

Manual de Semillas de Árboles Tropicales



Departamento de Agricultura de los Estados Unidos
Servicio Forestal

2010



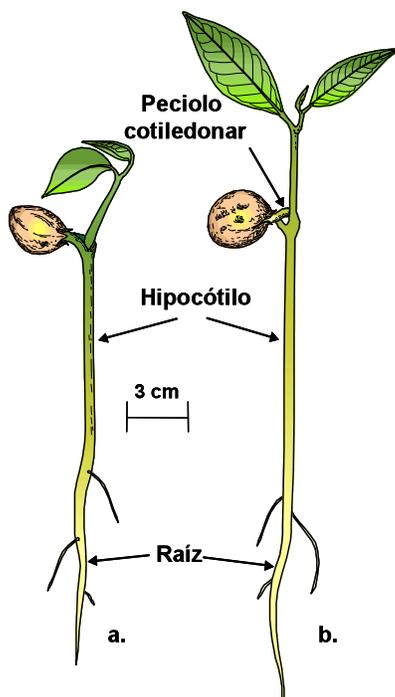
Anacardium excelsum

MANUAL DE SEMILLAS DE ÁRBOLES TROPICALES

J. A. VOZZO

EDITOR

DEPARTAMENTO DE AGRICULTURA DE LOS ESTADOS UNIDOS
SERVICIO FORESTAL



El uso de marcas o nombres de compañías en esta publicación es sólo como referencia en la lectura y no implica ningún tipo de respaldo por parte del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA), sobre cualquier producto o servicio.

Esta publicación refiere investigaciones que involucran plaguicidas. Todo uso de plaguicidas debe ser registrado, con antelación a su recomendación, por las agencias federales y/o estatales correspondientes.

PRECAUCIÓN: Los plaguicidas pueden ser dañinos para personas, animales domésticos, plantas deseables, peces y vida silvestre en general; si éstos no son manejados o aplicados apropiadamente. Use todos los plaguicidas selectiva y cuidadosamente. Siga las prácticas recomendadas tanto para la disposición de excedentes de plaguicidas como de sus contenedores.

El USDA prohíbe la discriminación de raza, color, nacionalidad, sexo, religión, edad, discapacidad, preferencias políticas, orientación sexual y estado marital, en todos sus programas o actividades (no todas estas condiciones aplican para todos los programas). Personas con discapacidades que requieren medios alternativos para conocer la información de los programas (Braille, impresos grandes, audio casete, etc.) deberán establecer contacto con el Centro USDA TARGET al (202) 720-2600 (voz y TDD).

Para cualquier queja sobre discriminación, escriba al Director del USDA, Oficina de Derechos Civiles, Room 326-W, Whitten Building, 1400 Independence Avenue, SW, Washington, DC 20250-9410 o llame al (202) 720-5964 (voz y TDD). El USDA es un proveedor y empleador con igualdad de oportunidades.

DEDICATORIA.....	1
RECONOCIMIENTOS	2
RESUMEN.....	3
INTRODUCCIÓN	5

PARTE I

CAPÍTULOS TÉCNICOS	7
BIOLOGÍA DE SEMILLAS	9
RECOLECCIÓN	121
ALMACENAMIENTO.....	129
SEMILLAS ORTODOXAS Y RECALCITRANTES	143
DORMANCIA Y GERMINACIÓN	157
PATOLOGÍA.....	183
ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA	199
ETNOBOTÁNICA	225
NOTAS SOBRE DENDROLOGÍA TROPICAL	231

PARTE II

DESCRIPCIÓN DE ESPECIES	251
ESPECIES A	253
ESPECIES B	323
ESPECIES C	341
ESPECIES D	421
ESPECIES E	441
ESPECIES F	465
ESPECIES G	467
ESPECIES H	485
ESPECIES I	505
ESPECIES J	509
ESPECIES K	515
ESPECIES L	517
ESPECIES M	537
ESPECIES O	569
ESPECIES P	583
ESPECIES Q	663
ESPECIES R	675
ESPECIES S	685
ESPECIES T	715
ESPECIES U	753
ESPECIES V	755
ESPECIES Z	767
DIBUJOS COMPLEMENTARIOS DE ESPECIES	769

CONTENIDO

REREFENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	789
GLOSARIO DE TÉRMINOS	845
SOBRE LOS AUTORES	855
ÍNDICE DE NOMBRES COMÚNES.....	861
ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS.....	873
ÍNDICE DE FAMILIAS.....	883
ORGANISMOS ASOCIADOS.....	885
FACTORES DE CONVERSIÓN.....	887

Página en Blanco

|



El Dr. Frank H. Wadsworth ha estado investigando activa y continuamente desde 1942, la silvicultura tropical para el Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA-FS).

Antes de que iniciara su impresionante carrera en los trópicos, el Dr. Wadsworth investigó sucesiones forestales en la confluencia de los ríos Koyukuk y Yukón en Alaska. Después de una corta asignación en el Servicio Forestal en Nebraska y Arizona, comenzó su enfoque en la silvicultura tropical mediante su disertación en el manejo de un Bosque Nacional del Caribe en Puerto Rico. Esta disertación le sirvió para obtener su grado doctoral en la Universidad de Míchigan.

El Dr. Wadsworth ocupó hasta 1956 el puesto de Oficial Investigador en Silvicultura Tropical en la Estación Experimental de Silvicultura de Río Piedras, Puerto Rico, cuando inició sus funciones como Director del Instituto de Silvicultura Tropical (IST). Permaneció en este puesto hasta 1978. Bajo su liderazgo, el personal del IST investigó y reportó cientos de especies tropicales; plantó especies en lugares diversos y degradados; apoyó 16 cursos trimestrales de forma anual y de carácter internacional y, publicó “El Silvicultor del Caribe”, una revista trilingüe publicada de manera trimestral, que divulga información técnica forestal.

Cuando en 1978 el IST se convirtió en el Instituto Internacional de Silvicultura Tropical (IIST), el Dr. Wadsworth inició sus funciones como Director de Estudios Especiales para la Cooperación Internacional, donde permanece activo como consultor e investigador. Como líder consultor en cada país tropical de América, el Dr. Wadsworth ha publicado más de 100 artículos científicos, es el autor de libros técnicos que son referencia en silvicultura tropical y tiene amplia demanda como orador, exponiendo y discutiendo sus experiencias y puntos de vista sobre transferencia tecnológica.

Personalmente conozco al Dr. Wadsworth desde julio de 1964 cuando fue asesor de mi disertación en Río Piedras, PR. Actualmente continúo solicitando su asesoría y consejos.

Me llena de orgullo dedicar este Manual de Semillas de Árboles Tropicales (MSAT) al Dr. Frank H. Wadsworth en reconocimiento a su distinguida carrera en la silvicultura tropical.

J.A. Vozzo
Investigador en Fisiología de Plantas

El Manual de Semillas de Árboles Tropicales (MSAT) es producto de las contribuciones y cooperación internacional. En 1990, los miembros de La Comisión Forestal de América del Norte (COFAN) de la Organización para la Alimentación y Agricultura de las Naciones Unidas, autorizó la integración de un manual de referencia de semillas de árboles tropicales para ser usado por sus miembros en Canadá, Estados Unidos y México. Bajo la dirección del Dr. J. L. Whitmore, del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Los Estados Unidos (USDA-FS), el proyecto se expandió para incluir especies de árboles tropicales desde Canadá hasta Colombia. Desde que el proyecto inició en abril de 1996, 63 investigadores de 19 países han apoyado proporcionando descripciones de especies, capítulos, traducciones, dibujos, especímenes de herbario y referencias publicadas y no publicadas.

El USDA-FS apoyó al proyecto permitiendo que su personal estableciera contactos internacionales, integrara información y supervisara la producción, además de proveer fondos para los dibujos botánicos, traducciones inglés-español y la edición e impresión de la publicación en inglés. Específicamente, quiero agradecer al Grupo de Recursos Nacionales para Reforestación, Viveros y Recursos Genéticos, y a la Oficina de Cooperación Forestal de Washington por su apoyo para las traducciones inglés-español. Valoro la asesoría y consejos de los Drs. George Hernández, Tom Landis y Ron Overton del USDA-FS.

Este Manual no hubiera sido posible sin la ayuda de todas estas personas. Un especial y sincero agradecimiento para el Dr. James M. Guldin del USDA-FS; a la Red de Herbarios de Mesoamérica y el Caribe, particularmente a la Dra. Mireya Correa A., a la Lic. AnaLu E. de MacVean; al Dr. Cyril Hardy Nelson Sutherland; al Dr. Ricardo Rueda y a la M.C. Jeanine Vélez Gavilán. Agradezco a Gustavo Serrano por los originales dibujos de todas las especies y a Francisco Hodgson por las ilustraciones del Capítulo 1. Agradecimiento especial también a María Arun Kumar por su paciencia en las traducciones español-inglés y a Brenda Grebner por los manuscritos y versión final de toda la presentación. También agradezco a Pamela Bowman, editora técnica del USDA-FS, a Sonja Beavers, Mary Jane Senter del USDA-FS y George Avalos del Departamento de Agricultura por sus invaluable comentarios y sugerencias. A la Dra. K. F. Connor y a Sra. Penny Byler quienes proporcionaron recursos adicionales necesarios para finalizar el proyecto.

Mención especial a la Dra. Rosa Elena Molina-Achecar de Vozzo por muchas horas de paciencia, cooperación y traducciones, todo de forma voluntaria. Asimismo, el más sentido agradecimiento para los Mexicanos José Ricardo Sánchez Velázquez, Silvia García Godínez y Fernando Miranda Piedragil, por todo el apoyo para realizar la revisión técnica, corrección de estilo y edición de esta versión en español, y a George Hernandez del Servicio Forestal Estadounidense por impulsar sin reservas la conclusión de esta edición.

La principal falla en este manual no son las palabras mal escritas, datos erróneos u omisiones, sino en mi incapacidad para reconocer a todas las personas e institutos que ayudaran a realizar este Manual.

La edición española del Manual de Semillas de Árboles Tropicales fue diseñada por J. Ricardo Sanchez-Velasquez y no tendría posible sin su trabajo duro y su dedicación.

J.A. Vozzo
Investigador de Fisiología de Plantas

RESUMEN

El Manual de Semillas de Árboles Tropicales (MSAT) es un Manual de Referencia (consistente en un volumen) dirigido a estudiantes, técnicos e investigadores, ya que proporciona una amplia información sobre árboles tropicales, recopilados internacionalmente. El énfasis es en especies de América; sin embargo, se han incluido un número importante de especies de árboles tropicales de otros países. El manual está dividido en dos partes. La primera consiste de nueve capítulos escritos por especialistas en la materia. La segunda presenta descripciones de 197 especies de árboles tropicales con importancia económica y botánica. El manual está publicado tanto en inglés como en español. Contribuye con las comunidades académicas y científicas en la integración y organización de una gran cantidad de investigaciones internacionales y datos prácticos significativos en una misma publicación. Puede ser usado con referencias similares en tecnología y manejo de semillas, para facilitar a estudiantes, técnicos e investigadores un mejor entendimiento de las semillas de árboles forestales tropicales.

Palabras clave: recolección, ecología, etnobotánica, germinación, patología, recalcitrante, semillas, almacenaje, bosque tropical.

Página en Blanco

La Comisión Forestal de América del Norte (COFAN) es parte de La Organización para la Agricultura y la Alimentación de Las Naciones Unidas, cuyo trabajo se encamina a la silvicultura internacional. Los miembros de la COFAN (Canadá, México y los Estados Unidos de América) iniciaron una propuesta para mejorar las técnicas silvícolas, proporcionando guías en el manejo de semillas de árboles tropicales a silvicultores y viveristas. El proyecto fue aprobado con el apoyo de cada miembro de los países integrantes. En abril de 1996, el presidente de la COFAN, Jacob L. Whitmore del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA-FS), obtuvo la autorización para que el USDA-FS procediera con la planeación y organización del manual de referencia de semillas de árboles tropicales.

El concepto fue posteriormente expandido para incluir una sección técnica y descriptiva de especies de árboles en los neotrópicos y trópicos de Asia, África, Australia y la India, requiriéndose un compilador para coordinar el proyecto. No se consideró incluir todas las especies de árboles tropicales, sino sólo aquellas de interés económico o biológico en aplicaciones forestales en Canadá, México, Estados Unidos y América Central.

La información publicada es, primeramente, el resultado de información previamente conocida; sin embargo, mucha de ella no ha sido reportada fuera de su área de origen. A través de la experiencia, los silvicultores y viveristas han aprendido sobre la biología y las técnicas de manejo de las especies con valor para ellos, pero carecían de información de las especies que no habían cultivado. El MSAT les provee de referencias que les permiten determinar la viabilidad de introducir nuevas especies en sus economías. También provee un punto de partida práctico sobre la morfología comparativa y como literatura de referencia para investigadores que conducen trabajos en silvicultura tropical. Finalmente, los estudiantes encontrarán útiles capítulos técnicos como introducción e información actualizada de temas relacionados con las semillas de árboles tropicales.

El MSAT tiene el propósito de ser una referencia útil para actividades prácticas o académicas en silvicultura tropical. Es un manual de referencia de un solo volumen para silvicultores, viveristas, investigadores y estudiantes, que provee amplia información integrada de manera internacional. La inclusión de reportes no publicados, datos, ilustraciones y referencias internacionales en un solo libro, reducirá el tiempo empleado en revisión bibliográfica.

La primera parte consiste de nueve capítulos técnicos escritos por especialistas en cada materia: biología, recolección, almacenamiento, tipos de semilla (ortodoxas y recalcitrantes), latencia, germinación, patología, ecología, etnobotánica y dendrología. Cada capítulo provee una discusión amplia e independiente, que conforman un texto único, dedicado a semillas de árboles forestales tropicales. Por lo tanto, la información actual e histórica puede ser usada para la enseñanza e investigación.

La segunda parte del manual presenta, en un formato estandarizado, la descripción de 197 especies con importancia económica y botánica. Las especies más conocidas se describen más profundamente, lo que no sucede con las menos conocidas. Los autores trataron de incluir toda la información disponible de cada especie, por lo cual, la ausencia de información indica que hay un limitado conocimiento de ésta. Toda la nomenclatura es acorde a las referencias del Jardín Botánico de Missouri.

Por practicidad y facilidad de búsqueda, la referencia de literatura se ha citado en una sección aparte. Nombres comunes, sinónimos y organismos asociados han sido también organizados en una lista de referencia cruzada. El esfuerzo internacional para producir el MSAT es representado por 63 contribuciones de 19 países, y se ha incluido una breve autobiografía de cada especialista.

El MSAT está publicado en Inglés y Español. Los estilos particulares para ambas lenguas se mediaron en cada capítulo y en la descripción de las especies descritas, a fin de obtener un volumen bilingüe común. Por ejemplo, todas las unidades están en unidades métricas y se incluye una tabla de conversión. Los nombres comunes no están limitados sólo al inglés y español, ya que también se han incluido nombres en la lengua indígena del país de la especie en particular.

El MSAT contribuye con las comunidades académicas y científicas en la compilación y organización de una gran cantidad de investigación internacional, y datos prácticos significativos en una publicación. Puede ser usado con referencias similares en tecnología de semillas y manejo, para facilitar a estudiantes, técnicos e investigadores, un mejor entendimiento de las semillas de árboles forestales tropicales.

PARTE I

CAPÍTULOS TÉCNICOS

Los nueve capítulos técnicos fueron seleccionados para dar una visión extensa de las actuales tecnologías en semillas de árboles forestales, escritas por especialistas con reconocimiento internacional. Todos los capítulos integrados ofrecen un texto complementario para el estudio o referencias de semillas de árboles tropicales. Sin embargo, cada capítulo puede ser usado de forma independiente para un campo de estudio específico. Este objetivo necesariamente produce la sobreposición de temas entre capítulos. Desde el punto de vista de los autores, esta sobreposición no es repetitiva sino descriptiva, mientras éstos desarrollan referencias científicas dominantes.

Página en Blanco

BIOLOGÍA DE LAS SEMILLAS

E. M. FLORES
Academia Nacional de Ciencias
Costa Rica

Las semillas han sido asociadas con el desarrollo de la humanidad desde tiempos prehistóricos. En la era post-glacial, la gente del paleolítico dependía de semillas para su existencia. Ellos recolectaban semillas silvestres, nueces y varias semillas comestibles capaces de proveer nutrientes y productos útiles (Baker, 1965; Schery, 1952). Desde tiempos remotos, las semillas han sido un símbolo en los credos religiosos de los grupos humanos. Por ejemplo, en el antiguo Egipto, las semillas simbolizaban los misterios de la muerte, la resurrección y la vida después de la muerte. Las momias eran enterradas con un recipiente de semillas viables para satisfacer los requerimientos de alimentación en la nueva vida (Evenari, 1980/1981). El simbolismo de las semillas continúa siendo una parte de rituales y ceremonias religiosas practicados por numerosos grupos humanos. Los indios Bribri de Costa Rica creen que los enterradores y las mujeres son los responsables de mantener un banco básico de semillas, porque los Bribris nacen como árboles de cacao, y un indio muerto es comparable a un árbol muerto, ya que ambos dejan semillas (Bozzoli, 1979). Puesto que el dios Bribri Sibó hizo crecer los árboles cuando la tierra fue creada, los Bribri creían que ellos eran inmortales, perennes, y que se perpetuaban a través de los frutos y semillas que ellos producían (Bozzoli, 1979).

Con el nacimiento de la agricultura, este símbolo de resurrección y vida empezó a ser una necesidad para el desarrollo de la civilización. Recoger, almacenar, seleccionar y sembrar semillas capaces de producir buenos cultivos comenzó a ser un arte y una obligación: la seguridad en la producción de alimentos dependía de semillas. A través de los siglos, las semillas han sido un medio de reproducción de las especies y una fuente de nutrientes que ha servido como base para el desarrollo de las civilizaciones. Las semillas producen fibras, carbohidratos, proteínas, aceites esenciales, insecticidas, bebidas, alcaloides, fitoestrógenos, forraje para animales y otros productos menos importantes (Hughes, 1988).

El desarrollo de la agricultura y el reconocimiento de que las semillas son la base principal para obtener buenos cultivos, promovió el estudio de la biología de las semillas. Tradicionalmente, este estudio se enfocó en cereales, granos y otras semillas básicas en la dieta humana como son el arroz (*Oriza sativa*), trigo (*Triticum aestivum*), maíz (*Zea mays*), cebada (*Hordeum vulgare*), centeno (*Secale cereale*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), maní (*Arachis hypogaea*) y soya (*Glycine max*). El estudio y la investigación de estas semillas básicas continúan creciendo, especialmente con la explosión demográfica y los cambios en el clima global, reduciendo nuestra

certidumbre de que tenemos la capacidad de alimentar a la población humana presente y futura.

Semillas que han sido estudiadas ampliamente incluyen las de plantas productoras de tricomas comerciales como el algodón (*Gossypium hirsutum*, *G. arboreum*); fibras como lino (*Linum usitatissimum*) o ramie (*Boehmeria nivea*); aceites como el de coco (*Cocos nucifera* L.) o aceite de palma (*Elaeis guianensis*, *E. oleifera*); nueces como el cajuil (*Anacardium occidentale*), la nuez brasileña (*Bertholletia excelsa*), la avellana americana (*Corilus americana*), el pecan (*Carya illinoensis*) y la macadamia (*Macadamia ternifolia*); bebidas como el café (*Coffea arabica*) y cacao (*Theobroma cacao*), y especies y condimentos como la nuez moscada (*Myristica fragrans*) y pimienta (*Pimenta dioica*). Entre las plantas productoras de drogas han sido estudiadas algunas especies del género *Strychnos*, las que producen estricnina y brucina; las quinas (*Cinchona*) que produce quinina y la coca (*Erythroxylum coca*), que produce la cocaína.

Debido a la importancia de la conservación de la biodiversidad, el manejo de los recursos forestales, la reforestación, la agroforestería y los sistemas agrosilvopastoriles, nuestro estudio de semillas de árboles de especies tropicales es sólo el principio.

SEMILLAS DE ÁRBOLES FORESTALES; INTERÉS Y ESTUDIO

El estudio sistemático de las semillas de especies de árboles tropicales se ha incrementado de manera significativa, cuando nos damos cuenta de que las selvas y los árboles forestales no son un recurso inagotable, además del valor de tratar a las selvas como un cultivo. El uso exhaustivo e indiscriminado de los recursos forestales gradualmente limita el abastecimiento de maderas tradicionales y otros productos forestales importantes, en los mercados nacionales e internacionales. Esta reducción también acelera la pérdida de recursos de usos múltiples que afecta de manera benéfica los suelos, el sistema hídrico, la biodiversidad, el paisaje y los microclimas. Adicionalmente, las masas forestales fijan Bióxido de Carbono (CO₂), disminuyendo la contaminación atmosférica y el deterioro, además de contribuir al sostenimiento y supervivencia de los seres humanos (Reynolds y Thomson, 1988).

Hoy en día es importante el incremento del conocimiento sobre la dinámica forestal, los árboles como unidades básicas y esenciales y, las semillas y plántulas como factores indispensables de la regeneración. Los actuales retos incluyen la generación de nuevos conocimientos, el desarrollo de nuevas y efectivas técnicas que promuevan la

conservación, el manejo y el uso racional de los bosques y la instrumentación exitosa de programas de reforestación.

La mayoría de las especies pioneras tropicales, es decir, aquellas típicas de una sucesión forestal primaria, tienen semillas pequeñas, ortodoxas y latentes. Estas semillas de fácil dispersión, pueden formar bancos de germoplasma en el suelo y pueden ser fotoblásticas o termoblásticas. La germinación de la mayoría de estas semillas es estimulada por alteraciones ambientales o disturbios tales como las aperturas del dosel de forma natural o artificial, en diferentes escalas espaciales o cronológicas. Cambios en la tasa de la luz infrarroja o las fluctuaciones en temperatura, producidas al remover la vegetación, puede incrementar la tasa de germinación (Bazzaz, 1991). En contraste, un número grande de especies clímax tienen semillas grandes y recalcitrantes o semillas intermedias. Las semillas recalcitrantes germinan rápidamente, lo cual significa una ventaja al evitar depredación de insectos y prevenir la degradación de lípidos debido a la acción de diversos microorganismos (Whitmore, 1990). Una semilla recalcitrante carece de maduración al secarse y su desarrollo es interrumpido; sin embargo, la velocidad del desarrollo embrionario (crecimiento y diferenciación) varía grandemente entre las especies. La permanencia de las diásporas en los residuos forestales o substratos antes de la emergencia de la raíz, puede variar de días a meses. Por ejemplo, la emergencia de la raíz en *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record y Mell y *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, ocurre entre 8 y 10 días después de sembrarse; en *Virola koschnyi* Warb., de 11 a 14 días; en *Carapa guianensis* Aubl., de 14 a 16 días; en *Calophyllum brasiliense* Cambess, de 15 a 18 días; en *Lecythis ampla* Miers, de 45 a 48 días; en *Ocotea austinii* C.K. Allen, de 50 a 55 días y en *Minuartia guianensis* Aubl., de 150 a 160 días (5 meses o más) (Flores, 1992a, 1992c, 1994a, 1994b, 1994d, 1994e, 1994f). Mientras que las especies pioneras como son *Cecropia*, *Goethalsia meiantha* (Donn.Sm.) Burret, *Hampea platanifolia*, *Heliocarpus appendiculatus* y *H. americanus* forman bancos de semillas en el suelo forestal, las especies con semillas recalcitrantes forman bancos de plántulas. En muchas especies, las plántulas que se mantienen hasta avanzados estados de regeneración del bosque, son más importantes que los bancos de semillas, como una fuente de regeneración (Bazzaz, 1991).

La regeneración incluye los tipos de dormancia y los momentos de la germinación; todos estos tipos obviamente están relacionados a la morfología, fisiología y ecología de las semillas (Grübb, 1977). Consecuentemente, el estudio de estos aspectos está tomando cada vez mayor importancia para el

entendimiento de la conducta de las semillas y para predecir la capacidad regenerativa de los árboles en el bosque. El cumplimiento del ciclo de vida o de la regeneración de las plantas depende de la producción de individuos fisiológicamente independientes, lo cual ocurre a través de semillas o reproducción vegetativa. El establecimiento de especies producidas por semillas es dominante en comunidades de sucesión temprana, después de fuertes disturbios y en los bosques con regeneración intermitente, a través de un mosaico vegetativo (Ashton, 1984, 1989; Bazzaz y Ackerly, 1991; Hall *et al.*, 1994; Harris y Silva-López, 1992; Hilty, 1980).

El genotipo de una semilla de un árbol es el resultado de las fuerzas evolutivas que han operado en las especies por siglos. Esto es, se adaptan a las condiciones ambientales actuales pero no a las futuras, especialmente cuando las condiciones ambientales están siendo modificadas drásticamente debido a los cambios ambientales globales. Aunque el conocimiento científico y tecnológico pueda incrementarse, los bosques del pasado y los del presente no podrán ser replicados en el futuro. Los procesos naturales que dieron lugar a las especies, comunidades y ecosistemas que nosotros deseamos preservar han sido construidos a través de largos periodos de tiempo y en grandes espacios (Pickett *et al.*, 1992). Para preservar y reproducir las especies de árboles a través de semillas, debemos conocer los límites impuestos a la ecofisiología de las semillas por la naturaleza, a través del proceso evolutivo. Las combinaciones genéticas que han sido capaces de sobrevivir a través de cambios del ambiente, tienen un valor intrínseco y deben ser seleccionadas cuidadosamente.

La germinación de semillas está influenciada también por las condiciones ambientales durante el desarrollo y maduración de éstas, mientras se encuentran en el árbol progenitor. La duración del día, temperatura, ambiente fototérmico del progenitor, calidad de luz y elevación, son factores que influyen de manera significativa en la capacidad de germinación (Dorne, 1981; Fenner, 1991, 1992; Foster, 1986; Grime y Jeffrey, 1965; Gütterman, 1991; Kigel *et al.*, 1977). Factores adicionales incluyen la posición de la inflorescencia en los árboles parentales, la posición de la semilla en el fruto o la infrutescencia, y la edad de los árboles parentales durante la inducción floral (Gütterman, 1991).

Estos factores, además de otros, explican la fuerte variación encontrada en parámetros de la semilla (peso, color, germinabilidad y contenido de humedad), entre grupos de semillas y entre semillas de un mismo grupo.

Para la mayoría de las personas, el concepto de “semilla” es engañosamente simple. Es comparado a una píldora, aislada del impacto ambiental, replicada muchas veces y capaz de producir una planta (Janzen y Vásquez-Yañez, 1991). Sin embargo, una semilla tiene una larga y compleja historia evolutiva y fisiológica, y también está acondicionada para las variaciones de un futuro largo y complejo. El estudio de las semillas tiene muchas facetas y no debe estar limitado a la recolección, almacenamiento y siembra.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ÁRBOLES TROPICALES

ESTRUCTURAS SEXUALES EN ANGIOSPERMAS

La flor es la estructura reproductiva de las angiospermas. La flor clásica tiene un pedicelo, receptáculo floral, cáliz (conjunto de sépalos), corola (conjunto de pétalos), androceo (conjunto de estambres) y gineceo (conjunto de carpelos) (Fig.1). El androceo y el gineceo son los órganos fértiles; los órganos remanentes son estériles (estructuras vegetativas).

La mayor parte de las flores tienen un número específico de arreglos de sus órganos. En monocotiledóneas, las flores generalmente tienen tres piezas: tres sépalos, tres pétalos y usualmente tres estambres o múltiplos de tres; estas flores son llamadas trímeras. Las dicotiledóneas tienen flores construidas en un arreglo de cuatro o cinco piezas por lo que son llamadas tetrámeras o pentámeras. El esquema de la flor es más evidente en pétalos y sépalos y, en cierto grado, en los estambres; este esquema no se aplica a los carpelos. En la flor los sépalos se alternan con los pétalos y frecuentemente los pétalos se alternan con los estambres. Se pueden alternar grupos de estambres externos e internos. A veces los carpelos se encuentran opuestos a los sépalos.

Cuando todos los órganos típicos – pétalos, sépalos, estambres y carpelos – están presentes en la flor, ésta es completa; si falta uno ó más órganos, la flor es incompleta. La flor desnuda carece de perianto; la flor es apétala si carece de corola (Ej. *Roupala montana*, *Macadamia intergrifolia*, *Oreomunnea pterocarpa*, *Sterculia apetala*, *Alfaroa costaricensis*, *Hyeronima alchorneoides*).

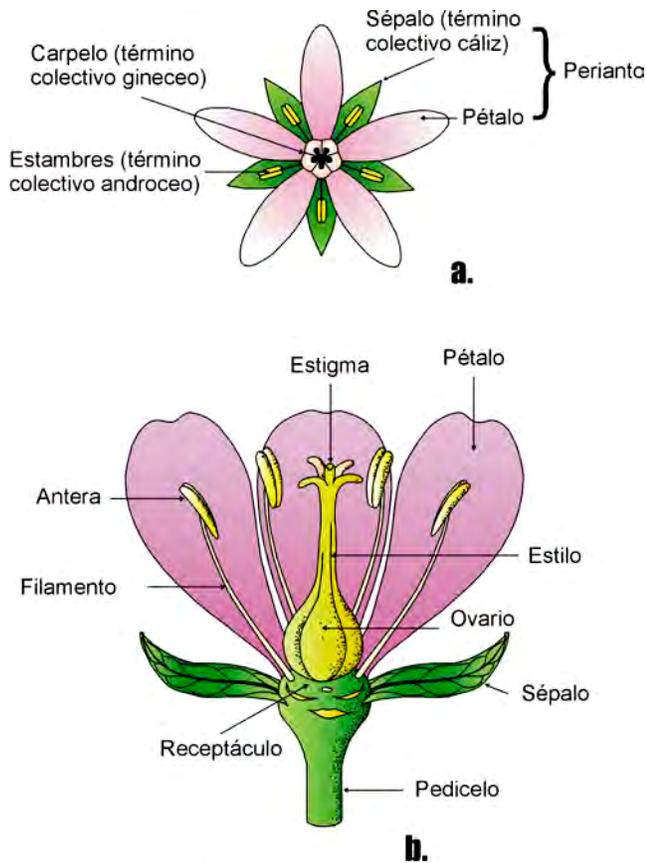


Fig. 1. Flor perfecta. a. vista desde arriba; b. corte longitudinal.

Los términos regular e irregular se aplican comúnmente en referencia a las flores. Estos términos generalmente involucran el perianto (corola y cáliz); los órganos reproductores se incluyen en algunas ocasiones. Una flor regular o actinomorfa (Ej. *Coccoloba tuerckheimii*, *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel) Exell, *Ocotea austinii*, *Magnolia posana* y *Gustavia hexapetala*) tienen las piezas del perianto con forma y tamaño similar. Las flores pueden ser divididas en dos mitades iguales por un plano vertical en varias direcciones. Estas flores tienen simetría radial (polisimétricas) (Fig.1). Las flores bisimétricas tienen dos planos de simetría (flores bilaterales típicas de las Brassicaceae) (Strasburger *et al.*, 1908, Weberling, 1989). Las flores irregulares o zigomórficas son dorsoventrales o monosimétricas (Ej. *Andira*, *Diphysa americana* (Mill.) M. Sousa, *Dipteryx panamensis*, *Erythina*, *Gliricidia*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Theobroma cacao*, *Bertholletia*, *Cariniana*, *Couratari*, *Lecythis*, *Escheweilera*, *Qualea paraensis* [Figs. 2 y 3]) (Strasburger *et al.*, 1908; Weberling, 1989). Normalmente, esta irregularidad involucra los pétalos, aunque pueden estar involucrados un conjunto de pétalos y perianto. También hay flores asimétricas. Esta asimetría puede ser el resultado de la reducción, multiplicación o transformación de los órganos (Ej. *Vochysia* y es típico en *Canna* y

Maranta) (Strasburger *et al.*, 1908; Weberling, 1989).

La reducción floral puede ocurrir simultáneamente en uno o varios órganos. Como resultado de la reducción, los órganos pueden cambiar en forma, estructura y función. El cambio más común es la transformación de pétalos y estambres en glándulas, o de estambres en estaminodios o pétalos. La reducción de los estambres puede ocurrir a diferentes grados, desde el aborto de las anteras hasta la pérdida total del órgano. Normalmente, una reducción en el carpelo se refiere a la reducción del tamaño o número de óvulos, por ejemplo el Aquenio es una fruta con un solo óvulo. La reducción del óvulo ocurre gradualmente y puede darse en una dirección acropétala, reteniendo los óvulos distales solamente, o en dirección basipétala, en cuyo caso el óvulo basal (próximo) se mantiene (Eames, 1961; Flores, 1999).



Figura 2.

El receptáculo se asemeja al vástago en ontogenia y estructura. Tiene nudos, entrenudos y apéndices; los nudos están muy juntos debido a que los entrenudos se han reducido o suprimido. Los órganos fértiles y estériles se agrupan en el receptáculo de los nudos en espirales o verticilos.

El cáliz y la corola son estructuras vegetativas que colectivamente forman el perianto (Fig. 4). Estas estructuras son fáciles de identificar en muchas flores (Ej. *Xylopiya sericophylla*, *Cananga odorata*, *Annona*, *Drimys granadensis* y *Guaiacum sanctum* L.); mientras que en otras, las piezas del perianto no se diferencian entre sí; en este caso son llamados tépalos (Ej. *Cecropia*, flores estaminadas; *Allocasuarina*, flores estaminadas; *Hernandia*

didymantha, *Magnolia poasana* y *Gyrocarpus*). En muchas flores, los sépalos y pétalos son hojas modificadas.

En muchas flores, el cáliz y la corola pueden ser reducidos, vestigiales o ausentes.

Sépalos reducidos pueden tener una forma dentada, en escamas, tipo cerdas o laminares. Los pétalos usualmente son laminares y más grandes que los sépalos. Hay gran variación en el tamaño y la forma de los pétalos. Flores con pétalos grandes y elaborados se encuentran en familias como Fabaceae-Caesalpinioideae (*Cassia grandis* L.f.) Hippocastanaceae (*Billia*), Lecythidaceae (*Lecythis*, *Eschweilera*, *Grias cauliflora*), Fabaceae-Papilionoideae (*Dipteryx oleifera*, *D. panamensis*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Hymenaea courbaril* L.), y Vochysiaceae (*Vochysia*, *Qualea paraneinsis*). Con flores de pétalos pequeños, reducidos, vestigiales o ausentes se encuentran en familias como Betulaceae (*Alnus acuminata* Kunth en H.B.K.), Casuarinaceae (*Allocasuarina*), Euphorbiaceae (*Hyeronima*), Fagaceae (*Quercus*), Juglandaceae (*Alfaroa costaricensis* Standl.), Moraceae (*Brosimum*, *Maclura tinctoria* [Sin. *Cholophora tinctoria*], *Castilla elastica*, *Naucleopsis naga*), Myristicaceae (*Virola*, *Myristica fragrans*, *Otoba novogranatensis* Moldenke). Salicaceae (*Salix*) y Tiodendraceae (*Ticodendron incognitum*). Cuando están reducidos, los pétalos pueden formar escamas, cerdas o glándulas de diferentes tamaños y formas.

La posición del cáliz y la corola en la yema floral (estivación) algunas veces persiste en la flor madura. Existen varios tipos de estivación (Fig. 5). La siguiente clasificación fue tomada de Radford *et al.*, (1974):

Alterna: Dos líneas o series de órganos de estructuras donde los márgenes y el grupo interno son traslapados por el margen de cada pieza externa adyacente.

Cocleada: Cuando una estructura hueca y en forma de casco, que encierra o rodea otras piezas.

Contorta o regular: Cuando varias estructuras u órganos en un verticilo o espiral cerrado, tienen un margen que cubre la estructura adyacente.

Convoluta: Tiene una hoja o pieza del perianto parcialmente enrollada en otra. Parcialmente retorcida distalmente. X°

Imbricada o irregular: Las piezas tienen los márgenes traslapados.

Induplicada: Los márgenes de las piezas se pliegan hacia el interior tocando los márgenes de las estructuras adyacentes, pero sin trasplanterse.

Quincuncial: Con cinco piezas, dos externas y dos internas. La quinta pieza tiene un margen que cubre

las piezas internas, mientras que el otro margen es cubierto o envuelto por un margen de las piezas externas.

Valvada: Los márgenes de las estructuras adyacentes se tocan en los filos sin llegar a traslaparse.

Vexilada: Hay una pieza grande rodeando otras piezas menores, que a su vez están paralelamente orientadas con respecto a los semilimbos de la pieza externa.

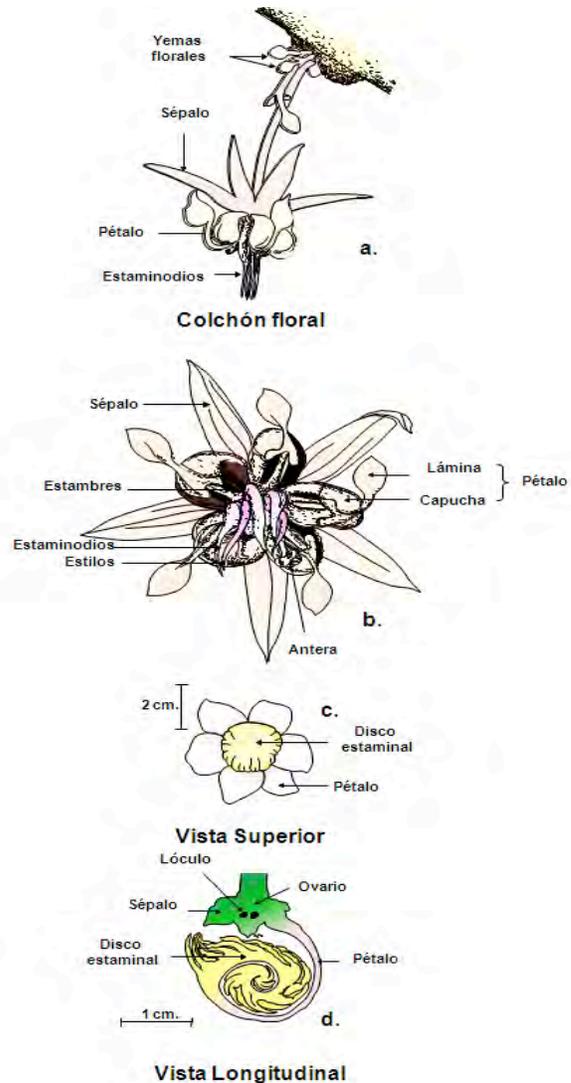


Figura 3. Flor zigomórfica. a y b: *Theobroma cacao* (Sterculiaceae); c y d: *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae).

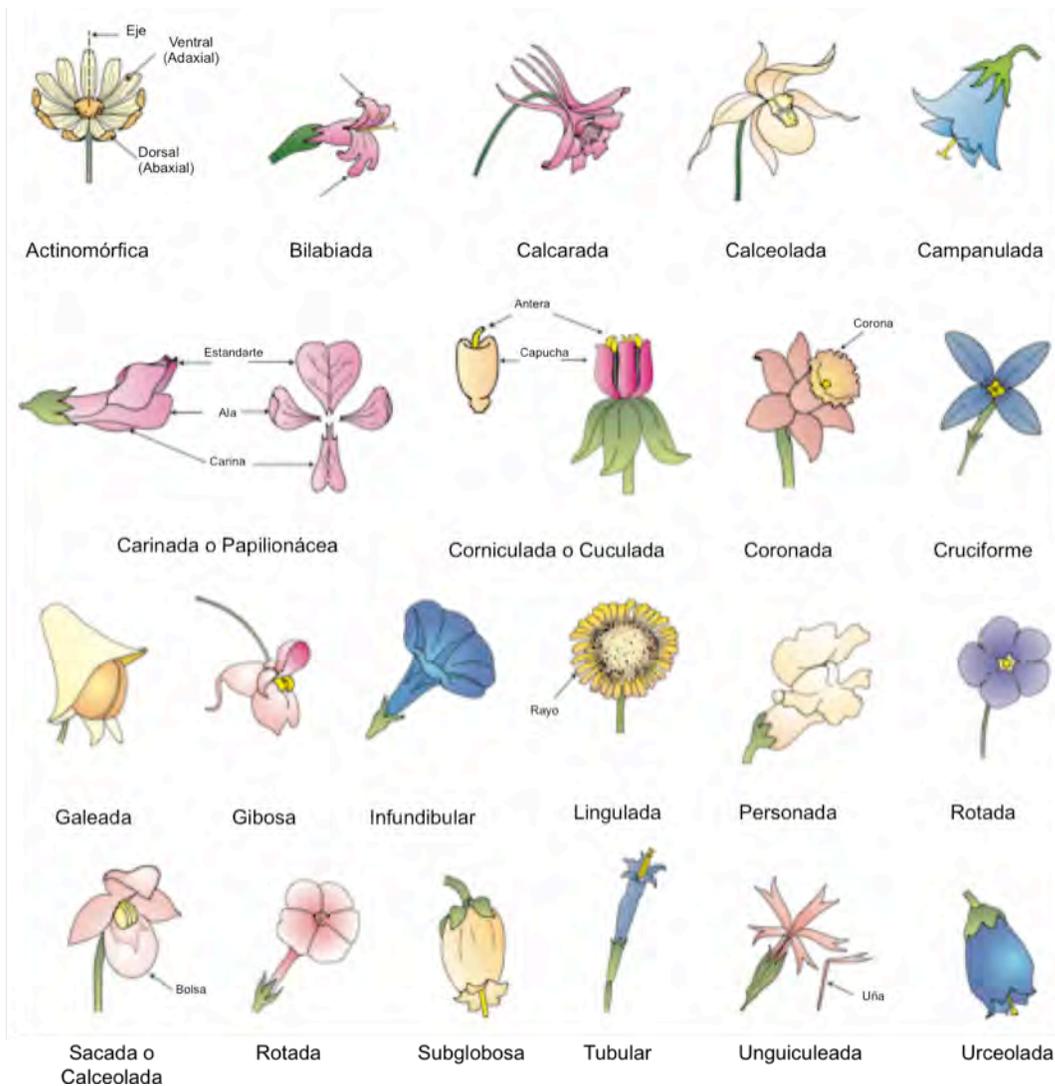


Figura 4. Tipos estructurales de perianto.

La estivación del perianto tiene valor taxonómico; por ejemplo, la estivación de la corola es una característica que sirve para diferenciar *Caesalpinoideae* de *Papilionoideae*.

El androceo es un grupo de estambres. El estambre típico está compuesto de una antera y un filamento que conecta la antera con el eje floral u otro órgano (Fig. 6). La antera se constituye de cuatro microsporángios alargados (sacos polínicos) en donde se forma el polen. El androceo está fuera del gineceo y adentro de la corola; los estambres algunas veces están insertados o pegados sobre los pétalos, la corola (epipétalo) o el gineceo (ginandra). Los estambres pueden estar unidos a través de filamentos connados en un sólo grupo (monadelfos), en dos grupos (diadelfos), en más de dos grupos (poliadelfos) o por la unión de las anteras en un anillo (singenesicos, Fig. 6) (Porter, 1967).

La fusión de la antera al filamento (Fig. 7) es innada cuando los microsporangios son terminales y el filamento es continuo entre el microsporangio. Es adnada cuando los microsporangios son alargados y están conectados a lo largo de la porción final del filamento. Cuando la antera está conectada por la parte media, con ambas terminaciones libres, se dice que es versátil. Las anteras dorsifijas son aquellas que están conectadas por la parte dorsal, al extremo distal del filamento, mientras que las basifijas están conectadas distalmente al filamento. En algunas especies los microsporangios están en posición transversal.

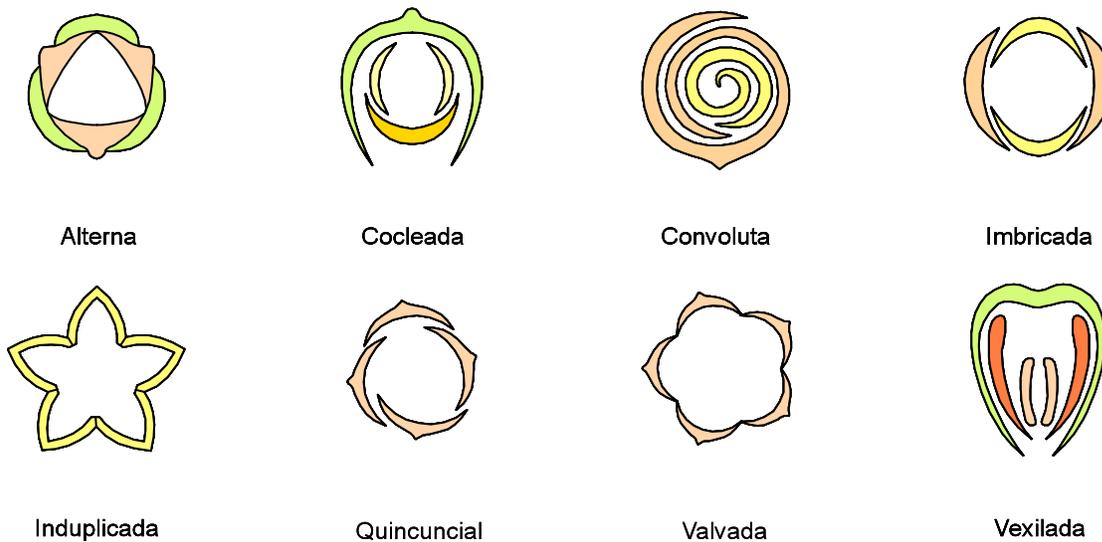


Figura 5. Tipos de estiviación del perianto

El número de los estambres en la flor varía de uno a varios y de un número definido a uno indefinido (Eames, 1961). Su arreglo en el receptáculo puede ser espiral (helical), verticulada o fasciculada (en grupos), cuyos fascículos están comúnmente en verticilos. El arreglo de los estambres en espiral representa una condición primitiva del cual se derivaron los tipos verticulados o fasciculados (Eames, 1961). Los fascículos tienen un número diverso de estambres y se forman por agregación y fusión de estambres a varios niveles. Cuando los estambres están en un solo verticilo, el androceo es haplostémono. Cuando los estambres están distribuidos en dos verticilos y los estambres del verticilo externo se alternan con los pétalos, se denominan diplostémonos; si los miembros del verticilo están opuestos a los pétalos se llaman obdiplostémonos. Un androceo con más de dos verticilos de estambres es llamado polistémono (Eames, 1961).

Los estambres pueden variar en tamaño y forma, pero antes de la dehiscencia tienen dos pares de microsporangios en los lóbulos de las anteras. El microsporangio está separado por una zona de tejido estéril, llamado tejido conectivo intervenal. En algunas especies sólo se desarrolla un microsporangio; sin embargo, muchas anteras bioesporangiadas son realmente tetraesporangiadas. Al madurar los dos esporangios contiguos se unen debido a la ruptura del tabique que los separaba.

Todas las partes del estambre pueden modificarse durante el proceso evolutivo. La longitud del filamento es variable y puede estar ausente. Los microsporangios pueden reducirse y volverse estériles, convirtiéndose en estaminodios. Las flores zigomórficas suelen tener estambres modificados o un número reducido de ellos.

El gineceo tiene una posición central en la flor, pudiendo tener de uno a varios carpelos libres o fusionados (Fig. 8). Cada carpelo libre o gineceo formado por varios carpelos libres tiene un estigma (estructura que recibe el polen), un estilo (porción estrecha debajo del estigma), y un ovario (base ancha que contiene uno o más óvulos) (Figs. 1 y 8). Algunos gineceos carecen de estilo (Ej. *Clusia*, Clusiaceae), pero el estigma y los ovarios están siempre presentes. En el gineceo, los óvulos se desarrollan en la placenta. Cuando el gineceo tiene carpelos individuales, la flor se denomina apocárpica (Ej. *Magnolia*); si por el contrario los carpelos están unidos, la flor es llamada sincárpica (*Oreomunnea*).

La placentación es un tipo de distribución de los óvulos en los carpelos que forman el gineceo (Fig. 9). Los carpelos están localizados en el ovario. Los carpelos primitivos libres y laminares tienen placentación submarginal, dado que los óvulos se desarrollan en la placenta entre la yema ventral y dorsal. En los carpelos cerrados, la placentación es usualmente laminar como en Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae. Cuando el óvulo se desarrolla cerca de la base del ovario es basal, aun cuando sea morfológicamente pseudobasal (Ej. *Calophyllum brasiliense*, *Virola koschnyi*). Los óvulos suspendidos están cercanos al extremo distal del ovario (Ej. *Allocasuarina*, *Roupala montana* Aubl., *Terminalia amazonia*). Cuando los carpelos están abiertos y fusionados entre sí (sincárpica), la placentación es parietal (Ej. *Bixa orellana*, *Escallonia myrtilloides*, *Hasseltia floribunda*, *Homalium racemosum*, *Casearia arborea*); si los carpelos se fusionan después de que se cierran, la placentación es axilar (Ej. *Lecythis ampla*, *Vochysia*, *Luehea seemannii* Triana & Planch., *Pseudobombax septenatum*, *Swetenia macrophylla* King., *Cedrela odorata* L.). En algunos casos, las paredes del

carpelo o el tabique que divide el ovario en lóbulos, se destruye durante el desarrollo. Una columna central aparece en el ovario, y los óvulos están unidos a ésta. Esta placentación se denomina central libre (Ej. *Theobroma cacao*). Si los carpelos que forman el gineceo están abiertos antes de la fusión, normalmente se forma solamente un lóculo central.

Generalmente, un carpelo tiene tres venas vasculares, una vena dorsal (media) y dos venas ventrales (lateral y marginal). Muchos carpelos tienen venas adicionales, mientras que otros han perdido venas por la reducción y tienen menos de tres venas básicas.



Figura 6. Agrupación y posición de los estambres.

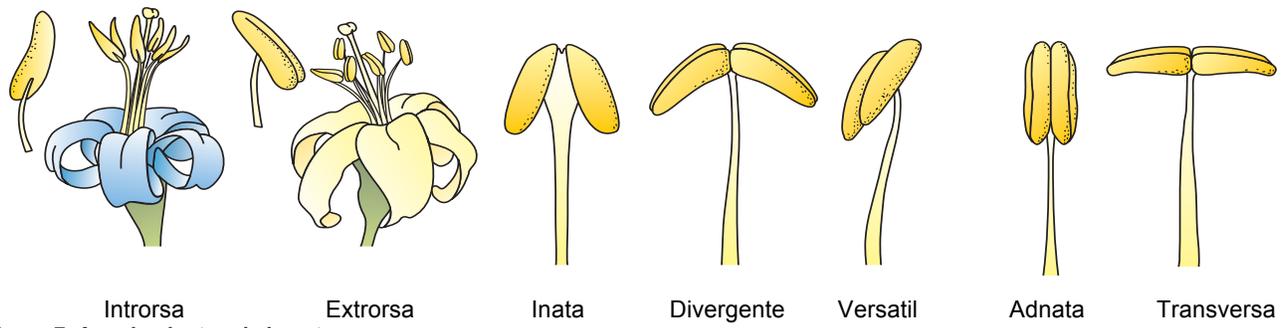


Figura 7. Acoplamientos de la antera

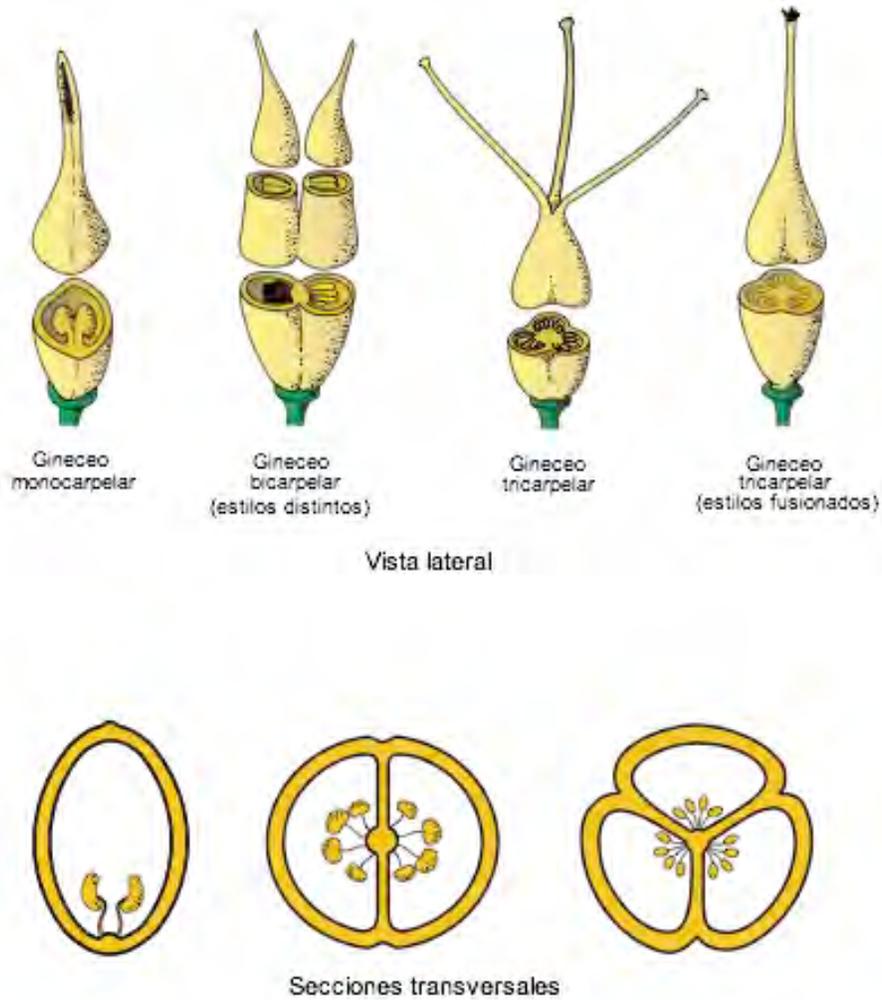
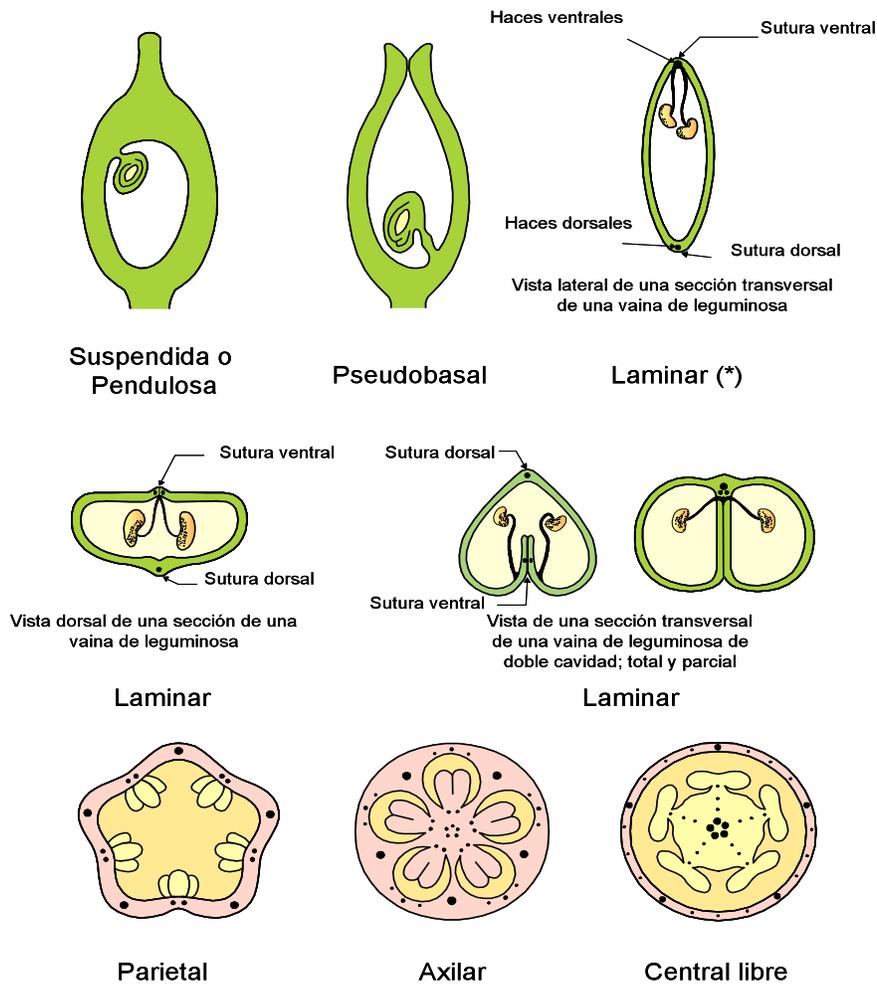


Figura 8. Diferentes tipos de gineceo.

Cuando el gineceo está en la parte distal del eje floral y el ovario es superior, la flor es hipógina (Fig. 10). Cuando el gineceo se encuentra en el nivel más bajo del eje floral y la pared es adnada al tubo floral o hipantio, al cual los otros órganos florales (perianto y androceo) se fusionan, el ovario es inferior y la flor es epigea. Algunas flores tienen el perianto y el androceo unidos al tubo floral o hipantio, rodeando el ovario sin fusionarse. Estas flores son periginas y los ovarios son semi-inferiores. Existen formas

transicionales a epiginas. Diferentes subtipos han sido descritos en clasificaciones más detalladas (ver Radford *et al.*, 1974).



(*) en carpelos primitivos la placentación es submarginal

Figura 9. Tipos de placentación

El estilo es la parte estrecha del carpelo localizado entre el ovario y el estigma. En un gineceo sincárpico, con un sólo estilo, éste está formado por los tejidos de los carpelos que forman el gineceo. Los carpelos pueden estar parcialmente fusionados en el extremo distal, cuando el estilo es una estructura sencilla en la base y compuesta en el extremo terminal. El estilo puede tener ramas estilares (estilodios); usualmente hay un estilodio por carpelo (Ej. *Hibiscus*), y el estilo o estilodio puede ser sólido o con un canal central (hueco).

El estigma es la superficie receptiva que captura los granos de polen. Está formado por una superficie de células especializadas conectadas al tejido estilar. La morfología del estilo y el estigma es diversa y depende de la estructura de la flor y del tipo de polinización (Fig. 10). El estigma captura y acepta el polen y provee un ambiente adecuado para la germinación. El estigma puede proveer nutrientes al polen y orienta el crecimiento del tubo polínico; también ayuda a regular el metabolismo de la flor

(Van Went y Willemse, 1984). La superficie del estigma debe proveer una osmolaridad balanceada y suficiente cantidad de agua para que ocurra la germinación del polen. Frecuentemente, los cambios en las condiciones ambientales retrasan la polinización; el estilo y el estigma deben mantener la vitalidad para continuar funcionando.

La pared del polen y la cubierta del estigma están envueltas en la recepción celular y el reconocimiento de señales o estímulos. Algunas de las macromoléculas envueltas en este mecanismo son sustancias alergénicas, antígenos estigmáticos, carbohidratos, proteínas, glicoproteínas y glicofingolípidos (Ferrari *et al.*, 1985; Flores, 1999; Shivanna y Sastri, 1981).

Los estigmas se han dividido en dos categorías: estigmas húmedos, con abundantes secreciones de fluidos y, estigmas secos, con una secreción reducida de fluidos. Los estigmas secos tienen células receptoras dispersas sobre estiloides

multiseriados o concentrados en las crestas, zonas o cabezas. Los que tienen áreas receptoras especializadas pueden estar separados en estigmas papilares y no papilares (Van Went y Willemse, 1984). Los estigmas húmedos tienen una superficie receptiva con papilos pequeños o de tamaño

mediano. Los granos de polen binucleados parecen estar correlacionados con estigmas húmedos y secos, mientras que el polen trinucleado se asocia mayormente con estigmas secos (Van Went y Willemse, 1984).

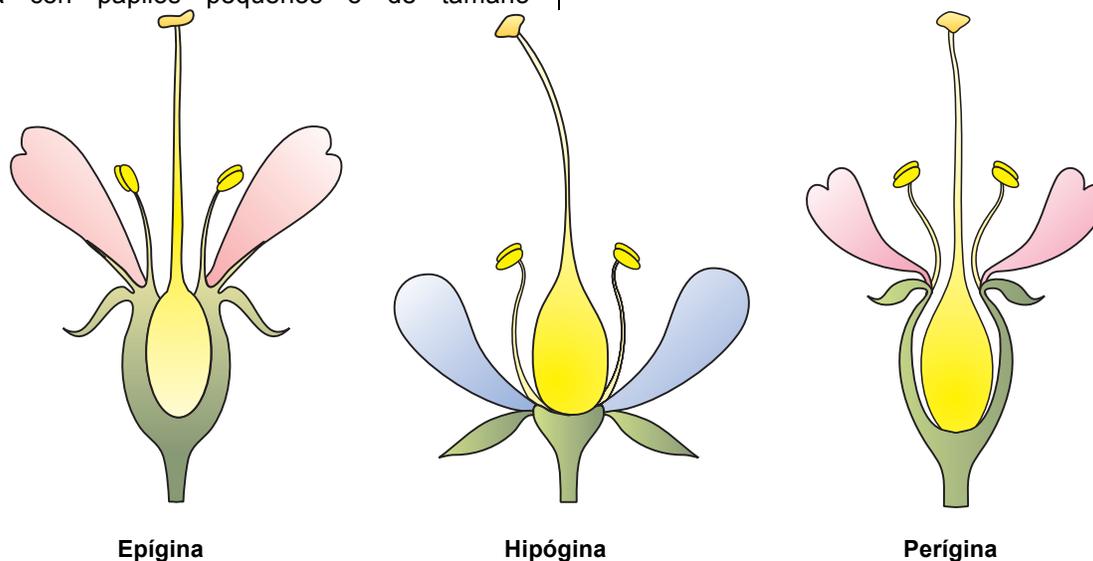


Figura 10. Posición del ovario y tipos de flor.

EXPRESIÓN SEXUAL EN LA FLOR, LA INFLORESCENCIA Y EL ESPOROFITO

La morfología y fisiología de las flores de árboles tropicales varían y están asociadas con la polinización y el sistema sexual de las especies. Las plantas pueden ser autopolinizadas o de polinización cruzada. Sin embargo, la separación de sexos en tiempo y espacio, al igual que la autoesterilidad (homogamia), son mecanismos frecuentes usados a favor de la polinización cruzada. En la flor individual, la separación de sexos en espacio tiene tres modalidades (Fig. 11a):

Hermafroditas, perfectas o bisexuales. Flores con órganos pistilados (gineceo) y estaminados (androceo). Como ejemplos se incluyen: *Persea americana* Mill., *Dipteryx panamensis*, *D. oleifera*, *Samanea saman*, *Stryphnodendron microstachyum*, *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm., *Pentaclethra macroloba*, *Terminalia amazonia*, *Lecythis ampla* y *Sideroxylon persimile*.

Flores unisexuales. Con un solo sexo, la flor tiene androceo o gineceo. Como ejemplos se incluyen: *Brosimum alicastrum* Sw., *Diospyros nicaraguensis*, *Hura crepitans* L., *Hyeronima alchorneoides* Allemao y *Virola koschnyi*. En especies como *Carapa guianensis* Aubl., las flores son unisexuales (masculina o femenina), pero mantienen vestigios del otro sexo. Hay dos subtipos de flores unisexuales:

1. **Estaminada o masculina.** Flores con androceo pero sin gineceo. Ejemplo: *Botocarpus*, *Casuarina*, *Hyeronima*, *Otoba novogranatensis* y *Virola*.
2. **Pistilada, carpelar o femenina.** Flores con gineceo pero sin androceo. Ejemplo: *Batocarpus*, *Casuarina*, *Hyeronima*, *Otoba novogranatensis* y *Virola*.

Neutral o agámica. Flores estériles con órganos sexuales abortivos o ausentes.

En la inflorescencia, la separación espacial de los sexos puede tener numerosas variaciones y combinaciones (Fig. 11 b). En una planta individual, la expresión sexual puede ser como las siguientes:

Hermafroditas o monoclinos. Árboles solamente con flores hermafroditas (bisexuales). Por ejemplo: *Pentaclethra macroloba*, *Stryphnodendron microstachyum* y *Terminalia amazonia*.

Monoica o diclino. Árboles con flores estaminadas y flores pistiladas. Por ejemplo: *Artocarpus*, *Carapa guianensis*, *Hernandia didymantha*, *Poulsenia armata* y *Ricinus communis*.

Dioica. Árboles con un sólo tipo de flores unisexuales (imperfectas). Por ejemplo: *Virola*, *Hyeronima* y *Batocarpus*. Existen dos subtipos:

1. **Gineceo, pistilada o femenina.** Árboles con flores pistiladas. Por ejemplo: *Guarea rhopalocarpa*, *Hampea*, *Virola* e *Hyeronima*.

2. **Androceo, estaminada o masculina.** Árboles solo con flores estaminadas. Por ejemplo: *Ilex*, *Myristica fragans*, *Siparuna grandiflora*, *Virola koschnyi* y *Hyeronima alchoneoides*.

Androdioica. Algunos árboles con flores hermafroditas y otros con flores estaminadas o masculinas.

Andromonoica. Árbol con flores hermafroditas y estaminadas. Por ejemplo: *Calophyllum brasiliense*, *Parkia bicolor* y *Schefflera*.

Ginodioica. Algunos árboles con flores hermafroditas y otros con flores pistiladas o femeninas. Por ejemplo *Ocotea tenera*.

Ginomonoica. El árbol tiene flores hermafroditas y pistiladas.

Polígamo o trimonoica. El mismo árbol tiene las flores hermafroditas, pistiladas y estaminadas. Por ejemplo: *Aesculus hippocastanum* y *Gyrocarpus jatrophiifolius*.

Polígama-dioica. Flores estaminadas, pistiladas y hermafroditas en árboles de la misma especie. Por ejemplo: *Coccoloba uvifera* (L.) L.

En muchas plantas hay un mecanismo controlado genéticamente que previene la fertilización con polen proveniente de la misma planta. En estas especies, el polen puede alcanzar el estigma de la misma flor, pero no se da la fertilización. En las especies dioicas, la polinización cruzada es la única posibilidad; en las especies monoicas, la separación de sexos en diferentes flores promueve, pero no garantiza, la polinización cruzada.

La separación de sexos en tiempo evita la autopolinización en flores hermafroditas; los estambres y los estigmas no maduran al mismo tiempo, reduciendo la posibilidad de la autopolinización. La separación de sexos por tiempo es conocida como dicogamia. Existen dos modalidades de dicogamia:

Protandria (flores protándricas). Los estambres maduran primero y liberan el polen antes de que el estigma sea receptivo.

Protoginia. Los estigmas maduran primero y son receptivos y funcionales antes de que se produzca la dehiscencia de la antera y la liberación del polen.

