

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ÁREA ACADÉMICA AGROFORESTAL

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN GESTIÓN DE RECURSOS
NATURALES Y TECNOLOGÍAS DE PRODUCCIÓN

**SELECCIÓN TEMPRANA DE CLONES DE *Gmelina*
arborea ROXB. CON BASE EN SU COMPORTAMIENTO
FISIOLÓGICO EN VIVERO VERSUS PLANTACIÓN, EN EL
PACIFICO SUR DE COSTA RICA**

Trabajo Final de Graduación sometido al Tribunal del Área Académica
Agroforestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica para optar por el
grado de Magister en Gestión de Recursos Naturales y Tecnologías de
Producción

CARLOS ENRIQUE AVILA ARIAS

Campus Cartago, Costa Rica

Diciembre, 2013

Este Trabajo Final de Graduación fue aceptado por el Tribunal del Área Académica Agroforestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Magister en Gestión de Recursos Naturales y Tecnologías de Producción.



Ing. Olman Murillo Gamboa, Ph.D.

Profesor Tutor



Ing. Dagoberto Arias Aguilar, Ph.D.

Profesor Lector



Ing. Rodolfo Canessa Mora, M.Sc.

Presidente del Tribunal



Ing. Carlos Enrique Ávila Arias

Sustentante

2013

DEDICATORIA

*A los que sufrieron demasiado en ésta etapa de mi vida,
a los que desgraciadamente no puedo devolver el tiempo y cambiar esa historia,
por quienes juro lucharé para hacerlos cada día más felices,
quienes son lo más importante en mi vida y los amo con todo mi corazón....
al amor de mi vida, mejor madre del mundo y única persona que deseo tener a mi lado por
siempre para compartirlo todo con ella... Maureen,
a mi machito, el niño más bueno del mundo, quien sin duda logrará grandes cosas y espero
que Dios me dé vida para celebrar a su lado todos sus triunfos... Luis José
y al ángel guardián que Dios mandó a nuestra familia para enseñarnos el verdadero
significado del amor... Anita.*

*A mi mamá y mi papá,
quienes siempre serán un ejemplo a seguir,
aunque siento que les fallé en valores que me inculcaron,
espero algún día demostrarles que sus enseñanzas y consejos no fueron en vano.*

AGRADECIMIENTOS

Primero a Dios por haberme dado la oportunidad de cumplir un paso más en mi vida, te pido mi Señor que esto traiga mayor prosperidad a mi hogar y que se cumplan los sueños de mi corazón fabricados en enero del 2011 cuando inicié.

A mi profesor tutor Olman por sus valiosos consejos y guía para el cumplimiento de éste gran reto que significó en mi vida.

A mi profesor Dago quien fue el que me “embarcó” en esto que terminó resultando el mayor desafío personal que he tenido. Gracias también por tus consejos y ayuda.

Al Lic. Guerald Flores Hurtado que sin su ayuda y consejos jamás hubiese podido terminar de ésta manera la presente investigación.

A mis compañeros del INISEFOR que siempre me alentaron a seguir adelante hasta el final; principalmente a Ana Isabel y Rafael por su comprensión y ayuda incondicional, les estaré eternamente agradecido.

Pero de manera muy especial al Sr. Wilberth Alvarado Durán, le agradeceré por siempre toda la ayuda que me brindó en el durísimo y cansadísimo trabajo de campo, en verdad sin su ayuda esto no hubiese sido posible, que Dios le continúe bendiciendo por siempre y a toda su familia también.

A mis compañeros (as) Lucrecia, Alvaro, Edwin y Silvia que siempre me alentaron a seguir adelante a pesar de sentir en muchos momentos que era un desafío demasiado grande para mí, gracias de corazón.

Termino como inicié, gracias Dios por haberme dado a Maureen, una gran mujer que siempre ha estado a mi lado orando para que retomara y me mantuviera en el camino correcto, y a mis dos muñecos Luis José y Ana Victoria, espero poder demostrarles lo que les amo y que cada día lucharé por los tres, por su bienestar, por su felicidad, porque siempre permanezcamos unidos como una bella y amorosa familia. Gracias mi Dios por ellos.

ÍNDICE GENERAL

| | |
|---|------|
| ÍNDICE GENERAL | v |
| ÍNDICE DE CUADROS | vii |
| ÍNDICE DE FIGURAS | viii |
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 7 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 13 |
| RESULTADOS | 15 |
| Comportamiento fotosintético de genotipos de <i>Gmelina arborea</i> Roxb. en estadio de miniestaquilla enraizada en un vivero en Puerto Jiménez, zona sur de Costa Rica | 15 |
| Resumen | 15 |
| Introducción..... | 19 |
| Materiales y métodos | 21 |
| Resultados y discusión..... | 26 |
| Conclusiones y recomendaciones..... | 41 |
| Bibliografía | 43 |
| Comportamiento fotosintético de genotipos de <i>Gmelina arborea</i> Roxb. en plantación a los 15 meses de edad en Puerto Jiménez, zona sur de Costa Rica | 49 |
| Resumen | 49 |
| Introducción..... | 52 |
| Materiales y métodos | 55 |
| Resultados y discusión..... | 60 |
| Conclusiones y recomendaciones..... | 76 |
| Bibliografía | 79 |

| | |
|--|-----|
| Correlaciones vivero - campo basadas en el comportamiento fisiológico de cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> Roxb..... | 85 |
| Resumen..... | 85 |
| Introducción..... | 90 |
| Materiales y métodos | 92 |
| Resultados y discusión..... | 96 |
| Conclusiones y recomendaciones..... | 115 |
| Bibliografía | 119 |
| CONCLUSIONES GENERALES..... | 122 |
| RECOMENDACIONES GENERALES | 126 |

ÍNDICE DE CUADROS

| | |
|---|-----|
| Cuadro 1. Caracteres fisiológicos estimados a partir de curvas de respuesta a la luz para miniestaquillas de cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> en vivero. | 28 |
| Cuadro 2. Resultados de los caracteres evaluados en función del intercambio gaseoso para cinco clones de melina en condición de miniestaquilla enraizada. . | 37 |
| Cuadro 3. Parámetros fisiológicos estimados a partir de curvas de respuesta a la luz para cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> en plantación a 15 meses de edad..... | 62 |
| Cuadro 4. Resultados de los parámetros fisiológicos evaluados en función del intercambio gaseoso para cinco clones de melina en plantación a los 15 meses de edad. | 71 |
| Cuadro 5. Caracteres evaluados en vivero y campo para determinar correlaciones | 94 |
| Cuadro 6. Valores promedio para cada uno de los parámetros en vivero y campo utilizados en la determinación de las correlaciones | 96 |
| Cuadro 7. Correlaciones registradas entre la fotosíntesis neta en vivero (P_n -V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> . | 107 |
| Cuadro 8. Correlaciones registradas entre la conductancia estomática en vivero (G_s -V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> | 108 |
| Cuadro 9. Correlaciones registradas entre la transpiración en vivero (E-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> | 109 |
| Cuadro 10. Correlaciones registradas entre la eficiencia en el uso del agua en vivero (WUE-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> | 109 |
| Cuadro 11. Correlaciones registradas entre el porcentaje de nitrógeno foliar en vivero (%N-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> | 110 |
| Cuadro 12. Correlaciones registradas entre el contenido de clorofila en vivero (Cloro-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> | 112 |

| | |
|---|-----|
| Cuadro 13. Correlaciones registradas entre la altura total de las plantas en vivero (H_{t-V}) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de <i>Gmelina arborea</i> | 114 |
|---|-----|

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Área de estudio, La Palma, Puerto Jiménez, Golfito, zona sur, Costa Rica..... | 21 |
| Figura 2. Ambiente de mini-túnel para el enraizamiento de mini-estaquillas de <i>Gmelina arborea</i> | 22 |
| Figura 3. Sistema portátil de fotosíntesis, CIRAS-2..... | 24 |
| Figura 4. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para miniestaquillas enraizadas de cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> en vivero, zona sur de Costa Rica | 27 |
| Figura 5. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para las miniestaquillas de los cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> evaluados en vivero. | 32 |
| Figura 6. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) promedio para la especie <i>Gmelina arborea</i> en vivero. | 33 |
| Figura 7. Fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE) para mini-estaquillas enraizadas cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> en condiciones de vivero. | 36 |
| Figura 8. Vista de la ubicación espacial del ensayo clonal INISEFOR-UNA donde provino el material experimental..... | 56 |
| Figura 9. Croquis del ensayo clonal donde se evaluaron los árboles en campo. . | 57 |
| Figura 10. Ensayo clonal de <i>Gmelina arborea</i> donde fueron evaluados los genotipos..... | 57 |
| Figura 11. Curso diario del promedio de densidad de flujo fotosintético (PPFD) en el sitio del ensayo clonal INISEFOR-UNA en Monterrey de Puerto Jiménez, zona sur de Costa Rica..... | 60 |

| | |
|--|-----|
| Figura 12. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> en plantación a 15 meses de edad..... | 61 |
| Figura 13. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para los cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> evaluados en campo a los 15 meses de edad..... | 66 |
| Figura 14. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) promedio para <i>Gmelina arborea</i> en plantación a 15 meses de edad. | 68 |
| Figura 15. Fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE) para cinco clones de <i>Gmelina arborea</i> en plantación a los 15 meses de edad. | 70 |
| Figura 16. Matriz de correlaciones de Pearson juvenil - adulto en parámetros fisiológicos evaluados a nivel general para <i>Gmelina arborea</i> Roxb. | 97 |
| Figura 17. Promedio general y desviación estándar para conductancia estomática (arriba) y transpiración (abajo) por cada genotipo evaluado | 104 |

SELECCIÓN TEMPRANA DE CLONES DE *Gmelina arborea* ROXB. CON BASE EN SU COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO EN VIVERO VERSUS PLANTACIÓN, EN EL PACÍFICO SUR DE COSTA RICA

Palabras clave: *Gmelina arborea*, comportamiento fisiológico clonal, selección temprana, vivero, plantación

RESUMEN

Gmelina arborea Roxb. es una excelente opción para garantizar el abastecimiento de materia prima para la industria forestal (Kumar 2007, Adebisi *et al.* 2011, Wee *et al.* 2012). Su importancia radica en su rápido crecimiento inicial y su fácil adaptación a diversidad de condiciones de sitio (Adebisi *et al.* 2011).

La fase de vivero resulta fundamental para evaluar una serie de características involucradas con la productividad de la planta, en diferentes condiciones, obteniendo información valiosa con la cual se pueda iniciar con la determinación del potencial de los genotipos seleccionados. Al respecto, el conocimiento de la fisiología vegetal cumple un rol importante en la comprensión de las plantas y sus interacciones con el ambiente (El-Sharkawy 2006, DaMatta 2007), así como las condiciones que se le deben brindar a los distintos genotipos en el vivero para que manifiesten su mejor rendimiento fotosintético (Triono 2004); consiguiendo con ello plantas más preparadas para enfrentarse a las condiciones adversas de campo.

Una vez superada la fase de vivero, el establecimiento de los árboles en campo abierto es un período crítico, donde se ejecutan estrategias de adaptación a las condiciones edafoclimáticas del sitio. Aquí ocurren cambios tanto en las características morfológicas como en las fisiológicas, los cuales influyen directamente en las tasas de crecimiento. El estudio de caracteres fisiológicos debe ser considerado prioritario por su contenido genético y su relación con la productividad en plantaciones forestales. La fotosíntesis es el proceso más relevante asociado al crecimiento, su relación con el mismo no es sencillo y ha sido objeto de debate durante muchos años (Flood *et al.* 2011). Se considera la

tasa fotosintética un importante criterio con potencial de selección temprana (Lapido *et al.* 1984).

El desarrollo de materiales genéticos superiores puntualiza la necesidad de identificar criterios para la selección temprana de genotipos que presenten los crecimientos más sobresalientes. Para Zas *et al.* (2005), comparar el comportamiento juvenil en vivero y el comportamiento adulto de genotipos en campo mediante ensayos instalados previamente, es decir estudios retrospectivos, se convierte en la principal alternativa en la búsqueda de caracteres juveniles apropiados que maximicen la correlación genética vivero-campo. Sin embargo, de antemano se apunta que las correlaciones entre parámetros morfológicos y fisiológicos y su crecimiento en el campo son por lo general pobres (Blake y Bevilacqua 1990), principalmente en cultivos juveniles, ya que el genotipo aún no ha expresado algunos de sus rasgos a consecuencia de la interacción genotipo-ambiente a edades tempranas (Adams *et al.* 2001, Codesido *et al.* 2012). Por lo tanto, la pregunta de interés es: ¿cuál es la magnitud de correlación vivero-campo, o juvenil-adulto, que se puede esperar y, cuáles caracteres son más apropiados para realizar un análisis retrospectivo?

El objetivo de la presente investigación fue determinar el comportamiento fotosintético de cinco clones tanto en estadio de miniestaquilla enraizada en vivero como en plantación a los 15 meses de edad, y con dicha información identificar las posibles correlaciones juvenil – adulto, para, finalmente, determinar su potencial para la selección temprana de genotipos de *Gmelina arborea*.

La evaluación fisiológica de los clones 1, 2, 5, 6 y 12 de *Gmelina arborea*, en condición de miniestaquilla enraizada, se realizó en el vivero del Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR), ubicado en la localidad La Palma, distrito Puerto Jiménez, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas. Las mediciones fisiológicas se realizaron cuando las miniestaquillas habían enraizado, es decir luego de permanecer por quince días en los mini-túneles, cuando ya estaban listas para salir al ambiente de aclimatación o condiciones de ambiente protegido en vivero semi-abierto.

Se evaluó tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso. Para la evaluación de ambos procesos se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems). El promedio de CO₂ a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue 360 ppm ± 16,05 ppm y con temperatura del aire de 30°C dentro de la cubeta. Para las curvas de respuesta de luz se evaluaron 14 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 μmol fotones m⁻² s⁻¹). La evaluación del intercambio gaseoso se realizó a un PAR de 1000 μmol fotones m⁻² s⁻¹ ± 4,57 μmol fotones m⁻² s⁻¹, las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

La evaluación fisiológica de los cinco clones en plantación a 15 meses de edad se realizó en un ensayo clonal establecido con un diseño de seis bloques completos al azar. Se evaluó un individuo de los clones 1, 2, 5, 6 y 12 en cada uno de los bloques del 1 al 5, para un total de 25 árboles evaluados. Se investigó tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso. Para la evaluación de ambos procesos se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems), en días claros y despejados. El promedio de CO₂ a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue 360 ppm ± 16,05 ppm y con temperatura del aire de 30°C dentro de la cubeta. Las mediciones se realizaron en hojas completamente desarrolladas, expandidas e iluminadas, ubicadas en el estrato superior de la copa.

Para las curvas de respuesta de luz se evaluaron 17 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800, 2000 μmol fotones m⁻² s⁻¹). La evaluación del intercambio gaseoso se realizó a un PAR de 1000 μmol fotones m⁻² s⁻¹ ± 4,57 μmol fotones m⁻² s⁻¹, las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

El análisis estadístico de ambas condiciones se realizó mediante el software InfoStat (2012). Se realizó un análisis de varianza, además de una comparación de medias mediante la prueba Tuckey ($p < 0,05$) en cada estadío para determinar diferencias entre los cinco genotipos investigados para cada parámetro fisiológico. Finalmente, con el valor promedio de cada clon, para cada uno de los parámetros fisiológicos evaluados, se procedió a construir una matriz de correlaciones juvenil (minietaquilla) – adulto (plantación de 15 meses). A partir de una matriz que contuvo cinco datos de cada uno de los parámetros determinados para cada genotipo evaluado, se realizaron las pruebas de correlación juvenil – adulto (vivero - campo) calculando el coeficiente de correlación de Pearson entre las medias de los parámetros evaluados.

No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos investigados para ninguno de los parámetros obtenidos de las curvas de luz en estadío de minietaquilla enraizada en vivero (convexidad de la curva, rendimiento cuántico aparente, tasa fotosintética máxima y punto de saturación lumínica). La tasa fotosintética máxima a saturación de luz (A_{nmax}) varió entre $6,99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $8,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con promedio de $7,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El punto de saturación lumínica (LSP) registró variaciones entre $336,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $394 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un promedio para la especie de $366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El punto de saturación luminoso promedio para la especie en condición de minietaquilla enraizada ($366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sugiere que los mini-túneles de enraizamiento podrían estar expuestos a mayores valores de radiación incidente, para obtener mayor producción de biomasa.

En cuanto a los parámetros fisiológicos obtenidos de la evaluación del intercambio gaseoso en estadío de minietaquilla enraizada en vivero, no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco genotipos investigados. La fotosíntesis neta (A_n) registró una variación desde $8,14$ hasta $10,45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre los clones, con un promedio para la especie de $9,63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La conductancia estomática (G_s) registró una variabilidad desde $120,97$ hasta $154,40 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un promedio de $142,83 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La transpiración (E) varió

desde 1,7 hasta 3,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con 2,40 como promedio. Se registró una alta eficiencia en el uso de agua (WUE) entre los clones, lo que es una ventaja competitiva – adaptativa, con valores desde 3,82 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta 4,53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con un promedio de 4,16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Aunque no se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los clones, el genotipo 6 registró los valores más deseables en la mayoría de los parámetros fisiológicos evaluados. Por lo cual, se identifica como el de mayor capacidad fotosintética de los genotipos investigados.

En cuanto a la evaluación realizada en el estadio de plantación a los 15 meses, no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco genotipos investigados para ninguno de los parámetros obtenidos de las curvas de respuesta a la luz. La tasa fotosintética máxima a saturación de luz ($A_{n\text{max}}$) varió entre 22,36 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 30,08 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con un promedio de 25,23 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El punto de saturación lumínica (LSP) promedio registrado fue de 1499,95 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, variando entre 1158,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 2110,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Por otra parte, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco clones para ninguno de los parámetros fisiológicos obtenidos de la evaluación del proceso de intercambio gaseoso. La fotosíntesis neta (A_n) varió desde 19,47 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 22,62 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con un promedio de 20,87 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La conductancia estomática (G_s) varió desde 185,53 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 289,53 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El promedio para la transpiración de los genotipos investigados fue de 4,38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La eficiencia en el uso del agua entre los cinco genotipos evaluados registró un promedio de 5,03 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, variando en un ámbito de 5,76 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta 4,31 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Aunque no se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los clones, el clon 2 registró los valores más deseables para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y uso eficiente del agua (WUE), además presentó el segundo mejor valor en lo que se refiere a transpiración (E) y conductancia estomática (G_s).

Por lo que se convierte en el clon que presenta la capacidad fotosintética más eficiente, en condición de plantación a los 15 meses de edad.

El análisis de las correlaciones vivero – campo pretendió aumentar la precisión de la información que sustenta los paquetes silviculturales de producción. La fotosíntesis neta en vivero (P_n -V) correlacionó directa y levemente con la conductancia estomática (G_s -C) y transpiración (E-C) ambas en campo ($r=0,27$ y $r=0,32$ respectivamente). La transpiración en vivero (E-V) registró una correlación inversa con la fotosíntesis neta (P_n -C), uso eficiente del agua (WUE-C) y con la altura total de los árboles (H_t -C), todos en campo. Esto sugiere, preliminarmente, que genotipos que registren menor transpiración en el vivero se podrían ligar con valores mayores de P_n -C, WUE-C y H_t -C en campo. El uso eficiente de agua en vivero (WUE-V) registró un valor moderado y directo de correlación ($r=0,45$) con la fotosíntesis en campo (P_n -C). La eficiencia en el uso del agua en vivero (WUE-V) registró correlaciones positivas, de moderadas a muy fuertes, para todos los genotipos evaluados, con P_n -C y WUE-C. El contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas en vivero (Cloro-V) correlacionó directamente con P_n -C, lo que sugiere que midiendo el contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas, utilizando un SPAD-502, discriminaría los genotipos con mayor fotosíntesis neta en campo. La altura total de las plantas en vivero (H_t -V) no debería ser utilizado para selección temprana al no presentar correlación consistente con los caracteres dasométricos.

Con éstos resultados queda latente la hipótesis que es posible encontrar variables fisiológicas con las que se pueda llevar a cabo una selección temprana de los genotipos más deseables. Se debe ser cauteloso al intentar seleccionar utilizando información a edades tan tempranas, sino hasta que los genotipos hayan expresado completamente su fenotipo mediante la interacción con las condiciones ambientales. Además el estudio de un solo parámetro no garantiza la selección. Es necesario determinar si las variables fisiológicas son heredables mediante un análisis genético, para el cual se necesita una muestra experimental mayor.

EARLY SELECTION OF *Gmelina arborea* CLONES BASED ON THEIR PHYSIOLOGICAL BEHAVIOR IN NURSERY VERSUS PLANTATION, IN THE SOUTH PACIFIC OF COSTA RICA

Key words: *Gmelina arborea*, clonal physiology behavior, early selection, nursery, plantation

ABSTRACT

Gmelina arborea Roxb. is an excellent choice to ensure supply of raw material for the forest industry (Kumar 2007, Adebisi *et al.* 2011, Wee *et al.* 2012). Its importance is due to a rapid initial growth and its easy adaptation to a variety of site conditions (Adebisi *et al.* 2011).

The nursery phase is essential to evaluate a number of characteristics involved with plant productivity in different conditions, obtaining valuable information to determinate the potential of the selected genotypes. The plant physiology knowledge plays an important role in the understanding the plants - environment interactions (El- Sharkawy 2006, da Matta 2007), and the conditions must be provide to the different genotypes in the nursery to express their best photosynthetic performance (Triono 2004), thereby achieving more plants prepared to deal with adverse field conditions.

Once past the nursery stage, the establishment of trees in open terrain is a critical period where adaptation strategies are implemented to the soil and climatic conditions of the site. Here changes occur in the morphological and physiological characteristics, which directly influence growth rates. The study of physiological characteristics must be considered a priority by their genetic content and its relationship with productivity in forest plantations. Photosynthesis is the most important process associated with growth; their relationship is not simple and has been discussed for many years (Flood *et al.* 2011). Photosynthetic rate is considered an important criterion with potential for early selection (Lapido *et al.* 1984).

The development of superior genetic material points out the need to identify parameters for early selection of genotypes with superior growth. To Zas *et al.* (2005), comparing the juvenile behavior in nursery and adult behavior of genotypes in field through retrospective trials, becomes the main alternative in the search for appropriate juvenile parameters that maximize genetic correlation nursery - field. However, beforehand it is noted that the correlation between morphological and physiological parameters and growth in the field are generally poor (Blake and Bevilacqua 1990), primarily in young trees, since the genotype has not yet expressed some of its characteristics is a result of genotype -environment interaction at early ages (Adams *et al.* 2001, Codesido *et al.* 2012). Therefore, the question of interest is: what is the magnitude of nursery - field, or juvenile –adult, correlation to expect and which parameters are best suited to perform a retrospective analysis?

The aim of this investigation was to determine the physiological performance of five clones of both stage rooted cuttings in nursery and planting at 15 months of age, and with this information to identify possible juvenile - adult correlations, to finally determine its potential for early selection of *Gmelina arborea* genotypes.

The physiological evaluation of 1, 2, 5, 6 and 12 *Gmelina arborea* clones in rooted cuttings condition was conducted in the nursery of the Institute of Research and Forestry Services (INISEFOR) located at La Palma, Puerto Jimenez, Golfito, and Puntarenas. Physiological measurements were made when cuttings had rooted, which is when they were ready to leave the mini-tunnels to acclimation condition in semi - open nursery.

The light curve response and gas exchange performance of the clones was evaluated both. For the evaluation of both processes a portable photosynthesis system (CIRAS-2, PP Systems) was used. To obtain photosynthetic parameters was used a CO₂ average of 360 ppm ± 16.05 ppm and an air temperature of 30 °C within the trough. Response curves to light was evaluated for 14 levels of density photosynthetic photon flux incident (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 μmol photons m⁻² s⁻¹). Evaluation of gas exchange was

performed to a PAR of $1000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1} \pm 4.57 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, the physiological parameters obtained were: net photosynthesis (A_n), stomatal conductance (G_s), transpiration (E) and water use efficiency (WUE).

Physiological evaluation of the five clones in 15 months plantation was made in a six randomized complete blocks clonal trial. Individual clones 1, 2, 5, 6 and 12 in each of the blocks 1 to 5 was evaluated, for a total of 25 evaluated trees in this condition. The response to the light curve of the clones and its gas exchange performance was investigated both. For the evaluation of both processes a portable photosynthesis system (CIRAS-2, PP Systems) was used, in a clear day. To obtain photosynthetic parameters was used a CO_2 average of $360 \text{ ppm} \pm 16.05 \text{ ppm}$ and an air temperature of $30 \text{ }^\circ\text{C}$ within the trough. Measurements were made on fully developed, expanded and illuminated leaves, located in the upper layer of the crown.

Response curves to light was evaluated for 17 levels of density photosynthetic photon flux incident (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800, 2000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Evaluation of gas exchange was performed to a PAR of $1000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1} \pm 4.57 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, the physiological parameters obtained were: net photosynthesis (A_n), stomatal conductance (G_s), transpiration (E) and water use efficiency (WUE).

Statistical analysis of both conditions was performed by InfoStat (2012) software. Also an analysis of variance was performed on each stage, and a comparison of means using the Tukey test ($p < 0.05$) to determine differences between the five genotypes for each physiological parameter investigated. Finally, the average value of each clone for each physiological parameters assessed, we proceeded to construct a matrix of correlations juvenile (rooted cuttings) - adult (plantation of 15 months age), to calculate the Pearson correlation coefficient between the means of the parameters evaluated.

No statistically significant differences between genotypes were recorded for any of the investigated parameters obtained from the light curves in rooted cuttings stage in nursery (convex curve, apparent quantum yield, maximum photosynthetic rate and light saturation point). The maximum photosynthetic rate at light saturation (A_{nmax}) ranged from $6.99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and $8.58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, with a mean of $7.89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The light saturation point (LSP) varied between $336.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and $394 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, with an average for the species $366.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The light saturation point average for the species rooted miniestaquilla condition ($366.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) suggests that the mini - tunnels rooting could be exposed to higher values of incident radiation, to obtain higher biomass production .

No statistically significant differences were recorded between the five genotypes investigated for the physiological parameters obtained from the evaluation of gas exchange in stage of rooted cuttings, neither. Net photosynthesis (A_n) showed a variation from 8.14 to $10.45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ between clones, with an average of $9.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the species. Stomatal conductance (G_s) reported variability from 120.97 to $154.40 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, with an average of $142.83 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Transpiration (E) varied from 1.7 to $3.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 2.40 in average. High efficiency in water use (WUE) among clones was recorded, which is a competitive advantage - adaptive, with values from $3.82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to $4.53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ with an average of $4.16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Although no statistically significant differences between the clones were presented, clone number six showed the most desirable values in most physiological parameters evaluated. Therefore, it is identified as the highest photosynthetic capacity investigated genotypes.

No statistically significant differences were recorded between the five genotypes investigated for any of the parameters obtained from the response curves to light in the plantation at 15 months age stage. The maximum photosynthetic rate at light saturation (A_{nmax}) ranged from $22.36 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and $30.08 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, with an average of $25.23 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. The light saturation point (LSP)

average recorded was $1499.95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, ranging from $1158.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and $2110.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Moreover, no statistically significant difference among the five clones for any of the physiological parameters obtained from the evaluation of the process of gas exchange was detected. Net photosynthesis (A_n) ranged from $19.47 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ to $22.62 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, with an average of $20.87 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Stomatal conductance (G_s) ranged from $185.53 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ to $289.53 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. The average transpiration of the investigated genotypes was $4.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Efficiency in water use among the five genotypes averaged $5.03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, was varying from $5.76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ to $4.31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Although no statistically significant differences between the clones were submitted, clone 2 showed the most desirable values for the parameters of net photosynthesis (A_n) and water use efficiency (WUE) also presented the second best value in terms of transpiration (E) and stomatal conductance (G_s). As becomes the clone having the most efficient photosynthetic capacity in plantation condition at 15 months of age.

The analysis of correlations nursery - field intended to increase the accuracy of the information supporting silvicultural production packages. The nursery net photosynthesis (P_n - V) was direct and slightly correlated with stomatal conductance (G_s -C) and transpiration (E-C) both in the field ($r = 0.27$ and $r = 0.32$ respectively). Transpiration nursery (E-V) showed an inverse correlation with net photosynthesis (P_n -C), water use efficiency (WUE -C) and total tree height (H_t -C), all in the field. This suggests preliminarily that genotypes recorded lower transpiration in the nursery could be linked with higher values of P_n - C, WUE-C and H_t -C. The efficient use of water in the nursery (WUE - V) recorded a moderate direct correlation ($r = 0.45$) with field photosynthesis (P_n -C). The efficient use of water in nursery (WUE-V) reported positive correlations, from moderate to strong for all genotypes, with P_n -C and WUE-C. Chlorophyll content in the leaves of rooted cuttings in nursery (Cloro-V) was directly correlated with P_n -C, suggesting that measuring the chlorophyll content in the leaves of rooted cuttings using a SPAD -502, could

discriminate the genotypes with higher net photosynthesis in field. The total height of the plants in the nursery ($H_t - V$) should not be used for early selection bearing no consistent correlation with dasometric parameters in field.

These results keep latent the hypothesis that is possible to find physiological variables that can be carried out early selection of the most desirable genotypes. Caution must to be tacked when trying to select using information at such young ages, until genotypes are fully expressed phenotype through interaction with environmental conditions. Furthermore, the study of a single parameter does not guarantee selection. It's necessary to determine whether physiological variables are heritable through genetic analysis, for which a larger experimental sample is needed.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Gmelina arborea es una especie de gran importancia en muchas áreas tropicales de todo el mundo, como opción para garantizar el abastecimiento de materia prima para la industria forestal (Balcorta y Vargas 2004, Kumar 2007, Wee *et al.* 2012). Costa Rica no es la excepción, según el Fondo Nacional de Financiamiento Forestal (FONAFIFO 2010) el 30,4% del área plantada sometida a PSA del año 1998 al 2008 corresponde a dicha especie, esto debido a su rápido crecimiento, fácil adaptación a diversidad de condiciones de sitio, gran variedad de usos para su madera (Indira 2006) y ofrecer a los productores y/o inversionistas un rápido retorno de su inversión (Wee *et al.* 2012). Murillo y Guevara (2013) reportan que la melina fue la especie de mayor producción en los viveros forestales de Costa Rica en el 2012, con casi un 50% de los aproximadamente 7 millones de plantas producidas en ese año.

Costa Rica ha sido pionero en el mejoramiento genético de *Gmelina arborea*, con excelentes resultados en las características comerciales, considerándose uno de los países líderes en materia forestal tropical de la región latinoamericana (Kumar *et al.* 2003, Solano 2010). Sin embargo, conocer y, aún más importante, comprender las diferentes etapas de desarrollo de ésta especie forestal de gran importancia económica, es fundamental para lograr mejoras tanto en productividad como en calidad. Es ahí donde el conocimiento e interpretación de la fisiología vegetal es esencial para los avances en mejoramiento genético de árboles (Pallardy 2008) y cumple un rol importante en la comprensión de las plantas y sus interacciones con distintos ambientes (El-Sharkawy 2006, DaMatta 2007). Por tanto, la presente investigación podría ser un inicio en la comprensión de la fisiología forestal como herramienta de productividad, que aporte nuevos criterios de selección de individuos superiores, relacionando este conocimiento con el mejoramiento genético y el desempeño de los genotipos en la producción forestal.

Sin embargo, los forestales han tendido a considerar los detalles de la fisiología del árbol irrelevante para la gestión forestal (Landsberg, 2003), por lo general enfocando los estudios en caracteres morfológicos, dejando de lado los aspectos

propios del funcionamiento del árbol. Es por ello que existe poca información fisiológica correlacionada con la morfología y la evaluación de genotipos superiores destinados a plantaciones forestales. Por tanto, el uso práctico de la fisiología en *Gmelina arborea*, como herramienta para fortalecer el mejoramiento genético, y la posible selección temprana de genotipos superiores, ha sido inexistente o muy limitado en la investigación forestal hasta el día de hoy (López *et al.* 2007).

La selección temprana de genotipos superiores en especies forestales ha sido preocupación de varios autores ligados al mejoramiento genético. Los mismos han estudiado distintos caracteres que sean útiles y prácticos para seleccionar desde el vivero o a edades muy tempranas. Dentro de los caracteres, variables y técnicas estudiadas se puede mencionar desarrollo del diámetro, altura y volumen de la masa forestal (Blake y Bevilacqua 1990, Padua 2004, Osorio *et al.* 2003, Gwase 2009, Danusevicius y Lindgren 2002, Lamhamedi *et al.* 2007), producción de látex a edades tempranas (De Souza *et al.* 2005), punto de marchitez permanente (Mariño y Rodríguez 2010), marcadores moleculares (Wu 2002) y finalmente variables fisiológicas y ecofisiológicas (Blake y Bevilacqua 1990, Corcuera *et al.* 2005, Pimienta *et al.* 2012, Nelson y Johnsen 2008, Rakosevic *et al.* 2005, Rojas *et al.* 2012).

