los recursos genéticos de caoba a través de la generación de la información genética básica sobre *Swietenia macrophylla*; 2. La determinación de los efectos de la corta selectiva y la fragmentación de los bosques en la diversidad genética de *S. macrophylla* y 3. La identificación de poblaciones de *Swietenia macrophylla* de especial valor para la conservación y el mejoramiento genético.

Revisión de Bibliografía

Muy pocos datos están disponibles de pruebas genéticas de caoba, y muy pocos test han sido establecidos, Newton et al (1993) indican que muy pocos datos están disponibles de pruebas genéticas de Caoba, ellos realizaron una exhaustiva revisión de los aspectos concernientes a la variación genética, su captura y utilización, tanto para el mejoramiento genético de especies de *Swietenia*, como para efectos de conservación de recursos genéticos. También señalan que son pocos los ensayos de progenies que se han realizado con especie de *Swietenia*, a pesar de que estos ensayos deben ser la base de programas de mejoramiento y ya se han realizado con especies aún de menor importancia que la caoba.

Chudnoff y Geary (1973) citados por Newton et al (1996), analizaron la densidad de la madera de 12 progenies de *S macrophylla* de 14 localidades de México y América Central, muestreando un árbol por progenie por sitio. Se encontraron diferencias altamente significativas, los valores medios oscilaron de 0.48 a 0.57 gcm⁻³. La altura y la forma también fueron evaluadas por Glogiewicz (1986), quien de nuevo registró diferencias significativas. Estos resultados sugieren una gran variabilidad en esta especie, lo cual indica la conveniencia de realizar estudios de mejoramiento y diversidad genética.

Recientemente dos pruebas genéticas de *S macrophylla* fueron establecidas en Costa Rica y Trinidad (en 1991 y 1990 respectivamente), como parte de un esfuerzo colaborativo entre el CATIE y el Instituto de Ecología Terrestre de Edimburgo, Reino Unido, el Instituto Internacional de Control Biológico (IIBC), Trinidad y el Servicio Forestal de Trinidad (Newton et al, 1996). Se evaluó la altura y la incidencia de ataque a los 33 meses de edad. En el ensayo de procedencias/progenie establecido en CATIE, el crecimiento promedio en altura osciló entre 245 y 471 cm a los 33 meses. En el ensayo de progenies de Trinidad el crecimiento medio en altura de las diferentes familias de medios hermanos varió entre 357 y 470 cm después de 30 meses. En el ensayo en CATIE la altura de la familia máxima fue 192 % del valor mínimo, dando una indicación de la extensión de la variación genética. El efecto de origen genético (procedencia o familia) fue altamente significativo ($P < 0.001$), ANOVA, F test) en ambos ensayos. Las heredabilidades en sentido estricto de la altura para los ensayos de Costa Rica y Trinidad fueron de 0.38 ± 0.12 y 0.11 ± 0.06 respectivamente.

Uno de los propósitos de estos ensayos fue observar la resistencia al ataque ya que el barrenador de los brotes (*Hypsipyla spp*, Lepidoptera: Pyralidae), es el principal factor que limita el crecimiento de la caoba. Las larvas de estas polillas viven dentro del tallo, haciendo un túnel en la médula y matando las partes apicales del brote. Aunque el ataque raramente mata al árbol, el tallo se ramifica o bifurca, reduciendo el valor económico del árbol significativamente. Esta plaga es muy ampliamente distribuida y a menudo muy dañina, ya que no hay mecanismos de control disponibles.

La respuesta de la caoba al ataque del barrenador, fue evaluada calificando el número de ataques (ramificación o bifurcación). Esto da una indicación de la variación en la susceptibilidad al ataque, pero también puede ser usada para identificar individuos que son capaces de tolerar ataque del brote terminal. En los tests de progenies establecidos en Costa Rica y Trinidad la media del número de ataques por familia varió entre 2.2 – 4.7 y 2.7 – 4.4, respectivamente. La variación genética más pronunciada fue registrada en el ensayo de Bajo Chino, en donde la familia de valor medio máximo superó en 217 % a la del valor mínimo medio.

El efecto de origen genético fue estadísticamente significativo en ambos ensayos ($P < 0.001$) en Costa Rica y $P < 0.023$ en el ensayo de Trinidad. Las heredabilidades individuales en sentido estricto del

número de puntos de bifurcaciones fueron de 0.56 ± 0.15 y 0.42 ± 0.12 para Costa Rica y Trinidad respectivamente. Los resultados de estos ensayos indican que existe variación genética significativa dentro de *S. macrophylla* en términos de susceptibilidad al ataque. Esto sugiere que puede haber espacio para el desarrollo de material resistente a las plagas para el uso en reforestación a través de un programa de mejoramiento genético. Ensayos a largo plazo, probando un rango de material más amplio, son requeridos para desarrollar este enfoque.

En Puerto Rico se ha estudiado el crecimiento de *S. macrophylla*, *S. mahagoni*, *S. humilis*, y los híbridos naturales e inducidos de estas especies (Weaver y Bauer, 1986; Newton et al 1993); sin embargo, existe poca información publicada describiendo la variación entre procedencias. En forma similar el National Research Council (1991) reportó que no hay actividades de trabajos en marcha sobre aspectos de mejoramiento de árboles con especies de *Swietenia*. Barnes (1963) menciona el ensayo de 41 procedencias de *S. macrophylla*, siete de *S. humilis* y 17 de *S. mahagoni*, estableciéndose los ensayos en siete localidades de Pto Rico.