La protandria es común en legumbres (Fabaceae y Malvaceae); la protoginia es frecuente en muchas familias incluyendo Moraceae (*Ficus*), Rosaceae, Annonaceae (alguna *Annona*), Chrysobalanaceae, Combretaceae y Lauraceae.

En Lauraceae, las flores son protoginas (proterogineas) y el mecanismo floral en la familia es de dicogamia sincronizada (Frankel y Galun, 1977; Kubitzki y Kurz, 1984). En la misma familia, muchas especies tienen dos tipos de floración en diferentes individuos. En algunos árboles, las flores tienen estigmas receptivos al inicio de la mañana (comienzo de la fase femenina), y cesan la actividad al mediodía (cierre de la fase femenina). En la tarde de ese mismo día o al día siguiente, los estambres liberan el polen (comienzo de la fase masculina) y concluyen la actividad al anochecer (cierre de la fase masculina). En otros árboles, las flores tienen los estigmas receptivos durante la tarde y cesan la actividad al anochecer. A la mañana siguiente, los estambres liberan el polen. Estos mecanismos evitan autopolinización y hacen obligatoria la polinización cruzada (Frankel y Galun, 1977; Kubitzki y Kurz, 1984). Si el ritmo es alterado por los cambios en las condiciones climáticas, la flor puede ser polinizada y fertilizada por polen proveniente de otra flor en el mismo árbol (geitonogamia), pero los frutos sufren una abscisión temprana. En este sentido, ha sido planteado un mecanismo postcigótico de incompatibilidad (Kubitzki y Kurz, 1984). La dicogamia ha sido documentada también en Annonaceae [*Annona squamosa*, *A. cherimola*, *A. reticulata*, *Cananga odorata*, *Rollinia membranacea* (sin. *R. jimenezii*), Bertulaceae (*Alnus acuminata*) y Combretaceae (*Terminalia amazonia*)] (Deroin, 1988; Flores, 1994g; Flores y Sandí, 1995; Gottesberger, 1989a, 1989b, 1993; Kubitzki, 1993). *Terminalia amazonia* tiene flores protoginas. Se cree que las flores son polinizadas por polen proveniente de flores de otros árboles (xenogamia); sin embargo, esporádicamente puede ocurrir la geitonamia. En estas especies, se ha planteado un mecanismo postcigótico de incompatibilidad (Flores, 1994g; Flores y Sandí, 1995).

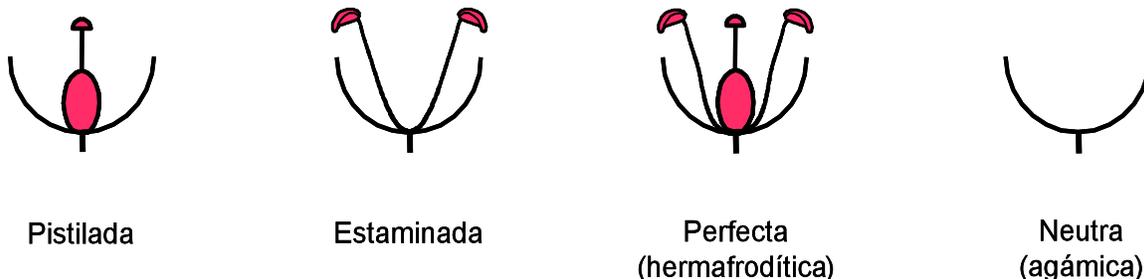


Figura 11a.

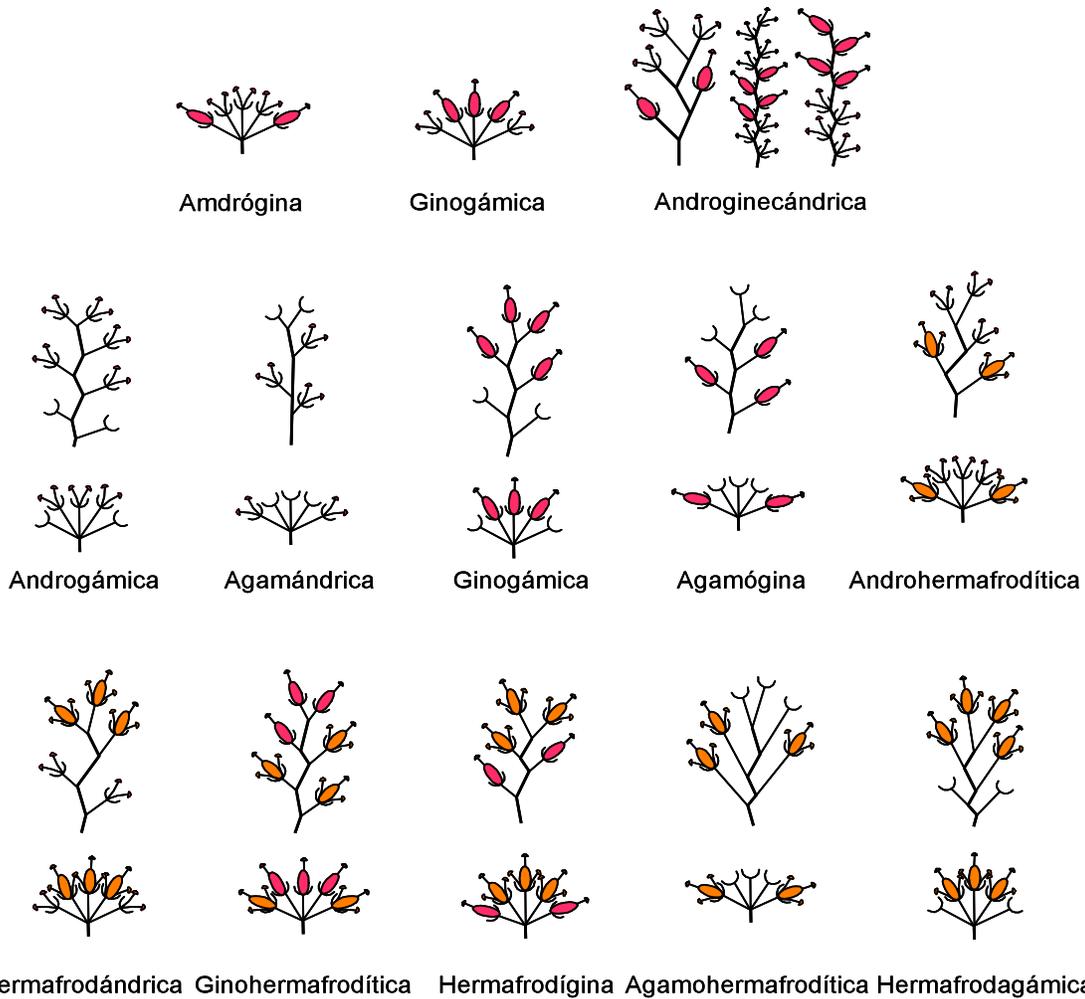


Figura 11b. Expresión sexual de la inflorescencia (Dibujos de Radford et al., 1974)

En numerosas especies, la dicogamia es parcial y la segunda fase sexual comienza antes de que termine la primera. Las flores son funcionalmente unisexuales en la primera fase, y bisexuales (hermafroditas) en la fase terminal (Faegri y Van der Pijl, 1971; Frankel y Galun, 1977). Por ejemplo, las flores de *Symphonia globulifera* L.f. son protándricas, con una fase bisexual en la cual el estigma es receptivo y las anteras liberan el polen (Pascarella, 1992).

Las flores hermafroditas homógamas (autoestériles) liberan y aceptan polen al mismo tiempo, a pesar de que no son siempre autógamas. Hay mecanismos morfológicos (autoincompatibilidad heteromórfica) y fisiológicos (incompatibilidad homomórfica) que pueden prevenir la autopolinización, autofertilización, o el desarrollo de semillas, promoviendo de esta manera autoesterilidad (Faegri y Van der Pijl, 1977; Frankel y Galun, 1977).

La autoincompatibilidad heteromórfica se caracteriza por diferencias intraespecíficas en la estructura floral; reforzando la polinización y la fertilización cruzada. La heterostilia floral es el mecanismo más común. En este caso existen dos o tres morfologías florales. En algunas flores, los estilos son largos y en otras muy cortos. En las flores con estilos largos los estambres se encuentran bajo el nivel del estigma, mientras que en las especies con estilos cortos, los estambres se encuentran sobre el nivel del estigma. Usualmente, otras características se han asociado con la longitud del estilo. Morfologías con estilos largos y estambres cortos, tienen granos de polen pequeños y papilas estigmáticas largas; morfologías con estilos cortos y estambres grandes, tienen granos de polen grandes y papilas estigmáticas pequeñas (Boshier, 1995). Estas características favorecen la polinización cruzada entre dos morfologías florales. Algunas especies sin embargo, tienen un mecanismo de incompatibilidad y carecen de polimorfismo estilar y estaminal, mientras que otras tienen un polimorfismo que está reducido al estilo (Ganders, 1979).

La homostilia de las flores del laurel neotropical [*Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.), Boraginaceae] ha sido descrita repetidamente. (Johnston, 1950; Millar, 1985; Opler *et al.*, 1975); sin embargo, la especie tiene un tipo de heteromorfia restringida a la variación estilar, el tamaño reducido de las flores podría comprometer la diferenciación entre el estilo y el estigma. (Boshier, 1995). Adicionalmente existen dos tipos de árboles en los cuales es posible el intercrucamiento pero no el intracruzamiento. La baja variación en la longitud estilar puede estar asociada con una incompatibilidad dialélica, del sistema en el esporofito (Boshier, 1995).

La heterostilia es un tipo de polimorfismo genéticamente controlado, compartido al menos por 25 familias de angiospermas (Ganders, 1979). Ejemplos: *Byrsocarpus*, *Rudgea*, *Psychotria*, *Turnera ulmifolia*, *Erythroxylum coca* y *Cratoxylum* (Barreto y Richards, 1990; Bawa, 1992; Bawa y Beach, 1983; Bawa *et al.*, 1985a; Bawa *et al.*, 1990). En especies dísticas el polimorfismo actúa de manera conjunta con el sistema de incompatibilidad dialélica, para prevenir la autofertilización, así como la fertilización intramórfica (Boshier, 1995).

La autoincompatibilidad homomórfica puede ser dividida en dos subtipos (Radford *et al.*, 1974):

Gametofítica: la fertilización es inhibida como resultado de la acción genética en el polen (gametofito masculino), cuando el tubo polínico sobresale a través de los tejidos estigmático-estilares (Ej. *Tectona grandis* L.f.).

Esporofítica: la inhibición de la germinación del polen o el crecimiento del tubo polínico es impuesta por la acción genética de tejidos esporofíticos, tales como el estigma, el estilo y a veces el saco embrional. Ej. *Dalbergia retusa* Hemsl., *Dalbergia miscolobium*, *Dipterix panamensis*, *Myrospermum frutescens* y probablemente, *Terminalia amazonia* (Barrett y Richards, 1990; Bawa y Beach, 1983; Flores y Sandí, 1995).

Los sistemas de incompatibilidad comparten un factor común: ambos mantienen un alto grado de heterocigocidad en las poblaciones de la especie. Con pocas excepciones, estos sistemas operan al nivel de estigma o estilo. Debido a que ambas estructuras tienen tejidos diploides con el genoma esporofítico (árbol progenitor), la reacción de incompatibilidad es controlada por el genoma de éste. El gametofito masculino (grano de polen) tiene en parte, el genoma del esporofito en el cual se desarrolla y algunos componentes esporofíticos. Así, la reacción de incompatibilidad del polen puede ser controlada por el mismo gametofito, o por los

componentes esporofíticos que lleva con él. En la incompatibilidad gametofítica, el genoma haploide del polen y el genoma diploide del estigma/estilo controlan genéticamente la interacción del polen-estigma/estilo. La incompatibilidad que ocurre en el saco embrionario es haploide-diploide (Frankel y Galun, 1977). La incompatibilidad del esporofito está determinada por el genoma del esporofito paternal del cual se originó el grano de polen.

En algunas especies, las flores homógamas pueden ser cleistógamas. En estas flores, el esparcimiento del polen y la receptividad del estigma están sincronizados desde antes de que se abra el perianto floral. Especies con este tipo de flores incluyen *Annona muricata*, *Cyathocalyx*, *Dasymaschalon*, *Goniothalamus* sp. En Annonaceae (Kessler, 1993) *Lithospermum caroliniense* (Levin, 1972) y *Coffea arabica* (Rubiaceae). Si la maduración y el funcionamiento de las flores bisexuales (estaminadas y pistiladas) en un árbol monoico no están sincronizados, tanto la polinización como la fertilización cruzada se vuelven obligatorias. Los bosques en las tierras bajas de la costa atlántica de Costa Rica, muestran una dominancia de especies con flores hermafroditas en la copa y la sub copa. Especies dioicas están representadas en menor cantidad, mientras que las monoicas son casi inexistentes. (Bawa *et al.*, 1985a,b).

TIPOS DE INFLORESCENCIA

Debido a que la nomenclatura tradicional utilizada para describir inflorescencia, aunque muestra inconsistencias morfológicas, es usada extensamente, la descripción y definiciones permanecen. El tallo que sostiene la inflorescencia se llama pedúnculo, mientras que el de la flor es pedicelo. Las flores se desarrollan en brácteas axiales; si la inflorescencia no tiene brácteas se dice que es abracteada. Los grupos o verticilos de brácteas forman un involucro; involucros secundarios, como en las umbelas compuestas se llaman involucelos de bractéolas. Cuando una sola bráctea conspicua subtiende un grupo de flores (usualmente una espiga carnosa o espádice), recibe el nombre de espata.

A continuación se describen los tipos más comunes de inflorescencia (Fig. 12):

Dicasio. Pedúnculo con una flor terminal y un par de ramas, cada una produciendo una sola flor. La flor central madura primero. El dicasio simple puede repetirse como unidad varias veces, dando lugar a dicasios compuestos. Al dicasio se le llama cima, pero este término se ha usado indiscriminadamente y su uso es inapropiado.

Monocasio. Pedúnculo con una flor terminal y una rama lateral basal que produce una sola flor. El monocasio simple puede ser replicado varias veces dando lugar a un monocasio compuesto, el cual puede formar varios subtipos:

1. **Bostrice** (monocasio helicoidal). La distribución de las flores es enrollada espiralmente sobre el eje principal.
2. **Cincino.** Flores alternadas de uno a otro lado a lo largo de un lado del eje; la inflorescencia completa puede formar un espiral hacia abajo.
3. **Ripidio.** Un bostrice que se extiende en un plano; a veces la inflorescencia es en forma de abanico.
4. **Drepanio.** Es un cincino con todas las ramas de un lado. La inflorescencia se extiende en un plano y usualmente forma un espiral hacia abajo en un lado.

Panícula. Inflorescencia con un eje central, de cuyas ramas se originan otras ramificaciones menores. Las ramificaciones menores pueden ser dicasios. Una panícula repleta casi cilíndrica es llamada tirso.

Racimo. Inflorescencia con un eje central, a lo largo del cual hay pedicelos simples de longitud similar. Usualmente la floración continúa hacia arriba, aunque puede ser irregular.

Espiga. Inflorescencia alargada, con eje central no ramificado y flores sésiles o subsésiles. Usualmente, la floración continúa hacia arriba. La espiguilla o locusta constituye la unidad básica de la inflorescencia en pastos y juncias.

Corimbo. Inflorescencia con un eje central y punta aplanada, dando lugar a ramas de diferentes longitudes. Las ramas laterales pueden ser ramificadas o pueden ser pedicelos simples. Usualmente, la floración comienza en las flores externas y progresa en dirección centrípeta, aunque también puede ser irregular.

Cabezuela (capítulo). Grupo de flores determinado o indeterminado, redondas o aplanadas, situadas distalmente al mismo nivel. Las flores pueden ser sésiles o subsésiles y situadas en un receptáculo ancho. La floración usualmente comienza en la periferia y progresa en dirección centrípeta. Las cabezuelas pueden ser solitarias o formar diversos conglomerados. Cada bráctea del involucre se llama filario.

Umbela. Inflorescencia con varias ramas que se originan de un punto común, en el extremo distal del

pedúnculo. Si las ramas terminan en flores se llama umbela simple; si terminan en umbélulas secundarias forman una umbela compuesta. Usualmente la floración comienza en las flores periféricas y continúa en dirección centrípeta. La umbela puede tener un involucre en el extremo distal del pedúnculo. Si las umbelas tienen verticilios similares, éstos se llaman involucelos y cada bráctea es un a bractéola. La rama central de una umbela se llama rayo, y los miembros correspondientes de las umbélulas son los pedicelos.

Amento. Espiga, racimo o dicasio formado por flores unisexuales. Puede ser largo o corto, erecto o penduloso. Usualmente las flores son en general muy pequeñas y subtendidas por una bráctea escamosa y pequeña.

Espádice. Espiga con un eje carnoso rodeado por una bráctea que usualmente es coloreada (espata). Las flores con frecuencia son muy pequeñas y unisexuales.

Siconio (hipantodio). Inflorescencia con flores pequeñas sobre la pared de una cabezuela cóncava.

Otros tipos de inflorescencia incluyen:

Glómérulo. Inflorescencia formada por un grupo de flores sésiles o subsésiles.

Verticilastro. Grupo de dicasios verticilados en los nudos de un eje alargado.

Pseudantio. Inflorescencia con varias flores simulando una flor simple, aunque es compuesta, de más de un eje simple que produce flores subsidiarias. El pseudantio es sostenido por un involucre; escaposo, con una flor simple o inflorescencia en un pedúnculo sin hojas; o escapo que comúnmente se origina de una roseta basal.

CICLO REPRODUCTIVO

Durante el periodo de floración de las angiospermas, los árboles o esporofitos producen microsporas que forman microgametofitos o granos de polen, y megasporas que a su vez forman dentro del óvulo, los megagametofitos o sacos embrionarios (Flores, 1999). En muchas de las angiospermas el ciclo reproductivo completo se da en una estación, desde el origen floral hasta el fruto y maduración de las semillas (Fig. 13); sin embargo, hay excepciones como el roble rojo (*Quercus* subg. *Quercus*) (Bonner *et al.*, 1994) y *Allocasuarina*. (Flores, 1976; Flores y Moeseley, 1982).

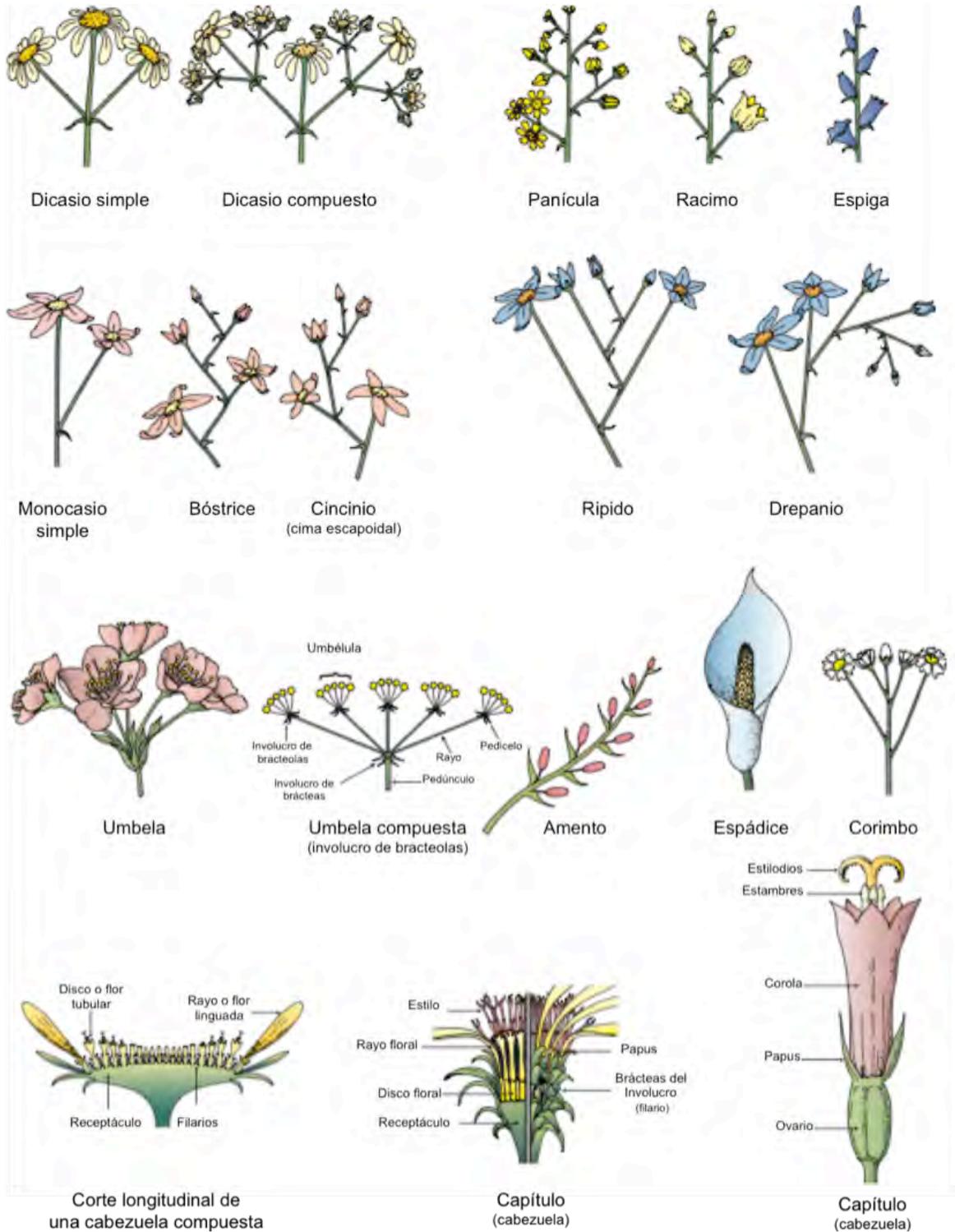


Figura 12. Tipos de inflorescencia

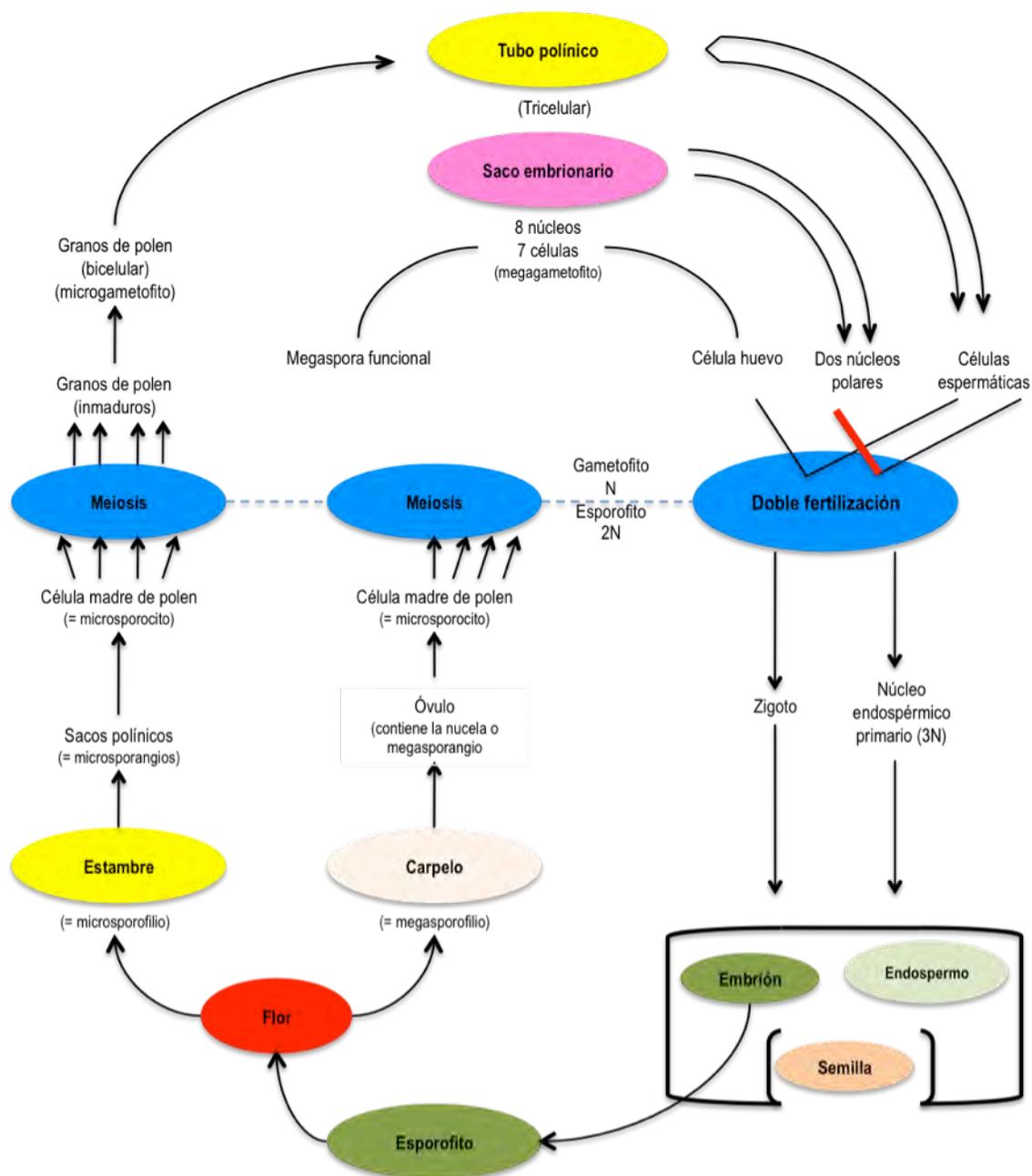


Figura 13. Ciclo de vida de las angiospermas

Polen

La antera embrionaria tiene una masa de tejido fundamental rodeado de una protodermis. Esta capa forma la epidermis de la antera. En las cuatro esquinas de la antera en desarrollo, se forman de dos a cuatro células hipodérmicas; cada grupo se divide periclinalmente formando una serie de células parietales primarias y células esporógenas primarias (capa interna). La figura 14 muestra la histogénesis de una antera típica; la figura 15 ilustra las estructuras de una antera madura. En la antera madura, la capa exterior (o epidermis) que cubre la pared del microsporangio puede permanecer intacta

en familias como Lauraceae, Magnoliaceae y Winteraceae. En otras familias como Moraceae y Ulmaceae, las células de la epidermis se conservan o se desprenden durante la maduración de la antera. En algunas especies, la epidermis tiene tricomas; en otras, desarrolla bandas fibrilares y es llamada endotecio. Si la epidermis se desprende, la capa interna la substituye. Esta capa es llamada comúnmente endotecio o capa fibrosa, porque tiene células con paredes gruesas; este engrosamiento está ausente en el estomio. Las capas medias consisten de una o varias capas de células tubulares con paredes delgadas debajo del endotecio.

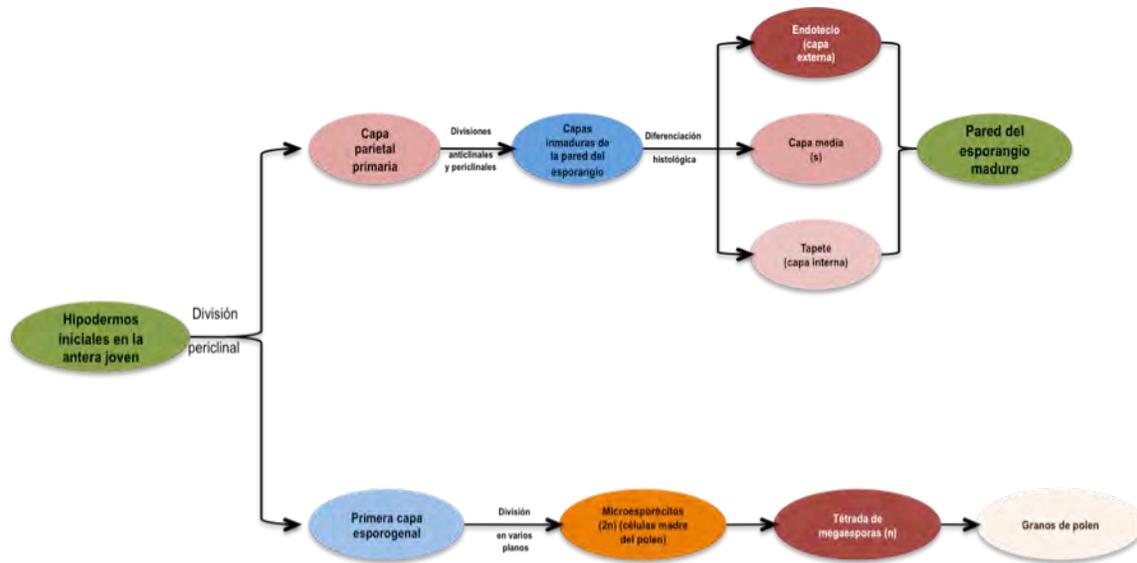


Figura 14. Patrón general de desarrollo del microsporangio en las angiospermas

Estas capas son comprimidas o trituradas durante la formación de las microsporas. La capa interna de la pared del microsporangio es el tapetum. Este parece cumplir tres funciones: nutrición de las microsporas, formación de la exina y síntesis de algunos materiales que contribuyen a la formación de la pared del grano de polen [triptina y pollenkitt (sustancia lipoidal)]. En las angiospermas el tapetum puede ser glandular (secretorio) o periplasmoidal (ameboide). En el primer caso, las células se mantienen intactas y persisten *in situ*; en el segundo caso, las paredes de las células se rompen y los protoplasmas se mezclan. La masa protoplasmática forma un periplasmidio multinucleado, el cual se mezcla con las células madre de polen. Las células en la capa esporógena primaria pueden dividirse antes de la microsporogénesis, o directamente convertirse en el microsporocito o célula madre del polen. Ésta, a través de meiosis, produce microsporas haploides (n) las cuales se diferencian luego como granos de polen. Las células de la capa parietal primaria, a través de divisiones periclinales y anticlinales, forman un número variable de capas situadas concéntricamente; estas capas se diferencian formando las diferentes capas del esporangio maduro (Flores, 1999).

Durante la meiosis de las células madre del polen, comienza en el tapetum la síntesis de sustancias como almidón, lípidos y trifina. El tapetum está relacionado con numerosas actividades. Mantiene un delicado balance con la diferenciación del tejido esporógeno y cualquier alteración de este balance,

induce la degeneración del polen. Existen evidencias de que debido a factores físicos o fisiológicos, el tapetum puede inducir el aborto del polen. El haz vascular del filamento puede influir en el proceso de aborto. Los carotenoides y ésteres carotenoides que se forman en las células tapetales, participan en la formación de esporopolenina, un componente principal de la pared del polen. El pollenkitt (Pankow, 1957) formado de lípidos, glicolípidos, glicoproteínas, monosacáridos, flavonoides y carotenoides sintetizados en el tapetum, proporciona adhesividad, orden y color al grano de polen (Heslop-Harrison, 1968, 1979a, 1979b).

El grano de polen es la estructura que contiene los gametos masculinos. Se forma cuando una célula vegetativa (célula en tubo), y una célula generatriz penetran en el citoplasma de la célula vegetativa (grano de polen bicelular o microgametofito); ambas células son haploides (Brewbaker, 1976). Si la célula generativa se divide por mitosis y produce la formación de las células espermáticas durante la maduración del polen, y antes de que se desarrolle el tubo polínico, el grano de polen es tricelular (Fig. 16). El núcleo de la célula vegetativa controla el metabolismo del tubo polínico, así como su fase inicial de crecimiento después de la germinación. Las células espermáticas tienen automovilidad, son estructuralmente diferentes y pueden tener diferentes patrones de transmisión genética del citoplasma (Flores, 1999; Knox, 1984; Russell y Cass, 1983).

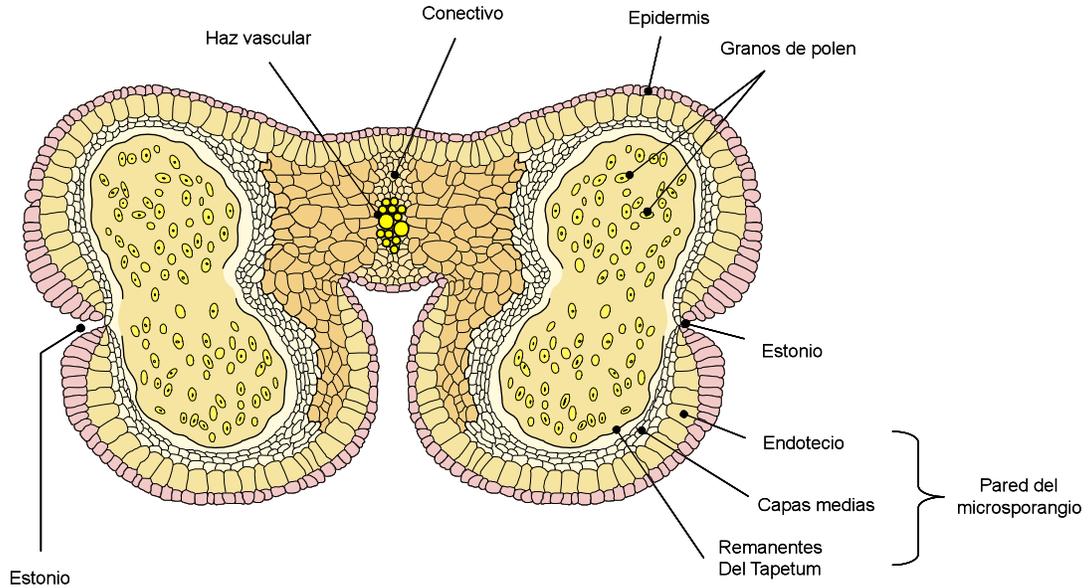


Figura 15. Antera madura

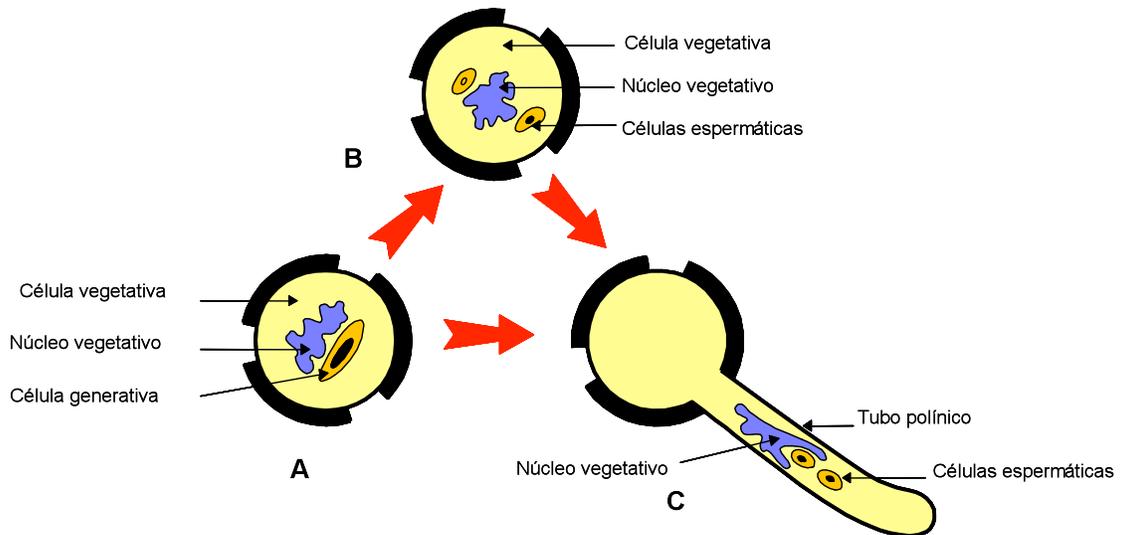


Figura 16. Tipos de granos de polen y germinación. A. Grano de polen y germinación. B. Grano de polen tricelular. C. Germinación del polen y desarrollo del tubo polínico

La cubierta del grano de polen es compleja y está formada por la exina (capa externa compuesta de esporopolenina y caracterizada por la ornamentación) y la intina (capa interna lisa compuesta por polisacáridos). Estas capas son química, morfológica y ontogenéticamente diferentes (Knox, 1984). La formación de la pared celular sigue diferentes patrones en diferentes especies como una adaptación a varios factores. Estos factores incluyen el medio ambiente celular, el método de polinización e interacciones potenciales con diferentes vectores polinizantes.

La correlación entre la estructura de la exina y el método de polinización ha sido corroborada en diversas familias, polinizadas por el viento o por animales vectores (Knox, 1984). Los métodos de transporte del polen y las estructuras que dirigen el polen a adherirse a los estigmas, son adaptaciones; por ejemplo, el grosor y ornamentación de la exina, el tipo de apertura y los adhesivos de la pared (Heslop-Harrison, 1968, 1979a, 1979b; Heslop-Harrison *et al.*, 1973). La identificación del polen, el estigma y las reacciones alérgicas en los humanos (proteínas en la pared del polen y glicoproteínas) son también adaptaciones. La germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico en el estilo envuelven la acción de enzimas específicas y nutrición heterotrófica; estas condiciones representan un alto nivel de especialización.

El polen de la mayoría de las angiospermas es una estructura celular libre (mónadas), pero en algunas familias hay granos compuestos. Los granos compuestos pueden estar organizados en tétradas (producto de un microsporocito), poliadas de granos o masas complejas (polinia). Las tétradas pueden tener de cero a cuatro granos fértiles, mezclados con los granos abortivos restantes. La forma del polen es un carácter genéticamente determinado por tres factores: la posición de las microsporas en la tétrada, el número y disposición de las aberturas germinales

y, la expansión celular diferenciada durante el desarrollo de la microspora y el desarrollo del grano de polen.

La dehiscencia de las anteras es un mecanismo de dispersión del polen. En algunas familias, el polen se esparce a través de una apertura pequeña situada usualmente en el extremo distal de las anteras. Este tipo de dehiscencia es porosida (Ej. *Hieronima alchorneoides*, *Conostegia*, *Miconia*, *Gustavia*). Sin embargo, en la mayoría de las especies la dehiscencia de las anteras es longitudinal a lo largo del estomio (dehiscencia longitudinal; Ej. *Vochysia*, *Alnus acuminata*) (Fig. 17). Si la antera está orientada hacia fuera y la dehiscencia es longitudinal hacia el exterior, es extrorsa; si está orientada hacia adentro y la dehiscencia es longitudinal hacia el interior, es introrsa (*Lacandonia*). En otras especies las anteras se abren transversalmente (dehiscencia transversal, Ej. *Brosimum alicastrum*). A pesar de que la fuerza que abre el estomio parece ocurrir en el endotecio, esta situación es todavía motivo de discusión. La dehiscencia no siempre se produce como resultado de cambios en las capas fibrosas; en muchas anteras esta capa no existe, especialmente aquéllas que son porosida.

Las anteras con formas complejas están normalmente asociadas con tipos especiales de dehiscencia porosida, y tienen proyecciones tubulares al final de los sacos polínicos, a través de los cuales es liberado el polen. Las anteras con aperturas estrechas y alargadas pueden tener una válvula. Este tipo de dehiscencia es valvular y ocurre en Hernandiaceae (*Hernandia stenura*), Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*) y Monimiaceae (*Mollinedia*, *Siparuna*) (Fig. 17). La válvula abre en la base y se proyecta hacia fuera y hacia atrás, empujando la masa de polen hacia fuera (Flores, 1999). El número y distribución de las válvulas tiene un valor taxonómico en Lauraceae.

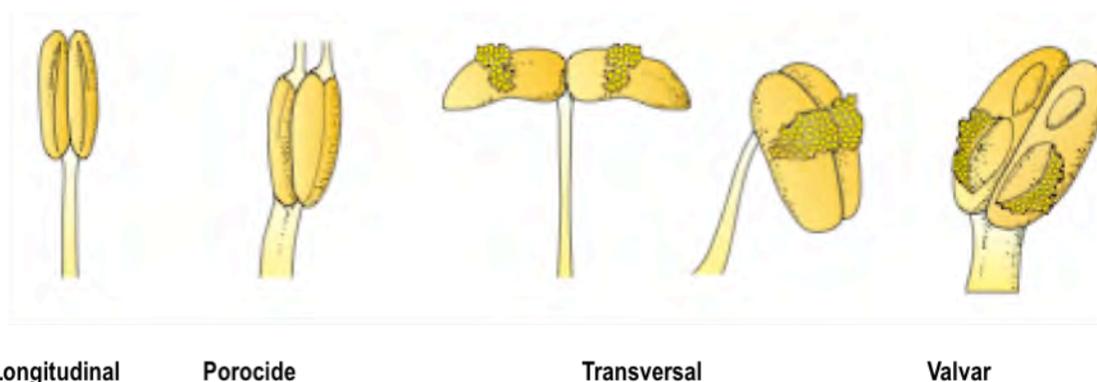


Figura 17. Dehiscencia de las anteras

Óvulo

El óvulo típico está formado por nucela (megasporangio), tegumento(s), calaza y funículo (Fig. 18). La nucela ocupa la parte central del óvulo y está rodeada por los tegumentos. Estos dejan un pasaje (micrópilo) para la penetración del tubo polínico. Los tegumentos protegen y nutren la nucela. Después de la fertilización, éstos forman la cubierta seminal, el rafe y la calaza. Los óvulos pueden ser bitégmicos, unitégmicos o atégmicos. En algunas Annonaceae se ha encontrado un tercer tegumento (*Cananga odorata*, *Cleistopholis patens*, *Cyathocalyx sumatranus*, *Guamia mariannae*, *Mezzetia leptopoda*, *Mezzetopsis creaghi*), localizado entre la testa y el tegmen (Corner, 1976; Kubitzki, 1993). El tercer tegumento en Opuntieae (Cactaceae) es una cubierta funicular rodeando las semillas (Flores y Engleman, 1976). El funículo es una extensión, usualmente filamentosa, que une el óvulo con la placenta. El funículo tiene una red vascular que transporta nutrientes del esporofito al megagametofito (Bouman, 1984; Flores, 1999; Maheshwari, 1950).

Frecuentemente el óvulo tiene estructuras especiales:

Hipostasa. Usualmente cupuliforme, formada por diferenciación de tejidos nucelar y calazal. Está localizada en el haz calazal y puede estar constituida

por una masa celular o una placa celular discoide. Se encuentra en los óvulos de Anacardiaceae, Bixaceae, Euphorbiaceae y Laureaceae. Es considerada una barrera física que retiene el crecimiento del embrión y un puente que conecta el haz calazal con el saco embrional, y facilita el paso de sustancias nutritivas al saco embrionario (Bouman, 1984; Flores, 1999; Milton, 1980). Otras funciones incluyen la producción de enzimas y hormonas reguladoras del balance de agua en las semillas latentes.

Podio. Un remanente nucelar resistente a la actividad absorbente del saco embrional. Esta estructura está situada en la base de la nucela y tiene forma de copa. Cuando se encuentra cerca del extremo micropilar recibe el nombre de epistasa. Generalmente obstruye el micrópilo después de la fertilización.

Obturador. Formado por tejido funicular, placentar o funicular-placentar. Tiene forma protuberante y está cubierto de tricomas secretores o papilas epidérmicas que funcionan como células de transferencia. La superficie del obturador se extiende hasta el micrópilo o penetra en él. Por lo general, es continuo con el tejido estigmático, ovárico y estilar, por los cuales el tubo polínico penetra. Después de la polinización el obturador se degenera (Bouman, 1984; Flores, 1999).

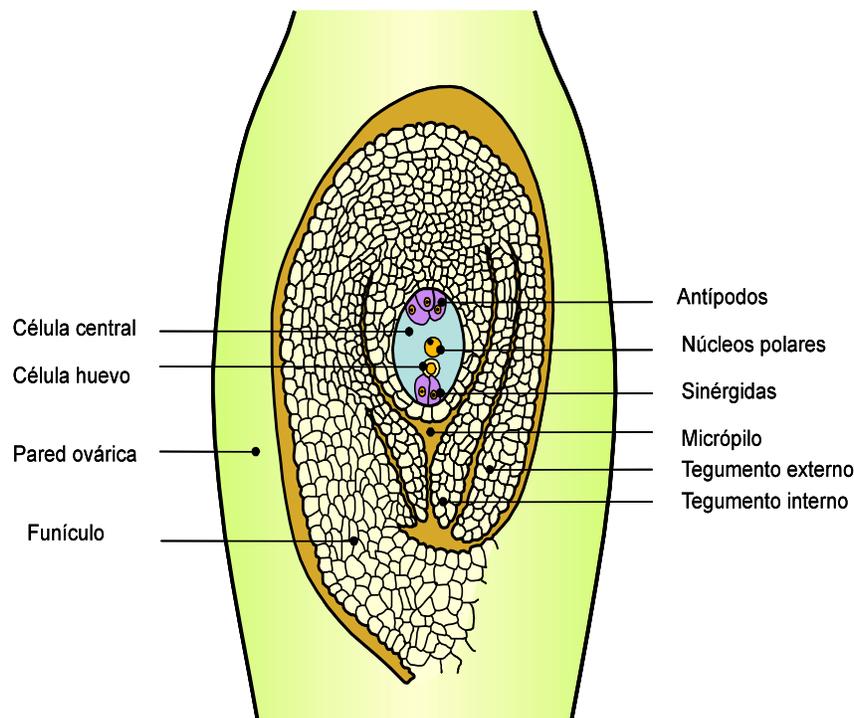


Figura 18. Óvulo bitégmico mostrando el saco común embrional en angiospermas.

Los óvulos tienen diferentes formas y grados de curvatura; atropo (ortótropo), anátropo, campilótropo, hemianátropo o anfítropo (Fig. 19). En general, el crecimiento diferencial se da en el área del funículo-calaza. Los tegumentos y la nucela son la causa de las diferentes curvaturas en los óvulos y las semillas maduras (Flores; 1999; Flores y Engleman, 1976). En algunos casos, la curvatura del óvulo durante la antesis es diferente y usualmente más pequeña que la de las semillas maduras. Después de la fertilización, el crecimiento diferencial se da en diferentes partes del óvulo y puede incrementar o disminuir su curvatura. La curvatura de la semilla está correlacionada a la forma del embrión, posición del micrópilo y la longitud del hilum.

Durante el desarrollo del óvulo, las células del arqueosporio se diferencian al formar la nucela. Directa o indirectamente, estas células originan el megasporocito, meocito o célula madre de megasporas. La última se divide meióticamente y da origen a cuatro megasporas haploides. Hay muchas variaciones en la megasporogénesis (Fig. 20), pero en muchos de los casos, sólo la megaspóra calazal es funcional. Divisiones mitóticas de la megaspóra funcional producen el megagametofito monoespórico (saco embrionario). Este tipo es común en las angiospermas. En otros casos, no se forman paredes celulares durante la segunda división mitótica, formándose una diada. Esta célula binucleada sirve como punto de partida del saco embrionario (biespórico). Hay especies en las cuales no se forman paredes durante la meiosis y se forma una coenomegaspóra con cuatro núcleos; ésta sirve

como punto de partida para la formación del saco embrionario (tetraespórico) (Bouman, 1984; Flores, 1999; Maheshwari, 1950; Willemse y Van Went, 1984).

Aproximadamente del 60 a 70 por ciento de las angiospermas tienen un saco embrionario (Fig. 21) con ocho núcleos y siete células; un huevo, dos sinérgidas, una célula central (con dos núcleos) y tres antípodas (Bouman, 1984; Eames, 1961; Flores, 1999; Willemse y Van Went, 1984). La célula huevo y las sinérgidas son células grandes y alargadas que se encuentran en el extremo micropilar del saco embrionario, formando una estructura llamada aparato del huevo. Las sinérgidas están parcialmente rodeadas por una pared gruesa en el extremo micropilar; este engrosamiento forma el aparato filiforme. La célula central ocupa una posición en la parte media del saco embrionario, y contiene dos núcleos polares o la fusión del núcleo; la pared celular es parcial y restringida a la zona calazal. La membrana celular o plasmalema tiene invaginaciones típicas de las células de transferencia en el extremo micropilar. Las antípodas son células pequeñas con una estructura variable y pueden ser efímeras o persistentes después de la fertilización. Transportan nutrientes de la nucela a la célula central y almacenan nutrientes para el futuro endospermo. Estas células también pueden tener una función secretora, que incluye la secreción de reguladores de crecimiento que controlarían el desarrollo del endospermo (Bouman, 1984; Flores, 1999; Willemse y Van Went, 1984).

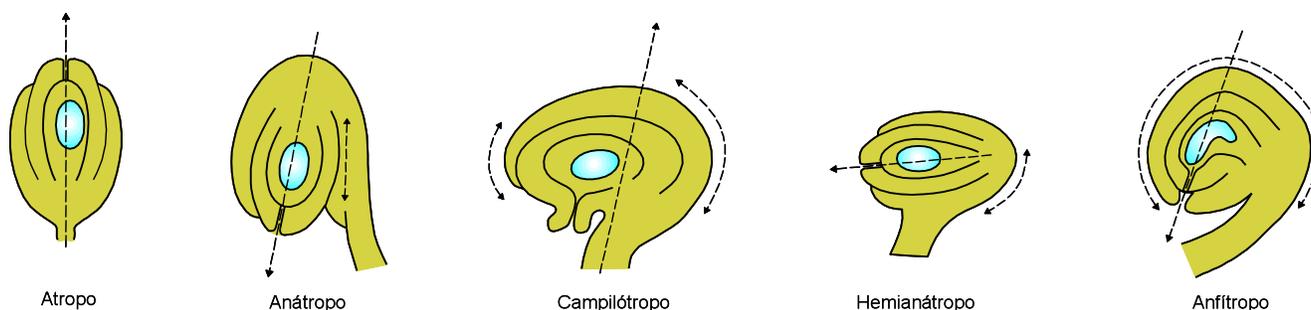


Figura 19. Tipos de óvulo (redibujado de Flores, 1994a).

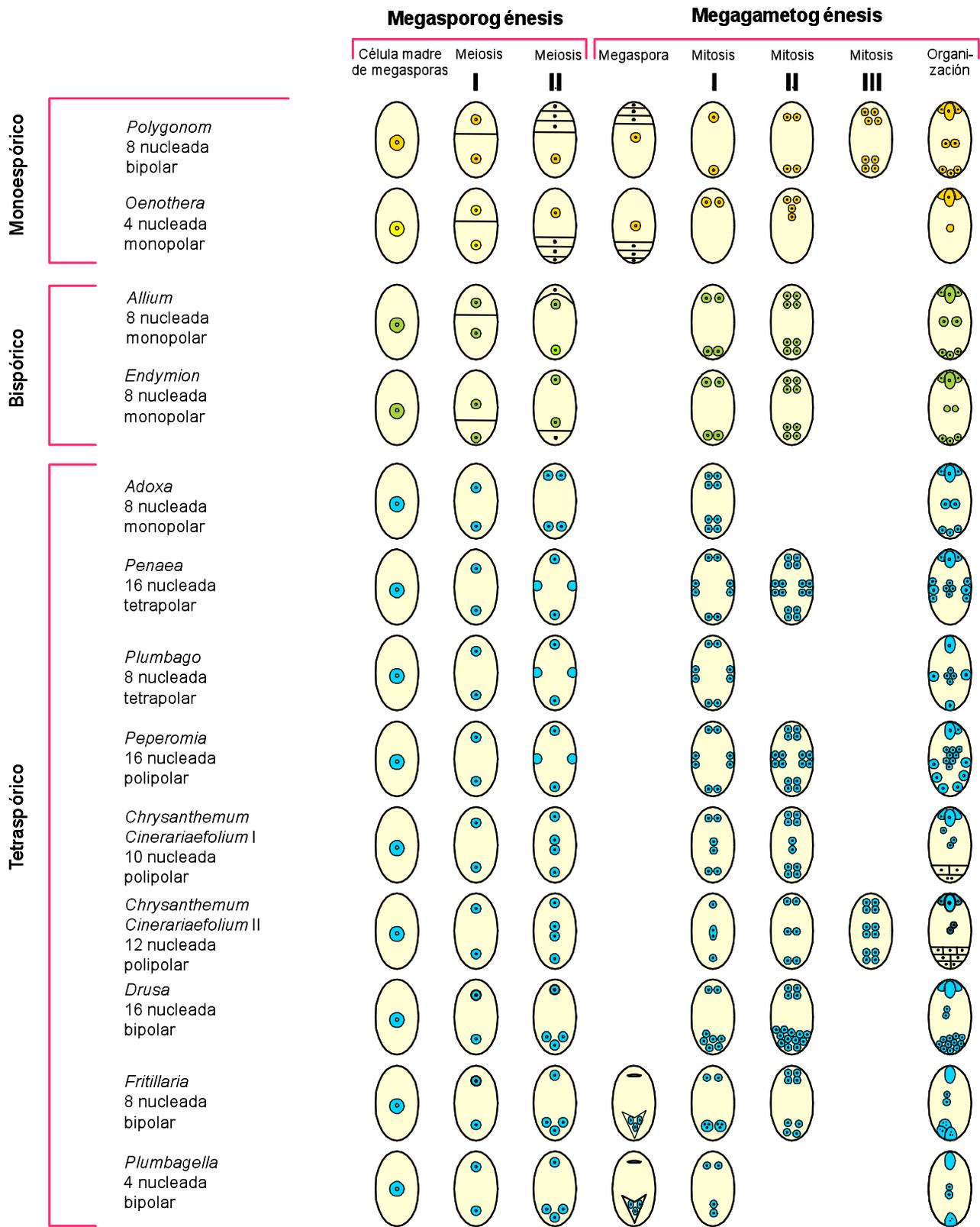


Figura 20. Representación esquemática que muestra el origen y desarrollo de los diferentes tipos de saco embrionario

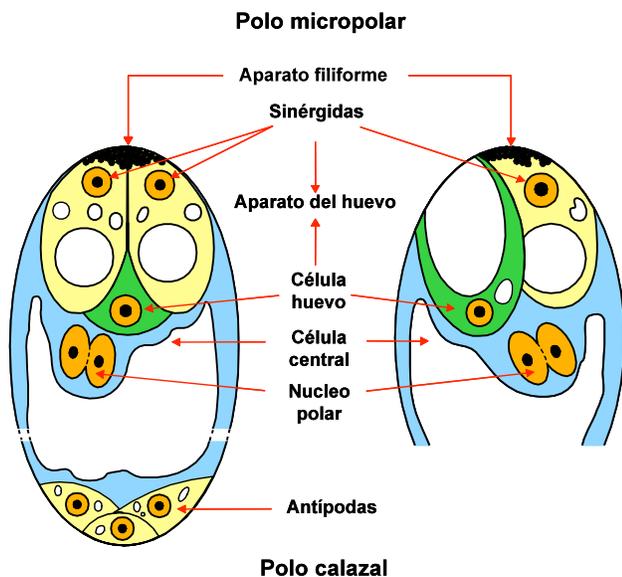


Figura 21. Saco embrionario (tipo *Polygonum*)

POLINIZACIÓN Y FERTILIZACIÓN DE LAS FLORES

VECTORES DE POLINIZACIÓN

En angiospermas, la polinización puede ser biótica o abiótica; en la mayoría de las especies participa más de un vector, por ejemplo, en *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) la polinización es diurna (aves paserinas y abejas) y nocturna (murciélagos y *Didelphis marsupialis*) (Vieira y Carvalho-Okano, 1966). La adaptación a mecanismos de polinización está controlada por numerosos principios evolutivos. La morfología floral está relacionada con el polinizador más eficiente y existe evolución adaptativa paralela entre el vector de polinización, y las especificaciones estructurales, espectrales y olfatorias de la flor (Faegri y Van der Pijl, 1971; Frankel y Galun, 1977; Gottsberger, 1993; Kalin-Arroyo, 1978).

La polinización biótica debe ser llevada a cabo por diferentes vectores como insectos (entomofilia), aves (ornitofilia) y murciélagos (quiropterofilia). Otros mamíferos contribuyen en menor grado, entre ellos prosimios, marsupiales, roedores y jirafas, reptiles como las lagartijas e invertebrados como los caracoles y babosas (malacofilia). La polinización biótica provee beneficios mutuos; el vector obtiene una recompensa (néctar, fragancia, aceites o el mismo polen), y la planta dispersa el polen (Buchman, 1987; Frankel y Galun, 1977; Walter, 1983).

Los agentes abióticos son la gravedad, el viento [movimientos o corrientes de aire (anemofilia)] y el agua [movimientos o corriente (hidrofilia)]. La

polinización por gravedad es unidimensional y en general, resulta en autogamia. La dispersión por viento es tridimensional y la dispersión por agua puede ser bidimensional si ocurre en la superficie, o tridimensional si participan gotas o volúmenes de agua (Frankel y Galun, 1977).

Los diferentes vectores de polinización están asociados con síndromes florales; éstos son grupos de características que las flores despliegan para atraer y recompensar al vector. Los medios más comunes son los colores y las fragancias (Brantjes, 1973, 1978). Por ejemplo, muchos himenópteros tienen sistemas similares de visión a color, con tres tipos de receptores (ultravioleta, azul y verde) y sólo algunas especies tienen visión tetracrómica (Menzel y Backhaus, 1989; Menzel y Sumida, 1993). El color en la flor no está restringido al perianto y puede encontrarse en las brácteas [*Bougainvillea* (Nyctaginaceae), *Euphorbia pulcherrima* (Euphorbiaceae)], estambres y gineceo. Los colores pueden producirse por refracción de la luz sobre estructuras físicas y superficies, o porque los pigmentos absorben una longitud de onda definida. Los carotenoides que son compuestos alifáticos, producen una gama de colores que varía del amarillo claro al rojo intenso; los flavonoides (antocianinas, flavonas, flavonoles, auronas) producen una gama de colores que varía del amarillo claro en las flavonas, al púrpura y azul en las antocianinas. La mayoría del despliegue de colores y de los mecanismos químicos, utiliza un número limitado de antocianinas (flavonoides), e incluye la pérdida de color de la antocianina debido a la participación de un copigmento (Gottsberger, 1993). Las antocianinas más frecuentes son la cianidina magenta, la delphinidina púrpura y el geranio rojo. Las betalainas son alcaloides que producen un grupo de colores que varía de rojo a marfil claro (Faegri y Van der Pijl, 1971; Flores, 1999). El cambio de color producido por la edad puede ser un indicador para los vectores, pero éstos no siempre discriminan sobre esta base (Gottsberger, 1993).

La producción de néctar influye en el comportamiento del vector durante el proceso de polinización. El néctar está compuesto de monosacáridos (glucosa y fructosa) y disacáridos (maltosa, melobiosa) aminoácidos y proteínas (enzimas), lípidos, alcaloides, fenoles, antioxidantes (ácido ascórbico), ácidos orgánicos, saponinas, dextrinas, agua, iones (en especial K^+) y otras sustancias inorgánicas (Baker y Baker, 1983). El néctar puede ser ingerido directamente por el vector (pájaros, murciélagos, lepidópteros, dípteros), o ser llevado al nido para alimentar las larvas (himenópteros). Una fuerte correlación existe entre la concentración de azúcares y aminoácidos en el néctar y, el tipo de polinizador

(Baker y Baker, 1983; Koptur, 1994). Además de servir de recompensa al polinizador, el néctar puede tener otras funciones; en algunas plantas sirve como sustrato para la germinación del grano de polen; en otras hay levaduras inhibidoras, presentes en el néctar que pueden inhibir la germinación del polen. El néctar también atrae insectos para proteger las plantas de depredadores; este fenómeno se encuentra presente en los neotrópicos (Bentley y Elias, 1983; Koptur, 1994; Vinson *et al.*, 1997). Flores con elaióforos ofrecen aceites (Faegri y Van der Pijl, 1971; Gottsberger, 1993). Los aceites se forman en células epiteliales en el cáliz (la mayoría de las Malpighiaceae del nuevo mundo) y liberados en forma de un exudado que es recolectado por abejas como *Centris* (Ej. *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *B. crispera*, *Bunchosia*) y Krameriaceae. Estas plantas que producen aceites son polinizadas por abejas recolectoras del aceite (Vinson *et al.*, 1997). La planta puede usar mecanismos como el tamaño de la inflorescencia, la morfología floral, los patrones de natesis, la producción de néctar y la dicogamia para restringir la recolección de polen.

Los insectos polinizadores pueden ser coleópteros [escarabajos (cantarofilia)], himenópteros (sinfitofilia), avispas (vespofilia), hormigas (formicofilia o mirmecofilia), abejas (melitofilia), moscas (miofilia, mariposas (sicofilia) y polillas (palaecofilia) (Faegri y Van der Pijl, 1971; Frankel y Galun, 1977; Gottsberger, 1993; White *et al.*, 1994). Algunos insectos tienen mecanismos para responder a las señales ópticas enviadas por las anteras. Esto confirma que los estambres y su mimetismo son señales comunes para los insectos polinizadores. Las fragancias también atraen a los insectos; por ejemplo, los osmóforos de la orquídea neotropical *Stanhopea* y otros géneros como *Clowesia* y *Polycynis*, producen aromas capaces de atraer a las abejas euglósidas (Buchman, 1987; Curry, 1987; Stern *et al.*, 1987; Williams, 1983). Estos aromas consisten de varios compuestos como son monoterpenos y bencenoides (Williams y Whitten, 1983). La producción de calor promueve la volatilización del aroma que atrae a los insectos, como se ha demostrado en numerosas especies de árboles, por ejemplo, las flores de *Annona muricata* y otras especies del género tienen respiración termogénica, la cual combinada con fragancias fuertes, atrae insectos dinástidos (Armbruster y Berg, 1994; Gottsberger, 1989a, 1989b; Kessler, 1993). Las abejas euglósidas macho (*Euglossa*, *Eulaena*) recolectan fragancias de las flores, las mezclan con secreciones glandulares labiales y, probablemente, las modifican para atraer a las hembras (Armbruster y Berg, 1994; Knudse y Mori, 1996; Whitten *et al.*, 1989; Williams y Whitten, 1983). La fragancia tiene un ciclo diario, probablemente influenciado por el

ambiente térmico (Armbruster y Berg, 1994; Knudsen y Mori, 1996; Whitten *et al.*, 1989; Williams y Whitten, 1983). Esas variaciones pueden afectar la distribución de insectos y los sistemas de apareo (Corbet, 1990). Algunos insectos pueden cambiar sus preferencias a las fragancias de acuerdo a la estación (Gottsberger, 1993; Knudsen y Mori, 1996; Walter, 1983). Las especies entomófilas usualmente tienen grandes granos de polen (>300 µm) y una exina gruesa y ornamentada, la cual facilita la adhesión de insectos a la superficie estigmática. Muchos granos de polen tienen una cubierta adhesiva o sello lipídico (Pollenkitt) (Flores, 1999; Frankel y Galun, 1977; Knox, 1984).

Los coleópteros son un grupo primitivo y la cantarofilia ha sido asociada con familias de angiospermas primitivas; sin embargo, en algunas familias como Annonaceae, Calycanthaceae, Eupomiatiaceae y Magnoliaceae, la cantarofilia se deriva secundaria y paralelamente a la especialización floral (Gottsberger, 1989a, 1989b, 1993). En esos grupos, las flores son abiertas, no tienen restricciones para el acceso de insectos y producen un exceso de órganos y tejidos que son comidos por los escarabajos (Figs. 22 y 23). Sólo en casos excepcionales las flores tienen néctar (Faegri y Van Pijl, 1971; Gottsberger, 1993; Knox, 1984). Las Myristicaceae del sudeste asiático (*Myristica*, *Horsfeldia*, *Knema*, *Gymmacranthera*) también parecen ser polinizadas por coleópteros, aun cuando tienen una estructura floral que difiere mucho de las flores de las anonáceas. Las flores son blancuzcas o cremosas, con fuerte aroma nocturno y carecen de nectaros o estructuras secretoras definidas. Son unisexuales y el perianto está fusionado y forma pequeñas urnas que restringen el acceso a los insectos; también el gineceo de las flores pistiladas tiene un sólo óvulo (Armstrong y Drummond, 1986). Curiosamente, en las Melatomataceae, cuyas flores tienen estambres con dehiscencia poriside, los coleópteros toman posición para exprimir la antera y extraer el polen.

Las flores sicófilas y palaenófilas tienen una concentración de sacarosa en el néctar que varía de uno a cuarenta por ciento; la mayor concentración se encuentra en las palaenófilas (Faegri y Van der Pijl, 1971; Gottsberger, 1993). Las mariposas tienen actividad diurna y usualmente son atraídas por flores pequeñas, con colores profundos, aroma suave y agradable. La corola tiene forma de trompeta con una base estrecha y se ubica en posición vertical. Algunas flores no son atractivas pero las brácteas son de colores intensos (*Godmania*, *Mussatia*). La antesis es diurna, aunque las flores usualmente no se cierran durante la noche (De Vries, 1985, 1988; Faegri y Van der Pijl, 1971). Las polillas son el

polinizador lepidóptero más importante del neotrópico, especialmente esfingidas con una proboscis larga que les permite alcanzar el polen con facilidad (Faegri y Van der Pijl, 1971). Las flores son blancas o con pobre coloración, aunque a veces pueden ser rojas; la corola es tubular o lobulada y mantiene una posición horizontal o colgante (*Leucocalantha*, *Tanaecium*). La antesis es nocturna, las anteras son versátiles y el aroma es dulce y fuerte (Faegri y Van der Pijl, 1971). Muchas especies tienen el síndrome del cepillo: pequeñas flores agrupadas, con muchos estambres y estigma sobre el nivel del perianto. Estas características atraen a polinizadores grandes como son las esfingidas. Entre las especies polinizadas por polillas se encuentran

Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb., *Samanea saman* (Jacq.) Merr., *Pseudosamanea guachapele* (Kunth) Harms, *Cojoba arborea* (L.) Britton y *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart, *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae); *Cedrela odorata* y *Guarea* (Meliosaceae); *Cordia alliodora* (Boraginaceae) y *Quarariba asterolepsis* (Bombacaceae) (Bawa et al., 1985a; Koptur, 1994) (Figs. 24 y 25). *Symphonia globulifera* ha sido considerada ornitófila y polinizada por colibríes; sin embargo, la polinización es llevada a cabo por lepidópteros y los colibríes sólo remueven el néctar (Pascarella, 1992).