Se ratifica la necesidad de estudiar variables que conduzcan a una adecuada selección temprana de genotipos superiores, especialmente para especies de rápido crecimiento. En el presente estudio se determinarán parámetros fisiológicos, como la tasa fotosintética entre otros, para cinco genotipos superiores de *Gmelina arborea*, tanto en vivero como en plantación a 15 meses de edad, buscando identificar variables que correlacionen significativamente y con las cuales se pueda realizar una selección de esos genotipos superiores desde el vivero. Este material vegetal forma parte de la colección genética del INISEFOR, y su caracterización tiene como propósito contribuir con la generación de conocimiento que sea útil y práctico para la toma de decisiones en la planificación de fincas y la futura producción forestal de las mismas.

RESULTADOS

Comportamiento fotosintético de genotipos de *Gmelina arborea* Roxb. en estadio de miniestaquilla enraizada en un vivero en Puerto Jiménez, zona sur de Costa Rica

Palabras clave: *Gmelina arborea*, capacidad fotosintética en vivero, mini-estaquilla enraizada

Resumen

Gmelina arborea Roxb. es una especie de gran importancia como opción para garantizar el abastecimiento de materia prima para la industria forestal (Kumar 2007, Adebisi *et al.* 2011, Wee *et al.* 2012). Su importancia radica en el rápido crecimiento inicial y la fácil adaptación a diversidad de condiciones de sitio (Adebisi *et al.* 2011). Prueba de su importancia, Murillo y Guevara (2013), reportaron que la melina fue la especie de mayor producción en los viveros forestales de Costa Rica en el 2012, con casi un 50% de los aproximadamente 7 millones de plantas producidas en ese año.

Un programa de mejoramiento genético inicia con la selección de individuos que presentan características fenotípicas superiores en una población determinada (Pastrana 2011). Una vez identificados los árboles que formarán parte del programa de mejoramiento genético inicia su establecimiento y multiplicación en el vivero. Esta fase resulta fundamental para evaluar una serie de características involucradas con la productividad de la planta, en diferentes condiciones, obteniendo información valiosa con la cual se pueda iniciar con la determinación del potencial de los genotipos seleccionados.

El conocimiento de la fisiología vegetal es esencial para los avances en mejoramiento genético de árboles (Pallardy 2008) y cumple un rol importante en la comprensión de las plantas y sus interacciones con el ambiente (El-Sharkawy 2006, DaMatta 2007). Dicha información es de gran utilidad para tomar decisiones, por ejemplo acerca de las condiciones que se le deben brindar a los distintos genotipos en el vivero para que manifiesten su mejor rendimiento fotosintético

(Triono 2004); consiguiendo con ello mayor producción de biomasa, mayor calidad y plantas más preparadas para enfrentarse a las condiciones adversas de campo.

El presente estudio tuvo como objetivo determinar e interpretar la capacidad fotosintética de cinco clones de *Gmelina arborea* en estadio de miniestaquilla enraizada en un vivero de reproducción vegetativa, para propiciar las condiciones ideales para el enraizamiento y aclimatación de las plantas, con lo que se logrará enviar al campo material vegetal más vigoroso.

Se realizó en el vivero del Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR), ubicado en la localidad La Palma, distrito Puerto Jiménez, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, zona sur de Costa Rica. Se evaluaron fisiológicamente los clones 1, 2, 5, 6 y 12 de *Gmelina arborea* que forman parte de la colección genética del INISEFOR. El vivero de reproducción vegetativa se encuentra en un área con una precipitación media anual de 3500 mm a 4000 mm, temperatura media anual de 24 °C a 28 °C (Kappelle *et al.* 2002) y una altitud de 20 msnm. La región está clasificada como Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdrige 1967).

La producción de las miniestaquillas de *Gmelina arborea* se llevó a cabo en el vivero de INISEFOR, a partir de jardines clonales, acorde con los protocolos establecidos (Abrahams y Vassart 2011). Se evaluaron miniestaquillas que se encontraban en su primer periodo de crecimiento (dentro de mini-túneles) del proceso de reproducción vegetativa. Las mediciones fisiológicas se realizaron cuando las mini-estaquillas habían enraizado, luego de permanecer por quince días en los mini-túneles, cuando ya estaban listas para salir al ambiente de aclimatación o condiciones de ambiente protegido en vivero semi-abierto.

Se evaluó tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso. Para la evaluación de ambos procesos se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems), en días claros y despejados. El promedio de CO₂ a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue 364,30 ppm ± 16,05 ppm y con temperatura del aire de

30°C dentro de la cubeta. Las mediciones se realizaron en el primer par de hojas completamente desarrollado. Para las curvas de respuesta de luz se evaluaron 14 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La evaluación del intercambio gaseoso se realizó a un PAR de 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 4,57 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

El análisis estadístico se realizó mediante el software InfoStat (2012). Se realizó un análisis de varianza, además de una comparación de medias mediante la prueba Tuckey ($p < 0,05$).

No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos investigados para ninguno de los parámetros obtenidos de las curvas de luz (convexidad de la curva, rendimiento cuántico aparente, tasa fotosintética máxima y punto de saturación lumínica).

La pendiente inicial pronunciada que se registró en las curvas de luz para los cinco genotipos, es típica de especies aclimatadas a ambientes con poca densidad de flujo fotónico fotosintético incidente. El rendimiento cuántico aparente varió en un ámbito de 0,030 a 0,041 con promedio de 0,036 para. La tasa fotosintética máxima a saturación de luz ($A_{n\text{max}}$) varió entre 6,99 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 8,58 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con promedio de 7,89 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El punto de saturación lumínica (LSP) registró variaciones entre 336,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 394 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un promedio para la especie de 366,04 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El punto de saturación luminoso promedio para la especie en condición de miniestaquilla enraizada (366,04 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sugiere que los mini-túneles de enraizamiento podrían estar expuestos a mayores valores de radiación incidente, para obtener mayor producción de biomasa.

Aunque no se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los clones, el genotipo 6 registró los valores más altos en todos los parámetros evaluados, excepto en el punto de saturación de luz donde tiene el segundo mejor

valor. El mismo registró un 20% menos respiración, 15% mayor rendimiento cuántico, 12% mayor fotosíntesis máxima y 4% mayor punto saturación lumínica con respecto al promedio general para los cinco clones en estudio. Por lo cual, se identifica como el de mayor capacidad fotosintética de los genotipos evaluados. Por el contrario el clon 5 registró los valores más bajos de toda la colección evaluada.

En cuanto a los parámetros obtenidos de la evaluación del intercambio gaseoso, no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos evaluados para las variables fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE). La fotosíntesis neta (A_n) registró una variación desde 8,14 hasta 10,45 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre los clones, con un promedio para la especie en condiciones de miniestacucha enraizada de 9,63 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La conductancia estomática (G_s) registró una variabilidad desde 120,97 hasta 154,40 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un promedio de 142,83 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La transpiración varió desde 1,7 hasta 3,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con 2,40 como promedio para la especie. Se registró una alta eficiencia en el uso de agua (WUE) entre los clones, lo que es una ventaja competitiva – adaptativa, con valores desde 3,82 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta 4,53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con un promedio de 4,16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

El clon 6 obtuvo los valores de mayor eficiencia fisiológica en los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y conductancia estomática (G_s), además se ubicó de segundo lugar en lo que se refiere a transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE). Repitió por tanto el patrón presentado en el análisis de los parámetros de las curvas de luz.

Posteriores estudios deben validar la capacidad fotosintética del clon 6 y cómo esa eficiencia se traduce en mayores aumentos en su biomasa (López *et al.* 2001), así como la distribución de la misma en los distintos tejidos.

Introducción

Un programa de mejoramiento genético inicia con la selección de individuos que presentan características fenotípicas superiores en una población determinada (Pastrana 2011). La identificación y selección de árboles de alto rendimiento es la base fundamental de dicho programa (Vallejos *et al.* 2010), los cuales poseen un fenotipo superior en el crecimiento, la forma y la calidad de la madera entre otras características deseables. Una vez identificados los árboles que formarán parte del programa de mejoramiento genético inicia, su establecimiento y multiplicación en el vivero. La fase de vivero resulta fundamental para evaluar una serie de características involucradas con la productividad de la planta, en diferentes condiciones, obteniendo información valiosa con la cual se pueda iniciar con la determinación del potencial de dicho conjunto genético.

Por lo general son los caracteres morfológicos los indicadores de calidad y crecimiento más utilizados en las investigaciones en vivero, al ser una expresión de la fisiología y la genética del material vegetal, sin embargo brindan información indirecta e insuficiente para la toma certera de decisiones. El conocimiento de la fisiología vegetal es esencial para los avances en mejoramiento genético de árboles (Pallardy 2008) y cumple un rol importante en la comprensión de las plantas y sus interacciones con el ambiente (El-Sharkawy 2006, DaMatta 2007). Obtener directamente los valores de los parámetros fisiológicos, y la posterior interpretación de los mismos, resulta más difícil, debido principalmente a su gran variabilidad atribuida a la susceptibilidad ante cambios climáticos, el alto costo del equipo necesario (IRGA, Infra Red Gas Analyzer) y la capacitación especial que deben tener los operadores de dicho equipo. Esta situación posiblemente explique la existencia de poca información fisiológica de genotipos superiores destinados a plantaciones en *Gmelina arborea*. Dicha información sería de utilidad para tomar decisiones, por ejemplo acerca de las condiciones que se le deben brindar a los distintos genotipos en el vivero para que manifiesten su mejor rendimiento fotosintético (Triono 2004); consiguiendo con ello mayor producción de biomasa,

mayor calidad y plantas más preparadas para enfrentarse a las condiciones adversas de campo.

Parámetros como la tasa de fotosíntesis y la acumulación de carbohidratos se consideran como indicadores de calidad en las plantas forestales producidas en vivero (Cetina *et al.* 2001). Con la información obtenida de las curvas de luz y el intercambio gaseoso de los clones que fueron evaluados, se puede identificar aquellos genotipos con mayor capacidad para la captura de carbono a través del proceso de fotosíntesis. Con esto se podría decidir su incorporación a programas de producción que permitan no sólo hacer un uso más eficiente y productivo por unidad de área, sino también disminuir la contaminación ambiental por una mayor remoción del CO₂ atmosférico (López *et al.* 2007, González *et al.* 2009).

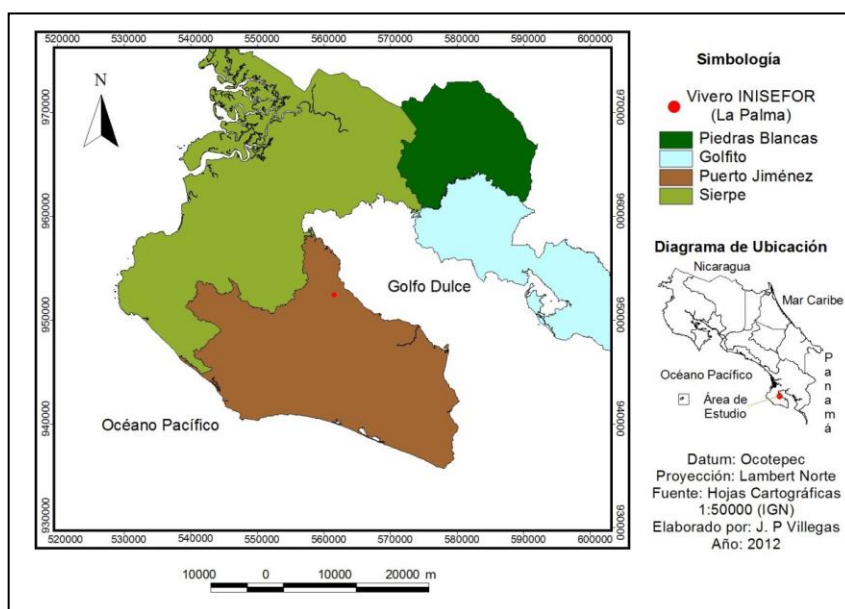
Gmelina arborea es una especie de gran importancia en áreas tropicales de todo el mundo, como opción para garantizar el abastecimiento de materia prima para la industria forestal (Balcorta y Vargas 2004, Kumar 2007, Adebisi *et al.* 2011, Wee *et al.* 2012). Su importancia radica en el rápido crecimiento, la fácil adaptación a diversidad de condiciones de sitio, la gran variedad de usos para su madera (Indira 2006) y la oferta a productores y/o inversionistas de un rápido retorno de su inversión (Wee *et al.* 2012). Murillo y Guevara (2013) reportan que la melina fue la especie de mayor producción en los viveros forestales de Costa Rica en el 2012, con casi un 50% de los aproximadamente 7 millones de plantas producidas en ese año.

El presente estudio tuvo como objetivo determinar e interpretar la capacidad fotosintética de cinco clones de *Gmelina arborea* en estadio de mini-estaquilla enraizada en el vivero de reproducción vegetativa del Instituto de Investigación y Servicios Forestales de la Universidad Nacional en la zona sur del país.

Materiales y métodos

Descripción del sitio

El presente estudio se realizó en el vivero del Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR), ubicado en la localidad La Palma, distrito Puerto Jiménez, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, zona sur de Costa Rica (Figura 1). Se evaluaron fisiológicamente cinco genotipos de *Gmelina arborea* que forman parte de la colección genética del INISEFOR. El vivero de reproducción vegetativa se encuentra en un área que presenta una precipitación media anual de 3500 mm a 4000 mm, temperatura media anual de 24 °C a 28 °C (Kappelle *et al.* 2002) y una altitud de 20 msnm. La región está clasificada como Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdrige 1967).



Fuente: Villegas 2012

Figura 1. Área de estudio, La Palma, Puerto Jiménez, Golfito, zona sur, Costa Rica.

Material vegetativo

La investigación se desarrolló en cinco genotipos de *Gmelina arborea* provenientes del programa de mejoramiento genético del INISEFOR. La

producción de las mini-estaquillas de *Gmelina arborea* se llevó a cabo en el vivero de INISEFOR. Se utilizaron mini-estaquillas que se encontraban en su primer periodo de crecimiento (dentro de mini-túneles) del proceso de reproducción vegetativa (Figura 3). Los genotipos de melina fueron reproducidos a partir de jardines clonales, acorde con los protocolos usuales utilizados por el INISEFOR (Abrahams y Vassart 2011).



Figura 2. Ambiente de mini-túnel para el enraizamiento de mini-estaquillas de *Gmelina arborea*.

Medición parámetros fisiológicos

Las mediciones fisiológicas se realizaron cuando las mini-estaquillas habían enraizado, luego de permanecer por quince días en los mini-túneles, justo cuando, según el protocolo de reproducción, estén listas para salir al ambiente de aclimatación o condiciones de ambiente protegido en vivero semi-abierto.

Curvas de Respuesta a la Luz (A_n -PPFD)

Las curvas de respuesta a la luz se determinaron utilizando un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems, USA - Figura 3) en días claros y despejados (Blake y Bevilacqua 1990, Lewis *et al.* 2002). La concentración de CO₂ promedio

utilizada fue de 366 ppm ± 7,05 ppm y temperatura del aire de 30 °C dentro de la cubeta. La respuesta fotosintética a la luz se midió en el primer par nuevo de hojas con pleno desarrollo de cada planta (Evans y Poorter 2001, Blake y Bevilacqua 1990). Se evaluaron 14 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 μmol m⁻² s⁻¹). Se inició con 0 μmol m⁻² s⁻¹ aumentándose de forma gradual la intensidad hasta 1400 μmol m⁻² s⁻¹. Cinco rametos fueron evaluados por cada genotipo, es decir se obtuvieron cinco repeticiones de la curva para cada genotipo, mientras que el valor a reportar para la especie será basado en el promedio del análisis de las 25 plantas. Los datos se ajustaron utilizando la fórmula de la hipérbola no rectangular descrita a continuación (Thornley 1976, Marshall y Biscoe 1980, Lieth y Pasian 1990, Flores 2012):

F (PPFD, Φ, A_{max}, R_d) :

$$A_n = \frac{\Phi \text{PPFD} + A_{\max} - \sqrt{(\Phi \text{PPFD} + A_{\max})^2 - 4\Phi \text{PPFD} A_{\max} \theta}}{2\theta} - R_d$$

Donde A_n es la tasa fotosintética neta, Φ es el rendimiento cuántico de la fotosíntesis, PPFD es la densidad de flujo fotónico fotosintético, A_{max} es la tasa fotosintética máxima a saturación de luz, R_d es la tasa respiratoria mitocondrial y θ es un parámetro que describe la convexidad de la curva (Leverenz 1988, Zufferey *et al.* 2000, Flores 2012). LSP es el punto de saturación lumínico y se calculó mediante la ecuación propuesta por Lieth y Pasian (1990):

$$LSP = 2 \frac{(A_{\max} + R_d)}{\Phi}$$



Figura 3. Sistema portátil de fotosíntesis, CIRAS-2.

Intercambio Gaseoso

Las mediciones se realizaron en días claros y despejados con una temperatura del aire de 30 °C dentro de la cubeta. La evaluación del intercambio gaseoso se realizó mediante un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems, USA) (Figura 3) con una cubeta PLC6 a una concentración de CO₂ de 366,16 ppm ± 7,05 ppm, e intensidad lumínica de 1000 μmol m⁻² s⁻¹, con el objetivo principal de evitar la foto inhibición (Evans y Poorter 2001). Las variables fisiológicas obtenidas y analizadas fueron: fotosíntesis neta ($A_n = \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), conductancia estomática ($G_s = \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiración ($E = \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y uso eficiente del agua ($WUE = \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Las mediciones se realizaron en el primer par nuevo de hojas con pleno desarrollo de cada planta (Evans y Poorter 2001), la misma se rotuló para evaluarse la misma en cinco ocasiones a distintas horas del día. En resumen, se analizaron cinco rametos por genotipo en cinco ocasiones distintas cada uno.

Determinación cantidad de clorofila

La medición de clorofila se realizó con el equipo SPAD-502 en el primer par nuevo de hojas con pleno desarrollo de cada planta. Se reportó el promedio de cinco registros por hoja se tomaron en cinco rametos por cada genotipo.

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante el diseño estadístico de bloques completos al azar, donde cada clon actuó como bloque (cinco en total) y los rametos como el conjunto de observaciones o unidad experimental (cinco rametos-repeticiones por

clon). El análisis estadístico se realizó mediante el software InfoStat. Los datos fisiológicos de intercambio gaseoso fueron procesados mediante un análisis de varianza paramétrica, luego de comprobar los supuestos de la estadística paramétrica, y se compararon las diferencias de las medias mediante la prueba de Tuckey ($p < 0,05$). Para la elaboración de las curvas de respuesta a la luz (A_n -PPFD) los datos fueron ajustados al modelo de la hipérbola no rectangular (Thornley 1976, Marshall y Biscoe 1980, Lieth y Pasian 1990, Flores 2012) utilizando el software "Landflux"¹, el cual fue desarrollado especialmente para éste tipo de evaluaciones.

¹ disponible en <http://landflux.org/tools.php>

Resultados y discusión

Curva de respuesta a la luz (A_n -PPFD)

A través del proceso de la fotosíntesis las plantas C_3 transforman el dióxido de carbono de la atmósfera en energía química que utilizará en su crecimiento, convirtiéndose en el proceso clave que impulsa su desarrollo (Herbohn *et al.* 2009, Flood *et al.* 2011), dicho proceso sólo puede tener lugar en presencia de la luz solar y CO_2 . Para evaluar la capacidad fotosintética de genotipos se construye la curva de respuesta a la luz (asimilación de CO_2) y con ella se determina su capacidad de intercambio gaseoso. La misma es una función que puede brindar información acertada sobre la eficiencia del árbol en el uso de la luz (Triono 2004).

Es de suma importancia tomar en cuenta los factores tanto estomáticos como no estomáticos que puedan influenciar directamente la relación directa que existe entre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática. Al respecto, González *et al.* (2009), no lograron construir las curvas de respuesta a la luz para tres especies del género *Lantana* debido a un cierre estomático muy fuerte provocado por condiciones de estrés hídrico.

En la Figura 4 se presentan las curvas de asimilación de CO_2 como función de la densidad de flujo fotónico incidente para cinco genotipos de *Gmelina arborea* (clones 1, 2, 5, 6 y 12).

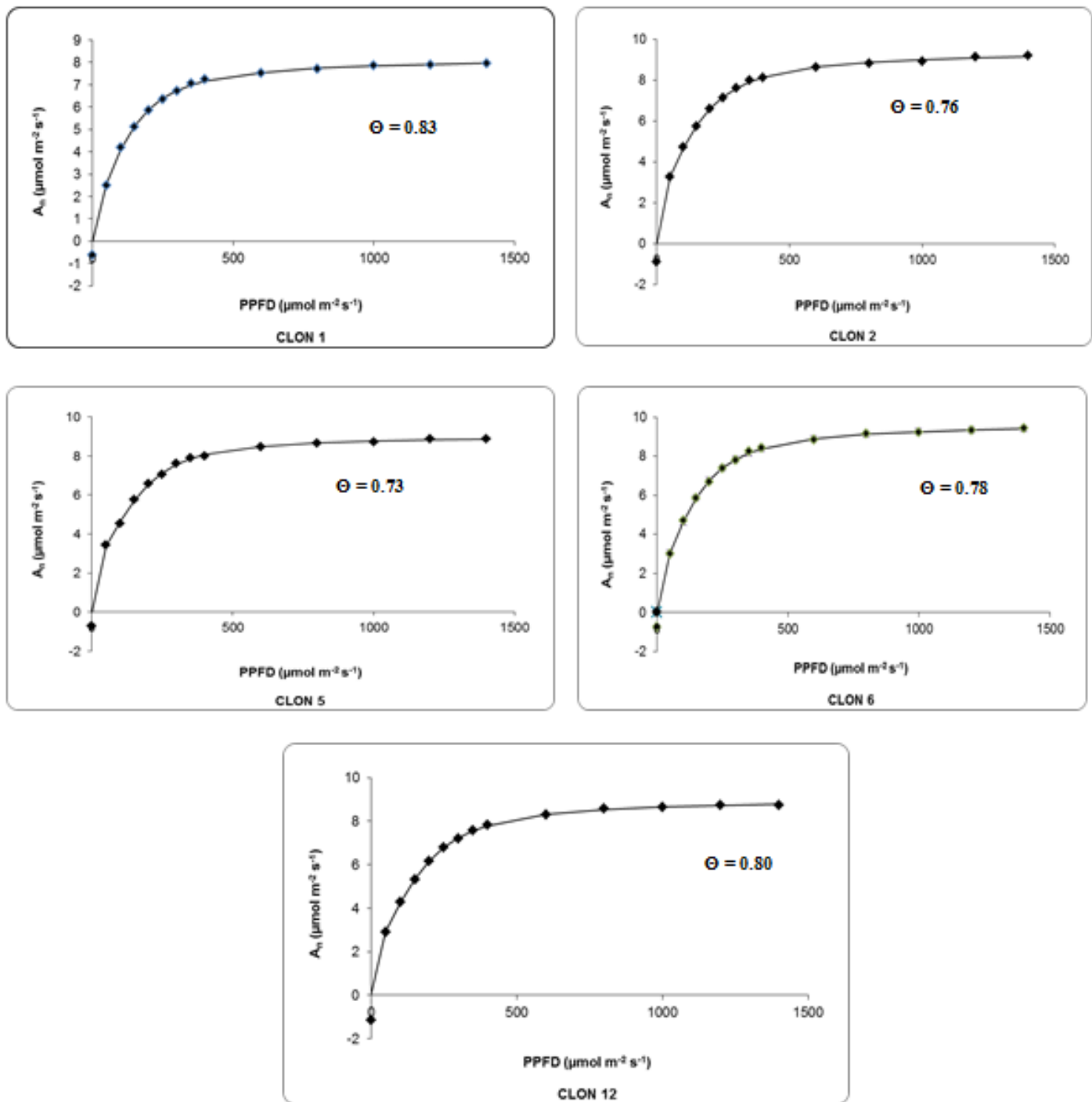


Figura 4. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para miniestaquillas enraizadas de cinco clones de *Gmelina arborea* en vivero, zona sur de Costa Rica

La pendiente pronunciada en el inicio de las curvas, para los cinco genotipos, es típico de especies aclimatadas a ambientes con poca densidad de flujo fotónico fotosintético incidente, las cuales al ser expuestas a cantidades mayores presentan una reacción fuerte de su sistema fotosintético (Ogren 1993, Evans y Poorter 2001). Se aprecia un comportamiento similar para las curvas de los cinco clones en estudio, lo que inicialmente indica consistencia en el comportamiento fotosintético para los cinco genotipos. Los valores de convexidad (Θ) no registraron diferencias estadísticamente significativas y se presentaron en un rango de 0,73 – 0,83 (Figura 4). Estos valores sugieren una moderada eficiencia del proceso fotosintético en el ámbito de luz intermedia (Ogren 1993), posiblemente por la aclimatación de las plantas al ambiente de luz que las rodean en el momento de la evaluación (Evans y Poorter 2001).

A partir de las curvas de respuesta a la luz se obtienen los valores de los caracteres fisiológicos para las miniestaquillas de los cinco clones en estudio bajo condiciones de vivero (Cuadro 1).

Cuadro 1. Caracteres fisiológicos estimados a partir de curvas de respuesta a la luz para miniestaquillas de cinco clones de *Gmelina arborea* en vivero.

| CLON | RESPIRACION (R_d) | | RENDIMIENTO CUANTICO (Φ) | | FOTOSINTESIS MAXIMA (A_{max}) | | PUNTO SATURACION DE LUZ (LSP) | |
|-----------------|--------------------------------------|--------|------------------------------------|--------|--------------------------------------|-------|--------------------------------------|-------|
| | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | mol/mol | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | |
| 6 | -1,1090 | a -20% | 0,0415 | a 15% | 8,58 | a 12% | 372,71 | a 4% |
| 2 | -1,4127 | a 2% | 0,0411 | a 13% | 8,03 | a 4% | 345,37 | a -4% |
| 12 | -1,3736 | a -1% | 0,0323 | a -11% | 7,68 | a 0% | 394,00 | a 10% |
| 5 | -1,9202 | a 38% | 0,0305 | a -16% | 7,16 | a -7% | 336,75 | a -6% |
| 1 | -1,1245 | a -19% | 0,0356 | a -2% | 6,99 | a -9% | 346,80 | a -3% |
| PROMEDIO | -1,3880 | | 0,0362 | | 7,69 | | 359,13 | |

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Valores en porcentaje representan su diferencia con respecto a la media poblacional del parámetro

Ninguno de los caracteres fisiológicos evaluados registró diferencias estadísticamente significativas entre clones, en lo que se refiere su respuesta

sobre la tasa fotosintética neta en función del aumento en la densidad de flujo fotónico incidente.

El rendimiento cuántico aparente de los clones indica su capacidad de captar energía lumínica, de transportar los electrones y de desarrollar los procesos enzimáticos; el cual se ve afectado directamente por el estrés hídrico (González *et al.* 2009). Los genotipos evaluados registraron valores en un rango de 0,030 a 0,041 (clon 6 > 2 > 1 > 12 > 5) para éste parámetro. El clon seis tuvo el valor más alto, 36,6% mayor con respecto al más bajo (clon 5). Flores (2012) evaluó cinco clones de melina a los 81 días, los mismos fueron reproducidos vegetativamente y colocados en un sustrato con pH bajo; encontrando un 125% de diferencia entre el clon con el valor promedio más alto y el que registró el valor más bajo. La diferencia entre ambos estudios se puede atribuir a la variación genética entre los clones evaluados y a que los materiales se desarrollaron en ambientes distintos (Adams *et al.* 2001). Así también la diferencia en la edad de las plantas al momento de su medición, ya que los valores de los parámetros fisiológicos varían con la edad del material evaluado (Lieth y Pasian 1990, Coopman *et al.* 2008, Flood *et al.* 2011, Rojas *et al.* 2012). Por otra parte, los valores de rendimiento cuántico obtenidos en éste estudio se colocan por encima de los reportados por Nogués y Baker (1995) así como Tambussi y Graciano (2010) en plantas C₃ no sometidas a estrés hídrico, quienes encontraron valores desde 0,025 hasta 0,030 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por su parte Kelly (2006) en su estudio sobre plántulas de *Gmelina leichhardtii* para diferentes intensidades de luz (60%,30%,10%) reportó valores entre 0,0047 y 0,0058 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para el presente estudio los valores de la tasa fotosintética máxima a saturación de luz ($A_{n\text{max}}$) variaron entre 6,99 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 8,58 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El clon seis registró el mayor valor de fotosíntesis máxima, mientras que el clon 1 el valor más bajo, en un ámbito de variación de 22,7% entre ambos. Se cumplió el patrón reportado por Gliessman (2002), donde las plantas C₃ tienden a presentar sus máximas tasas fotosintéticas en condiciones moderadas de luz y temperatura, e inhibición a altas tasas de iluminación y calor. El intervalo de variación para éste

parámetro, una vez más, es mucho menor al reportado por Vellini *et al.* (2008) y Flores (2012) quienes obtuvieron variaciones de 90.9% en clones de eucalipto y 63.6% en clones de melina respectivamente, en evaluaciones realizadas en vivero. Evans y Poorter (2001) concluyen que las hojas aclimatadas a bajas intensidades lumínicas tuvieron mejores tasas fotosintéticas por unidad de área foliar seca que las hojas aclimatadas a altas intensidades lumínicas.

Al tratarse de clones que se reproducen comercialmente para el establecimiento de plantaciones productivas, es deseable que el intervalo de variación de A_{nmax} sea mínimo. Lo cual permitiría obtener menor margen de error en los cálculos de la producción forestal, y lograr mayor efectividad en la planificación de las actividades silviculturales. Otros datos de comparación fueron los reportados por Kelly (2006), quien estudió la capacidad fotosintética de *Gmelina leichhardtii* en vivero, registrando A_{nmax} en un ámbito de 8,44 a 9,36 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, valores ligeramente superiores a los de éste estudio, con lo que inicialmente se comprueba poco a poco la alta capacidad fotosintética del género *Gmelina*.

El punto de saturación lumínica (LSP), definido como la intensidad lumínica por encima de la cual no se presenta incremento en la fijación de CO_2 , varió entre 336,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 394 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Según López *et al.* (2007), entre las especies existen diferencias en los requerimientos de luz y por lo tanto ésta variable deber ser tenida muy en cuenta. Herralde (2000) reafirma lo anterior al concluir que LSP es un importante parámetro para la toma de decisiones, ya que valores mayores involucran una mayor eficiencia fisiológica en el uso de radiación incidente. Es decir, los clones 12 y 6 pueden ser sometidos a mayores densidades de flujo fotónico incidente en el mini-túnel de enraizamiento que los clones 2, 5 y 1, para maximizar su producción de biomasa. Lo que se busca son prácticas de manejo en vivero que modifiquen positivamente la fotosíntesis, afectando la producción y almacenamiento de carbohidratos, y consecuentemente el vigor de la planta que será enviada al campo (Cetina *et al.* 2001). Investigaciones al respecto deben ser realizadas para poder corroborar éste planteamiento, y más importante

aún, determinar en cuál tejido de la planta se ubicaría dicho incremento de biomasa.

Si bien es cierto no se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los clones evaluados, se aprecia que el clon 6 registró los valores más altos con respecto a todos los caracteres investigados excepto en el punto de saturación de luz donde tuvo el segundo mejor valor. El clon 6 registró un 20% menos respiración, 15% mayor rendimiento cuántico, 12% mayor fotosíntesis máxima y 4% mayor punto saturación lumínica con respecto al promedio general de los cinco clones investigados en éste estudio. Por lo anterior el clon 6 se identifica como el de mayor capacidad fotosintética de los genotipos evaluados. En el segundo lugar se encuentra el clon 12 que registró el mayor punto de saturación lumínica, y se ubicó en los primeros lugares en los otros caracteres evaluados. Por otra parte el clon 5 registró los valores más bajos, por lo que se ubicó en la última posición de los clones evaluados. En resumen, el orden de los clones, de valores más a menos deseables, en cuanto a los parámetros obtenidos de las curvas de luz es el siguiente:

$$6 > 12 > 2 > 1 > 5$$

La presentación de las curvas de luz individuales obtenidas para las estaquillas enraizadas en vivero no permite evidenciar detalles importantes. Por lo cual se presenta una gráfica resumen (Figura 5). A la izquierda se presentan las curvas hasta 600 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 5A), que es el punto donde la pendiente de las curvas empieza a decaer, y a la derecha se presenta toda la curva para cada clon, es decir hasta los 1400 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 5B).