Geary et al (1973) reportan los resultados preliminares de ensayos de procedencias de especies de *Swietenia* a la edad de 4.4 años. Durante 1964 se colectaron semillas en México, Centroamérica e Islas de El Caribe de *S. macrophylla*. (11 fuentes), *S. humilis* (9 fuentes) y *S. mahagoni* (una fuente), los materiales fueron plantados en 11 localidades en Puerto Rico y dos en St. Croix, US. Islas Virgenes, en sitios de trópico muy seco, trópico seco y trópico subhúmedo. En sitios húmedos, *S. macrophylla* fue superior en crecimiento en altura y en sobrevivencia, pero en los sitios secos el desempeño de las tres especies fue muy semejante. Reportan también diferencias significativas en el crecimiento y sobrevivencias entre las procedencias ensayadas, especialmente para *S. macrophylla* y *S. humilis*.

En México, Patiño et al (1996) reportan ensayos de procedencias/progenies con *S. macrophylla* y *C. odorata* establecidos en 1986; en los que obtuvieron parámetros genéticos para 36 progenies de *Swietenia*, la semillas de las tres procedencias estudiadas de *Swietenia* en Campeche (Cayal, Escárcega y Zoh-laguna) proviene de árboles colectados al azar dentro de dos poblaciones naturales y una plantación (Cayal). A la edad de siete años se obtuvo un coeficiente de heredabilidad para la variable crecimiento en altura para las progenies de Escárcega de $h^2=0.038$, Cayal $h^2= 0.265$ y Zoh-Laguna $h^2=0.164$.

Metodología

Áreas de estudio.

Los tres ensayos se encuentran en zonas de bosque húmedo tropical asociación climática (Tropical moist forest) (Bolaños y Watson, 1993). Esta zona se caracteriza por tener una biotemperatura entre 24 y 25 °C y alrededor de 2500 mm de precipitación anual con un período seco de aproximadamente 3 meses. En Los Chiles las condiciones de humedad son más fuertes y la precipitación es de alrededor de 2885 mm anuales.

La prueba de progenie Laberinto (Cuadro 1) se estableció en el norte de Costa Rica sobre suelos Typic Tropaquept familia franca fina mezclada isohipertérmica, que son suelos mal drenados en valles aluviales (gley y semi-turbosos), con poco desarrollo, presentan pequeñas acumulaciones orgánicas en la superficie. La topografía es plana. El ensayo La Lagartera se encuentra sobre suelos Aquic dystropept familia arcillosa fina mezclada isohipertérmica poco evolucionados de características ácidas y tendencia arcillosa con algunos problemas de drenaje, en terrazas antiguas. (Latosol amarillo rojizo). El ensayo Upala se encuentra sobre suelos Oxic dystropept familia arcillosa fina mezclada isohipertérmica, rojizos. profundos y bajos en bases asociados con suelos pardo rojizos pobremente drenados en terrazas antiguas (Latosol pardo rojizo).

Cuadro 1.: Descripción de los sitios de los tres ensayos de Swietenia .

	Upala	Lagartera	Laberinto
Localización	10.53409 N, 85.02287 O	10.58853N, 84.43002 O	10.94774N, 84.70994W
Diseño Estadístico	15 bloques con 31 tratamientos y dos árboles por tratamiento, mezclado con <i>Calophyllum brasiliense</i>	15 bloques con 32 tratamientos y tres árboles por tratamiento	15 bloques con 91 tratamientos y dos árboles por tratamiento.
Fecha de plantación	12 de Junio 1996	19 de Julio 1996	12 de Junio 1997
Finquero	Ronald Nuñez	José Eduardo Rodríguez	Rigoberto Abarca

En total se probaron 92 progenies colectadas bajo el marco del Proyecto Diversidad Genética de Caoba por Navarro y Hernández (Navarro et al 1997), (Wilson et al 1997), de siete procedencias México, Guatemala, Belice, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá.

Diseño Experimental y mediciones

Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con quince repeticiones y dos árboles por parcela en los ensayos Laberinto y Upala y diez bloques y tres árboles en Lagartera.

En el caso del ensayo de Upala los árboles se mezclaron en líneas con *Calophyllum brasiliense*, a 3 x 3 m de espaciamiento. Los experimentos se hicieron con dos líneas de borde. La preparación del terreno fue el arado y rastreado del terreno, luego la marcación, el hoyado y la plantación en los tres casos.

Los modelos utilizados para el análisis estadístico son los siguientes:

Análisis de varianza al azar para árboles individuales.

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + BP_{ij} + \epsilon_{kij}$$

En donde Y_{ijk} es el valor fenotípico del árbol k de la progenie j en el bloque i ; μ es la media de la población; P_j es el efecto del tratamiento j ; B_i es el efecto del bloque i , BP_{ij} es la interacción del bloque i con la progenie j . Bloques y progenies son considerados como efectos al azar.

Análisis de varianza al azar sobre medias por parcela.

$$Y_{ij} = \mu + B_i + P_j + BP_{ij} + \delta_{ij}$$

En donde Y_{jk} es la media de la parcela de la progenie j en el bloque k , μ es la media de la población; P_j es el efecto de la procedencia j ; B_i es el efecto del bloque i .

Las familias son de polinización abierta. Los siguientes parámetros para el crecimiento en altura y diámetro fueron estimados del análisis basado en árboles individuales: la varianza genética aditiva $\sigma^2_A = 4 \sigma^2_F$ donde σ^2_F es el componente de varianza debido a las familias de polinización abierta; la heredabilidad individual en sentido estricto $h^2 = \sigma^2_A / (\sigma^2_F + \sigma^2_{BF} + \sigma^2_E)$ donde σ^2_E es la varianza residual y σ^2_{BF} es la varianza de la interacción bloque-familia; El coeficiente de variación genética aditiva $CVGA = 100 (\sigma_A / \bar{x})$, donde \bar{x} es la media de la población.