Figura 22



Figura 23



Figura 24



Figura 25

La melitofilia es el tipo más común de entomofilia en el neotrópico. Las abejas pueden ser generalistas o especialistas, y algunas pueden detectar diferencias en disponibilidad de polen entre diversas flores. (Gottsberger, 1993). Las familias más importantes son Anthophoridae (*Xylocopa*, *Centris*) y Apidae (abejas sociales). Con frecuencia, *Centris* poliniza flores que producen abundantes lípidos, pero

carecen de néctar (Vinson et al., 1997). En la subfamilia Meliponidae (Familia Apidae), los géneros *Trigona* son importantes; en la Subfamilia Bombinae (Familia Apidae) las abejas euglóidas son los mejores polinizadores (*Bombus*). La diversidad morfológica encontrada en el grupo hace posible la polinización de flores zigomórficas y actinomórficas (Knudsen y Mori, 1996). Árboles tropicales

polinizados por abejas incluyen *Aspidosperma megalocarpon* (Apocynaceae), *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae), *Copaifera camibar* Poveda, Zamora y Sánchez (Fabaceae), *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Dipteryx oleifera*, *D. panamensis* (Fabaceae-Papilionoideae), *Laetia procera* (Poepp.) Eichler. (Flacourtiaceae), *Couratari scottmori*, *Eschweilera*, *Grias*, *Gustavia*, *Lecythis ampla* (Lecythidaceae), *Espedisia macrophylla* (Ochnaceae), y *Qualea paraensis* (Vochysiaceae) (Figs. 26 y 27).

Puesto que las Vespidae tienen requisitos nutritivos elevados, en especial carbohidratos, éstas colectan néctar y lo almacenan. Casi todas las especies existentes de *Ficus* son polinizadas por avispa Agaonidae cuando ovipositan en el siconio. Varias familias de avispa pueden polinizar las especies de *Ficus* (Berg, 1989; Kerdelhué *et al.*, 1977). Dado que las hormigas (formicofilia o

mirmecofilia) requieren azúcares y proteínas, ellas colectan néctar y se comen las anteras. Se les han considerado ladronas de néctar y no es posible caracterizar el tipo de flores al que están asociadas. Las moscas y mosquitos visitan diversos tipos de flores. Las polinizadas por Vespidae son pequeñas, blancuzcas, verduscas o amarillentas, como *Anacardium excelsum* (Bertero y Balb. Ex Kunth) Skeels. *Mangifera indica* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Simarouba amara*, *Bursera simaruba* (L.), y *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae) Aubl. [*Simaroubaceae* y *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae)] (Figs. 28 y 29). El grupo tiene muchos polinizadores. El cacao (*Theobroma cacao*) es polinado por varias especies de dípteros; las flores de *Monodora myristica* son polinizadas por moscas (Kessler, 1993).



Figura 26.



Figura 27.

Las aves tanto polinizan las flores mientras comen el néctar o son oportunistas. Las flores normalmente son rojas, anaranjadas o púrpura oscuro, con tubos estrechos, una textura gruesa y carecen de olor. Las anteras son exertas o subexertas y el cáliz es largo y suelto. La polinización de las flores de *Myrrhinium atropurpureum* (Myrtaceae) ilustra un caso interesante. Las flores están agrupadas en dicasios y están situadas en ramas horizontales. Carecen de néctar y olor pero los pétalos son gruesos, carnosos, jugosos y azucarados; los pétalos cambian de color y forma durante la fase de antesis (rosado, rojo, púrpura y negro). Los estambres tienen filamentos largos (15mm) y cada antera contiene cerca de 8,000 granos de polen. El estilo es de 12 a 20 mm de longitud. La presentación del polen comienza cuando la concentración de azúcares en los pétalos es 4 ± 1 % peso/peso, y los pétalos son de un color rojo-violáceos. Este síndrome floral atrae aves paserinas, las cuales son los principales polinizadores; el color de los pétalos atrae las aves ya que es un indicador de la cantidad de azúcares, mientras que los largos filamentos exponen las anteras (Roitman *et al.*, 1997).



Figura 28



Figura 29

En los neotrópicos, los polinizadores más importantes son los colibríes (Fam. Trochilidae), a pesar de que hay otros grupos menores como son los Icteridae (Brosset y Erard, 1986; Stiles, 1985; Stiles y Skutch, 1989). La polinización a través de aves es común en epífitas y en plantas de claros del bosque y bosques secundarios (Stiles, 1985). Los colibríes son importantes vectores polinizadores en la parte superior de las cadenas montañosas (Stiles y Skutch, 1989). Las aves discriminan entre las radiaciones ultravioleta. Muchas aves tienen un sistema olfatorio que aunque débil, puede detectar olores en el ambiente que les guíen a encontrar alimento. Los pigmentos antocianídicos son un síndrome típico de flores polinizadas por aves, aunque algunas excepciones se encuentran en Australia y Nueva Zelandia (Gottsberger, 1993).

Las flores usualmente polinizadas por colibríes pueden ser inodoras y fuertemente coloreadas, siendo los colores principales el rojo, amarillo y anaranjado. La corola es tubular y algunas veces cuelga y no tiene labio o un margen dirigido hacia atrás. Hay nectarios en la base del tubo floral con abundancia de néctar. Los filamentos son rígidos o

fusionados, frecuentemente estipitados. La posición de los órganos sexuales facilita la recolecta del néctar y el polen, con la consecuente transferencia del polen de una flor a otra. La antesis es diurna (Faegri y Van der Pijl, 1971). El polen usualmente se deposita en el pico o las plumas de la cabeza de las aves. La mayoría de los granos de polen son de colores claros (blanco o amarillo claro), esféricos y lisos pulverulentos; a veces la exina tiene espínulas que permiten que el polen se adhiera a las plumas. En las Myrtaceae, el polen de forma esférica o triangular y suave, se deposita en el pico de las aves y tienen una cubierta viscosa de color café, azul o negra (Inouye, 1975; Knox, 1984). La Ornitofilia es común en las Fabaceae-Mimosoideae (algunas especies de *Inga*), Fabaceae-Papilionoideae (*Erythrina cochleata*, *E. crista-galli*, *E. poeppigiana* (Walp.) O.F. Cook), Rubiaceae (*Psychotria elata*, *Hamelia patens*) y Malvaceae (*Malvaviscus arboreus*). Los colibríes polinizan estas especies (Bawa *et al.*, 1985a). Las flores de *Vochysia* usualmente son polinizadas por abejas y mariposas, y algunas veces por colibríes (De Vries, 1988) (Figs. 30 y 31). Las aves son polinizadores diurnos de *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) (Vieira y Carvalho-Okano, 1996).

Los murciélagos nectívoros son el grupo de vectores polinizadores mamíferos más importante. Son nocturnos, ciegos a los colores y tienen un sistema olfativo bien desarrollado. Dado que su sistema de sonar es débil, los murciélagos tienen problemas volando en el follaje. Pueden usar las garras para colgarse de las flores o volar frente a las flores al igual que los colibríes. La lengua es larga y bien adaptada para extraer el néctar de las flores. Los murciélagos se alimentan de flores que producen abundante polen y néctar mucilaginoso y pegajoso. La corola es usualmente distal y el néctar está accesible (Grunmeier, 1990; Steiner, 1981). Las flores polinizadas por murciélagos normalmente se levantan sobre la copa de los árboles, o son caulifloras, colgantes (pendulifloria) o tienen pedicelos largos. La corola es acampanulada o infundibular, blanquizca, cremosa, verduzca, purpúrea o rosácea, y las flores tienen glándulas que despiden olores desagradables (ácido butírico); la antesis es nocturna. Pueden ser individuales o agrupadas en inflorescencia. El polen es transportado de una flor a otra en el pelo de los murciélagos, el cual tiene escamas parecidas a las del abdomen de las abejas (Eisenberg, 1989; Vogel, 1968).



Figura 30.



Figura 31.



Figura 33



Figura 32

Familias de plantas como las Bombacaceae son polinizadas primariamente por murciélagos (Ej. *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand, *Pachira quinata* (Jacq.) Dugand, *Ceiba pentandra* (L.) *Pachira aquatica* Aubl., *Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lam.) Urb. (Fig. 32). Un gran número de Bignoniaceae (*Crescentia cujete* L., *Amphitecna sessilifolia*), Capparidaceae (*Capparis*), Caryocaraceae (*Anthodiscus chocoensis*, *Caryocar costaricense*, Donn. Sm.), Euphorbiaceae (*Mabea*), Fabaceae-Mimosoideae (*Inga leiocalycina*, *Parkia pendula* (Willd.) Benth. Ex Walp. y Fabaceae-Caesalpiinoideae (*Peltogyne purpurea* Pittier), son también polinizadas por murciélagos. Murciélagos e insectos esfíngidos polinizan algunas especies como *Capparis pittieri*.

La polinización por viento es difícil de detectar porque las flores son visitadas por diversos tipos de insectos y otros polinizadores. La polinización por viento e insectos (ambofilia) es muy común (Bullock, 1994; Silberbauer-Gottsberger, 1990). En general, el viento es el principal vector polinizador de las especies de flores unisexuales con reducido perianto

y carencia de sustancias atractivas para las aves y otros animales (Faegri y Van der Pijl, 1971). Las anteras son expuestas y tienen filamentos largos. Los granos de polen dispersados son pequeños (± 16 a $50 \mu\text{m}$), ligeros y esféricos; la exina es fina, a veces reticulada, reticulada-estriada, equinada, escabrosa, psilada y algunas veces rugosa, germinada o discontinua, pulverulenta y no adhesiva (Bullock, 1994; Faegri y Van der Pijl, 1971). La cubierta de "pollenkitt" está restringida a los arcos de exina. La producción de polen es abundante en las especies (Bullock, 1994; Hesse, 1979; Knox, 1984; Rohwer, 1993). Condiciones que favorecen la polinización por viento incluyen la ausencia de lluvia, baja humedad relativa y buen movimiento del aire (la polinización por viento es frecuente en los bosques secos tropicales) (Bullock, 1994).

En los neotrópicos, algunas familias tienen especies que son parcial o exclusivamente polinizadas por el viento (Bullock, 1994; Kubitzki, 1993). Estas especies incluyen *Astronium graveolens* Jacq. *Tapirira guianensis*, *T. mexicana* (Anacardiaceae), *Alnus acuminata* (Betulaceae), *Terminalia amazonia*

(Combretaceae), *Bernardia*, *Croton* (Euphorbiaceae), *Quercus* (Fagaceae), *Xylosma intermedia* (Flacourtiaceae), *Alfaroa costaricensis* (Juglandaceae), *Maclura tinctoria*, *Sorocea*, *Trophis racemosa* (Moraceae), *Forestiera sp.* (Oleaceae), *Agonandra racemosa* (Opiliaceae), *Zanthoxylum* (Rutaceae), *Ulmus mexicana* (Liebm.) Planch. (Ulmaceae), *Myriocarpa longipes* y *Urera caracasana* (Urticaceae) (Fig. 33). Anemofilia está también presente entre las gimnospermas como es *Podocarpus guatemalensis* (Podocarpaceae) y *Pinus* (Pinaceae).

El polen que se dispersa por agua tiene diferente forma: granos esféricos rodeados por mucílago; granos elipsoides, en tétradas encerradas en tubos mucilaginosos; o granos filiformes sin exina y con una capa de intina parecida a la del polen terrestre (Knox, 1984).

Los árboles tropicales de las tierras bajas y las planicies tienen bajas densidades y son polinizados principalmente por animales. Los mecanismos de polinización, polinizadores y sistemas sexuales varían entre las angiospermas. Los insectos son los más comunes polinizadores y las abejas grandes o medianas son los vectores más comunes, seguidas por las polillas, avispas y otros insectos y abejas pequeñas (Bawa *et al.*, 1985a). La polinización por vectores de casi la mitad de las especies de plantas forrajeras varía en un gran rango. La mayor diversidad en los sistemas de polinización ocurre en la sub-copa, donde los colibríes e insectos esfingíodos son más activos. Los murciélagos y el viento son polinizadores menores. Los sistemas de polinización son más uniformes en la copa, donde las abejas e insectos menores son dominantes.

Muchos árboles tropicales tienen flores bisexuales compatibles (hermafroditas perfectas). Algunas son deciduas (árboles pistilados y estaminados) y la polinización cruzada es obligatoria; sin embargo, el grado de incompatibilidad varía en una población (Bawa y Krugman, 1991). En manejo de bosques, el grado de cruzamiento individual es vital para determinar la calidad genética de las semillas. El grado de endogamia depende no sólo de la tendencia genética a autopolinización, sino también de la distribución espacial de los individuos (Bawa y Krugman, 1991).

La dispersión desde el sitio de origen promueve el desplazamiento genético a través de la población o hacia nuevas poblaciones. En especies con polinización cruzada, los genes paternos se mueven dos veces en cada generación, primeramente durante la polinización y segundo, durante la dispersión de semillas. Los genes

maternos se mueven sólo una vez; por lo que los genes paternos se desplazan más lejos con cada generación (Wilson, 1992).

El patrón de dispersión contribuye a la estructura de la población, al potencial del flujo genético y a la selección natural. La transferencia genética ocasional de una población a otra es importante para mantener la diversidad genética de la población receptora (Wilson, 1992). La invasión y colonización de nuevas tierras permite la formación de poblaciones monoespecíficas. Las poblaciones monoespecíficas naturales o artificiales, representan un alto riesgo de infestaciones de plagas, enfermedades y parásitos. El daño producido por el perforador de los vástagos de Meliaceae (*Hypsiphyla grandella*) en poblaciones de caoba (*Swietenia macrophylla*, *S. mahoganii*), cedro español (*Cedrela odorata*) y otras meliaceas de valor económico representan este riesgo.

POLINIZACIÓN

Factores climáticos como viento, lluvia, humedad, temperatura, intensidad de la luz y calidad del espectro, son estímulos que determinan la antesis de la flor y la actividad de los vectores polinizadores (Frankel y Galun, 1977). La consistencia o cambios continuos de estos factores, su graduación o modificación brusca de uno o varios de estos cambios, pueden retrasar o impedir la polinización. La cubierta del polen y del estigma están involucrados en el reconocimiento intercelular de señales y estímulos.

La primera interacción del polen y el estigma es la captura del polen por la superficie estigmática, que se da entre 30 y 60 segundos después del contacto inicial (Fig. 34). La cera epicuticular de la superficie estigmática y algunos aceites de la exina son colocados estratégicamente para desempeñarse como sustancias lipofílicas intercelulares, que enlazan las matrices de la exina (polen) a la cutina (estigma). La captura selectiva de granos compatibles de polen no es aparente en la interacción inicial (Ferrari *et al.*, 1985).

La segunda interacción celular es más lenta que la primera y se da sólo entre el polen y estigmas compatibles. Cuando el polen y la papila (o superficie estigmática) entran en contacto, constituyen dos superficies rígidas convexas que son tangentes entre sí (Fig. 34); las distancias macromoleculares entre ellas son largas y variables. La exina del polen y la cutina de la matriz se conectan debido a la hidrólisis y poliestratificación de las sustancias (aceites y ceras) que fueron parte del contacto inicial entre ellas. Enzimas de la cutícula (cutinasa y estearasa)

catalizan el proceso. La conexión tubular entre el polen y la superficie estigmática se establece comúnmente entre 15 y 30 minutos después de la polinización. Esta conexión tiene un diámetro doble en tamaño que el orificio dejado por el tubo polínico cuando atraviesa la cutícula. El tubo polínico se desarrolla dentro de la conexión del tubo o la ocreatina, y va a través de la cutícula del estigma (Ferrari *et al.*, 1985). La hidratación del polen y la formación de la ocreatina pueden ser inhibidas si el polen no es compatible. Los tubos polínicos de una especie muestran marcadas diferencias fenotípicas durante su crecimiento a través estilos de diferentes especies. La terminación apical muestra anomalías citológicas cuando hay incompatibilidades específicas en el estigma, estilo, o el saco embrionario.

FERTILIZACIÓN

La fertilización de las angiospermas es un proceso doble: en el primero, un esperma se une con la célula huevo dando lugar al cigoto, un proceso llamado singamia por Strasburger *et al.* (1908); en el segundo, se fusionan con los dos núcleos polares de

la célula central creando el endospermo (fusión triple).

Comúnmente el tubo polínico entra al ovario a través del micrópilo (porogamia) a través de la calaza (calazogamia), o a través de los tegumentos (pleurogamia). El esperma fertilizador de la célula huevo penetra a través del aparato filiforme. Posteriormente el esperma se desplaza a una célula sinérgida y luego a la célula huevo. La fusión entre el esperma y el plasmalema de la célula huevo resulta en un puente a través del cual, el esperma entra a la célula huevo. La fusión de un núcleo del esperma con el huevo produce un cigoto diploide; la fusión del núcleo de otro esperma con el núcleo de la célula central produce un endosperma triploide, típico en el 60 a 70 % de las dicotiledóneas (saco embrionario monospórico del tipo *Polygonum*) (Fig. 21). En los otros tipos de sacos embrionarios, el endospermo varía de 2n (tipo *Oenothera*) a 3n, en especies como *Allium* y *Adoxa*. Los restantes tipos de sacos embrionarios producen un endospermo poliploide (Flores, 1999; Maheshwari, 1950). La fertilización doble transforma el óvulo en semilla.

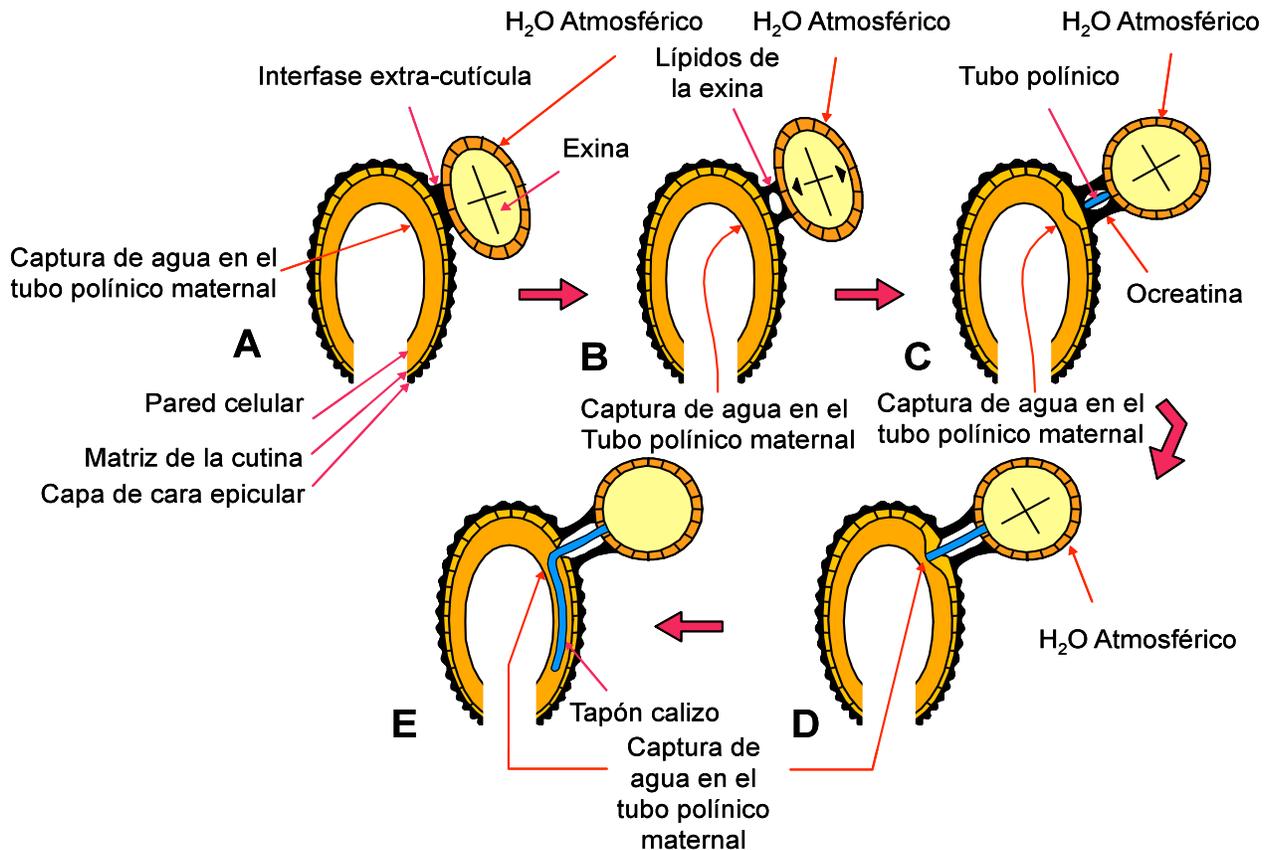


Figura 34. Interacciones del polen-estigma; A. Contacto inicial (captura del polen); B. Etapa inicial de la reacción secundaria vinculante; C. Etapa final de la reacción secundaria vinculante (emergencia del tubo polínico); D. Penetración del tubo polínico en la cutícula; crecimiento descendente del tubo polínico.

La fertilización puede ocurrir en la misma flor (autogamia), entre dos flores en un mismo árbol (geitonogamia) o entre diferentes individuos (alogamia o xenogamia). Algunas especies pueden tener autogamia y alogamia en un mismo árbol; este fenómeno es llamado alautogamia (Radford *et al.*, 1974).

ESTRUCTURA SEXUAL DE LAS GIMNOSPERMAS

Las gimnospermas, cuyo nombre significa semilla descubierta, es un grupo de plantas vasculares superiores en las cuales los óvulos y semillas no están rodeados de un carpelo. Estos son expuestos en escamas o estructuras similares, las cuales son equivalentes a los esporofitos (Foster y Gifford, 1974).

Entre las gimnospermas, las Coniferales son el grupo dominante. Las Coniferales son especies principalmente perennes, maderables y muchas de ellas tienen un valor económico. En los neotrópicos, son numerosas las especies de usos comunes y con un valor económico, incluyéndose en este grupo *Pinus oocarpa* Schiede ex Schldl., *P. montezumae* Lamb., *P. caribaea* Morelet, *P. maximinoi* H.E. Moore, *P. patula* Schiede y Schldl. y Cham., *P. ayacahuite* C. Ehrenb. Ex Schltr., *Abies guatemalensis* Rehder, *A. religiosa* (Kunth) Chltr. y Cham. (Pinaceae) y los ciprecillos (*Podocarpus guatemalensis*, *P. costaricensis*, *P. macrostachyus*, *Prumnopitys standleyi* (Buchholz y Gray) de Laub., Podocarpaceae).

Las Coniferales son predominantemente monoicas y tienen los óvulos y granos de polen agrupados en estróbilos o conos de diferentes formas y tamaños. Todas las especies de Pinaceae son monoicas, aunque algunas familias como las Cupressaceae y Podocarpaceae tienen especies monoicas y diocas (Bierhorst, 1971; Foster y Gifford, 1974; Sporne, 1965). Los estróbilos tienen un eje central con numerosos esporofilos imbricados (2n), llamados escalas o brácteas, distribuidas en un espiral cerrado (Fig. 35). Los estróbilos masculinos (androestróbilo) tienen microsporófilos; usualmente cada microsporófilo tiene dos sacos polínicos (microsporangios) en la superficie abaxial inferior. Sin embargo, *Cycas media* puede producir más de 1,000 sacos, *Zamia florindana* varias docenas, las Taxodiaceae de 2 a 9, las Cupressaceae de 3 a 6 (a veces más), las Taxaceae de 2 a 8 y las Auracariaceae de 5 a 20 (Foster y Gifford, 1974).

En familias como la Pinaceae, el estróbilo femenino (ginoestróbilo) tiene megasporófilos y cada uno tiene dos óvulos invertidos en la parte adaxial

(superior). Otras familias tienen más o menos óvulos por megasporófilos; por ejemplo, las Taxodiaceae tienen de dos a nueve y las Cupressaceae tienen dos o más, mientras que Araucariaceae, Podocarpaceae, y Taxaceae tienen un sólo óvulo (Foster y Gifford, 1974; Sporne, 1965).

Los numerosos estróbilos masculinos tienen corta vida; cuando maduran, tienen un color amarillento, purpúreo o rojizo. Los menos numerosos estróbilos femeninos también muestran variación en color. El color está determinado genéticamente y puede variar con la elevación; por ejemplo, el abeto blanco (*Abies concolor*) tiene conos de verde claro a púrpura oscuro. La morfología de los conos verdes es más común en bajas elevaciones, la morfología con conos púrpura se hace más común con el incremento en elevación (Sturgeon y Milton, 1980).

CICLO REPRODUCTIVO

La figura 36 ilustra el ciclo reproductivo en una gimnosperma. La dehiscencia de las anteras permite la liberación del polen, y una apertura en la escama del cono permite la entrada del polen. El periodo de postpolinización – prefertilización, puede durar desde varias semanas hasta años. En las especies de *Pinus*, el periodo entre la generación del óvulo y la dispersión de las semillas puede durar 2.25 años (Krugman *et al.*, 1974; Bonner *et al.*, 1994) (Fig. 37). Este periodo incluye la germinación del polen, el crecimiento del tubo polínico y la penetración de la nucela, al igual que el arqueogonio y el desarrollo de los gametos (Owens y Morris, 1990).

Polen

Los microsporangios (2n) o sacos polínicos tienen pared, tapetum (en muchas especies) y células esporógenas. Estas últimas producen las células madres de microsporas o microsporocitos, cada uno de los cuales produce cuatro microsporas (n) por meiosis. Las microsporas permanecen dentro de la pared del microsporocito por un periodo variable de tiempo, dependiendo de la especie (Figs. 36-38). Durante este periodo, la microspora se divide tres veces y forma el microgametofito o grano de polen parcialmente desarrollado. Éste tiene dos células protálicas (que mueren temprano), una célula generativa y una célula tubo. La apertura del saco polínico y la liberación del grano de polen ocurren usualmente en esta etapa.

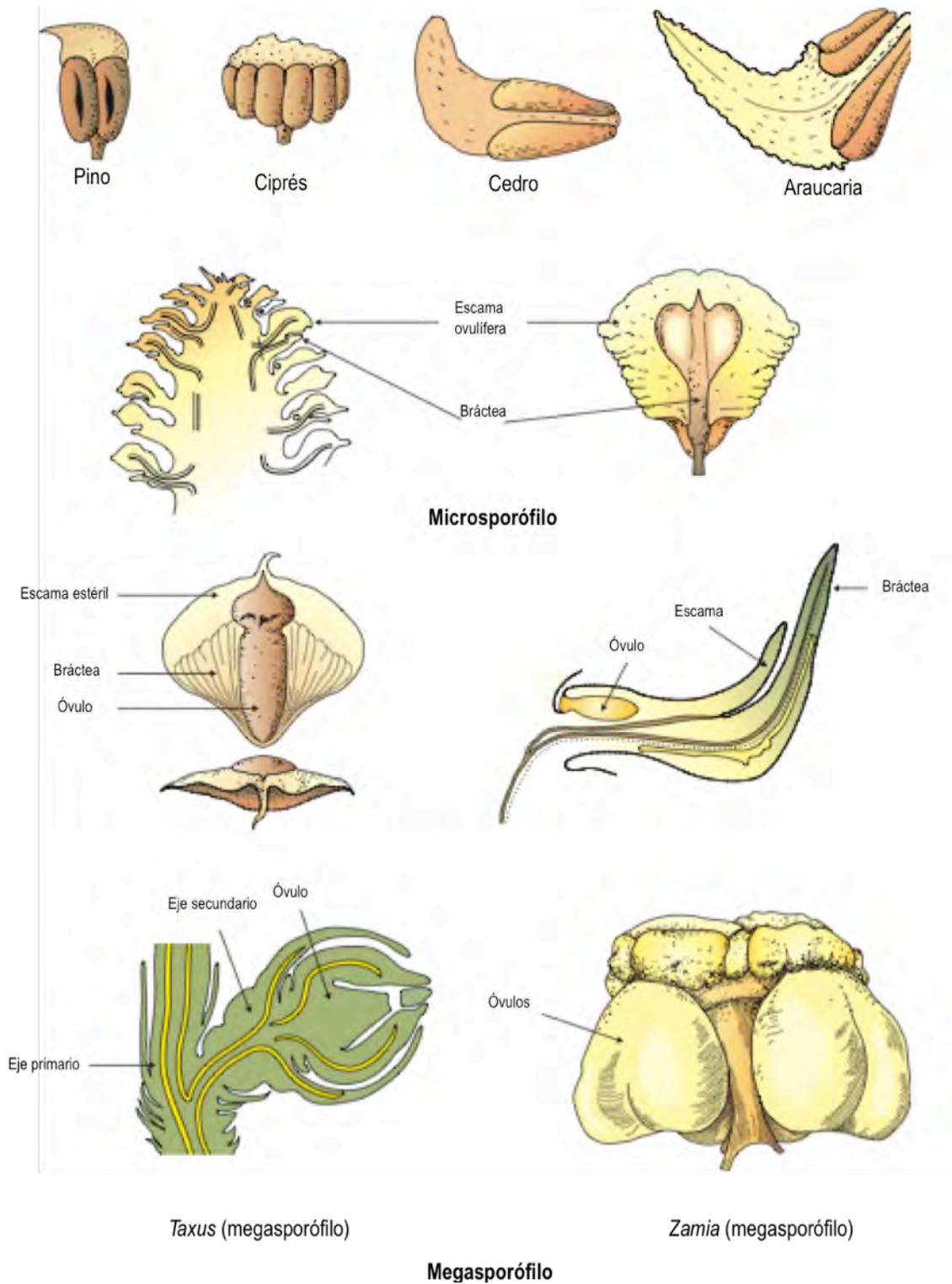


Figura 35. Micro y megasporofilo en varias gimnospermas

Después de la polinización, el grano de polen germina y desarrolla el tubo polínico, el cual penetra al arquegonio a través de la nucela, absorbiendo nutrientes de origen nucelar. Comúnmente, la célula generativa se divide durante la penetración del tubo polínico produciéndose dos o más espermatozoides. En las cicadáceas y *Ginkgo*, el espermatozoides es multiflagelado; las coníferas no tienen flagelos y son estables (Bold, 1967; Foster y Gifford, 1974; Jensen y Salisbury, 1972; Sporne, 1965). En géneros como *Pinus*,

Podocarpus guatemalensis y *Prumnopitys standleyi*, el polen tiene vesículas de aire o alas (Torres-Romero, 1988); en otros, como *Pseudotsuga*, los granos de polen son esféricos u ovales, con paredes suaves y sin alas. El polen es amarillo y abundante (Bierhorst, 1971; Foster y Gifford, 1974; Krugman et al., 1974).

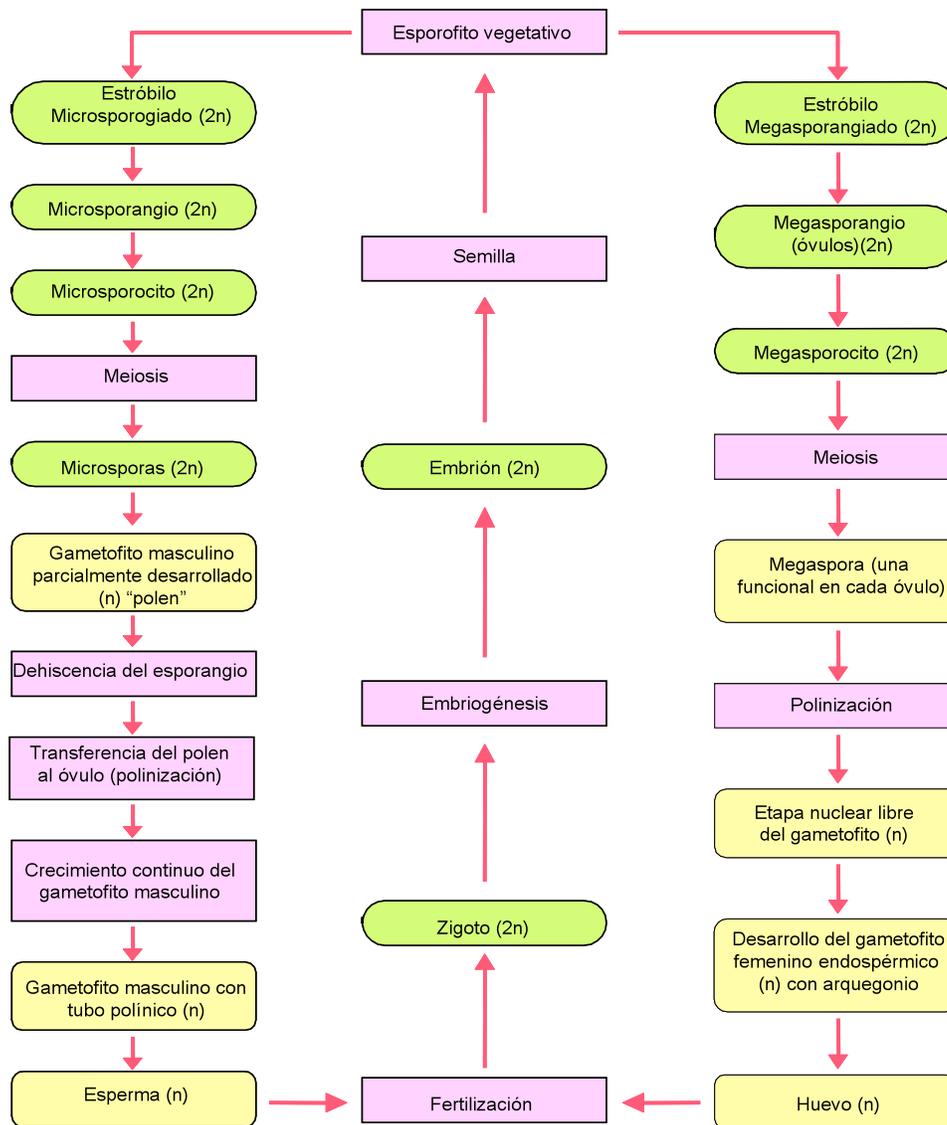


Figura 36. Ciclo reproductivo de las gimnospermas

Óvulo

El óvulo tiene un tegumento fusionado a un cuerpo multicelular llamado nucela (funcionalmente equivalente al megasporangio). En el ápex (extremo distal) el tegumento forma el micrópilo (Figs. 36-39). El extremo proximal, opuesto al micrópilo es la calaza. En el extremo micropilar del megasporangio se desarrolla un megasporocito o célula madre de la megaspora ($2n$). Por meiosis, esta célula origina una tétrada lineal de megasporas (n); sólo la megaspora interior es funcional. Dentro de la megaspora funcional, se gestan numerosas divisiones nucleares (Ej. hasta 2,000 núcleos en Pinaceae); la formación de la pared celular ocurre más tarde. Ésta comienza en la periferia y sigue hacia el centro (centrípetamente). Un megagametofito se forma y es rodeado por la pared de las megasporas, la cual frecuentemente incrementa en grosor (Sporne, 1965). Las células megagametofitas son ricas en nutrientes. Durante o después de la deposición de la pared celular, algunas células de la superficie del megagametofito, usualmente localizadas en el

extremo micropilar, forman un número variable de arquegonios (Ej. de 2 a 6 en *Pinus*; 2 en *Ginkgo* y hasta 60 en *Sequoia*). Una cubierta de células estériles encerrando y protegiendo una célula huevo, localizada en la base del canal forma cada arquegonio.

POLINIZACIÓN Y FERTILIZACIÓN

La polinización es el transporte del microgametofito endoscópico (grano de polen) parcialmente desarrollado. El estado de desarrollo en el cual ocurre la polinización en las gimnospermas varía. En muchas coníferas, taxáceas y *Ginkgo* ocurre cuando el óvulo sólo tiene células esporógenas o células madre de las megasporas (Singh y Johri, 1972). Durante la fase de prepolinización, el micrópilo está abierto y se gestan muchas divisiones celulares en el óvulo. En muchas especies, una cámara de polen se forma en el extremo micropilar por degeneración de las células nucelares (Singh y Johri, 1972).

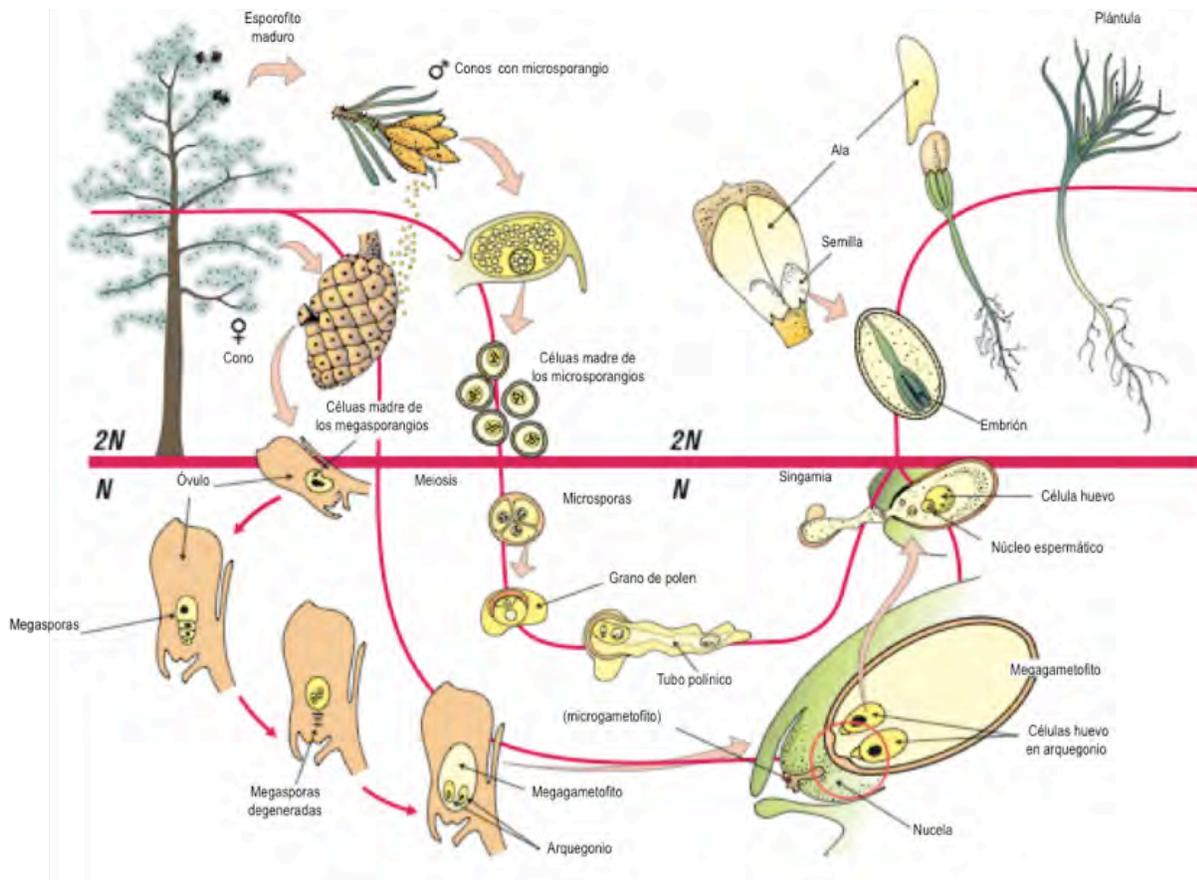


Figura 37. Ciclo reproductivo del género *Pinus*. (Tomado de Jensen y Salisbury, 1972).

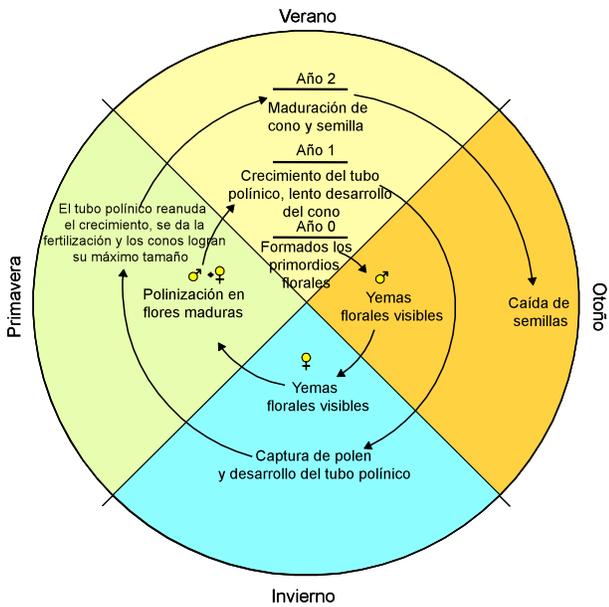


Figura 38. Ciclo de vida de las gimnospermas (*Pinus* sp.) (Tomado de Bonner, Vozzo, Elan y Land, 1994)

El viento es el principal vector polinizador. Sin embargo, algunas especies son entomófilas. Coleópteros e himenópteros son los agentes más frecuentes. Ejemplos de entomofilia incluyen *Zamia pumila* (Tang, 1987), *Macrozamia communis*

(Chadwick, 1993) y *M. riedlei* (Connell y Ladd, 1993). Los angioestróbilos de algunas Cícadas liberan un olor fuerte, el cual ayuda a atraer los insectos (Chamberlain, 1935). Muchas coníferas como *Pinus*, tiene polen adherido a los tegumentos, para luego flotar en un líquido que exuda el óvulo (gota polinizadora). Cuando la gota se evapora, el polen se moviliza a la base del canal del micrópilo en donde encuentra la célula huevo (Owens y Blake, 1985; Singh y Johri, 1972). En otras especies como *Larix occidentalis* y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, el polen es capturado y detenido por una extensión estigmática con muchos tricomas. Los tricomas producen una pequeña secreción que contribuye al desarrollo inicial del tubo polínico (Owen y Molder, 1979; Owens y Morris, 1990). El tubo polínico entra a la pared de la megaspóra y se alarga para alcanzar el arqueogonio donde se establece (Foster y Gifford, 1974; Owens y Morris, 1990). Usualmente se da un largo periodo de tiempo entre la polinización y la fertilización. En este periodo el óvulo sufre varios cambios: se cierra el canal micropilar, se incrementa el tamaño y se activa la división celular del tejido esponjoso o tapetum. Este último se origina de células esporogéneas que no funcionan como células madre del polen, o de las células rodeando el tejido esporogéneo. Después, este tejido se degenera y cae (Singh y Johri, 1972).

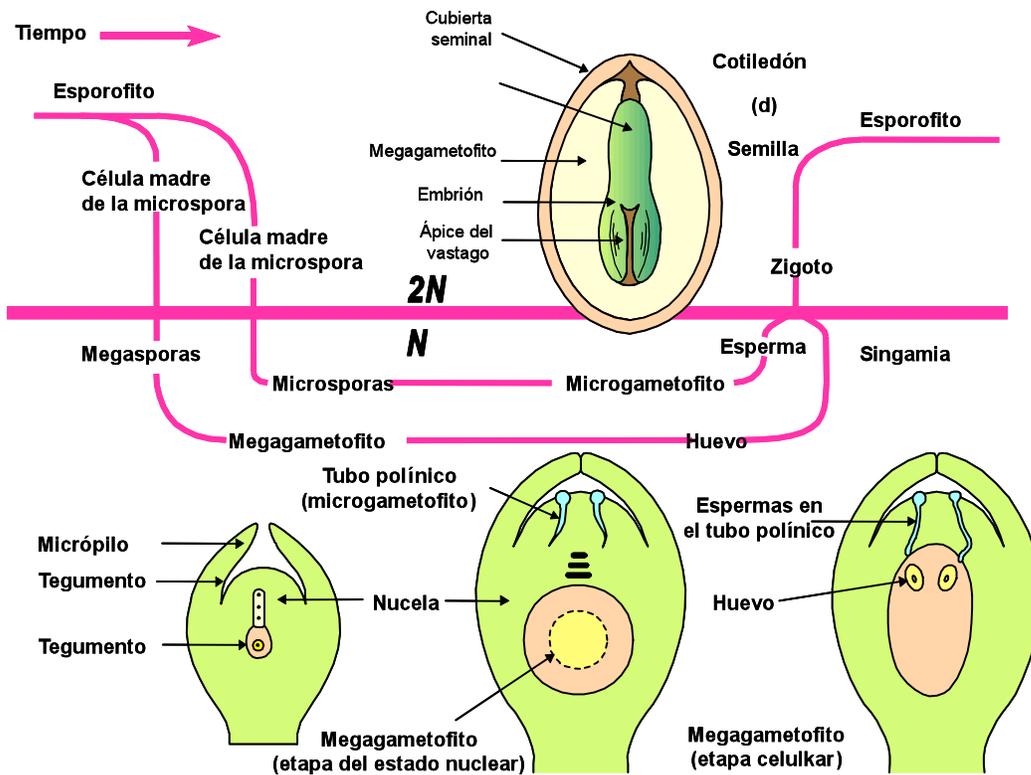


Figura 39. Desarrollo del megagametofito y la semilla de las gimnospermas (tomado de Jensen y Salisbury, 1972).

La diferencia primaria entre gimnospermas y angiospermas es que la fertilización en las primeras no es un proceso doble. La fertilización simple se da cuando un solo espermatozoide se une a la célula huevo y se desarrolla el cigoto (2n). El espermatozoide restante degenera y se forma un endospermo no verdadero. Comúnmente son fertilizadas las células huevo de varios arquegonios sin embargo, sólo se desarrolla un embrión. El resto del material almacenado en el gametofito femenino sirve para alimentar el embrión. El óvulo es usualmente del mismo tamaño que la semilla madura. Ginkgo y las cicadáceas tienen un tubo polínico o haustorio (Sporne, 1965). Se ha reportado que la fertilización doble ocurre en algunas gimnospermas como *Ephedra*, *Gnetum*, *Thuja*, *Pseudotsuga* y *Welwitschia*; sin embargo sólo ha sido corroborada en *Ephedra nevadensis* (Friedman, 1986, 1987, 1990).

EL FRUTO

EL FRUTO DE LAS ANGIOSPERMAS

ESTRUCTURA, DESARROLLO Y MADURACIÓN.

El fruto es la estructura que contiene las semillas. Se desarrolla a partir del gineceo de la flor, el cual está frecuentemente asociado con otros órganos florales. El proceso de desarrollo del fruto tiene cuatro estadios:

- 1) Iniciación y desarrollo de la yema floral, que conduce a la formación de una flor madura, con uno o varios óvulos en el gineceo (Nitsch, 1965).
- 2) Detención de la división y alargamiento celular durante la polinización, desarrollo del tubo polínico y fertilización del óvulo (Nitsch, 1965). Después de la fertilización muchas flores cierran la corola y sufren un rápido colapso de la corola y otros órganos florales. Este colapso está asociado a un aumento en la respiración y la producción de etileno (Flores, 1999; Leopold y Kriedemann, 1975).
- 3) Eventos de postfertilización:

Crecimiento de la pared ovárica y tejidos asociados, por alargamiento celular y transformación de la pared ovárica en la pared del fruto o pericarpo.

Desarrollo de la semilla a partir del óvulo fertilizado; sin embargo, algunos frutos pueden desarrollarse sin fertilización o desarrollo de la semilla (partenocarpia). En general, el desarrollo de la semilla y marchitamiento del perianto y los

estambres ocurren simultáneamente (Flores, 1999; Leopold y Kriedemann, 1975; Nitsch, 1965).

- 4) Maduración del fruto seguida de la senescencia y algunas veces, dehiscencia y abscisión. El pericarpo puede ser más o menos diferenciado y con frecuencia muestra dos o más diferentes capas. Si estas capas son reconocibles, deben denominarse (de afuera hacia adentro) de la siguiente manera: exocarpo (epicarpo), mesocarpo y endocarpo. Estos términos son usados con fines descriptivos y no se relacionan con el origen ontogenético de las capas.

Numerosos frutos tienen patrones de crecimiento sigmoide, comenzando con un crecimiento exponencial en tamaño, el cual disminuye luego para ajustarse a un patrón sigmoidal. Otros frutos tienen un patrón de crecimiento más complejo que alternan periodos de crecimiento con intervalos de reducción o detención del crecimiento. Los frutos de muchos árboles tropicales presentan este tipo de crecimiento, al igual que algunos cultivos de drupas comestibles (Leopold y Kriedemann, 1975).

El crecimiento del fruto requiere de división celular y elongación de las células. El rango de división celular varía de un fruto a otro. Algunos completan la división durante la polinización, mientras que otros se extienden en el periodo de la postpolinización (Leopold y Kriedemann, 1975). Las reservas almacenadas en los frutos son sintetizadas en las hojas y transportadas por el floema. La existencia de tejidos haploides, diploides y tejidos triploides (esporofitos 2n, embrión 2n, pero con genoma diferente al esporofito, endospermo 3n y perispermo 2n), complica los patrones de crecimiento. Durante el desarrollo del fruto, el crecimiento diferencial sigue diferentes direcciones en diferentes partes y tejidos del fruto.

Normalmente, el crecimiento del fruto depende de, y es controlado por reguladores del crecimiento que se sintetizan en las semillas en desarrollo. Las semillas producen auxinas, giberelinas, citoquininas, ácido abscísico y etileno. La relación entre esas sustancias es variada y compleja, pero lo más importante es el balance regulador en los diferentes estadios de desarrollo (Kozłowski, 1971; Leopold y Kriedemann, 1975; Nitsch, 1965). En muchas especies con frutos que carecen de semillas, el fruto puede desarrollarse bien, por ejemplo, los frutos vacíos y los frutos llenos (sámaras) de *Terminalia amazonia* y *T. oblonga* (Ruiz y Pav.) Steud., son iguales externamente (Flores, 1999; 1994h). Generalmente, la extracción de óvulos fertilizados detiene el desarrollo de un fruto en crecimiento.

La forma del fruto comúnmente refleja la distribución interna de las semillas (Ej. *Cajobá arborea*), y la forma de la semilla normalmente refleja el número de semillas dentro del fruto [Ej. *Carapa guianensis* (Flores, 1994a), *Eschweilera panamensis*, *E. costaricensis*]. El número de semillas dentro del fruto y el tamaño final del fruto y de la semilla están correlacionados. En muchos casos, la forma del fruto refleja la presión interna ejercida por las semillas sobrecrecidas desarrollándose dentro de él; en este caso, el crecimiento del embrión está limitado por el pericarpo (Ej. *Prioria copaifera* Griseb., *Dipteryx panamensis*). La maduración del fruto es un conjunto de procesos asociados con la obtención del tamaño adecuado y la transformación cualitativa de los tejidos. Esta última comprende el suavizamiento de los tejidos como resultado de conversiones hidrolíticas de las sustancias de reserva, al igual que cambios en la pigmentación, producción de sabores, y desaparición de las sustancias astringentes (Ej. *Achras*, *Elaeoluma*, *Manilkara*, *Micropholis*, *Pouteria*, *Sapotaceae*).

Los cambios hidrolíticos en los materiales de reserva resultan en la producción de azúcares a partir de transformaciones químicas de almidón y lípidos. Las proteínas siguen una transformación opuesta; son sintetizadas durante el proceso de maduración (Biale, 1950, 1964; Sacher, 1973). Enzimas presentes en los tejidos suavizan el fruto; este proceso requiere que se tornen solubles sustancias pépticas presentes en las células.

La maduración del fruto produce cambios drásticos en la tasa respiratoria. El incremento en respiración conocido como respiración climatérica está relacionado con la concentración de etileno. Otros eventos asociados con la maduración del fruto incluyen el incremento de ácido ribonucleico (ARN) y cambios en la permeabilidad celular. El climaterio es el periodo de desarrollo de ciertos frutos (especialmente frutos carnosos) en el que ocurren muchos cambios bioquímicos que determinan la transición de crecimiento a senescencia y maduración. Estos cambios son iniciados por la producción autocatalítica de etileno (Smith y Parker, 1966).

ABSCSIÓN DEL FRUTO

La abscisión es la separación organizada de células dando como resultado la separación de tejidos; esto ocurre en hojas, flores, frutos y tallos (Leopold y Kriedemann, 1975). La abscisión ocurre durante la apertura de muchos tipos de frutos (frutos dehiscentes). La acción de los reguladores del crecimiento causa la abscisión en diferentes estadios de desarrollo del fruto. Cuando esto ocurre en la madurez, los frutos pueden contener semillas (frutos

indehiscentes; Ej. *Minquartia guianensis*, *Prioria copaifera*). Si la dehiscencia precede la abscisión, el fruto normalmente no tiene semillas (Ej. *Cedrela*).

La zona de abscisión varía en diferentes frutos; un fruto puede tener más de una zona. Por ejemplo, las manzanas tienen abscisión en la base del pedicelo, mientras que *Prunus* (ciruelas), *Calophyllum brasiliense* y *Minquartia guianensis* se separan primero en la base del fruto y luego en la base del pedicelo.

El grado de diferenciación celular en la zona de abscisión varía de un fruto a otro. La abscisión es un proceso activo que involucra la separación de las capas intermedias de la pared celular en la línea de abscisión, bajo una acción enzimática. Una celulosa y una poligalacturonasa usualmente están involucradas en el proceso. La abscisión requiere la síntesis de proteínas; Ej. el etileno estimula la abscisión e induce la síntesis de enzimas en la pared celular (Biale, 1950; Leopold y Kriedemann, 1975; Sacher, 1973; Wilson y Hendershott, 1982).

DEHISCENCIA

La ruptura espontánea del pericarpo que permite la dispersión de semillas se conoce como dehiscencia. Los métodos de dehiscencia son diversos (fig. 40). Si el ovario se deriva de un solo carpelo, el pericarpo puede romperse longitudinalmente sobre la sutura ventral (sutura que une los márgenes del carpelo), en la sutura dorsal (línea de la vena media), o en ambas suturas. En ovarios con dos o más carpelos, la separación de los tejidos ocurre en la línea (septa) que une carpelos contiguos; este tipo de dehiscencia es llamado septicida. Cuando la ruptura ocurre en la parte media del carpelo (medio del lóculo) en la vena dorsal, se llama dehiscencia loculicida. En algunos frutos la dehiscencia que se da en el anillo horizontal alrededor de todos los carpelos es conocida como dehiscencia circuncisa. La dehiscencia puede también ocurrir en uno o varios poros (dehiscencia poricida), la cual algunas veces tiene un opérculo (poricida-opercular).

CLASIFICACIÓN DE LOS FRUTOS

La organización de las flores en relación al número, distribución, grado de fusión y estructura de los carpelos, influyen en el tamaño, forma, textura y anatomía de los frutos (Flores, 1999). La clasificación de los frutos son artificiales y enfatizan ciertos factores anatómicos y biológicos, como son textura del fruto (seco o carnosos) y su dehiscencia (dehiscentes o indehiscentes). Aunque estas características son válidas con el propósito de clasificación, llevan a la yuxtaposición y duplicación de subtipos en algunos sistemas (Flores, 1999;

Foster y Gifford, 1974). El sistema de clasificación descrito en este capítulo es simple y orientado a especies de árboles. Omite subtipos que no se encuentran entre los árboles, como en el caso de las cariopsis, fruto común en gramíneas y la cipsela, común en Asteraceae. Los frutos están separados en tres categorías: simples, agregados y múltiples. Un fruto simple proviene de un solo gineceo,

monocarpelar o sincárpico; el fruto agregado se deriva de un gineceo apocárpico, cuyos carpelos conservan su identidad hasta la madurez. El fruto múltiple se deriva de una inflorescencia; esto es, de la combinación de gineceos de muchas flores, las cuales a veces son coalescentes. Si algunos de estos frutos contienen tejido extracarpelar, es un fruto accesorio (Flores, 1999; Foster y Gifford, 1974).

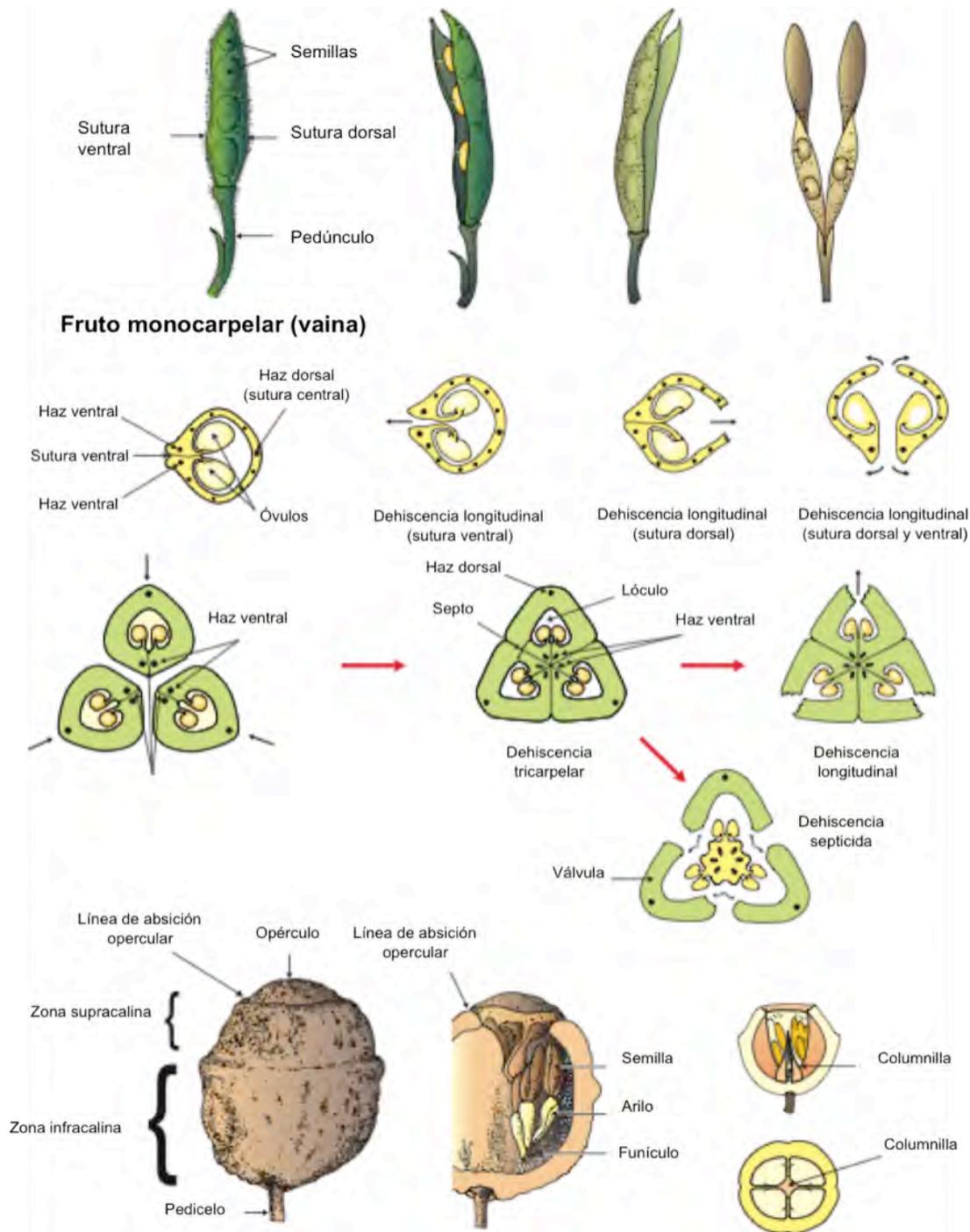


Figura 40. Tipos de dehiscencia del fruto

Frutos Simples

La textura del pericarpo se usa para categorizar los frutos simples en secos (dehiscentes e indehiscentes) y frutos carnosos.

Frutos secos indehiscentes

Son frutos que permanecen cerrados al madurar. Estos frutos usualmente se originan de ovarios en los cuales sólo se desarrolla una semilla simple; sin embargo, en algunos casos más semillas pueden estar presentes. Esta categoría incluye varios tipos de frutos (Fig. 41):

Aquenio: fruto pequeño con una sola semilla unida a la pared del fruto en un solo punto; se deriva de un ovario superior con un sólo lóculo. Ej. flor del sol (*Helianthus annuus*, Asteraceae).

Balausta: fruto con numerosos lóculos y numerosas semillas, con pericarpo coráceo. Ej. *Punica granatum* (Punicaceae).

Calibio (balano): fruto duro con un solo lóculo desarrollado en el fruto maduro (Fig. 41 y 42). El calibium deriva de un ovario inferior; Ej. Encino (*Quercus*, Fagaceae). Los encinos son tienen flores tricarpelares y triloculares, con dos óvulos por lóculo, aunque sólo un lóculo y un óvulo se desarrollan (Abbe, 1974). Los frutos del encino tienen un involucro seco y cupulado; por esa razón, el fruto se clasifica a menudo como un fruto accesorio, bajo el nombre de cúpula o glande.

Cápsula indehiscente: se deriva de un ovario con dos o más lóculos (Fig. 41 y 43-45); Ej. *Crescentia cujete*, *Amphitecna sessilifolia* (Bignoniaceae); *Catostema fragans* (Bombaceae); *Apeiba tiboubou*, *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae) y *Simira moxonii* (Rubiaceae).

Nuez: fruto con sólo una semilla. El pericarpo es duro. Usualmente se deriva de un ovario unilocular; Ej. *Anacardium excelsum* y *A. occidentale* (Anacardiaceae). En *A. occidentale* la estructura carnosa corresponde al pedicelo (Fig. 41).

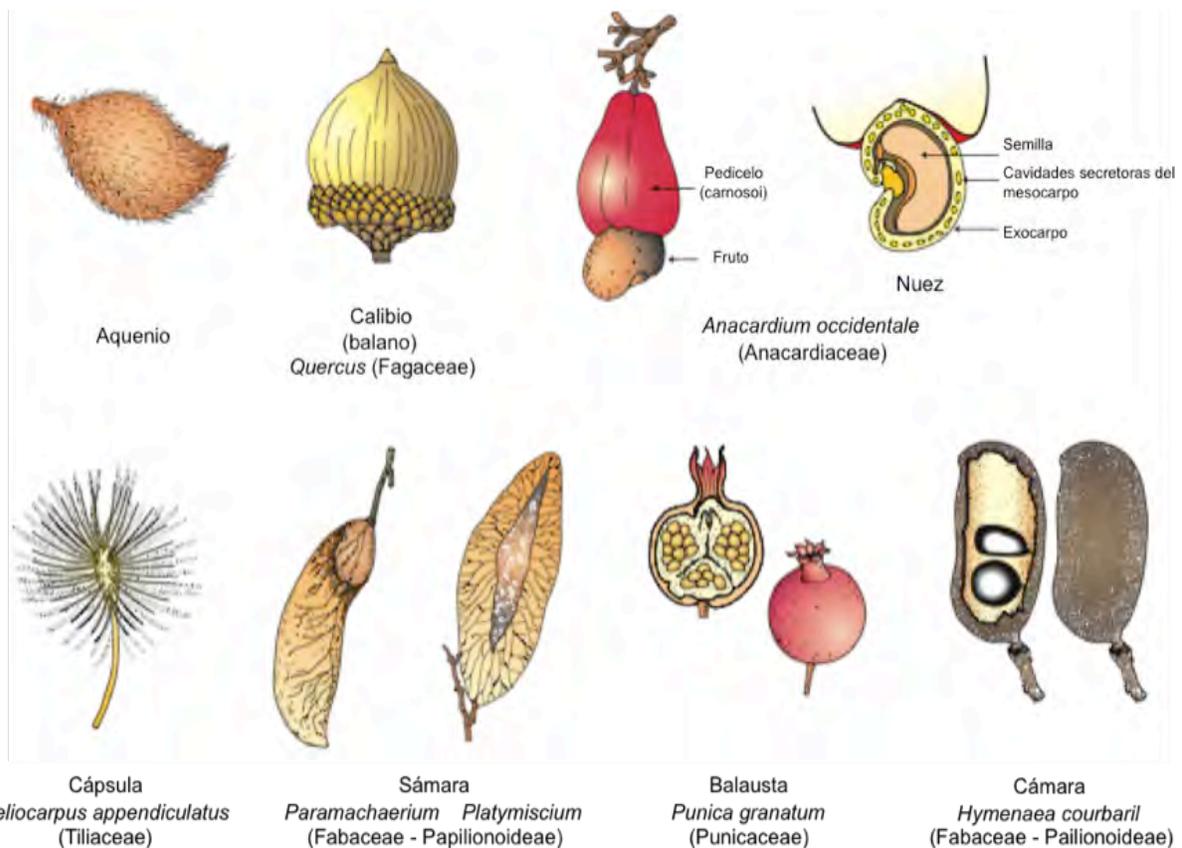


Figura 41. Frutos secos indehiscentes

Sámara: diáspora alada (Fig. 41 y 45-48); Ej. Anacardiaceae (*Astronium graveolens*), Bombaceae (*Covanillesia platanifolia*), Combretaceae (*Terminalia amazonia*, *T. oblonga*), Oleaceae (*Fraxinus uhdei* (Wenz.) Lingelsh.), Fabaceae-Caesalpinioideae (*Sclerolobium costaricense*, *Tachigali versicolor*), Fabaceae-Papilionoideae (*Dalgerbia retusa*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Platymiscium pinnatum*) (Jacq.) Dugand, *P. pleiostachyum*, *Myrospermum frutescens*, *Myroxylon balsamum* (L.) Harms, *Paramacharium gruberi*, *Pterocarpus bayesianii*), Polygonaceae (*Triplaris surinamensis*), y Ulmaceae (*Phyllostylon brasiliensis* Capam. Ex. Benth. y Hook f.). Algunos autores llaman la sámara de diferentes Fabaceae, como vaina samoroide.

Cámara: Es un fruto unicarpelar; indehisciente o con dehiscencia tardía. El pericarpo y la cubierta de la semilla son independientes. (Fig. 41 y 49-52). Esta forma aparece frecuentemente en legumbres y comúnmente han sido descritos como una vaina indehisciente, Ej. Fabaceae-Caesalpinioideae (*Cassia grandis*, *Hymenaea coubaril*, *Prioria copaifera*, *Tamarindus indica* L.) Fabaceae-Mimosoideae (*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.), Fabaceae-Papilionoideae (*Andira inermis*, *A. surinamensis*, *Diphysa americana* (con cámaras de aire en el pericarpo) y *Dipteryx panamensis* (dehiscencia tardía).

Frutos secos dehiscentes.

Son aquellos frutos que se abren al madurar. Los siguientes tipos se encuentran en esta categoría (Fig. 53).

Cápsula: fruto que se deriva de un ovario con dos o más carpelos. El pericarpo se abre a lo largo de líneas predeterminadas que son el resultado de tensiones en el tejido al secarse. Algunos tipos de cápsulas son:

Acrocidal: Se abre a través de fisuras o aperturas específicas, Ej. *Gossypium hirsutum*.

Circuncisa (pixidio): La cubierta se llama opérculo y la línea de dehiscencia es una circunferencia bien definida. Es común en Lecythidaceae (Figs. 53-55); Ej. *Lecythis ampla*, *Eschwilera panamensis*, *E. costaricensis* y *Couratari guianensis* Aubl.