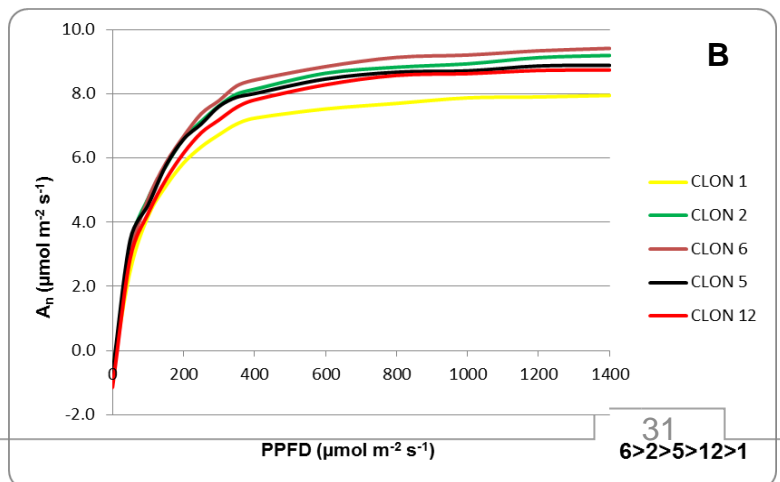
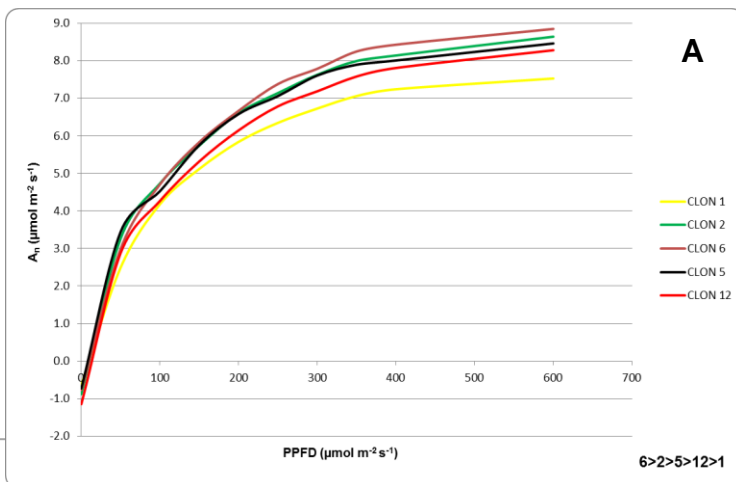


Figura 5. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para las miniestaquillas de los cinco clones de *Gmelina arborea* evaluados en vivero.

En ambas figuras cada clon se ubica en una posición definida y continúa de esa manera hasta llegar al LSP. Con respecto al comportamiento de los clones en función de la densidad de flujo fotónico fotosintético su orden siempre es: $6 > 2 > 5 > 12 > 1$. Que coincide con la conclusión anterior donde el clon 6 presentó la mejor respuesta fisiológica en los caracteres evaluados en cuanto a su desenvolvimiento fotosintético.

En éste aspecto se cumple lo apuntado por Aspinwall et al. (2011) quien indica haber esperado mayor uniformidad en el comportamiento de los clones cuando se realiza su evaluación individual. La uniformidad en el comportamiento de los clones a lo largo de toda la curva simplifica posibles modificaciones en el vivero, que buscan identificar la demanda de radiación para cada genotipo con el fin de aumentar su productividad. Es decir, según el orden obtenido en la Figura 6 se recomendaría tener condiciones de flujo fotónico fotosintético controladas alrededor de $366 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, si se desea trabajar en función del valor promedio obtenido para la especie; o se podría tener mini-túneles de enraizamiento con la cantidad de flujo fotónico según los resultados de LSP obtenidos para cada clon, según su capacidad fotosintética.

El análisis de los parámetros fisiológicos de las 25 curvas de luz evaluadas permitió conformar una curva de respuesta de la fotosíntesis a la densidad de flujo fotónico fotosintético incidente general para la especie a nivel de vivero (Figura 6).

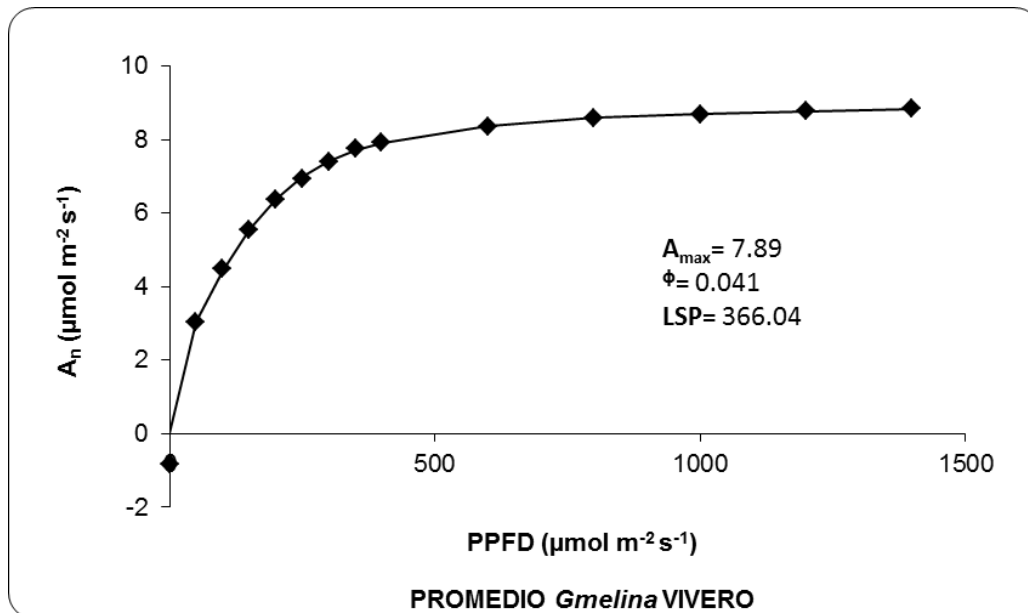


Figura 6. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) promedio para la especie *Gmelina arborea* en vivero.

Luego de tres semanas de haberse puesto a enraizar, con una temperatura y PAR promedio de 33°C y $100 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente en los mini-túneles (Abrahams y Vassart 2011), en promedio, *Gmelina arborea* presentó una tasa de fotosíntesis máxima de $7,89 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y un punto de saturación luminoso de $366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en estadio de mini-estacilla enraizada. Estos valores se consideran altos por la excesivamente corta edad del material y por encontrarse aclimatada a condiciones bajas de PAR para evitar el estrés hídrico en las estacillas. Evans y Poorter (2001) indican que en pino las hojas aclimatadas a bajos niveles de PAR tuvieron mejores fotosíntesis diarias por unidad de masa foliar seca que las hojas aclimatadas a altos niveles de PAR. De la misma manera los genotipos de melina evaluados fueron muy eficientes en sus mecanismos fotosintéticos aún sin contar con las condiciones idóneas.

En éstas condiciones la especie demuestra su potencial fotosintético en sus primeros estadios, validando su condición de heliófita de rápido crecimiento, aprovechando el PAR disponible, fijando CO_2 y finalmente convirtiéndolo en

biomasa. Las características antes mencionadas corresponden a especies que se podrían catalogar como invasoras exitosas de ambientes tropicales, las cuales registran altas tasas de crecimiento y de fotosíntesis en comparación con las especies nativas (Pimienta *et al.* 2012). El punto de saturación luminoso de 366,04 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ indica que los mini-túneles de enraizamiento deberían estar expuestos a mayores valores de radiación incidente, para que los genotipos aprovechen más esa variable ambiental traduciéndola en producción de biomasa (López *et al.* 2001). Este planteamiento se debe investigar en futuros estudios, que determinen en cuáles tejidos de la planta se presenta la mayor acumulación de biomasa por concepto de fotosíntesis con el transcurso de los años (López *et al.* 2007, Araque *et al.* 2009), ya que las plantas pueden manifestar prioridades a la hora de formar tejidos nuevos o recuperar daños en estructuras (Retuerto *et al.* 2003), o cambiar la fracción de biomasa invertida en hojas, tronco y raíces (Evans y Poorter 2001). Por otra parte los mismos autores apuntan que las estructuras reproductivas actúan como importantes sumideros de fotoasimilados, por lo que se debe dar la atención a la teoría de fuente – sumidero para explicar dónde la planta dirige los fotoasimilados.

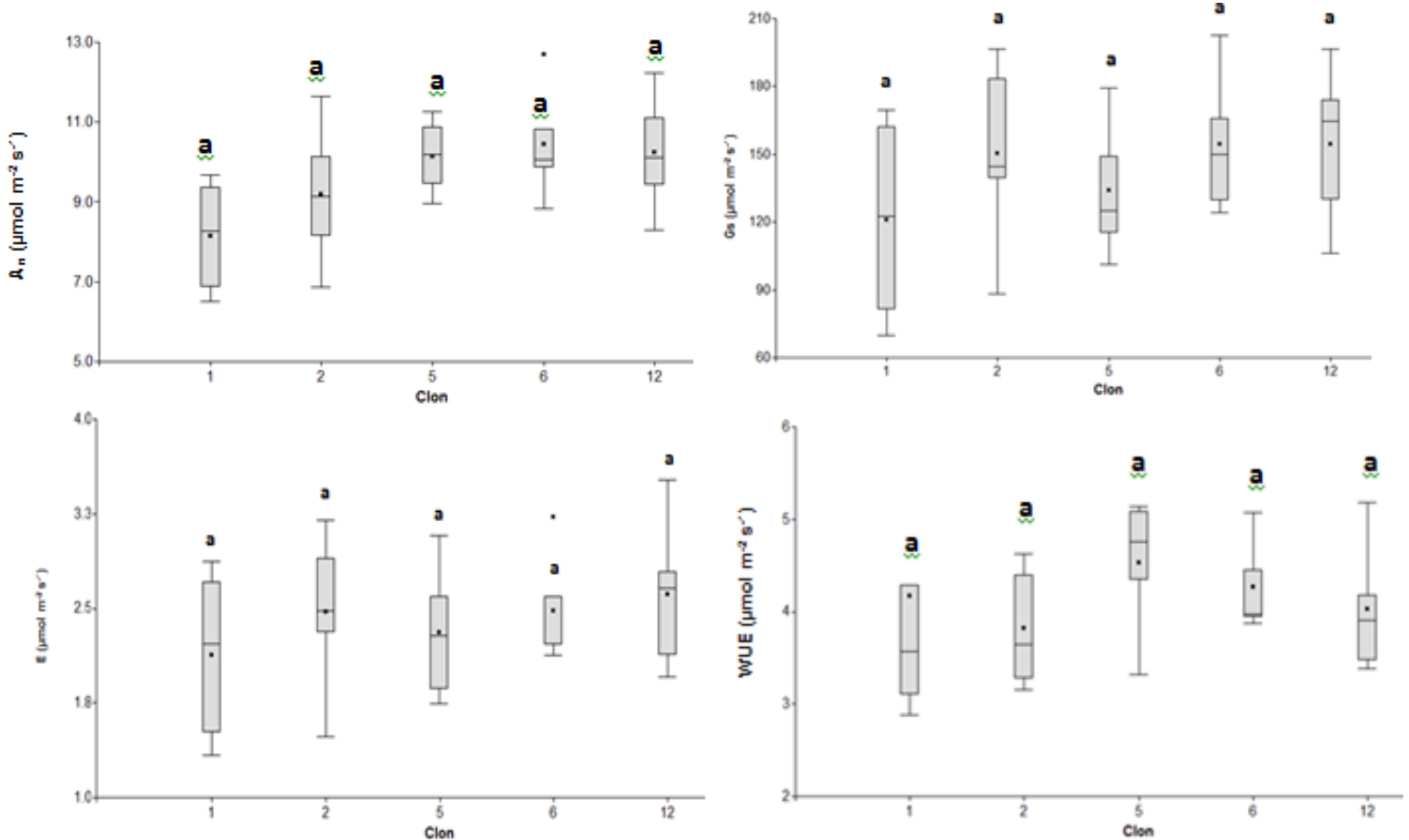
Los valores de rendimiento cuántico (ϕ) registrados para los genotipos evaluados, en condiciones de mini-estaquilla enraizada, variaron entre 0,030 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y 0,041 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, registrando un valor promedio para la especie de 0,036 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Inicialmente podría indicar una pobre eficiencia del sistema fotosintético, sin embargo con ese valor de pendiente inicial de la curva de luz la especie logra alcanzar valores importantes de A_{max} para tan corta edad, lo que a su vez indica una capacidad muy importante para utilizar valores de PAR bajos y con ellos activar su sistema fotosintético, convirtiéndose en una ventaja competitiva-adaptativa. Por su parte, Flores (2012) registró valores de rendimiento cuántico entre 0,016 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y 0,036 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, ligeramente inferiores a los obtenidos en la presente investigación debido a que el material vegetal evaluado por Flores (2012) se encontraba totalmente aclimatado a condiciones de luminosidad bajas. En pino se ha encontrado que, genotipos con un alto rendimiento cuántico tienden

a tener un bajo promedio de crecimiento en diámetro y volumen (Aspinwall *et al.* 2001).

Intercambio Gaseoso

El cierre estomático a niveles moderados de estrés hídrico, el ajuste osmótico y la alta eficiencia en el uso del agua, entre otros, son parámetros fisiológicos sobre los que se debe de orientar la selección clonal (Corcuera *et al.* 2005). Al respecto se presentan los resultados obtenidos para los parámetros fotosíntesis neta, conductancia estomática, transpiración y eficiencia en el uso del agua en función del proceso de intercambio gaseoso para cinco clones de *Gmelina arborea* en condiciones de mini-estaquilla enraizada en vivero (Figura 7).

Las evaluaciones se realizaron utilizando un PAR promedio de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 4,34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y una concentración de CO_2 promedio de $366 \text{ ppm} \pm 7,05 \text{ ppm}$.



Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($\alpha=0,05$)

Figura 7. Fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE) para mini-estaquillas enraizadas cinco clones de *Gmelina arborea* en condiciones de vivero.

Se presentó una variación importante en los datos para cada uno de los cuatro parámetros fisiológicos evaluados, sin embargo, no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los clones investigados ($\alpha= 0,05$).

Se observan dos claras tendencias orientadas a una menor y mayor variación en las variables fisiológicas. El clon 6 presentó rangos menos amplios en todos los caracteres, denotando mayor exactitud y estabilidad en los resultados. Lo anterior podría asociarse con el hecho de ser el clon que presentó el mejor desenvolvimiento fotosintético, o que sea un genotipo más estable ante cambios ambientales. Los genotipos 1 y 2 registraron la mayor variabilidad en todos los parámetros evaluados. Lo cual ofrece mayores alternativas en una eventual estrategia de adaptabilidad (Araque *et al.* 2009). De igual manera Araque *et al.* (2009) no encontraron diferencias estadísticamente significativas sobre los valores

obtenidos de A_n , G_s ni E en una evaluación temprana para cuatro especies forestales tropicales.

Los valores de cada uno de los caracteres fisiológicos para los cinco clones de *Gmelina arborea* son presentados en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Resultados de los caracteres evaluados en función del intercambio gaseoso para cinco clones de melina en condición de miniestaquilla enraizada.

| CLON | FOTOSINTESIS NETA (A_n) | | CONDUCTANCIA ESTOMATICA (G_s) | | TRANSPIRACION (E) | | USO EFICIENTE DEL AGUA (WUE) | |
|-----------------|--------------------------------------|---------------|-----------------------------------|---------------|--------------------------------------|---------------|--------------------------------------|--------------|
| | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | mol/mol | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | |
| 6 | 10,45 | a 8% | 154,40 | a 8% | 2,48 | a 3% | 4,26 | a 2% |
| 12 | 10,24 | a 6% | 154,37 | a 8% | 2,61 | a 9% | 4,02 | a -3% |
| 5 | 10,15 | a 5% | 134,03 | a -6% | 2,31 | a -4% | 4,53 | a 9% |
| 2 | 9,19 | a -5% | 150,40 | a 5% | 2,47 | a 3% | 3,82 | a -8% |
| 1 | 8,14 | a -16% | 120,97 | a -15% | 2,13 | a -11% | 4,17 | a 0% |
| PROMEDIO | 9,63 | | 142,83 | | 2,40 | | 4,16 | |

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Los valores en porcentaje representan su diferencia con respecto a la media poblacional del parámetro

En la presente investigación la fotosíntesis neta (A_n) varió desde 8,14 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta 10,45 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre los cinco clones investigados. Estos valores de tasa fotosintética pueden considerarse muy buenos si se toma en cuenta su corta edad y las condiciones de baja densidad fotónica a la que estaban sometidos (100 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El clon 6, al igual que en los datos arrojados por las curvas de luz, presentó la tasa de fotosíntesis más alta, ubicándose un 8% por encima del promedio para dicho parámetro; por su parte la fotosíntesis neta del clon 1 fue un 16% menor que el promedio general de los cinco clones. Lo que implica que el clon 6 estaría produciendo más biomasa que los demás clones durante su estadía en el vivero, por lo que podría estar listo para ir a campo más rápidamente o estar mejor preparado para su establecimiento. Desde luego que para poder corroborar éste planteamiento es necesario realizar evaluaciones adicionales mediante los respectivos ensayos de investigación (Araque *et al.* 2009).

El punto de saturación lumínica determinado para la especie en la condición de mini-estaquilla enraizada en el vivero fue de $366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Sin embargo, las evaluaciones de intercambio gaseoso fueron realizadas a un PAR constante de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, es decir a un nivel mucho mayor a su punto de saturación, por lo que se deberían hacer determinaciones del intercambio gaseoso en estos estadíos a niveles de PAR más cercanos a su LSP. Ya que antes de ese momento aún se presenta incremento de la fijación de CO_2 por cada unidad de PAR que reciben las hojas, con lo que se tendrían un valor aún más real.

La conductancia estomática (G_s) es una variable que indirectamente revela el nivel de apertura de los estomas (López *et al.* 2007), como mecanismo esencial para reducir las pérdidas de agua por transpiración (Corcuera *et al.* 2005), y puede verse afectada tanto por factores meramente estomáticos como no estomáticos (González *et al.* 2009), como la concentración de CO_2 y algunas señales químicas reportados para *Gmelina arborea* (Farquhar y Sharkey 1982, citado por Rojas *et al.* 2012). No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los clones evaluados ($\alpha= 0,05$). Sin embargo, se presentó alta variabilidad entre los clones, obteniendo valores promedio desde 120,97 hasta 154,40 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. De nuevo de manera consistente, el clon 6 fue el que registró el valor más alto y el clon 1 el más bajo, ubicándose 8% por encima y 15% por debajo del promedio general, respectivamente. Este intervalo amplio se explica posiblemente por la poca uniformidad del potencial hídrico de las hojas que permitía el cierre y abertura de estomas atribuible a las condiciones ambientales. López *et al.* (2007) indican que la respuesta estomática es atribuible al comportamiento fisiológico de las plantas, por lo que la alta heterogeneidad del cierre estomático conllevaría probablemente a la ineficiencia funcional de la hoja, factor a tomar en cuenta con la productividad vegetal (Sánchez y Aguirreolea 2000, citado por Flores 2012). Por su parte, Araque *et al.* (2009), indica que diferencias en G_s podrían estar atribuidas a la anatomía de las hojas por genotipo. Flores (2012) reportó valores de G_s para cinco clones de *Gmelina arborea* cuyos promedios variaron entre 120 - 135 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el valor mínimo reportado por el mismo autor es muy similar al encontrado en el presente estudio, sin embargo el valor promedio registrado en éste estudio

es 12% más alto al reportado por Flores (2012). Los valores G_{smax} obtenido en el presente estudio para cinco clones de *Gmelina arborea* reflejan la alta capacidad del aparato fotosintético de dichos genotipos. Fernández *et al.* (2010) evaluaron cuatro especies de eucalipto en vivero y determinaron que el estado hídrico de la planta no suponía ser el principal factor limitante de G_s y E, variables como la temperatura, la radiación luminosa o el déficit de saturación de humedad del aire serían las que más afectaron ambos procesos fisiológicos (Fernández *et al.* 2010, Pimienta *et al.* 2012).

La transpiración (E) está directamente influenciada por las condiciones ambientales como temperatura, el déficit de presión de vapor y nivel de radiación fotosintéticamente activa (Marrichi 2009). Los genotipos evaluados no presentaron diferencias estadísticamente significativas ($\alpha= 0,05$) entre ellos. El clon 6 presentó muy poca variación (Figura 7), lo que indica que posee un proceso regulatorio al respecto muy bien definido. El valor promedio del clon 6 fue solamente 3% mayor al promedio general de los clones (Cuadro 2), lo que ratifica como una buena alternativa para condiciones limitantes, especialmente hídricas. Los clones 1, 2, 5 y 12 presentaron alta variación en sus mediciones, siendo el clon 2 el que tuvo el intervalo más amplio desde 1,7 hasta 3,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El clon 1 presentó el valor promedio más desventajoso con un 11% más de transpiración con respecto al promedio general, lo que implicaría medidas diferenciadas para su tratamiento en vivero, pendientes de definir en posteriores investigaciones. El promedio general para el presente estudio fue de 2,40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, que se puede considerar como un valor bajo en comparación con el valor de 3,50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en promedio reportado por Flores (2012) atribuido a elevadas y constantes temperaturas del sitio (29-39 °C), así como que el estudio se realizó en plena época seca. Por su parte las bajas transpiraciones obtenidas en promedio para los cinco genotipos evaluados en el presente estudio se convierten en una ventaja competitiva – adaptativa, para reducir el rápido agotamiento de agua en el suelo mediante el cierre estomático (Larcher 2000, Tatagiba *et al.* 2007).

La eficiencia en el uso del agua (WUE) es uno de los principales mecanismos de adaptación (Corcuera *et al.* 2005), es una característica propia de cada especie y depende en gran medida de las condiciones ambientales (Medrano 2007); en última instancia está determinada por el comportamiento estomático (Combalicer *et al.* 2005). Una alta WUE se convierte en una ventaja competitiva y adaptativa donde la disponibilidad hídrica es escasa (Enmerich 2007, Rodrigues 2009). No se encontraron diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) para dicho parámetro entre los cinco clones evaluados. El clon 5 presentó en promedio el valor más alto para éste parámetro, seguido por el clon 6, gracias a su valor bajo de transpiración, dado que la WUE es estimada a partir de la relación de A_n/E . El clon 2 registró el valor más bajo de todos con un 8% menos de WUE que el promedio general ($5 = 4,53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} > 6 = 4,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} > 1 = 4,17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} > 12 = 4,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} > 2 = 3,82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La diferencia entre el clon 5 y el 2 es de 18,5% más WUE. Aunque no se trate de diferencias estadísticamente significativas entre clones, debe ser tomado en cuenta en el protocolo de reproducción vegetativa del INISEFOR-UNA. Para cinco genotipos de melina en vivero Flores (2012) reportó valores de WUE entre 3,03 y 4,92 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, valores muy cercanos a los encontrados en la presente investigación, a pesar que el material evaluado por Flores (2012) ya se encontraba totalmente aclimatado y era de mayor edad. Cabe destacar que los valores de densidad fotónica para la condición de túnel de enraizamiento del presente estudio fueron muy bajos y el mayor aumento de WUE está asociado con plantas sometidas a altas intensidad de luz (Combalicer *et al.* 2005), por lo que deben estudiarse éstos mismos genotipos a mayores intensidades lumínicas, en la etapa de aclimatación.

En resumen, aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los clones investigados, debe tomarse en cuenta que el clon 6 obtuvo los valores fisiológicos más deseables para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y conductancia estomática (G_s), además se ubicó de segundo lugar en lo que se refiere a transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE). Dado que el potencial fisiológico no necesariamente tiene relación directa con la producción para todas las especies y en todas las edades, son necesarios posteriores

estudios para validar su potencial fotosintético en relación con su crecimiento y/o producción de biomasa en los distintos tejidos (López *et al.* 2007). Ya que las plantas pueden manifestar prioridades a la hora de formar tejidos nuevos o recuperar daños en estructuras (Retuerto *et al.* 2003), o cambiar la fracción de biomasa invertida en hojas, tronco y raíces (Evans y Poorter 2001). Por otro lado claramente el clon 1 registró los valores más bajos en todos los parámetros excepto WUE, donde su promedio fue igual que el promedio general del material evaluado.

Conclusiones y recomendaciones

- La pendiente pronunciada registrada en las curvas de luz para los cinco genotipos, es típica de especies aclimatadas a ambientes con poca densidad de flujo fotónico fotosintético incidente.
- No se registraron diferencias estadísticas significativas entre los genotipos evaluados para ninguno de los parámetros obtenidos de las curvas de luz (convexidad de la curva, rendimiento cuántico aparente, tasa fotosintética máxima y punto de saturación lumínica).
- Para los genotipos evaluados se registró un rango de 0,030 a 0,041 con promedio de 0,036 para el rendimiento cuántico aparente. El clon seis registró el valor más alto, 36,6% mayor con respecto al más bajo (clon 5). La tasa fotosintética máxima a saturación de luz (A_{nmax}) varió entre $6,99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $8,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con promedio de $7,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El punto de saturación lumínica (LSP) varió entre $336,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $394 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un promedio para la especie de $366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- El punto de saturación luminoso promedio para la especie ($366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) indica que los mini-túneles de enraizamiento deberían estar expuestos a mayores valores de radiación incidente, con lo que se podría obtener mayor producción de biomasa. Más específicamente, los clones 12 y 6 podrían ser sometidos a mayores densidades de flujo fotónico incidente en el mini-túnel de enraizamiento.
- Aunque no se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los clones, el genotipo 6 registró los valores más altos en todos los parámetros

evaluados, excepto en el punto de saturación de luz donde tiene el segundo mejor valor. El mismo registró un 20% menos respiración, 15% mayor rendimiento cuántico, 12% mayor fotosíntesis máxima y 4% mayor punto saturación lumínica con respecto al promedio general para los cinco clones en estudio.

- El clon 6 se identifica como el de mayor capacidad fotosintética de los genotipos evaluados. Por el contrario el clon 5 registró los valores más bajos de toda la colección evaluada.

- En cuanto a los parámetros obtenidos de la evaluación del intercambio gaseoso, no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos evaluados para las variables fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

- Para la fotosíntesis neta (A_n) se registró una variación desde 8,14 hasta 10,45 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre los clones, con un promedio para la especie en condiciones de vivero de 9,63 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La conductancia estomática (G_s) registró una variabilidad desde 120,97 hasta 154,40 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un promedio de 142,83 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La transpiración registró el ámbito más amplio desde 1,7 hasta 3,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con 2,40 como promedio para la especie. Finalmente se registró una alta eficiencia en el uso de agua (WUE), lo que es una ventaja competitiva – adaptativa, con valores desde 3,82 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta 4,53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con un promedio de 4,16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

- El clon 6 obtuvo los mejores valores fisiológicos, o de mayor eficiencia, para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y conductancia estomática (G_s), además se ubicó de segundo lugar en lo que se refiere a transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE). Repitió por tanto el patrón presentado en el análisis de los parámetros de las curvas de luz. Por el contrario, el clon 1 registró los valores más bajos para todos los parámetros excepto WUE , donde su promedio fue igual que el promedio general.

- Posteriores estudios deben validar la capacidad fotosintética del clon 6 y cómo esa eficiencia se traduce en mayores aumentos en su biomasa (López *et al.* 2001), así como la distribución de la misma en los distintos tejidos.

Bibliografía

- Abrahams, I; Vassart, N. 2011. Variaciones en la temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa en la clonación por esquejes de Melina en cinco ambientes diferentes de vivero en Puerto Jiménez de Golfito. Proyecto graduación bachillerato. Ing. Forestal. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional. 43 p.
- Adebisi, M; Adekunle, M; Odebiyi, O. 2011. Effects of fruit maturity and pre-sowing water treatment on germinative performance of *Gmelina arborea* seeds. *Journal of Tropical Forest Science* 23(4): 371-378.
- Adams, W; Aitken, S; Joyce, D; Howe, G; Vargas, J. 2001. Evaluating efficacy of early testing for stem growth in coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*. 50(3-4): 167-175.
- Araque, O; Jaimez, R; Azócar, C; Espinoza, W; Tezara, W. 2009. Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento juvenil de cuatro especies forestales. *Interciencia*. 34(10): 725-729.
- Aspinwall, M; King, J; Domec, J; McKeand, S. 2011. Leaf-level gas-exchange uniformity and photosynthetic capacity among loblolly pine (*Pinus taeda* L.) genotypes of contrasting inherent genetic variation. *Tree Physiology*. 31: 78-91.
- Balcorta, H; Vargas, J. 2004. Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn., Roxb.) de tres años de edad. *Revista Chapingo*. 10(1): 13-19.
- Blake, T; Bevilacqua, E. 1990. Early selection of Fast-growing eucalyptus clones and species. *IPEF International*. 26-34.
- Cetina, V; Ortega, M; González, V; Vargas, J; Colinas, M; Villegas, A. 2001. Fotosíntesis y contenido de carbohidratos de *Pinus greggii* Engelm. en respuesta a la poda y régimen de riego en invernadero. *Agrociencia*. 35(6): 599-607.

- Combalicer, M; Lee, D.K.; Woo, S.Y.; Lee, Y.K.; Jang, Y.H. 2005. Early growth and physiological characteristics of planted seedlings in La Mesa Dam Watershed, Philippines. *The Philippines Agricultural Scientist* 88(3): 305-316.
- Coopman, R; Reyes, M; Briceño, V; Corcuera, L; Cabrera, H; Bravo, L. 2008. Changes during early development in photosynthetic light acclimation capacity explain the shade to sun transition in *Nothofagus nitida*. *Tree Physiology* 28: 1561-1571.
- Corcuera, L; Maestro, C; Notivol, E. 2005. La ecofisiología como herramienta para la selección de clones más adaptados y productivos en el marco de una selvicultura clonal con chopos. *Invest. Agrar: Sistema Recursos Forestales*. 14:(3) 394-407.
- DaMatta, F. 2007. Ecophysiology of tropical tree crops: an introduction. *Braz. J. Plant Physiol.* 19(4): 239-244.
- El-Sharkawy, M. 2006. Utilidad de la investigación básica en fisiología de la planta cultivo en relación con el mejoramiento de cultivos: una revisión y una cuenta personal. *Braz. J. Plant Physiol.* 18: 419-446.
- Enmerich, W. 2007. Ecosystem water use efficiency in a semiarid shrubland and grassland community. *Rangeland Ecology & Management* 60(5): 464-470.
- Evans, J; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24: 755-767.
- Fernández, M; Tapias, R; Alesso, P. 2010. Adaptación a la sequía y necesidades hídricas de *Eucalyptus globulus* Labill. En Huelva. *Bol. Inf. CIDEU*. 8(9): 31-41.
- Flood, P; Harbinson, J; Aarts, M. 2011. Natural genetic variation in plant Photosynthesis. *Trends in Plant Science* 16(6): 327-335.

- Flores, G. 2012. Comportamiento fisiológico, crecimiento juvenil y potencial de selección temprana en una colección clonal de *Gmelina arborea* Roxb. en la empresa 3F, Córdoba, Colombia. Tesis Lic. Ing. Forestal. Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 92 p.
- González, A; Villalobos, V; Pereyra, G; Rengifo, E; Marín, O; Tezara, W. 2009. Comparación ecofisiológica de tres especies del género *Lantana* L. (Verbenaceae). Acta Bot. Venez. 32(2): 417-432.
- Herbohn, J; Gregorio, N; Vanclay, J. 2009. Initial gas exchange results from field trials. In ACIAR Smallholder Forestry Project: Improving financial returns to smallholder tree farmers in the Philippines, end-of-project workshop (1, 2009, Ormoc). Eds. Harrison, S; Bosch, A; Herbohn, J; Mangaoang, E. Ormoc, PH. 83-91 p.
- Herralde, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de Almendro. Tesis Dr. Barcelona, España, Universidad de Barcelona. 140 p.
- Indira, E. 2006. Provenance variations in *Gmelina arborea* with particular reference to tree form. Journal of Tropical Forest Science. 18(1): 36-50.
- Holdrige, L. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- Kappelle, M; Castro, M; Acevedo, L; Monge, H. 2002. Ecosistemas del Area de Conservación Osa (ACOSA). INBio. Heredia, Costa Rica. 496 p.
- Kelly, J. 2006. Growth and photosynthetic responses of Australian subtropical rainforest species to variable light environments: implications for restoration and mixed-species plantations. Thesis Master.Sc. Florida, US, University of Florida. 68 p.
- Kumar, A. 2007. Growth performance and variability in different clones of *Gmelina arborea* (Roxb.). Silvae Genetica. 56: 32-36.

- Larcher, W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems*. 134: 279-295.
- Leverenz, J. 1988. The effects of illumination sequence, CO₂ concentration, temperature and acclimation on the convexity of the light response curve. *Physiol. Plant*. 74: 332-341.
- Lewis, J; Lucash, M; Olszyk, D; Tingey, D. 2002. Stomatal responses of Douglas-fir seedlings to elevated carbon dioxide and temperature during the third and fourth years of exposure. *Plant, Cell and Environment* 25: 1411-1421.
- Lieth, J; Pasian, C. 1990. A model for net photosynthesis of roses leaves as function of photosynthetically active radiation, leaf temperature, and leaf age. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 115(3): 486-491.
- López, M; Peña, C; Aguirre, J; Trejo, C; López, A. 2007. Estudio comparativo de intercambio gaseoso y parámetros fotosintéticos en dos tipos de hojas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *Revista UDO Agrícola* 7(1): 49-57.
- Marrichi, A.H.C.; 2009. Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor. Dissertação de mestrado. *Piracicaba, Brasil*, Universidad de São Paulo. 104 p.
- Marshall, B; Biscoe, P. 1980. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*. 31(1): 29-39.
- Medrano, H; Bota, J; Cifre, J; Flexas, J; Ribas-Carbó, M; Gulías, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas* 43: 63-84.
- Murillo, O.; Guevara, V. 2013. Capítulo IV, Estado y manejo sostenible de los recursos genéticos forestales, pp 66-75. En: Estado de los recursos

- genéticos forestales de Costa Rica. MINAET/FAO/CONAGEBIO, San José, Costa Rica. 159 pp.
- Ogren, E. 1993. Convexity of the Photosynthetic Light-Response Curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiol.* 101: 1013-1019.
- Pallardy, S. 2008. *Physiology of woody plants*. 3ª ed. Missouri, US, Elsevier. 469 p.
- Pastrana, I. 2011. Potencial genético de *Acacia mangium*. Tesis M.Sc. Córdoba, CO, Universidad de Córdoba. Facultad de Ciencias Agrícolas. 100 p.
- Pimienta, E; Robles, C; Martínez, C. 2012. Ecophysiological responses of native and exotic young trees to drought and rainfall. *Rev. Fitotec. Mex.* 35(5): 15-20.
- Retuerto, R; Rodríguez, S; Fernández, B; Obeso, J. 2003. Respuestas compensatorias de plantas a situaciones de estrés. *Ecosistemas*. 1: 7 p.
- Rojas, A; Moreno, L; Melgarejo, L; Rodriguez, M. 2012. Physiological response of gmelina (*Gmelina arborea* Roxb.) to hydric conditions of the colombian Caribbean. *Agronomía Colombiana* 30(1): 52-58.
- Rodrigues, J. 2009. Ecofisiologia de *Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth em um gradiente vegetacional na Amazônia Central. Dissertação de mestrado. *Manaus, Brasil*, Botânica - INPA. 99 p.
- Sojka, R; Oosterhuis, D; Scott, H. 2005. Root oxygen deprivation and the reduction of leaf stomatal aperture and gas exchange. In: *Handbook of Photosynthesis* (second ed.). Taylor & Francis Group. Florida, USA. 299-314 pp.
- Tatagiba, S; Pezzopane, J; Reis, E; Dardengo, M; Effgen, T. 2007. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época e chuvosa. *Cerne* 13(2): 149-159.