La heredabilidad media de las familias se calculó basados en medias por parcela $h^2_F = \sigma^2_F / [(\sigma^2_E/b) + \sigma^2_F]$, donde b es el número de bloques.

Los tratamientos son familias de polinización abierta y se muestran en el Cuadro 2 y 3. En el Cuadro 2 las progenies son todas de Costa Rica en el Cuadro 3 se muestran progenies de Centroamérica y México, en este el primer dígito indica el país de la siguiente manera: 1 = México, 2 = Belice, 3 = Guatemala, 4 = Honduras, 5 = Nicaragua, 6 = Costa Rica, 7 = Panamá.

Cuadro 2. Progenies plantadas en los ensayos La lagartera y Upala.

Ensayo*	Población	N° Progenie	Latitud	Longitud	Precipitación	Temper	Meses
Upala y Lagartera	Caño Negro	43, 44, 45 46, 47, 46, 49, 50	10.94774	-84.70994	2885	24	3
Upala y Lagartera	Caño Negro	51	10.94705	-84.72119	2885	24	3
Lagartera	Caño Negro	52	10.94646	-84.72319	2885	24	3
Upala y Lagartera	Caño Negro	53	10.94774	-84.70994	2885	24	3
Upala y Lagartera	Playuelas	58	10.91815	-84.69996	2885	24	3
Upala y Lagartera	Playuelas	60	10.9277	-84.68567	2885	24	3
Upala y Lagartera	Playuelas	61	10.92635	-84.68893	2885	24	3
Lagartera	Marabamba	65	10.95426	-84.65771	2885	24	3
Upala y Lagartera	Marabamba	68, 73, 74, 76	10.95426	-84.65771	2885	24	3
Upala y Lagartera	Marabamba	80, 81 82	10.95403	-84.65751	2885	24	3
Upala y Lagartera	Marabamba	83	10.97844	-84.70361	2885	24	3
Upala y Lagartera	San Emilio	84, 85, 86, 87, 86, 89,	10.97235	-84.77287	2885	24	3
Upala y Lagartera	San Emilio	90	10.95402	-84.77411	2885	24	3
Upala y Lagartera	San Emilio	91	10.53615	-84.47122	2885	24	3
Upala y Lagartera	San Emilio	92	10.58191	-84.46871	2885	24	3
Upala y Lagartera	San Emilio	93	10.95971	-84.77346	2885	24	3

Cuadro 3. Progenies plantadas en Laberinto. Los Chiles Costa Rica

País	Población	Progenie	Latitud	Longitud	Precipitac	Temper	Meses
MEXICO	San Felipe	11, 15, 116	18.74599	-88.3548	1300	25	4
MEXICO	Nuevo Becal	121, 122, 125, 126, 129	18.80756	-89.32721	1200	26	4
MEXICO	Naranja	132, 133, 136, 141	19.35549	-88.46355	1200	24	4
MEXICO	Madraza	152, 153, 155	19.45218	-88.44468	2000	26	4
MEXICO	Nuevo Becal	156, 157, 159, 160	18.80756	-89.32721	1200	24	4
BELICE	Las Cuevas	22	16.7518	-89.00106	2900	22	3
BELICE	Las Cuevas	257	16.42754	-88.58995	2900	22	3
GUATEMALA	Bethel	32, 326, 331, 343	16.4835	-90.50282	1800	25	4
GUATEMALA	Bio-Itza	396	16.85234	-90.93113	1955	28	5
GUATEMALA	Tikal	3101	16.85009	-90.9316	1955	28	5
GUATEMALA	Tikal	3131, 3151, 3153	17.2252	-89.61216	1955	28	5
HONDURAS	Lancetilla	427, 432, 434, 435, 436, 438, 440, 442, 443,	15.73991	-85.45721	3278	25	3
HONDURAS	Comayagua	453	14.45397	-87.6597	1619	25	5
HONDURAS	Comayagua	454	14.45398	-87.65806	1619	25	5
NICARAGUA	Mukuwas	527, 528, 529, 531, 532, 533, 536, 541, 551,	14.04645	-84.49976	2750	24	4
COSTA RICA	Caño Negro	644, 649	10.97774	-84.70994	2885	24	3
COSTA RICA	Marabamba	682	10.95403	-84.65751	2885	24	3
COSTA RICA	San Emilio	687	10.97235	-84.77287	2885	24	3
COSTA RICA	San Emilio	690	10.95402	-84.77411	2885	24	3
COSTA RICA	San Emilio	693	10.95971	-84.77346	2885	24	3
COSTA RICA	Upala	699	10.54085	-85.09293	2558	25	4
COSTA RICA	Santa	6109	11.06101	-85.27857	2585	26	4
COSTA RICA	Abangares	6121	10.05493	-84.49443	1940	27	5
COSTA RICA	Pocosol	6156	10.89688	-85.60125	1510	26	6
COSTA RICA	Chapernal	6243, 6244, 6248, 6250, 6251	10.06589	-84.53552	1940	27	5
COSTA RICA	Upala	6253	10.84879	-84.92218	2558	25	4
PANAMÁ	Quintín	73, 79, 710	8.25682	-78.26795	2500	26	4
PANAMÁ	Punta Alegre	711	8.04698	-78.23505	2500	26	4
PANAMÁ	Punta Alegre	713	8.26119	-78.23616	2500	26	4
PANAMÁ	Tonosi	717, 719, 721, 724, 726	7.33517	-80.48316	2500	25	4
PANAMÁ	Gatún	731, 732, 733	9.268	-79.91958	2500	25	4
PANAMÁ	Paraíso	735	9.03278	-79.62656	2500	25	4
PANAMÁ	Coiba	741	7.50102	-81.69603	3500	25	4