Loculicida: Cápsula que se abre longitudinalmente en la cavidad de un lóculo

(región de la vena media) (Figs. 53 y 56-59); Ej. Tiliaceae (*Luehea seemannii*), Bixaceae (*Bixa orellana*), Bignoniaceae (*Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don, *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC., *T. chrysantha*), Elaeocarpaceae (*Sloanea faginea*, *S. latifolia*), Loganiaceae (*Placospermum buxifolium*), Meliaceae (*Guara*, *Trichilia*), Sapindaceae (*Cupania*) y Turneraceae (*Erblichia adorata*).

Porocida: Cápsula que se abre a través de poros. Si el poro tiene un opérculo, la cápsula tiene dehiscencia porocida-operculada.; Ej. *Triodanis*.

Septicida: La cápsula se abre longitudinalmente a través de septos (Figs. 53 y 60-62). Es común en Meliaceae (*Cedrela*, *Carapa guianensis*, *Swietenia*), y Myristicaceae (*Virola*, *Otoba*, *Myristica fragrans*).

Folículo. Es un fruto derivado de un carpelo que se abre a lo largo de una sutura. (Fig. 63); Ej. Proteaceae (*Roupala montana*, *Macadamia integrifolia*).

Legumbre o Vaina: Fruto coriáceo derivado de un gineceo monocarpelar. Se abre a lo largo de suturas dorsales y ventrales (Fig. 53 y 64). Fruto típico de las Fabaceae-Caesalpinioideae (*Copaifera aromatica* Dwyer, *Peltogyne purpurea*), y Fabaceae-Mimosoideae (*Cojoba arborea*, *Abarema macrademia*). La dehiscencia es explosiva en *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae-Mimosoideae) y *Gliricidia sepium* (Fabaceae-Papilionoideae).

Lomento: Es una legumbre o vaina que se separa en segmentos. Cada segmento contiene una semilla (Fig. 53); Ej. *Muelleria frutescens* (Fabaceae-Papilionoideae) y *Senna skinneri* (Fabaceae-Caesalpinioideae). Esta última presenta un caso extremo de especialización; la vaina tiene constricciones profundas en los sitios de ruptura.

Esquizocarpio: Fruto que se divide en unidades o frutillas, las cuales contienen la semilla (Figs. 53 y 65-66); Ej. *Hevea brasiliensis* Müll Arg. y *Hura crepitans* (Euphorbiaceae). El mericarpo (cremocarpio, carpopodio) son las unidades; si una unidad es equivalente a medio carpelo es llamada carcélulo.



Figura 42



Figura 43



Figura 44



Figura 45



Figura 46



Figura 47



Figura 45



Figura 49



Figura 50



Figura 52



Figura 51

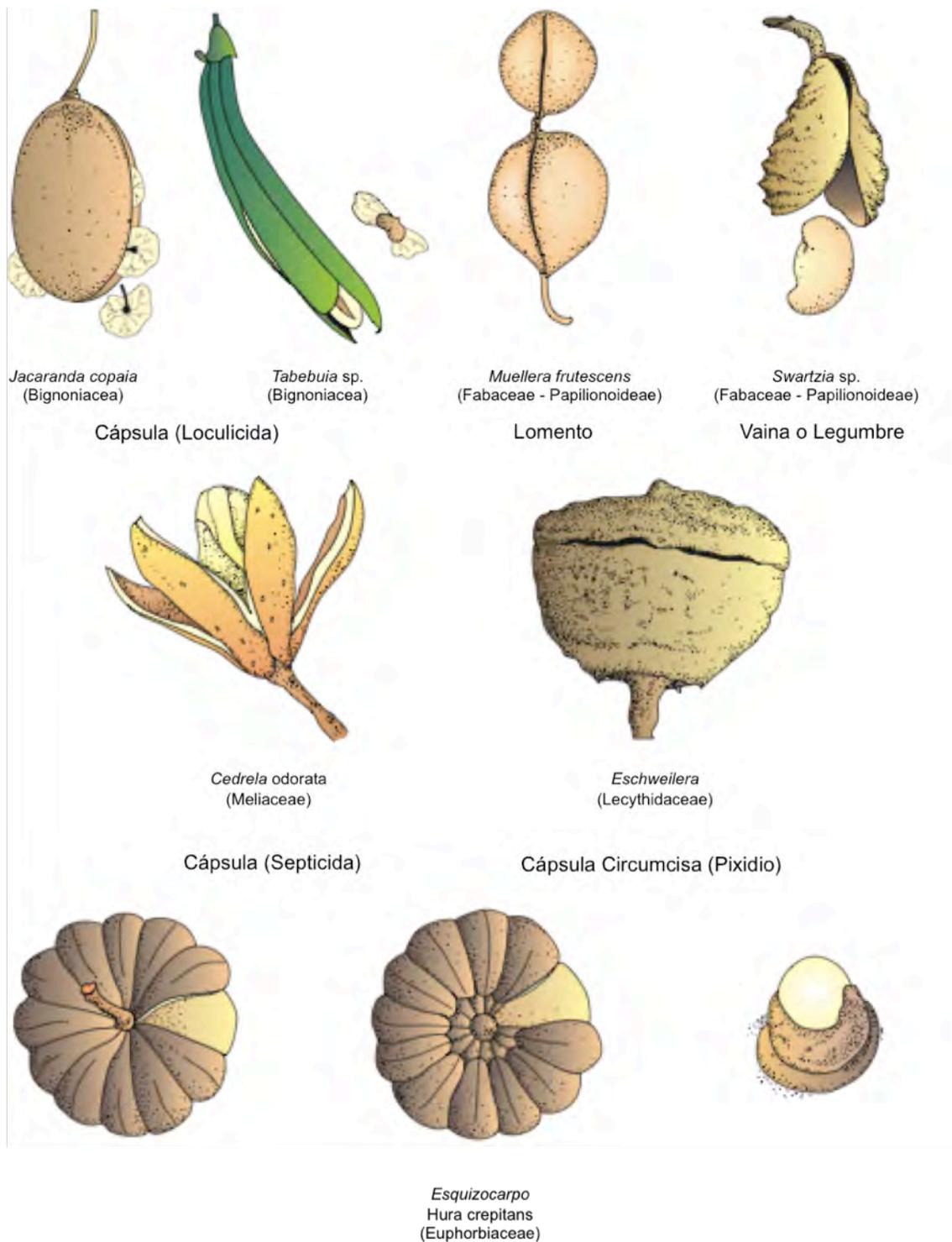


Figura 53. Frutos secos dehiscentes



Figura 54



Figura 55



Figura 56



Figura 57



Figura 58

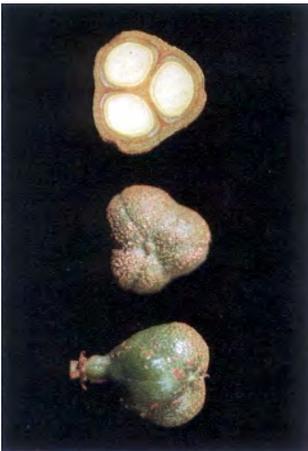


Figura 59



Figura 61



Figura 62



Figura 60



Figura 63



Figura 64

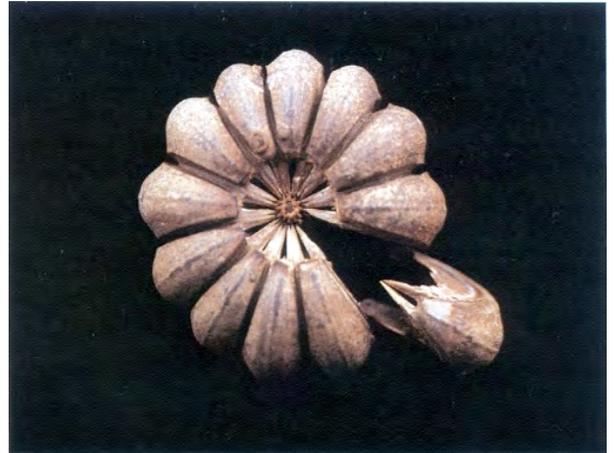


Figura 65



Figura 66



Figura 68



Figura 69



Figura 70

Frutos carnosos

Estos frutos se derivan de un gineceo monocarpelar o multicarpelar (Fig. 67). El pericarpo tiene tejido carpelar o extracarpelar (hipantio, perianto, androceo, pedúnculo, brácteas) (Fahn y Werker, 1972). El pericarpo puede ser carnoso en las partes internas o externas; en algunas frutas ambas zonas son carnosas. En algunos frutos la placenta y las particiones de ovarios multiloculares también son carnosas. Las principales frutas carnosas son:

Pomo: Fruta derivada de un gineceo con dos o más carpelos y un ovario inferior. El receptáculo y el hipantio son adnatos al ovario y forman la mayoría del tejido carnoso. El endocarpo es cartilaginoso (Fig. 67); Ej. Rosaceae (*Pyrus malus*, *Pyrus communis* y *Cydonia oblonga*).

Baya: Fruto con un pericarpo succulento (Figs. 67-70), Ej. Myrtaceae (*Psidium friedrichstbalianum*, *P. guajava*, *Syzygium jambos*, *Myrcianthes fragans*), Clusiaceae (*Calophyllum brasiliense*, *Symphona*

globulifera), Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*, *Persea*) y Rubiaceae (*Posoqueria*).

Drupa: Fruto con un endocarpo duro (Figs. 67 y 71-73); Ej. Anacardiaceae (*Spondias purpurea*, *S. mombin*, *Mangifera indica*, *Tapirira*), Caryocaraceae (*Caryocar costarricense*), Chrysobalanaceae (*Liconia*), Euphorbiaceae (*Hyronima*), Malpigghiaceae (*Byrsonima crispera*), Olacaceae (*Minquartia guianensis*), Sapindaceae (*Melicoccus bijugatus*) y Verbenaceae (*Vitex cooperi*).

Hesperidio. Baya septada con un pericarpo grueso (fig. 67). La mayor parte del fruto se deriva de tricomas glandulares. Es típico en las Rutaceae (*Citrus*).

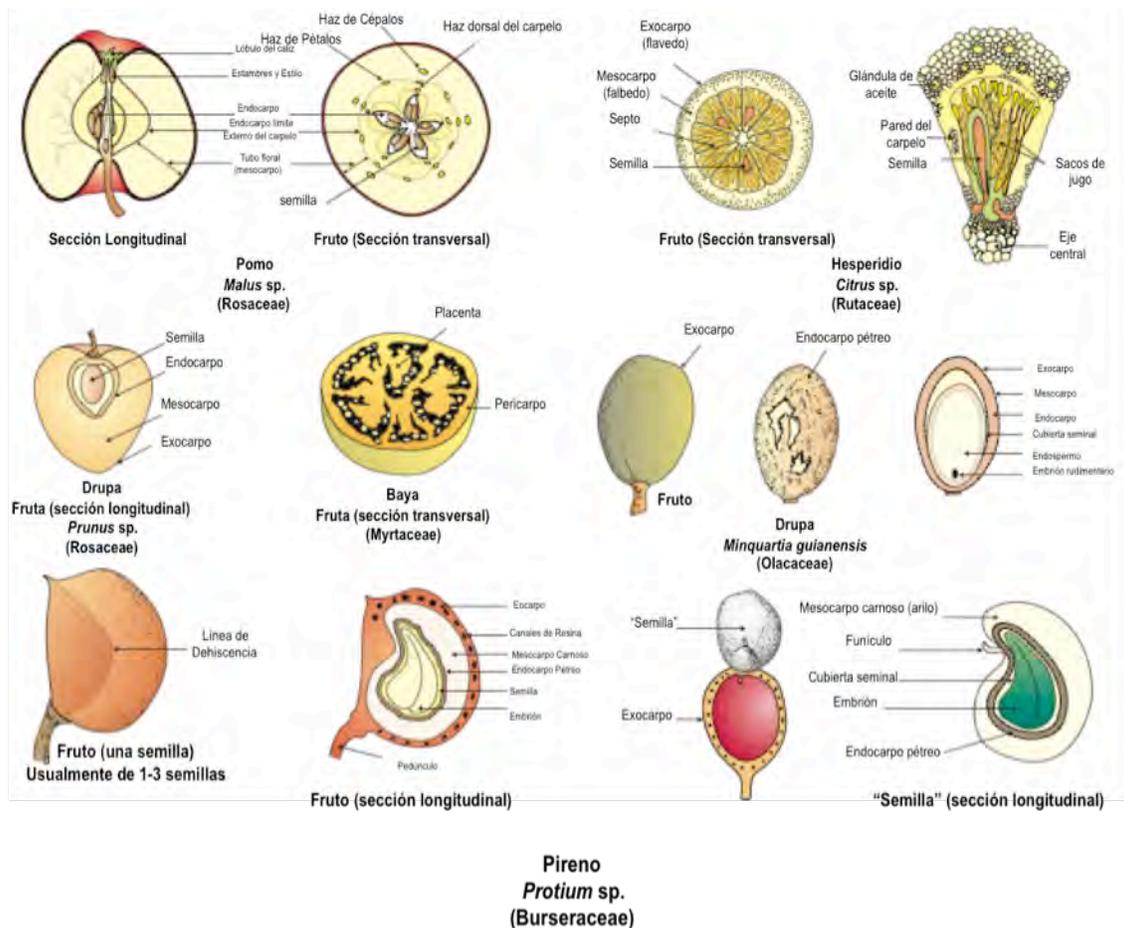


Figura 67. Tipos de frutos carnosos



Figura 71

Frutos agregados

Existen varios tipos de frutos agregados (Fig. 74):

Poliaquenio (Aquenodio, Achenecetum). Agregado de aquenios; Ej. Fresas (*Fragaria vesca*).

Polibaya (Baccario, Baccacetum). Agregado de bayas; Ej. Annonaceae (*Asimina triloba*, *Cananga odorata*, *Uvaria*). Las bayas pueden ser agregadas y sincárpicas como en *Annona reticulata*, *A. muricata*, *A. pittieri* y otras especies.

Polidrupa (Drupacetum). Agregado de drupas; Ej. *Bursera simaruba* (Burseraceae).

Polifolículo (Follicetum). Agregado de folículos; Ej. Annonaceae (*Anaxagorea crassipetala*, *A. phaeocarpa*, *Xylopiá aromática*, *X. frutescens*, *Cymbopetalum costaricense*, *C. torulosum*, *Guatteria*), y Illiciaceae (*Illisium verum*, *I. anisatum*), Apocynaceae (*Aspidosperma*, *Prestonia surinamensis*, *Stemmadenia*, *Tabernaemontana*), Magnoliaceae (*Magnolia poasana*) y Sterculiaceae (*Helicteres guazumaefolia*, *Sterculia*). *Desmopsis bibracteata* (Annonaceae) tiene folículos agregados con constricciones entre semillas sucesivas, similares a las encontradas en lomentos.

Polisámara (Samaracetum). Agregado de sámaras (Fig. 74); Ej. Aceraceae (*Acer pseudoplatanus*), Magnoliaceae (*Liriodendron tulipifera* L.), Sapindaceae (*Thouinidium dodecandrum*) y Tiliaceae (*Goethalsia meiantha*).

Frutos múltiples

Estos frutos se encuentran a lo largo de un eje simple y son usualmente coalescentes. Los más comunes son:

Bibaca. Doblemente fusionada; Ej. *Lonicera*.



Figura 72



Figura 73

Sorosis. Fruto usualmente coalescente en un eje central; se derivan de los ovarios de varias flores; Ej. Moraceae (*Artocarpus altilis*).

Siconio. Sincarpo con varios aquenios en la pared interna de un receptáculo hueco (Fig. 74); Ej. *Ficus*.

EL FRUTO DE LAS GIMNOSPERMAS

La fertilización estimula el crecimiento de los ginoestróbilos jóvenes, los cuales, en especies como *Pinus* tienen más de un año de edad. Muchos géneros tienen ginoestróbilos leñosos (*Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*); otros tienen escamas fusionadas formando una estructura similar a una baya alrededor de las semillas (*Juniperus*). En algunas especies como *Taxus* y *Torreya*, las semillas se desarrollan en los arilos carnosos (Foster y Gifford, 1974; Krugman et al., 1974; Sporne, 1965). En *Podocarpus* y *Prumnopitys*, las escamas ovulíferas forman una cubierta carnosa llamada epimacio, la cual rodea la semilla (Fig. 75). Esta estructura puede estar parcial o totalmente fusionada al tegumento del óvulo y aún con la bráctea que subtiende las escamas ovulíferas (Sporne, 1965).

El desarrollo de la pre y post-fertilización del estróbillo, muestra facetas similares a la de los frutos de las angiospermas. Parámetros como tamaño y contenido de humedad muestran fluctuaciones diarias como consecuencia de las variaciones en los niveles de humedad, incremento del peso seco, tasas de respiración y almacenaje de carbohidratos y minerales. Sin embargo, en las últimas etapas de maduración el nivel de humedad disminuye. Hay una reducción en peso, respiración y movilización de nutrientes a la semilla. La actividad metabólica disminuye con la consecuente deshidratación y apertura de las escamas (Krugman et al., 1974; Singh y Johri, 1972).

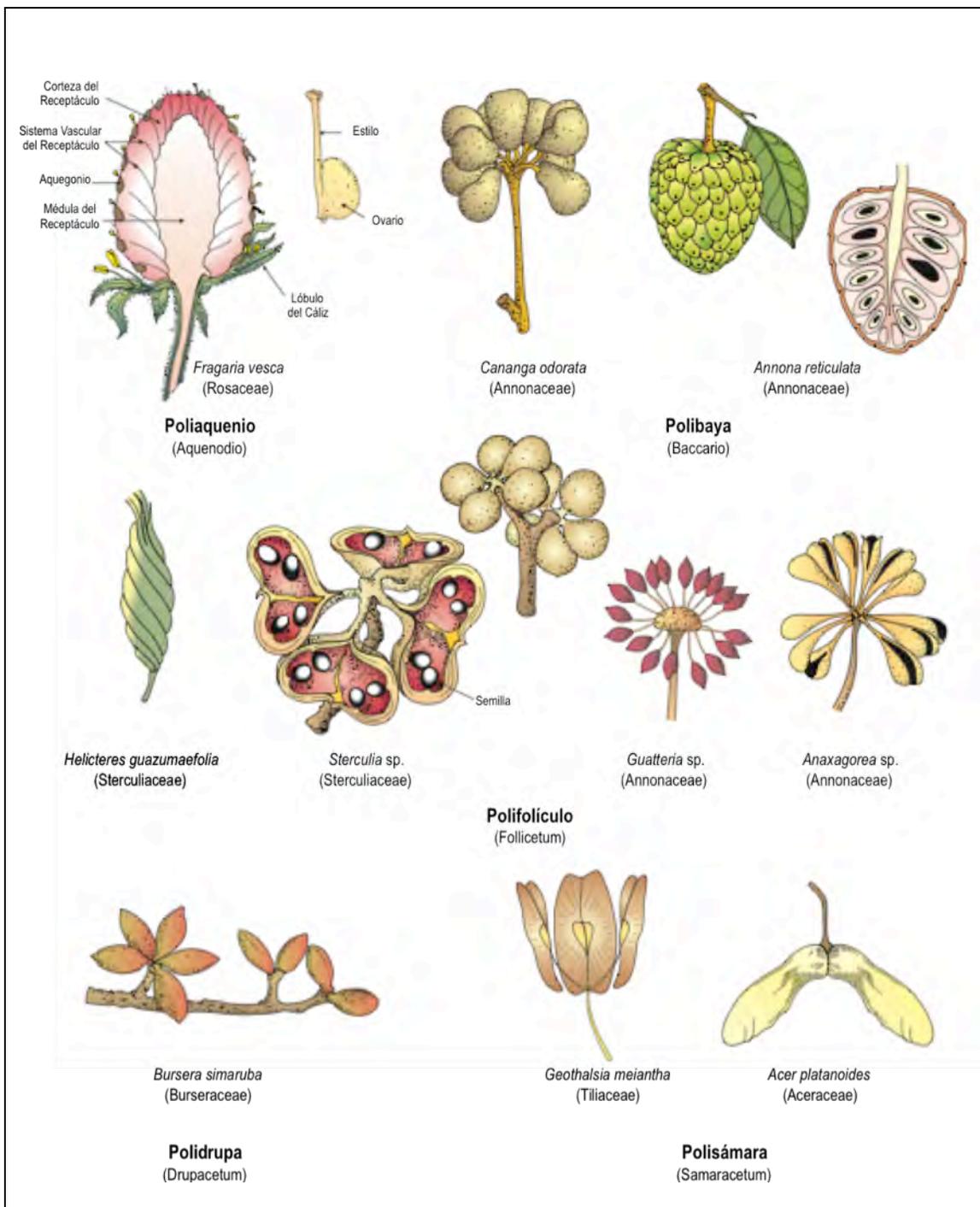


Figura 74. Frutos múltiples y agregados.

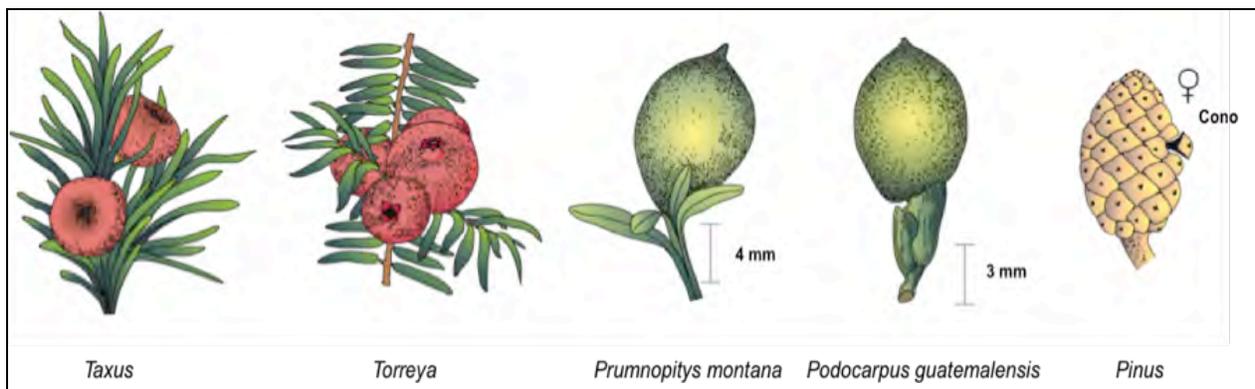


Figura 75. Frutos de diversas gimnospermas

LA SEMILLA

La semilla es el sitio donde el esporofito (embrión) se desarrolla parcialmente y el vínculo entre generaciones sucesivas. Es una etapa crítica intermedia en el ciclo de vida de las angiospermas y gimnospermas, lo cual garantiza la propagación y supervivencia de las especies.

Las semillas son entidades dinámicas y tridimensionales, y su morfología es el resultado de procesos fisiológicos y ambientales. La configuración física (tamaño, forma, distribución y estructura tanto de los tejidos como de órganos) influye, en diferentes etapas ontogenéticas, la naturaleza y eficiencia de las actividades funcionales.

LA SEMILLA DE LAS ANGIOSPERMAS

Desarrollo de la Semilla

El óvulo, cuyo saco embrionario fue fertilizado dos veces, es el punto de partida para el desarrollo de la semilla (Bhatnagar y Johri, 1972). En algunos casos, el proceso es largo y complicado; en otros es corto y simple.

En el desarrollo de la semilla, pueden ser identificadas tres fases funcionales:

1. Divisiones celulares producen el tejido que formará la cubierta de la semilla, el endospermo y el embrión (embriogénesis temprana); esta etapa se caracteriza por un incremento rápido en peso fresco.
2. Cambios ontogenéticos garantizan el éxito de la descendencia como una unidad independiente, a través del almacenamiento de reservas. Esto lleva a un incremento en el peso seco.
3. El secado de la maduración produce una etapa de latencia metabólica en la que se alternan el final

del desarrollo de la semilla y el comienzo de la germinación. En esta etapa, el peso fresco decrece. Muchos estudios sugieren que este periodo de deshidratación es importante para la transición de actividades desde el desarrollo de la semilla (especialmente el embrión) a la germinación y desarrollo de la plántula (Bewlwy y Black, 1982, 1994; Kermode, 1990, 1995, 1997; Kermode y Bewlwy, 1985a, 1985b, 1986; Kermode y Jiang, 1994; Kermode *et al.*, 1989).

El secado de maduración garantiza la inactivación permanente del metabolismo de la semilla durante el proceso de dispersión y el periodo antes de la germinación. Esta inactividad es provocada por la reducción del contenido de agua en el tejido, la impermeabilidad de la cubierta y la presencia de inhibidores. La influencia de estos factores varía de una especie a otra, pero muchas semillas no germinan si son removidas de la planta materna antes de esta etapa. Sin embargo, una germinación precoz puede ser inducida a través de un periodo de desecación-rehidratación (Bewlwy y Black, 1994; Kermode *et al.*, 1989). El secado de maduración detiene el desarrollo de la semilla e irreversiblemente impide la germinación y el desarrollo de la plántula. Una reducción dramática se gesta en la síntesis de proteínas almacenadas. La síntesis de reservas se detiene e inicia la síntesis de proteínas relacionadas con la germinación y desarrollo de la plántula (Ej. enzimas relacionadas con la movilización de reservas). El cambio de expresión genética parece actuar en los niveles de transcripción y post-transcripción (mARN). El secado suprime la producción de mensajes necesarios para sintetizar proteínas. Cuando las semillas se rehidratan, se incrementan los mensajes para sintetizar proteínas usadas en el desarrollo y crecimiento (Kermode y Jiang, 1994; Kermode *et al.*, 1989).

Reguladores del crecimiento presentes en los tejidos de semillas en desarrollo (ácido indolacético, AIA), giberelinas (GAs), citoquininas y ácido abscísico

(ABA) parecen estar envueltos en varios procesos. Estos procesos son desarrollo de la semilla (crecimiento: división celular y elongación) y diferenciación celular (diferencia cualitativa entre células, tejidos y órganos), incluyendo la interrupción y crecimiento antes de la germinación de la semilla; acumulación de las sustancias de reservas; desarrollo de los tejidos extraseminales (crecimiento y diferenciación celular); y diversos efectos fisiológicos en los tejidos y órganos cercanos al fruto en desarrollo (Bewley y Black, 1994).

Las giberelinas biológicamente activas muestran concentraciones altas durante el crecimiento del embrión (especialmente en la división celular) y del endospermo. El ácido abscísico juega un papel importante en el desarrollo y la maduración de las semillas. Está asociado más con la reducción del crecimiento del embrión que con su promoción; en muchos casos esta presente en la embriogénesis normal pero no en la germinación y extensión longitudinal del eje embrionario. La concentración del ácido también parece influenciar la deposición de proteínas y otras reservas y, en muchas especies, la mayor concentración de ABA coincide con la mayor tasa de síntesis de reservas (Bewley y Black, 1994). También induce la expresión de deshidrinas (LEA) lo cual es una acumulación de proteínas durante las últimas etapas de la maduración de la semilla (embriogénesis tardía). Sin embargo, las funciones completas del ABA no son bien comprendidas todavía. La expresión de las deshidrinas termina cuando la germinación comienza (Ferrant *et al.*, 1993). La pérdida de agua durante el proceso de maduración es común en muchas semillas, las cuales pueden disminuir su peso fresco a menos de un 5 a 10 %.

En zonas templadas y especialmente en los trópicos, muchas semillas no tienen secado de maduración, no tienen una reducción en el metabolismo celular y no exhiben un marcado final del estadio de desarrollo de las semillas (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b, Corbineau y Côme, 1988; Finch-Savage, 1992a, 1992b, 1996; Finch-Savage y Balke, 1994; Kermodé, 1997). Durante la dehiscencia y dispersión del fruto, el desarrollo de la semilla es seguido por la germinación-desarrollo de la semilla sin interrupción. En algunas especies, el desarrollo de la plántula ocurre cuando la semilla está aún dentro del fruto y éste está unido al árbol. Estas semillas se llaman vivíparas y se ha demostrado experimentalmente que la inhibición en su desarrollo requiere altas concentraciones de ABA (Bewley y Black, 1994). Los manglares creciendo en áreas costeras protegidas en los trópicos, son un buen ejemplo de semillas vivíparas. Especies comunes en las costas de América son *Rhizophora racemosa*

(Rhizophoraceae), *Pelluciera rhizophorae* (Theaceae), *Avicennia germinans* (L.) L., *A. bicolor* (Verbenaceae) y *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Combretaceae). *Inga paterno* Harms (Fabaceae-Mimosoideae) tiene también semillas vivíparas (Fig. 76). *Cojoba arborea* y *C. costaricensis* (Fabaceae-Mimosoideae) muestran una viviparidad incipiente (Fig. 77). Las semillas sobrecrecidas descritas por Corner (1951, 1953), parecen representar un tipo intermedio las cuales tienen un desarrollo embrionario continuo limitado por un pericarpio duro e indehiscente (*Dipteryx panamensis*, *D. odorata* y *Prioria copaifera*). En estas semillas, los cotiledones se doblan y empiezan a desfigurarse debido a que el espacio es inadecuado. La plúmula, la cual está bien desarrollada, usualmente tiene un epicótilo incipiente y varios primordios foliares en diferentes etapas de desarrollo.



Figura 76



Figura 77

Embriogénesis

El desarrollo del embrión incluye dos procesos fundamentales: el establecimiento de una precisa organización espacial de las células derivadas del cigoto (patrón de formación) y, la generación de la diversidad celular dentro del embrión en desarrollo

(citodiferenciación). Estos procesos están coordinados para desarrollar una estructura morfológica reconocible, regulada por el patrón de embriogénesis de las especies. Aunque en las plantas la mayoría de la organogénesis ocurre en la fase postembriónica, el patrón embriónico revela una coordinación del crecimiento y desarrollo durante el proceso de crecimiento (Flores, 1999; Lindsey y Topping, 1993).

Embriogénesis temprana.

El patrón de formación de la embriogénesis tiene tres niveles: patrón de organización celular, patrón de acumulación de proteína y patrón de expresión genética. (Lindsey y Topping, 1993).

El cigoto unicelular evoluciona en un embrión multicelular con órganos diferenciados y las potencialidades de una planta adulta. Esto ocurre a través de una secuencia programada de eventos (patrón de embriogénesis). En las angiospermas, el embrión está localizado en la terminación micropilar del saco embrionario. Su terminación basal está unida a la pared del saco embrionario y su eje apical mirando hacia la célula central. Después de la fertilización la célula del cigoto se polariza (establece diferencias estructurales y fisiológicas). El retículo endoplasmático y los organelos celulares se reorganizan alrededor del núcleo. Durante la mitosis, el cigoto polarizado se divide formando dos células hijas que tienen los elementos del citoplasma distribuidos diferencialmente. Este factor tiene un gran efecto en la embriogénesis. En muchas angiospermas el cigoto se divide transversalmente, produciendo una célula calazal o apical (ca) y una célula basal (cb); en algunos casos excepcionales, la división celular es longitudinal u oblicua como en el caso de las Piperaceae y Dipsacaceae (Flores, 1999; Natesh y Rau, 1984). Las células derivadas de la célula apical contribuyen a la formación de la mayor parte del proembrión y del embrión (usualmente la plúmula y los cotiledones); la célula basal y sus derivados forman comúnmente el hipocótilo y el suspensor.

Las variaciones en la orientación de la pared celular y la secuencia de división de las células en el embrión son la base para la clasificación de los tipos embrionales (Fig. 78). La separación de tipos, excepto la piperácea, se basa en el destino de la célula apical del proembrión, durante la segunda división y subsiguientes, así como en la contribución de la célula basal a los órganos embrionarios.

En el tipo onagráceo, una división vertical en la célula apical (ca) y una división transversal en la célula basal (cb) resulta en una tétrada de células formando

una "T". La **ca** y sus derivados forman la mayor parte del embrión (zona cotiledonar, meristemo apical, zona hipocotilar). La **cb** forma la corteza radical, la radícula y el suspensor. El proembrión en el tipo asteráceo se forma a través de una división vertical en **ca** y una división transversal en **cb**. En algunas taxas, la **ca** se divide en forma oblicua y cuando el cuadrante se forma, una de las células da origen a la epífisis. A través de crecimiento sucesivo, la epífisis produce el epicótilo. Las células restantes en el cuadrante desarrollan los cotiledones. En este tipo, **cb** contribuye a formar una porción considerable del embrión (región hipocotilar, corteza radical, radícula y suspensor). El tipo solanáceo forma una tétrada lineal de células. Dos células derivadas del **ca** forman la mayor parte del embrión; **cb** no se involucra en la organización del embrión, pero forma la radícula y el suspensor. El tipo quenopodiáceo tiene una tétrada lineal; **ca** produce la región cotiledonar, el meristemo apical y la mitad del hipocótilo, mientras que **cb** produce la otra mitad del hipocótilo, la corteza radical, la radícula y el suspensor. El tipo cariofiláceo difiere de los anteriores, aquí, **cb** no se divide y **ca** origina el embrión. El tipo piperáceo incluye los casos en los cuales el cigoto se divide en un plano longitudinal (Natesh y Rau, 1984).

El tiempo y los mecanismos de fijación del eje polar en el cigoto son muy importantes en la morfogénesis. El establecimiento de la polaridad y la histodiferenciación del cigoto y proembrión ocurren en la ausencia de movimiento celular, debido a la tasa y planos de división celular y la subsecuente elongación celular. Como resultado se forman las regiones que producen los meristemos apicales y radicales (Flores, 1999; Steward, 1970; Steward *et al.*, 1970). Estos cambios marcan el comienzo de la síntesis mRNA en los cigotos durante la embriogénesis temprana (Flores, 1999).

Durante las fases de cigoto, proembrión y embrional, existe una coordinación bioquímica. Existe también un patrón específico para la síntesis de proteínas, lípidos y carbohidratos, en el embrión y otras estructuras de la semilla. Los tres tipos de proteínas involucrados en la síntesis son: enzimas promotoras del movimiento de reservas; proteínas estructurales asociadas con las membranas y ribosomas y proteínas almacenadoras en las cuales el LEA o deshidrina se vuelve crítico.

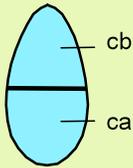
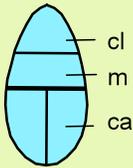
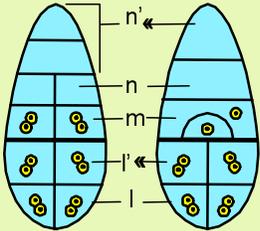
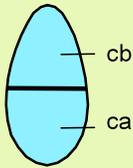
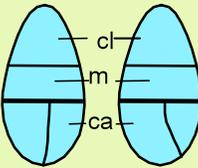
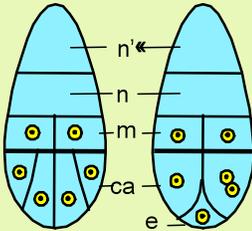
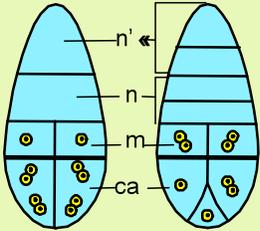
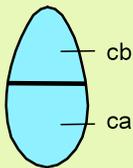
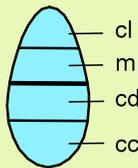
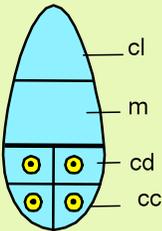
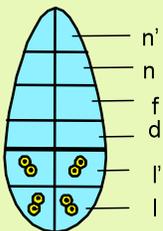
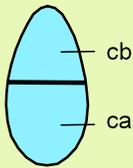
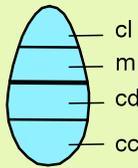
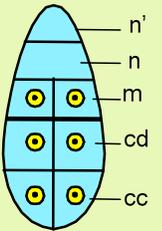
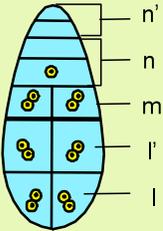
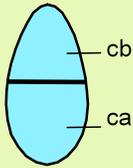
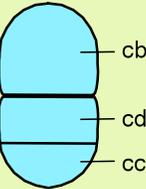
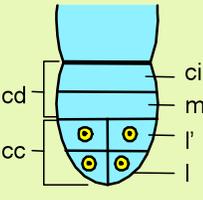
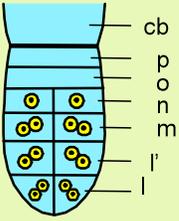
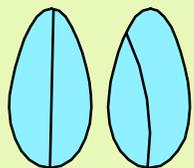
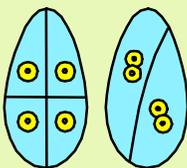
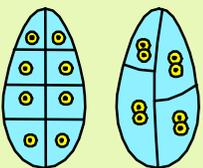
Tipo	División I	División II	División III	División IV
Onográceo				
Asteráceo				
Solanáceo				
Quenopodiáceo				
Cariofiláceo				
Piperáceo				

Figura 78. Principales tipos de embriogénesis (tomado de Natesh y Rau, 1984)

La activación y expresión de los genes durante la embriogénesis, especialmente aquéllos que regulan aspectos específicos del desarrollo, son objeto de muchas investigaciones. Lindsey y Topping (1993) identificaron un gen en *Arabidopsis* que se expresa en la región basal del proembrión, cuando este último está en la etapa de corazón y en el meristemo radical cuando es un adulto. Mediante el estudio de mutaciones, los investigadores han podido probar que numerosos lugares controlan los diversos aspectos de la embriogénesis. Procesos tales como la división celular y la morfogénesis *per se*, así como el establecimiento de la polaridad del embrión y la forma del endospermo, están determinados por genes que pueden ser identificados con facilidad. La Figura 79 muestra algunas mutaciones del patrón apical-basal en *Arabidopsis* (Mayer y Shain, 1974; Mayer *et al.*, 1991). En la mutación A, la célula apical no forma la plúmula, y los cotiledones se parecen al embrión de alguna Lecythidaceae tal como *Lecythis ampla* (Flores, 1994d, 1999). Puede ser que la embriología de *L. ampla* revele similitudes a las encontradas en la mutación A. La Figura 80 muestra las jerarquías propuestas por Lindsey y Topping (1993), en la expresión genética embrional que regulan la división celular y la citodiferenciación durante la embriogénesis.

Diferenciación del embrión

El crecimiento tridimensional del embrión inicia con la formación de paredes verticales en las derivadas de la célula apical. Divisiones posteriores en diferentes planos producen un embrión globular. En esta etapa, la diferenciación se inicia con el establecimiento de los cotiledones y epicótilos en el polo del vástago; también se distinguen la región hipocotiledonar y el polo radical con la hipófisis. Estas organizaciones no están estrictamente correlacionadas con el linaje celular o con sistemas lineales. Las regiones cotiledonar, epicotilar, hipocotiledonar e hipofisial,

son identificadas después del crecimiento y diferenciación de cada órgano incipiente. La región hipocotiledonar contribuye a la formación del eje embrional, mediante división y alargamientos celulares. Esta fase de crecimiento diferencial del embrión conduce al establecimiento de los meristemos y a una acentuación de las diferencias entre vástago y raíz (Natesh y Rau, 1984).

La histogénesis embrional en semillas que carecen de un secado de maduración es similar en sus etapas iniciales, a la de semillas que cuentan con este tipo de maduración; sin embargo, variaciones marcadas ocurren en la embriogénesis tardía. Muchas semillas sin secado de maduración son grandes, con embriones bien desarrollados como es el caso de *Aesculus hippocastanum* (Tompsett y Pritchard, 1993), *Dipterocarpus* (Tompsett, 1987), *Quercus robur* (Finch-Savage, 1992a, 1992b), *Hevea brasiliensis* (Chin *et al.*, 1981), *Calophyllum brasiliense* (Flores, 1994b), *Mangifera indica* (Corbineau y Côme, 1988; Corbineau *et al.*, 1987), y *Sclerocarya birrea* (Gamené, 1996). Otras semillas son grandes pero tienen embriones pequeños y rudimentarios como los de *Hyeronima alchorneoides* (Flores, 1993c). Todas estas semillas incrementan en peso seco hasta el momento de la dehiscencia, con poco o sin pérdida de peso fresco; sin embargo, una reducción del contenido de agua es característica de varias semillas sin secado de maduración (Finch-Savage, 1996). El crecimiento embrionario puede continuar (incremento del peso seco) después de la dehiscencia y en ausencia de agua suficiente para promover la germinación (Finch-Savage, 1996); sin embargo, en las selvas con regímenes de lluvia muy altos, las semillas o frutos (diásporas) caen al suelo húmedo, a veces inundado, y continúan hidratándose.

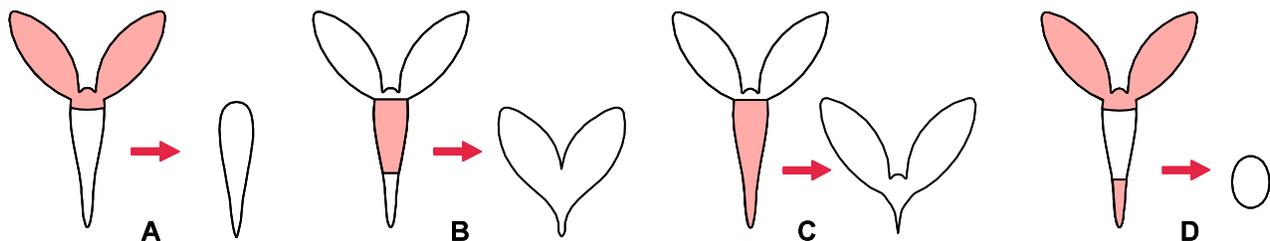


Figura 79. Origen y forma final de mutantes del patrón apical-basal (tomado de Lindsey y Toppin, 1985).

Las dicotiledóneas y monocotiledóneas tienen desarrollo embrional similar (Lakshmanan, 1972). Durante la embriogénesis temprana -desde las fases de cuadrante y octante y la formación del embrión globular-, hay similitudes en el linaje y configuración de las células en ambos grupos. Las diferencias fundamentales se originan durante la diferenciación del embrión globular. La organización del meristemo apical sigue patrones morfogenéticos completamente diferentes. En las dicotiledóneas, las células axiales que forman la epífisis tienen una tasa de crecimiento menor a la de las células circumaxiales. En las monocotiledóneas, la mitad de la célula terminal y sus derivados tienen las características de la epífisis dicotiledonar con crecimiento lento, mientras que la otra mitad que forma el locus cotiledonar, tiene una tasa de crecimiento rápido. La posición lateral aparente del ápice del vástago en las etapas tardías,

se debe al crecimiento rápido del único cotiledón de las monocotiledóneas. El epicótilo y el cotiledón de las monocotiledóneas se originan de una misma capa de células terminales (Lakshmanan, 1972). Los dos loci se diferencian por una pared vertical en la capa terminal. La diferencia encontrada en la pared vertical en la región terminal es conspicua durante la etapa de cuadrante. (Lakshmanan, 1972). En las dicotiledóneas, las dos células opuestas al cuadrante terminal forman los cotiledones; en las monocotiledóneas, el número de células del cuadrante que da origen al cotiledón, es variable (Lakshmanan, 1972). A pesar de estas variaciones, los cambios ocurren en las diferentes etapas ontogénicas, dando como resultado un sistema morfogenético organizado, del cual evolucionarán los futuros árboles (Natesh y Rau, 1984).

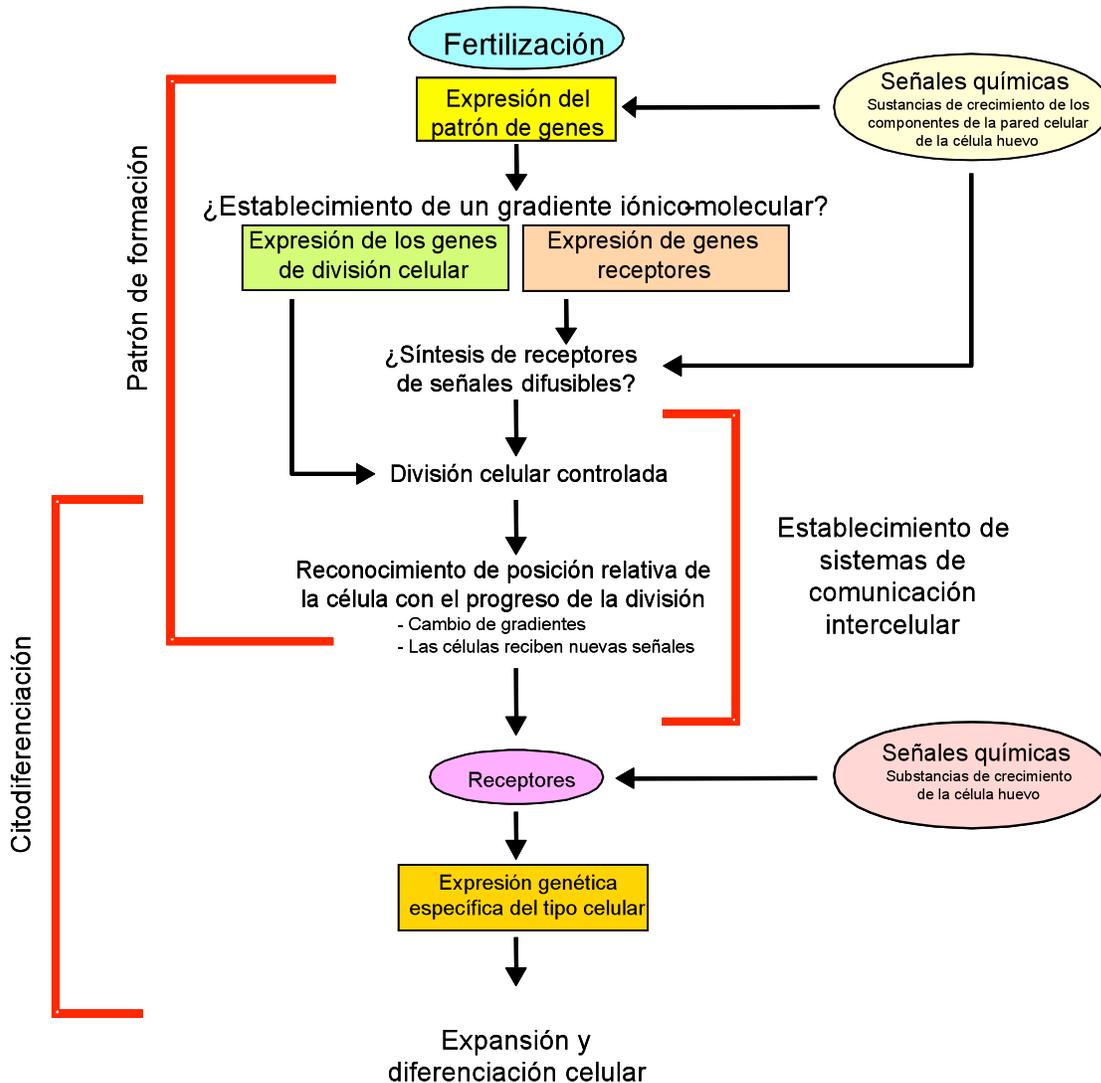


Figura 80. Jerarquías de expresión genética en el embrión

Estructura y función del suspensor

El suspensor juega un papel activo y dinámico durante la embriogénesis (Alpi *et al.*, 1975; Natesh y Rau, 1984; Newcomb, 1973; Schulz y Jensen, 1968a, 1968b, 1969; Singh y Dathan, 1972; Yeung y Cutler, 1978). El suspensor tiene un número estable de células y su tasa de crecimiento es mayor durante las etapas tempranas de la embriogénesis. En muchas especies tiene células de transferencia en el suspensor, lo que sugiere un papel activo en la absorción e intercambio de nutrientes necesarios para el crecimiento del embrión. Durante las últimas etapas de la embriogénesis, el suspensor degenera y parece ser digerido por el embrión (Natesh y Rau, 1984).

Parece ser que el suspensor realiza dos funciones: (1) la absorción de nutrientes de los tejidos somáticos circundantes y su transporte para el desarrollo del embrión (Schulz y Jensen, 1968a, 1968b, 1969); y (2) ser una fuente de nutrientes y reguladores del crecimiento del embrión (Schulz y Jensen, 1986a, 1986b, 1969). *In vitro*, el ácido giberélico puede reemplazar parcialmente el suspensor; por lo tanto, éste puede ser una fuente proveedora de reguladores del crecimiento para el desarrollo del embrión. El suspensor también contiene auxinas y citoquininas; las concentraciones de estas sustancias tiene el mismo patrón de fluctuaciones que las del ácido giberélico (Alpi *et al.*, 1975; Natesh y Rau, 1984; Yeung y Cutler, 1978).

El embrión de algunas Taxas (*Tilia*) no tiene suspensor, en otros hay una estructura reducida (*Euphorbia*, *Ruta*). Usualmente, la taxa con un endospermo haustorial no tiene suspensor, o éste es reducido y efímero. Familias como Rubiaceae tienen suspensor masivo y haustorial (Natesh y Rau, 1984). En Fabaceae, el suspensor puede estar ausente o formar estructuras masivas, filamentosas o tuberculares.

Desviaciones embriogénicas

En algunas taxas de saprófitas y parásitas, al igual que en algunos árboles forestales [Olacaceae (*Minuartia guianensis*), Myristicaceae (*Virola koschnyi*, *V. sebifera*, *Otoba novogranatensis*), Icacinaceae (*Calatola costaricensis*), Piperaceae (*Piper*, *Peperomia*)] se encuentran embriones pequeños (Fig. 81). Frecuentemente estos embriones son rudimentarios (Flores, 1992c, 1994c, 1994e, 1996, 1999). Otros casos presentan una desviación en su origen. Algunos de éstos se forman por apomixis (proceso asexual); ya sea de una célula huevo no fertilizada (partenogénesis haploide) o de otra célula del gametofito (apogamia haploide). En

muchos casos, no hay meiosis formándose un gametofito diploide, esto produce una partenogénesis diploide o apogamia diploide.



Figura 81.

Desarrollo del endospermo

La fusión de un núcleo espermático con el núcleo de la célula central forma la célula primaria del endospermo. Por medio de mitosis sucesivas, esta célula forma el endospermo. Este tejido no tiene un papel significativo en la etapa de proembrión, pero es importante para la nutrición durante el desarrollo embrionario y la germinación de la semilla. En muchas dicotiledóneas, el endospermo es reabsorbido durante la maduración de las semillas y las proteínas son acumuladas en los tejidos del embrión. Durante el desarrollo de las semillas, las interacciones entre el endospermo y el embrión son esenciales para asegurar la reproducción. La formación del endospermo, su reabsorción y la transferencia de reservas al embrión son establecidas genéticamente (Lindsey y Topping, 1993).

Se reconocen tres tipos de endospermo: nuclear, celular y helobial. El nuclear se caracteriza por numerosas divisiones nucleares libres, antes de la formación de las paredes celulares; su formación varía de una especie a otra. En muchas especies, el endospermo es consumido antes de la formación total o parcial de la pared. Las semillas de otras especies como es *Virola koschnyi*, *V. sebifera*, *V. surinamensis* y *Compsonera sprucei* tienen endosperma nuclear cuando se dispersan (Flores, 1999). Varias especies tienen endosperma haustorial (Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).

En el endospermo celular, cada división celular es seguida por la formación de la pared celular; este tipo de endospermo es frecuentemente haustorial. El endosperma helobial tiene un desarrollo diferente: la primera célula del endospermo se divide y da lugar a

un par de cámaras desiguales; usualmente la cámara micropilar es mayor. Ésta sufre divisiones celulares libres antes de la formación de la pared; en contraste, el núcleo de la cámara calazal no se divide antes de la formación del cenocito. A veces se gesta la deposición de la pared celular. El endospermo helobial es común en las monocotiledóneas (Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).

LA SEMILLA MADURA

Generalmente, la semilla madura tiene una cubierta seminal (producto de uno o ambos tegumentos), un endospermo y un embrión (Fig. 82). Algunas semillas maduras retienen remanentes del tejido nucelar llamado perispermo. El grado de desarrollo de estas estructuras, su reabsorción o pérdida durante las últimas etapas del desarrollo seminal, genera el desarrollo de estructuras distintivas asociados con diferencias fisiológicas.

Cubierta seminal

Las semillas bitégmicas tienen una testa (formada del tegumento externo) y un tegmen (formado del tegumento interno). Cada tegumento tiene su propia apertura en la terminación distal de la semilla; la apertura del tegumento externo se llama exostoma y la del interno, endostoma. El exostoma y el endostoma forman el micrópilo. Las semillas unitégmicas tienen sólo una apertura (micrópilo) y la cubierta seminal es llamada testa. En la cubierta seminal se localiza la cicatriz funicular o hilo, que indica el punto en que el funículo y la semilla se separan. Esta zona tiene diferente estructura y normalmente incluye el micrópilo. Frecuentemente, cerca de la zona hilar se encuentra una costura longitudinal (rafe), formada por tejido funicular unido a los tegumentos de la semilla. Esta se forma como resultado de una curvatura de cerca de 80°, que tiene lugar durante la ontogenia de los óvulos anátropos. La zona del hilo puede extenderse y convertirse en una parte significativa de la testa de la semilla, como en Sapotaceae (*Manilkara chicle*, *M. zapota* (L.) P., *Micropholis crotonioides*, *Pouteria congestifolia*, *P. viridis*), o puede combinar esta extensión, con la de la zona calazal (Paquicalaza), como se observa en Meliaceae (*Carapa*, *Guarea*), e Hippocastanaceae (*Aesculus*, *Billia columbiana*, *B. hippocastanum*) (Fig. 83-84). Otras semillas tienen sólo una extensión de la calaza (*Cupania glabra*). En muchas semillas se encuentra una protuberancia funicular cerca de la calaza (numerosas Cactaceae en la subfamilia Cereaneae). Un haz vascular que suple al óvulo se desarrolla a lo largo del rafe -esta característica se observa fácilmente en las semillas de Fabaceae-Papilionoideae (*Erythrina*).

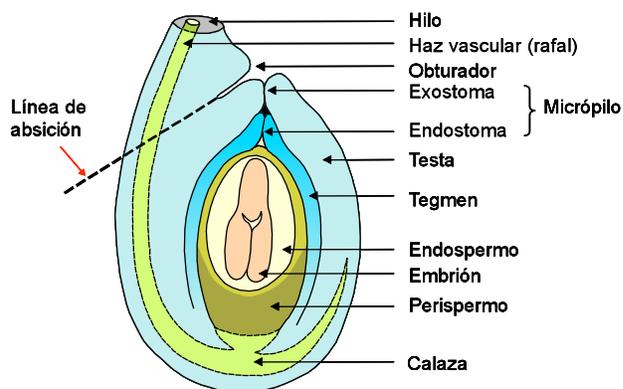


Figura 82. Semilla típica (sección longitudinal).



Figura 83



Figura 84

La testa está formada por los tejidos del tegumento y de los tejidos tanto de la calaza como del rafe. Cuando la cubierta exterior del tegumento exterior se diferencia como una capa para la protección mecánica (exotesta), la capa externa del rafe y la calaza sufren una diferenciación equivalente. Lo mismo sucede con la formación de la mesotesta (capa intermedia) y la endotesta (capa interna del tegumento exterior). En semillas pequeñas, las células del tegumento sufren mitosis esporádicamente después de la fertilización, y la

elongación y diferenciación de la capa seminal. Muchas semillas grandes tienen cubiertas complejas como resultado de muchas divisiones anticlinales y periclinales en las células de los tegumentos. Cuando las divisiones periclinales son dominantes y más capas de células se forman, el tegumento es llamado multiplicativo (Magnoliaceae, Myristicaceae, Annonaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Bombacaceae). Si la cubierta seminal se extiende principalmente hacia la división celular anticlinal y no desarrolla más capas de células, el tegumento es llamado no multiplicativo (Corner, 1976). Frecuentemente, tegumentos multiplicativos forman cubiertas seminales con muchas capas (Corner, 1976). Las divisiones periclinales pueden ser difusas o localizadas en el tegumento externo. La testa puede ser de textura suave (*Cajuput arborea*, *C. costaricensis*), dura (*Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Tamarindus indica*) o carnosa (*Inga*, *Guarea*, *Punica granatum*, *Carica papaya*, *Magnolia*). La testa carnosa es llamada sarcotesta. En general, el tegumento externo es la parte carnosa y jugosa; sin embargo, en *Magnolia* y otras especies similares, al igual que en *Punica granatum*, la sarcotesta se origina solamente a partir de la mesotesta. En las Connaraceae, Meliaceae y Sapindaceae la paquicalaza carnosa es similar al arilo. Puede tener lípidos, azúcares y un color atractivo.

La presencia de una mesotesta multiplicativa es común; estas capas pueden formar un aerénquima (Burseraceae, Bombacaceae, Simaroubacaceae, Meliaceae, Fabaceae). Usualmente la endotesta se divide anticlinalmente. Una endotesta con capas múltiples es común en las semillas de zoocoras. En muchas especies, el tegumento interno es delgado y ligeramente especializado; en etapas tempranas esta estructura se desintegra y luego se absorbe parcial o totalmente. En casos excepcionales, se forman capas medias multiplicativas que producen el aerénquima (Ej. muchas Euphorbiaceae), sin embargo, en varias familias estas capas se desintegran durante la maduración (Boesewinkel y Bouman, 1984).

La cubierta de la semilla puede tener capas o células en grupos con aceites, taninos, cristales, mucílago, corcho o, células del esclerénquima o colénquima. El parénquima puede servir como tejido de almacenamiento, como clorénquima o aerénquima. Los taninos se forman en las vacuolas por polifenoles y sustancias de transformación metabólica difícil. La presencia de taninos sirve como requisito para el depósito de alcaloides y probablemente protege la planta contra depredadores herbívoros (insectos), patógenos (bacteria, hongos) y luz. También ellos contribuyen a un incremento en la resistencia de la

semilla y proporcionan color. Los cristales son variables en forma y son producidos a partir de oxalato de calcio, carbonato de calcio o sílice (Flores, 1999). Las células mucilaginosas se encuentran primeramente en la epidermis de las células de la exotesta. Éstas se forman por hidratación de sustancias en la pared secundaria de las células. Algunas especies de Sterculiaceae tienen sacos mucilaginosos en la testa y el tegmen. En Ebenaceae, estos sacos están restringidos al tegmen (Boesewinkel y Bouman, 1984). La secreción de mucílago (mixoesperma) parece ayudar a adherirse a los animales y a fijarse en el suelo. Otras funciones que han sido propuestas incluyen las de retención de agua, regulador de la germinación, barrera para el oxígeno, almacenamiento de sustancias de reserva y cubierta convergente (Boesewinkel y Bouman, 1984).

Las células del esclerénquima y colénquima proveen soporte mecánico. En algunas semillas, las paredes celulares impregnadas con suberina, sirven de barrera en la zona calazal y sellan la testa o capas tégmicas. Estas paredes celulares también se encuentran en los tegumentos de las semillas hidrocóricas y en las células mucilaginosas epidérmicas (Corner, 1976). Las células esclerenquimatosas (fibras o escléridas), proveen resistencia y rigidez a la cubierta seminal. Adicionalmente, la lignina protege contra el ataque de herbívoros y patógenos. Las macroesclerécidas más comunes son las células de Malpighi de la exotesta de las Fabaceae (Fig. 85). Estas células son alargadas radialmente y tienen una línea lúcida (línea clara) y en las etapas iniciales se depositan formando una pared de grosor irregular con lo que a veces es lignificado. La región apical muestra incrustaciones suberizadas reforzando la pared e influenciando la permeabilidad del agua. La línea lúcida no está involucrada en la permeabilidad de la pared celular y muestra alta densidad de microfibras de celulosa sin espacios interfibrilares. Las semillas de Rhamnaceae y Elaeagnaceae tienen una línea lúcida en la epidermis externa de la testa. La estructura está también presente en la epidermis externa del tegmen (Boesewinkel y Bouman, 1984; Corner, 1976).

Cuando la capa esclerenquimatososa se forma en la epidermis externa de la testa, la cubierta seminal es llamada exotestal. Las semillas mesotestales tienen esclerénquima en las capas medias testales; las semillas endotestales, en la epidermis interna de la testa. Si el esclerénquima se diferencia en el tegmen, las semillas son exotégmicas, mesotégmicas y endotégmicas respectivamente. En familias con frutos secos e indehiscentes o drupáceos (Ej. Anacardiaceae) hay una marcada tendencia hacia semillas con una testa ligeramente diferenciada, a veces con falta de capas mecánicas. En casos

extremos, la semilla madura no tiene una cubierta seminal, como en parásitos, algunas Apocynaceae y Rubiaceae (Boesewinkel y Bouman, 1984; Corner, 1976).

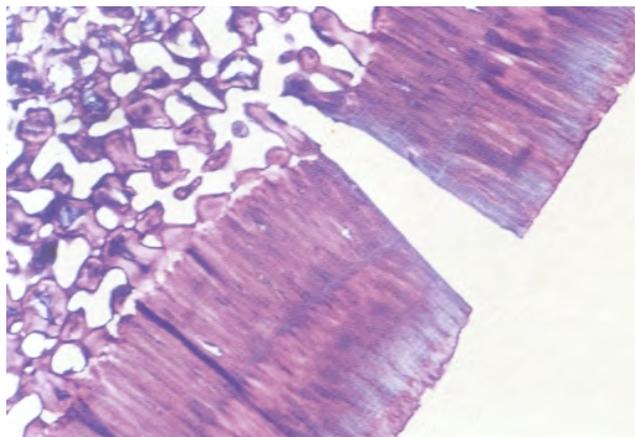


Figura 85



Figura 86

La cubierta de la semilla tiene una cutícula externa sobre la epidermis de la testa, una cutícula media entre la testa y el tegmen (si ambos existen) y una cutícula interna entre la epidermis del tegumento y la nucela (Flores, 1999). La cutícula contribuye a la impermeabilidad de la cubierta seminal (a agua y gases) y puede influenciar el metabolismo y crecimiento del embrión.

La superficie externa de la cubierta seminal tiene características de valor taxonómico. En la morfología a veces se muestra la influencia ejercida sobre el endocarpo del fruto o por estructuras arilares (Ej. Myristicaceae). Características tales como la distribución de las células, forma, superficie (pared externa cónica, papilada, reticulada, estriada, micropapilada o peluda), y ceras epicuticulares (escasas) definen la superficie externa de las semillas. En muchas especies, las semillas tienen estomas localizados en la epidermis externa de la testa.

Algunas familias como Myristicaceae, tienen semillas con un tegumento irregular que produce invaginaciones hacia dentro; estas invaginaciones penetran hasta el endospermo. Este tipo de endospermo es ruminado (Fig. 86). Las semillas con una red de lóbulos en el endospermo son laberínticas. La lobulación puede ser el resultado de la invaginación de los tegumentos o por plegamiento de los embriones de los cotiledones. (Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).

La testa tiene estructuras especiales como son la carúncula, estrofiolo y el arilo (Fig. 54 y 62). La carúncula es una protuberancia carnosa o protuberancia del exostoma (*Ricinus*, *Euphorbia*). Algunas carúnculas (elaisomas) son aceitosas, o ricas en ácido ricinólico (Ej. *Turnera*). Estos carúnculos son blancos o amarillos, carnosos y comestibles, y son cortados, comidos y dispersados por hormigas. El estrofiolo es una protuberancia del rafe. El arilo es una protuberancia funicular o hilar y puede cubrir la testa entera (completa) o parcialmente (incompleta; Ej. *Stemmadenia*, *Lecythis ampla*, *Phitecellobium dulce*). Algunos arilos son reticulados o tienen proyecciones frimbriadas (arilos fimbriados; Ej. *Myristica fragrans*, *Virola*, *Otoba*). Los arilos se desarrollan después de la fertilización. Cuando es completo el arilo puede cubrir el micrópilo. Morfológicamente el carúnculo ha sido considerado como un arilo exotómico y el estrófilo un arilo rafal (Boesewinkel y Bouman, 1984; Flores, 1999; Van Der Pijl, 1957, 1972).

Muchas semillas de Fabaceae-Mimosoideae [(*Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart, *Entada*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Pseudosamanea guachapele* (Kunth Harms, *Stryphnodendron microstachyum*, *Samanea saman*)], son comprimidas lateralmente y tienen una marca especial en cada superficie lateral llamada pleurograma (Conner, 1951) y una fisura (línea de sutura o línea de fisura) delimitando el pleurograma. La línea de fisura es paralela a la línea rafe-antirrafe y se interrumpe en el extremo hilar (Fig. 87-90). La línea de fisura parece estar asociada con la deshidratación gradual de la semilla durante la maduración y almacenaje, y la lenta imbibición de la semilla durante la germinación.

Las alas o pelos encontrados en muchas semillas parecen ser dispositivos de dispersión de las semillas anemocorias (Fig. 91-94). Algunas semillas aladas (*Vochysia*, *Qualea*, *Cedrela*, *Swietenia*, *Bernoullia flammea*) tienen una o varias extensiones en la testa que forman alas; en muchas semillas el ala es circular u oval en su contorno (Ej. *Tabebuia rosea*, *Jacaranda copaia*). Otras semillas tienen un penacho de tricomas en un extremo (*Macrobasseltia macroterantha*) o pelos distribuidos al azar. Las

semillas coronadas tienen una corona de pelos al final y en la cresta de las semillas formando una o varias excrecencias rígidas. También hay semillas punteadas cubiertas por pequeñas excrecencias o depresiones, semillas umbonadas con un umbo central o lateral y semillas verrugosas con pliegues en forma de verrugas.

Sistema vascular de la semilla

El sistema vascular del óvulo está formado por haces vasculares procambiales o parcialmente diferenciados. La diferenciación del tejido vascular se da durante el desarrollo de la semilla. El sistema vascular que nutre la semilla está formado por haces placentales, rafaes y funiculares. Estos haces transportan los nutrientes a la semilla en desarrollo. Las semillas grandes tienen un sistema vascular extenso y más eficiente que las semillas de tamaño pequeño, las cuales tienen un sistema vascular poco diferenciado o inexistente. En las semillas grandes, el sistema vascular incluye un haz rafal masivo o compuesto, con tejidos bien diferenciados, que termina en la calaza. También pueden existir haces que se extienden de la calaza al tegumento externo. Algunas semillas están rodeadas por un sólo haz postcalazal a lo largo del plano medio (Annonaceae, Polygalaceae), y otras tienen un entramado vascular calazal y una red de haces en la calaza. A través del crecimiento intercalar, este entramado puede reemplazar la cubierta seminal (Ej. *Guarea*). Ramificaciones vasculares son comunes en el tegmen. En las semillas de especies como las Myristicaceae, las ramificaciones vasculares penetran en las invaginaciones, incrementando el contacto con el endospermo. En *Virola koschnyi*, *Otoba novogranatensis* y *Compsonura sprucei*, las ramificaciones vasculares encontradas en la invaginaciones del tegmen poseen células de transferencia (Flores, 1999).