- Thornley, J. 1976. Mathematical models in plant physiology. Academic Press Inc. UK. 318 p.
- Triono S. 2004. Potensi Penyerapan Karbondioksida pada Tanaman Akasia (*Acacia crassicarpa*) dan Gmelina (*Gmelina arborea* Linn.) Berdasarkan Model Pertumbuhan Logistik dan Kurva Respon Cahaya. Institut Pertanian Bogor. Indonesia. 74 pp.
- Vallejos, J.; Badilla, Y.; Picado, F.; Murillo, O. 2010. Metodología para la selección e incorporación de árboles plus en programas de mejoramiento genético forestal. *Revista Agronomía Costarricense* 34(1): 105-119.
- Vellini, A; Paula, N; Alves, P; Pavani, L; Bonine, C; Scarpinati, E; Paula, R. 2008. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. *Revista Árvore*. 32(4): 651-663.
- Villegas, J. 2012. Niveles óptimos de concentración de regulador de crecimiento en el enraizamiento de esquejes y preparación foliar previa a la cosecha de clones de Melina (*Gmelina arborea* Roxb.) en el vivero forestal del INISEFOR, La Palma de Puerto Jiménez, Golfito. Bach. Ing. Forestal. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional. 47 p.
- Wee, A; Li, C; Dvorak, W. 2012. Genetic diversity in natural populations of *Gmelina arborea*: implications for breeding and conservation. *New Forests*. 43: 411-428.
- Zufferey, V; Murisier, F; Schultz, R. 2000. A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis*. 39(1): 19-26.

Comportamiento fotosintético de genotipos de *Gmelina arborea* Roxb. en plantación a los 15 meses de edad en Puerto Jiménez, zona sur de Costa Rica

Palabras clave: *Gmelina arborea*, capacidad fotosintética, plantación 15 meses

Resumen

Gmelina arborea Roxb. es una especie de gran importancia como opción para garantizar el abastecimiento de materia prima para la industria forestal (Kumar 2007, Adebisi *et al.* 2011, Wee *et al.* 2012). Su importancia radica en el rápido crecimiento inicial y la fácil adaptación a diversidad de condiciones de sitio (Adebisi *et al.* 2011). No obstante, la fase de establecimiento de los árboles a campo abierto es un período crítico, donde se ejecutan estrategias de adaptación a las condiciones edafoclimáticas del sitio. En ese primer estadio ocurren cambios tanto en las características morfológicas como en las fisiológicas los cuales influyen directamente en las tasas de crecimiento.

El estudio de caracteres fisiológicos debe ser considerado prioritario por su contenido genético y su relación con la productividad en plantaciones forestales. Las bases fisiológicas para el aumento de la productividad en genotipos superiores siguen siendo poco conocidas (Dickman 1991, Aspinwall *et al.* 2011). La fotosíntesis el proceso más relevante asociado al crecimiento, su relación con el mismo no es sencillo y ha sido objeto de debate durante muchos años (Flood *et al.* 2011). Se considera la tasa fotosintética un importante criterio con potencial de selección temprana (Lapido *et al.* 1984).

El objetivo de la presente investigación fue determinar la capacidad fotosintética de cinco genotipos de *Gmelina arborea* Roxb. en una plantación a los 15 meses de edad, con la finalidad de aportar al proceso de selección de genotipos que permitan, no sólo hacer un uso más eficiente de la tierra, sino también disminuir la contaminación ambiental debido a una mayor absorción de CO₂ atmosférico a través del proceso fotosintético.

El estudio se llevó a cabo en un ensayo clonal de *Gmelina arborea* del INISEFOR-UNA, ubicado en la localidad de Monterrey, distrito Puerto Jiménez, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, zona sur de Costa Rica. Coordenadas geográficas N 8.57701° y W 83.39655°. El área de estudio presenta una precipitación media anual de 3500-4000 mm, temperatura media anual de 24 a 28 °C (Kappelle *et al.* 2002) y una altitud de 20 msnm. La región está clasificada como Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdrige 1967).

El ensayo clonal fue establecido mediante un diseño de bloques completos al azar. Se evaluaron un individuo de los clones 1, 2, 5, 6 y 12 en cada uno de los bloques del 1 al 5, para un total de 25 árboles evaluados. Evaluando tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso. Para la evaluación de ambos procesos se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems), en días claros y despejados. El promedio de CO₂ a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue 364,30 ppm ± 16,05 ppm y con temperatura del aire de 30°C dentro de la cubeta. Las mediciones se realizaron en hojas completamente desarrolladas, expandidas e iluminadas, ubicadas en el estrato superior de la copa.

Para las curvas de respuesta de luz se evaluaron 17 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800, 2000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La evaluación del intercambio gaseoso se realizó a un PAR de 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 4,57 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

El análisis estadístico se realizó mediante el software InfoStat (2012). Se realizó un análisis de varianza, además de una comparación de medias mediante la prueba Tuckey ($p < 0,05$).

No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos investigados para ninguno de los parámetros obtenidos de las curvas de respuesta a la luz. El rendimiento cuántico aparente de los clones registró valores en un rango de 0,030 a 0,042, con un promedio general de 0,0362. La tasa fotosintética máxima a saturación de luz (A_{nmax}) varió entre 22,36 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 30,08 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con un promedio de 25,23 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El punto de saturación lumínica (LSP) promedio registrado fue de 1499,95 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, variando entre 1158,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 2110,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

El clon 5 registró los valores más deseables en los parámetros A_{nmax} y LSP (19% y 41% por encima del promedio general respectivamente). El clon 6 registró excelentes valores en respiración, rendimiento cuántico y fotosíntesis máxima, aunque su LSP es de los más bajos. Se identifica el clon 5 como el de mayor capacidad fotosintética de los cinco evaluados en campo a los 15 meses de edad.

Por otra parte, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre clones para ninguno de los parámetros obtenidos de la evaluación del proceso de intercambio gaseoso. La fotosíntesis neta (A_n) varió desde 19,47 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 22,62 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con un promedio de 20,87 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La conductancia estomática (G_s) varió desde 185,53 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 289,53 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El promedio para la transpiración de los genotipos investigados fue de 4,38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La eficiencia en el uso del agua entre los cinco genotipos evaluados registró un promedio de 5,03 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, variando en un ámbito de 5,76 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hasta 4,31 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

El clon 2 registró los valores más deseables para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y uso eficiente del agua (WUE), además presentó el segundo mejor valor en lo que se refiere a transpiración (E) y conductancia estomática (G_s). Por lo que se convierte en el clon que presenta la capacidad fotosintética más eficiente, en condición de plantación a los 15 meses de edad, del conjunto clonal evaluado. El clon 1 podría ser recomendado para sitios propensos a limitaciones por escasez de agua, debido a sus excelentes valores de transpiración y WUE.

Introducción

Las especies forestales tropicales como reguladoras del incremento de CO₂ atmosférico y suplidoras de madera han visto un incremento en su utilización mediante plantaciones forestales frente a la destrucción y degradación de bosques (Finkeldey y Hattemer 2007, Flores 2012). América Latina y el Caribe está emergiendo como líder en plantaciones forestales: posee más de 12 millones de hectáreas plantadas para usos industriales, con proyecciones de alcanzar 17 millones de hectáreas en el 2020 (Flores 2011).

No obstante, en América Latina, una cantidad muy importante, pero no documentada, de las plantaciones forestales no han obtenido la productividad esperada. Las principales causas están asociadas con una inapropiada selección de sitio, uso de un pobre material de siembra y la falta de programas silviculturales que integren información científica apropiada de disciplinas indispensables como genética y fisiología forestal (Kanninen y Pérez 2005). De igual manera la fase de establecimiento de los árboles a campo abierto es un período crítico, durante ese lapso los árboles ejecutan estrategias de adaptación a las condiciones edafoclimáticas del sitio. En ese primer estadio ocurren cambios tanto en las características morfológicas como en las fisiológicas los cuales influyen directamente en las tasas de crecimiento (Cornelissen *et al.* 1996, citado por Araque *et al.* 2009). De ahí la importancia de conocer al máximo detalle los genotipos utilizados en sistemas de producción agroforestal.

El estudio de caracteres fisiológicos debe ser considerado prioritario por su contenido genético y su relación con la productividad en plantaciones forestales. Las bases fisiológicas para el aumento de la productividad en genotipos superiores siguen siendo poco conocidas (Dickman 1991, Martin *et al.* 2005, Huang *et al.* 2006, Aspinwall *et al.* 2011). Los procesos fisiológicos intervienen directamente en el crecimiento del árbol y, por consecuencia, la productividad de una plantación. La fotosíntesis el proceso más relevante asociado al crecimiento, su relación con el crecimiento de la planta no es sencilla y ha sido objeto de debate durante muchos años (Flood *et al.* 2011). Estudios de fotosíntesis en

especies forestales han demostrado que proporciona información útil sobre el crecimiento (Orlovic *et al.* 2006, Han 2011), han llegado a considerar a la tasa fotosintética, junto con otros parámetros de intercambio gaseoso, un importante criterio potencial de selección temprana (Lapido *et al.* 1984, Kundu y Tigerstedt 1998, citados por Flores 2012) y para determinar la habilidad de aclimatización de las plantas (Huang *et al.* 2006).

Otros parámetros investigados han sido la transpiración, conductancia estomática y contenido de clorofila. La conductancia es un parámetro asociado al nivel de apertura de los estomas (López *et al.* 2007) y regula hasta cierto punto el proceso fotosintético. Está también relacionada con la transpiración, que es la pérdida eventual de vapor de agua hacia la atmósfera circundante, que al ser excesiva origina reducciones importantes en la productividad (Azcón *et al.* 2000). El contenido de clorofila ha sido objeto de diversos estudios que pretenden relacionarla con la fotosíntesis neta, encontrándose algunas opiniones encontradas (Buttery y Buzzel 1977, citado por Flores 2012), apuntándose que el contenido de clorofila en *Gmelina arborea* depende también de la edad (Rojas *et al.* 2012).

Las investigaciones en fisiología forestal deben generar información práctica que se acople a los programas de mejoramiento genético, ayudando en aumentar el crecimiento de las plantas, principalmente mediante la selección de genotipos más eficientes en términos de procesos fisiológicos en un determinado ambiente (Pallardy 2008, Pimienta *et al.* 2012). Sin embargo, actualmente, las investigaciones se han realizado con plantas en condiciones ambientales controladas sin la calibración adecuada en campo, lo que puede conducir a una pérdida de tiempo y recursos, ya que en la mayoría de los casos los resultados no pueden extrapolarse, para describir lo que puede ocurrir en ambientes naturales (El-Sharkawy 2006).

A pesar de la utilidad de la fisiología en la producción forestal, la mayoría de estudios de intercambio gaseoso en especies tropicales (Montgomery 2004, Gamboa *et al.* 2005, Silvestrini *et al.* 2007, Pasquini y Santiago 2012) se han

enfocado principalmente en la descripción de especies y genotipos ante distintos factores ambientales, para entender su comportamiento en hábitats boscosos. Encontrando muy poca información fisiológica sobre genotipos superiores destinados a plantaciones, como en el caso de los nuevos materiales mejorados existentes de *Gmelina arborea* así como de otras especies (Araque *et al.* 2009, López *et al.* 2001). Las únicas investigaciones registradas para ésta especie en Latinoamérica han sido las realizadas por Flores (2012) y Rojas *et al.* (2012) ambas en Colombia. El crecimiento temprano y las características fisiológicas deben ser investigados para predecir el desarrollo en campo de materiales genéticos.

Gmelina arborea Roxb. es un importante árbol maderable de la familia Lamiaceae (de Kok 2012). Se ha convertido en una especie de gran importancia en muchas áreas tropicales de todo el mundo, como opción para garantizar el abastecimiento de materia prima para la industria forestal (Balcorta y Vargas 2004, Kumar 2007, Adebisi *et al.* 2011, Wee *et al.* 2012). Su importancia radica en el rápido crecimiento inicial (Adebisi *et al.* 2011), la fácil adaptación a diversidad de condiciones de sitio, la variedad de usos para su madera (Indira 2006) y ofrecer a productores y/o inversionistas un rápido retorno de su inversión (Wee *et al.* 2012).

El objetivo de la presente investigación fue determinar la capacidad fotosintética de cinco genotipos de *Gmelina arborea* Roxb. en una plantación a los 15 meses de edad, con la finalidad de aportar al proceso de selección de genotipos que se adapten a diversas condiciones adversas sin afectar su tasa de crecimiento y producción de biomasa. Genotipos que permitan, no sólo hacer un uso más eficiente de la tierra, sino también disminuir la contaminación ambiental debido a una mayor absorción de CO₂ atmosférico a través del proceso fotosintético.

Materiales y métodos

Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en un ensayo clonal de *Gmelina arborea* del INISEFOR-UNA, ubicado en la localidad de Monterrey, distrito Puerto Jiménez, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, zona sur de Costa Rica. Coordenadas geográficas N 8,57701° y W 83,39655°. El área de estudio presenta una precipitación media anual de 3500-4000 mm, temperatura media anual de 24 a 28 °C (Kappelle *et al.* 2002) y una altitud de 20 msnm. La región está clasificada como Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdrige 1967).

Material experimental

Los árboles evaluados provinieron de un ensayo clonal establecido por el INISEFOR-UNA el 6 de setiembre del 2011, con un diseño experimental de bloques completos al azar, donde se prueban 15 de los clones que forman parte de la colección genética del INISEFOR-UNA. Fueron establecidos seis individuos de cada clon por bloque, en parejas, es decir 3 parejas de cada clon por cada bloque y repetidos en seis bloques. Se muestra la ubicación del ensayo clonal (Figura 8), la distribución de los clones en cada uno de los bloques (Figura 9), y el material evaluado (Figura 10). Para la presente investigación se evaluó un individuo de cada uno de los cinco genotipos en cada uno de los bloques del 1 al 5, para un total de 25 árboles evaluados.

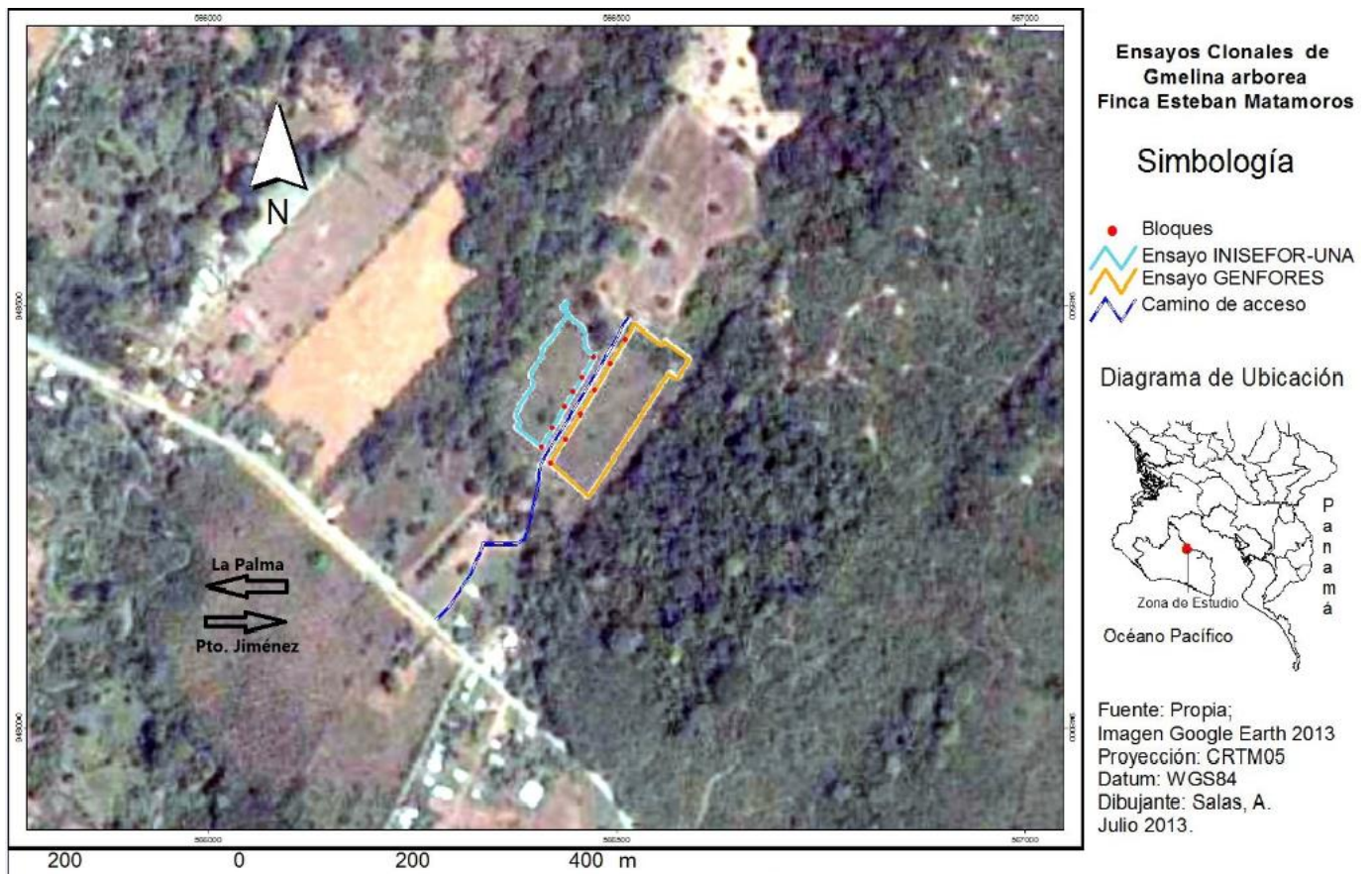
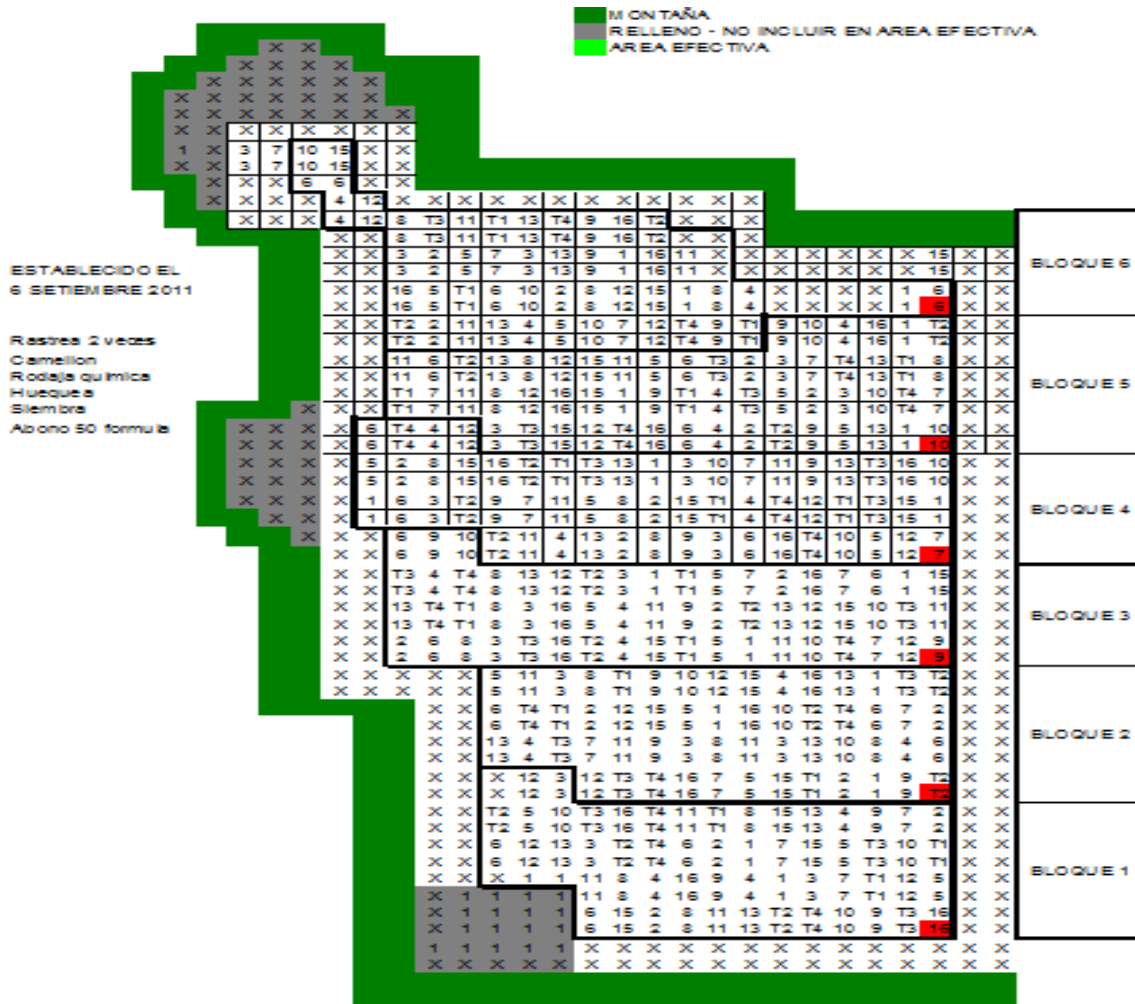


Figura 8. Vista de la ubicación espacial del ensayo clonal INISEFOR-UNA donde provino el material experimental



Fuente: INISEFOR - UNA

Figura 9. Croquis del ensayo clonal donde se evaluaron los árboles en campo.



Figura 10. Ensayo clonal de *Gmelina arborea* donde fueron evaluados los genotipos.

Fuente: propia

Medición parámetros fisiológicos

Parámetros fisiológicos para cinco genotipos de *Gmelina arborea* en plantación a una edad de 15 meses fueron obtenidos. La presente investigación abarcó tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso.

Curva de Respuesta a la Luz (A_n -PPFD)

La respuesta fotosintética a la luz se evaluó con el sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems, USA – Figura 3), en días claros y despejados (Blake y Bevilacqua 1990, Lewis *et al.* 2002). El promedio de CO₂ a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue 360 ppm \pm 16,05 ppm y con temperatura del aire de 30°C dentro de la cubeta, ya que son las condiciones promedio que se registraron a nivel de las copas durante los días del trabajo de campo. Las mediciones se realizaron en hojas completamente desarrolladas, expandidas e iluminadas, ubicadas en el estrato superior de la copa (Blake y Bevilacqua 1990, Evans y Poorter 2001, Huang *et al.* 2006, Tharakan *et al.* 2008), ya que en la parte superior es donde se encuentra la mayor proporción de hojas jóvenes y altamente fotosintéticamente activas (Herbohn *et al.* 2009). Se utilizó para la evaluación el tercer par de hojas, que no presentaran ningún daño a nivel de superficie, de una rama expuesta al sol (Tharakan *et al.* 2008). Se evaluaron 17 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800, 2000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Se inició con 0 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aumentándose de forma gradual la intensidad hasta 2000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ que es lo máximo que el equipo puede evaluar. Cinco árboles fueron evaluados por cada clon. Los datos se ajustaron utilizando la fórmula de la hipérbola no rectangular (Thornley 1976, Marshall y Biscoe 1980, Lieth y Pasion 1990, Flores 2012) que se presenta a continuación:

F (PPFD, Φ , A_{max} , R_d) :

$$A_n = \frac{\Phi \text{PPFD} + A_{\text{max}} - \sqrt{(\Phi \text{PPFD} + A_{\text{max}})^2 - 4\Phi \text{PPFD} A_{\text{max}} \theta}}{2\theta} - R_d$$

Donde A_n es la tasa fotosintética neta, Φ es el rendimiento cuántico de la fotosíntesis, PPFD es la densidad de flujo fotónico fotosintético, A_{max} es la tasa fotosintética máxima a saturación de luz, R_d es la tasa respiratoria mitocondrial y θ es un parámetro que describe la convexidad de la curva (Leverenz 1988, Zufferey *et al.* 2000, Flores 2012). LSP es el punto de saturación lumínico y se calculó mediante la ecuación propuesta por Lieth y Pasion (1990):

$$LSP = 2 \frac{(A_{max} + R_d)}{\Phi}$$

Intercambio Gaseoso

Las mediciones se realizaron en días claros y despejados (Rojas *et al.* 2012) con una temperatura del aire de 30 °C dentro de la cubeta. La evaluación del intercambio gaseoso se realizó mediante un analizador de gases infrarrojo del tipo abierto (CIRAS-2, PP Systems, USA) con una cubeta PLC6 (U) a una concentración de CO₂ de 360 ppm \pm 8,83 ppm, ya que representaba la concentración promedio a nivel de las copas, e intensidad lumínica fija de 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 4,57 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con el objetivo principal de evitar la foto inhibición (Evans y Poorter 2001). Las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta ($A_n = \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($G_s = \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración ($E = \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y uso eficiente del agua= ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Las mediciones fueron realizadas en una hoja completamente expandida del tercer par de una rama ubicada en el estrato superior de la copa (Evans y Poorter 2001, Rojas *et al.* 2012), evaluándose cinco árboles por cada genotipo.

Análisis estadístico

Se realizó mediante el software estadístico InfoStat (2012). Los datos fisiológicos de intercambio gaseoso, previa comprobación de los supuesto de la estadística paramétrica, fueron analizados mediante un análisis de varianza, además de una comparación de medias mediante la prueba Tuckey ($p < 0,05$).

Resultados y discusión

Curvas de Respuesta a la Luz (A_n -PPFD)

Se muestra el curso diario de densidad de flujo fotosintético (PPFD) para el sitio donde se ubica el ensayo de clones donde se obtuvo el material experimental (Figura 11).

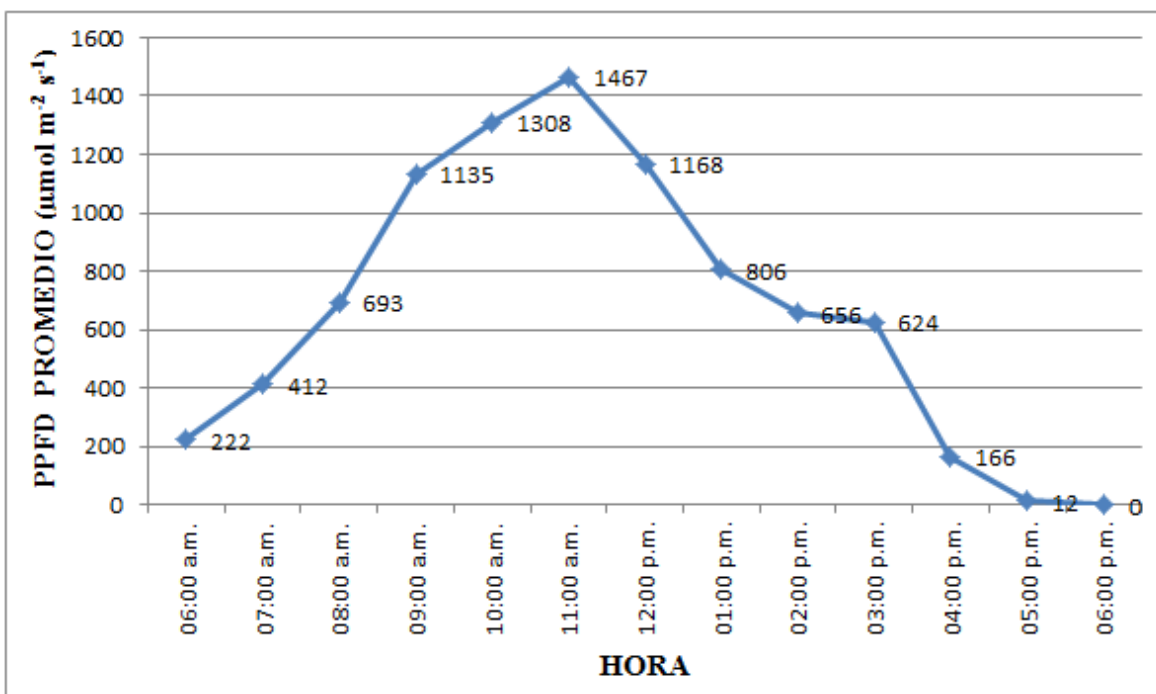


Figura 11. Curso diario del promedio de densidad de flujo fotosintético (PPFD) en el sitio del ensayo clonal INISEFOR-UNA en Monterrey de Puerto Jiménez, zona sur de Costa Rica.

La curva de curso diario de PPFD representa el promedio de 10 días de medición. La misma se utilizó para la toma de decisiones sobre cuáles densidades se utilizaron para la elaboración de las curvas de luz. La mayor densidad de flujo fotosintético se presentó entre las 11 am y 12 md. Se construyeron las curvas hasta $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ya que fue el máximo valor que el equipo CIRAS-2 (Figura 3) es capaz de registrar.

Se presentan las curvas de asimilación de CO_2 como función de la densidad de flujo fotónico incidente para cinco genotipos de *Gmelina arborea* (clones 1, 2, 5, 6 y 12) en una plantación a los 15 meses de edad (Figura 12).

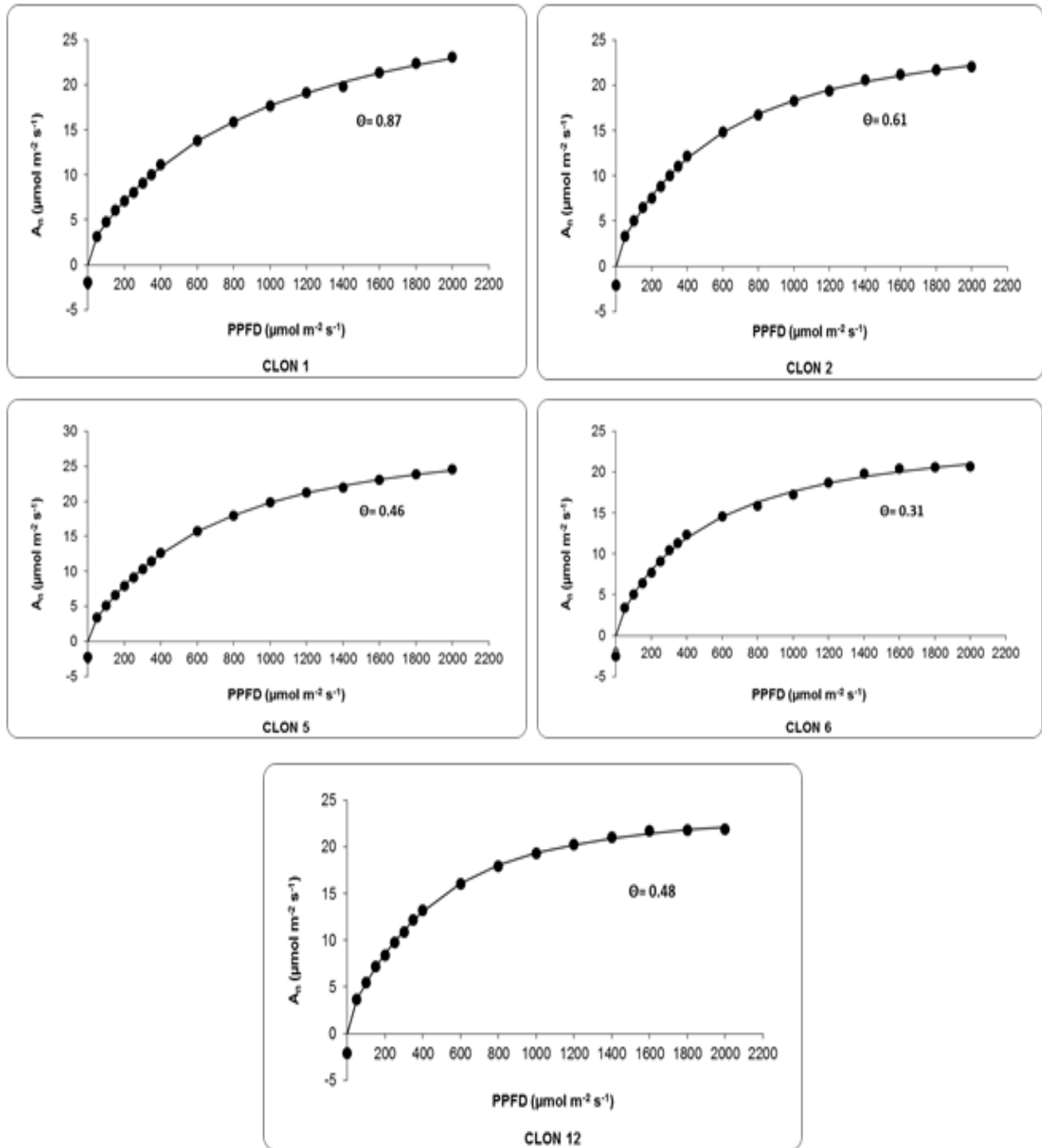


Figura 12. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para cinco clones de *Gmelina arborea* en plantación a 15 meses de edad.