Resultados y discusión

Se encontraron diferencias altamente significativas en las familias para las variables altura y diámetro en los tres ensayos ($P = 0.0001$), (Cuadro 4), la variable ataque no fue significativa en el ensayo de

Laberinto, por lo que se puede decir con suficiente grado de seguridad que hay una fuerte evidencia de la existencia de variación en el crecimiento juvenil del diámetro y la altura. La heredabilidades obtenidas para el diámetro y la altura son 0.55 y 0.57 respectivamente y el CVAG de 13 para el diámetro y 14 para la altura. Los valores de heredabilidad son altos en relación con los promedios mostrados por (Comelius, 1994), quien recopiló un total de 67 estudios la mayoría en *Pinus* y obtuvo promedios de heredabilidad de 0.28 para la altura y 0.23 para el diámetro. . También para el CVGA Comelius obtuvo rangos de un 5 a un 15 %, por lo tanto los estimados presentados acá para diámetro y altura sugieren altos niveles de variación genética aditiva.

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza, cuadrados medios esperados y parámetros genéticos para progenies de *S. macrophylla*, Laberinto, Costa Rica. Prueba de Hypothesis usando el Cuadrado medio tipo III para BLOQUE*PROGENIES como término de error.

Rasgo	Efecto	G.L	Cuadrado medio	F	P>F	Cuadrados medios esperados	Componentes varianza	Media (CV %)	Parámetros genéticos.
DAC	Bloques (B)	14	1397.21	29.2	0.0001	$V(E) + 1.97 V(B^*P) + 0.058 V(P) + 173.85 V(B)$	7.8998		$h^2=0.55$, CVAG=12.82
	Progenies (P)	91	227.06	4.76	0.0001	$V(E) + 1.97 V(B^*P) + 28.33 V(P)$	6.4825	19.8 (28)	$h^2F_{dac}=0.80$ CVAG=13
	B * P	1234	47.746	1.46	0.0001	$V(E) + 1.94 V(B^*P)$	7.6974		
	Error	1268				$V(E)$	32.7832		
ALTURA	Bloques (B)	14	33430.	27.3	0.0001	$V(E) + 1.97 V(B^*P) + 0.06 V(P) + 173.85 V(B)$	187.1879		$h^2=0.57$, CVAG=14
	Progenies(P)	91	6218.	5.08	0.0001	$V(E) + 1.97 V(B^*P) + 28.334 V(P)$	180.1410 42	97.5 (30)	$h^2F=0.81$ CVAG=14
	BxP	1234	1224.6	1.4	0.0001	$V(E) + 1.944 V(B^*P)$	186.1992		
	Error (E)	1268				$V(E)$	862.6873		
Ataque	Bloques (B)	14	0.089	5.21	0.0001	$V(E) + 2.00 V(B^*P) + 0.02 V(P) + 80V(B)$	0.0004	0.015	$h^2=0.02$
	Progenies	91	0.019	1.14	0.1788	$V(E) + 2V(B^*P) + 29.34V(P)$	0.00008	(720)	$h^2F=0.13$
	B * P	1242	0.017	1.36	0.0001	$V(E) + 2.00 V(B^*P)$	0.0022		
	Error	1352	0.012			$V(E)$	0.0125		
DAC	Bloques (B)	14	760.4	17.20	0.0001			19.85	
	Procedencias	6	596.38	13.49	0.0001			(34)	
	B * P	84	44.21	0.97	0.5594				
	Error	2503	45.62						
ALTURA	Bloques (B)	14	19596.69	17.91	0.0001			97.5	
	Procedencias	6	10741.6	9.82	0.0001			(35)	
	BxP	84	1094.153	0.91	0.7160				
	Error (E)	2503	1207						
Ataque	Bloques (B)	14	0.0518	2.33	0.0092			0.015	
	Procedencias	6	0.033968	1.52	0.1801			777.8	
	B * P	84	0.022281	1.52	0.0018				
	Error	2595	0.0146						
DAC	Bloques (B)	14	302.29	12.35	0.0001			20.041	
	Progenies (P)	91	64.109	2.62	0.0001			21.280	
	B * P	1229	24.469	1.35	0.0001				
	Error	1214	18.1885						
ALTURA	Bloques (B)	14	7502.00	12.70	0.0001			98.492	
	Progenies	91	1420.362	2.40	0.0001				
	BxP	1229	590.7621	1.29	0.0001			21.695	
	Error (E)	1214	456.599						

En el Cuadro 5 se muestra la comparación de medias, las progenies 721 y 444 de Panamá y Honduras respectivamente presentaron los mejores crecimientos en diámetro en el campo así como las progenies 444 y 564 en altura, esto utilizando como covariable la medición a los 118 días para eliminar el efecto de vivero, aún así las diferencias tomando el período total muestran a las mismas progenies como las más precoces durante los primeros 251 días. La progenie 721 supera en un 127 % a la progenie de menor crecimiento en diámetro, de la misma manera en altura la progenie 444 supera en un 131 % a la de menor crecimiento progenie 726. Es interesante hacer notar que hay progenies en los primeros y últimos lugares de diferentes países lo que indica que hay una variación muy importante dentro de las poblaciones y que se podría iniciar programas de mejoramiento a escala local en cualquiera de los países utilizando un buen rango de individuos dentro de las poblaciones.