Almacenamiento de reservas

Las semillas contienen muchas sustancias. Algunas son típicas de células y tejidos y otras, contribuyen a la nutrición del embrión (antes y después de la germinación) y el desarrollo de la plántula (en sus etapas iniciales). Las semillas almacenan energía en forma de lípidos, carbohidratos y proteínas para suplir sus necesidades durante la germinación. Estos son la fuente de precursores de estructuras de carbón y una fuente de energía para ensamblar esos precursores.

Las semillas son perispermicas si las reservas están almacenadas en el perispermo; endospermicas o albuminosas si los nutrientes se acumulan en el

endospermo; cotiledospermas si los cotiledones carnosos del embrión almacenan las reservas nutritivas; hipocotilospermas o macropodiales cuando el hipocótilo es el órgano de almacenamiento y, calazosperas si los nutrientes son almacenados en el tejido calazal. Las paredes celulares de los tejidos de diferentes semillas también pueden almacenar nutrientes.

Los lípidos, los cuales aparecen como cuerpos lipídicos en el endospermo y en el embrión, son una fuente de nutrientes superior a los carbohidratos. La cantidad de lípidos en las semillas varía de 30% en el girasol (*Helianthus annuus*) y 50% en *Ricinus communis*, *Zea mays* y *Arachis hypogaea*. En el coco (*Cocos nucifera*) y la palma africana (*Elaeis guianensis*), el contenido de lípidos es mayor. Las semillas sin secado de maduración son ricas en lípidos. Por ejemplo, el contenido lipídico en semillas frescas de *Virola koschnyi* es aproximadamente 41%, en *Calaophyllum brasiliense* 38 a 39%, en *Minquartia guianensis* de 37 a 38%, y en *Lecythis ampla* 40% (Flores, 1996). Los cotiledones secos del embrión de *Carapa guianensis* tienen 65 a 70% de lípidos no saturados en el parénquima de almacenamiento (Flores, 1994g); el endospermo de *Otoba novogranatensis* tiene cerca de 69% de lípidos (peso seco) (García-Barriga, 1974).

Los carbohidratos son almacenados en forma de almidón o como paredes celulares gruesas, ricas en hemicelulosas. Los cereales contienen entre 70 y 80% de almidón y las leguminosas ±50% (Boesewinkel y Bouman, 1984; Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984). Los tipos predominantes de carbohidratos almacenados en las paredes celulares son las mananas, xiloglucanas y galactanas. Los tres tipos de mananas – mananas puras, galactomananas y glucomananas – están restringidas a las paredes celulares del endospermo. Las mananas puras se encuentran en los dátiles (*Phoenix dactylifera*), la nuez marfil o tagua (*Phytelephas macrocarpa*), el café (*Coffea arabica*) y *Carum carvi*. Las galactomananas se encuentran en el endospermo de las semillas de las legumbres (Grant-Reid, 1985; Higgins, 1984). Los mananas y glucomananas son cristalinas e insolubles; éstas confieren una dureza extraordinaria al endospermo. Las xiloglucanas son amiloides y se encuentran en el endospermo o el embrión de aproximadamente 2,600 especies, entre las cuales se encuentran *Tamarindus indica* y *Annona muricata*. Las galactanas se almacenan en el cotiledón del embrión de numerosas legumbres (Boesewinkel y Bouman, 1984; Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).



Figura 87



Figura 88



Figura 89

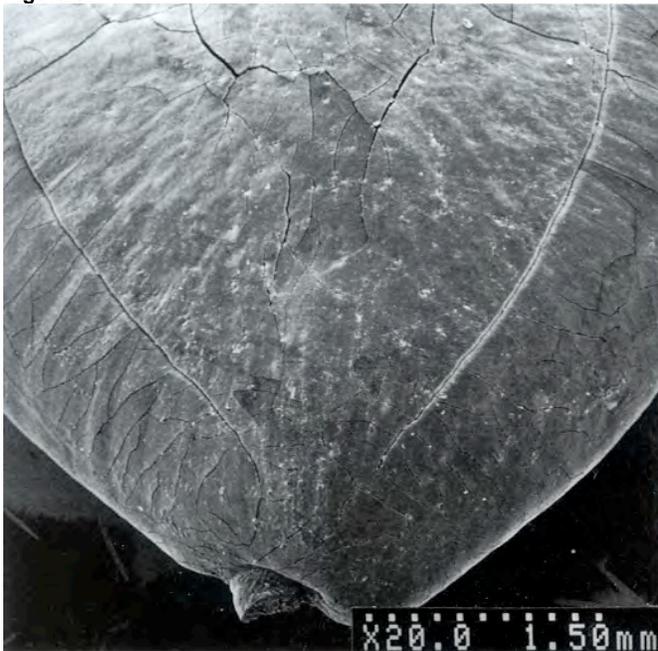
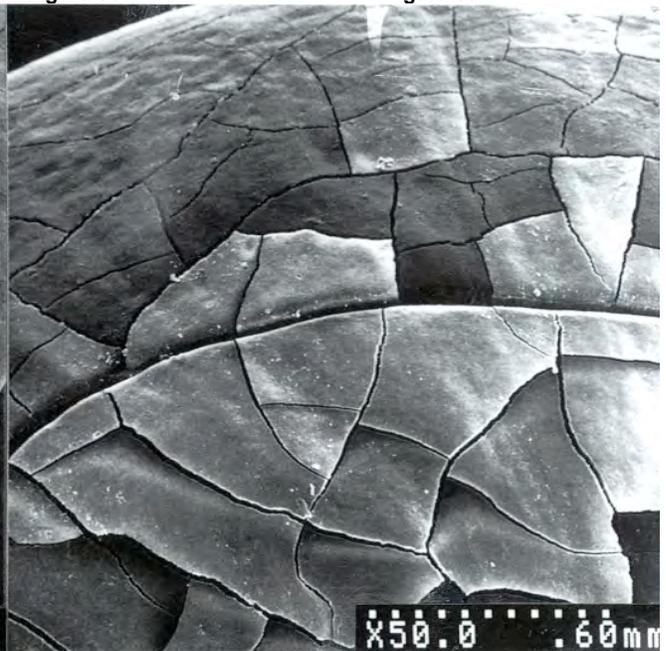


Figura 90



Casi todas las semillas contienen proteínas como reserva. Las proteínas suministran el nitrógeno requerido por la plántula en sus etapas iniciales de crecimiento (Higgins, 1984). El almacenamiento de proteínas se encuentra en los cuerpos proteicos (aleurona). Estos granos son la fuente primaria de proteínas y minerales, y conjuntamente con la matriz homogénea de proteína, éstas contienen cristales de proteínas y oxalato de calcio. Varios cationes (K, Mg, Ca, Fe, Ba, Mn) se encuentran en forma de cristales globoides. Los cuerpos proteicos se encuentran en el embrión como el endospermo, o se restringen a una capa especializada (Poaceae, Fabaceae). Esta capa es activa sólo durante la germinación. Las proteínas de reserva son necesarias para sintetizar las enzimas involucradas en la digestión de los almidones. Las nueces tienen cerca de un 40% de proteínas (Higgins, 1984). Las siguientes especies tienen

semillas con un alto contenido proteico: *Aesculus hippocastanum*, *Billia columbiana*, *Bertholletia excelsa*, *Lecythis ampla*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit., y *Entada scandens*.

Las semillas con secado de maduración acumulan disacáridos, tales como la sacarosa y oligosacáridos, en forma de estaquiosa y rafinosa. Algunos investigadores proponen que estos azúcares están asociados a la tolerancia a la desecación (Leopold y Vertucci, 1986; Leopold *et al.*, 1992; Leopold *et al.*, 1994); sin embargo, algunas semillas sensibles a la desecación también acumulan azúcares y sacarosa (*Avicennia marina*), o sacarosa y rafinosa (Ej. *Quercus robur*) (Farrant *et al.*, 1993; Finch-Savage y Blake, 1994).



Figura 91



Figura 93



Figura 94



Figura 92

VARIACIÓN ESTRUCTURAL

La diversidad de las estructuras internas y externas de las semillas es grande. Esta diversidad está relacionada principalmente con una amplia gama de los métodos de dispersión y germinación. Las variaciones morfológicas incluyen diferencias en tamaño, forma, textura, color y presencia o ausencia de estructuras especiales como los arilos de exostomo (carúnculas, elaisomas), rafal (estrófiolo) o funicular (Boesewinkel y Bouman, 1984; Flores,

1999). Las variaciones anatómicas incluyen la presencia, ausencia o posición de los tejidos de almacenamiento; tamaño, forma y posición del embrión; la forma y tamaño de la zona calazal, y la estructura de la testa.

El tamaño y posición del embrión varía entre las semillas (Bernhardi, 1832). El área ocupada por el embrión es inversa a la usada por el endospermo, perispermo o ambos. Un embrión grande tiene un endospermo pequeño, perispermo o viceversa. El

sistema de clasificación en este capítulo está basado en el tamaño, posición y forma del embrión. Éste representa una modificación del sistema de clasificación propuesto por Martín (1946). Aunque algunos tipos se traslapan, la utilidad taxonómica de la clasificación se mantiene (Duke, 1969). Tipos pueden ser identificados inmediatamente después de la dehiscencia de los frutos, especialmente en semillas que no tienen secado de maduración y donde el desarrollo del embrión es continuo. Por ejemplo, en las semillas de *Virola koschnyi* los cotiledones divergentes, foliáceos y haustoriales inician su desarrollo en la semilla, después de que ésta se dispersa, y dado que el espacio es limitado, los hojas cotiledonares se pliegan (Flores, 1992c. En *Compsonera sprucei* el desarrollo de los cotiledones es más rápido y los pliegues son más obvios.

El siguiente sistema de clasificación divide los embriones de las semillas en tres tipos primarios: basal, periférica y axilar. El tipo basal se subdivide en cuatro subcategorías y el axilar en siete (Fig. 95).

Embriones basales

Los embriones son usualmente pequeños, no periféricos y restringidos a la mitad inferior de la semilla. Las semillas son de tamaño mediano a grande, con abundante endospermo, almidonoso u aceitoso. Los subtipos rudimentarios y anchos se encuentran en las monocotiledóneas y dicotiledóneas; los subtipos capitado y lateral son típicos de las monocotiledóneas (Fig. 95).

(1) Rudimentario: El embrión es pequeño, de globular a oval-oblongo, rodeado por un endospermo abundante. Los cotiledones son rudimentarios y oscuros, a veces evidentes, simulando miniaturas de

los tipos espatulados o lineales. Ej. *Ilex skutchii*, (Aquifoliaceae), *Calatola costaricensis* (Icaciniaceae), *Magnolia poasana* (Magnoliaceae), *Compsonera sprucei*, *Myristica fragrans*, *Otoba*, *Virola* (Myristicaceae), *Minquartia guianensis*, (Olacaceae).

(2) Ancho: El embrión es ancho o más ancho que alto y muy carnoso. Este puede tener forma globular o lenticular y es periférico o casi periférico. Este tipo es común en las dicotiledóneas y monocotiledóneas que son ligeramente primitivas, parásitas, acuáticas o de zonas inundadas.

(3) Capitado: El embrión se expande en su extremo distal en una forma de cabeza (turbinado); Ej. *Tradescantia* (Commelinaceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae).

(4) Lateral: El embrión es basal-lateral o lateral, inclinado hasta expandirse en el plano de la periferia. El embrión es comúnmente menor que la mitad de la semilla (mitad inferior) pero puede ser mayor. Típico de las Poaceae.

Embriones periféricos

Los embriones son usualmente elongados y grandes, ocupan de un cuarto a tres cuartos de la semilla (Fig. 95). Están parcialmente contiguos a la cubierta seminal y comúnmente son curvados, centrales o laterales, con los cotiledones estrechos o expandidos. El endospermo o perispermo es almidonoso. Son típicos en dicotiledóneas, y un cotiledón puede ser más pequeño o abortivo (anisocotilia). Ej. *Pereskia* (Cactaceae).

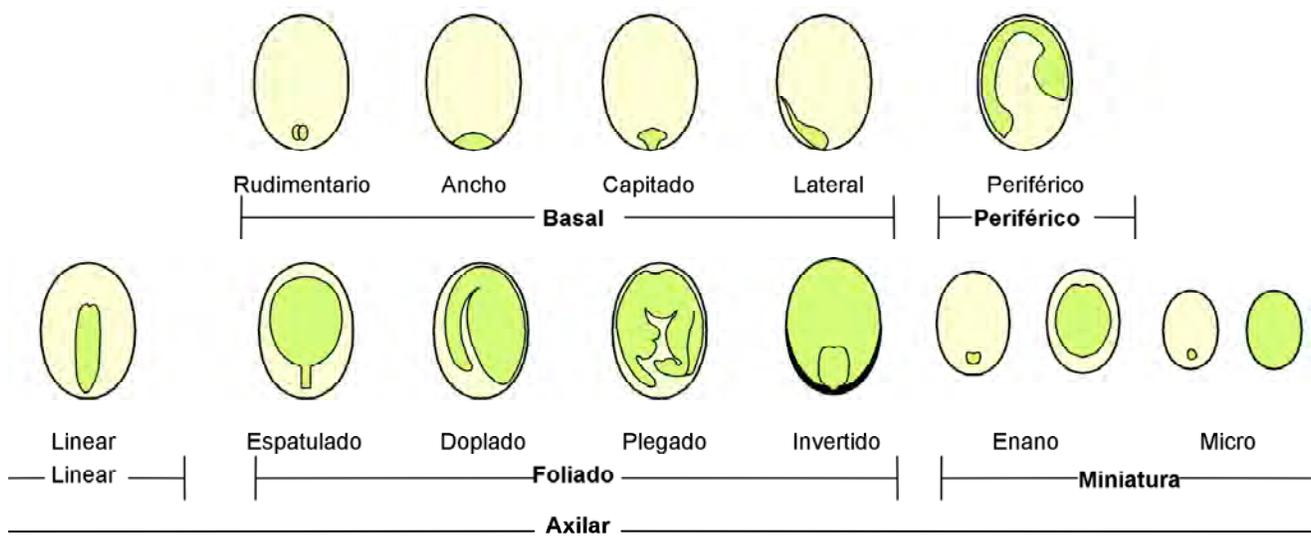


Figura 95. Tipos de semillas y posición del embrión (tomado de Martín, 1946)

Embriones axilares

El embrión varía en tamaño de pequeño (ocupando sólo parte del lumen de la semilla) a largo (ocupando todo el lumen), central (axilar), derecho, curvo, enrollado, doblado o plegado (Fig. 95). El endospermo puede ser aceitoso o almidonoso. Se encuentra en las gimnospermas, dicotiledóneas y monocotiledóneas.

(1) Lineal: El embrión es comúnmente más largo que ancho; usualmente derecho, aunque puede ser encorvado o enrollado. Los cotiledones son pequeños, no expandidos o no desarrollados. Las semillas no son diminutas. Ejemplos de éstas incluyen a la *Annona* (Annonaceae), *Tovomita tovomitopsis*, *Garcinia intermedia* (Clusiaceae), *Elaeocarpus*, *Sloanea* (Elaeocarpaceae), *Muntingia calabura* (Tiliaceae), *Garrya laurifolia* (Garryaceae), *Bertholletia excelsa*, *Eschweilera*, *Lecythis* (Lecythidaceae), *Ardisia brenesii* (Myrsinaceae) y *Zizyphus* (Rhamnaceae).

(2) Miniatura: Los embriones son gruesos y diminutos en semillas pequeñas o diminutas. La cubierta seminal es delicada, usualmente reticulada; el endospermo no es almidonoso. Existen dos tipos:

(a) Enano: El embrión es variable en cuanto a tamaño pudiendo ser desde pequeño hasta ocupar por completo el lumen de la semilla. Son comúnmente ovales, elípticos u oblongos, con incipiente desarrollo de los cotiledones. El embrión es frecuentemente grueso. Las semillas son pequeñas de 0.3 a 2.0 mm de largo; Ej. *Clethra* (Clethraceae), *Buddleja americana* (Loganiaceae) y varias Ericaceae.

(b) Micro: Los embriones son diminutos o totales (abarcando todo el lumen de la semilla), globulares y usualmente indiferenciados. Las semillas son pequeñas, comúnmente menos de 0.2 mm de largo; Ej. Orchidaceae.

(3) Foliado: El embrión es grande, ocupa de un cuarto al total del lumen de la semilla y es más central que periférico. Los cotiledones son expandidos y el endospermo no es almidonoso. Las semillas son de medianas a grandes. Existen cuatro tipos:

(a) Espatulado: El embrión es recto con cotiledones variables de delgados a gruesos y de expandidos a anchos; Ej. *Aspidosperma*, *Tabernae montana* (Apocynaceae), *Bixa orellana* (Bixaceae), *Cornus disciflora* DC. (Cornaceae), *Diospyros* (Ebenaceae), *Hyeronima*, *Sapium* (Euphorbiaceae), *Casearia*, *Xylosma* (Flacourtiaceae), *Cedrela*, *Melia azadirachta* (Meliaceae), *Genipa americana*, *Simira maxonii*,

Psychotria (Rubiaceae), *Zanthoxylum kellermanii* P. Wilson (Rutaceae), *Manilkara zapota*, *Chrysophillum cainito* (Sapotaceae), *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae), *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae).

(b) Dobrado: El embrión es encorvado y espatulado, usualmente con cotiledones gruesos, planoconvexos, doblados sobre el hipocótilo. (Fig. 96). El hipocótilo está parcialmente inmerso en el área del cotiledón traslapado. En el tipo más común, la curvatura ocurre en el plano de los cotiledones [(O=) acumbente, pleurorrízico]. La curvatura puede también ser contra el plano cotiledonar (O||), incumbente o notorrízico y puede ser oblicuo (O//), si es intermedio entre acumbente e incumbente. El cuarto subtipo es el ortoplacal; los cotiledones son incumbentes y conduplicados (O>>). Como son los de *Avicennia*. Los embriones espirolobales (O||||) tienen cotiledones incumbentes, doblados una vez, mientras que los embriones diplocolobales tienen dos o más pliegues (O|||||). Los cotiledones convolutos están presentes en Terminalia (Duke, 1969). Ejemplos incluyen a *Acer pseudoplatanus* (acumbente; Aceraceae), *Ceiba pentandra* (Dobrado, Bombacaceae), *Crataeva religiosa* (espirolobal; Cappariaceae), *Caryocar costaricense* (acumbente; Caryocaraceae), *Sapindus saponaria* (Sapindaceae), *Ficus*, *Maclura tinctoria* (Dobrado, Moraceae) y *Myrcianthes fragrans* (Acumbente; Myrtaceae).

(c) Plegado: El embrión tiene los cotiledones delgados, expandidos y plegados en varias formas (Fig. 96). Los embriones con los cotiledones conduplicados son frecuentes en Sapindales y Malvales (Duke, 1969). En Vochysiaceae, los cotiledones son foliáceos, grandes y convolutos como en el caso de *Vochysia*, *Qualea* y *Calycanthus occidentalis* (Calycanthaceae) (Corner, 1976; Flores, 1993a, 1993b). Ejemplos de embriones plegados incluyen *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Couratari*, *Couroupita* (plicado; Lecythidaceae), *Tilia americana* (Tiliaceae), *Myrcia splendens* (conduplicado; Myrtaceae) y *Pimenta guatemalensis* (involuta; Myrtaceae).

(d) Revestido: El embrión es erecto, con cotiledones gruesos, traslapados y encerrando el pequeño hipocótilo. El endospermo está ausente o es muy reducido. Estos embriones se pueden confundir con los espatulados o doblados. Pueden estar asociados a plántulas criptocotilares. Ejemplos: *Alnus acuminata* (espatulado-revestido; Betulaceae), *Calophyllum*

brasiliense (Clusiaceae), *Prioria copaifera* (Fabaceae- Caesalpinioideae), *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae- Mimosoideae), *Dipteryx oleifera* (Fabaceae-Papilionoideae), *Quercus* (Fagaceae), *Ocotea*, *Nectandra* (Lauraceae), *Carapa guianensis*, *Guarea* (Meliaceae), *Nephelium lappaceum*, *Cupania* (Sapindaceae), y *Quassia amara* (Simaroubaceae). La fusión parcial o total de los cotiledones a lo largo de la superficie adaxial es común en semillas con germinación criptocotilar como en el caso de *Calophyllum*, *Carapa* y *Guarea* (Flores, 1994c, 1994g).

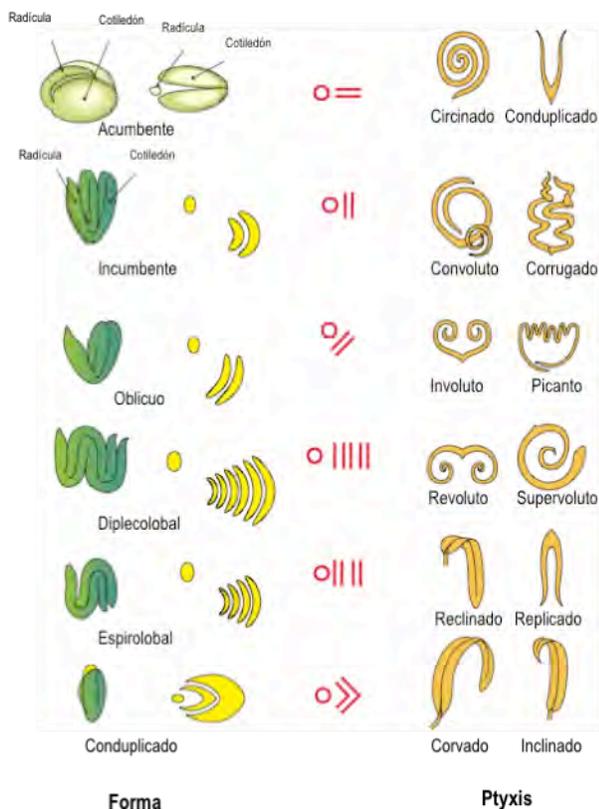


Figura 96. Formas del embrión y Ptyxis cotiledonal

RELACIÓN ENTRE ESTRUCTURA DE LA SEMILLA Y COMPORTAMIENTO EN ALMACENAMIENTO.

Algunas semillas pierden agua durante el secado de maduración y gradualmente adquieren tolerancia a la desecación, mientras que otras mantienen un alto contenido de agua, no experimentan un metabolismo celular reducido, y son sensibles a la desecación y a decremento en la temperatura. La tolerancia o intolerancia a la desecación que muestran las semillas en su ambiente natural, también se observa cuando éstas se almacenan.

La sensibilidad a la desecación limita el potencial de conservación genético, usos y comercialización de las semillas. Roberts (1973) definió dos tipos de semillas basados en su sensibilidad a la desecación: ortodoxas (con secado de maduración) y recalcitrantes (sin secado de maduración).

La habilidad de tolerar la desecación de las semillas ortodoxas está asociada con cambios metabólicos como son la disminución de la respiración, incremento de algunos carbohidratos u oligosacáridos, y acumulación de deshidrinas (o proteínas LEA). Durante la germinación, las semillas pierden su tolerancia con frecuencia varias horas después de la protusión de la radícula. La deshidratación en esta etapa produce daños irreversibles, en los cuales la peroxidación de los lípidos y radicales libres desempeñan una función importante (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b; Finch-Savage, 1996). Sin embargo, las semillas ortodoxas maduras se pueden deshidratar sin daños a niveles muy bajos de humedad (de 1 a 5 %) y en diversas condiciones (Kermode, 1997). El agua molecular (estructural) es más difícil que se congele que el agua corriente. El agua molecular (dura parece ser un componente crucial para la tolerancia a la desecación, y en las semillas ortodoxas toda el agua es molecular (Leopold y Vertucci, 1986; Leopold *et al.*, 1992). En almacenamiento la longevidad de las semillas aumenta con la reducción del contenido de agua, de manera predecible y cuantificable. Bonner y Vozzo (1990) subdividen estas semillas en (a) ortodoxas verdaderas, las cuales “pueden ser almacenadas por largos períodos de tiempo, con niveles de humedad del 5 a 10 % y temperaturas de subcongelación” y (b) subortodoxas, las cuales “pueden ser almacenadas bajo las mismas condiciones, pero por periodos de tiempo más cortos, debido al alto contenido de lípidos o testas delgadas”.

Las semillas recalcitrantes son ricas en agua libre y no toleran ni sobreviven a la desecación. Ellas mueren cuando el potencial de agua llega a niveles similares a los que producen marchites en muchos tejidos (de -1,5 a 5,0) (Pritchard, 1991, 1996). La deshidratación de tejidos intolerantes (recalcitrantes) provoca el deterioro de las membranas (plasmalena y mitocondrias), la desnaturalización de las proteínas, y la reducción tanto de la tasa respiratoria como del nivel de ATP (Leopold *et al.*, 1992). Los procesos oxidativos y los radicales libres parecen estar involucrados en el deterioro celular y molecular (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b). Estas semillas muestran una fuerte resistencia a la rehidratación, y la pérdida de integridad celular lleva a la pérdida de viabilidad. Las semillas recalcitrantes están presentes en por lo menos 70% de los árboles tropicales. Su

sensibilidad a bajas temperaturas es debido al alto contenido de agua.

Dado que algunas semillas no caen dentro de las categorías de recalcitrantes u ortodoxas. Ellis *et al.*, (1990a) propusieron una tercera categoría: las semillas intermedias. Estas semillas sobreviven a la desecación a niveles de humedad intermedios, pero no a los niveles de las ortodoxas. Esta categoría puede ser considerada arbitraria, por lo cual se ha considerado la existencia de un gradiente de recalcitrancia entre diferentes especies (Finch-Savage, 1996; Flores, 1996).

Variaciones en los lugares del almacenamiento de agua y el daño gradual observado en los tejidos de las semillas cuando se deshidratan, pueden ser observados en semillas de las siguientes especies: *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Otoba novogranatensis* (Myristicaceae), *Minquartia guianensis* (Olacaceae), *Caryocar costaricense* (Caryocaraceae) y *Lecythis ampla* (Lecythydaceae) (Figs. 97-101; Tabla 1).

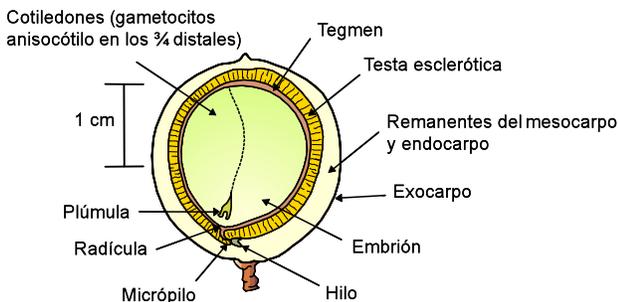


Figura 97. Baya de *Calophyllum brasiliense* encerrando la semilla en crecimiento (sección longitudinal).

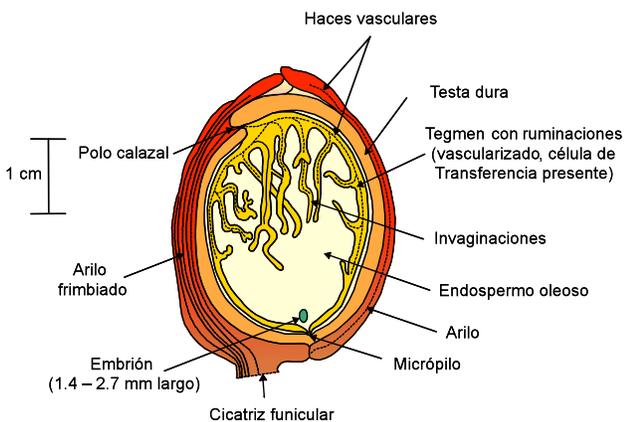


Figura 98. Semilla de *Otoba novogranatensis* (sección longitudinal).

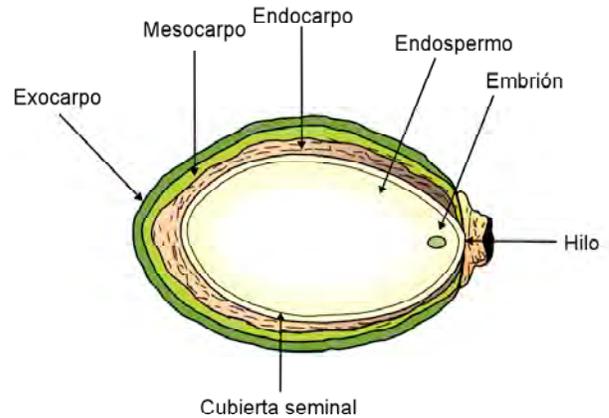


Figura 99. Drupa de *Minquartia guianensis* encerrando la semilla.

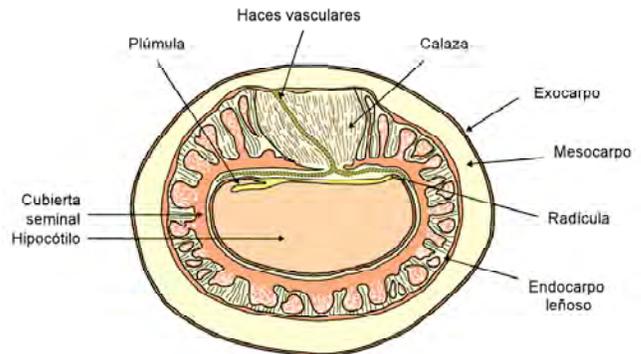


Figura 100. Drupa de *Caryocar costaricense* encerrando la semilla.

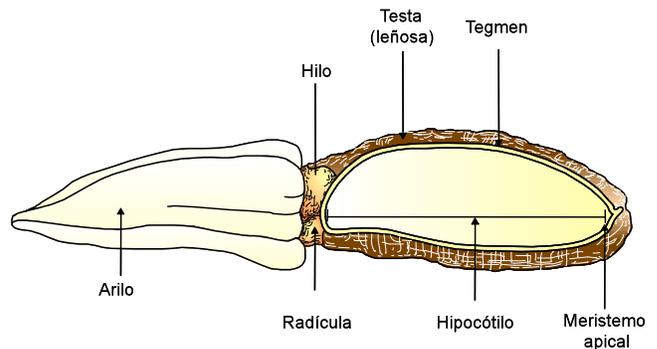


Figura 101. Semillas de *Lecythis ampla* (sección longitudinal).

¿Cómo afecta la deshidratación a la semilla? En *Calophyllum brasiliense* la testa es dura y resiste la desecación y la pérdida de agua es lenta. Una vez que la cubierta seminal se deshidrata, la pérdida de agua afecta directamente al embrión, con la radícula expuesta siendo rápidamente la más afectada. Los cotiledones gruesos encierran la pequeña plúmula por lo que ésta se deshidrata al final. En especies con embriones rudimentarios y diminutos (*Otoba novogranatensis*, *Minquartia guianensis*), la secuencia de deshidratación es: cubierta seminal → endospermo periférico y radícula → embrión →

endospermo interno. La viabilidad de la semilla se deteriora rápidamente a partir de la deshidratación del embrión. *Otoba novogranatensis* es más sensible a la desecación que *Minquartia guianensis*, debido a la reflexión del endospermo y la vascularización del tegmen. *Caryocar costaricense* tiene un embrión acumbente y curvo, y la plúmula y la radícula se deshidratan inmediatamente después de la deshidratación del endocarpo. La deshidratación de las semillas de *Lecythis ampla* afecta la cubierta seminal y los polos meristemático (radical y apical); éstos mueren instantáneamente después de la deshidratación de la cubierta seminal.

Las semillas encerradas en bayas (*Calophyllum brasiliense*) o drupas (*Caryocar costaricense*, *Minquartia guianensis*) están protegidas por los tejidos del pericarpo, los cuales mantienen la humedad de la semilla. En estos casos, la unidad funcional es el fruto y la deshidratación es más lenta.

Los niveles de humedad bajo los cuales una semilla pierde su viabilidad, varían de una semilla a otra. Se han encontrado variaciones entre semillas

recolectadas del mismo árbol al igual que semillas de diferentes árboles, zonas, estaciones del año y años. El comportamiento recalcitrante parece estar determinado genéticamente y su base genética no ha sido aún bien comprendida. Las variaciones encontradas pueden ser explicadas si la historia de las semillas desde la inyección en la flor a la dispersión y germinación es analizada cuidadosamente (Flores, 1994, 1996).

La diferencia encontrada entre semillas recalcitrantes de zonas templadas o tropicales puede añadirse al gradiente encontrado en la manifestación de recalcitrancia. Bonner y Vozzo (1990) establecieron dos categorías: semillas recalcitrantes templadas y semillas recalcitrantes tropicales. Las primeras no pueden ser secadas pero pueden ser almacenadas de 3 a 5 años a temperaturas cerca del punto de congelación; las últimas no se pueden secar y mueren a temperaturas por debajo de 10 a 13°C, dependiendo de la especie.

Tabla 1. Variación estructural de cinco semillas recalcitrantes de especies neotropicales durante su dispersión.

Estructura	Especies				
	<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Otoba novogranatensis</i>	<i>Minquartia guianensis</i>	<i>Caryocar costaricense</i>	<i>Lecythis ampla</i>
Fruto	Baya	Capsula septicial	Drupa	Drupa	Pixidio
Tipo de diásporo	Fruto	Semilla	Fruto	Fruto	Semilla
Endocarpo envolviendo la semilla madura	Suave, delgado, estrujado	Ausente	Drupa, endocarpo duro	Drupa, endocarpo duro	Ausente
Cubierta seminal	Dura	Dura	Suave	Papiraceo	Dura
Testa	Dura	Dura	Suave	Suave	Dura
Tegmen	Delgado suave	Delgada, rumiante	Suave, fragmentada	Delgado suave	Residual (remanente)
Endospermo	Ausente en la semilla madura	Macizo, núcleo-celular	Macizo, celular	Ausente en la semilla madura	Ausente en la semilla madura
Perispermo	----	----	----	----	----
Embrión	Macizo, completo	Diminuta, rudimentaria	Diminuta, rudimentaria	Macizo, completo	Macizo, no diferenciado
Cotiledones	Macizos, fusionados	Diferenciados y desarrollados durante la germinación	Diferenciados y desarrollados durante la germinación	Pequeños y escamosos	Diferenciados y desarrollados durante la germinación, pequeños y escamosos
Hipocótilo	Grueso, macizo	Diferenciado y desarrollado durante la germinación	Diferenciado y desarrollado durante la germinación	Grueso, macizo	Grueso, macizo
Epicótilo	Muy pequeño	Diferenciado y desarrollado durante la germinación	Diferenciado y desarrollado durante la germinación	Muy pequeño	Diferenciado y desarrollado durante la germinación
Radícula	Gruesa, pequeña	Diferenciada y desarrollada durante la germinación	Diferenciada y desarrollada durante la germinación	Gruesa, pequeña	Rudimentaria
Ubicación de las reservas	Cotiledones, hipocótilo	Endosperma	Endosperma	Hipocótilo	Hipocótilo
Almacenamiento de agua	En todo el embrión	Principalmente en el endosperma	Principalmente en el endosperma	Hipocótilo	Hipocótilo

Desafortunadamente, la información relacionada con las alteraciones que se producen en los tejidos, las células y bioquímica de las semillas recalcitrantes es muy limitada, así como las estrategias y mecanismos para su manejo en condiciones de almacenamiento. La diversidad de tipos encontrados en semillas recalcitrantes es preliminar por lo que complica más estas situaciones. El problema de desecación celular es complejo; y se asume que están involucrados en el proceso, componentes genéticos que producen mecanismos de protección celular. Estos mecanismos limitan el daño celular producido por la deshidratación de la semilla y promueven la reconstrucción celular, revirtiendo los cambios inducidos por la pérdida de agua (Kermode, 1997). Existe una posibilidad de acumulación de sustancias protectoras en los tejidos tolerantes (Kermode, 1997). Las deshidrinas, los disacáridos (sacarosa) y los oligosacáridos (rafinosa y estaquiosa) pueden tener una función importante en la estabilización y mantenimiento del sistema de membranas y otros sistemas sensibles (Kermode, 1997; Leopold *et al.*, 1992).

LA SEMILLA DE LAS GIMNOSPERMAS

La semilla de las gimnospermas inicia con la fertilización de la célula huevo. El cigoto forma el embrión (2n), que permanece inmerso en el tejido nutricional (endospermo) del megagametofito (n). El tegumento da paso a la cubierta seminal (2n, parte de los tejidos del árbol progenitor).

DESARROLLO DEL EMBRIÓN

A diferencia de la mayor parte de las angiospermas, las gimnospermas tienen una fase de división nuclear libre. Excepciones incluyen *Sequoia sempervirens*, *Gnetum* y quizás *Welwitschia* (Foster y Gifford, 1974:

Maheshwari y Vasil, 1961). El número de nucleolos diploides libres varía entre especies; algunas *Cicadaceae* pueden tener cerca de 1000, mientras que *Pinus* tiene 4 (Foster y Gifford, 1974). La fase de división nuclear es seguida por una fase celular en la cual se forman la pared celular y el suspensor, el meristemo apical, los hipocótilos y los cotiledones se diferencian gradualmente.

El embrión maduro es lineal, excepto en *Ephedra*, a pesar de que algunos son ligeramente espatulados (Fig. 102). *Zamia* y *Gingko* tienen cotiledones grandes y extendidos cubriendo el pequeño eje del embrión. El número de cotiledones varía entre y dentro de las especies. Las coníferas tienen de 3 a 18 pequeños cotiledones y estrechos organizados en un verticilo; por ejemplo, *Pseudotsuga* tiene de 4 a 12; *Abies* de 2 a 10; *Tsuga* de 2 a 7; *Thuja*, *Juniperus* y *Taxus*, 2 (Chowdhury, 1962; Martín, 1946). El promedio en *Pinus* es 8.1 (Butts y Buchholz, 1940). En coníferas, el embrión puede estar maduro fisiológicamente cuando ocurra la dispersión de las semillas, aunque existen algunas excepciones como en *Pinus cembra*, *P. sylvestris* L. y *Picea abies*. Esta última tiene un embrión rudimentario que continúa su desarrollo si la semilla dispersada encuentra un ambiente favorable (Krugman *et al.*, 1974; Stokes, 1965). Muchas gimnospermas tienen tendencia a la poliembriónía, debido a que más de un arquegonio puede ser fertilizado. En las coníferas, ciertas células de embriones incipientes pueden separarse y dar lugar a cuatro o más embriones. Algunas especies muestran una conjugación de ambos tipos de poliembriónía, aunque la competencia elimina todos los embriones excepto uno; este último se desarrolla y alcanza la madurez fisiológica (Foster y Gifford, 1974).

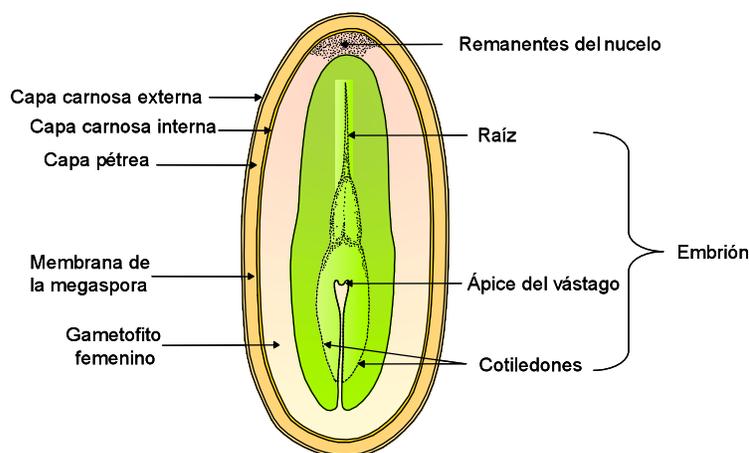


Figura 102. Semilla de *Pinus* (sección longitudinal) (tomado de Foster y Gifford, 1974).

LA CUBIERTA SEMINAL

La cubierta seminal se deriva principalmente del tejido calazal en cicadáceas y panaceas; y de tejido tegumentario o ambos (calazal y tegumentario), en *Gnetum*, *Ephedra* y Cipreses. En Podocarpaceae (*Podocarpus costaricensis*, *P. guatemalensis*, *P. macrostachyus* y *Prumnopitys standleyi*), el epimacio forma una cubierta carnosa que rodea la semilla. Esta cubierta coriácea forma una cresta simple o umbo (Torres-Romero, 1988). La cubierta seminal de *Gnetum* tiene tres tegumentos, mientras que *Ephedra* y *Welwitschia* sólo uno (Singh y Johri, 1972). La cubierta seminal puede ser delgada y suave o gruesa y dura. En *Pinus* la cubierta seminal tiene capas de esclerénquima derivadas del tegumento. La cubierta carnosa degenera durante el desarrollo de la semilla (Foster y Gifford, 1974). Algunas semillas tienen canales de mucílago (cicadáceas) o ductos de resina (*Abies*, *Tsuga*, *Libocedrus*), de cuyo contenido se impregnan las semillas, haciéndolas pegajosas (Krugman *et al.*, 1974; Singh y Johri, 1972). Las semillas tienen alas de diferentes tamaños y formas; estas alas a veces se caen prematuramente. Sin embargo, las alas de algunas especies como son las de *Taxodium* y *Pinus*, pueden ser persistentes (Krugman *et al.*, 1974).

ENDOSPERMO

En la embriogenia temprana la parte central del tejido nucelar (megagametofito), llamado el endospermo, se desintegra y forma la cavidad de corrosión. El suspensor empuja el embrión dentro de esta cavidad donde absorbe los nutrientes (Singh y Johri, 1972). El endospermo se desorganiza completamente al final de la embriogénesis; sólo permanece una capa papirácea en el extremo micropilar. La semilla madura en dos o tres estaciones. El contenido de los reguladores del crecimiento y sus fluctuaciones y comportamiento son similares a los de las angiospermas (Krugman, 1966; Krugman *et al.*, 1974). El contenido de lípidos en las semillas es alto, a pesar de que carbohidratos y proteínas también están presentes. Algunos pinos contienen más de un 50% de lípidos almacenados en el endospermo (Krugman *et al.*, 1974; Singh y Johri, 1972).

DISPERSIÓN DE FRUTOS Y SEMILLAS

La dispersión de las semillas es una de las etapas críticas en el ciclo de vida de las especies. Este transporte permite el movimiento de individuos fisiológicamente independientes dentro del hábitat ocupado por sus progenitores o a la colonización de nuevos y adecuados territorios, donde las semillas pueden colonizar si las condiciones ambientales son favorables (Howe y Smallwood, 1982; Willson, 1992).

La unidad de dispersión recibe el nombre genérico de diáspora, propágulo o disemínula y puede estar formada por el embrión, la semilla, el fruto, o el fruto y partes asociadas al perianto modificado, el receptáculo o ambos (Harper, 1977, Van der Pijl, 1972).

Las diásporas pueden ser dispersadas en espacio y tiempo. La dispersión en espacio es el transporte de un sitio hacia a otro, usualmente lejos del árbol progenitor. La dispersión en tiempo es la latencia o inactividad de las diásporas por un periodo variable de tiempo después del cual ellas se activan bajo la acción de estímulos producidos por condiciones del ambiente favorables, las cuales desencadenan el proceso de germinación (Harper, 1977). Esta dispersión de diásporas de una fuente (árbol parental) y comúnmente alrededor de éste ha sido llamada sombra de semilla (Janzen, 1971a) (semilla = diáspora en este contexto). La fuente pueden ser los árboles progenitores o el núcleo de progenitores múltiples. Cuatro procesos interactúan para generar la sombra de semillas, los cuales eventualmente generan la sombra de plántulas: la producción de semillas, la depredación, la dispersión y la latencia o dormancia (Janzen y Vásquez-Yáñez, 1991). La sombra de semilla puede ser asimétrica y se ve afectada por dos factores: la relación densidad-distancia y la dirección con respecto a la fuente. La relación de densidad (número de semillas) con la distancia, con respecto a la fuente, alcanza un pico y una cola; la dirección tiene un valor ecológico importante (Janzen, 1971a). Fuera del pico, el número de semillas disminuye centrifugamente y forma una curva exponencial negativa. La fragmentación del hábitat y otros factores como son la conducta de los agentes dispersores, el ambiente y la constitución genética pueden cambiar la forma convencional de la curva (Willson, 1992).

Lo esperado es que la progenie dispersada viva y se reproduzca, pero la sombra de semilla es modificada y reducida por la depredación, falta de germinación y mortalidad de las plántulas. En general, la falta de enemigos naturales (depredadores, patógenos, parásitos y herbívoros), la ausencia de interacciones desfavorables y la probabilidad de encontrar un sitio adecuado favorecen la dispersión.

TIPOS DE DISPERSION

La dispersión de las diásporas puede ser biótica (zoocora) o abiótica (azooora) y su morfología está relacionada con el método de dispersión. En la dispersión biótica los vectores son numerosos: invertebrados [(moscas, insectos estercoleros y hormigas (mirmecocoria), lombrices de tierra y caracoles], peces herbívoros (ictiocoria), tortugas

marinas, lagartijas e iguanas de desierto (saurocoria), aves (ornitocoria) y mamíferos incluido el ser humano (mamaliocoria). Cuando los mamíferos dispersores son roedores, el proceso es llamado diszoocoria; si los vectores son murciélagos, el proceso es quiropterocoria. La dispersión abiótica es efectuada por viento (anemocoria), agua (hidrocoria) o por el progenitor mismo (autocoria). Este último puede ocurrir por balística activa (tensión generada por la deshidratación de los tejidos higroscópicos), balística pasiva (movimiento de las semillas encerradas en el fruto) y diásporas trepadoras y barocoria (dispersión por peso) (Carlquist, 1966; Flores, 1994a; Gautier-Hion, 1990; Gottsberger, 1978; Howe, 1990; Terborgh, 1986, 1990, Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985).

En los bosques tropicales la mayor parte de la dispersión es realizada por vertebrados, los cuales obtienen alimento de las semillas, tejidos y otras partes comestibles del fruto. La dominancia de la dispersión zooora ha sido demostrada en varios lugares. En la Guyana Francesa y Surinam, el 6% de las diásporas reproducidas por plantas maderables son dispersas por autocoria, el 11% por anemocoria, el 9% por hidrocoria y el 74% por zoocoria. Muchas diásporas dispersas por el agua provienen de especies riparias y son comunes en pantanos o vegetación de manglar, mientras que las dispersas por el viento son especies que crecen en los límites del bosque. En los bosques primarios la zoocoria se puede incrementar de 87 a 90% (Van Roosmalen, 1985). Algunos investigadores consideran que la dispersión por zoocoria en las selvas tropicales alcanza cerca del 80% (Croat, 1975, 1978; Frankie *et al.*, 1974; Gentry, 1982, 1993; Levey, 1987; Levey *et al.*, 1994; Opler *et al.*, 1980; Stiles, 1985; Willson y Thompson, 1982; Willson *et al.*, 1989).

Muchas diásporas son polícoras y su morfología indica los mecanismos de dispersión en general, aunque una modificación obvia no excluye la existencia de mecanismos alternativos (Bawa *et al.*, 1985a, 1985b; Flores, 1992b, 1992c, 1993a, 1993b, 1993c, 1994b, 1994f; Howe y Smallwood, 1982). Las Fabaceae, por ejemplo, son dispersadas por aves, murciélagos, roedores, Perissodactyla, Artiodactyla, carnívoros, agua, piel, plumas, viento, balística, o gravedad (Howe y Smallwood, 1982; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985), mientras que las Lauraceae son dispersas por aves, murciélagos, monos, roedores, carnívoros, peces, gravedad y agua (Flores, 1999). La especificidad del dispersor o dispersores es inusual y muchas frutas y semillas son usadas y dispersadas por varios y diferentes vectores, los cuales incluyen consumidores, comensales, depredadores, comensales y dispersores, o depredadores y dispersores.

DISPERSIÓN BIÓTICA O ZOOCORIA

Dispersión biótica ocurre de tres maneras. La dispersión es epizoocoria si el transporte de las diásporas es pasivo, externo y ocurre a través de la adhesión de las diásporas a la piel (pelo) o plumas de animales. La dispersión biótica es sinzoocoria cuando los animales comen parte de las semillas pero no las ingieren completamente, transportando activamente las diásporas. Este tipo de dispersión se extiende de los depredadores quienes almacenan y entierran las semillas, dando de esta manera una oportunidad para la supervivencia y germinación de algunas semillas. La dispersión es endozoocoria si las diásporas que contienen la semilla o la semilla misma, son ingeridas y la semilla eventualmente es excretada o regurgitada intacta (Gottsberger, 1983; Van der Pijl, 1972).

La dispersión zoocora requiere tejido nutritivo en la diáspora (arilos, pericarpo, testa), atrayentes químicos (elaisomas, olor rancio), mimetismo (coloración de la cubierta seminal), estructuras adhesivas (materiales viscosos, ganchos) (Howe y Smallwood, 1982; Van der Pijl, 1972). Cerca del 80% de los vertebrados (50% aves, 30% mamíferos) se alimentan de frutas (Howe y Smallwood, 1982; Janson, 1983; Janson y Emmons, 1990; Levey *et al.*, 1994; Terborgh, 1986). Los tipos más comunes de dispersión biótica están descritos en los siguientes párrafos.

Ornitocoria

Las aves tienen pobre sentido del olfato, sin embargo tienen el sentido de la vista muy bien desarrollado. Para ser dispersadas por las aves, las diásporas tienen que tener una parte comestible con un sabor agradable y protección externa contra la ingestión prematura, protección del embrión (cubierta seminal, endocarpo duro o ambos), colores atractivos y tener una posición fija. Los frutos o semillas dispersadas por aves son inodoros, pequeños y comúnmente esféricos u ovals (Levey, 1987; Levey *et al.*, 1994; Morden-Moore y Willson, 1982; Sorensen, 1983; Van der Pijl, 1972; Wheelwright, 1985; Willson y Thompson, 1982; Willson y Whelan, 1990). El tamaño del cultivo, la distancia de otros árboles con frutos y el contenido nutricional de otros frutos disponibles, también afecta la depredación e ingestión de las diásporas por las aves (Howe, 1977, 1981, 1982; Howe y DeSteven, 1979; Howe y Ritcher, 1982; Jordano, 1983, 1988; Levey *et al.*, 1994; Sargent, 1990; Stapanian, 1982). Algunas aves que no vuelan también dispersan frutos y semillas como son el ñandú *Rhea americana* y *Pterocnemia* (Rheidae) y Tinamidae (*Crypturellus*, *Nothocercus*, *Rhynchotus*, *Tinamus*) las cuales se alimentan de

diásporas carnosas (Gottsberger, 1983; Stiles y Skutch, 1989). Los pericos, loros y guacamayas (Psittacidae), tucanes y tucancillos (Ramphastidae) comen frutos y las semillas pueden ser ingeridas enteras. Pueden quebrar y comer los frutos duros que otras aves son incapaces de consumir (Gottsberger, 1983; Loiselle, 1987, 1990, 1991; Loiselle *et al.*, 1996; Stiles y Skutch, 1989). Los Icteridae, Picidae, Trogonidae, Tyrannidae, Turdidae y Furanidae también se alimentan de frutos (Gottsberger, 1983; Loiselle, 1987, 1990, 1991; Stiles y Skutch, 1989). Los párrafos siguientes describen los frutos que prefieren las aves.

Son frecuentemente consumidos frutos con colores brillantes (marrón, verde, amarillo, o anaranjado), carnosos pero suficientemente secos, con exocarpo leñoso o semi leñoso, con pocas semillas grandes y un mesocarpo carnoso y rico en lípidos (Janson, 1983; Johnson *et al.*, 1985; Van de Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985). Los frutos son usualmente drupas verdes, bayas o cámaras (Ej. muchas Anacardiaceae (*Astronium*), Burseraceae (drupa pirenoide en *Protium*, *Tetragastris*, *Trattinickia*) (Figs. 72-73), Combretaceae (*Buchenavia*), Clusiaceae (*Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*), Lauraceae (*Aniba*, *Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*) (Fig. 70) y Fabaceae-Papilionoideae (*Dipteryx panamensis*) (Fig. 52). Aves frugívoras especializadas como los tucanes, tucancillos, caracarás, contigas y quetzales consumen esos frutos (Ávila *et al.*, 1996; Bonaccorso *et al.*, 1980; DeStevens y Putz, 1984; Flores, 1992a, 1994a, 1994f, 1999; Gentry, 1993; Van Roosmalen, 1985). Por ejemplo, 63% de los frutos consumidos por el quetzal (*Pharomachrus mocinno*) (Trogonidae) son Lauraceae; el restante 37% son frutos de Myrsinaceae, Araliaceae, Verbenaceae, Solanaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Moraceae y Clusiaceae (Ávila *et al.*, 1996). El quetzal es un ave altamente especializada y frugívora, y un excelente dispersor de frutos y semillas, especialmente durante la estación no reproductiva, cuando este puede abarcar un rango de varios kilómetros (Ávila *et al.*, 1996).

Las drupas y bayas con colores brillantes (rojo, rosado, blanco, negro, azul, morado, anaranjado, amarillo, o amarillo verdoso), con exocarpo membranáceo o ligeramente coriáceo, mesocarpo carnoso, acuoso, rico en azúcares, con reducido contenido de lípidos y proteínas, que se pudren rápidamente, son altamente apreciados por aves (Levey, 1987; Moermond y Denslow, 1985; Sopesen, 1983; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985; White, 1974). Ejemplos incluyen Anacardiaceae (*Spondias*, *Tapirira*), Araliaceae (*Dendropanax*), Boraginaceae (algunas especies de *Cordia*),

Cecropiaceae (*Cecropia*, *Pourouma*), Malpighiaceae (*Byrsonima*, *Tetrapodenia*), Melastomataceae (*Conostegia*, *Miconia*), Myrsinaceae (*Ardisia*), Myrtaceae (*Eugenia*, *Marliera*, *Myrcia*, *Psidium*, *Syzygium*) (Fig. 68), Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Fig. 71), Piperaceae (*Piper*), Rosaceae (*Prunus*), Rubiaceae (*Alibertia*, *Coussarea*, *Faramea*, *Genipa*), Solanaceae (*Brunfeldsia guianensis*, *Cestrum*), Simaroubaceae (*Picramnia*), Theaceae (*Symplococarpum*), Ulmaceae (*Trema micrantha*) y Verbenaceae (*Citharexylum mocinnii*) (Flores, 1994e; Gentry, 1993; Herrera y Jordano, 1981; Van Roosmalen, 1985).

Frutos dehiscentes (folículos, vainas, etc.) y semillas con estructuras especiales (arilos, elaiosomas, carúnculos, estrófilos y funículos) o sarcotestas ricas en lípidos, azúcares o mucílago, son comidas por las aves. Las testas o sarcotestas comúnmente son negras, blancas, rojas, anaranjadas o amarillas, y los arilos son rojos, blancos, amarillos o anaranjados (Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985). Los funículos son frecuentemente largos, con semillas colgantes (Van der Pijl, 1972). El color de la cubierta seminal combina con la del arilo y frecuentemente el endocarpo y el exocarpo, para crear un despliegue de color que provoca la ornitocoria. Ejemplos incluyen varias Annonaceae (*Xylopia*), Apocynaceae (*Stemmadenia*), Bixaceae (*Bixa orellana*), Fabaceae-Caesalpinoideae (*Dialim guianense*), Clusiaceae (*Clusia*), Connaraceae (*Connarus*, *Rourea*), Dilleniaceae (*Curatella*, *Davilla*), Elaeocarpaceae (*Sloanea*) (Fig. 103), Euphorbiaceae (*Sapium*) (Fig. 104), Flacourtiaceae (*Casearia arborea*, *C. decandra*, *C. guianensis*), Magnoliaceae (*Magnolia*), Meliaceae (*Guarea*, *Trichilia*) (Fig. 56), Fabaceae-Mimosoideae (*Acacia*, *Cojoba*) (Fig. 64), Myristicaceae (*Virola*, *Compsonera*, *Otoba*) (Fig. 62), Sapindaceae (*Cupania*) (Fig. 59) y Zygophyllaceae (*Guaicum sanctum*) (Flores, 1992c, 1996, 1999; Gentry, 1993; Howe, 1981; Howe y DeSteven, 1979; McDiarmid *et al.*, 1977; Van Roosmalen, 1985; Wendelken y Martin 1987). Cuando los folículos de *Xylopia aromatica* se abren, se revelan semillas azules las cuales contrastan con el interior rojizo del endocarpo. La sarcotesta de las semillas y el blanco del arilo atraen a diferentes aves las cuales tragan las semillas intactas (Gottsberger, 1993). Las semillas negras de *Connarus* están parcialmente cubiertas por un arilo amarillo y carnoso, contrastando con el rojo o anaranjado de la superficie interna del folículo abierto; esto atrae aves las cuales tragan o remueven las semillas, comiéndose el arilo y descartando las semillas (Van Roosmalen, 1985).

Capsulas, nueces u otro tipo de frutos con estructuras adheridas florales carnosas, son también preferidas. Ejemplos son Moraceae (Pseudofrutos de

Brosimum, *Morus*), Ochnaceae (receptáculo carnoso en *Ouratea*) y Polygonaceae (tubo del perianto succulento en varias especies de *Coccoloba*) (Flores, 1996, 1999; Gentry, 1993; Van Roosmalen, 1985).

Finalmente, semillas miméticas son ingeridas y transportadas por error, dado que el color del exocarpo o la testa es similar al arilo (Howe y Smallwood, 1982; Van Roosmalen, 1985). Ejemplos incluyen muchas Fabaceae-Mimosoidae (*Adenantha*, *Cojoba*), Fabaceae-Papilionoideae (*Erythrina*, *Ormosia*), Meliaceae (algunas *Guarea* en la cual la testa imita una sarcotesta) (Corner, 1953).



Figura 103



Figura 104

Numerosas aves se alimentan de frutos o semillas, digieren el mesocarpo o el arilo y secretan o regurgitan la semilla, la cual está comúnmente rodeada de un endocarpo duro. En muchos casos, los jugos gástricos escarifican la testa, el endocarpo o ambos, y facilitan la germinación de las semillas. Las semillas de varias especies de los géneros *Cordia*, *Virola*, *Protium*, *Tetragastris*, *Xylopia* y otras

son dispersadas de esta manera (Flores, 1992c; Howe, 1997, 1990; Howe y Ritcher, 1982; Howe y Vande-Kerckhove, 1981).

Mamaliocoria

La dispersión por mamíferos está más desarrollada en las zonas tropicales. Las diásporas dispersadas por mamíferos tienen características similares a las dispersadas por aves; otros grupos como los murciélagos, también se alimentan de los mismos grupos (Van der Pijl, 1972).

Quiropterocoria

La presentación de las diásporas consumidas por los murciélagos es similar a la exhibida por aquéllas que son consumidas y dispersadas por las aves; sin embargo, las diásporas dispersadas por murciélagos son usualmente verdes, marrón-amarillentas, marrón, moradas o negras, y se encuentran en los extremos de las ramas. El color no es importante dado que los murciélagos son nocturnos y ciegos al color, pero su sentido del olfato es altamente desarrollado. Los murciélagos prefieren olores rancios y muchos consumen diásporas que tienen este olor (ácido butírico), el cual es producido por sustancias en fermentación, que se encuentran usualmente en los tejidos de mesocarpos carnosos (Flores, 1994e, 1999; Van der Pijl, 1972). El sabor de las diásporas varía de insípido a ácido o dulce, y la consistencia, de suave a semidura. Los murciélagos también consumen los arilos de las semillas de frutos dehiscentes, los cuales son comúnmente ricos en lípidos (Flores, 1994d). Los murciélagos frugívoros del paleotrópico (trópicos de Asia y África), que pertenecen a los Megaquiróptera, son importantes dispersores de semillas; en cambio, en los trópicos de América, son los murciélagos *Phyllostomidae* (Microquiróptera). Los mayores consumidores y dispersores se encuentran en la subfamilia *Stenoderminae* (*Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura*, *Sturnira*). Los de las subfamilias *Carollinae* (*Carollia brevicauda*, *C. castanea*, *C. perspicillata*) y *Glossophaginae* (*Anoura*, *Glossophaga*) le siguen en orden de importancia como dispersores (Fleming, 1988; Fleming y Heithaus, 1981; Timm *et al.*, 1989; Van der Pijl, 1957, 1972).

Los murciélagos son comensales y en muchos casos dispersores. Cuando el tamaño del fruto excede su capacidad de transporte, consumen el mesocarpo de drupas y bayas y dejan caer los tejidos remanentes debajo de la copa del árbol. Los frutos pequeños son transportados a sus áreas de alimentación y reposo, donde los murciélagos absorben los jugos del mesocarpo (Bonaccorso, 1979; Bonaccorso *et al.*,

1980; Fleming y Heithaus, 1981; Flores, 1992a, 1994e, 1999; Heithaus y Fleming, 1978). Los frutos de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) (Fig. 105), *Ocotea austinii* (Fig. 70) y *Minquartia guianensis* son también transportados a sus áreas de alimentación y reposo. Es común encontrar germinación de plántulas en las áreas debajo de estos sitios (Flores, 1994b, 1994e, 1999).



Figura 105

Los murciélagos dispersan las diásporas de varias especies de las siguientes familias: Anacardiaceae (*Mangifera indica*, *Spondias*), Annonaceae (*Annona*), Bombacaceae (*Quararibea*), Fabaceae-Cesalpinioidae (*Aldina*, *Cynometra*, *Hymenaea*), Caryocaraceae (*Caryocar*), Cecropiaceae (*Cecropia*, *Pourouma*), Chrysobalanaceae (*Couepia*, *Licania*, *Parinari*), Clusiaceae (*Calophyllum*, *Clusia*) (Fig. 105), Lauraceae (*Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*), Lecythidaceae (*arilos*, *Lecythis*, *Eschweilera*, *Gustavia*) (Fig. 54 y 106), Fabaceae-Mimosoideae (*Inga*, *Cojoba*) (Figs. 64 y 76), Monimiaceae (*Siparuna*), Moraceae (*Ficus*, *Brosimum*, *Maclura*), Myrtaceae (*Psidium*), Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Fig. 71), Fabaceae-Papilionoideae (*Andira inermis*, *Cassia grandis*, *Dipteryx*, *Lecointea*, *Swartzia*) (Figs. 50 y 51), Piperaceae (*Piper*), Rubiaceae (*Genipa*, *Palicourea*), Sapindaceae (*Matayba*), Sapotaceae (*Achras*), Sterculiaceae (*Theobroma*) y Verbenaceae (*Vitex orinocensis*) (August, 1981; Fleming, 1981; Fleming y Heithaus, 1981; Flores, 1992a, 1994b, 1994d, 1994e, 1999; Foster, 1978, 1990; Gentry 1993; Gottsberger, 1983; Janzen, 1971a, 1971b; Janzen *et al.*, 1976; Levey *et al.*, 1994; Morrison, 1978; Timm *et al.*, 1989; Van der Pijl, 1957, 1972; Van Roosmalen, 1985).

Primates

Como recientes colonizadores, los primates son fundamentalmente depredadores que se alimentan de todos los frutos disponibles pero dispersan muy

pocas diásporas. Los monos prefieren frutos con pericarpo duro cargados de semillas ariladas (Van der Pijl, 1972). Comúnmente consumen frutos de numerosas familias: Annonaceae (*Annona*, *Guatteria*, *Rollinia*), Anacardiaceae (*Spondias*), Apocynaceae (*Stemmadenia*), Araliaceae (*Dendropanax*), Boraginaceae (*Cordia bicolor*), Burseraceae (*Bursera simaruba*, *Tetragastris*, *Trattinickia*), Fabaceae-Caesalpinioideae (*Cassia grandis*, *Hymenaea courbaril*, *Prioria*) (Fig. 50), Capparidaceae (*Capparis*), Caryocaraceae (*Caryocar*), Cecropiaceae (*Cecropia*, *Pourouma*), Chrysobalanaceae (*Couepia*, *Hirtella*, *Licania*, *Parinari*), Clusiaceae (*Garcinia*, *Vismia*), Euphorbiaceae (*Euphorbia*), Flacourtiaceae (*Casearia*, *Zuelania*), Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*, *Persea*), Lecythidaceae (*Bertholletia*, *Gustavia*, *Lecythis*, *Eschweilera*) (Figs. 54 y 106), Melastomataceae (*Miconia*, *Mouriri*), Meliaceae (*Guarea*, *Trichilia*) (Fig. 56), Fabaceae-Mimosoideae (*Enterolobium*, *Inga*) (Fig. 76), Monimiaceae (*Mollinedia*, *Siparuna*), Moraceae (*Brosimum*, *Ficus*, *Helicostylis*, *Maquira*, *Perebea*), Myristicaceae (*Compsonera*, *Irianthera*, *Virola*, *Otoba*) (Fig. 62), Myrsinaceae (*Ardisia*), Myrtaceae (*Eugenia*, *Marliera*, *Myrcia*, *Psidium*, *Syzygium*) (Fig. 68), Nyctaginaceae (*Neea*), Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Fig. 71), Opiliaceae (*Agonandra*), Fabaceae-Papilionoideae (*Dipteryx*, *Swartzia*) (Fig. 51-52), Polygonaceae (*Coccoloba*), Quinaceae (*Lacunaria*), Rhamnaceae (*Ziziphus cinnamomum*, *Z. chloroxylon*), Rubiaceae (*Alibertia*, *Coussarea*, *Faramea*, *Genipa*, *Gonzalagunia*, *Guettarda*, *Palicourea*, *Psychotria*, *Simira*), Rutaceae (*Citrus*), Sapindaceae (*Cupania*) (Fig. 59), Sapotaceae (*Chrysophyllum*, *Manilkara*, *Pouteria*), Simaroubaceae (*Picramnia*, *Simarouba amara*), Sterculiaceae (*Guazuma ulmifolia*, *Sterculia*, *Theobroma*) (Fig. 107), Tiliaceae (*Apeiba*, *Muntingia calabura*) (Fig. 43), Ulmaceae (*Trema micrantha*) y Verbenaceae (*Citharexylum*, *Vitex stahelii*) (Chapman, 1989; Croat, 1978; Eisenberg, 1983; Estrada *et al.*, 1984; Flores, 1992a, 1992b, 1994d, 1994e, 1999; Gentry, 1993; Hladik y Hladik, 1969; Howe, 1980, 1982; Levey *et al.*, 1994; Milton, 1980; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985; Yumoto *et al.*, 1995; Zhang y Wang, 1995). Gorilas (*Gorilla gorilla*), chimpancés (*Pan troglodytes*) y mandriles (*Papio anubis*) también comen varias de estas frutas (Yamagiwa *et al.*, 1993; Yumoto *et al.*, 1995).

Los humanos son dispersores activos de semillas. Recolectan frutos y usan las semillas para la obtención de alimento, fibras, aceites esenciales, insecticidas, bebidas, alcaloides, drogas, fitoestrógenos, alimento para animales y otros productos. Las semillas también son usadas para iniciar plantaciones (Ver capítulo de etnobotánica).