La información brindada por las curvas de respuesta a la luz se utiliza para tomar decisiones sobre los ambientes y/o condiciones climático-atmosféricas, donde cada uno de los distintos genotipos se podrían adaptar de mejor manera, para que manifiesten su mayor rendimiento a nivel productivo. Además, para determinar los clones que presentan una mayor plasticidad en su comportamiento fisiológico (Dickman 1991), que le permitan sobrevivir y competir con éxito en distintas condiciones medioambientales (Corcuera *et al.* 2005).

Se registró un comportamiento muy similar entre las curvas de los cinco clones en investigados. Los valores de convexidad de las curvas (Θ) no presentaron diferencias estadísticamente significativas, registrando una variación que va desde 0,31 – 0,87 (Figura 12). La pendiente no tan pronunciada que se registró en el inicio de cada curva coincide con el patrón típico de especies aclimatadas a ambientes con altas tasas de flujo fotónico incidente, en las cuales su sistema fotosintético se encuentra aclimatado y logra aprovechar la densidad de flujo fotosintético, estabilizando la curva a flujos fotónicos más altos, registrando puntos de saturación lumínica elevados.

A partir de las curvas de respuesta a la luz se obtienen los valores de caracteres fisiológicos para los cinco genotipos evaluados en campo a 15 meses de edad (Cuadro 3).

Cuadro 3. Parámetros fisiológicos estimados a partir de curvas de respuesta a la luz para cinco clones de *Gmelina arborea* en plantación a 15 meses de edad.

| CLON | RESPIRACION (R_d) | | RENDIMIENTO CUANTICO (Φ) | | FOTOSINTESIS MAXIMA (A_{max}) | | PUNTO SATURACION DE LUZ (LSP) | |
|-----------------|--------------------------------------|---------------|---------------------------------|---------------|--|---------------|--------------------------------------|---------------|
| | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | mol/mol | | $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | |
| 1 | -1,6993 | a -3% | 0,0300 | a -17% | 26,08 | a 3% | 1684,58 | a 12% |
| 2 | -1,6817 | a -4% | 0,0360 | a -1% | 22,36 | a -11% | 1375,11 | a -8% |
| 5 | -2,1247 | a 21% | 0,0328 | a -9% | 30,08 | a 19% | 2110,26 | a 41% |
| 6 | -1,5197 | a -14% | 0,0399 | a 10% | 24,31 | a -4% | 1171,52 | a -22% |
| 12 | -1,7688 | a 1% | 0,0421 | a 17% | 23,32 | a -8% | 1158,26 | a -23% |
| PROMEDIO | -1,7589 | | 0,0362 | | 25,23 | | 1499,95 | |

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Los valores en porcentaje representan su diferencia con respecto a la media poblacional del parámetro

No se registraron diferencias estadísticamente significativas, entre los genotipos investigados, en ninguno de los caracteres evaluados. El rendimiento cuántico aparente de los clones indica la capacidad de captar energía lumínica, de transportar los electrones y de desarrollar los procesos enzimáticos; afectado directamente tanto por el estrés hídrico (González *et al.* 2009), como por altas o bajas intensidades de luz (Evans y Poorter 2001). Los clones investigados registraron valores en un intervalo de 0,030 a 0,042. El valor registrado por el clon 12 fue 17% superior al promedio general (0,0362) y 40% mayor con respecto al más bajo (clon 1). Estos valores son superiores a los reportados por Nogués y Baker (1995) así como Tambussi y Graciano (2010), citados por Flores (2012), en plantas C_3 no sometidas a estrés hídrico, quienes reportaron valores desde 0,025 hasta $0,030 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. No obstante, las plantas pueden modificar sus patrones de rendimiento cuántico, incrementándolos de manera significativa ante situaciones de estrés, con lo que activan el proceso conocido como fotosíntesis compensatoria (Retuerto *et al.* 2003).

La tasa fotosintética máxima a saturación de luz ($A_{n\text{max}}$) registró una variación entre $22,36 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para el clon 2 y $30,08 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en el clon 5, con un promedio de $25,23 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El valor de $A_{n\text{max}}$ registrado en campo es muy superior al registrado, por los mismos cinco clones, en el estadio de miniestaquilla enraizada en vivero. Lo cual confirma que los valores de los parámetros fisiológicos varían con la edad y con las condiciones de aclimatación del material evaluado (Lieth y Pasion 1990, Evans y Poorter 2001, Coopman *et al.* 2008). El clon 5 registró la mayor fotosíntesis máxima, sugiriendo tener menores limitaciones estomáticas para el intercambio gaseoso; mientras que el clon 2 registró la $A_{n\text{max}}$ más baja, con un ámbito de variación de 34,5% entre ellos. Los resultados del presente estudio se contraponen al patrón reportado por Gliessman (2002), citado por Flores (2012), quien apunta que las plantas C_3 tienden a presentar sus máximas tasas fotosintéticas en condiciones moderadas de luz y temperatura, e inhibición a altas tasas de iluminación y calor.

Araque *et al.* (2009) determinaron las características ecofisiológicas de cuatro especies forestales, identificando a *Cedrela odorata* como la que registró la mayor A_{nmax} con un valor de $11,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, registrando además los mejores rendimientos en crecimiento diametral y longitudinal. López *et al.* (2001) evaluaron la tasa fotosintética de cinco especies forestales en plantación, registrando valores desde $6,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta $14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, siendo *Cordia alliodora* quien la de mayor A_n . Por su parte, Combalicer *et al.* (2010) realizaron la misma evaluación fisiológica en cuatro especies tropicales, a los seis y doce meses de edad, determinando un valor máximo promedio de A_n de $13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para *Erythrina variegata*. Por su parte Huang *et al.* (2006) evaluó el comportamiento fisiológico de doce especies forestales tropicales, en condiciones ambientales similares a las del presente estudio, reportando para *Gmelina arborea* el cuarto valor más deseable de A_{nmax} ($12,64 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), siendo *Acacia auriculiformis* la especie que registró el mayor valor de A_{nmax} ($16,45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Herbohn *et al.* (2009), evaluaron la respuesta de curvas de luz en distintos distanciamientos de plantación, con material mejorado de melina a los 11 meses, registrando $20,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ como el mejor valor promedio de A_{nmax} para una plantación a $4\text{m} \times 4\text{m}$. Consistentemente, en todas las investigaciones presentadas, los valores registrados son altamente inferiores a los determinados para los genotipos de *G. arborea* del presente estudio, por lo que se podría catalogar como una especie invasora exitosa de ambientes tropicales, que registra altas tasas de crecimiento y fotosíntesis en comparación con las especies nativas (Pimienta *et al.* 2012). No obstante, edades cercanas a un año aún son muy tempranas para hacer comparaciones entre distintos materiales de la especie (Herbohn *et al.* 2009, Codesido *et al.* 2012). Estos resultados evidencian las diferencias en comportamiento fisiológico ante variaciones en la radiación incidente, debido a diferencias en los requerimientos de luz y comportamiento de cierre estomático. Por tanto, la radiación incidente, y demás condiciones climáticas, debe ser tomada en cuenta al momento de seleccionar una u otra especie para ser establecida en determinado sistema de producción (López *et al.* 2001).

En cuanto al punto de saturación lumínica (LSP) promedio registrado por los cinco genotipos de melina investigados, fue de $1499,95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, variando entre $1158,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el clon 12 y $2110,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el clon 5. Es decir, el clon 5 presentó una mayor capacidad fotosintética, ya que logró mantener activa y en incremento su fijación de CO_2 a intensidades lumínicas muy altas. En investigaciones posteriores se debe evaluar la repartición por los diferentes tejidos de la biomasa producida, en relación con su potencial fotosintético (Araque *et al.* 2009).

Los cinco clones investigados forman parte de un conjunto genético con varias etapas de selección fenotípica, e indirectamente genotípica. Los mismos registraron en campo crecimiento dasométrico deseable, lo que podría sugerir que poseen mecanismos fotosintéticos y transpiratorios con un desenvolvimiento estable y similar. Lo anterior podría explicar el no encontrar diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los parámetros fisiológicos evaluados entre los cinco clones investigados. Es por ello que, es necesario aumentar la muestra experimental en investigaciones futuras para corroborar o descartar el anterior planteamiento (Adams *et al.* 2011, Flood *et al.* 2011). Además se deberían evaluar genotipos que no pertenezcan a la colección genética INISEFOR-UNA, en busca de diferencias con los evaluados en la presente investigación.

Aunque no se determinaran diferencias estadísticamente significativas entre los clones sobre los parámetros obtenidos de las curvas de respuesta a la luz, es importante resaltar que el clon 5 registró valores superiores para $A_{n\text{max}}$ y LSP (19% y 41% por encima del promedio general respectivamente). El clon 6, al igual que en su caracterización en vivero, presentó excelentes valores en respiración, rendimiento cuántico y fotosíntesis máxima, aunque su LSP es bajo. Es por ello que el clon 5 se identifica como el de mayor capacidad fotosintética, de los cinco genotipos evaluados en campo a los 15 meses de edad. Contrariamente, el clon 12 registró los valores menos deseables en todos los parámetros, excepto en el rendimiento cuántico, por lo que se ubicó en la última posición de los clones

evaluados. En resumen, el orden de los clones, de más a menos deseables, en cuanto a los parámetros fisiológicos obtenidos de las curvas de luz en plantación a los 15 meses de edad es el siguiente:

$$5 > 6 > 1 > 2 > 12$$

En la Figura 13 se presentan las curvas de respuesta a la luz obtenidas para los cinco clones establecidos en plantación a los 15 meses de edad. Se denotan aspectos no apreciables en las curvas individuales. A la izquierda se presentan las curvas hasta 600 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 13A), para comparar en condición de miniestaquilla enraizada vivero, y a la derecha las curvas hasta los 2000 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para cada uno de los cinco clones investigados (Figura 13B).

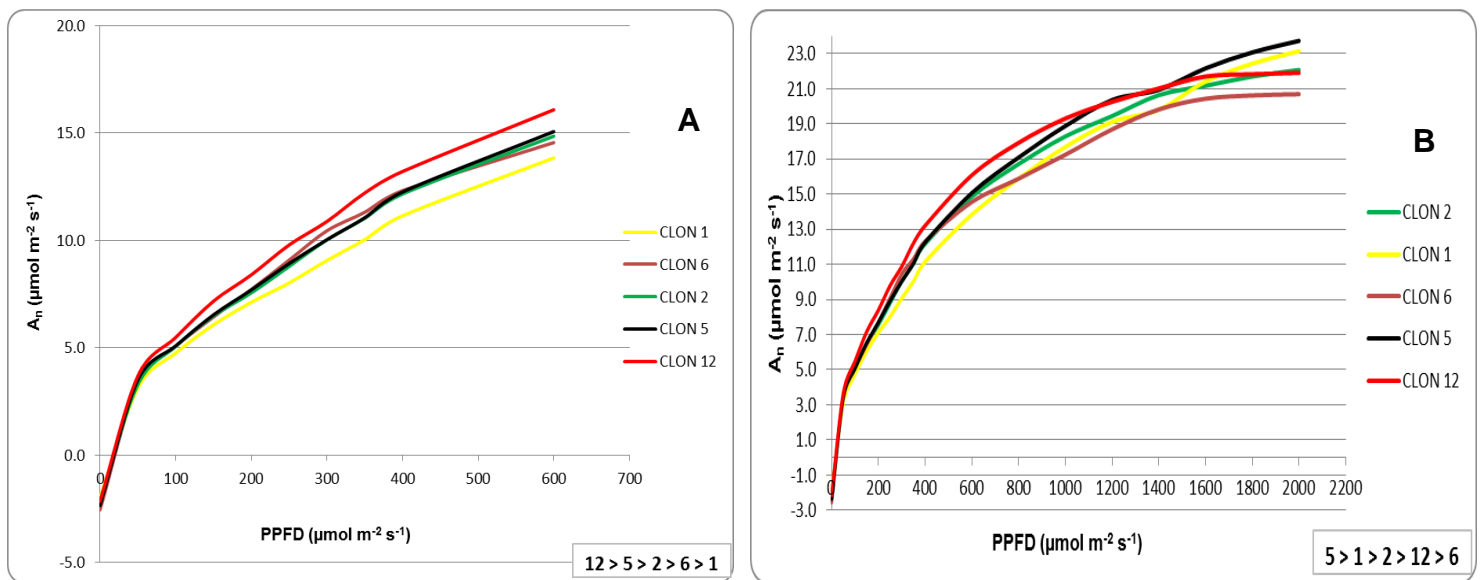


Figura 13. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) para los cinco clones de *Gmelina arborea* evaluados en campo a los 15 meses de edad.

Se identifican cambios en el patrón de ubicación de las curvas de los cinco clones según se aumenta la densidad de flujo fotónico. La curva del clon 12 se ubica por encima de las otras hasta aproximadamente los 1400 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$, donde empieza a decrecer su tasa fotosintética hasta quedar ubicado de penúltimo al

llegar a los 2000 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 13B). Por su parte la curva del clon 5 se mantiene en la segunda posición hasta los 1400 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, donde sobrepasa el clon 12 y se coloca por encima de las otras curvas hasta los 2000 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, punto donde muestra una clara tendencia de no haber llegado aún al LSP. Este patrón se confirma en el ranking de clones establecido en el apartado anterior, respecto a las variables obtenidas de las curvas de luz para cada genotipo investigado.

La curva del clon 1 se mantiene en la última posición hasta aproximadamente los 700 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en dicho punto aumenta su tasa fotosintética hasta quedar en la segunda posición a los 2000 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, donde se aprecia que inicia a decrecer en su tasa fotosintética por cada unidad de flujo fotónico.

En estadio de mini-estacilla enraizada los mismos cinco clones se ubicaron en una posición definida y continuaron de esa manera hasta llegar a su saturación lumínica. Sin embargo, la expresión de las curvas para los clones en campo fue diferente, lo que eventualmente podría sugerir que, para maximizar la producción de biomasa por unidad de área, se deben utilizar clones adecuados a las condiciones climáticas del sitio, en cuanto a densidades de flujo fotónico fotosintético presentes.

Mediante las cinco curvas de respuesta a la luz, obtenidas para cada uno de los cinco clones investigados, se obtuvo la curva de respuesta fotosintética a la densidad de flujo fotónico fotosintético incidente, mostrando el rendimiento fotosintético promedio para la especie en campo a los 15 meses de edad (Figura 14).

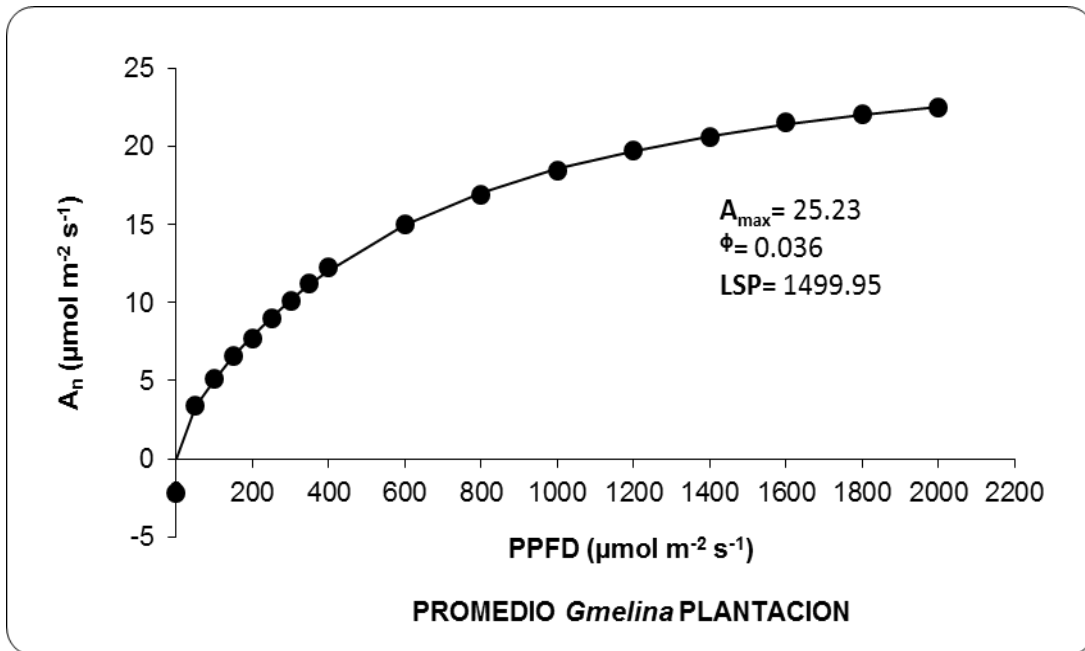


Figura 14. Curva respuesta de la fotosíntesis (A_n) a densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD) promedio para *Gmelina arborea* en plantación a 15 meses de edad.

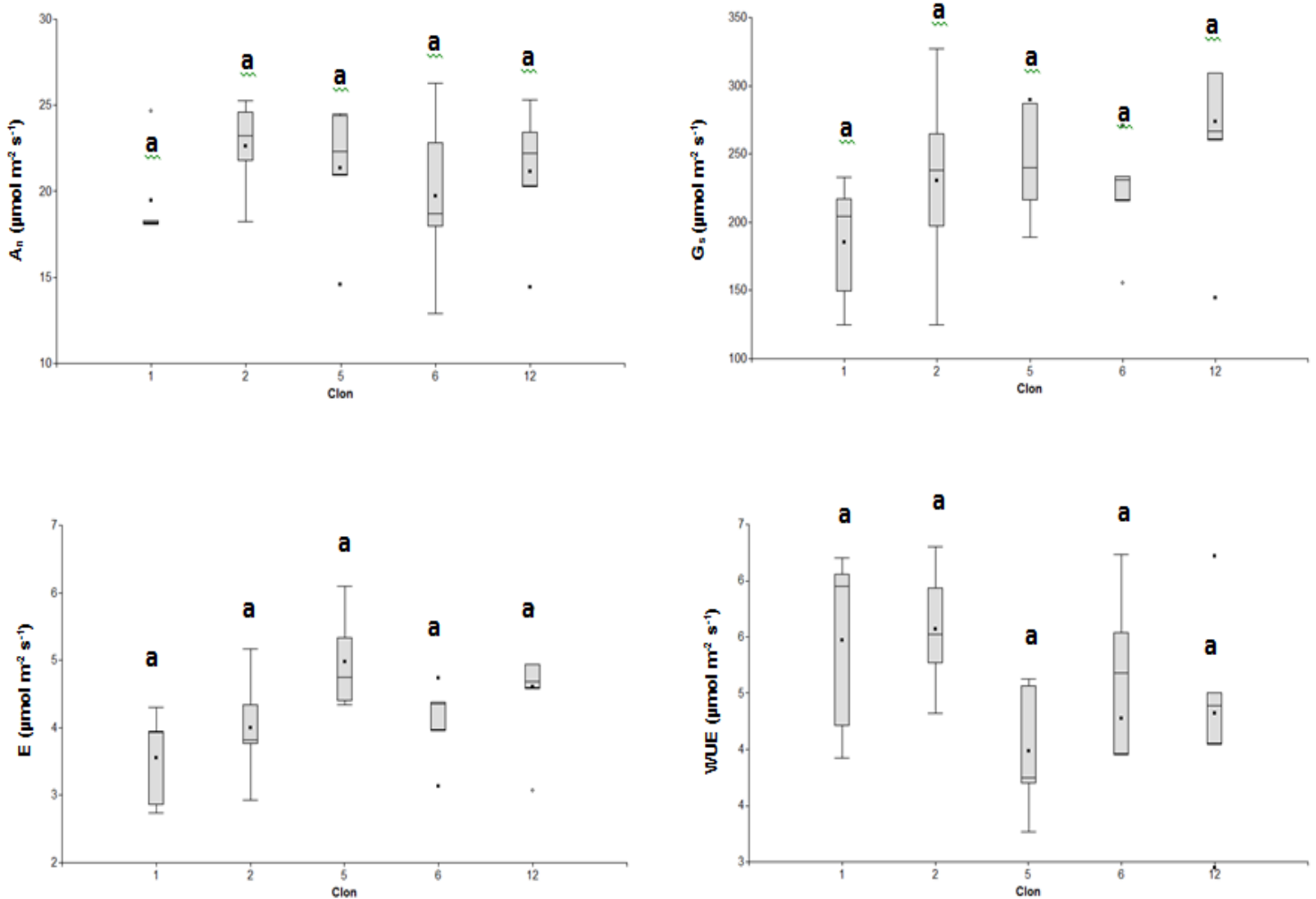
Gmelina arborea registró en promedio una fotosíntesis máxima (A_n) de 25,23 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y un punto de saturación luminoso de 1499,95 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en plantación a 15 meses de edad. Este valor de A_n fue superior a los registrados por otros autores (Combalicer *et al.* 2010, Huang *et al.* 2006, Herbohn *et al.* 2009).

El valor de rendimiento cuántico (ϕ) promedio obtenido para la especie es 0,036. Inicialmente podría sugerir una pobre eficiencia del sistema fotosintético, sin embargo, con ese valor de pendiente la especie logra mantener constante su mecanismo fotosintético y alcanzar valores altos de A_{max} . Lo anterior sugiere que la melina es capaz de utilizar valores de PAR tanto bajos como altos, lo que representa una ventaja competitiva-adaptativa.

Intercambio Gaseoso

El cierre estomático a niveles moderados de estrés hídrico, el ajuste osmótico y la alta eficiencia en el uso del agua son algunos de los parámetros fisiológicos sobre los que se debe de orientar la selección clonal (Corcuera *et al.* 2005, Combalicer *et al.* 2010, Flores 2012). Los procesos primarios que determinan el crecimiento vegetal son los que involucran el intercambio de gases con el aire circundante, como fotosíntesis, respiración y transpiración (Taiz y Zeiger 2006), responsables además en la distribución de biomasa entre órganos (Ho *et al.* 1989). De ahí la importancia de la cuantificación y evaluación de dichos procesos como parámetros de selección clonal.

Se presenta la evaluación del proceso de intercambio gaseoso mediante los parámetros fotosíntesis neta, conductancia estomática, transpiración y uso de la eficiencia del agua; para cinco genotipos de *Gmelina arborea* en plantación a los quince meses de edad (Figura 15). Las evaluaciones se realizaron utilizando un PAR de $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1} \pm 4,57 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y una concentración de CO_2 promedio de $360 \pm 8,83$ ppm.



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$)

Figura 15. Fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE) para cinco clones de *Gmelina arborea* en plantación a los 15 meses de edad.

Se registró una importante variación en los datos, tanto entre como dentro de los cinco clones investigados, para los cuatro parámetros evaluados, esto como producto de intervalos amplios entre el valor mínimo y máximo en la mayor parte de ellos. Lo anterior provoca que la prueba de medias no detectara diferencias estadísticamente significativas entre clones para ninguno de los parámetros ($\alpha = 0,05$). Aspinwall *et al.* (2011) indican que muy poco se sabe acerca de cómo la uniformidad de las tasas fisiológicas varían en función de la variación genética y viceversa, convirtiéndose en la principal explicación de variaciones amplias en los parámetros de intercambio gaseoso.

Los clones 5 y 2 registraron los mayores valores en todos los parámetros, a excepción del WUE donde el clon 5 registró un valor bajo. El clon 12 presentó menores intervalos de variación para los parámetros evaluados, lo que sugiere mayor estabilidad y menor sensibilidad a las variables que podrían interferir la lectura del CIRAS-2, como por ejemplo cambios pequeños en las condiciones ambientales que requieren un tiempo de estabilización para una toma de datos correcta (Confederación Hidrográfica del Guadiana 2011).

Existe un patrón similar en la colocación de los clones en las gráficas de intercambio gaseoso (Figura 15), así como en los rangos de variación de las variables G_s y E , lo que confirma una marcada relación entre ambas (Combalicer *et al.* 2010). Sin embargo, se presume que el error experimental es amplio debido a las pocas observaciones que componen la muestra, al punto que el mismo pareciera mayor que la precisión del equipo (Figura 3).

Se presentan los valores obtenidos del proceso de intercambio gaseoso, para los cinco clones de *Gmelina arborea* evaluados en estadio de plantación a la edad de 15 meses (Cuadro 4).

Cuadro 4. Resultados de los parámetros fisiológicos evaluados en función del intercambio gaseoso para cinco clones de melina en plantación a los 15 meses de edad.

| CLON | FOTOSINTESIS NETA (A_n) | | CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA (G_s) | | TRANSPIRACION (E) | | USO EFICIENTE DEL AGUA (WUE) | |
|-----------------|-------------------------------------|-------|-----------------------------------|--------|-------------------------------------|--------|-------------------------------------|--------|
| | $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ | | mol/mol | | $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ | |
| 5 | 21,36 | a 2% | 289,53 | a 16% | 4,98 | a 14% | 4,31 | a -14% |
| 12 | 21,15 | a 1% | 273,60 | a 9% | 4,61 | a 5% | 4,76 | a -5% |
| 6 | 19,73 | a -5% | 270,73 | a 8% | 4,74 | a 8% | 4,70 | a -7% |
| 2 | 22,62 | a 8% | 230,27 | a -8% | 4,00 | a -9% | 5,76 | a 15% |
| 1 | 19,47 | a -7% | 185,53 | a -26% | 3,55 | a -19% | 5,62 | a 12% |
| PROMEDIO | 20,87 | | 249,93 | | 4,38 | | 5,03 | |

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Los valores en porcentaje representan su diferencia con respecto a la media poblacional del parámetro

Según el proceso de intercambio gaseoso evaluado, la fotosíntesis neta (A_n) varió desde $19,47 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta $22,62 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ entre los cinco clones, con un promedio de $20,87 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, valor superior al reportado por varios autores tanto para melina como para otras especies tropicales (*Huang et al.* 2006, *Herbohn et al.* 2009, *Combalicer et al.* 2010). El clon 5, al igual que en la evaluación de las curvas de respuesta a la luz, registró valores superiores a la media para G_s y E de 16% y 14% respectivamente. Además, registró un valor mayor al promedio en cuanto a fotosíntesis neta ($21,36 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Según las curvas de luz, el valor de fotosíntesis máxima al que puede llegar el clon 5 en su punto de saturación de luz es de $30,08 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Combalicer et al. (2010) identificó diferencias significativas con respecto a la fotosíntesis neta entre cuatro especies tropicales en plantación, sin embargo, fueron atribuidas a una mayor cantidad de biomasa foliar de unas especies con respecto a las otras, y con ello aspectos como el arreglo de las hojas en la copa que resulta en una mutua sombra en ellas, así como la morfología y contenido de clorofila de las hojas. Lo que no aplica en la presente investigación, al estarse evaluando genotipos de la misma especie que presenta características morfológicas foliares similares. Por su parte *Huang et al.* (2006) evaluaron 12 especies tropicales y registró valores máximos de A_n para melina en plantación de $16 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, valor inferior con respecto al registrado en la presente investigación. Las diferencias en los valores obtenidos en cada estudio pueden ser atribuibles a múltiples condiciones edafoclimáticas del sitio, principalmente a la temperatura e irradiación registradas durante las jornadas de medición. *López et al.* (2001) así como *Pimienta et al.* (2012) determinaron que un aumento en la temperatura e irradiación trae consigo disminución de la fotosíntesis neta y del contenido de clorofila, ya que inducen el cierre de estomas, elevan la fotorespiración y causan fotoinhibición, ocasionando daños en el aparato fotosintético.

La conductancia estomática (G_s) no presentó diferencias estadísticamente significativas entre clones ($\alpha= 0,05$). Se registró a una alta variabilidad entre los

clones investigados, que van desde $185,53 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta $289,53 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, es decir una variación de 56% entre uno y otro. Al igual que en A_n los clones 12 y 6 presentaron valores altos y dignos de resaltar en éste parámetro. Al igual que en la presente investigación, Araque *et al.* (2009) no identificaron diferencias estadísticamente significativas en la evaluación de G_s para cuatro especies forestales tropicales. Sojka *et al.* (2005) registraron una fuerte vinculación entre la tasa de difusión de oxígeno del suelo y la conductancia estomática, por lo que se debe realizar una evaluación integral de las variables edafoclimáticas para comprender variaciones en G_s , ya que pueden existir otros factores involucrados con el cierre estomático en *Gmelina arborea* como la concentración de CO_2 y algunas señales químicas (Farquhar y Sharkey 1982, citado por Rojas *et al.* 2012).

De igual manera, en cuanto a la transpiración (E), no registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos investigados ($\alpha = 0,05$). El clon 5 presentó el valor más alto, lo que lo coloca en desventaja para sitios propensos a condiciones de estrés hídrico, debido a ello se debe ser cauteloso al recomendar éste clon para ser establecido en cualquier condición. El clon 1 registró el valor más deseable en cuanto a la E. Al igual que el presente investigación, Araque *et al.* (2009) no lograron detectar diferencias estadísticamente significativas en cuanto a ésta variable en la evaluación realizada a cuatro especies forestales tropicales. El promedio general de E para el presente estudio fue $4,38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, considerado bajo si se compara con el valor de $3,50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en promedio reportado por Flores (2012) para clones de melina, con 81 días de edad, presumiendo que, posiblemente, el material evaluado por Flores (2012) a un año de edad presentará valores bastante más altos de transpiración, ya que a mayor edad los requerimientos del proceso de intercambio gaseoso serán más altos (Flood *et al.* 2011, Rojas *et al.* 2012). Los genotipos de rápido crecimiento tienen una mayor habilidad para limitar la pérdida de agua por transpiración comparados con los de lento crecimiento, presumiblemente por su eficiencia en la regulación del cierre estomático, convirtiéndose en materiales genéticos con una alta eficiencia en el uso de agua (WUE) (Blake y Bevilacqua 1990, Pimienta *et al.* 2012). El valor de E registrado para melina por Huang *et al.* (2006) fue de 5,84

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, superior al registrado en la presente investigación. Las diferencias entre especies y genotipos, en cuanto a la transpiración, se podría explicar por el área foliar total, la cual tiene un efecto significativo en la pérdida de agua debido a la transpiración. Una mayor área foliar total implica, evidentemente, una mayor superficie total de transpiración (Araque *et al.* 2009, Combalicer *et al.* 2010), sin dejar de lado lo relacionado a la frecuencia y el tamaño de los estomas (Tharakan *et al.* 2008, Araque *et al.* 2009). La frecuencia estomática varía entre las especies, la edad de la planta y de la hoja y la cara superior o inferior de las mismas (Ekenayake *et al.* 1998, citado por Combalicer *et al.* 2010). Fernández *et al.* (2010) agregan a la lista el grado de insaturación de agua en el aire (déficit en la presión de vapor), el cual se perfila como el principal factor causante del gasto de agua en las plantas por transpiración. La relación estrecha entre caracteres morfológicos y fisiológicos es fundamental en la estrategia de adaptación que cada especie desarrolla, principalmente es sus primeros años de vida. Sin embargo, Araque *et al.* (2009) plantea que, para las cuatro especies forestales que evaluaron, no registraron una clara relación entre la tasa de transpiración y la estructura anatómica de las especies.