**Cuadro 5. Prueba de Tukey utilizando como covariable la medición a los 118 días y sin covariable a los 251 días.
Ensayo Laberinto, Los Chiles Costa Rica**

	DAC	prog	alt	prog	dac	prog	alt	prog
A	28	721	A	132	444	A	129	444
B A	27	444	B A	127	564	B A	127	564
B A C	25	153	B A C	126	440	B A C	126	440
B A C C	25	717	B A C C	124	442	B A C C	123	442
B A C C C	25	432	B A C C C	122	353	B A C C C	122	353
B A C C C C	25	438	B A C C C C	120	153	B A C C C C	119	432
B A C C C C C	25	453	B A C C C C C	120	155	B A C C C C C	118	155
B A C C C C C C	24	454	B A C C C C C C	119	432	B A C C C C C C	118	153
B A C C C C C C C	24	440	B A C C C C C C C	118	721	B A C C C C C C C	116	126
B A C C C C C C C C	24	6250	B A C C C C C C C C	118	443	B A C C C C C C C C	116	721
B A C C C C C C C C C	24	6251	B A C C C C C C C C C	118	126	B A C C C C C C C C C	116	443
B A C C C C C C C C C C	23	155	B A C C C C C C C C C C	115	3101	B A C C C C C C C C C C	115	682
B A C C C C C C C C C C C	23	442	B A C C C C C C C C C C C	115	682	B A C C C C C C C C C C C	113	3101
B A C C C C C C C C C C C C	23	427	B A C C C C C C C C C C C C	112	556	B A C C C C C C C C C C C C	112	556
B A C C C C C C C C C C C C C	23	11	B A C C C C C C C C C C C C C	112	735	B A C C C C C C C C C C C C C	111	132
B A C C C C C C C C C C C C C C	22	6121	B A C C C C C C C C C C C C C C	111	132	B A C C C C C C C C C C C C C C	111	436
B A C C C C C C C C C C C C C C C	22	713	B A C C C C C C C C C C C C C C C	111	436	B A C C C C C C C C C C C C C C C	110	559
B A C C C C C C C C C C C C C C C C	22	682	B A C C C C C C C C C C C C C C C C	110	559	B A C C C C C C C C C C C C C C C C	110	427
B A C C C C C C C C C C C C C C C C C	22	126	B A C C C C C C C C C C C C C C C C C	110	427	B A C C C C C C C C C C C C C C C C C	110	438
B M C C	22	447	B A C C	110	438	B A C C	110	551
B M C C C	22	564	B A C C C	110	551	B A C C C	110	735
B M C C C C	22	436	B A C C C C	109	3131	B A C C C C	109	447
B M C C C C C	22	724	B A C C C C C	109	447	B A C C C C C	108	22
B M C C C C C C	22	6244	B A C C C C C C	108	32	B A C C C C C C	107	159
B M C C C C C C C	22	32	B A C C C C C C C	108	22	B A C C C C C C C	106	6109
B M C C C C C C C C	22	343	B ANC	108	159	B A C C	106	32
B M C C C C C C C C C	22	443	B ANC	107	717	B A C C	105	717
B M C C C C C C C C C C	22	3131	B ANC	107	160	B A C C	105	11
B MOC	22	132	B ANC	106	6109	B A C C	104	257
B MOC C	22	719	B ANC	106	11B	B A C C	104	536
B MOC C C	21	556	BPANC	104	257	B A C C	103	160
B MOC C C C	21	121	BPANC	104	536	B A C C	103	3131
B MOC C C C C	21	735	BPANC	103	343	B A C C	103	343
B MOC C C C C C	21	257	BPANC	102	156	B A C C	102	156
BOMOC	21	711	BP NC	102	693	B A C C	102	687
BOMOC C	21	6243	BP NC	102	687	B A C C	101	532
BOMOC C C	21	3153	BP NC	101	532	B A C C	101	331
BOMOC C C C	21	3101	BP NC	101	331	B A C C	100	125
BOMOC C C C C	21	159	BP NC	100	125	B A C C	100	3153
BOMOC C C C C C	21	396	BP NC	100	560	B A C C	99	649
BOMOC C C C C C C	21	710	BP NC	100	3153	B A C C	99	560
BOMOC C C C C C C C	21	73	BP NC	100	396	B A C C	98	122
BOMOC C C C C C C C C	20	22	BP NC	99	649	B A C C	98	561
BOMOC C C C C C C C C C	20	122	BP NC	99	644	B A C C	98	6121
ROMOC	20	353	BP NC	99	690	B A C C	98	724
ROMOC C	20	133	BP NC	98	136	B A C C	97	644
ROMOC C C	20	559	BP NC	98	122	B A C C	97	121
ROMOC C C C	20	136	BP NC	98	561	B A C C	97	396
ROMOC C C C C	19.8	6248	BP NC	98	6121	B A C C	97	529
ROMOC C C C C C	19.8	529	BP NC	98	724	B A C C	97	690
ROMOC C C C C C C	19.7	15	BP NC	97	6244	B A C C	97	693
ROMOC C C C C C C C	19.7	125	P NC	97	121	B A C C	96	136
ROMOC C C C C C C C C	19.6	6109	PRNC	97	73	B A C C	96	6244
ROMOC C C C C C C C C C	19.3	129	PRNC	97	529	B A C C	95	15
ROMOC C C C C C C C C C C	19.3	551	PRNC	96	129	B A C C	95	73
ROMO	19.1	3151	PRNC	96	6251	B C	95	129
ROMO C	19.0	160	PRN	96	157	B C	94	527
ROMO C C	19.0	156	SPRN	95	15	B C	94	531
ROMO C C C	18.9	532	SPRN	94	527	B C	93	6251
ROMO C C C C	18.7	741	SPRN	94	152	B C	93	152
ROMO C C C C C	18.7	733	SPRN	94	531	B C	92	719
ROMO C C C C C C	18.6	536	SPRNT	92	6250	B C	92	711
ROMO C C C C C C C	18.6	644	SPRNT	92	719	B C	92	157
ROMO C C C C C C C C	18.6	331	SPRNT	92	6243	B C	92	713
ROMO C C C C C C C C C	18.5	445	SPRNT	92	711	B C	92	6250
ROMO C C C C C C C C C C	18.5	152	SPRNT	92	713	B C	90	445
ROMO C C C C C C C C C C C	18.4	6156	SPRNT	91	445	B C	90	133
ROMOS	18.4	157	SPRNT	91	133	B C	90	6243
ROMOS C	18.1	687	SPRNT	90	733	B C	88	733
ROMOS C C	17.9	560	SPRNT	88	741	C	88	434
ROMOS C C C	17.8	649	SPRNT	88	434	C	87	454
ROMOS C C C C	17.7	731	SPRNT	87	454	C	87	741
ROMOS C C C C C	17.7	79	SPRNT	87	541	C	87	541
ROMOS C C C C C C	17.5	561	SPRNT	87	699	C	87	699
ROMOS C C C C C C C	17.4	693	SPRNT	86	533	C	86	533
ROMOS C C C C C C C C	17.3	434	SPRNT	85	3151	C	84	731
ROMOS C C C C C C C C C	17.2	541	SPRNT	83	710	C	84	3151
ROMOS C C C C C C C C C C	17.2	732	SPRNT	83	326	C	83	326
ROMOS C C C C C C C C C C C	17.1	527	SPRNT	81	731	C	80	710
ROMOS C C C C C C C C C C C C	16.7	116	SPRNT	80	453	C	80	6248
ROMOS C C C C C C C C C C C C C	16.6	690	SPRNT	80	6248	C	78	79
ROMOS C C C C C C C C C C C C C C	16.5	726	SPRNT	79	16	C	78	562
ROMOS C C C C C C C C C C C C C C C	16.4	326	SPRNT	78	79	C	77	16
ROMOS C C C C C C C C C C C C C C C C	16.3	533	SPRNT	78	435	C	77	453
ROMOS C C C C C C C C C C C C C C C C C	16.0	531	SPR T	78	562	C	77	435
RO OS	15.6	16	SPR T	76	116	C	76	116
RO OS C	15.3	435	S R T	74	141	C	72	141
RO OS C C	15.2	699	S R T	67	6253	C	67	6253
RO S	15.2	141	S	65	732	C	65	732
RO S C	14.7	562	T	63	6156	C	63	6156
R	13.9	6253		62	528	C	62	528
S	12.3	528		57	726	C	56	726