Figura 106



Figura 107

Otros mamíferos

Los roedores son frecuentemente depredadores que se pueden comportar como comensales y dispersores (diszoocoria). Algunos comen la pulpa y rechazan el resto de los tejidos y las semillas; otros ingieren la diáspora y excretan la semilla en otro lugar; otros entierran las semillas para usarla posteriormente como alimento. Sin embargo, la relación mamíferos-diáspora es muy compleja (Janzen, 1983a, 1983c, 1983d, 1983f; Janzen y Wilson, 1983) *Microsciurus*, *Sciurus*, *Orthogeomys*, *Heteromys*, *Liomys*, *Proechimys*, *Hesperomys*, *Thomomys*, *Agouti*, *Dasyprocta* y *Myoprocta* son roedores activos que se encuentran en los bosques neotropicales; ellos se alimentan, destruyen, entierran y almacenan varios tipos de diásporas (Fleming, 1983a, 1983b; Gottsberger, 1983; Paschoal y Galetti, 1995; Timm *et al.*, 1989). *Sciurus* se alimenta primero en el piso y luego escala los árboles

para coleccionar más frutos (Bonaccorso *et al.*, 1980; Heaney, 1983). Los mamíferos que escalan los árboles y aquellos que se alimentan de las diásporas desechadas, atraen a *Agouti*, *Dasyprocta* y *Proechimys*. Usualmente los roedores comen el mesocarpio y frecuentemente la semilla o parte de ésta. Algunas semillas con endocarpios leñosos, intactos o parcialmente dañados, son transportadas a diferentes sitios, o consumidas y excretadas en otro lugar. Algunas semillas permanecen viables y eventualmente germinan. *Myoprocta exilis* y *Dasyprocta leporina* son vectores dispersores de semillas de *Vouacapoua americana*, enterrando muchas de las semillas. Estas semillas producen plántulas con una capacidad de supervivencia más alta que aquellas que germinan en los bosques debajo de la copa de los árboles, en donde son atacadas por termitas y gorgojos (Forget, 1997).

Entre los marsupiales, *Philander opossum*, *Didelphis marsupialis* y *Caluromys derbianus* son dispersores activos de frutos y semillas; *Didelphis marsupialis* y *Caluromys derbianus* son dispersores activos de frutos y semillas; *Didelphis derbianus* es el dispersor más eficiente (Medellín, 1994; Timm *et al.*, 1989). Algunas de las diásporas dispersadas por estos animales son *Piper*, *Cecropia*, *Dipteryx* y *Virola*.

Todos los carnívoros excepto *Lutra* y *Felis*, son frugívoros (Janzen, 1983a) y todos son dispersores potenciales de diásporas adherentes (epizooecoria) (Gottsberger, 1983). *Nasua narica*, *Potos flavus* y *Eira barbara* son dispersores esporádicos de diásporas (Brosset y Erard, 1986; Janzen, 1983c; Jordano, 1983; Kaufmann, 1983). *Chrysocyon* y *Cerdocyon* son especies de fauna brasileña que se alimentan de frutos y semillas (Gottsberger, 1983; Viera y Carvalho-Okano, 1996). Los tapires (*Tapirus bairdii*, Perissodactyla) entierran parte de la semilla, promoviendo la creación de nuevas poblaciones de plántulas (Janzen, 1983f).

Tayassu tajacu (Artiodactyla) come, entierra y excreta semillas contribuyendo a su dispersión (Kiltie, 1981; SOWLS, 1983). *Odocoileus virginianus* (Artiodactyla, Cervidae) se come las diásporas de diferentes especies pero no se traga las semillas; ellos expulsan las semillas después de que se comen los tejidos suaves (Janzen, 1983d). Todos los mamíferos consumen diásporas con colores atractivos y escasa pulpa, pero con tejidos ricos en contenido lípico como son el mesocarpio o la sarcotesta, el embrión y el endospermo de las semillas, aunque también consumen frutos duros indehiscentes y no comestibles, los cuales carecen de colores atractivos. Estos frutos contienen entre una y varias semillas ricas en lípidos (Van Roosmalen, 1985).

Los elefantes son dispersores eficientes de diásporas (Alexandre, 1978; Gautier-Hion *et al.*, 1985; White *et al.*, 1993, Yumoto *et al.*, 1995). Ellos prefieren frutas con un pericarpo seco y fibroso y semillas bien protegidas. Estos frutos son semillas de color café opaco, café-amarillento, café-negrusco, café claro, amarillo-anaranjado o verde (Gautier-Hion, 1990; Gautier-Hion *et al.*, 1985). Ejemplos de diásporas dispersadas por elefantes incluyen *Antrocaryon nannanii* (Anacardiaceae), *Anonidium mannii* (Annonaceae), *Mammea africana* (Clusiaceae), *Uapaca guineensis* (Euphorbiaceae), *Tetrapleura tetraptera* (Fabaceae-Mimosoideae), *Treculia africana* (Moraceae), *Omphalocarpum* (Sapotaceae), *Klainedoxa gabonensis* (Simaroubaceae), *Grewia milbraedii* (Tiliaceae) y *Cissus dinklagei* (Vitaceae) (Yumoto *et al.*, 1995).

Las siguientes frutas y semillas son comúnmente consumidas y dispersadas por mamíferos: Anacardiaceae (*Spondias*), Annonaceae (*Duguetia*), Bombacaceae (*Pachira*) (Fig. 108), Boraginaceae (*Cordia*), Burseraceae (*Protium*), Caryocaraceae (*Anthodiscus*, *Caryocar*), Chrysobalanaceae (*Couepia*, *Licania*, *Parinari*), Combretaceae

(*Terminalia cattapa* L.), Euphorbiaceae (*Croton floribundus*, *Dalechampia pentaphylla*), Fabaceae-Caesalpinoideae (*Cynometra*, *Hymenaea*), Fabaceae-Papilionoidae (*Andira*, *Dipteryx*) (Figs. 51 y 52), Fagaceae (*Quercus*), Humiriaceae (*Humiriastrum*, *Sacoglottis*, *Vantanea*) (Fig. 109), Juglandaceae (*Alfaroa*, *Juglans*) (Fig. 110), Lauraceae (*Ocotea*), Lecythidaceae (*Bertholletia*, *Couroupita*, *Eschweilera*, *Gustavia*, *Lecythis*) (Figs. 54 y 106), Malpighiaceae (*Byrsonima crassifolia*, *Dicella bracteosa*), Meliaceae (*Cabrlea canjereana*, *Carapa*, *Guarea grandifolia* DC.) (Fig. 56). Fabaceae-Mimosoideae (*Enterolobium*, *Pentaclethra macroloba*, *Stryphnodendron*) (Fig. 111), Moraceae (*Brosimum*, *Ficus*), Myrsinaceae (*Ardisia*), Myrtaceae (*Eugenia ligustrina*), Polygalaceae (*Diclidanthera laurifolia*), Rubiaceae (*Alibertia*), Sapotaceae (*Achras*, *Chrysophyllum cainito*, *Manilkara*), Sterculiaceae (*Guazuma ulmifolia*, *Luehea*, *Sterculia*) (Figs. 108 y 112), Ulmaceae (*Celtis iguanae*) y Verbenaceae (*Citharexylum*, *Vitex*) (Fleming, 1983a, 1983b; Gentry, 1993; Janzen, 1983a, 1983c, 1983d, 1983f; Kaufmann, 1983; Paschoal y Galetti, 1995; Van Roosmalen, 1985).



Figura 108



Figura 109



Figura 110



Figura 111



Figura 112

Mirmecocoria

Las hormigas no juegan un papel importante en la dispersión de diásporas (Van der Pijl, 1972). Los frutos dispersados por las hormigas son pequeños y dehiscentes, con semillas que tienen elaisomas ricos en lípidos; comúnmente estas semillas son demasiado pequeñas para atraer a las aves. (Thompson, 1981; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985). Algunas especies mueven semillas de 1 a 2.5 m. Frecuentemente depositan semillas en sus hormigueros y muchas de ellas germinan y se desarrollan hasta formar plántulas saludables (Passos y Ferreira, 1996).

Saurocoria

Varios reptiles son frecuentemente dispersores de diásporas en los trópicos. La tortuga *Rhinoclemmys annulata*, el lagarto *Basiliscus basiliscus* y la iguana *Iguana iguana* comen y transportan frutas y semillas de especies como *Spondias* (Anacardiaceae), *Cordia* (Boraginaceae), *Sloanea* (Elaeocarpaceae) (Fig. 103), *Macrolobium*, *Swartzia* (Fabaceae-Caesalpinoideae), *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae) (Fig. 76), *Ficus*, *Brosimum* (Moraceae) y *Ardisia* (Myrsinaceae) (Berg, 1975; Ernst, 1983; Gottsberger, 1978; Rand, 1978; Van Devender, 1983).

Ictiocoria

La proporción de diásporas dispersadas por peces en los bosques riparios e inundados, es alta; sin embargo, ésta no ha sido cuantificada con precisión (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Howe y Smallwood, 1982). Los peces dispersan 16 especies tropicales y destruyen 17 especies en la varzea forestal del Amazonas brasileño (planicies riparias y ríos con aguas claras). Gottsberger (1978) propuso que la ictiocoria es un método arcaico de dispersión y que esta incidencia es alta en aguas pobres en nutrientes, sugiriendo que los peces dependen de la nutrición producida por los frutos y semillas.

En la varzea y el igapó (planicies riparias y ríos con aguas oscuras), el pico de fructificación coincide con el periodo de inundaciones. En los bosques inundados casi todas las diásporas caen al agua donde son consumidas por peces, con un gradiente variable de destrucción. La ictiocoria puede ser facultativa u obligatoria (Kubitzki y Ziburski, 1994).

Las diásporas ictiocóricas pueden tener estructuras ariladas (*Annona*, *Virola*). Algunas tienen estructuras protectoras como son un pericarpo duro (*Cecropia*), endocarpo leñoso (*Licania*, *Astrocaryum*), testa dura (algunas Elaeocarpaceae, *Unonopsis*), sarcotesta y tejidos carnosos con un sabor agradable o infrutescencia atractiva (Gottsberger, 1978) (Fig. 62). Muchas de las diásporas que son dispersas por peces, o agua y peces, tienen adaptaciones estructurales que les ayudan a mantenerse a flote por largos periodos en los bosques inundados. Finalmente se hunden y germinan al final del periodo de inmersión (Kubitzki y Ziburski, 1994).

Los ríos neotropicales tienen muchas especies de peces dispersores: *Cichlasoma* (Cichlidae), *Brycon* (Characidae, altamente depredadores), *Rhamdia* (Pimelodidae), *Colossoma* (Characidae), *Cytocharax* (Characidae), *Leporinus* (Curimatidae), *Lithodorax dorsalis* (Doradidae); estos se alimentan de las diásporas que caen en el agua (Flores, 1992c, 1999;

Gottsberger, 1978). Estos peces contribuyen a la dispersión de semillas de los siguientes árboles: *Anacardium* (Anacardiaceae); *Annona hypoglauca*, *Annona*, *Duguetia*, *Unonopsis* (Annonaceae); *Crescentia amazonica*, *Tebebuia barbata*, *T. palustris* (Bignoniaceae); *Pseudobombax* (Bombacaceae); *Protium* (Burseraceae) (Figs. 72 y 73); *Crataeva benthamii* (Capparidaceae); *Cecropia membranacea*, *C. latiloba* (Cecropiaceae); *Buchenavia oxycarpa* (Combretaceae); *Sloanea* (Elaeocarpaceae) (Fig. 103); *Hevea spruceana* (Euphorbiaceae); *Aldina latifolia*, *Crudia amazonica*, *Cynometra*, *Macrolobium*, *Mora oleifera*, *M. paraensis* (Fabaceae-Caesalpiinoideae); *Swartzia* (Fabaceae-Papilionoideae); *Laetia corymbulosa*, *L. suaveolens* (Flacourtiaceae); *Aniba*, *Licania*, *Nectandra*, *Ocotea* (Lauraceae) (Fig. 70); *Eschweilera ovalifolia*, *E. tenuifolia*, *Lecythis* spp. (Lecythidaceae) (Figs. 54 y 106); *Byrsonima* (Malpighiaceae); *Carapa guianensis*; *Guarea*, *Trichilia* (Meliaceae) (Fig. 56); *Brosimum*, *Ficus* (Moraceae); *Virola*, *Otoba* (Myristicaceae) (Fig. 62); *Genipa*, *Randia* (Rubiaceae) y *Vitex cymosa* y *V. cooperi* (Verbenaceae) (Flores, 1992c, 1999; Gottsberger, 1978; Kubitzki y Ziburski, 1994).

Algunos peces dejan caer las semillas y las corrientes de agua las transportan por largas distancias; eventualmente las semillas alcanzan la orilla del río donde a veces germinan (Flores, 1992c, 1999). En el Amazonas Brasileño los peces juegan un papel importante como dispersores (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980). Información preliminar sobre el papel de los peces en las planicies del atlántico mesoamericano llevan a conclusiones similares.

DISPERSIÓN ABIÓTICA O AZOÓCORA

Tres tipos de dispersión abiótica se discuten en las siguientes secciones.

Anemocoria

Los árboles tropicales producen una gran variedad de diásporas dispersas por el viento (Van der Pijl, 1972). Frutos ligeros pueden tener un pericarpo alado (*Terminalia amazonia*, Combretaceae; *Hymenolobium*, *Sclerolobium*) (Fig. 45) o proyecciones filiformes (*Helicarpus appendiculatus*, Tiliaceae) (Fig. 113). Algunas semillas tienen una testa alada (*Tabebuia rosea*, Bignoniaceae; *Cedrela odorata*, *Vochysia guatemalensis*) (Figs. 91-93); otras semillas son pubescentes y lanosas (*Bombacopsis quinata*, Bombacaceae; *Macrohasseltia macroterantha*, Flacourtiaceae) (Fig. 114). Algunas unidades de dispersión (fruto + órganos florales modificados como el androceo, perianto y receptáculo), tienen partes florales adicionales para

ayudar a la dispersión. Ejemplos incluyen *Oreomunnea pterocarpa* (Juglandaceae) (Fig. 115) con una nuez rodeada de un perianto modificado; *Triplaris americana* y *Coccoloba tuerckheimii*, Polygonaceae) con una nuez encerrada en un perianto acrescente, que se extiende después de la fertilización; *Gyrocarpus jatrophifolius* y *Hernandia didymantha* (Hernandiaceae) con una nuez inmersa en una copa formada por tejidos del perianto; *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) con una drupa rodeada por un cáliz alado, el cual crece en las etapas de post-fertilización, y enmascarando los pétalos; y *Curatella americana* (Dilleniaceae) (Fig. 116), *Diospyros nicaraguensis* (Ebanaceae) y *Cordia alliodora* (Boraginaceae) (Fig. 116), con un cáliz conspicuo, acrescente y persistente.



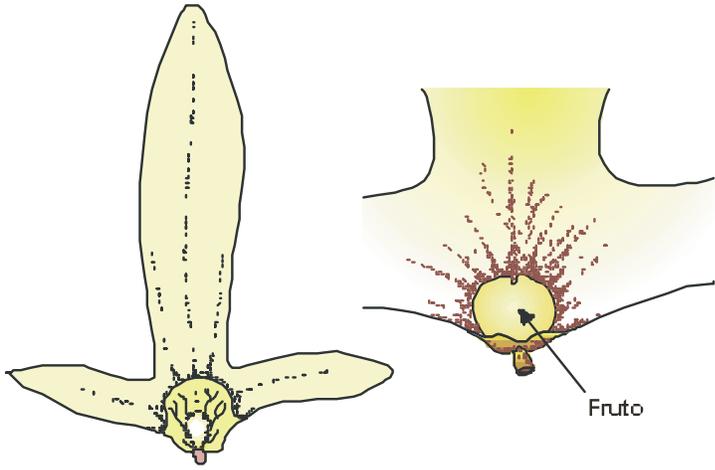
Figura 113



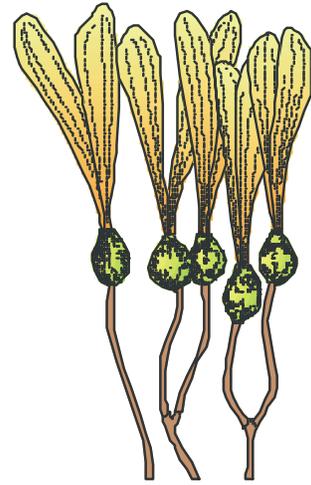
Figura 114



Figura 115



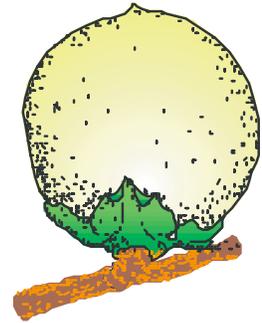
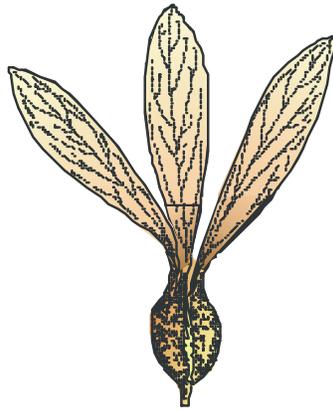
Oreomunnea pterocarpa
(Juglandaceae)



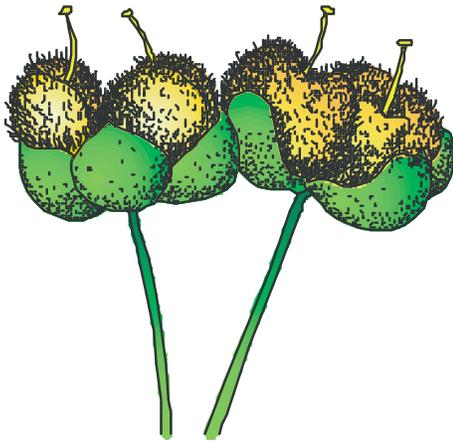
Gyrocarpus americanus
(Hernandiaceae)



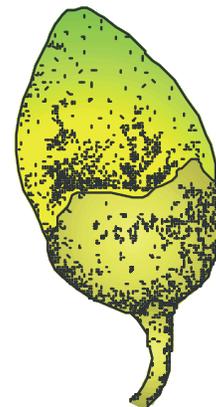
Triplaris melaenodendron
(Polygonaceae)



Diospyros digyna
(Ebanaceae)



Curatella americana
(Dilleniaceae)



Quararibea ochrocalyx
(Bombacaceae)

Figura 116. Diferentes tipos de diásporas

El diseño morfológico de las diásporas que son dispersadas por viento, les hace disminuir su caída e incrementar su exposición a los vientos horizontales o borrascosos (Augsburger, 1986; Robinowitz y Rapp, 1981). El grado de descenso está correlacionado con la carga del ala (peso/área) de la diáspora (Green, 1980). Los vientos horizontales dispersan las diásporas sobre un amplia superficie, cuyo potencial de dispersión en área es inverso al grado de descenso (Augsburger, 1986). La consistencia en dirección, intensidad y velocidad del viento también afecta la sombra de semilla.

Con base en el uso de la morfología de la diáspora, el movimiento rotatorio y la tasa de descenso, Green (1980) estableció dos categorías de diásporas dispersadas por el viento: las sámaras giratorias, las cuales autorotan alrededor del eje longitudinal y autogiran alrededor de uno de los extremos de la diáspora; y las sámaras no giratorias, las cuales incluyen las sámaras que sólo autogiran. Para una determinada carga del ala, la primera categoría tiene una tasa de descenso más alta. (Augsburger, 1986; Green, 1980; Norberg, 1972). La morfología y el comportamiento aerodinámico llevaron a Augsburger (1986) a agrupar las diásporas estudiadas que son dispersadas por el viento en seis categorías:

(1) Flotadora: diáspora que flota hacia abajo en línea vertical; Ej. *Bombax*, *Bombacopsis*, *Ceiba*, *Ochroma*, *Pseudobombax* (Bombacaceae), *Trichospermum* (Tiliaceae).

(2) Autogiratoria- rotatoria: diáspora que rota en dos ejes: alrededor del eje longitudinal de la diáspora y alrededor de un extremo de la diáspora en un espiral cerrado (sámaras rotatorias, de acuerdo a Green, 1980); Ej. *Cespedesia* (Ochnaceae); *Couratari* (Lecythidaceae); *Dalbergia*, *Hymenolobium*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Platymiscium* (Fabaceae-Papilionoideae); *Lafoensia punicifolia* (Lythraceae); *Sclerolobium*, *Tachigali* (Fabaceae-Caesalpinioideae); *Terminalia amazonia*, *T. oblonga*,

T. bucidoides (Combretaceae) y *Vochysia*, *Qualea* (Vochysiaceae) (Figs. 45-46, 91, 117-118).

(3) Autogiratoria: diáspora que rota cerrada alrededor del extremo de la diáspora conteniendo la semilla; Ej. *Loxopterygium sagotii* (Anacardiaceae); *Cedrela*, *Swietenia* (Meliaceae); *Luehea* (Tiliaceae); *Myroxylon*, *Vatairea* (Fabaceae-Papilionoideae) (Figs. 92 y 112).

(4) Ondulatoria: diáspora que se desliza y ondula pero sin movimiento acumulativo hacia el frente. El deslizamiento es discontinuo o fugaz (sámara no giratoria, de acuerdo a Green, 1980); Ej. *Aspidosperma* (Apocynaceae), *Pterocarpus* (Fabaceae-Papilionoideae) y *Jacaranda* (Bignoniaceae) (Figs. 47 y 119).

(5) Helicóptero: diáspora que gira en forma cerrada alrededor de una línea vertical. Es similar a las autogiratorias pero tienen alas adicionales; Ej. *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), *Cordia alliodora* (Boraginaceae), *Triplaris* (Polygonaceae) y *Macrohasseltia* (Flacourtiaceae) (Figs. 114-116).

(6) Volteadora: diáspora que se voltea con un eje inconsistente o de manera aleatoria. También puede rotar alrededor de una línea vertical en un espiral abierto y extendido; Ej. *Cavanillesia* (Bombacaceae).

Las diásporas no clasificadas incluyen aquellas con comportamiento variable; Ej. *Tabebuia* (Bignoniaceae) (Fig. 93).

Hidrocoria

Se realiza a través de la lluvia (ombrohidrocoria), ríos o corrientes marinas (nautohidrocoria). La hidrocoria juega un papel importante en la dispersión de diásporas de especies riparias, de pantanos o de zonas costeras (Kubitzki y Ziburski, 1994; Van der Pijl, 1972).



Figura 117



Figura 118



Figura 119

En algunos casos las diásporas flotan; en otros se sumergen. Las semillas de *Astrocaryum*, *Cocos nucifera* (Arecaceae), *Tabebuia palustris* (Bignoniaceae), *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae), *Aldina latifolia*, *Crudia amazonica*, *Cynometra*, *Eperua*, *Macrolobium*, *Mora oleifera*, *M. paraensis* (Fabaceae-Caesalpinioideae), *Parkia discolor* (Fabaceae-Mimosoideae), *Pterocarpus*, *Swartzia* (Fabaceae-Papilionoideae), *Bertholletia excelsa*, *Eschweilera* ssp., *Grias cauliflora*, *Gustavia superba* (Lecythidaceae), *Carapa guianensis* (Meliaceae) y *Calatola costaricensis* (Icacinaceae) pueden ser dispersadas por corrientes de ríos o las provocadas por inundaciones de las planicies costeras (Figs. 105 y 120). Para incrementar su capacidad de flotación, las semillas son dispersadas primeramente por hidrocoria, las cuales reducen la gravedad específica, aumentan el área de la cubierta y depositan una cutícula gruesa sobre la superficie externa. La existencia de aerénquimas es un dispositivo común.

Autocoria

Varias taxas usan dispersión autocórica. La pared del fruto comúnmente indica la existencia de este mecanismo. La liberación explosiva de las semillas es una característica antigua (Van der Pijl, 1972). La autocoria es frecuente en zonas áridas (Van der Pijl, 1972), pero también se observa en árboles de zonas tropicales; Ej. algunas de la familia Fabaceae.

Balística activa

La balística activa de las diásporas ocurre cuando la tensión incrementa como resultado de tensión higroscópica en tejidos muertos. La tensión en tejidos muertos se presenta en *Croton priscus*, *Hevea brasiliensis* y *Hura crepitans* (Euphorbiaceae); algunas especies de *Cassia* y *Crudia* (Fabaceae-Caesalpinioideae), y en varias especies de *Calliandra*, *Mimosa* y *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae-Mimosoideae) (Figs. 65-66).

Balística pasiva

Ocurre cuando un agente externo (viento, lluvia o animales) libera la tensión interna de la fruta y provee la energía necesaria para la apertura de la fruta. El mecanismo es común en especies herbáceas (Van der Pijl, 1972).

Diásporas trepadoras

En este tipo de diásporas, el movimiento de las estructuras adhesivas es provocado por cambios en el ambiente (humedad-sequedad). Es común en Asteraceae y Poaceae (Van der Pijl, 1972).

Barocoria

Es una dispersión por peso (Van der Pijl, 1972); Ej. *Billia hippocastanum*, *B. columbiana* (Hippocastanaceae), *Quercus* (Fagaceae), *Rhizophora* (Rizophoraceae), *Juglans* (Juglanadaceae), *Carapa*, *Guarea* (Meliaceae), *Mora* (Fabaceae-Caesalpinioideae), *Dipteryx* (Fabaceae-Papilionoideae), *Achras*, *Manilkara* (Sapotaceae) (Figs. 42, 52 y 56).



Figura 120

GERMINACIÓN

La germinación es, en una palabra, un proceso que se desencadena con la hidratación (imbibición) de la semilla y el inicio de la expansión de la radícula (Evenari *et al.*, 1957). La embriogenia y la germinación son entonces, etapas sucesivas en el desarrollo del nuevo esporofito, separadas por un periodo de relativa inactividad metabólica llamado letargo. (Bewley y Black, 1978, 1982, 1994; Flores, 1999).

El proceso de germinación involucra la transición de las células de un estado de deshidratación y baja actividad metabólica, a un estado hidratado y de alta actividad metabólica. El agua es absorbida por muchas semillas en una manera trifásica: imbibición, germinación (en sentido estricto) y el desarrollo del embrión (Bewley y Black, 1994; Tissaoui y Côme, 1975). La imbibición corresponde a la rápida absorción de agua que conduce a un incremento de la actividad respiratoria. La germinación en sentido estricto es el proceso de activación del embrión, sin ser acompañado de algún cambio aparente en la morfología. El desarrollo del embrión está marcado por el inicio de la elongación de la radícula y significantes cambios en la fisiología del embrión (Côme y Corbinau, 1996a, 1996b). La fase crucial es la germinación porque el desarrollo de las plántulas depende de esta etapa. En muchos casos,

la semilla germina sólo si la respiración y la producción de adenosin 5' -trifosfato (ATP) es adecuada, creando un requerimiento de oxígeno (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b).

La germinación culmina con el desarrollo de la radícula (básicamente por alargamiento celular) y la protusión de los tejidos adyacentes. En las semillas recalcitrantes con embriones diminutos y rudimentarios o embriones grandes con radículas rudimentarias (reducidos a meristemas radicales), el desarrollo de la radícula implica la división y alargamiento celular.

INFLUENCIAS AMBIENTALES

Los factores ambientales externos que regulan la actividad del árbol progenitor durante la maduración de la semilla, incluyen temperatura, luz, fotoperíodo, termoperíodo, humedad relativa y potencial de agua en el suelo. Los parámetros internos, como son el potencial de agua, nutrición y estado hormonal del árbol progenitor, así como la posición de la semilla en el árbol, también afectan la maduración de la semilla. Otros factores ambientales involucrados directamente en el proceso de germinación son la temperatura, luz y gas (Bewley y Black, 1994; Bonner, 1966).

AGUA

En semillas que sufren secado de maduración, la imbibición de agua es el primer requerimiento para la germinación, dado que esto permite la reactivación y restauración metabólica del sistema completo de membranas y organelos. La activación del sistema enzimático, la respiración y la síntesis tanto del ARN y proteínas, son fundamentales. Las enzimas participantes en el proceso se encuentran en las semillas deshidratadas, o son sintetizadas durante la imbibición. En la mayoría de los casos, el agua imbibida por la semilla es equivalente a dos o tres veces su peso seco. La difusión neta ocurre en un gradiente descendente del potencial del agua (o etapa energética del agua ι); en otras palabras, de agua pura a agua con contenido de solutos (Bewley y Black, 1994). El potencial de una célula dentro de la semilla está determinado por el potencial osmótico (ψ_p), determinado por la concentración de solutos (más solutos = menos potencial osmótico), el componente mátrico (ψ_c) determinado por la hidratación de matrices (paredes celulares, almidón, cuerpos proteicos) y la presión potencial (ψ_p), permitiendo el ingreso de agua y agregando presión a la pared celular (Bewley y Black, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975). En el agua potencial del suelo, solo ψ_c tiene un papel importante. La absorción tiene tres etapas:

(1) Una fase rápida o imbibición inicial que está grandemente influenciada por las fuerzas mátricas. Esta fase ocurre en semillas viables y no viables, porque el potencial de agua de la semilla madura es más bajo que el del suelo húmedo que la rodea. En esta fase, la energía es liberada en forma de calor; los gases de adsorción coloidal y los solutos son liberados en forma de azúcares, ácidos orgánicos, iones, aminoácidos y proteínas. Los solutos pueden estimular el crecimiento de bacterias y hongos del suelo. Una presión imbibicional se crea a través de la hidratación de las proteínas (formación coloidal) (Brewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994).

(2) Fase de ingreso lento de agua, en la cual el componente mátrico (ψ_c) no es importante y el potencial de agua de la semilla (ψ) está determinado por ψ_π y ψ_p . Esta es la fase en la cual comienza la actividad metabólica. Las semillas latentes son también metabólicamente activas; la duración de esta fase se correlaciona con la intensidad de la dormancia (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994).

(3) La última fase ocurre solamente en semillas sin dormancia, involucradas en una germinación activa. Es una fase rápida intensificada por activación del metabolismo. En muchos casos coincide con la ruptura de la testa y el comienzo del alargamiento y la protusión de la radícula (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994). En las semillas ortodoxas, el endospermo y los cotiledones no se expanden si las plántulas son criptocotilares. En semillas recalcitrantes con embriones rudimentarios, el desarrollo de los cotiledones con frecuencia precede del desarrollo de la radícula (Ej. *Viola*), o ambos se desarrollan al mismo tiempo (Ej. *Minquartia guianensis*). En esta etapa, las semillas con endospermo nuclear pueden formar paredes celulares, y la desintegración del endospermo se gesta tanto en la parte central como alrededor del embrión (Fig. 81).

La movilización de reservas y la activación enzimática dependen de la hidratación; la mejor germinación ocurre con una baja tensión de humedad. (0.005 a 0.500 bares). Si la tensión es cero, la película de agua alrededor de la semilla inhibe la absorción del oxígeno (Bonner *et al.*, 1994; Mayer y Shain, 1974). Durante la movilización de reservas, las formas insolubles se transforman en formas solubles. Las amilasas son el primer sistema enzimático involucrado en la transformación del almidón en azúcares solubles. Las lipasas desdoblan los lípidos en ácidos grasos y glicerol. Los ácidos grasos son de β -oxidados a acetyl coenzima A, que ingresa al ciclo glioxilato y eventualmente forma carbohidratos. Algunas proteínas son importantes

como fuente de nutrientes y son transformadas a formas solubles. El movimiento de sustancias dentro del embrión es vital. En muchas especies este estímulo controla la actividad de las amilasas que se origina en la radícula; otros estímulos se originan en los cotiledones (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.* 1994; Leopold y Kriedemann, 1975; Mayer y Shain 1974; Stanwood y McDonald, 1989).

TEMPERATURA

El efecto de la temperatura es difícil de separar de los efectos de la luz y el agua. En condiciones naturales, la temperatura determina la capacidad y tasa de germinación, removiendo la dormancia primaria e induciendo la secundaria (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975; Mayer y Shain, 1974; Stanwood y McDonald, 1989). Para la germinación, el límite superior es alrededor de 45 °C y el inferior, entre 3 y 5 °C. Muchas especies germinan alrededor de 40 °C, pero las plántulas son anormales; otras pueden germinar cerca del límite mínimo de temperatura, pero raramente producen plántulas normales (Bonner *et al.*, 1994). Los regímenes con temperaturas alternadas (20 °C durante la noche y 30 °C durante el día), parecen ser óptimos para las especies de zonas templadas, aunque se obtuvieron resultados similares con temperaturas constantes de 25 °C (Bonner *et al.*, 1994). En especies tropicales, el mejor rango es comúnmente entre 25 °C y 30 °C.

LUZ

La luz estimula la germinación, pero no es estrictamente necesaria para la mayoría de las semillas; sin embargo, algunas especies tropicales pioneras, típicas de áreas de sucesión temprana, como son *Cecropia* y *Heliocarpus*, tienen semillas fotoblásticas. Un pigmento llamado fitocromo es responsable del fotocontrol de la germinación; éste existe en dos formas reversibles. Forma *Pr* (luz roja) con una absorción máxima de 660 nmh y estimula la germinación; la forma *Pfr* (rojo lejano) tiene una absorción máxima de 730 nmh e inhibe la germinación (Fig. 121) (Bonner, 1966; Hendricks y Borthwick, 1967; Hillman, 1969). La luz roja lejana puede revertir los efectos de la luz roja. Si las semillas son expuestas a la luz roja y roja lejana consecutivamente, las fallas en la germinación dependen de que tipo de luz fuera utilizada. Exposiciones a luz roja por menos de un segundo puede producir estímulos que desencadenan la germinación; este efecto se magnifica si la luz infrarroja se aplica después. Cuando el tratamiento es revertido, la semilla no germina (Bonner, 1966; Kozlowski, 1971; Leopold y Kriedemann, 1975).

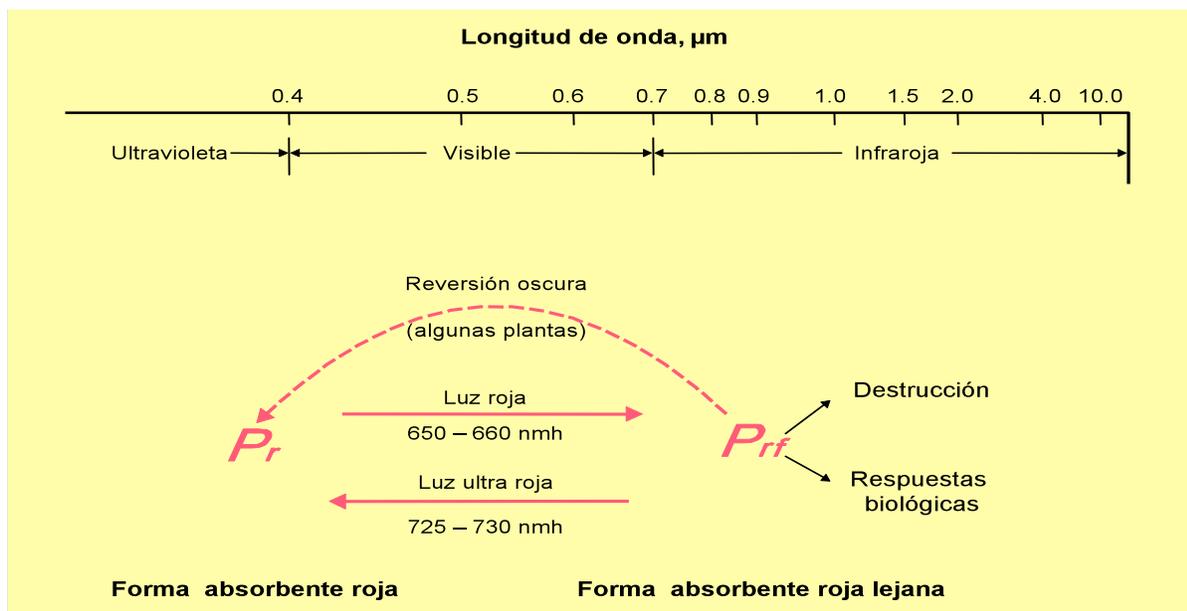


Figura 121. Composición espectral y exposición de los fotocromos de luz roja y roja lejana y viceversa

Cuando *Pr* es iluminado con luz roja, éste cambia a *Pfr*; si posteriormente absorbe luz roja lejana, se convierte en *Pr* (Fig. 121). Dentro de la semilla, *Pfr* se convierte metabólicamente en *Pr* aún en la oscuridad. *Pfr* puede ser destruido metabólicamente y *Pr* resintetizado (Bonner, 1966; Kozlowski, 1971; Leopold y Kriedemann, 1975).

La sensibilidad a la luz está influenciada por pretratamientos con temperatura. Con un incremento de pretratamiento frío, la germinación puede ser incrementada en la oscuridad, y la sensibilidad a la luz roja lejana disminuye. Los requerimientos de luz para la germinación varía con la cantidad de agua imbibida (Bonner *et al.*, 1994, Kozlowski, 1971).

INFLUENCIA GENÉTICA

Un factor que siempre ha sido descuidado y no ha sido bien evaluado es cómo los genomas recibidos por las diásporas controlan la germinación. Varias partes de las diásporas difieren en genotipo; los tejidos de los frutos, otros tejidos rodeando la semilla y la testa tienen genotipo maternal. El endospermo es paternal en una tercera parte, y dos terceras partes maternal. El embrión es mitad maternal y mitad paternal. En general, los genotipos de uno o ambos padres afectan la estructura y composición de las varias partes de la diáspora. Por ejemplo, los genes expresados en el megagametofito juegan un papel importante en la inducción del desarrollo de la semilla, principalmente en el desarrollo del embrión y el endospermo (Angenent y Colombo, 1996; Ray 1998). El ritmo anual endógeno de la germinabilidad de la semilla y el mecanismo interno regulador, aún no son lo suficientemente conocidos.

RESPIRACIÓN DE LA SEMILLA

La respiración permite la adquisición de energía. Ésta requiere oxígeno y la remoción de CO₂. Altos niveles de CO₂ pueden inhibir la germinación y la falta de oxígeno tiene el mismo efecto, aunque algunas especies pueden germinar en condiciones anaeróbicas (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975).

La semilla inhibida tiene tres rutas activas de respiración: glicólisis, pentosa-fosfato y el ciclo del ácido cítrico (ciclo de Krebs). La glicólisis la cual está catalizada por enzimas citoplasmáticas y el ciclo de Krebs (dentro de las mitocondrias), son esenciales para la producción de ATP. El ciclo de Krebs produce ATP a través del ciclo metabólico de ácidos orgánicos. La ruta de la pentosa-fosfato es una fuente de reducción Nicotina Adenina Binucleótido Fosfato (NADPH), la cual actúa como un hidrógeno y

donador de electrones en biosíntesis reductiva, especialmente de ácidos grasos. También existen en esta ruta compuestos intermedios, los cuales inician otros procesos biosintéticos que producen energía (Bewley y Black, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975).

Acorde a Bewley y Black (1994) el proceso respiratorio en las semillas ortodoxas consiste de tres o cuatro etapas:

(1) Alto consumo de oxígeno (O₂) e incremento lineal de la respiración durante la hidratación del tejido (hidratación y activación de las enzimas mitocondriales en el ciclo de Krebs y la cadena de electrones).

(2) Reducción en la respiración en proporción a la estabilización de oxígeno absorbido. La semilla es hidratada y el sistema enzimático es activo. Entre las etapas (2) y (3), se da la protusión de la radícula a través de los tejidos circundantes (coincide con las fases (2) y (3) del proceso de imbibición. La cubierta seminal (o testa + endocarpo o pericarpo), pueden actuar como barreras físicas limitando la toma de O₂.

(3) Reactivación de la respiración como resultado de la activación del eje embrionario, los meristemas y la movilización de las reservas almacenadas. La ruptura de la cubierta seminal puede contribuir al incremento del O₂ absorbido.

(4) Respiración limitada a los tejidos de almacenamiento, cuyas reservas son degradadas y removidas.

El embrión dicotiledonar puede ser completo, grande o pequeño, diferenciado, parcialmente diferenciado, rudimentario o no diferenciado. La activación celular en todos los tejidos del embrión se da de manera secuencial y en numerosos casos comienza con el hipocótilo y se extiende a los polos embrionarios. En los embriones los gradientes de activación están en todos los niveles. La secuencia de activación en los cotiledones es bastante compleja y varía entre especies (Bewley y Black, 1982, 1994). La diferenciación de los organelos celulares preexistentes y la síntesis de nuevos organelos complementarios, ocurre durante la germinación temprana. La desintegración del endospermo ocurre durante la germinación tardía y parece estar regulada con las giberelinas producidas en el embrión.

LONGEVIDAD, VIABILIDAD Y DORMANCIA

La regeneración de las comunidades de plantas depende de que las semillas alcancen un lugar

apropiado en el momento adecuado. Deben tener un estado fisiológico correcto para germinar y producir plántulas cuando sea propicia la oportunidad de regenerarse o colonizar. En algunos casos, los requerimientos son satisfechos por una estrategia de germinación, en la cual las semillas germinan tan pronto como caen al suelo; en otros casos, las semillas permanecen por largos periodos de tiempo en el suelo formando bancos de semillas (pioneras o típicas de sucesiones tempranas), con parte de la población germinando intermitentemente. Algunas semillas viven por largos periodos de tiempo en el suelo (Murdoch y Ellis, 1992). El periodo de tiempo en el cual la semilla permanece viable en el suelo es llamado longevidad. La viabilidad es la capacidad germinativa; su pérdida es la etapa final del deterioro de la semilla. El envejecimiento de la semilla produce una declinación gradual de muchas capacidades de la semilla, tales como la tasa de germinación que culmina con la muerte (Bewley y Black, 1994; Murdoch y Ellis, 1992). Especies de los bosques tropicales húmedos tienden a perder su viabilidad rápidamente; quizás de 60 a 70 % de pérdida entre tres y seis meses. Algunas especies pierden su viabilidad en días o semanas (Nichols y González, 1991).

Para sobrevivir en el suelo, las semillas deben mantener su viabilidad durante el tiempo en que la germinación está inhibida por dormancia o quiescencia. La dormancia es la supresión de la germinación durante condiciones ambientales favorables. Un estimado de 10 % de las especies tropicales presenta dormancia (Nichols y González, 1991). Varias condiciones provocan dormancia; la presencia de embriones rudimentarios o fisiológicamente inmaduros, testas resistentes o impermeables, reguladores de crecimiento endógeno inhibiendo la germinación, o almacenamiento inadecuado; algunas dormancias son el producto de interacciones multifactoriales (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Murdoch y Ellis, 1992).

La dormancia puede ser innata o inducida. Dormancia innata (primaria) previene la germinación de las semillas durante su desarrollo y maduración en el árbol materno, y usualmente por cierto tiempo después de su dispersión y recolección (Karssen, 1980/1981). La dormancia es innata externa (primeramente externa) cuando la testa es dura e impermeable a gases o agua o mecánicamente resistente (Ej. *Ilex*, *Magnolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Stryphnodendron microstachyum*) (Murdoch y Ellis, 1992; Werker, 1980/1981). Este fenómeno también se aplica a semillas que están cubiertas por un pericarpo o endocarpo duro y leñoso. Acorde a Murdoch y Ellis (1992), las semillas duras son innatamente

quiescentes Cuando el embrión contiene sustancias inhibitoras o es fisiológicamente inmaduro, la dormancia es innata interna o primaria interna (Ej. *Juniperus virginiana*) (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Murdoch y Ellis, 1992).

La herencia de la dormancia es compleja dado que las distintas partes de la semilla son genéticamente diferentes. Dormancia innata varía tanto con el genotipo como con el ambiente durante la maduración (Fenner, 1992). Semillas producidas durante veranos calientes y secos son menos latentes que aquellas producidas durante en veranos húmedos y frescos. Las semillas que maduran dentro de tejidos verdes tienden a ser más sensibles a la luz que aquellas donde la clorofila decrece durante las etapas tempranas de maduración. La dormancia innata declina antes o después de la dehiscencia. Este periodo es llamado dormancia postmaduración (Murdoch y Ellis, 1992).

La dormancia inducida (secundaria) se desarrolla después de la dispersión o recolección de semillas sin dormancia o semillas que emergen con dormancia primaria, parcial o total (Karssen, 1980/1981). Esencialmente, esto refleja insensibilidad a inductores internos o externos de la germinación. Las principales causas que inducen la dormancia en semillas enterradas son el nivel de humedad, la insuficiencia o falta de luz y oxígeno, la presencia de inhibidores alelopáticos o volátiles y el alto nivel de CO₂ (anaerobiosis o aire insuficiente) (Karssen, 1980/1981; Murdoch y Ellis, 1992). La germinación puede ser inhibida por la exposición de las semillas a largos periodos de luz blanca, especialmente a densidades de flujos radiantes de luz ultrarroja. La dormancia puede prevenirse, retrasarse o reducirse con el uso de luz intermitente de baja intensidad (Murdoch y Ellis, 1992). La dormancia innata es ausente en las semillas recalcitrantes de los trópicos.

La inducción de dormancia primaria mientras las semillas están aún en el árbol, o la inducción de dormancia secundaria en semillas independientes, puede ser completa o relativa (parcial). En un estado de dormancia completa o verdadera, la semilla no germina bajo ninguna condición ambiental; si la dormancia es parcial o relativa, la germinación está restringida a ciertos parámetros de condiciones ambientales (Karssen, 1980/1981; Vegis 1964). La dormancia de la semilla está sujeta a cambios constantes; el incremento de la dormancia es causado por cambios cíclicos seguidos de patrones estacionales (Karssen, 1980/1981). La dormancia que persiste cuando la semilla regresa condiciones ambientales favorables es reforzada o inducida (Roberts, 1972a).

La emergencia de la dormancia está frecuentemente regulada por un sistema promotor-inhibidor, donde el principal promotor es ácido giberélico (GA₃), y el principal inhibidor es el ácido absísico (ABA). Bajos niveles del inhibidor y altos niveles del promotor inducen la germinación. De acuerdo con algunos estudios, en la actualidad no es posible determinar la función precisa del ABA en la inducción a la dormancia (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994).

LA PLÁNTULA

El término plántula no ha sido bien definido y su conceptualización varía entre autores. En este capítulo definimos plántula como el estado más joven del nuevo esporofito, que va desde la protusión de la radícula hasta la total liberación de las estructuras protectoras y la abscisión de los cotiledones, hasta que la planta alcanza una altura de 50 cm. Las variaciones entre plántulas de diversas especies y la continuidad entre los programas de desarrollo de la semilla-germinación y crecimiento de plántula, en semillas que carecen de secado de maduración, hacen difícil el establecimiento de límites para este término. La definición propuesta establece al menos algunos límites mínimos.

TIPOS DE PLÁNTULA Y DE GERMINACIÓN

Desde que Caesalpino describió por primera vez la morfología de la plántula en 1583, muchos autores han propuesto diferentes maneras de clasificar plántulas. Para reducir la confusión, simplificar la clasificación y manejar numerosas variaciones en plántulas tropicales, son usados en este capítulo dos tipos de germinación (epigea e hipogea) y dos tipos de plántulas (fanerocotilar y criptocotilar). Los tipos de germinación se refieren a los procesos de germinación mientras que los tipos de plántula enfatizan la posición de los cotiledones.

Muchas plántulas tienen germinación epigea. Los cotiledones (libres o dentro de testa, la testa + el endocarpo o la testa + el pericarpo) y el nudo cotiledonar son afectados por la distancia del nivel del suelo debido al desarrollo del hipocótilo. En la germinación hipogea, los cotiledones y el nudo cotiledonar permanecen a nivel del suelo, parcial o totalmente inmersos, pero raramente enterrados. El hipocótilo es muy pequeño o vestigial, algunas veces inobservable. En la mayoría de los casos, los cotiledones permanecen dentro de la semilla. Este tipo de germinación es común en árboles tropicales y frecuente en semillas grandes y recalcitrantes.

En las plántulas fanerocotilares, los cotiledones están afuera de la testa. Los cotiledones son libres. En las plántulas criptocotilares, los cotiledones permanecen encerrados en la cubierta seminal (o cubierta seminal + endocarpo o cubierta seminal + pericarpo). No importa si son grandes o pequeños, libres o fusionados, etc. Esta clasificación permite una combinación entre tipos de germinación y de plántulas.

Germinación epigea - plántula fanerocotilar-

Ejemplos incluyen semillas y plántulas de las siguientes especies: *Acacia*, *Adenantha*, *Albizia*, *Cassia grandis*, *Dipteryx*, *Diphysa*, *Enterolobium*, *Erythrina*, *Gliricidia*, *Haematoxylum*, *Hymenaea courbaril*, *Hymenolobium*, *Parkia*, *Parkinsonia*, *Pterocarpus*, *Samanea saman*, *Sclerolobium*, *Tamarindus*, *Vatairea*, *Ormosia velutina*, *Stryphnodendron*, *Casuarina*, *Annona*, *Cymbopetalum*, *Mollinedia*, *Bernouillia*, *Cordia alliodora*, *Laetia*, *Psychotria*, *Simira maxonii*, *Palicourea*, *Guettarda*, *Genipa americana*, *Marcia*, *Stemmadenia*, *Tetrapteryx*, *Vochysia*, *Qualea*, *Hyeronima*, *Capparis*, *Terminalia amazonia*, *T. oblonga*, *Guaicum sanctum*, *Cedrela*, *Melia*, *Zizyphus*, *Meliosma*, *Anacardium excelsum*, *Crescentia*, *Tabebuia*, *Jacaranda*, *Ulmus*, *Ilex*, *Casearia*, *Homalium*, *Rapanea*, *Dendropanax*, *Elaeocarpus*, *Vitex*, *Couratari*, *Couroupita* y *Cariniana* (Figs. 122-126). *Calatola costaricensis* (Icacinaceae) presenta un problema de ubicación. La germinación es epigea, pero inicialmente la plúmula permanece encerrada en la cubierta seminal más el endocarpo. Posteriormente el endocarpo se separa a lo largo de dos fisuras y las dos partes se caen. La plúmula continúa su desarrollo dentro de una testa papirácea y continuamente absorbe nutrientes del endospermo. La testa permanece intacta hasta que explota bajo la presión de la plúmula en expansión. La plúmula tiene varios centímetros de largo, cotiledones verdes y varias hojas jóvenes desarrolladas (Figs. 127-129).

Germinación epigea - plántula criptocotilar-

Ejemplos incluyen *Virola*, *Otoba*, *Mimantia guianensis*, *Ximenia*, *Hura*, *Faramea*, *Omphalea*, *Sterculia apetala* y *Durio* (Figs. 130-132).

Germinación hipogea - plántula fanerocotilar-

Ejemplos son: *Allantoma*, *Lecythis*, *Barringtonia*, *Eschweilera*, *Grias*, *Bertholleia*, *Careya* y *Corythophora* (el hipocótilo permanece dentro de la cubierta seminal; los cotiledones son dos catafilos libres), *Inga* (sarcotesta destruida), *Garcinia* (cotiledón reducido y libre, que a veces asemejan verrugas) y *Caryocar* (cotiledones libres y escamosos) (Figs. 133-135).



Figura 122



Figura 123



Figura 124



Figura 125



Figura 126

Germinación hipogea - plántula criptocotilar-
Ejemplos son *Calophyllum*, *Andira*, *Cynometra*, *Cojoba*, *Sophora*, *Spondias*, *Prioria*, *Mora oleifera*, *Myroxylon swartzia*, *Pentaclethra*, *Ocotea*, *Licaria*, *Nectandra*, *Persea*, *Swietenia*, *Carapa*, *Guarea*, *Trichilia*, *Brosimum*, *Poulsenia*, *Pseudolmedia*, *Mappia*, *Cupania*, *Gustavia*, *Eugenia*, *Syzygium*, *Lacmellea*, *Hernandia*, *Rourea*, *Hirtella*, *Chrysobalanus*, *Licania*, *Parinari*, *Prunus*, *Pachira aquatica*, *Sapindus saponaria*, *Melicoccus*, *Nephelium*, *Quararibea*, *Cavanillesia*, *Terminalia catappa*, *Pouteria*, *Quercus*, *Gynocaryum*, *Oreomunnea* y *Alfaroa* (Figs. 136-146).

ESTRUCTURA DE LA PLÁNTULA

La plántula está formada por la raíz (radícula en el embrión), el hipocótilo, uno, dos o varios cotiledones (hojas embrionarias), el epicótilo y las hojas originadas en los nodos del epicótilo. La plúmula, un término de uso frecuente, es el vástago embrional del embrión o plántula, localizado sobre el nodo cotiledonar (Flores, 1999). Éste incluye el epicótilo

incipiente, el primordio foliar y el meristemo apical. Las figuras 147 a 151 ilustran la estructura de las plántulas de diferentes especies.

RAÍZ

La radícula del embrión puede estar orientada frente al hilo (sinótropo) o en dirección opuesta (antítropo). En la mayoría de las semillas, la radícula emerge a través del micrópilo; en algunas, el embrión empuja la testa, fragmentándola y emergiendo a través de un punto específico. Este punto o abertura ha sido llamado opérculo, embriostega o tapón (Flores, 1999). El opérculo varía en ortogenia, estructura y mecanismo de apertura. El opérculo se forma en las regiones hilar y micropilar, por la exostoma y endostoma, o solamente por el endostoma. El opérculo es más común en monocotiledóneas (Boesewinkel y Bouman, 1984; Jacobson 1984).



Figura 127



Figura 128



Figura 129



Figura 131



Figura 130



Figura 132



Figura 133



Figura 134



Figura 135



Figura 136



Figura 137



Figura 139



Figura 140



Figura 138



Figura 141



Figura 144



Figura 145



Figura 146

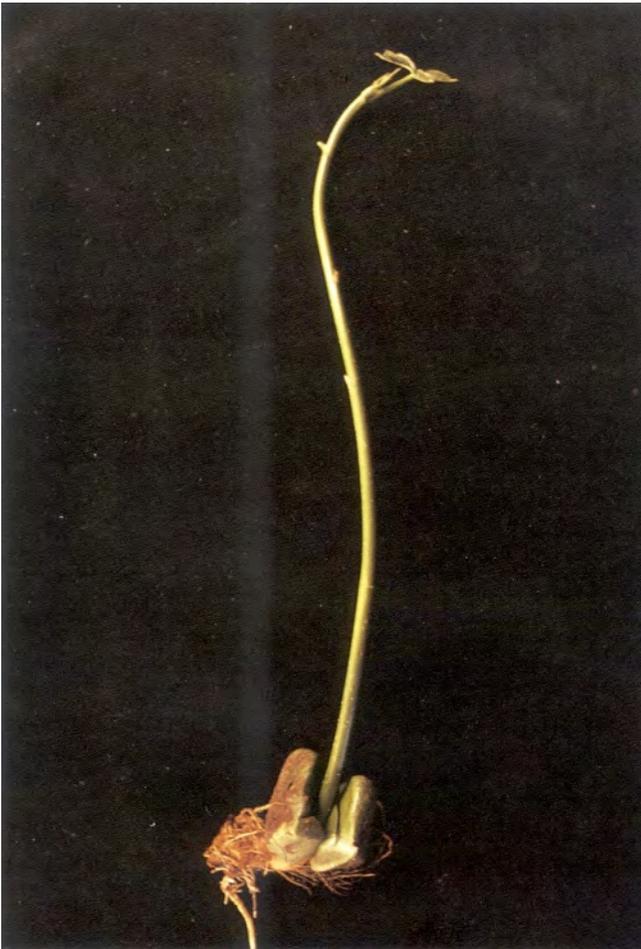


Figura 142



Figura 143

En numerosas especies, la emergencia de la raíz es más complicada dado que se requiere que ésta traspase a través de los tejidos de la cubierta seminal, el fruto o las diásporas. Este fenómeno es frecuente en leguminosas con diásporas aladas (*Hymenolobium mesoamericanum*, *Sclerolobium*, *Myroxylon balsamum*, *Myrospermum frutescens*, *Pterocarpus hayesii*, *P. officinalis* Jacq.), frutos indehiscentes con pericarpo duro (*Andira inermis*,

Prioria copaifera), drupas con un endocarpo leñoso que encierra la o las semillas, formando una barrera física (*Dipteryx panamensis*, *Calatola costaricensis*, *Minquartia guianensis*, *Caryocar costaricense*, *Licania platypus*), y diásporas en las cuales las partes del perianto son duras y envolventes (*Oreomunnea*, *Dipterocarpus*).

En algunas semillas, la protusión de la raíz coincide con la liberación de olores característicos y algunas veces, cambios en la coloración de la testa. La cubierta seminal de *Balizia elegans* (Fabaceae-Mimosoidae) es peculiar debido a los cambios de su color original verdoso, a púrpura en los márgenes, tan pronto como la semilla es imbibida, y también exuda un fuerte olor a azufre. La testa de *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae) libera taninos cuando inicia la protusión de la raíz. En *Stryphnodendron microstachyum* y *Abarema adenophora*, la raíz exuda sustancias sulfúricas y libera un fuerte olor. La raíz de *Abarema adenophora* presenta nódulos días después de la protusión de la raíz.

La raíz es el órgano que soporta (ancla) la plántula y absorbe, conduce y a veces almacena agua y nutrientes. Alorrizia es el proceso a través del cual la plántula desarrolla una raíz embrionaria (radícula) como una raíz pivotante o raíz típica. La primera raíz es denominada raíz principal. En las dicotiledóneas y las gimnospermas, esta raíz penetra directamente en el suelo y da lugar a las raíces secundarias o raíces laterales. Las raíces más viejas se encuentran en la zona cerca del cuello de la raíz (zona de transición del hipocótilo a la raíz) (Fig. 147). Cuando una raíz primaria desaparece y la raíz principal es adventicia, como en el caso de las pteridofitas, la plántula tiene

homorrizia secundaria. En las monocotiledóneas y algunas dicotiledóneas, la raíz principal muere en etapas tempranas y el sistema radical se forma por raíces adventicias, formando un sistema radical fibroso o fasciculado, en el cual no hay una raíz dominante (homorrizia secundaria). Comúnmente las raíces primarias penetran en el suelo más profundamente que las raíces fibrosas. Sin embargo, la superficialidad de las raíces fibrosas y la dureza con la cual se adhieren a las partículas del suelo, permitiéndole reducir la erosión del suelo (Flores, 1994b).

La raíz tiene varias zonas de crecimiento del meristemo o centro quiescente, zona de división celular, región de elongación y región de maduración. Los pelos radicales se forman en la zona de maduración y su desarrollo puede ser inhibido por suelos muy secos o muy húmedos. El número de pelos radicales varía entre especies y pueden estar ausentes en grupos como las Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*, *Persea*) y Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Flores, 1994b, 1994e). Tienen una corta vida, pero en algunas especies leñosas pueden suberizarse o lignificarse, persistiendo por meses o años (Kramer y Kozlowski, 1979). El centro para la percepción de la gravedad parece estar localizado en la punta de la raíz.



Figura 147. Plántula de *Stryphnodendron microstachyum*.

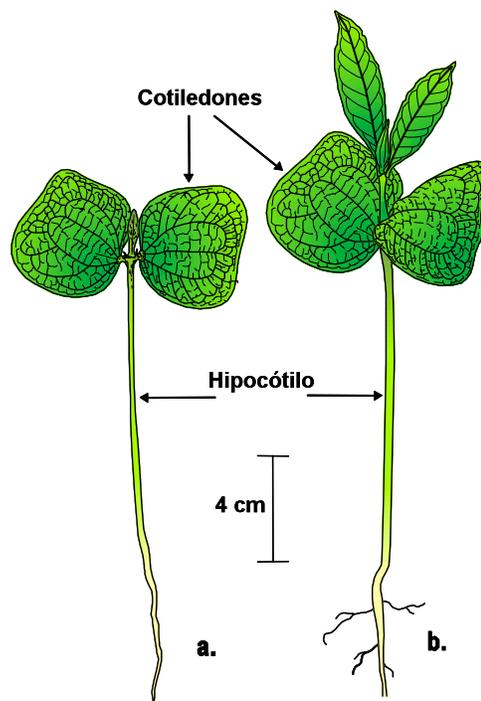


Figura 148. Plántula de *Vochysia guatemalensis*.

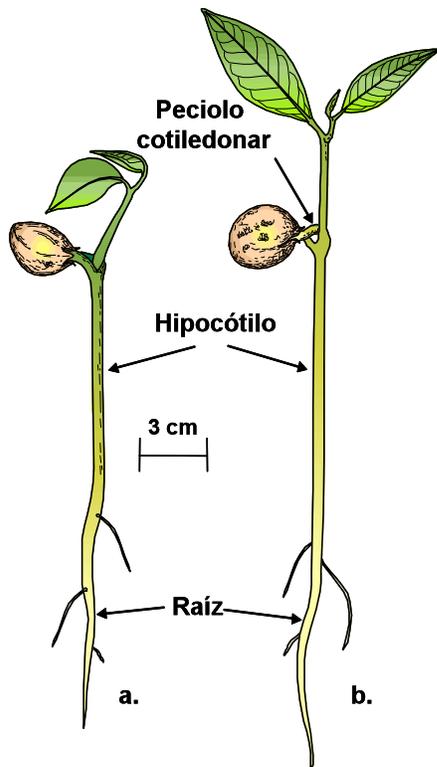


Figura 149. Plántula de *Virola koschnyi*

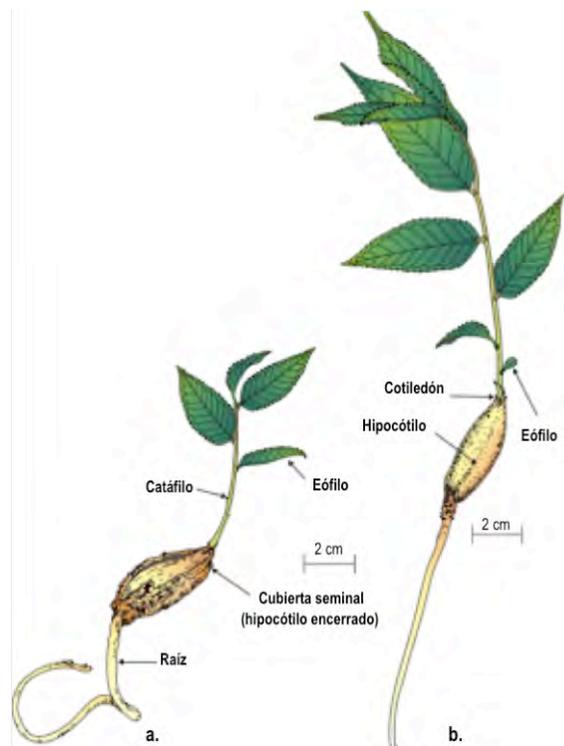


Figura 151. Plántula de *Lecythis ampla*

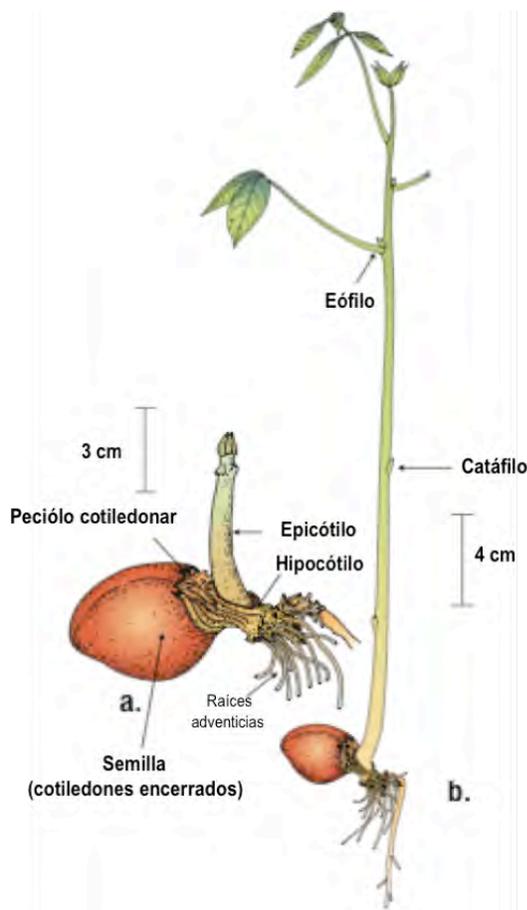


Figura 150. Plántula de *Carapa guatemalensis*

La extensión del sistema radical (lateral y en profundidad) depende de factores como la humedad, temperatura y composición del suelo. Muchas raíces absorbentes están localizadas en los primeros metros de profundidad (formas juveniles y adultas), y condensadas en los primeros 15 cm, lo cual usualmente coincide con el suelo orgánico más rico. La extensión lateral del sistema radical coincide comúnmente con la del sistema aéreo (Flores, 1999).

Durante el crecimiento, es esencial el balance entre fotosintatos (sustancias manufacturadas), el agua y los minerales que están siendo absorbidos por las raíces. Durante el establecimiento de la plántula, la cantidad total de agua y minerales absorbidos generalmente excede la de las fotosintatos producidos. El balance se alcanza gradualmente con la edad, pero el transplante de la plántula siempre altera este proceso. Las raíces absorbentes más delgadas se rompen cuando la planta es removida del suelo, y la poda contribuye a reestablecer el balance entre el tallo y la raíz. Hongos, bacterias e insectos que atacan el tallo o la raíz, pueden también afectar el balance entre el tallo y la raíz (Flores, 1994b, 1999).

Aproximadamente el 90 % de los árboles y en general, las plantas superiores vasculares, están asociadas con hongos en las raíces (micorrizas). Esta relación es simbiótica. Las dos categorías principales que se han establecido son

ectomicorrizas y endomicorriza, las cuales están basadas en la morfología de la micorriza y los hongos involucrados. Las plántulas que carecen de micorrizas crecen más lentamente y son frecuentemente débiles. El hongo micorrízico con su hifa extamatrial, incrementa la supervivencia y crecimiento de la plántula. La hifa incrementa el área de absorción de la raíz para la absorción del agua y elementos del suelo como P, Cu y Zn (especialmente P). La superficie cubierta por las hifas incrementa la superficie de contacto de los pelos absorbentes. Las asociaciones micorrízicas protegen también contra patógenos (Harley y Smith, 1983; Perry y Amaranthus, 1990). Las plántulas con pocos pelos radicales son altamente dependientes de las micorrizas. Las plántulas con micorrizas son más tolerantes a metales pesados y tóxicos, ataque de patógenos, sequía, altas temperaturas del suelo, suelos salinos, pH adverso y trasplante. Frecuentemente, las especies que crecen en zonas costeras e inundadas no tienen micorrizas, pero cuando las especies crecen en zonas costeras secas, la asociación con micorrizas se vuelve indispensable. La rizoosfera micorrízica es rica en bacterias, diatomeas y otros hongos (Azcon y Barea, 1980; Englander, 1982; Flores, 1999; Schenck, 1982).