La eficiencia en el uso del agua (WUE) es una característica propia de cada especie y depende en gran medida de las condiciones ambientales (Medrano 2007). Está determinada en última instancia por el comportamiento estomático y juega un rol predominante en áreas donde el suministro de agua es el principal factor limitante para la producción (Combalicer *et al.* 2005). Los genotipos de rápido crecimiento registran valores altos de WUE debido a sus valores bajos de transpiración (Blake y Bevilacqua 1990), logrando fijar más carbón, mediante la fotosíntesis, por unidad de agua transpirada. En la presente investigación, no se registraron diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) para dicho parámetro entre los cinco clones evaluados. El promedio para los genotipos en plantación a los 15 meses de edad fue de $5,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El clon 2 presentó el valor más alto para éste parámetro con un 15% más de WUE que el promedio general, debido a un valor bajo de transpiración. Una mayor eficiencia en el uso de agua significa, igual o mayor producción que los otros genotipos, pero con un menor consumo de

agua. Los clones de melina evaluados por Huang *et al.* (2006) registraron valores altos de transpiración, lo que influye directamente en una menor eficiencia en uso del agua para esos clones ($2,65 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), comparado con los valores registrados en la presente investigación ($5,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El ranking de los genotipos en cuanto al uso eficiente de agua es el siguiente: **2**= $5,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ > **1**= $5,62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ > **12**= $4,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ > **6**= $4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ > **5**= $4,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La diferencia entre el clon 2 y el 5 es de 33,6% mayor WUE, es decir casi el doble de la diferencia presentada para ésta variable en condición de mini-estacilla enraizada (18,5%). La posición de los clones 2 y 5 se invirtió de un estadio al otro. En la evaluación de las miniestacillas enraizadas en el vivero el clon 5 presentó el valor más deseable y el clon 2 el menos deseable, situación que se invierte para la evaluación de campo. Esto se refleja también en el patrón presentado por los clones en las curvas de luz, conforme se aumenta el PAR sus curvas van cambiando de posición, terminando en un acomodo totalmente distinto del inicial a bajas intensidades fotónicas, sin olvidar que las variables fisiológicas varían con la edad (Lieth y Pasian 1990, Coopman *et al.* 2008, Flood *et al.* 2011, Rojas *et al.* 2012). Los valores de WUE registrados en la presente investigación se consideran bajos comparados con los reportados por Combalicer *et al.* (2010) para cuatro especies tropicales, quienes reportaron un valor máximo de $10,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, es decir un 90% mayor al reportado para genotipos de melina en la presente investigación. Esas marcadas diferencias se podrían explicar en el hecho que la eficiencia en el uso de agua, es en último caso, es determinada por el comportamiento estomático propio de cada especie, siendo fundamental en la estrategia de adaptación a condiciones de campo desarrollada por ellas, principalmente en los primeros años de vida (Rojas *et al.* 2012). Una alta eficiencia en el uso de agua sugiere una alta eficiencia fotosintética (Blake y Bevilacqua 1990).

En resumen, aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre clones para los parámetros fisiológicos investigados, en condición de plantación a los 15 meses de edad el clon 2 obtuvo los valores más deseables para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y uso eficiente del agua (WUE),

además presentó el segundo mejor valor en lo que se refiere a transpiración (E) y conductancia estomática (G_s). Por lo que se convierte en el clon que presenta la capacidad fotosintética más ventajosa en plantación a los 15 meses, del conjunto clonal evaluado.

Al igual que en la condición de mini-estaquilla enraizada en el vivero el clon 1 presentó los valores menos deseables para A_n y G_s . No obstante, registró el mejor valor en cuanto a E y el segundo mejor valor en cuanto a WUE, convirtiéndose en un candidato a recomendar en sitios propensos a limitaciones por escasez de agua.

La variabilidad registrada por los genotipos, en cada uno de los parámetros evaluados, brinda la posibilidad de seguir desarrollando investigaciones de selección y mejora en genotipos destinados a plantaciones forestales a nivel productivo, para distintas condiciones edafoclimáticas. Sin embargo, queda claro que el estudio de un solo parámetro no garantiza la selección, por lo que se deben identificar los parámetros tanto morfológicos como fisiológicos que aporten más a la selección temprana de genotipos. Además, las distintas estrategias de adaptación de los genotipos también deben ser tomadas en cuenta en los criterios de selección, en función de los objetivos del programa de mejoramiento genético (Fernández *et al.* 2010).

Conclusiones y recomendaciones

- Se observó un comportamiento muy similar en las curvas de los cinco clones investigados. La pendiente no tan pronunciada registrada en el inicio de la curva coincide con el patrón típico de especies aclimatadas a ambientes con altas tasas de flujo fotónico incidente. Los valores de convexidad de las curvas (Θ) no registraron diferencias estadísticamente significativas entre clones.
- No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos investigados para ninguno de los parámetros obtenidos de las curvas de respuesta a la luz.

- El rendimiento cuántico aparente de los clones presentó valores en un rango de 0,030 a 0,042, con un promedio general de 0,0362. El clon 12 registró un valor 17% por encima del promedio y 40% mayor con respecto al más bajo (clon 1).

- La tasa fotosintética máxima a saturación de luz (A_{nmax}) varió entre 22,36 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para el clon 2 y 30,08 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para el clon 5, con un promedio de 25.23 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Los resultados registrados para el clon 5 indican que presentó menores limitaciones estomáticas para el intercambio gaseoso.

- El punto de saturación lumínica (LSP) promedio registrado fue de 1499,95 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, variando entre 1158,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el clon 12 y 2110,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el clon 5.

- El clon 5 registró los valores más deseables en los parámetros A_{nmax} y LSP (19% y 41% por encima del promedio general respectivamente). El clon 6 registró excelentes valores en respiración, rendimiento cuántico y fotosíntesis máxima, aunque su LSP es de los más bajos. Se identifica el clon 5 como el de mayor capacidad fotosintética de los cinco evaluados en campo a los 15 meses de edad.

- El acomodo de las curvas de los cinco genotipos investigados varía conforme se aumenta la densidad de flujo fotónico incidente.

- *Gmelina arborea* registró en promedio una fotosíntesis máxima (A_{nmax}) de 25,23 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y un punto de saturación luminoso de 1499,95 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en plantación a 15 meses de edad.

- No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre clones para ninguno de los parámetros obtenidos de la evaluación del proceso de intercambio gaseoso.

- La fotosíntesis neta (A_n) varió desde 19,47 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 22,62 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con un promedio de 20,87 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La conductancia estomática (G_s) no varió desde 185,53 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 289,53 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El promedio para la transpiración de los genotipos investigados fue de 4,38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La eficiencia en el uso del agua entre los cinco genotipos evaluados registró un promedio de

5,03 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, variando en un ámbito de 5,76 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta 4,31 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

- El clon 2 registró los valores más deseables para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y uso eficiente del agua (WUE), además presentó el segundo mejor valor en lo que se refiere a transpiración (E) y conductancia estomática (G_s). Por lo que se convierte en el clon que presenta la capacidad fotosintética más eficiente, en condición de plantación a los 15 meses de edad, del conjunto clonal evaluado.

- El clon 1 podría ser recomendado para sitios propensos a limitaciones por escasez de agua, debido a sus excelentes valores de transpiración y WUE.

Bibliografía

- Adebisi, M; Adekunle, M; Odebiyi, O. 2011. Effects of fruit maturity and pre-sowing water treatment on germinative performance of *Gmelina arborea* seeds. *Journal of Tropical Forest Science* 23(4): 371-378.
- Araque, O; Jaimez, R; Azócar, C; Espinoza, W; Tezara, W. 2009. Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento juvenil de cuatro especies forestales. *Interciencia*. 34(10): 725-729.
- Aspinwall, M; King, J; Domec, J; McKeand, S. 2011. Leaf-level gas-exchange uniformity and photosynthetic capacity among loblolly pine (*Pinus taeda* L.) genotypes of contrasting inherent genetic variation. *Tree Physiology*. 31: 78-91.
- Azcón, J; Fleck, I; Aranda, X; Xambó, A. 2000. Fotosíntesis en un ambiente cambiante. En: Azcón-Bieto, J; Talón, M. eds. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Barcelona, ES, McGraw-Hill. 203-216 p.
- Balcorta, H; Vargas, J. 2004. Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn., Roxb.) de tres años de edad. *Revista Chapingo*. 10(1): 13-19.
- Blake, T; Bevilacqua, E. 1990. Early selection of Fast-growing eucalyptus clones and species. *IPEF International*. 26-34.
- Codesido, V; Zas, R; Fernández, J. 2012. Juvenil – mature genetic correlations in *Pinus radiata* D. Don. under different nutrient x water regimes in Spain. 131(2): 297-305.
- Combalicer, M; Lee, D; Woo, S; Lee, Y; Jang, Y. 2010. Early growth and physiological characteristics of planted seedlings in La Mesa Dam Watershed, Philippines. *The Philippines Agricultural Scientist* 88(3): 305-316.

- Confederación Hidrográfica del Guadiana. 2011. Protocolo para el control de calidad de planta forestal en la cuenca hidrográfica del Río Guadiana. Unión Europea – Fondo de Desarrollo Regional. España. 91 págs.
- Coopman, R; Reyes, M; Briceño, V; Corcuera, L; Cabrera, H; Bravo, L. 2008. Changes during early development in photosynthetic light acclimation capacity explain the shade to sun transition in *Nothofagus nitida*. *Tree Physiology* 28: 1561-1571.
- Corcuera, L; Maestro, C; Notivol, E. 2005. La ecofisiología como herramienta para la selección de clones más adaptados y productivos en el marco de una selvicultura clonal con chopos. *Invest. Agrar: Sistema Recursos Forestales*. 14:(3) 394-407.
- de Kok R. 2012. A revision of the genus *Gmelina* (Lamiaceae). *Kew Bulletin*. 67:293-329.
- Dickman, D. 1991. Role of physiology in forest tree improvement. *Silva Fennica*. 25: 248-256.
- El-Sharkawy, M. 2006. Utilidad de la investigación básica en fisiología de la planta cultivo en relación con el mejoramiento de cultivos: una revisión y una cuenta personal. *Braz. J. Plant Physiol.* 18: 419-446.
- Evans, J; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24: 755-767.
- Fernández, M; Tapias, R; Alesso, P. 2010. Adaptación a la sequía y necesidades hídricas de *Eucalyptus globulus* Labill. En Huelva. *Bol. Inf. CIDEU*. 8(9): 31-41.
- Flood, P; Harbinson, J; Aarts, M. 2011. Natural genetic variation in plant Photosynthesis. *Trends in Plant Science* 16(6): 327-335.

- Flores, M. 2011. El sector forestal latinoamericano ante la crisis global. Consultado 20 set.2011. Disponible en <http://www.rlc.fao.org/en/sala-prensa/opinion/el-sector-forestal-latinoamericano-ante-la-crisis-global/>
- Flores, G. 2012. Comportamiento fisiológico, crecimiento juvenil y potencial de selección temprana en una colección clonal de *Gmelina arborea* Roxb. en la empresa 3F, Córdoba, Colombia. Tesis Lic. Ing. Forestal. Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 92 p.
- Gamboa, M; Wen, S; Fetcher. N; Bayman, P. 2005. Effects of fungicides on endophytic fungi and photosynthesis in seedlings of a tropical tree, *Guarea Guidonia* (Meliaceae). Acta Biológica Colombiana 10(2): 41-47.
- Han, Q. 2011. Height-related decreases in mesophyll conductance, leaf photosynthesis and compensating adjustments associated with leaf nitrogen concentrations in *Pinus densiflora*. Tree Physiology. 31: 976-984.
- Herbohn, J; Gregorio, N; Vanclay, J. 2009. Initial gas exchange results from field trials. In ACIAR Smallholder Forestry Project: Improving financial returns to smallholder tree farmers in the Philippines, end-of-project workshop (1, 2009, Ormoc). Eds. Harrison, S; Bosch, A; Herbohn, J; Mangaoang, E. Ormoc, PH. 83-91 p.
- Huang, J; Wu, T; Kong, G; Chen, Z; Zhang, J. 2006. Seasonal changes of photosynthetic characteristics in 12 tree species introduced onto oil shale waste. Journal of Plant Ecology. 30(4): 666-674.
- Indira, E. 2006. Provenance variations in *Gmelina arborea* with particular reference to tree form. Journal of Tropical Forest Science. 18(1): 36-50.
- Holdrige, L. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.

- Kanninen, M; Pérez, D. 2005. Effect of Thinning on Stem Form and Wood Characteristics of Teak (*Tectona grandis*) in a Humid Tropical Site in Costa Rica. *Silva Fennica* 39(2): 217–225.
- Kappelle, M; Castro, M; Acevedo, L; Monge, H. 2002. Ecosistemas del Area de Conservación Osa (ACOSA). INBio. Heredia, Costa Rica. 496 p.
- Kumar, A. 2007. Growth performance and variability in different clones of *Gmelina arborea* (Roxb.). *Silvae Genetica*. 56: 32-36.
- Leverenz, J. 1988. The effects of illumination sequence, CO₂ concentration, temperature and acclimation on the convexity of the light response curve. *Physiol. Plant.* 74: 332-341.
- Lewis, J; Lucash, M; Olszyk, D; Tingey, D. 2002. Stomatal responses of Douglas-fir seedlings to elevated carbon dioxide and temperature during the third and fourth years of exposure. *Plant, Cell and Environment* 25: 1411-1421.
- Lieth, J; Pasian, C. 1990. A model for net photosynthesis of roses leaves as function of photosynthetically active radiation, leaf temperature, and leaf age. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 115(3): 486-491.
- López, J; Riaño, N; López, Y. 2001. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. *Cenicafé*. 52: 169-191.
- López, M; Peña, C; Aguirre, J; Trejo, C; López, A. 2007. Estudio comparativo de intercambio gaseoso y parámetros fotosintéticos en dos tipos de hojas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *Revista UDO Agrícola* 7(1): 49-57.
- Marrichi, A.H.C.; 2009. Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor. Dissertação de mestrado. *Piracicaba, Brasil, Universidad de São Paulo*. 104 p.

- Marshall, B; Biscoe, P. 1980. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*. 31(1): 29-39.
- Martin, C; Cosandey, C; Andréassian, V; Didon-Lescot, J; Lavabre, J; Folton, N; Mathys, N; Richard, D. 2005. The hydrological impact of the Mediterranean forest: a review of french research. *Journal of Hydrology*. 301:235-249.
- Medrano, H; Bota, J; Cifre, J; Flexas, J; Ribas-Carbó, M; Gulías, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas* 43: 63-84.
- Montgomery, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* 24: 155-167.
- Orlovic, S; Pajevic, S; Klasnja, B; Galic, Z; Markovic, M. 2006. Variability of physiological and growth characteristics of White willow (*Salix alba* L.) clones. *Genetika* 38 (2): 145–152.
- Pallardy, S. 2008. *Physiology of woody plants*. 3^a ed. Missouri, US, Elsevier. 469 p.
- Pasquini, S; Santiago, L. 2012. Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical forest tree species. *Oecologia* 168(2): 311-319.
- Pimienta, E; Robles, C; Martínez, C. 2012. Ecophysiological responses of native and exotic young trees to drought and rainfall. *Rev. Fitotec. Mex.* 35(5): 15-20.
- Retuerto, R; Rodríguez, S; Fernández, B; Obeso, J. 2003. Respuestas compensatorias de plantas a situaciones de estrés. *Ecosistemas*. 1: 7 p.
- Rojas, A; Moreno, L; Melgarejo, L; Rodríguez, M. 2012. Physiological response of gmelina (*Gmelina arborea* Roxb.) to hydric conditions of the colombian Caribbean. *Agronomía Colombiana* 30(1): 52-58.

- Silvestrini, M; Valio, I.F.M.; De Mattos, E.A. 2007. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a brazilian semideciduous tropical forest. *Revista Brasi. Bot.* 30(3): 463-474.
- Sojka, R; Oosterhuis, D; Scott, H. 2005. Root oxygen deprivation and the reduction of leaf stomatal aperture and gas exchange. In: *Handbook of Photosynthesis* (second ed.). Taylor & Francis Group. Florida, USA. 299-314 pp.
- Taız, L; Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Tercera edicion, Sinauer Associates, Inc, Sunderland. USA.
- Tharakan, P; Volk, T; Nowak, C; Ofezu, G. 2008. Assessment of canopy structure, light interception, and light-use efficiency of first year regrowth of Shrub Willow (*Salix* sp.). *Bioenerg. Res.* 1: 229-238.
- Thornley, J. 1976. *Mathematical models in plant physiology*. Academic Press Inc. UK. 318 p.
- Villegas, J. 2012. Niveles optimos de concentracion de regulador de crecimiento en el enraizamiento de esquejes y preparacion foliar previa a la cosecha de clones de Melina (*Gmelina arborea* Roxb.) en el vivero forestal del INISEFOR, La Palma de Puerto Jimenez, Golfito. Proyecto graduacion Bach. Ing. Forestal. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional. 47 p.
- Wee, A; Li, C; Dvorak, W. 2012. Genetic diversity in natural populations of *Gmelina arborea*: implications for breeding and conservation. *New Forests.* 43: 411-428.
- Woo, S. 2003. Effects of different light intensities on growth, chlorophyll contents, and photosynthesis of *Abies holophylla*. *Meristem.* 3: 1-5.
- Zufferey, V; Murisier, F; Schultz, R. 2000. A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis.* 39(1): 19-26.

Correlaciones vivero - campo basadas en el comportamiento fisiológico de cinco genotipos de *Gmelina arborea* Roxb.

Palabras clave: correlaciones vivero-campo, juvenil-adulto, *Gmelina*, capacidad fotosintética

Resumen

El desarrollo de materiales genéticos superiores puntualiza la necesidad de identificar criterios para la selección temprana de genotipos que presenten los crecimientos más sobresalientes. Los parámetros morfológicos y fisiológicos que correlacionen principalmente con tasas de crecimiento en campo, han sido vistos y analizados como indicadores tempranos de desarrollo en el campo de genotipos superiores.

Para Zas *et al.* (2005), comparar el comportamiento juvenil en vivero y el comportamiento adulto de genotipos en campo mediante ensayos instalados previamente, es decir estudios retrospectivos, se convierte en la principal alternativa en la búsqueda de caracteres juveniles apropiados que maximicen la correlación genética vivero-campo.

Sin embargo, de antemano se apunta que las correlaciones entre parámetros morfológicos y fisiológicos y su crecimiento en el campo son por lo general pobres (Blake y Bevilacqua 1990). Las correlaciones juvenil-adulto basadas en parámetros fisiológicos generalmente resultan muy bajas, altamente variables entre sitios e incluso negativas (Zas *et al.* 2005), principalmente en cultivos juveniles, ya que el genotipo aún no ha expresado algunos de sus rasgos a consecuencia de la interacción genotipo-ambiente a edades tempranas (Adams *et al.* 2001, Codesido *et al.* 2012).

Por otra parte, resultados de estudios retrospectivos en los que el rendimiento de las familias en la evaluación temprana se compara con el mismo en ensayos de campo previamente establecidos, han sido reportados para coníferas (varios autores, citados por Adams *et al.* 2001). Por lo general muestran correlaciones de débiles a moderadas. Por lo tanto, la pregunta de interés es: ¿cuál es la magnitud

de correlación vivero-campo, o juvenil-adulto, que se puede esperar y, cuáles caracteres son más apropiados para realizar un análisis retrospectivo?

El objetivo de la presente investigación fue identificar las posibles correlaciones juvenil – adulto, basado en la capacidad fotosintética de cinco genotipos evaluados en vivero y en campo, y con ello determinar su potencial para selección temprana de genotipos de *Gmelina arborea*. Para ello se evaluaron los mismos cinco genotipos tanto en vivero como en campo a los 15 meses de edad mediante un análisis retrospectivo.

La evaluación fisiológica de los cinco clones en condición de miniestaquilla enraizada, se realizó en el vivero del Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR), ubicado en la localidad La Palma, distrito Puerto Jiménez, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, zona sur de Costa Rica. Se evaluaron fisiológicamente los clones 1, 2, 5, 6 y 12 de *Gmelina arborea* que forman parte de la colección genética del INISEFOR. Las mediciones fisiológicas se realizaron cuando las miniestaquillas habían enraizado, luego de permanecer por quince días en los mini-túneles, cuando ya estaban listas para salir al ambiente de aclimatación o condiciones de ambiente protegido en vivero semi-abierto.

Se evaluó tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso. Para la evaluación de ambos procesos se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems), en días claros y despejados. El promedio de CO₂ a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue 364,30 ppm ± 16,05 ppm y con temperatura del aire de 30°C dentro de la cubeta. Para las curvas de respuesta de luz se evaluaron 14 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 μmol fotones m⁻² s⁻¹). La evaluación del intercambio gaseoso se realizó a un PAR de 1000 μmol fotones m⁻² s⁻¹ ± 4,57 μmol fotones m⁻² s⁻¹, las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

La evaluación fisiológica de los cinco clones en plantación a 15 meses de edad se realizó en un ensayo clonal establecido mediante un diseño de bloques completos al azar. Se evaluaron un individuo de los clones 1, 2, 5, 6 y 12 en cada uno de los bloques del 1 al 5, para un total de 25 árboles evaluados. Evaluando tanto la respuesta a la curva de luz de los clones como su desempeño en cuanto al intercambio gaseoso. Para la evaluación de ambos procesos se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems), en días claros y despejados. El promedio de CO_2 a utilizado por el equipo, para la obtención de las variables fotosintéticas, fue $364,30 \text{ ppm} \pm 16,05 \text{ ppm}$ y con temperatura del aire de 30°C dentro de la cubeta. Las mediciones se realizaron en hojas completamente desarrolladas, expandidas e iluminadas, ubicadas en el estrato superior de la copa.

Para las curvas de respuesta de luz se evaluaron 17 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético incidente (0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800, 2000 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La evaluación del intercambio gaseoso se realizó a un PAR de $1000 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1} \pm 4,57 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, las variables fisiológicas obtenidas fueron: fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE).

El análisis estadístico de ambas condiciones se realizó mediante el software InfoStat (2012). Se realizó un análisis de varianza, además de una comparación de medias mediante la prueba Tuckey ($p < 0,05$).

El análisis de las correlaciones vivero – campo pretendió aumentar la precisión de la información que sustenta los paquetes silviculturales de producción, tanto a nivel general de la especie como a nivel específico de genotipos investigados. Al respecto, la fotosíntesis neta en vivero ($P_n\text{-V}$) correlacionó directa y levemente con la conductancia estomática ($G_s\text{-C}$) y transpiración (E-C) ambas en campo, a razón de $r=0,27$ y $r=0,32$ respectivamente. $G_s\text{-C}$ y E-C están ligados directamente a la capacidad fotosintética de las plantas, por lo que, indirectamente, una mayor fotosíntesis neta en vivero estaría ligada a una mayor fotosíntesis en campo ($P_n\text{-$

C). La transpiración en vivero (E-V) se registró una correlación inversa con la fotosíntesis neta (P_n -C), uso eficiente del agua (WUE-C) y con la altura total de los árboles (H_t -C), todos en campo. Esto sugiere, preliminarmente, que genotipos que registren menor transpiración en el vivero se podrían ligar con valores mayores de P_n -C, WUE-C y H_t -C en campo. El uso eficiente de agua en vivero (WUE-V) registró un valor moderado y directo de correlación ($r=0,45$) con la fotosíntesis en campo (P_n -C). El porcentaje de nitrógeno en vivero (%N-V) correlacionó inversamente con P_n -C, G_s -C y las tres variables de crecimiento (DAP-C, H_t -C, V_t -C). Se presume que en el estadio de vivero las plantas invierten sus asimilados en la formación de tejidos como las raíces y no tanto en las hojas, además de la poca cantidad de agua disponible en el ambiente de mini-túnel de enraizamiento, lo que posiblemente limitó la absorción del nitrógeno.

Se debería de realizar una exhaustiva caracterización de los parámetros fisiológicos en los distintos estadios a nivel de vivero, donde se podrían controlar mejor los factores ambientales que permitan luego poder correlacionar con parámetros de campo de fácil medición y poder entonces seleccionar tempranamente genotipos superiores en condiciones de campo limitantes.

La eficiencia en el uso del agua en vivero (WUE-V) registró correlaciones positivas, de moderadas a muy fuertes, para todos los genotipos evaluados, con P_n -C y WUE-C. El mismo parámetro en campo (WUE-C) correlacionó moderado y directo con la P_n -C ($r=0,5$), mientras que con G_s -C y E-C fue inversa y fuerte ($r=-0,66$ y $r=-0,82$ respectivamente). La misma relación se presentó para WUE-V con P_n -V y E-V. El contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas en vivero (Cloro-V) correlacionó directamente con P_n -C, lo que indica que una sencilla medición del contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas, utilizando un SPAD-502, podría ayudar a discriminar cuáles genotipos presentarían una mayor fotosíntesis neta en campo. La altura total de las plantas en vivero (H_t -V) no debería ser utilizado para selección temprana al no presentar correlación consistente con los caracteres dasométricos.

Las correlaciones registradas para la especie *Gmelina arborea* en general, aunque en muchos casos sean bajas o pobres, serán de gran utilidad en el programa de mejoramiento para la especie del INISEFOR-UNA. Además, con éstos resultados queda latente la hipótesis que es posible encontrar variables fisiológicas con las que se pueda llevar a cabo una selección temprana de los genotipos más deseables. Se debe ser cauteloso al intentar seleccionar utilizando información a edades tan tempranas, sino hasta que los genotipos hayan expresado completamente su fenotipo mediante la interacción con las condiciones ambientales. Además el estudio de un solo parámetro no garantiza la selección.

Es necesario determinar si las variables fisiológicas son heredables mediante un análisis genético, para el cual se necesita una muestra experimental mayor.

Introducción

El desarrollo de materiales genéticos superiores puntualiza en la necesidad de identificar los criterios para la selección temprana de genotipos que presenten rápido crecimiento a una edad temprana. Los parámetros morfológicos y fisiológicos que correlacionen principalmente con tasas de crecimiento en campo, han sido vistos y analizados como indicadores tempranos de desarrollo en el campo de genotipos superiores.

La puesta a punto de sistemas de selección temprana puede ser de gran utilidad para acortar los ciclos de mejora y con ello aumentar la ganancia obtenida por unidad de tiempo (Zas *et al.* 2005), sin sacrificar la ganancia genética (Adams *et al.* 2001). La principal utilidad de seleccionar a edades tempranas radica en eliminar los genotipos, que registran valores en los parámetros deseables por debajo de niveles aceptables, antes del establecimiento de ensayos de campo, con lo que se reduce el costo de los mismos y se aumenta la eficiencia estadística (Adams *et al.* 2001).

Para Zas *et al.* (2005), comparar el comportamiento juvenil en vivero y el comportamiento adulto de genotipos en campo mediante ensayos instalados previamente, es decir estudios retrospectivos, se convierte en la principal alternativa en la búsqueda de caracteres juveniles apropiados que maximicen la correlación genética vivero-campo.

Sin embargo, de antemano se apunta que las correlaciones entre parámetros morfológicos y fisiológicos y su crecimiento en el campo son por lo general pobres (Blake y Bevilacqua 1990). Las correlaciones juvenil-adulto basadas en parámetros fisiológicos generalmente resultan muy bajas, altamente variables entre sitios e incluso negativas (Zas *et al.* 2005), principalmente en cultivos juveniles, ya que el genotipo aún no ha expresado algunos de sus rasgos a consecuencia de la interacción genotipo-ambiente a edades tempranas (Adams *et al.* 2001, Codesido *et al.* 2012). Dentro de las principales causas ofrecidas para explicar dicho comportamiento encontrado en trabajos previos (Blake y Bevilacqua 1990, Adams *et al.* 2001, Zas *et al.* 2005, Flood *et al.* 2011, Aspinwall *et al.* 2011)

se encuentra la evaluación de material genético en condiciones extremas de invernadero, el escaso número de genotipos evaluados, las muestras experimentales pequeñas y la fuerte interacción genotipo x ambiente principalmente de los árboles en campo. Retuerto *et al.* (2003) justifica muestras pequeñas en la mayor dificultad técnica en recoger datos sobre procesos fisiológicos, por lo que la mayoría de estudios se han centrado fundamentalmente en los caracteres basados en componentes morfológicos. Sin embargo, uno de los principales errores que se cometen es pretender extrapolar resultados de escalas temporales pequeñas a escalas temporales grandes (Retuerto *et al.* 2003).

Por otra parte, resultados de estudios retrospectivos en los que el rendimiento de las familias en la evaluación temprana se compara con el mismo en ensayos de campo previamente establecidos, han sido reportados para coníferas (varios autores, citados por Adams *et al.* 2001). Por lo general muestran correlaciones de débiles a moderadas. Por lo tanto, la pregunta de interés es: ¿cuál es la magnitud de correlación vivero-campo, o juvenil-adulto, que se puede esperar y, cuáles caracteres son más apropiados para realizar un análisis retrospectivo?

El objetivo de la presente investigación fue identificar las posibles correlaciones juvenil – adulto, basado en la capacidad fotosintética de cinco genotipos evaluados en vivero y en campo, y con ello determinar su potencial para selección temprana de genotipos de *Gmelina arborea*. Para ello se evaluaron los mismos cinco genotipos tanto en vivero como en campo a los 15 meses de edad mediante un análisis retrospectivo.

Materiales y métodos

Material experimental

El material vegetal utilizado en éste estudio para la evaluación del comportamiento fotosintético, tanto en vivero como en campo, consistió de cinco genotipos de *Gmelina arborea*, que forman parte de la colección genética del programa de mejoramiento del Instituto de Investigación y Servicios Forestales de la Universidad Nacional (INISEFOR-UNA).

Evaluación en vivero

La producción del material de *Gmelina arborea* se llevó a cabo en el vivero de multiplicación vegetativa del INISEFOR-UNA. Fueron reproducidos a partir de jardines clonales, acorde con los protocolos usuales utilizados por el INISEFOR-UNA (Abrahams y Vassart 2011). Las mini-estaquillas evaluadas se encontraban en su primer periodo de crecimiento, es decir listas para salir de los mini-túneles de enraizamiento al área de aclimatación (vivero semi-abierto).

Evaluación en campo

Los árboles evaluados provinieron de un ensayo clonal establecido por el INISEFOR-UNA el 6 de setiembre del 2011. El ensayo tiene un diseño experimental de bloques completos al azar, donde se prueban 15 de los clones que forman parte de la colección genética del INISEFOR-UNA. Fueron establecidos seis individuos de cada clon por bloque, en parejas, es decir 3 parejas de cada clon por cada bloque y repetidos en seis bloques. Se evaluó un individuo de cada uno de los cinco genotipos en cada uno de los bloques del 1 al 5, para un total de 25 árboles evaluados. Los árboles fueron evaluados cuando cumplieron 15 meses de edad.

Medición intercambio gaseoso

Las mediciones se realizaron en días claros y despejados con una temperatura del aire de 30 °C dentro de la cubeta. En ambos estadíos investigados (mini-estaquillas

enraizadas en vivero y plantación a los 15 meses) la evaluación del intercambio gaseoso se realizó mediante un sistema portátil de fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems, USA) (Figura 3) con una cubeta PLC6 a una concentración de CO₂ de 366,16 ppm ± 7,05 ppm, e intensidad lumínica de 1000 μmol m⁻² s⁻¹, con el objetivo principal de evitar la foto inhibición (Evans y Poorter 2001). Los parámetros fisiológicas obtenidos para la determinación de las posibles correlaciones entre ambos estadíos fueron: fotosíntesis neta ($A_n = \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), conductancia estomática ($G_s = \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiración ($E = \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y uso eficiente del agua ($WUE = \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En el caso de las miniestaquillas en vivero las mediciones se realizaron en el primer par nuevo de hojas con pleno desarrollo de cada planta (Evans y Poorter 2001), la misma se rotuló para evaluarse la misma en cinco ocasiones a distintas horas del día. Para el estadío de plantación a los 15 meses de edad las mediciones de intercambio gaseoso fueron realizadas en una hoja, completamente expandida, del tercer par de una rama ubicada en el estrato superior de la copa (Evans y Poorter 2001, Rojas *et al.* 2012).

En ambos estadíos de desarrollo de los clones se analizaron cinco rametos por genotipo.

Determinación cantidad de clorofila

La medición de clorofila se realizó con el equipo SPAD-502, en el primer par nuevo de hojas con pleno desarrollo de cada planta. Se evaluaron cinco rametos por cada genotipo y se reportó el promedio de cinco registros por hoja por cada rameto.

Determinación del porcentaje de nitrógeno en hojas

El porcentaje de nitrógeno en las miniestaquillas enraizadas en vivero (%N-V) fue obtenido de la siguiente manera:

- %N-V: se llevó a cabo la digestión de 0.1 gramos para cinco hojas, de plantas distintas, de cada genotipo. Posteriormente se dejaron enfriar cada

una de las muestras y se le agregó agua. Finalmente se titularon con H₂SO₄ y con base en los mm de ácido sulfúrico se calcula el % de nitrógeno.

Junto con la primera medición del intercambio gaseoso en las miniestaquillas enraizadas en vivero se midió su altura total (H_t-V), desde la base hasta el ápice utilizando una regla.

Parámetros de crecimiento evaluados en campo

Se realizó un censo de todos los genotipos del ensayo en campo. Del cual se obtuvo un promedio para cada uno de los cinco genotipos evaluados en el presente estudio, es decir el valor promedio de cada uno de los parámetros que a continuación se detallan, por cada bloque y para cada genotipo.

- Diámetro altura de pecho (DAP): se midió el diámetro normal (a 1.3 m) para cada árbol utilizando cinta diamétrica.
- Altura total (H_t): Se estimó mediante la utilización del clinómetro, obteniendo el ángulo a la base del árbol y otro al ápice del mismo, desde una distancia de 10 m para todas las observaciones. En oficina, mediante una fórmula matemática se obtiene dicha altura.
- Volumen total con corteza (V_t): se estimó mediante la función:

$$V_t = (DAP/100)^2 * 0,7854 * H_t * 0,65$$

A continuación se presentan los parámetros evaluados para cada genotipo en ambas condiciones, a partir de los cuales se determinaron las correlaciones vivero – campo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Caracteres evaluados en vivero y campo para determinar correlaciones

| CARACTERES EVALUADOS EN VIVERO | | CARACTERES EVALUADOS EN CAMPO | |
|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| ABREVIATURA | SIGNIFICADO | ABREVIATURA | SIGNIFICADO |
| P _n -V | Fotosíntesis neta en vivero | P _n -C | Fotosíntesis neta en campo |
| G _s -V | Conductancia estomática vivero | G _s -C | Conductancia estomática campo |

| | | | |
|-------------------|-----------------------------------|-------------------|--------------------------|
| E-V | Transpiración en vivero | E-C | Transpiración en campo |
| WUE-V | Uso eficiente agua vivero | WUE-C | Uso eficiente agua campo |
| %N-V | Porcentaje de nitrógeno en vivero | DAP-C | Diámetro altura de pecho |
| Cloro-V | Contenido clorofila en vivero | H _t -C | Altura total en campo |
| H _t -V | altura total en vivero | V _t -C | Volumen total en campo |

Correlaciones

Con el valor promedio de cada clon investigado, para cada uno de los parámetros fisiológicos evaluados, se procedió a construir una matriz de correlaciones juvenil (miniestaquilla) – adulto (plantación de 15 meses). A partir de una matriz que contuvo cinco datos de cada uno de los parámetros determinados para cada genotipo evaluado, se realizaron las pruebas de correlación juvenil – adulto (vivero - campo) para dichas variables cuantitativas. El estudio de la correlación juvenil – adulto (J-A) se realizó calculando el coeficiente de correlación de Pearson entre las medias de los parámetros evaluados.