Esto no indica que no haya variación entre procedencias como sí lo muestra el Cuadro 6 sino que existe suficiente variabilidad entre individuos a nivel de país. El Cuadro 6 muestra que analizando el ensayo como procedencias por país, la procedencia de Belice superó a la procedencia Panamá en un 29 % en diámetro y en 21 % para la altura, se puede observar que las variaciones entre procedencias fueron porcentualmente menores que las variaciones entre progenies mostradas en el país.

Cuadro 6. Comparación de medias Tukey para las procedencias en el ensayo Laberinto, Los Chiles, Costa Rica a los 251 días de plantado en el vivero.

Tukey Groups		Diametro medi	N	Procedencia				Altura media	N	Procedencia ¹
	A	22	401	4		A		108	55	2
B	A	20	55	2	B	A		105	401	4
B	A	20	405	7	B	A	C	99	265	3
B		19	265	3	B	D	C	98	588	1
B	C	19	588	1	B	D	C	97	436	5
B	C	19	458	6		D	C	93	458	6
	C	17	436	5		D		89	405	7

¹ Procedencias: 1=México, 2 = Belice, 3 = Guatemala, 4 = Honduras, 5 = Nicaragua, 6 = Costa Rica, 7 = Panamá.

El Cuadro 7 muestra el análisis de varianza para el ensayo de progenies de Upala se encontró diferencias significativas ($P > 0.0001$) para la variable diámetro y la variable altura no así para la variable ataque. El crecimiento de la caoba es sorprendente en esta zona, puede considerarse de crecimiento rápido ($> 2\text{cm}$ de diámetro al cuello de la raíz por año y más de 1 m de altura por año). La caoba superó en más de un 100 % en crecimiento en altura a la especie asociada *Calophyllum brasiliense*, la caoba es una especie pionera y permanente, aprovecha la luz al máximo no así el *Calophyllum* que parece ser una especie más tolerante a la sombra y con crecimientos en los primeros años muy bajos.

Los valores de heredabilidad en sentido estricto individual y para las familias de 0.54 y 0.76 respectivamente para el diámetro son más altos que los reportados por Cornelius, de la misma manera se comportan los mismos parámetros para la altura.

Cuadro 7. Resultados del análisis de varianza, cuadrados medios esperados y parámetros genéticos para el Ensayo de progenies de Swietenia macrophylla en Upala, Costa Rica. Prueba de Hypothesis usando el Cuadrado medio tipo III para BLOQUE*PROCEDEN como término de error.

Raigo	Efecto	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P>F	Cuadrados medios esperados	Componentes de la varianza	Media (CV %)	Parámetros genéticos.
Upala DAC	Bloques (B)	14	1176.3	8.50	0.0001	$V(E)+1.87V(B^*P)+0.187V(P)+52.286V(B)$	19.26	(14.6)	$h^2=0.54$, CVAG=7.4
	Progenies (P)	30	529.2	3.83	0.0001	$V(E) + 1.8761 (B^*P) + 25.227 V(P)$	16.71		$h^2F=0.76$ CVAG=8
	B*P	392	138.3	2.11	0.0001	$V(E) + 1.7871 (B^*P)$	40.744	55	
	Error (E)	348				V(E)	65.53		
Upala ALTURA	Bloques (B)	14	29752.5	9.96	0.0001	$V(E) + 1.878V(B^*P) + 0.1872 V(P) + 52.286 V(B)$	567.68	246	$h^2=0.55$ CVAG=7.8
	Progenies (P)	30	12056	4.04	0.0001	$V(E) + 1.8761 V(B^*P)+25.227V(P)$	373.39	(15)	$h^2F=0.78$ CVAG=8
	BxP	392	2967.3	2.04	0.0001	$V(E) + 1.7871 (B^*P)$	850.82		
	Error (E)	348	1466			Var(E)	1466.68		
Upala	Bloques	14	0.61935	4.16	0.0001	$V(E) + 2 V(B^*P) + 62 V(B)$	0.008	0.8	$h^2=0.07$
Ataque	Progenies	30	0.214551	1.44	0.0653	$V(E) + 2 V(B^*P) + 30 V(P)$	0.002	(36)	$h^2F=0.28$
	BxP	420	0.149037	1.58	0.0001	$V(E) + 2 V(B^*P)$	0.027		
	Error	465	0.094623				0.094		