El hongo micorrízico depende de la dispersión zoocoras. Los animales pueden ingerir esporocarpos a propósito o sin conocimiento de ello, transportando las esporas (Cazares y Trapee, 1994; Cork y Kenagay, 1989; Kotter y Farentinos, 1984; Reddell *et al.*, 1997; Trappe, 1988; Trappe y Schenck, 1982). Las esporas ingeridas mantienen su viabilidad a través del tracto digestivo de vectores vertebrados e invertebrados (Reddell y Spain, 1991; Reddell *et al.*, 1997). Algunos autores proponen que el paso de las esporas a través del tracto digestivo de mamíferos promueve la germinación (Claridge *et al.*, 1992; Lamont *et al.*, 1985). Los esporocarpos de diversos hongos son también parte de la dieta de una fauna local numerosa (Reddell *et al.*, 1997).

Otras asociaciones comunes de las raíces en los trópicos, y especialmente en leguminosas de las subfamilias Papilionoideae y Mimosoideae son aquellas establecidas con bacterias fijadoras de nitrógeno (nódulos bacterianos). La bacteria más comúnmente involucrada en la nodulación de las raíces es *Rhizobium*. La simbiosis bacteriana permite la fijación de nitrógeno atmosférico N y su conversión a amonio, una forma soluble de N que es fácil de usar, e importante para incrementar la productividad de los bosques (National Research Council, 1979). Numerosos árboles de leguminosas tienen nódulos bacterianos, por ejemplo: *Abarema*, *Abrus*, *Acacia*, *Azalia*, *Albizia*, *Anadenanthera*, *Andira*, *Baphia*,

Cedrelinga, *Centrosema*, *Cojoba*, *Dalbergia*, *Detarium*, *Dialium*, *Dipteryx*, *Enterolobium*, *Erythrina*, *Gliricidia*, *Indigofera*, *Inga*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Parkia*, *Pentaclethra*, *Piptadenia*, *Pithecellobium*, *Prosopis*, *Pterocarpus*, *Sclerolobium*, *Stryphnodendron*, *Swartzia*, *Tephrosia* y *Platymiscium* (Flores, 1994b; Kirkbride, 1984; Okigbo, 1984). La presencia de nódulos bacterianos también ha sido documentada en *Alnus*, *Coriaria*, *Elaeagnus*, *Hippophae*, *Shepherdia*, *Comptonia* y *Purshia* (Allen y Allen, 1965). Algunas gimnospermas como *Podocarpus* (Burger, 1972), *Libocedrus*, *Agathis* y *Araucaria* (Kozlowski, 1971) también tienen nódulos bacterianos.

Algunas especies semiparásitas como *Ximenia* (Olacaceae) tienen raíces haustoriales (Heckel, 1898) y existen evidencias de comportamiento parásito de las raíces de *Minuartia guianensis* (Olacaceae) (Flores, 1994e).

HIPOCÓTILO

Es la parte del eje de la plántula que se extiende del cuello de la raíz al nudo cotiledonar. El cuello puede ser conspicuo o inconspicuo. Morfológicamente es la zona de transición entre la raíz (con una distribución radial de yemas alternadas del xilema y floema) y el epicótilo, con yemas vasculares formados por el xilema y el floema (Compton, 1912; Eames, 1961).

En las especies con germinación epigea (plántula fanerocotilar o criptocotilar), el hipocótilo está bien desarrollado en color, grosor e indumento que se distinguen de la raíz, cuando el collar de la raíz no es conspicuo (Fig. 125 y 131). La plántula con germinación hipogea (plántula fanerocotilar o criptocotilar) tiene usualmente un hipocótilo pequeño y vestigial (*Calophyllum*, *Carapa*, *Cojoba*, *Pentaclethra*, *Quercus*, *Swietenia*), lo cual es apenas observable (Fig. 136 y 139). En varios casos, el hipocótilo es un órgano masivo, de almacenaje, ocupando el interior de la semilla casi completamente y que permanece en la semilla durante la germinación. Éste permanece escondido por varias semanas o meses, se alarga y engrosa lentamente, y finalmente rompe la cubierta seminal que lo rodea, o la cubierta seminal y el endocarpo (*Eschweilera*, *Lecythis*, *Caryocar*). Este último tipo de semilla se reconoce porque la raíz y el epicótilo emergen en el lado opuesto de la semilla. Estas semillas frecuentemente producen una o varias raíces adventicias en la base del epicótilo o cerca del nodo cotiledonar. *Garcinia* y otras Clusiaceae ilustran esta clase de desarrollo de la plántula. Sin embargo, *Calophyllum* (Clusiaceae) difiere de este patrón. En estas especies, los cotiledones se fusionan en las tres cuartas partes, en la parte distal de la plántula,

siguiendo un patrón hipogeo-criptocotilar, en vez de un patrón hipogeo-fanerocotilar, seguido por otras Clusiaceae.

EPICÓTILO

Es la parte del eje de la plántula que es distal a los cotiledones (sobre el nodo cotiledonar). El epicótilo se desarrolla a partir de la actividad de los meristemos apicales. Está bien desarrollado en muchas semillas de Fabaceae, Fagaceae y otras familias. Usualmente se distingue fácilmente después de la germinación y difiere del hipocótilo en grosor, textura y color.

SUCESIÓN FOLIAR EN EL TALLO

Las plantas tienen cuatro tipos de hojas: cotiledonales, protofilas, megafilas y las profilas.

Cotiledones

La primera hoja (u hojas) en la planta son los cotiledones. La condición más común es dicotilia, presente en dicotiledóneas y algunas gimnospermas. La policotilia (tres o más cotiledones), sincotilia (gamocotilia o cotiledones parcial o totalmente fusionados), esquizocotilia (división del cotiledón), Pseudomonocotilia (monocotilia falsa debido a la fusión de los cotiledones), monocotilia (un cotiledón) y anisocotilia (cotiledones de diferentes tamaños), representan los extremos de modificación de un dicotilio (Duke, 1965, 1969; Eames, 1961). La policotilia es bastante común. *Acer*, *Juglans* y *Coffea* frecuentemente presentan tres cotiledones (Duke, 1969; Eames, 1961). Numerosas gimnospermas presentan el mismo fenómeno [Ej. *Tsuga* (2 a 7), *Abies* (2 a 10), *Pseudotsuga* (4 a 12) y *Pinus* (3 a 18)] (Chowdhury, 1962). *Qualea paraensis* (Vochysiaceae) puede presentar tres o cuatro cotiledones en algunas plántulas. La sinocotilia es también común. Por ejemplo, *Calophyllum*, *Swietenia*, *Guarea* y *Carapa* tienen cotiledones fusionados distalmente. Si la fusión es menos de la mitad de la longitud del cotiledón, se llaman hemisinocotilia o amfisincotilia. La presencia de cotiledones desiguales (anisocótilo) es frecuente en diversas semillas como son *Calophyllum*, *Peperomia*, *Brosimum* y otras leguminosas.

La sincotilia es una de las causas principales que impiden la emergencia del cotiledón durante la germinación de semillas encerradas en cubiertas seminales duras, frutos con endocarpos duros o diásporas con otros tejidos adheridos. En estas semillas la emergencia del epicótilo requiere crecimiento intercalar en la base de los cotiledones, llevando a la formación del pecíolo. La elongación de

los pecíolos cotiledonares desplaza el nodo cotiledonar hacia el exterior de la testa. Una vez afuera, los pecíolos se abren hacia atrás. Su superficie con concavidad adaxial produce espacio para el desarrollo de la plúmula la cual está envuelta en la base del nodo de los cotiledones. En las especies que son sincotila, con germinación hipogea y una plántula criptocotilar, los pecíolos cotiledonares algunas veces son gruesos, cortos y leñosos o corchosos, y contienen un color diferente, pero siempre son adaxialmente acanalados (Figs. 136 y 139). Si la germinación es epigea y la plántula es criptocotilar, los pecíolos son largos, flexibles y de textura suave (Figs. 130-132). En algunos grupos, los cotiledones tienen lóbulos. A veces los lóbulos son profundos lo que sugiere una posible esquizocotilia.

La forma, tamaño y grosor de los cotiledones varía ampliamente. Los términos para describir la forma cotiledonar incluye lineal, reniforme (*Hymenolobium*), cordada o auriculada (Bignoniaceae), elíptica (*Guaiaecum*), lanceolada (*Annona*), abobada (*Casuarina*), oblonga (*Erythroxylum*), escamosa (catáfilos, *Lecythis*), trifoliada (*Bursera simaruba*) y oblonga y planoconvexa (*Dipteryx*). Muchos cotiledones tienen pecíolo, pero otros son sésiles o semisésiles.

De Vogel (1980) propone tres tipos de cotiledones desde un punto de vista funcional: almacenaje, haustorial y fotosintético durante la germinación. Numerosas semillas cotiledospermas tienen cotiledones largos, carnosos y ricos en reservas almacenadas (Ej. *Anacardium*, *Aspidosperma*, *Brosimum*, *Calophyllum*, *Carapa*, *Cojoba*, *Dipteryx*, *Enterolobium*, *Guarea*, *Hymenaea*, *Hymenolobium*, *Mangifera*, *Manilkara*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Pachira*, *Pentaclethra*, *Persea*, *Prioria*, *Quercus* y *Sclerolobium*). En muchos casos, el embrión almacena nutrientes en los cotiledones y el hipocótilo, y el embrión completo es grueso y carnoso.

La existencia de *cotiledones haustoriales* asociados a una germinación hipogea (plántula criptocotilar) fue bien documentada por Heckel (1898), quien describió la germinación de *Ximenia americana* (Olacaceae). Este tipo de cotiledón está presente en muchas familias (Celastraceae, Olacaceae, Myristicaceae). En *Myristica*, *Virola* y *Otoba*, el embrión rudimentario se desarrolla divergente de las láminas cotiledonares que son largas, sumamente delgadas y altamente vascularizadas (Flores y Rivera, 1989a; Flores, 1992c, 1999). Los haces vasculares tienen numerosas transferencias de células para un rápido transporte. En *Compsoeura*, los cotiledones son haustoriales pero su estructura es más compleja. Las Olacaceae (*Ximenia americana*, *Minquartia*

guianensis) tienen embriones pequeños los cuales desarrollan cotiledones haustoriales con láminas largas, bien vascularizadas y usualmente coloreadas de rosado o violeta (Figs. 154-158).

Cotiledones verdosos son comunes en muchas semillas (Dahlgren, 1980; Janzen, 1982; Yakolev y Zhukova, 1980). Janzen (1982) en su estudio de 74 especies del bosque tropical seco de Costa Rica, encontró que 55 % de los embriones en desarrollo desde árboles hasta arbustos y herbáceas, son clorofilicos. Los cotiledones, las radículas y el hipocótilo eran verdes. La cubierta seminal era blanca y transparente, y el pericarpo del fruto era verde. En semillas con secado de maduración y dormancia, los embriones se convirtieron en no clorofilicos al final del periodo de maduración. Janzen (1982) sugiere que la etapa clorofilica es importante en el desarrollo del embrión y añade diferentes variables a la compleja interacción de los frutos a las semillas, dado la forma del fruto y la semilla son seleccionadas para incrementar la exposición del embrión a la luz solar. *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Terminalia oblonga*, *Ateleia herber-smithii*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Gliricidia sepium*, *Haematoxylum brasiletto* H. Karst., *Piscidia carthagenensis*, *Licania arborea*, *Calycophyllum candidissimum* y *Simarouba glauca* DC son ejemplos de árboles que tienen semillas con embriones clorofilicos. En algunas especies (Ej. *Inga*, *Dipteryx*) los embriones con cotiledones carnosos son verdes durante la germinación. En otras, los cotiledones foliáceos se tornan clorofilicos cuando la inicia la germinación. En muchos casos aumentan en tamaño (Ej. *Vochysia*, *Qualea*, *Simira maxonii*) (Figs. 112 y 132). En *Pentaclethra maculoba* (germinación hipogea – plántula criptocotilar), los cotiledones rompen la cubierta seminal y se abren como si fueran válvulas.

La cubierta seminal permanece adherida a la superficie abaxial de los cotiledones, pero la superficie adaxial se torna verde y fotosintética. Estos cotiledones tienen dos funciones: almacenaje y producción de fotosintatos. Cuando asumen la función fotosintética, los cotiledones incrementan su tamaño, cambian en textura y desarrollan un estoma en el extremo distal de la lámina cotiledonal (Flores y Rivera, 1989a). *Smira maxonii* (Rubiaceae) muestra un patrón diferente. El embrión es espatulado y blancuzco, pero cuando inicia la germinación, las láminas cotiledonares se extienden y se tornan de color verde. A medida que expansión de la lámina cotiledonar progresa, ésta se empieza a arrugar debido a que la testa limita su expansión. Finalmente, la presión que se ejerce sobre la cubierta seminal hace que ésta se rompa y los cotiledones se liberen (Figs. 152 y 153).

En muchas especies, las yemas cotiledonares pueden desarrollarse aún si el epicótilo ha sido dañado por herbívoros u otros factores. Este fenómeno es frecuente en las Meliaceae (*Carapa*, *Guarea*), Fabaceae (*Cojoba*, *Pentaclethra*) y Fagaceae (*Quercus*). Sin embargo algunas especies tienen más de una simple yema axilar (Ej. *Swietenia*, *Carapa* y *Pentaclethra maculoba*). Los ejes cotiledonales y las hojas de *P. maculoba* tienen una serie de yemas accesorias descendientes, las cuales se desarrollan en un orden predeterminado para generar un tallo el cual asume la dominancia apical (Flores y Rivera, 1989b). Estas yemas tienen significancia ecológica dado que garantizan una tasa alta de supervivencia de las plántulas, aún en el caso de condiciones limitantes impuestas por la depredación y otros factores en el estrato inferior del bosque.

Un caso particular que requiere más investigación es la capacidad de los cotiledones de *Gustavia superba* (Lecythidaceae) de regenerarse (Harmas *et al.*, 1997). Los cotiledones removidos de plántulas jóvenes fueron capaces de regenerar raíz y tallo. Esta capacidad representa una ventaja para las especies dado que los roedores depredan frutas, semillas y plántulas, como en la mayoría de las plántulas de Lecythidaceae, las cuales se encuentran expuestas en alto grado al ataque de herbívoros en el bosque.

Protofilas.

Son las hojas juveniles de las plantas. En la plántula se llaman catafilas o eofilas.

Catafilas. Derivado del griego *cataphyllum*, significa hojas pequeñas. Las catafilas son las hojas inferiores entre los cotiledones y las eofilas. Son formas reducidas y más simples que las megafilas y, en general, son escamosas, membranosas, hialinas, coriáceas y de color marrón. Usualmente carecen de clorofila. Las escamas de las yemas invernantes o pérulas, al igual que los tallos subterráneos son también llamados catafilas (Font Quer, 1977). Las catafilas son encontradas frecuentemente en el epicótilo de muchas plantas (Ej. *Carapa*, *Swietenia*, *Pentaclethra*, *Lecythis*, *Eschweilera*, *Calophyllum*, *Pseudolomedia* y *Mappia*). Su tamaño, forma y complejidad estructural usualmente incrementa alrededor del eje en dirección acropétala. En muchas especies se caen en las etapas tempranas de desarrollo.



Figura 152

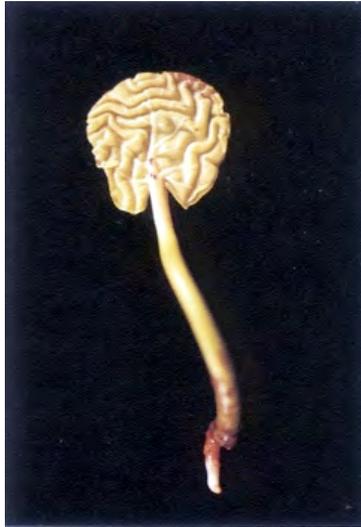


Figura 153



Figura 154



Figura 155



Figura 156



Figura 158

Eofilas. El término significa precoz u hojas juveniles. Tomlinson (1960) definió eofilos como las primeras hojas con color verde y láminas expandidas. En muchas plántulas, una o varias catafilas preceden los eofilos. Familias como Anacardiaceae, Bignoniaceae, Fabaceae (Caesalpinioideae, Mimosoideae, Papilionoideae), Meliaceae y Sapindaceae, tienen plántulas con series transicionales de hojas entre las eofilas y las megafilas. La variación (heterofilia) en las series puede ser constante o variar entre plántulas de la misma especie. Cambios abruptos y carencia de seriación es común en especies como *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae). Las plántulas de esta especie y de *Hymenolobium mesoamericanum* (Fabaceae-Papilionoideae) tienen eofilas peripinadas, similares a las megafilas (Duke, 1969). Otras especies como *Bursera simaruba*, tienen cotiledones trifoliados, eofilos simples y megafilas complejas. Aún otras como *Tilia* tienen cotiledones lobulados seguidos de eofilas y megafilas

con láminas simples (Duke, 1969). Algunas plántulas tienen eofilos que son más dentados o más lacerados que las megafilas (*Cordia*, *Casearia*, *Hasseltia*, *Poulsenia*, *Quercus* y *Rapanea*)

Metafilas.

Son las hojas típicas de las plantas adultas y de manera común morfológicamente diferentes de las protofilas. La hoja típica tiene una lámina o limbo, un pie o pecíolo y una base foliar. El pecíolo puede estar ausente (hoja sésil) o puede ser corto y reducido (semisésil). El pecíolo participa en el transporte de sustancias, soporte de la lámina foliar y situándola en posición favorable para captar la luz solar. En varias especies la lámina no se desarrolla y el pecíolo puede tener espinas, órganos trepadores o zarcillos. En algunas especies, los pecíolos laminares (filodios) substituyen la lámina foliar. *Acacia heterophylla* y *A. mangium* Willd. muestran una serie de transiciones de hoja a filodios.



Figura 157

Las hojas pueden ser simples o compuestas. En las hojas simples, la lámina no se divide en unidades menores. En las hojas compuestas, la lámina se divide en folíolos o pinnas (Fig. 159). La lámina foliar varía en tamaño, forma, textura y otras características. La forma varía de lineal a circular, con una gran riqueza de variación en la lámina, el borde y la base (Figs. 160-163). Familias como las Casuarinaceae (*Allocasuarina*, *Casuarina*) tienen metafilos enrollados, gamofilos (concrecencia congénita) reducidos y escamosos. Las gimnospermas tienen varios tipos. La más conocida es la acícula (aguja) típica de *Pinus*. En otras gimnospermas las hojas son grandes y de diferentes formas. Podocarpaceae tiene hojas lanceoladas, lineales u ovals. Las cicadáceas tienen hojas pinnadas; *Bowenia* tiene hojas bipinnadas, mientras que la de *Ginkgo biloba* son en forma de abanico.

En las hojas compuestas, los folíolos (o pinnas) pueden crecer de un punto central, como en el caso de *Tabebuia* o *Ceiba*, formando hojas palmadas compuestas; si se forman en pares alrededor del raquis como en *Spondias*, *Simarouba*, *Enterolobium* y *Samanea saman*, la hoja es pinnada-compuesta. La hoja con pinna terminal es imparipinnada; si se carece de pinna terminal, la hoja es paripinnada. Cuando las hojas compuestas tienen subdivisiones más complejas, emergen ejes secundarios y el raquis es llamado raquial, y las pequeñas láminas son llamadas foliolulos o pínulas. Los foliolulo o pínulas pueden ser sésiles, semisésiles o tener un peciolulo. En la base del peciolo puede encontrarse un engrosamiento basal llamado pulvinulo (Ej. *Sloanea*, *Elaeocarpaceae*). El peciolulo puede tener doble pulvinulo como en *Protium* (Burseraceae) El pulvino y pulvinulo es común en Fabaceae y está relacionado con nictinastia (Satter y Galston, 1981; Satter *et al.*, 1997; Satter *et al.*, 1981; Simon *et al.*, 1976a, 1976b).

La textura y consistencia de la lámina de la hoja puede ser cartilaginosa, (dura, fuerte o flexible), crustacea (dura, delgada y quebradiza), coriácea (dura, gruesa y fuerte como el cuero), cartáceo (fina y opaca como papel), membranosa (fina, semitranslúcida, como una membrana), o hialina (delgada y translúcida). Algunos cotiledones y hojas, carecen de tricomas y son llamados glabras; otros tienen indumentos o vestiduras. Aquellos que tienen tricomas pueden ser pubescentes (pelos o tricomas cortos y suaves), pilosos (tricomas suaves y ondulados), pulberulentos (mínimamente pubescentes, como polvo), velutinosos (tricomas densos y rectos, largos y suaves), flocosos (tricomas densos y apretados en parches o mechones), hirsutos (tricomas muy rígidos), híspidos (tricomas muy largos y rígidos), lanados (tricomas largos y entretejidos), papilosos (con papilas), sericáceos

(tricomas largos y sedosos, comúnmente apretados), acordonados (tricomas agudos, gruesos, doblados con bases anchas), tomentoso (tricomas densos, gruesos y entretejidos). Los tipos de tricomas pueden ser usados con propósitos taxonómicos. La vestimenta puede ser ferrosa, blancuzca, grisácea, dorada, rojiza, o incolora.

Los cotiledones y metafilos pueden ser estipulados o exestipulados. Los estipulados son los apéndices laterales que emergen de ambos lados de la base foliar. Su desarrollo regularmente precede la lámina foliar. Estos pueden estar conectados a la base foliar (adnados) o ser libres. La mayor parte son pequeños y escamosos, aunque algunos son foliáceos, o modificados como espinas (*Robinia*, *Acacia*) y algunos forman glándulas. Cuando las hojas son opuestas o enrolladas, las estípulas contiguas se fusionan y forman una estípula interpeciolar como en Rubiaceae (*Coffea*, *Randia*, *Hamelia*, *Cinchona* y *Psychotria*) o una ócrea (base ocreal) por concrecencia congénita y elongación longitudinal como en las Poligonaceae (Fig. 162). Las estípulas deciduas dejan cicatrices estipulares en ambos lados de la base de la hoja. Cuando las estípulas son estrechas y tienen un ápice agudo se llaman lacinadas.

Profilas.

Son las primeras hojas de las yemas laterales que dan lugar a las ramas. En las dicotiledóneas hay un par de profilas transversales al eje de la rama; en las monocotiledóneas hay una profila paralela al eje principal. Las dos profilas en las dicotiledóneas son comúnmente opuestas y pueden tener formas reducidas y a veces escamosas. En árboles adultos, algunas especies con ramas florales tienen profilas crescentes que pueden formar estructuras especiales como la cúpula en Fagaceae.

Nervadura foliar

La nervadura de la hoja está formada por un sistema de haces vasculares o venas distribuidas a través de toda la lámina foliar y en estrecha relación con el mesófilo. La venación en la lámina de la hoja tiene valor taxonómico. Las hojas de la mayoría de las dicotiledóneas tienen venas medias y una red de venas progresivamente menores, arregladas en un patrón reticular. Una inspección cercana a las venas menores revela que las areolas áreas del mesófilo en forma de pequeñas isletas, limitadas por venas que se intersectan y que contienen venas pequeñas o ramificadas, terminan libremente en el mesófilo. La siguiente clasificación es una modificación de Hickey (1974) (Fig. 164).

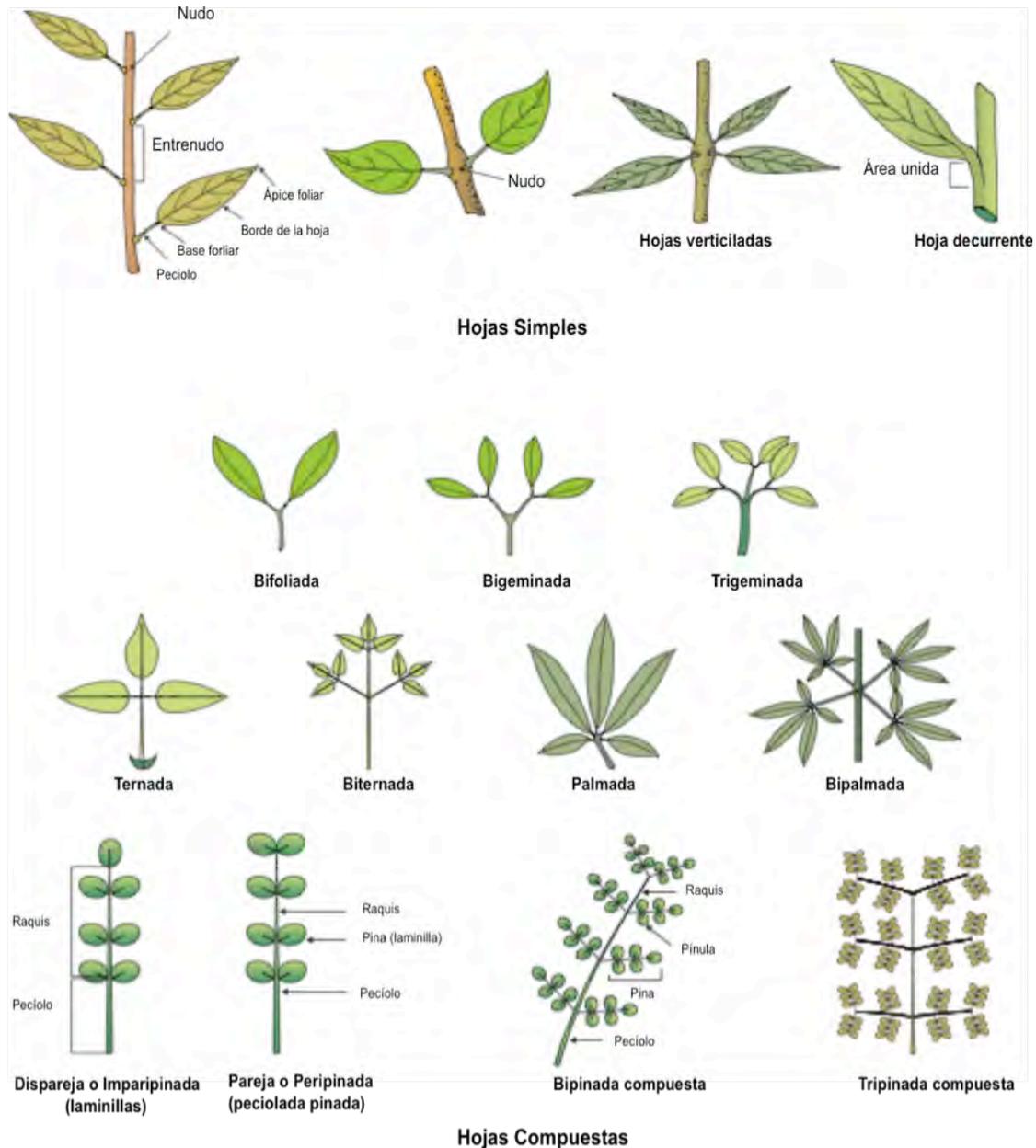


Figura 159. Hojas simples y compuestas

Pinnada

Una vena media es el origen de las principales venas laterales.

Craspedódroma: todas las venas secundarias terminan en el margen de la lámina. Pueden ser simples (todas las venas secundarias y sus ramificaciones terminan en el margen), semicraspedódromas (ramificaciones secundarias dentro del margen, una ramificación termina en el margen y las otras se unen a las venas superadyacentes secundarias), o mixtas (una combinación de los dos tipos anteriores).

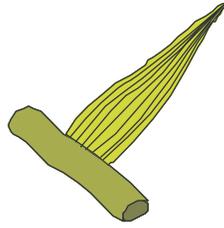
Camptódroma: las venas secundarias no terminan en el margen. Hay cuatro subtipos.

(1) **Broquidódroma:** Las venas secundarias se juntan en una serie de arcos prominentes, formando una vena pseudo-marginal.

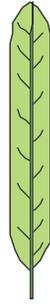
(2) **Eucamptódroma:** Las venas secundarias se arquean hacia arriba, y disminuyen gradualmente de manera distal hacia los márgenes, conectándose a las venas superadyacentes secundarias, a través de una serie de venas entrecruzadas sin llegar a formar bucles marginales conspicuos.



**En forma de aguja
(acícula)**



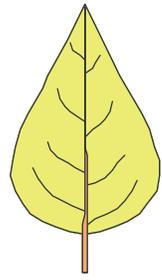
En forma de punzón



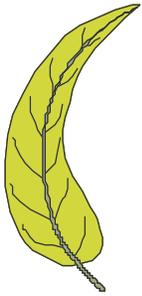
Lineal



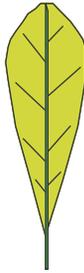
Lanceolada



Ovada



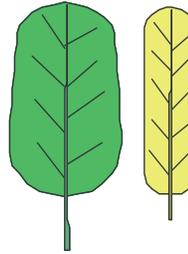
Falcada



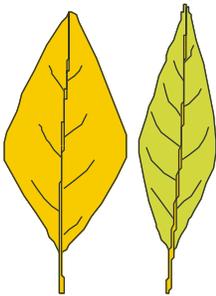
Obovada



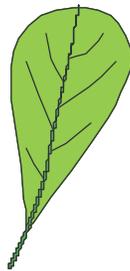
Oblonga



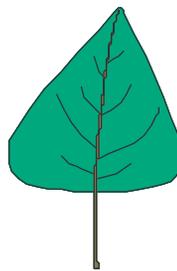
Oval



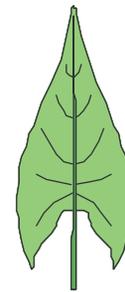
Elíptica



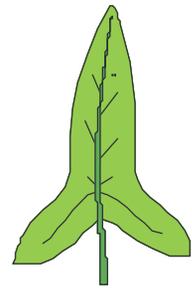
Espatulada



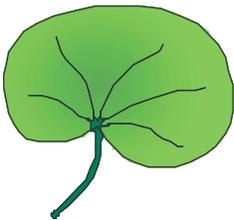
Deltoide



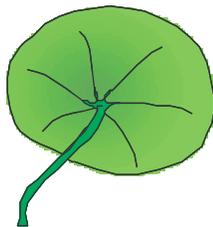
Sagitada



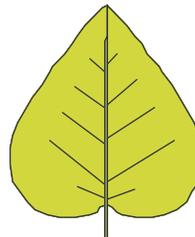
Hastada



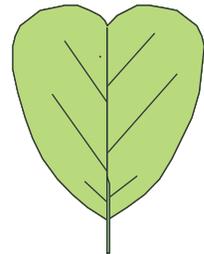
Peniforme



Peltada

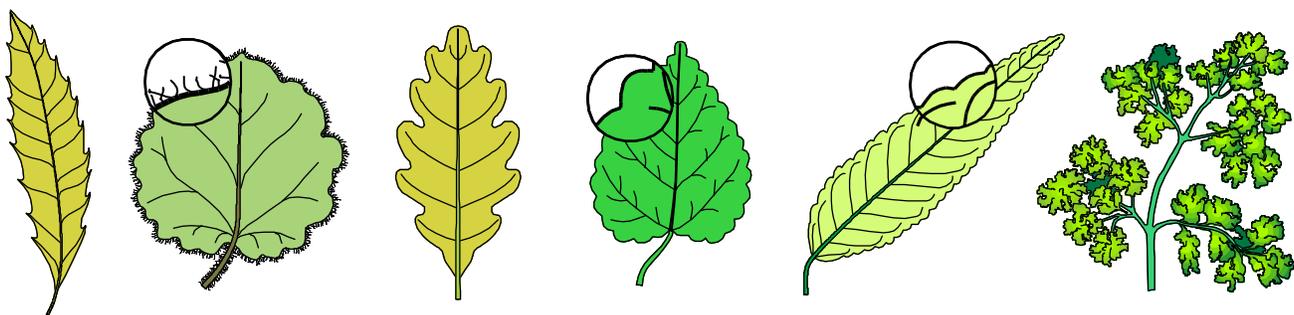


Cordada



Obicordada

Figura 160. Forma de las hojas



Aculeado

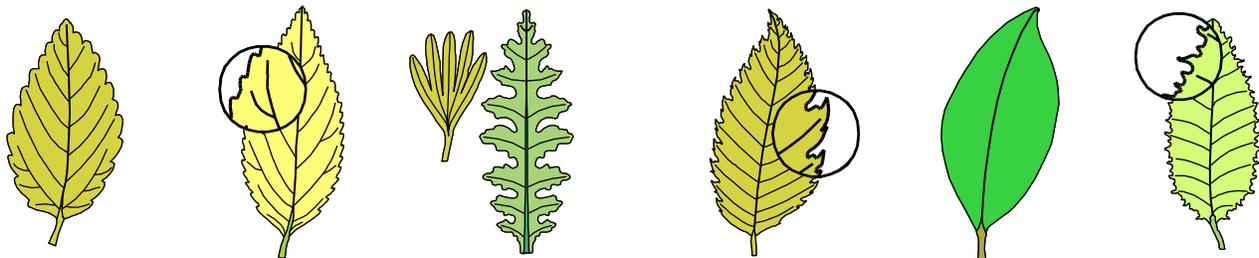
Ciliado

Hundido

Crenado

Crenulado

Crispado



Dentado

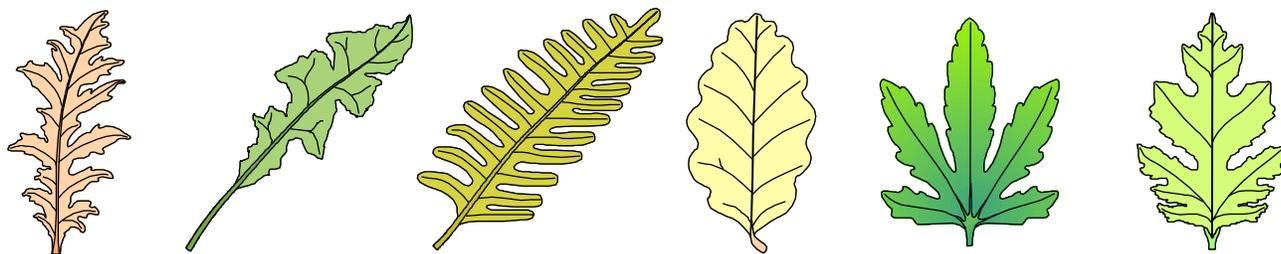
Denticulado

Dividido

Doble serrado

Entero

Eroso



Inciso

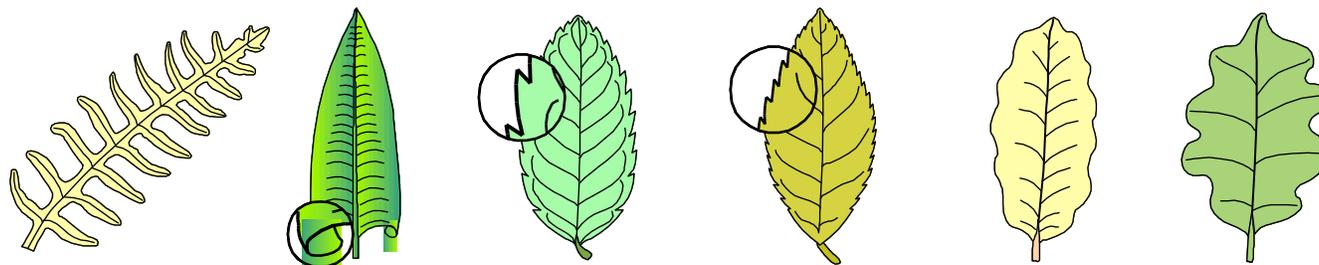
Lacerado

Lacinado

Lobado

Palmatífido

Partido



Pinatífido

Revoluto

Serrado

Serulado

Sinuado

Ondulado

Figura 161. Márgenes foliares

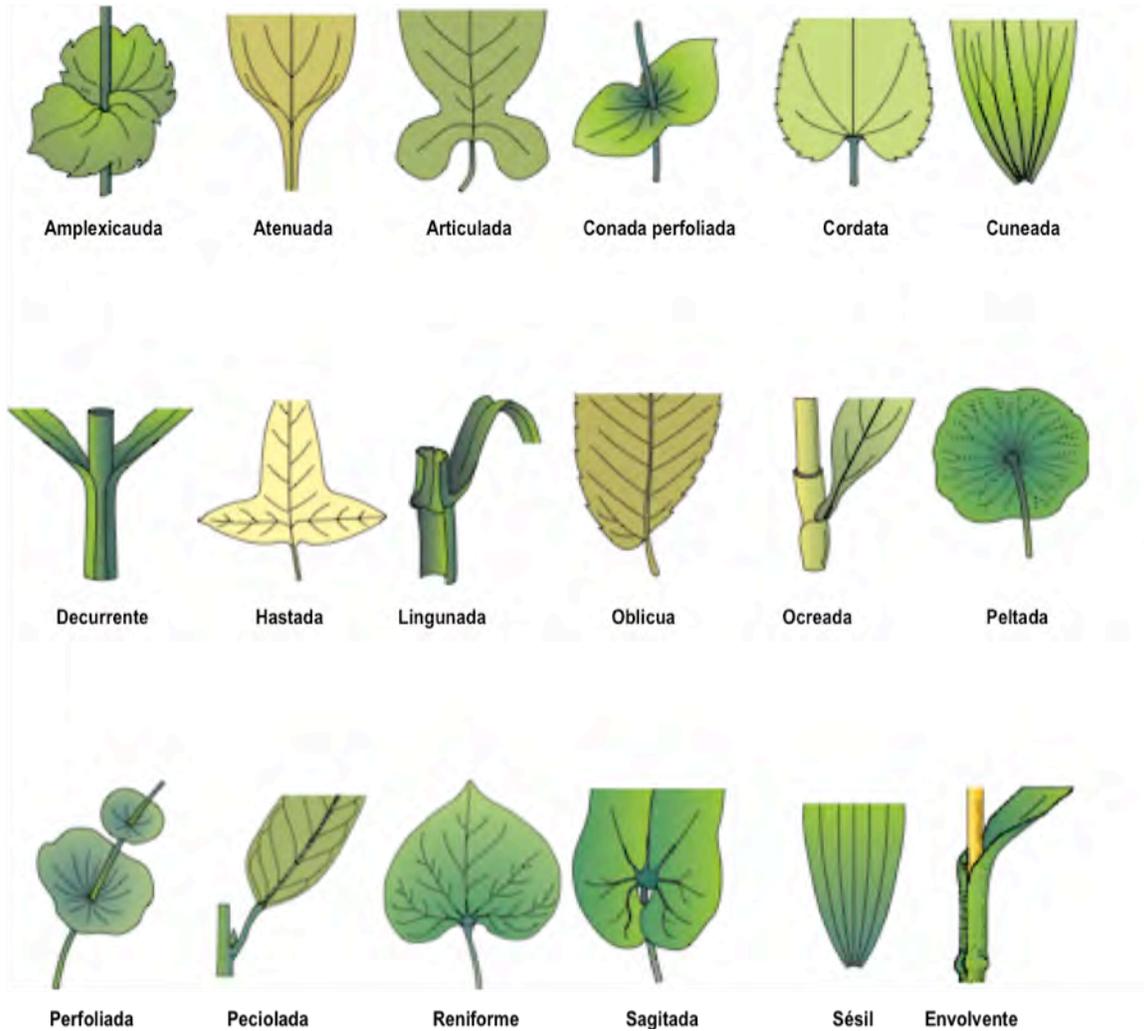


Figura 162. Tipos de base foliar y de su unión con las hojas (Tomado de Bradford, 1974).

(3) **Reticulódroma:** venas secundarias que pierden su identidad hacia el margen de la hoja, debido a la repetida ramificación, formando una retícula.

(4) **Cladódroma:** las venas secundarias se ramifican libremente hacia el margen.

Hifódroma: sólo hay una vena primaria (media), la cual puede estar oculta o ser rudimentaria.

Estriadódroma

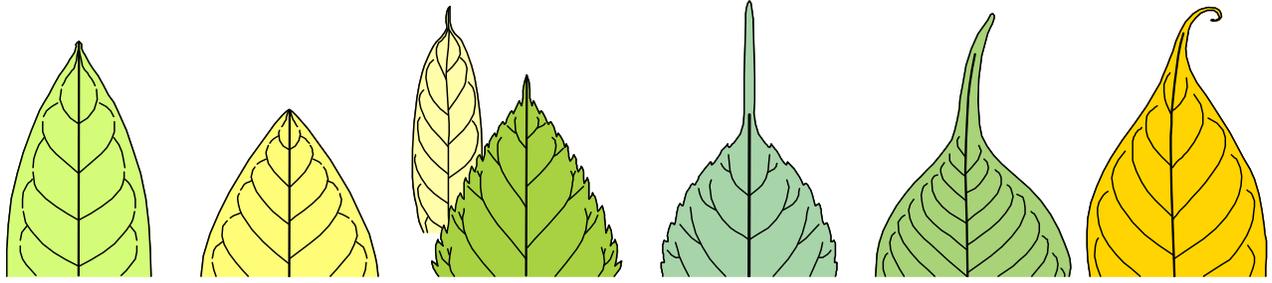
Este tipo fue llamado paralelódromas por Hickey (1974); sin embargo como en la venación descrita por Troll (1957) para las monocotiledóneas, las venaciones mayores que se originan de la base foliar no son equidistantes a lo largo de su curso, y son progresivamente anastomosadas hacia el ápice. Este tipo de venación fue llamado estriado-cerrado por Troll.

Campilódroma

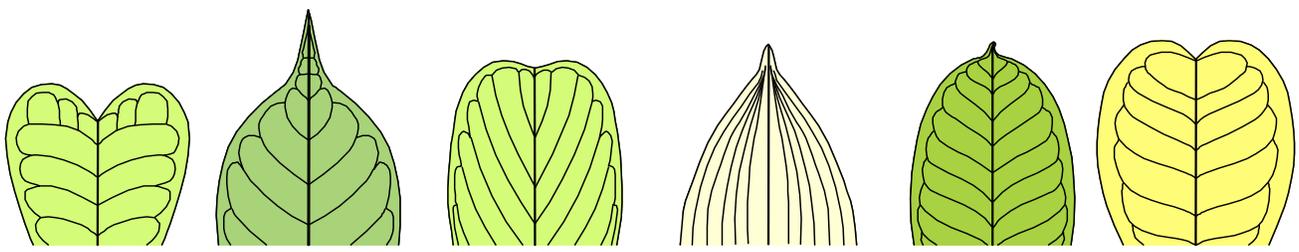
Tienen varias venas primarias o ramificaciones de éstas que se originan cerca o en un sólo punto y se extienden hacia arriba, formando arcos curvos antes de la convergencia en el ápice.

Acródroma

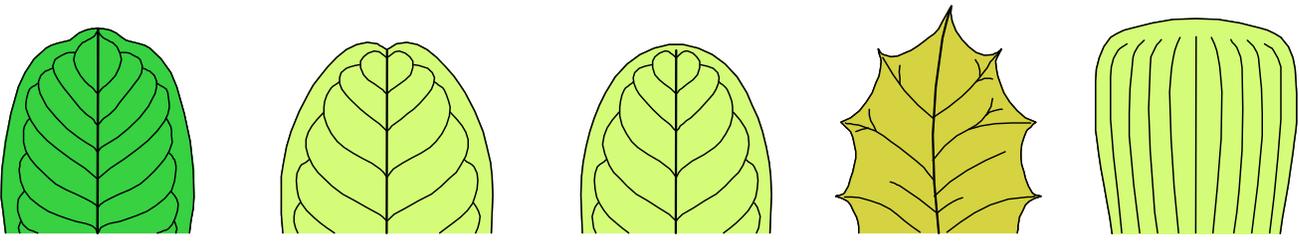
Tienen dos o más venas primarias o secundarias bien desarrolladas, que se extienden en arcos convergentes hacia el ápice. Su origen en la base de la lámina puede ser basal o suprabasal; el desarrollo de las venas laterales puede ser perfecto o imperfecto (incompleto).



Acuminado Agudo Apiculado Aristado Caudado Cirroso



Hendido Cuspidado Marginado Macronado Macronulado Abcordado



Obtuso Retuso Redondeado Espinoso Truncado

Figura 163. Tipos de ápices (Tomado de Bradford et al, 1974).

Actinódroma

Tienen tres o más venas primarias que divergen radialmente de un mismo punto.

Palinactinódroma

Las venas primarias tienen uno o más puntos subsidiarios de radiación encima del punto más bajo. Puede ser basal o suprabasal. El desarrollo puede ser perfecto (marginal o reticular), imperfecto (marginal, reticular) o flabelado.

El tipo más común en las hojas monocotiledóneas es el estriado cerrado. En algunas familias las venas laterales divergen y forman un patrón estriado-arqueado, en otras un patrón estriado-pinnado (Fig. 165). Las hojas aciculares de las gimnospermas (*Pinus*) tienen uno o dos haces vasculares. En otras con hojas pinnadas, las hojas tienen una sola vena como en *Cycas*, una venación pinnada como en *Stangeria* o con venas con ramificaciones dicotomas como en *Ceratozamia mexicana*. Algunas especies como *Gingko biloba*, *Cicaeaster* y *Kingdonia* tienen venación dicotoma (Foster y Gifford, 1974) (Fig. 164).

Las cotiledóneas pueden tener algunos de estos tipos; frecuentemente su venación es simple y puede diferir del tipo encontrado en metafilos. Los eofilos pueden tener un tipo intermedio o transicional.

VARIACIONES EN EL DESARROLLO DE LA PLÁNTULA

El tiempo de desarrollo de la plántula, visible o invisible (dentro de la semilla antes de que la raíz emerja), varía entre especies. Los siguientes cinco ejemplos muestran las numerosas variaciones cronológicas y morfológicas que existen en el desarrollo de la plántula, y aunque se establecen patrones generales, cada semilla y plántula es única.

Dipteryx panamensis tiene un embrión largo y una plúmula bien desarrollada. La germinación visible (emergencia de la raíz) comienza a los 10 días (Fig. 166). Las dos válvulas endocárpicas se abren a lo largo de la sutura dorsal y ventral y la testa se rompe a lo largo de la línea rafal-antirafal. Un hipocótilo verdoso comienza a desarrollarse entre 13 y 15 días y eleva la plúmula, la cual encierra las válvulas parcialmente abiertas. Los eofilos son compuestos y pinnados con foliolos estipulados. La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar (Flores, 1992a)

Calophyllum brasiliense tiene un embrión largo y bien desarrollado, con cotiledones que son gamocotilos en las tres cuartas partes distal, y cóncavos adaxialmente en el cuarto basal. La plúmula está encerrada en esta minúscula cavidad. El eje del embrión está pobremente desarrollado. La germinación visible comienza entre 16 y 18 días, y la emergencia de la plúmula requiere la formación y la extensión de los pecíolos cotiledonares (Fig. 167). El hipocótilo es vestigial. El epicótilo produce varios catafilos deltoides antes de desarrollar los eofilos. La germinación es hipogea y la plántula es criptocotilar (Flores, 1994b).

Viola koschnyi y *Miconia guianensis* tienen un embrión minúsculo y un endospermo masivo, rico en lípidos (Figs. 168-169); en *V. koschnyi* el endospermo es ruminado. En ambas especies, el embrión tiene un periodo largo e intenso de desarrollo dentro de la semilla antes de que la raíz emerja. Ambos embriones desarrollan cotiledones haustoriales y pecíolos cotiledonares que propelen la plúmula. Ambas especies tienen plántulas criptocotilares. Aunque el proceso es similar en ambas especies, la plántula de *V. koschnyi* se desarrolla más rápidamente. En ambas la germinación es epigea y la plántula es criptocotilar (Flores 1992c, 1994e).

El desarrollo de la plántula de *Lecythis ampla* se da de manera lenta. El embrión es grande y la cavidad seminal entera se encuentra llena con un hipocótilo masivo. La radícula y la plúmula son reducidas a una pequeña masa de células meristemáticas en el extremo opuesto del hipocótilo. La radícula se forma entre 35 y 40 días después de sembrar, y la raíz emerge a los 45 días. Algunas veces una raíz adventicia emerge antes de la raíz principal. El desarrollo de la plúmula comienza a los 7 meses y es muy lento. Los cotiledones son estructuras color verde y escamosos (Fig. 170). Algunas catafilas se producen antes de las eofilas. La germinación es hipogea y la plántula es fanerocotilar.

ECOLOGÍA DE LA PLÁNTULA

La ecología de la plántula es sólo parcialmente conocida y muchos factores afectan el desarrollo de la plántula y su supervivencia. Estos factores incluyen la composición del espectro lumínico, la presencia de sombra, el tipo de suelo, la falta de herbívoros y las asociaciones de bacterias y hongos.

La composición del espectro lumínico afecta la germinación de la semilla y el desarrollo de la plántula. En los bosques, la copa de los árboles modifican la composición del espectro solar dado que las hojas absorben la radiación fotosintética activa (400 a 700 nm), pero permiten que la radiación infrarroja cercana (700 a 3000 nm), la cual penetra al estrato inferior (Fetcher *et al.*, 1994). El radio de la radiación infrarroja (R/FR) disminuye con claros a 1.22, con huecos en el bosque a 0.90 y en manchones solares bajo el dosel a 0.87, y con luz difusa bajo el dosel a 0.40 (Fetcher *et al.*, 1994). La El dosel también proporciona diferencias en temperatura y humedad en los diferentes microambientes del bosque (Fetcher *et al.*, 1994).

Las plántulas en muchos árboles tropicales no toleran la sombra (heliofitas) y se desarrollan sólo en los claros del bosque; otras son indiferentes a la sombra y pueden desarrollarse bajo completa sombra (tolerantes esciofitas). Algunas son parcialmente tolerantes a la sombra, pero necesitan luz para desarrollarse completamente (esciofitas parciales); estas pueden sobrevivir en la sombra, pero necesitan luz para desarrollarse completamente (Barton, 1984; Clark, 1994; Clark y Clark, 1984; Finegan, 1991).

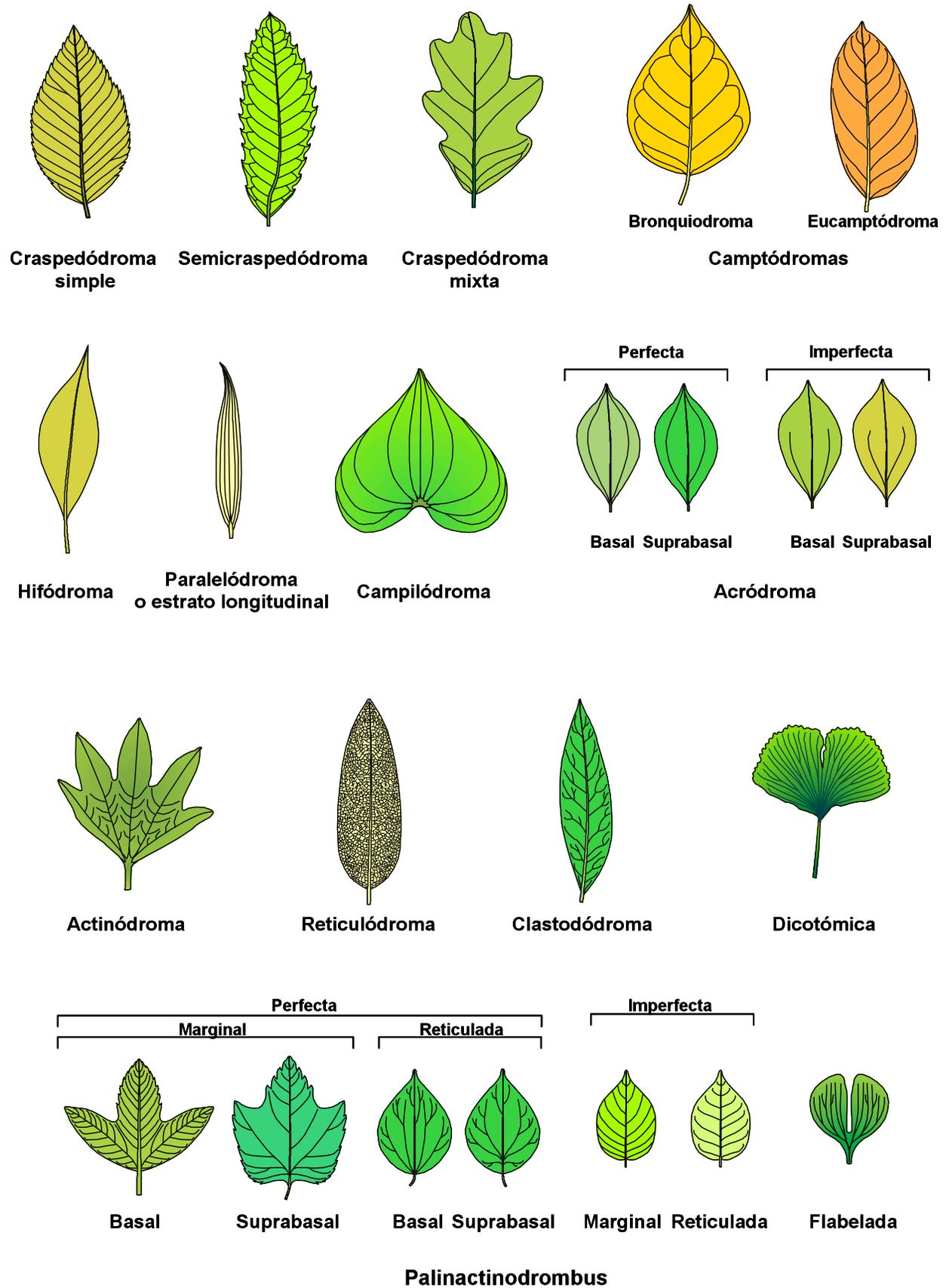


Figura 164. Tipos de nervaduras en dicotiledóneas (Tomado de Hickey, 1974).

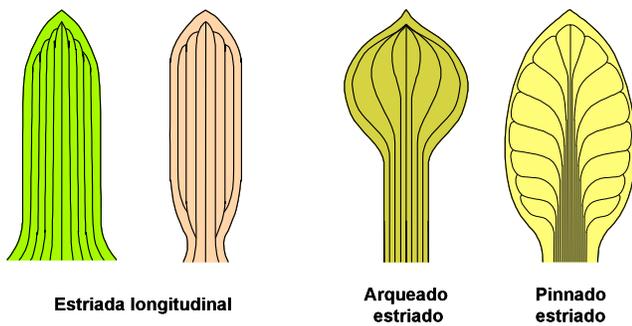


Figura 165. Tipos de nervadura estriada en monocotiledóneas (Tomado de Foster y Gifford, 1974).

Las heliofitas del bosque natural pueden ser efímeras o duraderas. Las efímeras son pioneras con un período de vida corto; tienen madera clara y suave con un crecimiento rápido y ocupan los claros del bosque (*Ochroma*, *Cecropia*). Aproximadamente 10 años después, las heliofitas duraderas comienzan a dominar. Estas especies viven más tiempo y producen mejor madera. Las esciofitas parciales se establecen después, seguidas por las esciofitas (Finegan 1991). Las esciofitas crecen más lentamente y viven por más tiempo que las esciofitas parciales. La incidencia de especies intolerantes a la sombra es alta en diferentes estratos de los bosques, e incrementa hacia el dosel. En “La Selva”, Sarapiquí en Costa Rica, las especies intolerantes a la sombra constituyen el 71 % de las especies en el dosel, el 48 % en el subdosel y el 39 % en el infradosel, (Hartshorn, 1980).

Aunque el comportamiento de la plántula en los bosques es una consideración importante para el manejo y regeneración de los bosques, la grande diferencia ecológica de las plantaciones, involucra

diferentes e inesperadas respuestas, lo cual limita su éxito. Veintitrés especies nativas plantadas en bloques experimentales cerca de la comunidad de San Miguel de Sixaola, Talamanca, Costa Rica, mostraron que las plántulas de algunas especies no sobreviven bajo las sombra del bosque; algunas experimentaron una tasa de mortalidad alta, bajo el pleno sol; mientras que otras fueron indiferentes a los niveles y calidad de la luz, floreciendo en todos los tratamientos. Bajo completa luz solar, la mayoría de las plántulas mostraron un crecimiento longitudinal mayor y altos incrementos en diámetro. Especies como *Dalbergia retusa*, *Dipteryx panamensis*, *Rollinia pittieri*, *Virola koschny*, *Genipa americana*, *Terminalia amazonia* y *T. oblonga* crecieron mejor a pleno sol; en sombra parcial, los árboles juveniles fueron más pequeños y delgados, pero aún así sobrevivieron bien. *Cordia alliodora* fue la única especie que creció mejor bajo sombra parcial; sin embargo, no sobrevivió en sombra total. *Virola sebifera* fue la única especie que creció bien bajo sombra total o parcial (Rodríguez y Van Andel, 1994).

Muchas de las especies establecidas en plantaciones que crecen bien a pleno sol en los bosques naturales, se comportan como esciofitas parciales. Bajo condiciones naturales, no pueden competir con trepadoras, malezas u otros árboles pioneros o arbustos en espacios abiertos; en plantaciones, la competencia es reducida debido a la limpieza periódica del terreno (tres o cuatro veces al año). En el bosque, las especies sobreviven bien bajo sombra parcial, pero su crecimiento es lento (altura y diámetro).

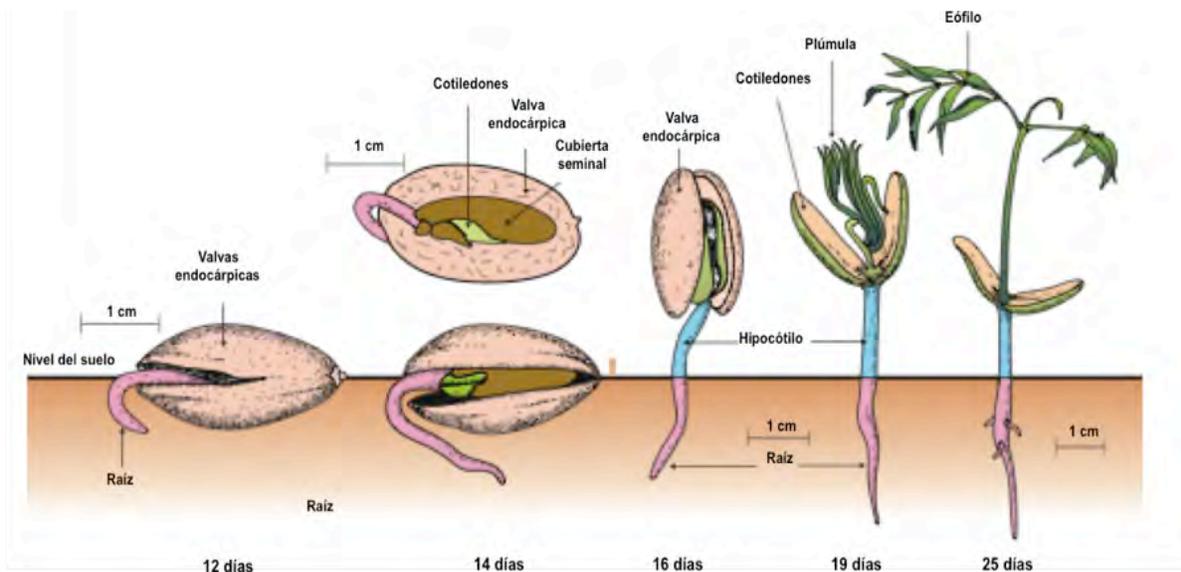


Figura 166. Desarrollo de la plántula de *Dipteryx panamensis*. Germinación epigea; la plántula es fanerocotilar.

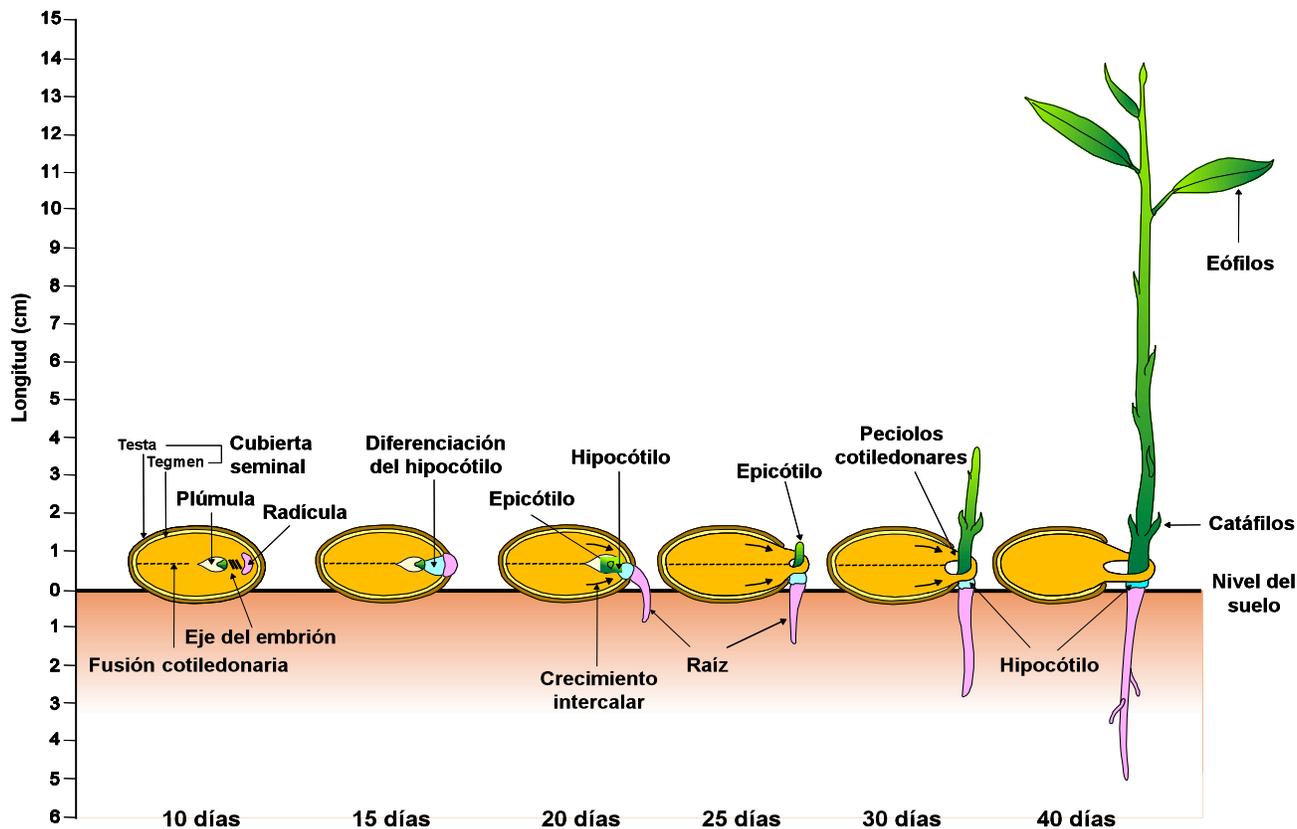


Figura 167. Desarrollo de la plántula de *Calophyllum brasiliense*. Germinación hipogea; la plántula es criptocotilar.

Por otro lado, las heliofitas compiten con las plantas trepadoras y malezas por la poda natural (autopoda), desarrollando una densa copa y exfoliando la nueva corteza. Estas diferencias demuestran porqué el comportamiento de la plántula debe ser estudiado en su ambiente natural, en el invernadero, vivero y los diferentes tipos de plantaciones.

El tipo de suelo, especialmente en el ambiente natural, también afecta a las plántulas. Algunas crecen bien en suelos ácidos (oxilófitas), o salinos (halófitas), y otras en suelos arenosos (psamófitas) o rocosos (litófitas, casmófitas). Las diferencias en el suelo pueden afectar la germinación de las semillas, el vigor de las plántulas, el tamaño, dureza y lignificación del tallo; la profundidad del sistema radical; la pubescencia; la susceptibilidad a la sequía, frío o patógenos, y eventualmente la floración o fructificación del árbol maduro (Daubenmire, 1974). Las plántulas pueden estar fuertemente influenciadas por diferencias menores en la composición del suelo, producidas por los claros del bosque o por el efecto local de la copa de los árboles en el suelo (Brandani *et al.*, 1988). Algunas especies tienen requerimientos específicos del tipo de suelo, por ejemplo, *Vochysia ferruginea* Mart., *V. guatemalensis* y *V. allenii* Standl. y L.O. Williams, pueden formar estratos o parches con *Dipteryx panamensis* y *Pentaclethra macroloba*

en suelos arcillosos y ácidos (pH 5.0 a 6.0), con alta concentración de hierro y bauxita (Flores 1992a, 1993b, 1993c, 1994f).

Los herbívoros juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad en los bosques tropicales (Marquis y broker, 1994). Los herbívoros reducen el establecimiento de semillas debajo del árbol madre debido a una intensa depredación (Connell, 1971; Janzen, 1970). Tan grande como sea la densidad de las plántulas bajo los árboles adultos, igual será la depredación por herbívoros y patógenos (Connell, 1971; Janzen, 1970). Esta mortalidad (densidad-dependiente) puede ser común en muchas especies en el bosque, pero las estrategias de crecimiento varían entre especies y afectan la estructura de las poblaciones (Henriques y Sousa, 1989; Oliveira-Filho *et al.*, 1996). En especies como *Xylopia brasiliensis* (Annonaceae), las variaciones en patrones fenológicos y disponibilidad de frutos definen los patrones de forraje, lo que a su vez afecta a los patrones de dispersión de semillas (Loiselle *et al.*, 1996; Oliveira-Filho *et al.*, 1996).