Se reportaron y analizaron las correlaciones obtenidas a dos niveles:

1. a nivel general para la especie, en una sola matriz de correlación que coloca los resultados obtenidos para los caracteres en vivero en una arista de la matriz y los resultados obtenidos en campo en otra arista, dejando para discusión solamente los valores de correlación de Pearson iguales o mayores a 0,50 ($r \geq 0,50$), los cuales se consideran significativos (Figura 16)
2. a nivel de los genotipos evaluados, para lo cual se presenta un cuadro que contiene los coeficientes de correlación de Pearson para cada uno de los parámetros evaluados en vivero vs todos los evaluados en campo, y sus respectivos valores para cada genotipo (Cuadro 7).

En total se evaluaron 7 caracteres tanto en vivero como en campo, es decir un total de 49 posibles correlaciones juvenil - adulto entre los par (Cuadro 7).

Resultados y discusión

La matriz utilizada para las correlaciones incluyó cinco registros de cada parámetro medido en cada genotipo. A continuación se presenta el valor promedio de esos cinco datos registrados, para cada parámetro y en cada genotipo investigado (Cuadro 6).

Cuadro 6. Valores promedio para cada uno de los parámetros en vivero y campo utilizados en la determinación de las correlaciones

| CLON | PARÁMETROS EN VIVERO | | | | | | | PARÁMETROS EN CAMPO | | | | | | |
|------|----------------------|-------------------|------|-------|------|---------|-------------------|---------------------|-------------------|------|-------|-------|-------------------|-------------------|
| | P _n -V | G _s -V | E-V | WUE-V | %N-V | Cloro-V | H _t -V | P _n -C | G _s -C | E-C | WUE-C | DAP | H _t -C | V _t -C |
| 1 | 8,14 | 120,97 | 2,13 | 4,17 | 2,97 | 22,58 | 6,35 | 19,47 | 185,53 | 3,55 | 5,62 | 10,57 | 7,94 | 0,04445 |
| 2 | 9,19 | 150,40 | 2,47 | 3,82 | 2,55 | 23,22 | 6,02 | 22,62 | 230,27 | 4,00 | 5,76 | 11,60 | 8,18 | 0,0525 |
| 5 | 10,15 | 134,03 | 2,31 | 4,53 | 2,23 | 24,92 | 3,90 | 21,36 | 289,53 | 4,98 | 4,31 | 11,92 | 8,47 | 0,0573 |
| 6 | 10,45 | 154,40 | 2,48 | 4,26 | 2,85 | 23,98 | 6,48 | 19,73 | 270,73 | 4,74 | 4,70 | 11,40 | 8,12 | 0,0509 |
| 12 | 10,24 | 154,37 | 2,61 | 4,02 | 2,83 | 23,16 | 7,14 | 21,15 | 273,60 | 4,61 | 4,76 | 11,38 | 8,18 | 0,0504 |

Según Ali *et al.* (2011), la información sobre correlaciones entre caracteres identificados proporciona una oportunidad para la selección de genotipos con rasgos deseables simultáneamente. Al respecto, el mandato de la fisiología es entender cómo las plantas funcionan (Dickman 1991), una vez entendidos los procesos se pueden aplicar los conocimientos tanto para la selección temprana como para completar paquetes silviculturales.

Se presentan las correlaciones encontradas al contrastar los resultados obtenidos para los parámetros evaluados en la miniestaquilla enraizada vivero y los evaluados en plantación a los 15 meses de edad. La matriz de correlaciones de Pearson presentada es a nivel general para la especie (Figura 16).

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|--------------|------------------------|------------------------|------------------------|--------------|---------------------|--------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|--|--|--|--|--|--|
| P_n-C | P_n-C | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| G_s-C | 0,12 (0,57) | G_s-C | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| E-C | -0,03 (0,90) | 0,92 (5,5E-11) | E-C | | | | | | | | | | | | | | | | |
| WUE-C | 0,50 (0,01) | -0,66 (3,6E-04) | -0,82 (4,3E-07) | WUE-C | | | | | | | | | | | | | | | |
| P_n-V | 0,001 (1) | 0,27 (0,18) | 0,32 (0,12) | -0,15 (0,46) | P_n-V | | | | | | | | | | | | | | |
| G_s-V | -0,35 (0,09) | 0,14 (0,51) | 0,18 (0,38) | -0,28 (0,17) | 0,64 (5,6E-04) | G_s-V | | | | | | | | | | | | | |
| E-V | -0,37 (0,07) | 0,07 (0,75) | 0,12 (0,56) | -0,26 (0,21) | 0,61 (1,1E-03) | 0,97 (0,00) | E-V | | | | | | | | | | | | |
| WUE-V | 0,45 (0,02) | 0,12 (0,56) | 0,10 (0,65) | 0,19 (0,36) | 0,07 (0,73) | -0,67 (2,4E-04) | -0,71 (6,2E-05) | WUE-V | | | | | | | | | | | |
| %N-V | -0,38 (0,06) | -0,22 (0,31) | -0,16 (0,45) | -0,13 (0,55) | -0,05 (0,80) | 0,26 (0,23) | 0,28 (0,19) | -0,33 (0,12) | %N-V | | | | | | | | | | |
| CLORO-V | 0,28 (0,19) | 0,09 (0,67) | 0,20 (0,36) | 0,02 (0,92) | 0,10 (0,64) | -0,26 (0,22) | -0,19 (0,38) | 0,22 (0,29) | -0,33 (0,11) | CLORO-V | | | | | | | | | |
| H_i-V | -0,03 (0,87) | 0,18 (0,41) | 0,14 (0,51) | -0,10 (0,63) | 0,20 (0,35) | 0,42 (0,04) | 0,33 (0,12) | -0,27 (0,20) | -0,31 (0,13) | 0,41 (0,05) | H_i-V | | | | | | | | |
| DAP-C | 0,01 (0,95) | -0,0034 (0,99) | 3,2E-03 (0,99) | -0,08 (0,71) | -0,03 (0,91) | 0,19 (0,35) | 0,16 (0,43) | -0,35 (0,08) | -0,28 (0,18) | -0,05 (0,82) | -0,07 (0,73) | DAP-C | | | | | | | |
| H_i-C | 0,13 (0,55) | -0,05 (0,82) | -0,08 (0,69) | 0,07 (0,74) | -0,15 (0,46) | -0,18 (0,38) | -0,20 (35) | -0,07 (0,73) | -0,41 (0,05) | 0,12 (0,57) | -0,15 (0,47) | 0,74 (2,5E-05) | H_i-C | | | | | | |
| V_i-C | 0,07 (0,76) | -0,03 (0,87) | -0,03 (0,89) | -0,03 (0,89) | -0,10 (0,63) | 0,02 (0,92) | -0,01 (0,97) | -0,20 (0,33) | -0,32 (0,12) | -0,04 (0,87) | -0,12 (0,56) | 0,97 (0,00) | 0,82 (4,4E-07) | | | | | | |

Figura 16. Matriz de correlaciones de Pearson juvenil - adulto en parámetros fisiológicos evaluados a nivel general para *Gmelina arborea* Roxb.

No se identificó ninguna correlación entre las variables evaluadas en vivero vs campo que pudiera ser considerada como fuerte, ni de magnitud directa (+), ni de magnitud inversa (-). Las correlaciones más importantes, tanto directas como inversas, se registraron entre variables en la misma condición, es decir vivero vs vivero o campo vs campo.

Correlaciones moderadas, tanto directas como inversas, fueron identificadas entre las variables vivero vs campo evaluadas para *Gmelina arborea* (Figura 16). Las correlaciones que a continuación se describirán aplican solamente en las condiciones que fue evaluado el material, es decir la estaquilla enraizada lista para salir de los mini-túneles al área de aclimatación y los árboles en campo a 15 meses de edad. No se deberían extrapolar a las estaquillas enraizadas y aclimatadas por ejemplo ni a ninguna otra condición de las mismas. Retuerto *et al.* (2003) apuntan que una gran parte de los trabajos ecofisiológicos experimentales fracasan a la hora de no considerar el tiempo como una variable de importancia en su estudio, lo que los lleva a menudo a asumir que las respuestas observadas a escalas temporales cortas son directamente extrapolables a escalas temporales más largas. La interacción genotipo x ambiente en los ensayos de campo, es el factor más importante en la falta de correlaciones juvenil – maduro en plantaciones forestales, ya que las condiciones de campo son un complejo sistema de factores inter-vinculados (Codesido *et al.* 2011, Aspinwall *et al.* 2011).

La tasa de fotosíntesis neta (P_n) siempre ha mostrado un gran interés de poder usarla como un índice del potencial de crecimiento en campo de especies y genotipos (Dickman 1991, Combalicer *et al.* 2010). De ahí que se convierte en uno de los parámetros más importantes sobre los cuales se debería basar la investigación en la búsqueda de variables útiles y prácticas que correlacionen con ella. Para la presente investigación la fotosíntesis en vivero (P_n -V) correlacionó directamente con la conductancia estomática (G_s -C) y transpiración (E-C) en campo, a razón de $r=0.27$ y $r=0.32$ respectivamente. Según Lewis *et al.* (2011), por lo general, la conductancia estomática regula la tasa de fotosíntesis, por lo cual relaciones directas entre ambos caracteres han sido registradas para un

ámbito amplio tanto de especies como de condiciones ambientales. Lo anterior sugiere que a mayor fotosíntesis neta en vivero, mayor será la conductancia estomática y transpiración de los clones en campo. Estas dos variables están ligadas directamente a la capacidad fotosintética de las plantas, por lo que, indirectamente, una mayor fotosíntesis neta en vivero estaría ligada a una mayor fotosíntesis en campo (P_n -C). A pesar de que la relación entre la fotosíntesis en vivero y campo se catalogó como pobre, por lo que ni siquiera aparece en la Figura 16, debido principalmente a tres razones: **1-** la aclimatación de las plantas en vivero a un PAR promedio de apenas una tercera parte de su punto de saturación lumínica en esas condiciones por lo que no le permitió expresar toda su capacidad fotosintética, **2-** la evaluación de los genotipos a edades tan tempranas, **3-** la tendencia de usar la tasa fotosintética por unidad de área o en unas pocas hojas (Flood *et al.* 2011). Las variables P_n y G_s tienen una estrecha correlación ya que el descenso de la actividad fotosintética en respuesta a la falta de agua es consecuencia del cierre estomático a altos niveles de irradiación y temperatura (Corcuera *et al.* 2005). Por su parte, Combalicer *et al.* (2010), identificaron, para cuatro especies tropicales, una fuerte correlación entre el diámetro al cuello de las plantas (en los meses iniciales) y la tasa de fotosíntesis neta; es por ello que en futuros trabajos se debe incluir ésta variables que es de fácil medición en campo, además, el incremento en el diámetro a cualquier altura del árbol está fuertemente relacionado con la acumulación de biomasa en las especies (Combalicer *et al.* 2010).

La conductancia estomática (G_s) es una variable que indica indirectamente el nivel de apertura de los estomas (López *et al.* 2007), es decir entre mayor sea el valor de G_s mayor será el intercambio gaseoso y por ende mayor la tasa de fotosíntesis, siempre y cuando las otras variables fisiológicas no se vean alteradas. Sin embargo, la G_s -V correlacionó moderadamente y de manera inversa con la fotosíntesis neta (P_n -C) y el uso eficiente del agua (WUE-C), ambos en campo. Es decir, que a menor G_s -V mayor P_n -C y WUE-C. Una menor G_s -V implica que los árboles sacrifican, en cierto grado, la elaboración de asimilados para lograr una menor transpiración, mediante el cierre estomático que provoca el descenso

brusco de la fotosíntesis y de la pérdida de agua por transpiración simultáneamente (González *et al.* 2009, Fernández *et al.* 2010, Rojas *et al.* 2012). En el momento de evaluar la mini-estaquilla enraizada de los mini-túneles de enraizamiento (Figura 2) el suministro de agua es mínimo lo que podría explicar la baja tasa de G_s -V registrada. Al igual que en el estudio desarrollado por Aspinwall *et al.* (2011) en pino, en la presente investigación no se registró correlación de G_s con ninguno de los parámetros de crecimiento. Aunque Sojka *et al.* (2005) indican que aún no existe un completo entendimiento de los mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados en el cierre estomático, sin embargo los mismos autores apuntan que por sí sola una deficiencia en potasio puede impedir la apertura estomática en maíz, por lo que se convierte en un factor más a considerar en los estudios con especies forestales y su relación con procesos fotosintéticos. Además pueden existir factores no estomáticos involucrados en la conductancia para *Gmelina arborea*, como la concentración de CO_2 y algunas señales químicas (Farquhar y Sharkey 1982, citado por Rojas *et al.* 2012).

La transpiración es un parámetro de suma importancia para la toma de decisiones, fundamental para la determinación del uso eficiente del agua de las plantas y por ende ligado directamente a la sensibilidad de cada especie y genotipo al estrés hídrico. Corcuera *et al.* (2005) concluyen que el cierre estomático es un mecanismo esencial para reducir las pérdidas de agua por transpiración. Para ésta investigación la transpiración en vivero (E-V) presentó una correlación inversa con la fotosíntesis neta (P_n -C), uso eficiente del agua (WUE-C) y con la altura total de los árboles (H_t -C), todos en campo. Es decir, a menor transpiración en el vivero mayor P_n -C, WUE-C y H_t -C. Este valor es de suma importancia ya que se podría identificar los genotipos que desde el vivero tengan la menor E-V y eventualmente (aún con la necesidad de más investigaciones que reafirmen éstos resultados) ligar ese valor con mayores P_n -C, WUE-C y H_t -C en campo. Un estudio realizado en cuatro especies de eucalipto mostró que los genotipos que crecieron más rápido tenían una mayor capacidad de limitar la pérdida de agua por transpiración, en comparación con los clones de crecimiento más lento, lo que resulta en una mayor eficiencia del uso del agua, es decir se fijan más carbono en la fotosíntesis

por unidad de agua transpirada (Blake y Bevilacqua 1990). Rojas *et al.* (2012) reportaron que las tasas de transpiración disminuyeron con la edad para genotipos de *Gmelina arborea*.

El uso eficiente del agua (WUE) es un parámetro de suma importancia ya que identifica los genotipos que presentan igual o mayor producción con menor consumo de agua. Además, una alta eficiencia en el uso de agua sugiere que la planta manifiesta una alta eficiencia fotosintética (Blake y Bevilacqua 1990). La evaluación de dicho parámetro en vivero (WUE-V) registró un valor de correlación de $r=0,45$ con la fotosíntesis en campo (P_n-C). Dicho valor es importante y sugiere que los genotipos en vivero que registren valores altos de WUE-V, en el campo presentarán valores también altos de P_n-C y probablemente un mayor crecimiento explicado por una capacidad de extender su tasa de crecimiento efectivo durante el año. Esta correlación junto con las descritas en el párrafo anterior se identifican como las más significativas de la presente investigación. La importancia del WUE como parámetro para correlacionar crecimiento y desarrollo queda de manifiesto en el estudio de Blake y Yeatman (1989), citados por Blake y Bevilacqua (1990), quienes investigaron cómo el crecimiento vigoroso de genotipos de rápido crecimiento de pino era explicado por su uso eficiente de agua en el campo, concluyendo que las familias que presentaron mayor WUE (ligado directamente a menor E) exhibieron mayor crecimiento absoluto y relativo. Donde se registró además correlaciones positivas entre la conductancia estomática, tasa de transpiración con el desarrollo del fuste y las raíces. Una mayor eficiencia en el uso de agua revierte gran importancia, ya que los genotipos con mayor tasa de crecimiento por lo general son los más demandantes de agua, utilizando sólo una pequeña parte de ella en la fotosíntesis y la mayoría es enviada a la atmósfera en forma de vapor de agua a través de la transpiración (varios autores, citados por Vanclay 2008). Otro aspecto importante como criterio en programas de mejoramiento, es que los genotipos puede presentar alta eficiencia en el uso del agua, a pesar de bajas tasas fotosintéticas, al evitar eficientemente la pérdida de agua por el cierre estomático (González *et al.* (2009).

La medición de parámetros fisiológicos se debería realizar en los distintos estadíos a nivel de vivero, donde se pueda controlar otras condiciones ambientales que no aumenten el error experimental, para luego poder correlacionarlas con parámetros de campo de fácil medición. Con esto, se podría realizar una mejor selección de los genotipos que de manera temprana manifiesten mayor plasticidad a condiciones de campo limitantes (Dickman 1991), como el estrés hídrico por ejemplo, que le permitirían sobrevivir y competir con éxito en distintas condiciones medioambientales (Corcuera *et al.* 2005).

El porcentaje de nitrógeno en vivero (%N-V) correlacionó inversamente con P_n -C, G_s -C y las tres variables de crecimiento (DAP-C, H_t -C, V_t -C). Dicha relación sugiere que en el estadío de vivero evaluado, las plantas invierten sus asimilados prioritariamente en la formación de tejidos como las raíces y no tanto en las hojas. Esta observación permitiría deducir que las plantas que invirtieron muchos asimilados en las hojas van al campo con un menor sistema radicular, con lo cual podría explicarse la correlación inversa vivero vs campo para las anteriores variables. Otro posible aspecto que pudo influir en la baja cantidad de nitrógeno de las plantas en vivero, fue la limitada cantidad de agua disponible en el ambiente de mini-túnel de enraizamiento, lo que pudo limitar la absorción de nitrógeno o también del magnesio por ejemplo. Una situación similar se reportó en el estudio de Blake y Bevilacqua (1990) con cuatro especies de eucalipto. Sin embargo, Evans y Poorter (2001) concluyeron en su investigación con varias especies forestales tropicales, que la capacidad fotosintética está positiva y linealmente relacionada al contenido de nitrógeno por unidad de área foliar.

Además de las anteriores correlaciones vivero - campo también se presentaron otras vivero - vivero y/o campo - campo de importancia para ser anotadas, como el uso eficiente de agua en campo (WUE-C) que correlacionó moderado y directo con la P_n -C ($r=0,5$). Farquhart y Richards (1984), citados por Corcuera *et al.* (2005), apuntan que la WUE generalmente presenta una alta correlación con el crecimiento, sin embargo esta relación puede ser directa o inversa, donde la relación directa entre la WUE y la productividad ha sido observada en el eucalipto.

Mientras que una relación inversa puede presentarse en genotipos que registren alta eficiencia en el uso del agua a pesar de bajas tasas fotosintéticas, al evitar de manera eficiente la pérdida de agua por el cierre estomático (González *et al.* 2009, Pimienta *et al.* 2012). Además la correlación de WUE-C con G_s -C y E-C fue inversa y fuerte, $r=-0,66$ y $r=-0,82$ respectivamente. Dichos datos son muy consistentes con el funcionamiento de los procesos fisiológicos en la mayor parte de las plantas. Un mayor uso eficiente del agua representa una mayor tasa de fotosíntesis y una menor tasa de transpiración. Determinar correlaciones fuertes y directas entre dos caracteres deseables implica la posibilidad de lograr realizar una selección indirecta y simultánea en los genotipos evaluados. La misma relación se presentó para WUE-V con P_n -V y E-V, donde a mayor uso eficiente del agua se presentó una mayor tasa de fotosíntesis y una menor tasa de transpiración, correlaciones esperadas ya que WUE es una variable estimada de la relación P_n/E . La misma tendencia tanto en campo como en vivero le brinda una gran confiabilidad a los resultados obtenidos para ambas condiciones. Corcuera *et al.* (2005) mencionan que la capacidad para producir numerosas raíces que se extiendan ampliamente en el perfil del suelo, se asocia a una mayor resistencia al estrés hídrico y por ende una mejor WUE.

Otra correlación que se presentó tanto en vivero como en campo fue entre G_s y E. En ambas condiciones la correlación fue muy fuerte y positiva (vivero $r= 0,97$, campo $r= 0,92$). Estos resultados manifiestan que a mayor apertura de estomas que favorezcan el intercambio gaseoso, mayor será la pérdida de agua por transpiración. Este comportamiento entre ambos parámetros sugiere que los genotipos podrían presentar estrategias tanto de evitar como de tolerar el estrés provocado por una alta transpiración, para lo cual podría modificar caracteres tanto fisiológicos como morfológicos (Fernández *et al.* 2010). En la Figura 17 se aprecia el grado de similitud en la distribución de ambos caracteres por cada genotipo, lo que explica un nivel de correlación tan alto. Combalicer *et al.* (2010) también registró, para cuatro especies tropicales un coeficiente de correlación entre G_s y E en campo $r= 0,97$. Por su parte el alto coeficiente de correlación entre G_s -V y P_n -V ($r=0,64$) resalta la relación directa que existe entre la apertura

estomática e intercambio gaseoso con la tasa neta de fotosíntesis, teniendo en cuenta que el aumento en la apertura de estomas es una necesidad para incrementar la velocidad de difusión de CO_2 en el interior de las hojas (varios autores, citados por Flores 2012). Esta consistencia en los resultados también indica que el experimento fue desarrollado de manera adecuada y deja aún latente la hipótesis que es posible encontrar variables fisiológicas con las que se pueda llevar a cabo una selección temprana de los genotipos de mayor interés.

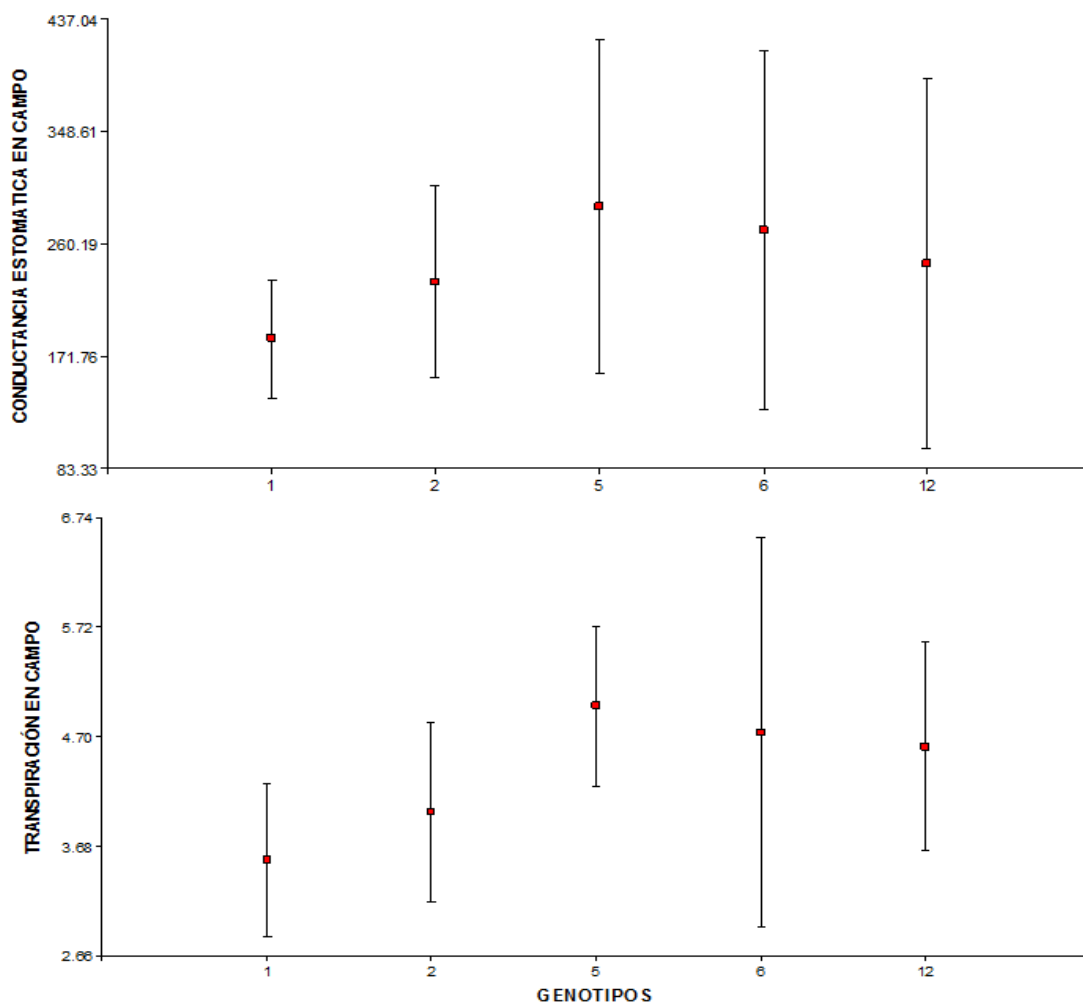


Figura 17. Promedio general y desviación estándar para conductancia estomática (arriba) y transpiración (abajo) por cada genotipo evaluado

La correlación registrada entre la altura de las plantas enraizadas listas para colocarlas en aclimatación (H_t-V), tanto con la conductancia estomática en vivero (G_s-V) como con el porcentaje de nitrógeno en vivero ($\%N-V$) es importante de mencionar. Ambas correlaciones (H_t-V vs $G_s-V= 0,42$ y H_t-V vs $\%N-V= 0,41$) fueron directas, lo que sugiere que a mayor G_s-V y $\%N-V$ mayor será H_t-V . Tener contemplados éstos aspectos en el proceso de producción vegetativa es de suma importancia, ya que se podría evitar mortalidad y problemas de calidad de plantas con sólo conocer el potencial de crecimiento de cada clon en vivero según los valores obtenidos para G_s-V y $\%N-V$. Resultados contrarios reportó Flores (2012) al correlacionar H_t-V vs G_s-V de manera negativa ($r= -0,16$). Sin embargo, la H_t-V no demostró utilidad en el objetivo final al no registrar correlación con ninguno de los caracteres en campo. Adams *et al.* (2001) reportaron en Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) en Oregon – USA, evaluada a los 15 años de edad, correlaciones entre H_t-V y H_t-C que iban desde 0,05 hasta 0,54, mostrando la gran variabilidad de las correlaciones que pueden ser registradas. Blake y Bevilacqua (1990) confirman la dificultad de utilizar la H_t-V para selección temprana, al determinar que las diferencias de tamaño en el momento de la siembra demostraron ser pobres indicadores de crecimiento y rendimiento en cuatro especies de eucalipto, tanto para material de semilla como reproducido vegetativamente.

Flores (2012) evaluó cinco genotipos de *Gmelina arborea* en la zona caribe colombiana, donde identificó correlaciones altas entre caracteres morfológicos en vivero, principalmente entre el peso seco de los tejidos de la planta. Además indicó que el área foliar es una variable importante del crecimiento en éstas condiciones, ya que presentó una correlación alta con la altura y el peso seco del tallo. De la misma manera Fiallos y Forcelini (2011) apuntan la importancia de tomar en cuenta el área foliar como un indicador de selección temprana al encontrar fuertes correlaciones con caracteres de crecimiento. No obstante lo anterior, Flores (2012) apunta que en su investigación en general se presentaron muy bajas correlaciones tanto entre caracteres fisiológicos, a excepción de la P_n-V

con WUE-V, como entre caracteres fisiológicos y morfológicos, similar a lo obtenido en la presente investigación.

En los párrafos anteriores se describieron algunas de las correlaciones registradas entre las variables evaluadas en vivero y en campo para cinco genotipos de *Gmelina arborea*, convirtiéndose en correlaciones para la especie en general. Aunque en muchos casos sean bajas y/o pobres, se muestra que las correlaciones vivero-campo pueden ser útiles en los programas de mejoramiento de árboles (Adams *et al.* 2011). Las correlaciones relacionadas con P_n son las más importantes. Diversas investigaciones de la fotosíntesis en especies forestales han demostrado que proporciona información útil sobre el crecimiento (Orlovich *et al.* 2006, Han 2011).

A continuación se presentan correlaciones registradas a nivel de cada genotipo, para cada uno de los parámetros evaluados en vivero vs los evaluados en campo (Cuadro 7, Cuadro 8, Cuadro 9, Cuadro 10, Cuadro 11, Cuadro 12 y Cuadro 13). Con éste análisis a nivel de genotipos se pretende aumentar la precisión en los paquetes silviculturales de producción tanto a nivel general de la especie, como a nivel de genotipos específicos.

Se resaltaron las correlaciones que mostraran consistencia entre genotipos, es decir, que se presentaran con el mismo signo y de preferencia en magnitud similar para mínimo cuatro de los cinco genotipos evaluados. Se dividieron por colores, las verdes corresponden a las que están acorde con lo reportado en literatura consultada; por su parte las anaranjadas se contraponen.

Cuadro 7. Correlaciones registradas entre la fotosíntesis neta en vivero (P_n -V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|---------------------|--------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| P_n -V | P_n -C | 0,46 | -0,43 | 0,09 | -0,54 | 0,46 |
| | G_s -C | -0,31 | -0,38 | -0,38 | 0,85 | 0,14 |
| | E-C | -0,26 | -0,58 | -0,73 | 0,82 | 0,19 |
| | WUE-C | 0,54 | 0,57 | 0,70 | -0,68 | 0,16 |
| | DAP-C | -0,12 | 0,05 | -0,93 | -0,90 | -0,27 |
| | H_t -C | -0,60 | -0,24 | -0,44 | -0,85 | -0,08 |
| | V_t -C | -0,11 | -0,11 | -0,95 | -0,89 | -0,23 |

P_n -V registró correlación directa con WUE-C para cuatro genotipos, para tres de ellos fue fuerte (clones 1, 2 y 5 con valores de r de 0,54, 0,57 y 0,70 respectivamente) y débil para el clon 12 ($r= 0,16$). P_n -V correlacionó de forma inversa con los tres caracteres dasométricos (DAP-C, H_t -C y V_t -C), lo que es señal de consistencia en los valores registrados; ésta correlación sugiere que las mini-estaquillas enraizadas en vivero, al momento de la evaluación, posiblemente no estaban preparadas ni tenían las condiciones ideales para expresar su potencial fotosintético. Mientras que una vez en el campo sí lo hicieron, de ahí la relación inversa al mostrar mayores valores dasométricos en campo comparados con su fotosíntesis en vivero. Al respecto se debe llevar a cabo mayor investigación, ya que correlaciones similares para diferentes genotipos no significa que siempre presentarán los mismos valores en otras condiciones de sitio (Adams *et al.* 2001).

Cuadro 8. Correlaciones registradas entre la conductancia estomática en vivero (G_s -V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|---------------------|--------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| G_s -V | P_n -C | -0,64 | -0,42 | -0,73 | -0,83 | 0,21 |
| | G_s -C | -0,68 | -0,18 | -0,51 | 0,74 | 0,66 |
| | E-C | -0,57 | -0,20 | -0,75 | 0,73 | 0,74 |
| | WUE-C | 0,14 | 0,04 | -0,21 | -0,77 | -0,56 |
| | DAP-C | 0,80 | 0,44 | -0,33 | -0,64 | -0,87 |
| | H_t -C | 0,31 | -0,47 | -0,31 | -0,70 | -0,70 |
| | V_t -C | 0,77 | 0,23 | -0,41 | -0,66 | -0,83 |

La G_s -V registró correlación inversa con P_n -C y H_t -C, siendo fuertes en ambos casos. Lo anterior sugiere que, al momento de la evaluación las mini-estaquillas enraizadas en el vivero no presentaron grandes flujos de líquidos hacia las hojas, y se podría suponer que estaban invirtiendo más recursos en la formación de su sistema radicular. Al respecto Retuerto *et al.* (2003) indican que las plantas pueden manifestar prioridades en la formación y/o recuperación de tejidos, estructuras o componentes. Además pueden cambiar la fracción de biomasa invertida en hojas, tronco y raíces (Evans y Poorter 2001). Por lo que la suposición realizada se debe corroborar con investigaciones que determinen en cuáles tejidos la planta acumula la mayor cantidad de biomasa en esos estadíos (López *et al.* 2007). Por su parte en el campo se registró un flujo de fluidos importante para mantener los procesos fisiológicos de la planta, de ahí la correlación inversa. Blake y Bevilacqua (1990) sugieren que el mantenimiento de una mayor conductancia estomática en algunos genotipos, hasta finales de la temporada de crecimiento, puede explicar sus mayores tasas de crecimiento.