El Cuadro 8 muestra que la progenie de mejor crecimiento fue la 93 de San Emillio (Cuadro 2), un área de bosque importante en el norte de Costa Rica, está progenie fue superior en un 45 % a la progenie 76 de

Marabamba, para la variable diámetro a la altura del cuello y en altura la misma progenie 93 superó en un 50 % a la progenie 45 de Caño Negro, Los Chiles, Costa Rica. Estos datos muestran que existe suficiente variación para un programa de mejoramiento utilizando las progenies locales del norte del país.

Cuadro 8. Prueba de tukey para el ensayo de S.macrophylla en Upala, Costa Rica (dac en mm y altura en cm) a los 621 días.

		dac prog				alt prog	
		A	61 93			A	279 93
	B	A	61 51	B		A	275 51
	B	A	60 87	B		A	271 87
	B	A	C 59 48	B		A	270 92
	B	A	C 59 83	B		A	269 90
	B	A	C 59 47	B		A	C 266 81
	B	A	C 59 46	B		A	C 265 48
	B	A	C 58 81	B		A	C 264 83
	B	A	C 58 43	B		A	C 263 61
	B	A	C 58 61	B		A	C 261 43
	B	D	A C 57 50	B		A	C 257 47
	B	D	A C 57 44	B		A	C 256 46
	B	D	A C 57 90	B	D	A	C 253 50
	B	D	A C 56 53	B	D	A	C 249 84
	B	D	A C 55 82	B	D	A	C 247 82
	B	D	A C 55 84	B	D	A	C 245 89
E	B	D	A C 55 89	B	D	A	C 244 86
E	B	D	A C 54 60	E	B	D	A C 240 53
E	B	D	A C 54 92	E	B	D	A C 240 80
E	B	D	A C 54 91	E	B	D	A C 238 49
E	B	D	A C 53 86	E	B	D	A C 237 60
E	B	D	A C 53 73	E	B	D	A C 235 91
E	B	D	A C 52 49	E	B	D	A C 233 73
E	B	D	A C 52 80	E	B	D	A C 232 44
E	B	D	A C 51 58	E	B	D	A C 231 85
E	B	D	A C 50 74	E	B	D	A C 221 88
E	B	D	C 49 88	E	B	D	C 219 74
E	D		C 48 85	E	B	D	C 218 76
E	D		45 68	E	D		C 209 58
E	D		45 45	E	D		196 68
E	D		42 76	E	D		185 45

El Cuadro 9 muestra los resultados del ensayo Lagartera en donde se produjo una inundación por influencia de un huracán que afectó el clima en esa zona, se observa que el efecto de las progenies no es significativo para la variable diámetro, la altura es significativa ($P > 0.01$) así como el efecto ataque pero a un muy bajo nivel. Al comparar los resultados de los tres ensayos se observa la importancia de mantener al máximo el mantenimiento de los ensayos y realizar un control adecuado de las malezas. También el arado proporciona dadas las condiciones de los suelos de esta zona, condiciones muy adecuadas para el crecimiento de la especie. El crecimiento en este ensayo a los 585 días fue menor al obtenido en los otros dos ensayos, este ensayo además de tener problemas de inundación en los primeros estadios de desarrollo, no tuvo una preparación de arado y rastreo como si lo tuvieron los otros dos ensayos.

La media de incremento diámetro anual en Lagartera es de 2.9 cm para el diámetro, mientras que en Upala es de 3.2 cm y en Laberinto es de 3 cm. Para la variable altura el incremento medio anual obtenido para Lagartera fue de 1.14 m, 1.44m en Upala y 1.42m en Laberinto. El ensayo de Upala por estar en mejor condición edáfica presentó los mejores crecimientos.

Cuadro 9. Resultados del análisis de varianza, cuadrados medios esperados y parámetros genéticos para el Ensayo de progenies de Swietenia macrophylla en La lagartera Costa Rica. Prueba de Hypothesis usando el Cuadrado medio tipo III para BLOQUE*PROCEDEN como término de error.