Cuadro 9. Correlaciones registradas entre la transpiración en vivero (E-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|---------------------|--------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| E-V | P _n -C | -0,65 | -0,46 | -0,69 | -0,85 | 0,11 |
| | G _s -C | -0,61 | -0,25 | -0,60 | 0,81 | 0,40 |
| | E-C | -0,52 | -0,27 | -0,84 | 0,78 | 0,50 |
| | WUE-C | 0,07 | 0,09 | -0,10 | -0,79 | -0,42 |
| | DAP-C | 0,77 | 0,37 | -0,40 | -0,50 | -0,85 |
| | H _t -C | 0,29 | -0,42 | -0,40 | -0,67 | -0,74 |
| | V _t -C | 0,72 | 0,16 | -0,48 | -0,55 | -0,83 |

Al igual que con la G_s-V, las correlaciones inversas y fuertes registradas por E-V con P_n-C y H_t-C tienen mucha concordancia con la literatura, y son muy importantes de resaltar, al sugerir que a menor E-V mayor será P_n-C y H_t-C. Según Corcuera *et al.* (2005) ésta correlación inversa se debe a que el cierre estomático es un mecanismo esencial para reducir las pérdidas de agua por transpiración, con lo que no se ve afectada la tasa de fotosíntesis. La E-V es un carácter sencillo de ser evaluado en vivero, por lo que podría ser de mucha utilidad como un indicador para la selección temprana de genotipos ya que correlacionó fuerte, y según lo esperado, con esos dos caracteres muy importantes en campo (P_n-C y H_t-C).

Cuadro 10. Correlaciones registradas entre la eficiencia en el uso del agua en vivero (WUE-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|---------------------|--------------------|-----------|-------|------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| WUE-V | P _n -C | 0,94 | 0,26 | 0,84 | 0,67 | 0,21 |
| | G _s -C | 0,47 | -0,01 | 0,59 | -0,21 | -0,57 |
| | E-C | 0,41 | -0,17 | 0,75 | -0,20 | -0,66 |
| | WUE-C | 0,21 | 0,42 | 0,34 | 0,39 | 0,81 |
| | DAP-C | -0,88 | -0,52 | 0,18 | -0,38 | 0,98 |

| | | | | | |
|-------------------|-------|-------|------|-------|------|
| H _t -C | -0,73 | 0,30 | 0,34 | -0,03 | 0,96 |
| V _t -C | -0,84 | -0,37 | 0,27 | -0,27 | 0,98 |

Otro caracter que será muy importante darle seguimiento en vivero para la selección temprana es la WUE-V, dado que se registraron correlaciones directas, de moderadas a muy fuertes y para todos los genotipos evaluados con P_n-C y WUE-C. Además la correlación directa y fuerte entre WUE-V y WUE-C (r= 0,81 clon 12) es una de las de mayor interés en la identificación de genotipos que se adapten a condiciones con menor disponibilidad de agua. Este valor de correlación fue muy similar al reportado por Flores (2012, r= 0,93), también para plantas de melina aclimatadas a condiciones de vivero. En lo que respecta a la correlación entre WUE-V y P_n-C (r= 0,94 clon 1), Farquhart y Richards (1984), citados por Corcuera *et al.* (2005), apuntan que la WUE generalmente presenta una alta correlación con productividad en campo, pudiendo ser positiva o negativa. Una correlación positiva entre la WUE y la productividad ha sido registrada en eucalipto.

Cuadro 11. Correlaciones registradas entre el porcentaje de nitrógeno foliar en vivero (%N-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|---------------------|--------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| %N-V | P _n -C | 0,08 | -0,92 | -0,35 | -0,43 | -0,25 |
| | G _s -C | 0,40 | -0,78 | -0,47 | -0,18 | 0,38 |
| | E-C | 0,43 | -0,64 | -0,73 | -0,06 | 0,45 |
| | WUE-C | -0,40 | 0,19 | 0,22 | -0,29 | -0,66 |
| | DAP-C | -0,26 | -0,26 | -0,74 | 0,75 | -0,67 |
| | H _t -C | -0,70 | -0,70 | -0,51 | 0,78 | -0,72 |
| | V _t -C | -0,52 | -0,52 | -0,79 | 0,80 | -0,68 |

Para el %N-V se identificaron cuatro correlaciones dignas de resaltar al presentarse en cuatro de los cinco genotipos evaluados. El %N-V correlacionó de

forma inversa con P_n -C, DAP-C, H_t -C y V_t -C, variando desde moderado hasta muy fuerte ($r = -0.25$ hasta -0.92). Estos valores sugieren que, aunque el contenido de nitrógeno en las hojas en vivero sea pequeño, el desarrollo dasométrico de éstos genotipos en campo será alto. Posiblemente, porque en este estadio inicial de la planta sus hojas aún no contienen suficiente nitrógeno, ya que está apenas desarrollando su sistema radicular para tomar ese nutriente del sustrato en el que se está desarrollando. La anterior correlación entre %N-V con los caracteres dasométricos también se podría analizar en el sentido de que, a mayor contenido de nitrógeno en las hojas de las mini-estaquillas en vivero, menor será el desarrollo dasométrico en campo. Probablemente la planta se ocupó más por acumular nitrógeno en sus hojas que en formar su sistema radicular, por lo que no vá tan preparada para establecerse y desarrollarse en el campo en éste primer año donde fue realizada la evaluación en los árboles. Otro aspecto que aporta a la explicación es la limitada cantidad de agua disponible en el ambiente de mini-túnel de enraizamiento, según el protocolo de reproducción, donde se desarrollaron las mini-estaquillas enraizadas, lo que pudo limitar la absorción de nitrógeno o de magnesio debido al lento movimiento de los minerales en el sustrato. La misma situación se presentó en los estudios desarrollados por Blake y Bevilacqua (1990) con cuatro especies de eucalipto y Combalicer *et al.* (2010) con cuatro especies tropicales. Indistintamente del enfoque que se le dé a la correlación enunciada, se deben realizar posteriores investigaciones que liguen el comportamiento de las plantas en vivero con los tejidos en los que esté acumulando mayor cantidad de biomasa, ya que las plantas pueden manifestar prioridades a la hora de formar tejidos nuevos o recuperar daños en estructuras (Retuerto *et al.* 2003), o cambiar la fracción de biomasa invertida en hojas, tallo y raíces (Evans y Poorter 2001).

Cuadro 12. Correlaciones registradas entre el contenido de clorofila en vivero (Cloro-V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|------------------|-------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| CLORO-V | P _n -C | 0,29 | 0,29 | 0,65 | 0,13 | 0,29 |
| | G _s -C | 0,14 | 0,14 | -0,15 | 0,69 | -0,73 |
| | E-C | 0,26 | 0,26 | -0,12 | 0,64 | -0,64 |
| | WUE-C | -0,22 | -0,22 | 0,83 | -0,29 | 0,74 |
| | DAP-C | -0,38 | -0,38 | -0,43 | -0,71 | 0,19 |
| | H _t -C | 0,21 | 0,21 | -0,34 | -0,61 | 0,19 |
| | V _t -C | -0,23 | -0,23 | -0,38 | -0,68 | 0,18 |

La fluorescencia de clorofila ha sido empleada como herramienta para determinar la capacidad fotosintética, principalmente en condiciones de estrés hídrico. La determinación de su valor se ve afectado por bajos valores de humedad relativa y altos valores tanto de temperatura como de irradiación (González *et al.* 2009), para *Gmelina arborea* también ha sido reportada que es afectada por la edad (Rojas *et al.* 2012). Al respecto, Pimienta *et al.* 2012, concluyen que, en condiciones de estrés por sequía o altas temperaturas e irradiaciones, la disminución en el contenido de clorofila es considerado un mecanismo adaptativo para disminuir la absorción de la luz y así reducir la fotoinhibición. En la presente investigación el contenido de clorofila en las hojas de las mini-estaquillas enraizadas en vivero (Cloro-V) correlacionó directamente con P_n-C, dicho patrón se registró consistentemente para los cinco genotipos evaluados, lo que indica que una sencilla medición del contenido de clorofila en las hojas de las mini-estaquillas enraizadas, utilizando un SPAD-502, podría ayudar a discriminar cuáles genotipos, eventualmente, registrarían una mayor fotosíntesis neta en campo. Posteriores investigaciones deberán determinar los niveles mínimos y máximos de éste parámetro para discriminar y seleccionar tempranamente.

Si bien es cierto la correlación entre Cloro-V y P_n -C ha sido catalogada como criterio importante en la posibilidad de selección temprana, en la presente investigación la P_n -C registró correlaciones débiles con los caracteres dasométricos, por lo que se debe determinar en cuáles tejidos, los árboles a 15 meses de edad, están acumulando la mayor cantidad de biomasa producto de la correlación directa apuntada. Una posible explicación es que los árboles a edades tempranas en plantación podrían estar invirtiendo mayor energía tanto en su sistema radicular como en su área foliar, con el objetivo de colonizar la mayor cantidad de espacio tanto aéreo como subterráneo y así, ganar la carrera por la competencia de recursos. Lo que les daría una ventaja competitiva en el establecimiento definitivo en los primeros años. Esta hipótesis se puede afirmar mediante la correlación inversa entre Cloro-V con DAP-C y V_t -C, para cuatro de los cinco genotipos evaluados. Sin embargo, esta correlación inversa debe analizarse con cuidado, ya que no necesariamente para árboles a los 15 meses de edad, con valores altos de P_n -C significará mayores valores de DAP-C y V_t -C. Por el contrario, Combalicer *et al.* (2010) reportan correlaciones fuertes para cuatro especies tropicales en campo, entre P_n y el contenido de clorofila, altura y diámetro al cuello de $r = 0,96$, $0,51$ y $0,55$ respectivamente. De la misma manera Woo (2003) reportó altas correlaciones entre la tasa de fotosíntesis neta y el contenido de clorofila. Por otra parte, Retuerto *et al.* (2003), apuntan que las estructuras reproductivas actúan como importantes sumideros de fotoasimilados, por lo que se debe dar la atención a la teoría de fuente – sumidero para explicar dónde la planta los dirige.

Cuadro 13. Correlaciones registradas entre la altura total de las plantas en vivero (H_t -V) y los parámetros de campo evaluados para cinco genotipos de *Gmelina arborea*.

| VARIABLES VIVERO | VARIABLES CAMPO | GENOTIPOS | | | | |
|---------------------|--------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 5 | 6 | 12 |
| H_t -V | P_n -C | 0,27 | 0,27 | 0,39 | -0,34 | 0,42 |
| | G_s -C | 0,47 | 0,47 | 0,12 | 0,29 | 0,96 |
| | E-C | 0,30 | 0,30 | -0,27 | 0,41 | 0,95 |
| | WUE-C | -0,09 | -0,09 | 0,68 | -0,57 | -0,57 |
| | DAP-C | 0,81 | 0,81 | -0,88 | 0,03 | -0,50 |
| | H_t -C | -0,25 | -0,25 | -0,08 | 0,39 | -0,27 |
| | V_t -C | 0,73 | 0,73 | -0,87 | 0,19 | -0,44 |

Finalmente, la altura total en vivero (H_t -V) correlacionó directamente con las variables P_n -C, G_s -C y E-C. Lo que es consistente con la literatura, ya que al presentarse una mayor fotosíntesis también debe haber una mayor conductancia estomática así como una mayor transpiración también, debido a la apertura de estomas. Sin embargo, H_t -V no debería ser utilizado para selección temprana al no presentar correlación consistente con los caracteres dasométricos.

Estos resultados refuerzan la premisa de ser cautelosos al intentar seleccionar utilizando información a edades tan tempranas, sino hasta que los genotipos hayan expresado completamente su fenotipo mediante la interacción con las condiciones ambientales. Por otra parte, las correlaciones identificadas ofrecen la posibilidad de seguir desarrollando investigaciones para la selección y mejora de los genotipos destinados a plantaciones forestales a nivel productivo y en distintas condiciones edafoclimáticas. También dejan muy claro que el estudio de un solo parámetro no garantiza la selección, por lo que se deben de identificar los parámetros tanto morfológicos como fisiológicos útiles y prácticos, que aporten a la toma de decisiones temprana en genotipos. El rango de variación de cada uno de los parámetros identificados entre genotipos, implicaría distintas estrategias de

adaptación entre ellos, lo que debe ser tomado en cuenta en los criterios de selección identificados, y sus respectivos valores mínimos y máximos, en función de los objetivos del programa de mejoramiento genético (Fernández *et al.* 2010).

La presente investigación ha permitido mostrar al menos de forma parcial el comportamiento fisiológico de cinco genotipos de *Gmelina arborea*, información que será de gran utilidad en estudios posteriores, principalmente porque son pocos los estudios tanto en vivero como en campo que han incorporado los caracteres fisiológicos para especies forestales tropicales Retuerto *et al.* (2003). Sin embargo, es necesario determinar si las variables fisiológicas son heredables mediante un análisis genético, para el cual se necesita una muestra mayor (Flood *et al.* 2011). Los resultados aquí brindados comprueban la teoría de Dickman (1991) quien apuntó que el análisis de los caracteres fisiológicos permitirá a los criadores y genetistas la oportunidad de mover su trabajo de un nivel más empírico de prueba y error, a un nivel más teórico – práctico para que puedan ser más efectivos y precisos en el alcance de sus objetivos.

Conclusiones y recomendaciones

El análisis de las correlaciones vivero – campo pretendió aumentar la precisión de la información que sustenta los paquetes silviculturales de producción, tanto a nivel general de la especie como a nivel específico de genotipos evaluados. Al respecto el análisis de las correlaciones vivero – campo para la especie en general deja las siguientes conclusiones:

- La tasa de fotosíntesis neta (P_n) se convierte en uno de los parámetros más importantes sobre los cuales se debería basar la investigación de variables prácticas en campo que correlacionen con ella. La fotosíntesis neta en vivero (P_n -V) correlacionó directa y levemente con la conductancia estomática (G_s -C) y transpiración (E-C) ambas en campo, a razón de $r=0,27$ y $r=0,32$ respectivamente. G_s -C y E-C están ligados directamente a la capacidad fotosintética de las plantas, por lo que, indirectamente, una mayor fotosíntesis neta en vivero estaría ligada a

una mayor fotosíntesis en campo (P_n-C), a pesar de que la correlación entre la fotosíntesis en vivero y campo se catalogó como pobre debido principalmente a tres razones: **1-** la aclimatación de las plantas en vivero a un PAR promedio de apenas una tercera parte de su punto de saturación lumínica, **2-** la evaluación de los genotipos a edades tan tempranas, **3-** la tendencia de usar la tasa fotosintética por unidad de área o en unas pocas hojas.

- La G_s-V correlacionó moderadamente y de manera inversa con la fotosíntesis neta (P_n-C) y el uso eficiente del agua ($WUE-C$), ambos en campo. Es decir, que a menor G_s-V mayor P_n-C y $WUE-C$. En el momento de evaluar la mini-estacilla enraizada de los mini-túneles de enraizamiento (Figura 2) el suministro de agua es mínimo de ahí la baja tasa de G_s-V . Pueden existir factores no estomáticos involucrados en la conductancia para *Gmelina arborea*, como la concentración de CO_2 y algunas señales químicas (Farquhar y Sharkey 1982, citado por Rojas *et al.* 2012).

- En cuanto a la transpiración en vivero ($E-V$) se registró una correlación inversa con la fotosíntesis neta (P_n-C), uso eficiente del agua ($WUE-C$) y con la altura total de los árboles (H_t-C), todos en campo. Es decir, preliminarmente, aún con la necesidad de más investigaciones que reafirmen éstos resultados, genotipos que registren menor transpiración en el vivero se podrían ligar con valores mayores de P_n-C , $WUE-C$ y H_t-C en campo.

- La evaluación del uso eficiente de agua en vivero ($WUE-V$) registró un valor moderado y directo de correlación ($r=0,45$) con la fotosíntesis en campo (P_n-C). Representa que los genotipos en vivero que presenten valores altos de $WUE-V$, en el campo presentarán valores altos de P_n-C .

- La medición de parámetros fisiológicos se debería de realizar en los distintos estadíos a nivel de vivero, donde se podrían controlar mejor los factores ambientales que permitan luego poder correlacionar con parámetros de campo de fácil medición y poder entonces seleccionar tempranamente genotipos superiores en condiciones de campo limitantes.

- El porcentaje de nitrógeno en vivero ($\%N-V$) correlacionó inversamente con P_n-C , G_s-C y las tres variables de crecimiento ($DAP-C$, H_t-C , V_t-C). Se presume

que en el estadio de vivero las plantas invierten sus asimilados en la formación de tejidos como las raíces y no tanto en las hojas, además de la poca cantidad de agua disponible en el ambiente de mini-túnel de enraizamiento, lo que posiblemente limitó la absorción del nitrógeno.

- El uso eficiente de agua en campo (WUE-C) correlacionó moderado y directo con la P_n -C ($r=0,5$), mientras que con G_s -C y E-C fue inversa y fuerte ($r=-0,66$ y $r=-0,82$ respectivamente). La misma relación se presentó para WUE-V con P_n -V y E-V.

- Otra correlación que se presentó tanto en vivero como en campo fue entre G_s y E. En ambas condiciones la correlación entre ambas fue muy fuerte y directa (vivero $r= 0,97$, campo $r= 0,92$). Con éstos resultados queda latente la hipótesis que es posible encontrar variables fisiológicas con las que se pueda llevar a cabo una selección temprana de los genotipos más deseables.

- Se registró correlación entre la altura de las plantas enraizadas listas para colocarlas en aclimatación (H_t -V), tanto con la conductancia estomática en vivero (H_t -V vs G_s -V $r= 0,42$), como con el porcentaje de nitrógeno en vivero (H_t -V vs %N-V $r= 0,41$), lo que indica que a mayor G_s -V y %N-V mayor será H_t -V.

- Las correlaciones registradas para la especie *Gmelina arborea* en general, aunque en muchos casos sean bajas o pobres, serán de gran utilidad en el programa de mejoramiento para la especie del INISEFOR-UNA.

- P_n -V registró correlación directa con WUE-C para cuatro genotipos, para tres de ellos fue fuerte (clones 1, 2 y 5) y débil para el clon 12. El mismo parámetro correlacionó de forma negativa con los tres caracteres dasométricos (DAP-C, H_t -C y V_t -C), indicando que las mini-estaquillas enraizadas en vivero, en el momento de la evaluación, no estaban preparadas ni tenían las condiciones ideales para expresar su potencial fotosintético.

- Tanto G_s -V como E-V correlacionaron de manera inversa y fuerte con P_n -C y H_t -C. Es importante de resaltar que a menor E-V mayor será P_n -C y H_t -C.

- Otro caracter muy importante de darle seguimiento en vivero es WUE-V, se registraron correlaciones directas, de moderadas a muy fuertes, para todos los genotipos evaluados, entre dicho caracter con P_n -C y WUE-C.

- El %N-V correlacionó de forma negativa con P_n -C, DAP-C, H_t -C y V_t -C, variando desde moderado hasta muy fuerte. No necesariamente un contenido de nitrógeno bajo en vivero implique un desarrollo dasométrico en campo bajo también, por el contrario las plantas que en vivero registren valores bajos de contenido de nitrógeno en las hojas significa que le están dando más énfasis al desarrollo de su sistema radicular para estar más preparada para establecerse y desarrollarse en el campo en éste primer año donde fue realizada la evaluación de los árboles.

- En la presente investigación el contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas en vivero (Cloro-V) correlacionó directamente con P_n -C, lo que indica que una sencilla medición del contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas, utilizando un SPAD-502, podría ayudar a discriminar cuáles genotipos presentarían una mayor fotosíntesis neta en campo.

- La altura total en vivero (H_t -V) correlacionó directamente con las variables P_n -C, G_s -C y E-C. Sin embargo, H_t -V no debería ser utilizado para selección temprana al no presentar correlación consistente con los caracteres dasométricos.

- Se debe ser cauteloso al intentar seleccionar utilizando información a edades tan tempranas, sino hasta que los genotipos hayan expresado completamente su fenotipo mediante la interacción con las condiciones ambientales. Además el estudio de un solo parámetro no garantiza la selección, por lo que se deben de identificar los parámetros tanto morfológicos como fisiológicos que aporten más a la toma de decisiones temprana en genotipos.

- El rango de variación de cada uno de los parámetros identificados entre genotipos, implicaría distintas estrategias de adaptación entre ellos, lo que debe ser tomado en cuenta en los criterios de selección identificados, y sus respectivos valores mínimos y máximos, en función de los objetivos del programa de mejoramiento genético.

- La presente investigación ha permitido mostrar al menos de forma parcial el comportamiento fisiológico de cinco genotipos de *Gmelina arborea*, información base que será de gran utilidad en estudios posteriores. Sin embargo, es necesario

determinar si las variables fisiológicas son heredables mediante un análisis genético, para el cual se necesita una muestra mayor.

Bibliografía

- Abrahams, I; Vassart, N. 2011. Variaciones en la temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa en la clonación por esquejes de Melina en cinco ambientes diferentes de vivero en Puerto Jiménez de Golfito. Proyecto graduación bachillerato. Ing. Forestal. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional. 43 p.
- Adams, W; Aitken, S; Joyce, D; Howe, G; Vargas, J. 2001. Evaluating efficacy of early testing for stem growth in coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*. 50(3-4): 167-175.
- Aspinwall, M; King, J; Domec, J; McKeand, S. 2011. Leaf-level gas-exchange uniformity and photosynthetic capacity among loblolly pine (*Pinus taeda* L.) genotypes of contrasting inherent genetic variation. *Tree Physiology*. 31: 78-91.
- Blake, T; Bevilacqua, E. 1990. Early selection of Fast-growing eucalyptus clones and species. *IPEF International*. 26-34.
- Codesido, V; Zas, R; Fernández, J. 2012. Juvenil – mature genetic correlations in *Pinus radiata* D. Don. under different nutrient x water regimes in Spain. 131(2): 297-305.
- Combalicer, M; Lee, D; Woo, S; Lee, Y; Jang, Y. 2010. Early growth and physiological characteristics of planted seedlings in La Mesa Dam Watershed, Philippines. *The Philippines Agricultural Scientist* 88(3): 305-316.
- Corcuera, L; Maestro, C; Notivol, E. 2005. La ecofisiología como herramienta para la selección de clones más adaptados y productivos en el marco de una

- selvicultura clonal con chopos. Invest. Agrar: Sistema Recursos Forestales. 14:(3) 394-407.
- Dickmann, D. 1991. The role of physiology in forest tree improvement. *Silva Fennica*. 25(4): 248-256.
- Evans, J; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24: 755-767.
- Fernández, M; Tapias, R; Alesso, P. 2010. Adaptación a la sequía y necesidades hídricas de *Eucalyptus globulus* Labill. En Huelva. Bol. Inf. CIDEU. 8(9): 31-41.
- Fiallos, G.F.; Forcelini, C.A. 2011. Peso de hojas como herramienta para estimar área foliar en soya. *Ciencia y Tecnología* 4(1): 13-18.
- Flood, P; Harbinson, J; Aarts, M. 2011. Natural genetic variation in plant Photosynthesis. *Trends in Plant Science* 16(6): 327-335.
- Flores, G. 2012. Comportamiento fisiológico, crecimiento juvenil y potencial de selección temprana en una colección clonal de *Gmelina arborea* Roxb. en la empresa 3F, Córdoba, Colombia. Tesis Lic. Ing.Forestal.Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 92 p.
- González, A; Villalobos, V; Pereyra, G; Rengifo, E; Marín, O; Tezara, W. 2009. Comparación ecofisiológica de tres especies del género *Lantana* L. (Verbenaceae). *Acta Bot. Venez.* 32(2): 417-432.
- Han, Q. 2011. Height-related decreases in mesophyll conductance, leaf photosynthesis and compensating adjustments associated with leaf nitrogen concentrations in *Pinus densiflora*. *Tree Physiology*. 31: 976-984.
- Kramer, P. 1986. The rol of physiology in forestry. *Tree Physiology*. 2: 1-16.

- Lewis, J; Phillips, N; Logan, B; Hricko, C; Tissue, D. 2011. Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six *Eucalyptus* species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. *Tree Physiology*. 31: 997-1006.
- López, M; Peña, C; Aguirre, J; Trejo, C; López, A. 2007. Estudio comparativo de intercambio gaseoso y parámetros fotosintéticos en dos tipos de hojas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *Revista UDO Agrícola* 7(1): 49-57.
- Orlovic, S; Pajevic, S; Klasnja, B; Galic, Z; Markovic, M. 2006. Variability of physiological and growth characteristics of White willow (*Salix alba* L.) clones. *Genetika* 38 (2): 145–152.
- Pimienta, E; Robles, C; Martínez, C. 2012. Ecophysiological responses of native and exotic young trees to drought and rainfall. *Rev. Fitotec. Mex.* 35(5): 15-20.
- Retuerto, R; Rodríguez, S; Fernández, B; Obeso, J. 2003. Respuestas compensatorias de plantas a situaciones de estrés. *Ecosistemas*. 1: 7 p.
- Rojas, A; Moreno, L; Melgarejo, L; Rodriguez, M. 2012. Physiological response of gmelina (*Gmelina arborea* Roxb.) to hydric conditions of the colombian Caribbean. *Agronomía Colombiana* 30(1): 52-58.
- Vanclay, J. 2008. Managing water use from forest plantations. *Forest Ecology and Management*. 257: 385-399.
- Woo, S. 2003. Effects of different light intensities on growth, chlorophyll contents, and photosynthesis of *Abies holophylla*. *Meristem*. 3: 1-5.
- Zas, R; Merlo, E; López, C; Fernández, J. 2005. Evaluación en vivero de familias de *Pinus pinaster* y correlación con su comportamiento adulto en campo. Cuarto Congreso Forestal Español. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Disponible en:

<http://digital.csic.es/bitstream/10261/45754/1/Zas%20-%20Evaluaci%C3%B3n%20en%20vivero%20de%20familias%20de%20Pinus%20pinaster%20y%20correlaci%C3%B3n....pdf>

CONCLUSIONES GENERALES

- No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco genotipos evaluados, en ninguno de los parámetros fisiológicos obtenidos de las curvas de luz (convexidad de la curva, rendimiento cuántico aparente, tasa fotosintética máxima y punto de saturación lumínica), para el estadio de miniestaquilla enraizada en vivero.
- El genotipo 6 registró los valores más deseables en todos los parámetros fisiológicos obtenidos de las curvas de luz, excepto en el punto de saturación de luz donde tiene el segundo mejor valor. Por lo cual se identifica como el de mayor capacidad fotosintética de los genotipos evaluados.
- El punto de saturación luminoso promedio para la especie en estadio de miniestaquilla enraizada ($366,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), lo cual sugiere que los mini-túneles de enraizamiento deberían estar expuestos a una mayor radiación incidente, con lo que se podría obtener mayor producción de biomasa.
- No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco genotipos investigados en los parámetros fisiológicos obtenidos de la evaluación del intercambio gaseoso (fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE)).
- De igual manera que en el análisis de las curvas de luz, el clon 6 obtuvo los valores fisiológicos más deseables, o de mayor eficiencia, para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y conductancia estomática (G_s), además se ubicó de segundo lugar en lo que se refiere a transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (WUE).
- Se registraron los siguientes promedios para la especie en estadio de miniestaquilla enraizada: fotosíntesis neta (A_n)= $9,63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; conductancia

estomática (G_s)= 142,83 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; transpiración (E)= 2,40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y para la eficiencia en el uso de agua (WUE)= 4,16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

- No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco genotipos evaluados, en ninguno de los parámetros fisiológicos obtenidos de las curvas de luz (convexidad de la curva, rendimiento cuántico aparente, tasa fotosintética máxima y punto de saturación lumínica), para el estadio de plantación a los 15 meses de edad.

- El clon 5 registró los valores más deseables en los parámetros $A_{n\text{max}}$ y LSP (19% y 41% por encima del promedio general respectivamente). El clon 6 registró excelentes valores en respiración, rendimiento cuántico y fotosíntesis máxima, aunque su LSP es de los más bajos. Se identifica el clon 5 como el de mayor capacidad fotosintética de los cinco evaluados en campo a los 15 meses de edad.

- No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los cinco genotipos investigados en los parámetros fisiológicos obtenidos de la evaluación del intercambio gaseoso (fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (G_s), transpiración (E) y uso eficiente del agua (WUE)).

- Se registraron los siguientes promedios para la especie en estadio de plantación a los 15 meses de edad: fotosíntesis neta (A_n) 20,87 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; conductancia estomática (G_s) 249,93 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; transpiración (E) 4,38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y la eficiencia en el uso del agua 5,03 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

- El clon 2 registró los valores más deseables para los parámetros de fotosíntesis neta (A_n) y uso eficiente del agua (WUE), además presentó el segundo mejor valor en lo que se refiere a transpiración (E) y conductancia estomática (G_s). Por lo que se convierte en el clon que presenta la capacidad fotosintética más eficiente, en condición de plantación a los 15 meses de edad, del conjunto clonal evaluado.

- El clon 1 podría ser recomendado para sitios propensos a limitaciones por escasez de agua, debido a sus excelentes valores de transpiración y WUE .

- La transpiración en vivero ($E-V$) registró una correlación inversa con la fotosíntesis neta (P_n-C), uso eficiente del agua ($WUE-C$) y con la altura total de los árboles (H_t-C), todos en campo. Es decir, preliminarmente, aún con la necesidad

de más investigaciones que reafirmen éstos resultados, genotipos que registren menor transpiración en el vivero se podrían ligar con valores mayores de P_n -C, WUE-C y H_t -C en campo.

- La eficiencia en el uso de agua en vivero (WUE-V) registró un valor moderado y directo de correlación ($r=0,45$) con la fotosíntesis en campo (P_n -C). Representa que los genotipos en vivero que presenten valores altos de WUE-V, en el campo presentarán valores altos de P_n -C.

- El porcentaje de nitrógeno en vivero (%N-V) correlacionó inversamente con P_n -C, G_s -C y las tres variables de crecimiento (DAP-C, H_t -C, V_t -C). Se presume que en el estadio de vivero las plantas invierten sus asimilados en la formación de tejidos como las raíces y no tanto en las hojas.

- El uso eficiente de agua en campo (WUE-C) correlacionó moderado y directo con la P_n -C ($r=0,5$), mientras que con G_s -C y E-C fue inversa y fuerte ($r=-0,66$ y $r=-0,82$ respectivamente). La misma relación se presentó para WUE-V con P_n -V y E-V.

- Estos resultados dejan latente la hipótesis que es posible encontrar variables fisiológicas con las que se pueda llevar a cabo una selección temprana de los genotipos más deseables.

- Las correlaciones registradas para la especie *Gmelina arborea* en general, aunque en muchos casos sean bajas o pobres, serán de gran utilidad en el programa de mejoramiento para la especie del INISEFOR-UNA.

- P_n -V registró correlación directa con WUE-C para cuatro genotipos, para tres de ellos fue fuerte (clones 1, 2 y 5) y débil para el clon 12. El mismo parámetro correlacionó de forma negativa con los tres caracteres dasométricos (DAP-C, H_t -C y V_t -C), indicando que las mini-estaquillas enraizadas en vivero, en el momento de la evaluación, no estaban preparadas ni tenían las condiciones ideales para expresar su potencial fotosintético.

- Tanto G_s -V como E-V correlacionaron de manera inversa y fuerte con P_n -C y H_t -C. Es importante de resaltar que a menor E-V mayor será P_n -C y H_t -C.

- La WUE-V registró correlaciones positivas, de moderadas a muy fuertes, para todos los genotipos evaluados, con P_n -C y WUE-C.

- El contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas en vivero (Cloro-V) correlacionó directamente con P_n -C, sugiriendo que una sencilla medición del contenido de clorofila en las hojas de las miniestaquillas enraizadas, utilizando un SPAD-502, podría ayudar a discriminar cuáles genotipos presentarían una mayor fotosíntesis neta en campo.
- La altura total en vivero (H_t -V) correlacionó directamente con las variables P_n -C, G_s -C y E-C. Sin embargo, H_t -V no debería ser utilizado para selección temprana al no presentar correlación consistente con los caracteres dasométricos.
- El rango de variación de cada uno de los parámetros identificados entre genotipos, implicaría distintas estrategias de adaptación entre ellos, lo que debe ser tomado en cuenta en los criterios de selección identificados.
- La presente investigación ha permitido mostrar, al menos de forma parcial, el comportamiento fisiológico de cinco genotipos de *Gmelina arborea*, información base que será de gran utilidad en estudios posteriores.

RECOMENDACIONES GENERALES

- Posteriores estudios deben validar la capacidad fotosintética de los clones identificados como los más sobresalientes, y cómo esa eficiencia se traduce en mayores aumentos en su biomasa, así como la distribución de la misma en los distintos tejidos.
- Realizar una evaluación detallada de todos los parámetros fisiológicos investigados en el presente estudio en los distintos estadíos a nivel de vivero, dando especial atención a la tasa de fotosíntesis neta en vivero (P_n-V), donde se podrían controlar mejor los factores ambientales que permitan luego poder correlacionar con parámetros de campo de fácil medición y poder entonces seleccionar tempranamente genotipos superiores en condiciones de campo limitantes.
- Ser cauteloso al intentar seleccionar utilizando información a edades tan tempranas, sino hasta que los genotipos hayan expresado completamente su fenotipo mediante la interacción con las condiciones ambientales.
- El estudio de un solo parámetro no garantiza la selección, por lo que se deben de identificar los parámetros tanto morfológicos como fisiológicos que aporten más a la toma de decisiones temprana en genotipos.
- Sin embargo, es necesario determinar si las variables fisiológicas son heredables mediante un análisis genético, para el cual se necesita una muestra mayor.