Raigo	Efecto	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P>F	Cuadrados medios esperados	Componentes de la varianza (V)	Media (CV %)	Parámetros genéticos
Lagartera DAC	Bloques (B)	10	3183.73099	15.94	0.0001	$V(E) + 2.642V(B^*P) + 0.645 V(P) + 57.958 V(B)$	59.93948552	47.14821	$h^2=0.08$ CVAG=4
	Progenies (P)	32	270.31423	1.35	0.1084	$V(E) + 2.6372 V(B^*P) + 19.122 V(P)$	3.04131039	(20.85043)	$h^2F=0.45$ CVAG=5
	B^*P	218	199.7779	2.07	0.0001	$V(E) + 2.4198 V(B^*P)$	42.56736		

	Error (E)	380	96.72421			CM Error	96.72421		
Lagartera ALTURA	Bloques (B)	10	60620.81 19	17.06	0.0001	V(E) + 2.6422 V(B*P) + 0.645 V(P) + 57.958 V(B)	1157.685 01490	182.8331	h ² =0.16 CVAG=6
	Progenies(P)	32	6040.173 0	1.70	0.0148	Var(E) + 2.6372V(B*P) + 19.122 V(P)	108.0129 3817	(24.2721)	h ² F=0.6 CVAG=8
	BxP	218	3552.569	1.80	0.0001	Var(E) + 2.4198 V(B*P)	654.2640		
	Error (E)	380	1969.369			CM Error	1969.368		
Lagartera	Bloques (B)	10	0.903369	3.82	0.0001	V(E) + 3.0374V(B*P) + 0.4748 V(P) + 74.097 V(B)	0.009323	0.687424	h ² =0.12
Ataque	Progenies (P)	32	0.399712	1.69	0.0153	V(E) + 3.03V(B*P) + 24.549 V(P)	0.006429	(62.1937 6)	h ² F=0.49
	BxP	228	0.236355	1.29	0.0092	V(E) + 3.0203 V(B*P)	0.017736		
	Error	548	0.182785			CM Error	0.182785		

Conclusiones

Tanto para las progenies de Costa Rica (ensayos Upala y Lagartera), y las progenies centroamericanas y de México existen altos niveles de variación genética aditiva para los valores de rendimiento en altura y diámetro. Las mejores progenies fueron en Laberinto la 721 de Panama y la 444 de Honduras para la variable diámetro y en altura las progenies 444 y 564 de Nicaragua

A nivel de procedencias Belice y Honduras ocuparon los primeros lugares en crecimiento en diámetro y altura.

Para el ensayo de Upaia de progenies de Costa Rica, se encontró que las progenies 93 y 51 presentaron los mejores crecimientos en altura y diámetro.

En relación con resistencia al *Hypsipyla* no se encontró variación en cuanto a la presencia o no de ataque del barrenador en ninguno de los tres ensayos, la mejor significancia fue en Lagartera al 0.009, que aunque es baja muestra parcialmente que aquellos individuos de mayor precocidad pueden responder mejor al ataque.

La heredabilidad y el coeficiente de variación genética aditiva fueron altos para la altura y el diámetro, estos valores indican que es posible obtener ganancias genéticas considerables.

La metodología de colección de germoplasma permitió realizar una prospección adecuada para el estudio de los recursos genéticos de los bosques centroamericanos.

Se recomienda la combinación de estudios cuantitativos con estudios de marcadores moleculares en el estudio de la diversidad genética de las especies.

Agradecimientos

El soporte financiero de la Unión Europea a través del contrato TS3*-CT94-0316 y del proyecto IC18-CT97-0149 es gratuitamente reconocido. Se agradece el apoyo de Jonathan Cornelius, Julia Wilson y Adrian Newton quienes han sido componentes principales en la redacción de las propuestas que han dado origen a este artículo.

Referencias Bibliográficas

Boone RS, Chudnoff M. 1970. Variations in wood density of the mahoganies of Mexico and Central America. *Turrialba* 20 (3): 369-371.

Cornelius, J.P. 1994. Heretabilities adn additive genetic coefficients of variatlion in forest trees. *Can. J. For. Res.* 24(2): 372-379.

Glogiewicz JS. 1986. Performance of Mexican, Central American and West Indian provenances of *Swietenia* grown in Puerto Rico. MSc Thesis, Syracuse, State University of New York.

Geary TF, Barres H, Ybarra R. 1973. Seed source variation in Puerto Rico and Virgin Islands grown mahoganies. US. Department of Agriculture Forestry Service Research Papers ITF-17, Rio Piedras, Puerto Rico.

Lamb, 1966. Mahogany of tropical America: its ecology and management. University of Michigan Press. Ann Arbor 220 p.

Matamoros, Y. And Seal U.S. (editors). 1996. Report of Threatened Plants of Costa Rica Workshop, 4-6 October. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group: Apple Valley MN.

Navarro, C., Hernandez, M, Gillies, A., Wilson, J. 1997. Resultados de el Proyecto Evaluacion de la Diversidad Genetica de Caoba, en Centro América y México. In Morales, E., and Carlin, F. Eds. Memoria III Congreso Forestal Centroamericano. San Jose, Costa Rica. 278 p.

Newton AC, Leakey RRB, Mesen JF. 1993. Genetic variation in mahoganies: Its importance, capture and utilization. Biodiversity and Conservation 2: 114-126

Newton, A.C., Cornelius, J.P., Baker, P., Gillies, A.C.M., Hernandez, M., Ramnarine, Mesen, F.; Watt, A. D. 1996. Mahogany as a genetic resource. Botanical Journal of the Linnean Society. 122:61-73

Patifo F. 1997 Genetic Resources of Swietenia and Cedrela in the Neotropics: Proposals for coordinated action. 1997. Based on contractual work for FAO by P.Y. Kageyama, C.Linares B., C. Navarro P. and F. Patifo V. Forest Resources Division , Forestry Department, FAO, Rome.

National Research Council. 1991. Managing global genetic resources. Forest trees. Washington, D.C.: National Academy Press.

Pennington, T.D. and Styles, B.T. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. Blumea 22 (3): 419-540.

(Weaver y Bauer, 1986

Wilson, J., Gillies, A.C.M, Newton, A.C., Cornelius, J.P., Navarro, C., Hernandez, M., Kremer, A., Labbe, P. and Caron, H. 1995. Assessment of genetic diversity of economically and ecologically important tropical tree species of Central America and the Caribbean: implications for conservation, sustainable utilization and management. First Annual Scientific Report to the European Commission, 1 November 1994 – 31 October 1995.