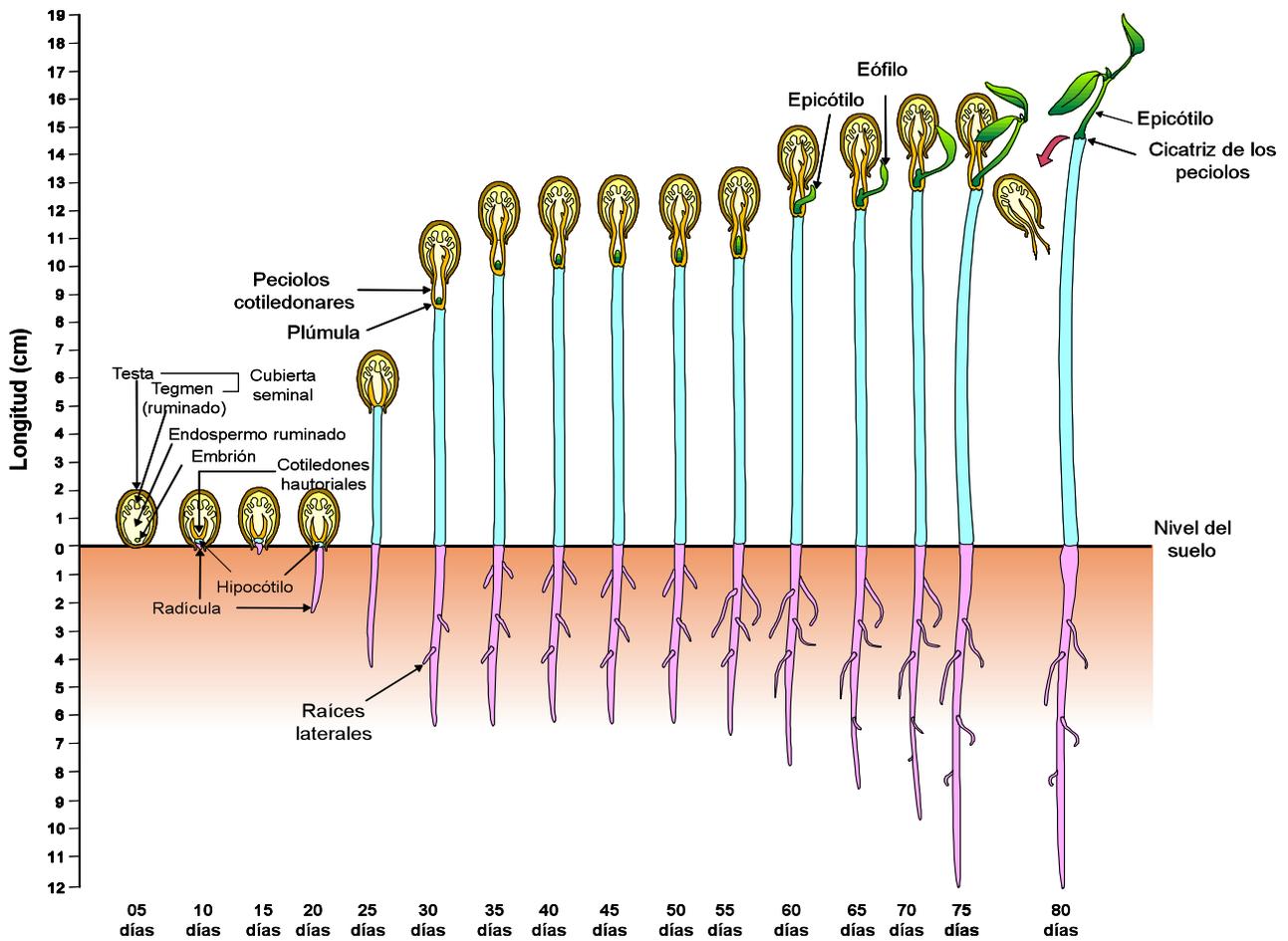


Figura 168. Desarrollo de la plántula de *Vriola* spp. Germinación epigea; la mayor parte de la familia Myristicaceae comparten este patrón.

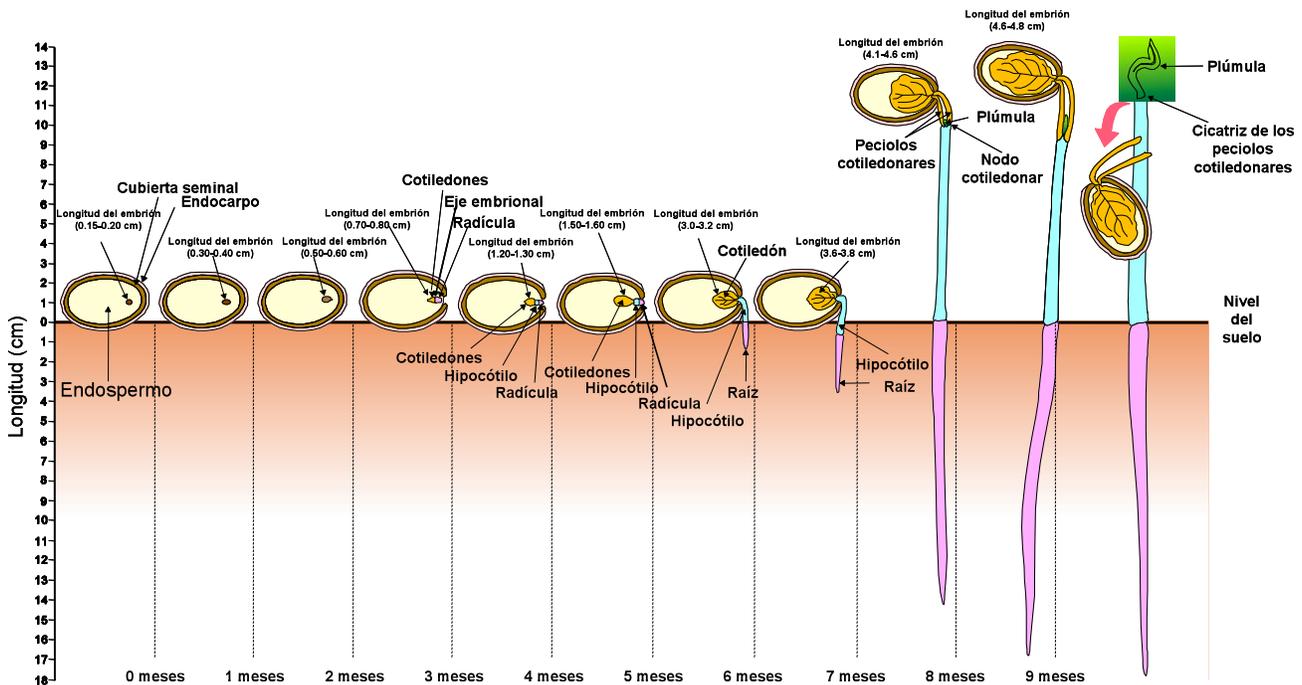


Figura 169. Desarrollo de la plántula de *Minquartia guianensis*. Germinación epigea; plántula criptocotilar.

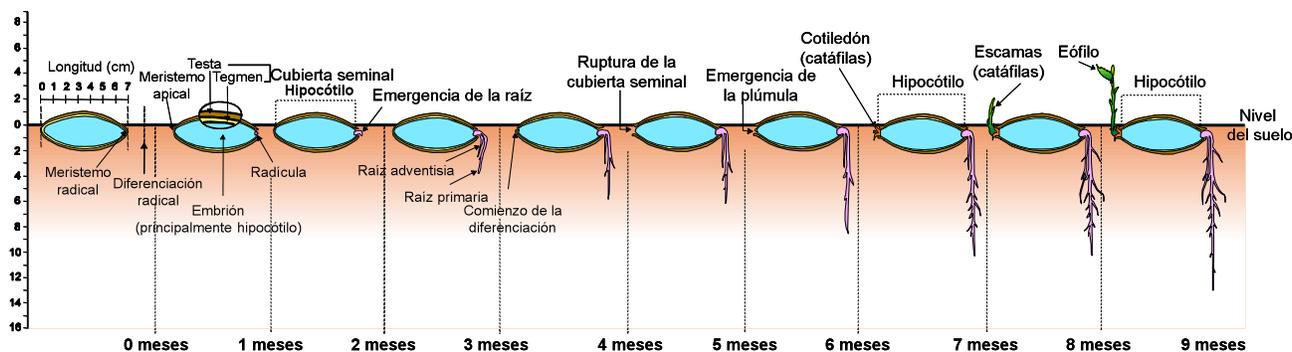


Figura 170. Desarrollo de plántula de *Lecythis* spp. Germinación hipogea; la plántula es fanerocotilar aunque el hipocótilo permanece dentro de la cubierta seminal.

La influencia de herbívoros en la diversidad de las especies en los bosques, puede ser solamente determinada por el estudio de los procesos dinámicos; la restricción de los censos a los patrones de espaciamiento es insuficiente (Clark y Clark, 1984).

En plantaciones de diversas especies forestales del neotrópico, la concentración de herbívoros se intensifica dando como resultado el ataque de las plántulas por hongos. *Colletotrichum* sp. Provoca la destrucción del ápice en *Dipteryx panamensis*; mientras que *Phomopsis*, la mancha foliar de *Virola koschnyi*, y *Nectria* produce la muerte de las plántulas de *Stryphnodendron microstachyum*. Los roedores y otros mamíferos pueden también actuar como depredadores en plantaciones y en el bosque (Ej. venados comen los tallos de las plántulas de *Dipteryx panamensis*, provocando su bifurcación).

La influencia de asociaciones de bacterias (nódulos) y hongos (micorrizas) en la supervivencia y desarrollo de las plántulas es conocida sólo parcialmente. John (1990) propuso que la simbiosis de las micorrizas promueve el desarrollo de las plántulas e incrementa la supervivencia después del trasplante. Debido a que la simbiosis con hongos probablemente está ausente en áreas que serán restauradas, la inoculación de las plántulas puede ser la mejor alternativa (John, 1990). Futuras investigaciones de estas asociaciones pueden incrementar la información necesaria para el uso apropiado de bacterias y hongos en plantaciones tropicales.

COMENTARIO FINAL

Los árboles deben tener polinizadores y dispersores de diásporas (Janzen y Vásquez-Yañez, 1991; Kress y Beach, 1994). El estado de salud y madurez fisiológica del árbol es importante. La expresión sexual en las flores puede ser afectada por la edad del árbol, las condiciones ambientales [nutrición

mineral, factores edáficos, luz (horas de luz, intensidad y calidad), por la temperatura (altas temperaturas promueven plantas masculinas y bajas temperaturas promueve plantas femeninas)], o por la aplicación de reguladores del crecimiento (auxinas, giberelinas) capaces de producir alteraciones sexual (Jackson, 1981; Janzen y Vásquez-Yañez, 1991; Kress y Beach, 1994).

La selección de semillas de árboles forestales es complicada. La forma y tamaño apropiada, las condiciones fitosanitarias y otros parámetros morfológicos son todos necesarios pero insuficientes. Muchas especies tienen polinización cruzada y más de un árbol es necesario para obtener semillas. Algunas hermafroditas o árboles pistilados, nunca producen frutos ni semillas, o son improductivas durante largos periodos de tiempo; por ejemplo, *Hymenolobium mesoamericanum* produce flores y frutos cada 7 u 8 años. La presencia de frutos y semillas antes o después del aprovechamiento forestal (corta de madera), puede ser el único indicador preciso de fertilidad.

La producción de nuevos esporofitos requiere una larga y compleja serie de eventos, comenzando con la inyección floral, seguida de la producción y dispersión de los frutos y semillas, y luego la germinación. El mantenimiento de los bosques tropicales remanentes, la restauración de áreas alteradas y el uso de especies nativas en plantaciones, dependen del conocimiento de la biología y distribución espacial de las especies, la dinámica de las poblaciones y las interrelaciones con los otros elementos del ecosistema.

RECOLECCIÓN

JOHN K. FRANCIS

Investigador Forestal

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Río Piedras, PR

Una de las diferencias más importantes entre los bosques templados y los tropicales es el alto grado de diversidad de especies en estos últimos. Mientras que en un transecto en el bosque templado se pueden encontrar 25 especies arbóreas, en uno del bosque tropical del mismo tamaño es posible encontrar hasta 10 veces ese número. En efecto, hay probablemente más de 50,000 especies arbóreas en los trópicos. Como consecuencia de esta extensa variedad biológica y una amplia gama de climas, condiciones económicas y sistemas políticos, los viveros de árboles tropicales y las organizaciones recolectoras de semillas varían enormemente en su estructura y métodos empleados para recolectar y procesar las semillas. Estos viveros y organizaciones varían en tecnología, contando desde los esquemas de operación más sofisticadas y mecanizadas, hasta pequeños viveros que utilizan solamente mano de obra y materiales fabricados localmente. Todos ellos utilizan medios válidos y necesarios para resolver los problemas específicos de cada situación local.

La recolección de semillas y las operaciones de procesamiento son determinadas por los objetivos que las guían. Los objetivos industriales, como proporcionar materia prima a un molino productivo o satisfacer la demanda de un contrato de exportación,

requieren la producción de abundantes cantidades de semillas con una calidad relativamente alta, de una o de algunas especies. Por lo general, se tiene mucho cuidado para seleccionar o producir semillas de genotipos sumamente productivos. La mayoría de estas organizaciones recolectoras de semillas, tienen suficientes presupuestos y un alto grado de mecanización.

Las empresas que producen semillas para su venta en sus propios países como para la exportación, requieren producir con la más alta calidad posible. Deben contener mínimos desperdicios y estar libres de plagas y de semillas de malas hierbas. Los genotipos superiores obtienen precios superiores, por lo que todos los lotes deben representar un promedio de todos los árboles silvestres de la zona, o ser recolectados de árboles de fenotipos selectos. Existe una presión constante por ofrecer la mayor cantidad de especies posibles, pero el costo tiende a subir junto con el número de especies que se mantiene en las plantaciones. Estas operaciones pueden emplear de una a varias personas, tener diferentes grados de mecanización y estar afiliadas con el gobierno o con el sector privado.

El objetivo más común de la recolección de semillas en los trópicos es poder mantener el suministro a los

viveros forestales locales. Estos viveros son la fuente principal de plantas de árboles dirigida a productores, ciudades, agricultores y organizaciones de conservación y manejo de bosques que usan las plantas con fines ornamentales, agrícolas, agroforestales, de conservación y de silvicultura. Comúnmente mantienen un inventario relativamente extenso de las pocas especies que están en demanda constante (todas las cuales son productoras confiables de semillas), y un grupo de otras especies que cambia, conforme se presentan oportunidades de recolección de éstas semillas. Por lo general, los mismos empleados de los viveros recolectan las semillas o éstas son adquiridas de recolectores locales de temporada. Rara vez se almacenan las semillas por más de un año. La calidad de las semillas y su manejo es ampliamente variable. Debido a que los suelos son bajos en la mayor parte de los trópicos, y que en algunos lugares el objetivo de proporcionar empleos reemplaza el objetivo de producir plantas, con frecuencia la mano de obra reemplaza el equipo o las mejoras que requieren inversión de capital. Lamentablemente, la calidad del producto y la eficiencia pueden disminuir.

Los problemas de recolección y procesamiento son determinados por las especies. Por lo tanto, cuanto mayor es el número de especies que se manejan, mayor es el número de problemas que se deben resolver. Lamentablemente, algunas especies se plantan porque la recolección y el manejo de sus semillas son fáciles, no porque son las mejores especies disponibles para satisfacer cierta necesidad. Muchas especies excelentes se plantan raramente o nunca se plantan porque sus semillas son difíciles de recolectar o usar. Conforme aumenta la experiencia en recolección y manejo de semillas, se agregarán varias especies interesantes a los inventarios de plantaciones. El aumentar el número de especies que nosotros podemos reproducir con éxito por semilla, facilitará la difícil tarea de rehabilitar ecosistemas dañados. Este capítulo analiza algunos de los retos de la recolección y procesamiento de semillas en los trópicos, así como los métodos para hacer frente a estos retos.

RECOLECCIÓN DE SEMILLAS

MÉTODOS GENERALES

Es importante recordar que las características de los frutos se desarrollaron como una estrategia para facilitar de dispersión de semillas. Con frecuencia, las técnicas de recolección, extracción o germinación solamente han imitado el proceso natural.

DEL SUELO

La base principal de la recolección de semillas es, y seguirá siendo, recoger los frutos o sus semillas del suelo, después de que han caído. Este método es especialmente conveniente para las especies con frutos o semillas grandes o conspicuas como *Melia azedarach* L., *Ormosia krugii* Urban, y *Terminalia catappa* L. Vainas protectoras permiten la recolección de frutos de especies como *Crescentia cujete* L., *Hymenaea courbaril* L., *Pterocarpus macrocarpus* Kurz y *Senna spectabilis* (DC.) Irwin y Barneby, de semanas a meses después de que los frutos han caído. Aun las semillas o los frutos de especies con semillas relativamente pequeñas, como *Bucida buceras* L. y *Petitia domingensis* Jacq., pueden ser recolectados del suelo si éste está desnudo o pavimentado, o si se pone una lona debajo del árbol justo antes de que caigan los frutos. En esas circunstancias, el uso de una aspiradora o barredora puede acelerar a veces el proceso de recolección.

DEL ÁRBOL

Otra manera común de recolectar frutos y semillas es recogerlos de los árboles. En muchos casos es más rápido que recolectarlos del suelo, y mantiene las semillas más limpias. Además, las semillas de varias especies son demasiado pequeñas para recogerlas del suelo, y otras se dispersan extensamente o los animales y los insectos se las comen antes que caigan. Los árboles pequeños pueden permitir la recolección a mano. La producción puede acelerarse sacudiéndolos dentro de una canasta atada a la cintura del recolector.

Las semillas deben recogerse entre el momento de madurez fisiológica (calculando el tiempo de manera que los frutos maduren durante el almacenamiento) y el momento en que el árbol las suelta o los depredadores o los diseminadores se las comen. Por lo general, la madurez se denota por un cambio en el color del fruto de un matiz de verde a un color indicador como pardo o rojo. En algunos casos, la conducta depredadora de animales indica madurez. El ver a cacatúas alimentándose de semillas, indica que las semillas de *Agathis* están maduras (Whitmore, 1977). Las semillas de varias especies, como *Albizia lebbek* (Kunth) Harms, y *Melia azedarach* L., permanecen en sus frutos en el árbol por semanas o meses, facilitando mucho la recolección. Varios de los eucaliptos tienen gran cantidad de frutos por largos períodos, los cuales se abren rápidamente después de un incendio (Cremer *et al.*, 1978). Estos frutos también se abrirán después que las ramillas podadas se sequen. Las especies con conos serotinos, como *Pinus patula* Schiede y

Deppe, producen conos que permanecen en el árbol con semillas viables 1, 2 o más años después de madurar (Wormald, 1975).

RETOS ESPECIALES

ÁRBOLES ALTOS

La mayoría de las especies son demasiado altas para la recolección a mano. Podadoras en palos largos proporcionan una forma conveniente y barata de recolectar frutos de 2 a 9 m del sobre el suelo. También se usan escaleras dobles y escaleras rectas o de extensión, fáciles de portar de hasta 7 m. Los frutos o semillas que se rompen o se desprenden fácilmente, o las semillas que son expulsadas de sus frutos, pueden recolectarse poniendo una lona debajo del árbol y golpeando el árbol con un palo largo. En métodos similares, los árboles se sacuden con las manos (si son pequeños), mediante un sacudidor mecánico, o atando una cadena o sogas al tronco a una altura conveniente y a un vehículo o a otro árbol, luego saltando sobre la cadena o la soga o tirando de un lado a otro con el vehículo. Una ventaja singular de recolectar las semillas sacudiendo los árboles es que para especies como *Cordia alliodora* (Ruiz y Pavon) Oken, en las cuales todos los frutos o las semillas no maduran al mismo tiempo, al sacudirlo suelta los frutos maduros mientras que los frutos inmaduros permanecen en el árbol (Greaves y McCarter, 1990).

Cuando las especies de poca altura, como *Acacia farnesiana* (L.) Willd., *Hibiscus tiliaceus* L. y *Moringa oleifera* Lam., y especies con florecimiento precoz, como *Spathodea campanulata* Beauv., invaden áreas despejadas, éstas son lo suficientemente pequeñas para recolectarlas a mano o con podadoras en palos. Los árboles plantados en situaciones de espacios abiertos, a veces crecen poco lo que permite una fácil recolección. El árbol de *Swietenia* spp. en espacios abiertos, por lo general produce varios de sus frutos a 9 m del suelo, pero no hace esto en bosques cerrados. Muchas especies continúan dando frutos después de ser podadas en su copa baja. Los árboles frutales, incluyendo *Mangifera indica* L. y *Citrus* spp., son manejados habitualmente de esta manera. Se deben realizar pruebas con diferentes formas de copas en muchas especies forestales tropicales.

Con frecuencia las semillas de especies maderables en bosques naturales se producen en la parte superior de la copa de los árboles de mucha altura. De manera habitual estas semillas se recolectan de árboles talados como parte de las operaciones de tala. Si está disponible el método es excelente, sin embargo la caída puede romper los racimos de

semillas, al mismo tiempo que el mismo aprovechamiento forestal produce suficiente material talado que impide la recolección de los frutos. En algunas áreas se ha talado destructivamente los árboles para obtener las semillas (Britwum, 1973). Por lo general este método es considerado ecológica y económicamente inaceptable, aunque el método puede ser benéfico si la remoción de árboles semilleros se ha planeado para mejorar el rodal.

El reto de recolectar semillas de árboles altos ha inspirado muchos métodos. Pequeñas cantidades de semillas, por lo general destinadas para reproducción o análisis de procedencia, han sido recolectadas haciendo caer ramas con disparos de rifles o escopetas. Se han usado proyectiles de hondas y se han arrojado palos para obtener pequeñas cantidades de semilla. Se han utilizado flechas para tirar cuerdas sobre las ramas para cortar o sacudir y hacer caer pequeñas cantidades de semilla. Tradicionalmente, escaladores locales han sido contratados para subir a los árboles y obtener las semillas deseadas en cantidad, con muy poco o sin equipo de seguridad. Actualmente cualquier recolector cuidadoso requeriría el uso de arneses, cinturones y cuerdas de seguridad, así como casco. Actualmente existen aditamentos que permiten acelerar el ascenso a la copa de los árboles por el tronco, dentro de los cuales destacan las espuelas, bicicletas y escaleras desmontables. Una vez en la copa de los árboles, el recolector usa comúnmente una pértiga podadora para cortar los frutos que están en el extremo de las ramas o serruchar las ramas que tienen frutos. Finalmente, los recolectores de semillas con presupuestos suficientes utilizan canastillas mecánicas sobre suelos firmes y planos para recolectar los frutos de árboles altos.

ÁRBOLES SEMILLEROS DISPERSOS

En bosques tropicales húmedos, los árboles de semillas de varias especies crecen a más de 1 Km de separación. Los árboles semilleros adultos de especies excesivamente aprovechadas y de especies raras con frecuencia son difíciles de encontrar. Búsquedas aleatorias pueden demandar mucho tiempo. Los recolectores de semillas tradicionalmente mantienen un inventario mental sobre árboles semilleros conocidos, o potencialmente productores, que han observado durante sus excursiones a lo largo de los años. Aunque para obtener este grado de experiencia toma muchos años, el sistema opera bien siempre y cuando estos inventarios se transmitan a las generaciones de recolectores subsecuentes. La alternativa es mantener un inventario escrito de los árboles semilleros potenciales de, por lo menos, las especies críticas junto con mapas de sus ubicaciones. La

tecnología moderna puede dar eficiencia y precisión a este proceso que demanda mucho tiempo a través del uso de bases de datos en computadoras y tecnología de posicionamiento global por satélite (GPS).

IMPUREZA GENÉTICA

Un número de especies se cruzan libremente con miembros de su mismo género o variedades dentro de la misma especie para dar frutos indeseables o inciertos. Las caobas (*Swietenia*) en Puerto Rico son ejemplo de este cruzamiento libre, y las semillas de *Eucalyptus robusta* Sm., obtenidas de Brasil hace muchos años, introdujeron varios híbridos que eran, por lo general, inferiores a las especies puras. Se ha reportado que el árbol maderero *Hibiscus elatus* Sw. se ha cruzado con el arbustivo *Hibiscus pernambucensis* Arruda en Jamaica (Adams, 1971). En el caso de *Swietenia*, las plántulas híbridas pueden comúnmente ser separadas de las especies parentales por el tamaño de la hoja. En *Eucalyptus robusta*, es imposible esta separación. El problema se soluciona recolectando sólo de árboles semilleros aislados y bien identificados.

ÉPOCAS DE FRUCTIFICACIÓN IMPREDECIBLES O DESCONOCIDAS

En la parte de los trópicos con un fuerte ciclo estacional húmedo-seco, casi todas las especies florecen y dan frutos en estaciones fijas bien definidas. Estudios fenológicos pueden documentar estas estaciones y la recolección puede ser planeada acorde a esta periodicidad. Sin embargo, en muchas especies, las fechas de floración y fructificación pueden variar ligeramente (Greaves, 1978), y el nivel de fructificación puede variar fuertemente de un año a otro, dependiendo de la cantidad y patrones estacionales de precipitación, así como de otros factores como el viento o daños ocasionados por insectos. Los años semilleros son en teoría, predecibles a partir de las condiciones climáticas y se pueden predecir con éxito a partir de la floración y fructificación para un conjunto pequeño de especies, como *Pinus caribaea* sensu Small, non Morelet, que florece un año y produce semillas el año siguiente.

En esas partes de los trópicos con una distribución de la precipitación relativamente pareja, muchas especies, como *Roystonea* spp., *Ficus citrifolia* P. Miller, e *Hibiscus elatus* Sw., florecen y dan frutos irregularmente durante todo el año. Algunas especies, como *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, producen semillas más o menos continuamente en hábitats húmedos, pero por temporadas en hábitats con un ciclo fuerte lluvioso-seco. En Costa Rica, *Vochysia hondurensis* Sprague da frutos dos

veces al año (Nichols y González, 1992a, 1992b). La producción de frutos en algunas especies es completamente impredecible; los árboles individuales dan frutos irregularmente de un año a otro y por temporadas, y no están sincronizados con otros de sus especies. Sin embargo, esto puede ser una ventaja. Si no hay semillas disponibles en un árbol, éstas pueden estar presentes en el árbol contiguo; o si no hay semillas disponibles en una localidad, pueden estar disponibles a unos cuantos kilómetros. *Byrsonima spicata* (Cav.) Kunth, *Cordia sulcata* DC., y *Buchenavia tetraphylla* (Aubl.) Howard, demuestran este comportamiento. Aunque *Swietenia macrophylla* G. King comúnmente presenta una sincronización estacional aun fuera de su rango de origen, algunos individuos no sincronizados producen algunas semillas durante la mayor parte del año. Una floración y fructificación continua, así como una fructificación anual discontinua e irregular es una estrategia natural para evitar traslapar la demanda de polinizadores y dispersores de semillas. Además, tener un pequeño porcentaje de la población fuera de sincronía ayuda a evitar la pérdida de regeneración debido a irregularidades en los patrones normales de precipitación. Para solucionar el problema de recolección de especies con este comportamiento variado, la fenología debe ser registrada y las actividades de recolección deberán ser planeadas a nivel de especie. Los recolectores no deben desanimarse por algunos fracasos.

FRUCTIFICACIÓN RARA Y RETARDADA

Varias especies, como *Bertholletia excelsa* Humb. y Bonpl., no dan frutos hasta que se convierten en grandes individuos de dosel dominante, un proceso que puede tomar 50 años o más. En plantaciones, el proceso se puede acortar de 15 a 25 años e injertos pueden producir frutos en un tiempo tan corto como 6 años (Ferraz, 1991). Los huertos semilleros aprovechan la tendencia de árboles aislados de producir frutos más rápida y prolíficamente que las especies forestales comunes. La abundancia y la facilidad de recolección de árboles aislados con frecuencia han llevado a la recolección excesiva de árboles cuyo fenotipo es conocido, los cuales se encuentran en pastizales y a lo largo de las calles. *Lagerstroemia speciosa* (L.) Pres. comienza a dar frutos en tan sólo 3 años, pero no produce semillas viables hasta aproximadamente 15 años (Food and Agriculture Organization, 1957). La mayoría de las especies de *Bambusa* florecen y dan fruto en sincronía regional solamente una vez en unas cuantas décadas, y la palma *Corypha umbraculifera* L., florece una vez al final de su larga vida y luego muere.

Las ventajas de recolectar semillas de especies que pueden ser almacenadas durante años de cosecha abundante son numerosas. El costo por unidad de semilla es más bajo; menos semillas son dañadas por insectos; y por lo general la semilla germina a más altos porcentajes (Lamb, 1993). En Puerto Rico, algunos árboles exóticos sanos, como *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco, no producen semillas en sus nuevos hábitats (Francis, 1987), y las semillas deben ser importadas cada temporada. Anillar, cortar la corteza, estrangulamiento del tallo, doblar el tallo, podar las raíces, y restringir el abastecimiento de agua, ha demostrado ser una esperanza para promover la producción de semillas, a pesar de que estos métodos finalmente dañan los árboles (Rudolph *et al.*, 1974).

DEPREDACIÓN ANIMAL

Los roedores, monos, aves, murciélagos y animales pastantes pueden eliminar rápidamente una cosecha de semillas en un área limitada. Los loros en América Central pueden consumir completamente una cosecha de semillas de *Acacia aneura* F. Muell. antes de que maduren (Willan, 1995). A pesar de que las cercas, alambrados, espantapájaros, reflectores y matracas pueden reducir o eliminar la depredación de semillas con éxito, por lo general, son solamente prácticos para huertos o rodales semilleros. A veces las semillas pueden cosecharse una vez que estén viables, y antes de que éstas o los frutos se vuelvan atractivos o accesibles a los animales. Cuando las especies forestales están diseminadas (aisladas), la recolección extensa e intensiva puede ser la única manera de obtener las fuentes requeridas de semillas. En zonas templadas es puede robar las provisiones de las ardillas; en los trópicos, las semillas se separan de las excretas de los depredadores que se han estado alimentando de los frutos de las especies deseadas.

INFESTACIÓN POR INSECTOS

La mayoría de las especies son atacadas en algún grado por insectos de semillas. Ocasionalmente, especies como *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. y *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. son atacadas tan seriamente por insectos que su propagación es limitada (Brookman-Amisshah, 1973; Marrero, 1949). En algunos casos se pueden utilizar insecticidas para prevenir ataques de insectos y asegurar buenas cosechas de semillas. El porcentaje de viabilidad en las semillas de *Zanthoxylum flavum* Vahl en Puerto Rico, se reduce a $\leq 5\%$, por un gorgojo de semilla (Francis, comunicación personal, 1994; Marrero, 1949). Una organización en conservación pudo producir semillas libres de insectos y con buena germinación, mediante la aplicación de un insecticida

(Rivera, comunicación personal). Muchos tipos de semilla deben ser también ser tratados por fumigación, tratamiento con frío o aplicación de insecticidas, para eliminar el daño ocasionado por los insectos durante el secado y almacenamiento.

PERÍODO CORTO DE DISPONIBILIDAD

Por varias razones, los frutos o semillas de muchas especies se maduran y están disponibles en los árboles por un período de tiempo muy corto, de tan sólo unos días. Los frutos de *Hyeronima oblonga* Muell. Arg. y *H. alchornoioides* Allem. Diss. caen de 3 a 4 días después que maduran (Nichols y González, 1992a, 1992b). En la etapa final de maduración, los conos de *Pinus caribaea* sensu Small non Morelet cambian de color de verde a pardo, los conos se abren y las semillas se dispersan rápidamente (Greaves, 1978). Inspecciones frecuentes de campo son indispensables para determinar el mejor momento para la recolección de semillas. Debido a que los árboles individuales de una especie con frecuencia no están muy sincronizados, recolectar de árbol en árbol puede alargar la temporada de recolección. Con frecuencia, el recolector puede alargar el período de recolección de semillas subiéndolo por una gradiente altitudinal o a través de un gradiente de humedad. Algunas especies, como *Maesopsis eminii* Engl. y *Pouteria* spp., recolectadas justo antes de que maduren, en el almacenamiento alcanzan la madurez, por lo que la temporada de recolección se alarga por unos días. El recolector debe conocer las características de las especies, dado que algunas como *Cordia alliodora* (Ruiz y Pavón) Oken, dejan de madurar tan pronto como se desprenden del árbol (Greaves y McCarter 1990). Una vez que el fruto de especies consideradas como críticas ha caído, el recolector además deberá estudiar el tiempo que las semillas de especies de importancia permanecerán viables en el suelo. Por ejemplo, para recolectar semillas dipterocárpicas del suelo, se debe escoger el momento preciso dado que un retraso de tan sólo unos días puede resultar en la pérdida de su viabilidad (Domingo, 1973).

PROCESAMIENTO DE SEMILLAS

El método básico para obtener las semillas de las estructuras de los frutos de manera manual es útil para cantidades de semillas usadas en investigación, y aún resulta altamente productivo para unas cuantas especies como *Swietenia* spp., pero es demasiado lento para la mayoría de los requerimientos. Métodos tradicionales como sacudir, pisar, moler en mortero, oprimir, flotar o cernir, se usan para limpiar las semillas de algunas especies, como *Albizia procera* (Roxb.) Benth, *Casuarina* spp., *Eucalyptus* spp., *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, y *Melaleuca*

spp. Las semillas en racimos y en vainas o cápsulas quebradizas, como las de *Acacia farnesiana* (L.) Willd., *Cassia javanica* L., *Parkinsonia aculeata* L., y *Zanthoxylum martinicense* (Lam.) DC., pueden comúnmente limpiarse utilizando trilladoras normales para investigación, o rompiéndolas martillando suavemente, para luego cernir y soplar. Por lo general, cada etapa de la operación se adapta para acomodar los diversos tamaños, formas y densidades de las semillas.

RETOS DEL PROCESAMIENTO

DIFICULTADES PARA LA LIMPIEZA DE LAS SEMILLAS

La semilla de *Ochroma pyramidale* Cav. está cubierta con una ala sedosa ("seda") la cual toma mucho tiempo sacar a mano. En una solución novedosa, las semillas se esparcieron finamente sobre una malla grande y se les prendió fuego. Conforme se quemó la seda, las semillas fueron cayendo a través de la malla y se escarificaron durante este proceso (Holdridge, 1940b). Con frecuencia es conveniente quitar las alas o eliminar otras partes secas de las semillas o de los frutos, para reducir el volumen para el almacenamiento o envío. También se han usado máquinas diseñadas para sacar las alas de *Pinus* spp. y de otras especies, así como para sacar algún tejido no deseado, como escamas y puntos bracteales, en *Araucaria cunninghamii* Aiton ex D. Don (Haines y Nickles, 1987). Debido a que las semillas de *Swietenia* spp. son grandes y frágiles, se les quitan las alas a mano, pero otras semillas más resistentes, como las de *Tectona grandis* L.f., pueden limpiarse con el pie, empujando los costales de semillas contra el suelo y luego soplando para quitar los desperdicios.

Muchas especies como *Dalbergia sissoo* Roxb., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Prosopis juliflora* (Sw.) DC., Lam., y *Tectona grandis* L.f., tienen vainas o cápsulas muy duras. Algunas otras como *Pterocarpus macrocarpus* Kurz., tienen semillas frágiles adentro. Otras tienen estructuras del mismo fruto que se adhieren estrechamente a las semillas, como en algunas Araucarias. Estas semillas a veces pueden ser separadas a mano usando navajas o tijeras de podar, sin que exista actualmente alguna máquina disponible para ello. Por lo general, las vainas o cápsulas se rompen en pequeñas unidades y se siembran como semillas (FAO, 1955). Cuando las semillas no se pueden separar de los frutos o de los desperdicios, éstas pueden plantarse dentro de sus frutos o incluso estar mezcladas con algunos desperdicios. Con frecuencia este método requiere entresacar las plántulas resultantes que aparezcan en racimos (Francis, 1989c). A veces, una fuerte

germinación justificará la limpieza a mano de pequeños lotes de semillas (Dabral, 1976), especialmente si las semillas son escasas o caras, o si la mano de obra es abundante. Un método ingenioso de limpiar las semillas en vainas de leguminosas dulces, como *Acacia* spp., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., y *Samanea saman* (Jacq.) Merrill, consiste en dárselas de comer al ganado o a las cabras y extraer las semillas limpias (y escarificadas) del estiércol (National Academy of Sciences, 1980).

Otra clase de problemas de limpieza ocurre cuando las semillas se encuentran encerradas en frutos carnosos. Cuando el fruto es delgado, las semillas a veces pueden secarse dentro del fruto, y sembrarse con los residuos del fruto adheridos sin afectar la germinación (Food and Agriculture Organization, 1955; Stein *et al.*, 1974). En algunas especies, el fruto adherido puede quitarse o removerse promoviendo su pudrición o permitiendo que los insectos se lo coman. Si los frutos de *Acrocomia media* O.F. Cook se incuban bajo el mulch durante varios meses, el fruto carnoso se reduce a cáscara y las semillas no se dañan. Este método también hace madurar después las semillas (Francis, 1993a). El mismo proceso, con una menor duración, puede utilizarse con *Juglans jamaicensis* C. DC. (Francis y Alemañy, 1994).

Sin embargo, por lo general y después de la recolección, el fruto debe removerse pronto para facilitar su almacenamiento y siembra, a fin de evitar el daño a las semillas durante la pudrición del fruto (Pleva, 1973). Para realizar la limpieza de frutos carnosos, se han utilizado variados métodos y máquinas. En muchos viveros, la mayoría de los frutos carnosos se separan a mano, lavándolos sobre mallas para su posterior secado. Este método es la forma más rápida de limpiar muchas especies de semillas grandes como *Mammea americana* L. y *Persea americana* Miller. A veces, remojar los frutos en agua por un período de tiempo facilita la separación de las semillas (FAO, 1955). Durante el tamizado en húmedo, los frutos se maceran a mano contra una malla lo suficientemente pequeña para retener las semillas. La pulpa del fruto se quita lavando continuamente con agua corriente o haciendo girar la malla en un estanque. Las semillas limpias se secan antes de almacenarlas. En una variación de este método, los frutos se despulpan con una herramienta manual o con una máquina antes del tamizado en húmedo. Con frecuencia se usa también la flotación para separar la pulpa del fruto, desperdicios y semillas huecas de las semillas llenas que se hundan (Stein *et al.*, 1974).

TAMAÑO DE SEMILLAS INCONVENIENTE

El ejemplo más conocido de semillas de gran tamaño es *Cocos nucifera* L. Estas semillas gigantes deben permanecer en la cáscara, lo cual limita a que una persona pueda cargar aproximadamente 10 semillas y demanda mucho almacenamiento y espacio en el vivero. Otras especies como *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. y *Mammea americana* L., tienen semillas grandes que pueden también ser inconvenientes para transportar y almacenar en grandes cantidades. A pesar de estos problemas, las abundantes reservas almacenadas en las semillas grandes, con frecuencia compensan los inconvenientes del tamaño con su excelente germinación e impresionante crecimiento inicial.

Las semillas muy pequeñas también pueden presentar problemas. Debido a que las semillas de *Eucalyptus* spp. y *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake son demasiado pequeñas, los frutos deben recolectarse y transportarse antes de que se abran y las semillas dispersen. Limpiar semillas pequeñas secas es fácil, pero limpiar semillas muy pequeñas e incrustadas en frutos carnosos, como *Ficus* spp. y *Muntingia calabura* L., puede ser difícil. Por lo general estas semillas se limpian por tamizado en húmedo y secado, y algunas veces tamizado seco o soplado.

SEMILLAS PERECEDERAS

Aunque por lo general la corta viabilidad de algunas especies se considera un problema de almacenamiento y de manejo de semillas (tan corta como unos cuantos días) (Food and Agriculture Organization, 1955; National Academy of Sciences, 1980), debe tomarse en consideración durante la recolección para facilitar el rápido procesamiento y siembra, o el envío de la semilla al futuro usuario. Otra clase de semillas, conocidas como recalcitrantes, pierden su capacidad de germinar al secarse. Estas son especialmente frecuentes en bosques húmedos y están más comúnmente asociadas con frutos carnosos. El proceso de germinación comúnmente inicia tan pronto como el fruto madura. Siempre que sea posible, los trabajos con semillas de especies recalcitrantes como *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Inga vera* Willd., *Persea americana* Miller y *Thespesia grandiflora* DC., las semillas deben cosecharse, limpiarse y sembrarse el mismo día o dentro de un lapso de tiempo muy corto. Si estas semillas deben almacenarse por un corto tiempo a temperatura ambiente, deben ponerse en una bolsa de plástico o debajo de costales húmedos. La mayoría de las especies soportarán la refrigeración y pueden ser almacenadas por una a varias semanas. Una

alternativa al almacenamiento de semillas es hacer germinar las semillas y mantener las plántulas en el vivero hasta que se necesiten. A pesar de que esto no es práctico con especies de rápido crecimiento, las especies de lento crecimiento, como *Guaiacum officinale* L., pueden mantenerse un año adicional en el vivero sin dificultad.

DEFENSAS FÍSICAS Y QUÍMICAS

Los frutos y las semillas de algunas especies como *Pterocarpus angolensis* DC., cuentan con espinas o pelos ásperos que dificultan la recolección y su extracción. El uso de guantes y otra ropa protectora, así como tal vez chamuscar (Kimariyo, 1973) o moler los frutos o semillas, puede facilitar el manejo de las semillas. En algunas especies como *Comocladia* spp., *Hippomane mancinella* L. y *Sapium laurocerasus* Desf., todas las partes son tóxicas, por lo menos cuando están verdes y especialmente para individuos sensibles. Otras, como *Sterculia apetala* (Jacq.) Karst., tienen pelos irritantes o alergénicos (Little y Wadsworth, 1964). Un gran número de especies tóxicas e irritantes están diseminadas a lo largo de los trópicos. Se recomienda enfáticamente que las personas sensibles eludan completamente estas especies, y que quienes deben trabajar con ellas usen guantes desechables, máscaras de gasa, y otra ropa protectora.

CONCLUSIONES

Un alto grado de diversidad es común en los trópicos, especialmente en las tierras húmedas bajas. En trabajos con una sola especie, como las extensas plantaciones de *Pinus* spp., la diversidad natural es irrelevante. Sin embargo existen organizaciones que atienden una extensa variedad de usuarios con diferentes necesidades, y proyectos de restauración de ecosistemas donde la naturaleza determina las especies se han de plantar, no pueden pasar por alto la diversidad. Se deben trabajar especies poco conocidas y con características de difícil reproducción. Con un buen entendimiento de biología y ecología, ideas innovadoras y con un poco de suerte, la mayoría de estas especies pueden ser recolectadas y cultivadas. En algunos casos, investigaciones pueden proporcionar respuestas, pero para algunas especies y debido a una variedad de razones, la recolección y el procesamiento uniforme de semillas viables pueden ser imposibles. En un estudio de 14 años sobre especies adecuadas para la revegetación de tierras de minas de bauxita en Trombetas, Brasil, se evaluaron 600 especies y 160 fueron cultivadas y establecidas en el terreno; solamente 89 grupos taxonómicos demostraron supervivencia y crecimiento aceptables durante los primeros dos años (Knowles y Parrotta, 1995).

Si la diversidad es una característica distintiva de los bosques tropicales, la diversidad también caracteriza los métodos de recolección de semillas en los trópicos. Debido a que el número de especies recolectadas es grande, y los objetivos y presupuestos de organizaciones recolectoras de semillas varían, se deben utilizar una serie extensa de métodos de recolección. La redundancia es una característica importante de la alta biodiversidad; con frecuencia, hay varias especies alternativas disponibles para satisfacer cualquier necesidad especial. Los recolectores de semillas tal vez no tendrán éxito siempre en cosechar semillas de todas las especies deseadas, pero utilizando todos los medios necesarios, aprovechando las oportunidades de semillas conforme se presentan, y sustituyendo especies con otras de propiedades similares, ellos pueden ofrecer consistentemente una gama adecuada de semillas y plántulas a los usuarios.

ALMACENAMIENTO

TRAN D. HONG Y RICHARD H. ELLIS

Facultad de Agricultura
Universidad de Reading, Reino Unido

La importancia del almacenamiento de semillas para la humanidad ha sido reconocida desde tiempos prehistóricos (Priestley, 1986). La mayoría de las prácticas de almacenamiento de semillas se han desarrollado empíricamente, con frecuencia como resultado de una combinación de observación casual y decisiones pragmáticas sobre lo que se puede lograr más fácilmente, a manera de control o modificación ambiental. En la agricultura, por ejemplo, la fuerza impulsora para tal conocimiento empírico ha sido el simple requisito práctico de almacenar semillas con seguridad, desde una cosecha hasta la siguiente temporada de producción. De manera similar en la silvicultura, existen una serie de consejos disponibles sobre el almacenamiento de semillas de árboles desde hace largo tiempo. Por ejemplo, hace milenio y medio se recomendó respecto al castaño (probablemente *Castanea mollissima*) que “las semillas frescas deben almacenarse en suelo húmedo colocado en la casa, y durante el transporte las semillas deben llevarse en una bolsa de cuero, porque las semillas del castaño morirán si se exponen al sol y al viento” (Ssu-Hsieh Chia, 535).

En discusiones sobre el almacenamiento de semillas de árboles, se requieren considerar cuatro factores principales: supervivencia de la semilla (esto es,

viabilidad, la capacidad de una semilla de permanecer viva, de manera que, cuando se necesite, germine y produzca una plántula capaz de generar un crecimiento autotrófico); ambiente de almacenamiento; duración del almacenamiento; y las especies (en efecto, cinco factores si también se considera la variación entre lotes de semillas dentro de una especie).

Una estructura para tal ensayo sería el enfatizar la duración requerido del almacenamiento de semillas. Con frecuencia es conveniente clasificar tales requerimientos en tres categorías un tanto arbitrarias: almacenamiento a corto plazo, típicamente de unos cuantos días hasta quizás 6 ó 9 meses; almacenamiento a mediano plazo, comúnmente de 1 a 5 años (por ejemplo, para suministrar semillas que permitan evitar la escasez después de años donde la producción de semillas fue escasa); y almacenamiento a largo plazo, cuyo periodo es de más de 10 años (principalmente para conservación de recursos genéticos). Sin embargo, el almacenamiento a largo plazo es actualmente posible sólo para especies con ciertas características. Consecuentemente creemos que es útil estructurar este ensayo en torno a las principales diferencias del comportamiento de semillas almacenadas entre especies. Mientras que la mayoría de los lectores se

interesarán solamente en semillas de árboles, la literatura sobre otras especies también se menciona aquí donde es útil, dado que las principales diferencias entre especies en cuanto al comportamiento de semillas en almacenamiento que se han identificado, aplica para todas las especies de plantas superiores.

CLASIFICACIÓN DEL COMPORTAMIENTO DE LAS SEMILLAS EN ALMACENAMIENTO

Aunque lejos de estar completa, la literatura mundial incluye varios compendios amplios que proporcionan información sobre el almacenamiento de semillas de árboles (Tabla 1). Algunos compendios sobre el comportamiento de semillas en almacenamiento se

basaron en la duración de la supervivencia de las semillas (ya sea secadas al aire, en el suelo, o en agua), sin considerar el papel de factores ambientales en la longevidad de la semilla (Altman y Dittmer, 1972; Ewart, 1908; Harrington, 1972). Más adelante se descubrió que las semillas de ciertas especies clasificadas inicialmente por Ewart (1908) como “microbióticas”, o semillas de “corta vida” (Harrington, 1972), pueden de hecho ser almacenadas por largos períodos de tiempo bajo condiciones más apropiadas. Por lo tanto, los compendios posteriores han clasificado especies a base de la tolerancia de la semilla a la deshidratación y/o de la supervivencia o longevidad de la semilla como respuesta al ambiente (Hong *et al.*, 1996; King y Roberts, 1979; Tompsett y Kemp, 1996).

Tabla 1. Colección de varios compendios de información sobre el almacenamiento de semillas de especies de árboles.

Referencia	Gama de Especies	Comentarios
Ewart (1908)	2,371 especies de malezas, cultivos y árboles	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento en el suelo, agua y al aire libre (principalmente almacenamiento abierto a temperatura ambiente)
Dent (1948)	244 especies de árboles forestales de India	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento (principalmente almacenamiento abierto a temperatura ambiente)
Holmes y Buszewicz (1958)	170 especies de árboles de bosques templados	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento y el ambiente
Altman y Dittmer (1972)	123 especies de malezas, cultivos y árboles de clima templado	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento y el ambiente
Harrington (1972)	857 especies de malezas, cultivos y árboles de clima templado	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento y el ambiente
Wang (1974)	48 especies de árboles de bosques templados	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento y el ambiente
King y Roberts (1979)	77 especies (principalmente árboles) con comportamiento de semillas recalcitrantes en almacenamiento	Información sobre la supervivencia de semillas con relación a la duración del almacenamiento y el ambiente de semillas recalcitrantes
Hofmann y Steiner (1989)	211 especies (principalmente árboles) con comportamiento de semillas recalcitrantes en almacenamiento	Lista actualizada de especies con semillas recalcitrantes
Gordon (1992)	40 géneros de árboles de bosques templados	Consejos sobre ambientes de almacenamiento a medio plazo de semillas de árboles
Tompsett y Kemp (1996)	120 especies dentro de 29 géneros de árboles de bosques tropicales	Resumen de los resultados de los estudios de los autores sobre deshidratación y/o almacenamiento de semillas
Hong <i>et al.</i> (1996)	6,914 especies dentro de 2,069 géneros y 251 familias, incluyendo cultivos y árboles de todo el mundo	Clasificación de comportamiento de semillas en almacenamiento con información sobre la supervivencia de semillas en relación a deshidratación y almacenamiento

En este artículo consideramos la supervivencia y la longevidad de la semilla en el contexto de la respuesta al ambiente, habiéndose identificado tres distintas categorías separadas: comportamiento de semillas ortodoxas en almacenamiento (Roberts, 1973); comportamiento de semillas recalcitrantes en almacenamiento (Roberts, 1973); y comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento (Ellis *et al.*, 1990a).

COMPORTAMIENTO DE SEMILLAS ORTODOXAS EN ALMACENAMIENTO

Las semillas ortodoxas pueden secarse sin dañarse a bajos contenidos de humedad y, en una gama amplia de ambientes, su longevidad aumenta con la disminución del contenido de humedad y temperatura del almacenamiento, de una manera cuantificable y pronosticable (Roberts, 1973). Esto último se define por la ecuación de viabilidad de la semilla:

$$v = K_i - p / 10^{K_E - C_w \log_{10} m - C_H t - C_Q t^2} \quad (1)$$

donde v es viabilidad en porcentaje probit después de p días en almacenamiento a un porcentaje m de contenido de humedad (sobre base del peso), t °C, K_i es una constante específica del lote de semilla y K_E , C_w , C_H , y C_Q son constantes de viabilidad de especies (Ellis y Roberts, 1980). La constante K_i indica la viabilidad inicial (en probits) de la acésion de la semilla cuando se pone en almacenamiento. El valor de K_i puede variar considerablemente entre diferentes lotes de semillas dentro de especies, por ejemplo como resultado de diferencias en el ambiente de producción de semillas, tiempo de cosecha o genotipo (Ellis *et al.*, 1993).

Las constantes C_H y C_Q describen juntas la respuesta de la longevidad de la semilla a la temperatura. La forma particular de la relación entre longevidad y temperatura es una relación negativa curvilínea semilogarítmica, por medio de la cual el beneficio relativo para la longevidad de cada reducción de 10 °C en temperatura (Q_{10}) disminuye, cuanto más fresca es la temperatura (Dickie *et al.*, 1990; Ellis y Roberts, 1981). Una comparación de especies contrastantes, que incluía una especie de árboles, encontró que los valores de los términos de temperatura C_H y C_Q no difieren significativamente entre especies (Dickie *et al.*, 1990). De manera similar, los valores de C_H y C_Q determinados para cuatro especies de árboles forestales (*Liquidambar styraciflua* L., *Pinus elliotii*, *P. taeda* y *Platanus occidentalis*) por Bonner (1994) fueron 0.0306 – 0.0508 y 0.000328 – 0.000976, respectivamente, y por lo tanto, cercanos a los estimados comunes para

distintas especies de 0.0329 y 0.000478, respectivamente, determinados anteriormente (Dickie *et al.*, 1990). Esto indica que la longevidad de las semillas en todas las especies ortodoxas puede bien exhibir una respuesta cuantitativa similar a la temperatura de almacenamiento.

A una temperatura, el gradiente de la relación logarítmica negativa entre el contenido de humedad de la semilla (m) y la longevidad, proporciona el valor de la constante C_w . Por lo tanto, el valor de esta constante cuantifica el efecto del contenido de humedad en la longevidad. El valor de C_w difiere considerablemente entre especies. Por ejemplo, los valores de C_w comparados por Hong *et al.*, (1996) para 53 especies de 24 familias, varían de 0.983 para *Pinus elliotii* (Bonner, 1994) y 6.305 para *Sorghum bicolor* (Kuo *et al.*, 1990). En general, las especies que tienen semillas con un contenido alto de almidón (cereales), tienen valores altos para C_w (cerca de 6) pero en semillas de oleaginosas son mucho más bajos (entre 3.5 y 4) para la cebolla (*Allium cepa*) y soya (*Glycine max*). Puesto que las semillas de árboles son por lo general ricas en aceite en el embrión y/o en el endospermo (Tompsett y Kemp, 1996), las especies de árboles tienden a tener valores más bajos para C_w , esto es, 0.983 para *Pinus elliotii* (Bonner, 1994) y 4.23 para el maple noruego (*Acer platanoides*) (Dickie *et al.*, 1991). En una comparación de cálculos de C_w , el valor medio para especies de árboles forestales fue 2.8 comparado con un valor medio de 4.72 para especies herbáceas (Tompsett, 1994). Una consecuencia es que para obtener el mismo aumento relativo en longevidad, es necesario secar las semillas de árboles ortodoxas y oleaginosos más que las semillas almidonosas, a partir de un contenido de humedad inicial determinado.

Como consecuencia de la relación logarítmica negativa entre el contenido de humedad de la semilla y la longevidad, el beneficio relativo para la longevidad se hace mayor con cada reducción sucesiva del contenido de humedad. Por ejemplo, basado en los parámetros estimados de viabilidad para las semillas de *Ulmus carpinifolia* por Tompsett (1986), el efecto de una reducción desde 7 a 5% en el contenido de humedad, proporciona un aumento aproximado de 2.7 veces en longevidad, mientras que una reducción de 5 a 3% en el contenido de humedad de la semilla, aumenta la longevidad de la semilla cerca de 4.5 veces. Sin embargo, parece haber una respuesta común de longevidad a la humedad relativa de equilibrio entre especies de cultivos contrastantes, por lo menos, donde la longevidad aumenta por un factor de aproximadamente 2.2 por cada 10% de reducción en la humedad relativa de equilibrio (Ellis *et al.*, 1990c, Zanakis *et al.*, 1993). Sin embargo, se desconoce si

esta generalización para semillas de cultivos agrícolas y hortícolas también aplica para semillas de especies arbóreas.

Hay dos límites a la relación logarítmica negativa entre el contenido de humedad de la semilla y su longevidad (Roberts y Ellis, 1989). Uno es un límite superior, sobre el cual la longevidad de la semilla en almacenamiento hermético ya no se reduce con aumentos adicionales en la humedad, y por encima del cual en almacenamiento aireado, la longevidad de la semilla incrementa con aumentos adicionales en el contenido de humedad (Roberts y Ellis, 1982). El otro es un límite inferior, por debajo del cual reducciones adicionales en el contenido de humedad ya no aumenta la longevidad en almacenamiento hermético (Ellis *et al.*, 1988, 1989, 1990b, 1990c, 1992). El límite superior del contenido de humedad parece ser 11 a 12% en el pino (*Pinus elliottii* y *P. taeda*) (Bonner, 1994), 22% en el olmo (*Ulmus carpinifolia*) (Tompsett, 1986) y *Araucaria columnaris* (Tompsett, 1984a), y entre 15% en la lechuga (*Lactuca sativa*) (Ibrahim y Roberts, 1983) y cerca del 26% en trigo duro (*Triticum durum*) (Petruzzelli, 1986) para especies de cultivos. A pesar de la amplia variación entre especies en cuanto al contenido de humedad, estos valores coinciden con un potencial hídrico de aproximadamente -14 MPa (Roberts y Ellis, 1989; Zewdie y Ellis, 1991), esto es, el límite superior del contenido de humedad para la ecuación de viabilidad ocurre cuando los contenidos de humedad de la semilla están en equilibrio con aproximadamente 90% de humedad relativa (h.r.) a 20°C. El límite inferior varía considerablemente entre especies de cultivos, esto es, entre un contenido de humedad de cerca del 6 % para la arveja (*Pisum sativum*) y frijol mungo (*Vigna radiata*), y aproximadamente 2% para el girasol (*Helianthus annuus*) (Ellis *et al.*, 1988, 1989). Sin embargo, estas variaciones en los contenidos de humedad coinciden con 10 a 12% de equilibrio de la humedad relativa a 20°C (Ellis *et al.*, 1988, 1989, 1992), o con un potencial hídrico de la semilla de aproximadamente -350 MPa a esta temperatura (Roberts y Ellis, 1989). Se desconoce si este límite inferior también es pertinente para semillas de árboles forestales.

En almacenamiento abierto (donde las semillas están expuestas directa o indirectamente a la humedad relativa del ambiente; esto es, en una bolsa de papel, bolsa de tela, o bolsa de polietileno delgada no sellada que permite que la humedad relativa ambiental influya sobre el contenido de humedad de la semilla) a temperatura ambiente, la longevidad de semillas ortodoxas varía considerablemente. Por ejemplo, la viabilidad de *Salix* spp. no puede mantenerse más allá de 10 días en almacenamiento abierto (Brinkman, 1974b) mientras que las semillas de *Cassia multijuga* fueron capaces de germinar al

100% cuando se probaron después de 158 años en almacenamiento abierto a temperatura ambiente en un clima mediterráneo (Becquerel, 1934). Para el mantenimiento de viabilidad en almacenamiento a largo plazo, *Salix* spp. requiere almacenamiento hermético a bajos contenidos de humedad y temperaturas frescas, esto es, temperaturas bajo cero y contenidos de humedad en equilibrio con una humedad relativa de 10 a 30% (Zasada y Densmore, 1977). Evidentemente, las semillas de *Cassia multijuga* no necesitan control tan preciso del ambiente de almacenamiento para mantener la viabilidad en almacenamiento a largo plazo.

Siempre que los estimadores de las constantes de viabilidad estén disponibles, la ecuación de viabilidad puede aplicarse para determinar ambientes apropiados de almacenamiento de secado al aire para una determinada duración de almacenamiento para una especie ortodoxa determinada. Puesto que la misma vida en almacenamiento puede obtenerse por medio de diferentes combinaciones de temperatura de almacenamiento y contenido de humedad de la semilla – los valores exactos dependen de la especie – puede haber considerable flexibilidad. Dado que el beneficio relativo para la longevidad al reducir la temperatura disminuye, cuanto más baja es la temperatura de almacenamiento, mientras que el beneficio relativo para la longevidad al reducir el contenido de humedad aumenta, cuanto más bajo es el contenido de humedad (dentro de la amplia gama de ambientes para los cuales aplica esta ecuación de viabilidad) (Ellis y Roberts, 1980), con frecuencia es más eficaz en relación con el costo reducir el contenido de humedad de la semilla que reducir la temperatura de almacenamiento. Este método es de particular importancia para centros de almacenamiento de semillas donde no se puede proporcionar refrigeración a temperaturas de cero y bajo cero. En tales situaciones se ha recomendado que las semillas se sequen a contenidos de humedad en equilibrio con una humedad relativa de 10 a 12% a 20°C y que luego se almacenen herméticamente a temperaturas ambiente o (preferentemente) más frescas (Ellis *et al.*, 1989). Este método de baja tecnología ha sido descrito por algunos como almacenamiento de semillas “ultra seco” (International Board for Plant Genetic Resources, 1992). Los resultados de un estudio de 5 años han demostrado que la longevidad de semillas ultra secas a temperaturas ambiente es mayor que la de semillas de cultivo almacenadas a un contenido de humedad de entre 5 y 6%, al menos para varios cultivos (Ellis *et al.*, 1996). Asimismo, a través de una duración mucho más larga, se reportó un 90% de germinación de semillas de cebada (*Hordeum vulgare*) cuando se probaron después de 110 años de almacenamiento ultraseco (a un contenido de humedad de 3.1%) a

entre 10 y 15°C (Steiner y Ruckenbauer, 1995). Sin embargo, hasta la fecha, almacenamiento de semillas ultraseco no se ha aplicado a semillas de árboles, según lo que se sabe.

El almacenamiento exitoso de semillas de árboles ortodoxas durante un largo plazo bajo las condiciones propuestas por la FAO/IPGRI, i.e. un contenido de humedad entre 3 y 7% y -18°C (Food and Agriculture Organization/International Plant Genetics Resources Institute, 1994), se ha llevado a cabo por más de dos décadas en el Banco de semillas de los Reales Jardines Botánicos de Kew (Linington, 1994) y por aproximadamente 7 años en el Instituto Internacional de Agricultura Tropical (Ng *et al.*, 1993). Por ejemplo, las semillas de *Rhus verniciflua* y *Acacia tortilis* almacenadas en el Banco de Semillas de Kew desde 1970 y 1974, respectivamente (Linington, 1994), mostraron 100% de germinación en pruebas recientes (Hong *et al.*, 1996).

Almacenamiento a largo plazo de semillas ortodoxas de árboles, también se ha logrado por criopreservación (o criopreservación) a temperaturas extremadamente bajas desde -80°C a -196°C, con nitrógeno líquido (Pence, 1991b; Stanwood, 1985; Touchell y Dixon, 1993; Wang *et al.*, 1993). Por ejemplo, no se reportó pérdida de viabilidad en *Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii*, *Thuja plicata* y *Tsuga heterophylla* después de 3 años de criopreservación en nitrógeno líquido (Stanwood, 1985). Un primer paso esencial en criopreservación de semillas es la determinación de contenidos de humedad óptimos (seguros) para cada especie ortodoxa, especialmente aquéllas con semillas oleaginosas. Wang *et al.*, (1993) recopilaron información sobre la criopreservación de semillas ortodoxas de árboles; ésta sugiere que los contenidos de humedad entre 3.8 y 11% son seguros para cortos períodos de tiempo (de 4 días a 3 años). Sin embargo, se reportó una pérdida de viabilidad de aproximadamente 10% después de 14 días de almacenamiento en nitrógeno líquido a un contenido de humedad entre 6 y 8% para semillas de ciertas especies de árboles (Wang *et al.*, 1993). Una posible causa de problemas con el almacenamiento de semillas en nitrógeno líquido es el requerimiento de optimizar tanto la tasa de enfriamiento como la subsecuente tasa de calentamiento; éstas deben determinarse empíricamente (Meryman y Williams, 1981). Pretratamiento con crioprotectores a veces mejora la supervivencia de la semilla en nitrógeno líquido, pero en algunas circunstancias puede ser perjudicial (Touchell y Dixon, 1993). También se ha reportado daño mecánico a la semilla por inmersión directa en nitrógeno líquido causando pérdida de viabilidad para algunas especies (Pritchard *et al.*, 1988; Wang *et al.*, 1993). Finalmente, y a pesar de

existir afirmaciones sobre la longevidad infinita de semillas por criopreservación en nitrógeno líquido, no existe una firme evidencia de que reduciendo la temperatura del almacenamiento de semillas por debajo de -20°C resulten futuros beneficios significativos en cuanto a longevidad, por lo menos para semillas de árboles (Stanwood, 1985; Tompsett, 1986, 1994). Por ejemplo, Tompsett (1986) encontró longevidad similar para semillas de *Ulmus carpinifolia* almacenadas a -13°C y -75°C.

Para el mantenimiento de viabilidad durante un mediano plazo, esto es en un período de 2 a 10 años más o menos, el almacenamiento hermético en una amplia gama de ambientes contrastantes puede ser exitoso. Por ejemplo, con contenidos de humedad relativamente altos (en la escala de secado al aire) combinados con temperaturas frescas, de 8 a 10% en el contenido de humedad y 0 a 10°C para la mayoría de los árboles leguminosos (Albrecht, 1993), o contenidos de humedad bajos combinados con temperaturas relativamente cálidas, de un contenido de humedad de 3 a 7% y 10°C a temperatura ambiente. Barton (1961) reportó 33% de germinación para semillas de *Ulmus americana* L. después de 4 años de almacenamiento hermético a un contenido de humedad de 3% a temperatura ambiente. El almacenamiento ultraseco de semillas puede ser aplicable a semillas de árboles para almacenamiento a mediano plazo a temperatura ambiente. Por ejemplo, Joseph (1929) y Brinkman (1974a) recomendaron que las semillas de *Betula* spp. se almacenen a contenidos de humedad tan bajos como 0.6 a 1% a temperatura ambiente. Para consejo práctico sobre el almacenamiento de semillas de árboles a mediano plazo vea Gordon (1992).

Además del almacenamiento de secado al aire a través de una amplia gama de ambientes diferentes, el almacenamiento exitoso de semillas ortodoxas por un corto plazo, de unos meses a 1 ó 2 años, puede lograrse también por almacenamiento húmedo a temperaturas frescas. Este método se usa comúnmente para especies de árboles que presentan un estado latente fuerte, como aquéllas adaptadas a climas templados (latitudes templadas y altitudes altas de los trópicos) puesto que el preenfriamiento durante el almacenamiento puede erradicar la dormancia. Por ejemplo, varias especies ortodoxas de árboles de climas templados, como *Carya* spp., *Chionanthus virginicus*, *Euonymus* spp., *Hamamelis virginiana*, *Ilex* spp., *Juglans* spp., *Juniperus* spp., *Liriodendron tulipifera*, *Nyssa* spp., *Picea* spp. y *Taxus* spp. pueden almacenarse húmedas de 3 a 5°C (Schopmeyer, 1974). Asimismo, las semillas ortodoxas de varias especies que son nativas de altitudes altas en los trópicos y que muestran un considerable estado latente pueden también almacenarse húmedas de 3 a 5°C. Por

ejemplo, las semillas de *Prunus africana*, nativa de montañas altas entre 900 y 3,400 m en África (Albrecht, 1993), y *Michelia champaca* L. y *M. compressa*, nativas de montañas altas de Asia (Lin y Wu, 1995), pueden almacenarse húmedas a 4 °C por 1 año (Albrecht, 1993; Lin y Wu, 1995). Además, las semillas de algunos árboles forestales colonizadores que tienen un requisito absoluto de luz para germinar también pueden almacenarse húmedas sin luz a temperatura ambiente por largos periodos de tiempo. Por ejemplo, las semillas de *Piper aequale* pueden mantenerse por 7 años completamente empapadas en oscuridad sin pérdida de viabilidad (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996).

COMPORTAMIENTO DE SEMILLAS RECALCITRANTES EN ALMACENAMIENTO

Las semillas recalcitrantes no pueden secarse sin que se dañen (Roberts, 1973) por lo que su longevidad no responde al ambiente de secado en la forma descrita por la ecuación de viabilidad de la semilla (1). Cuando las semillas recalcitrantes recién cosechadas se secan, en principio la viabilidad se reduce ligeramente a medida que se va perdiendo humedad, pero posteriormente inicia una reducción considerablemente a cierto contenido de humedad, llamado “contenido de humedad crítico” (King y Roberts, 1979) o “mínimo contenido de humedad seguro” (Tompsett, 1984b). Si el secado continúa, la viabilidad se reduce eventualmente a cero.

Los contenidos de humedad críticos para la pérdida de viabilidad en la deshidratación varían fuertemente entre las especies recalcitrantes (Chin, 1988; King y Roberts, 1979), entre cultivos y lotes de semillas (Chin, 1988; King y Roberts, 1979), y dependiendo de la etapa de madurez de la semilla al momento de su recolección (Finch-Savage y Blake, 1994; Hong y Ellis, 1990). El contenido de humedad crítico también puede variar con el método de secado de la semilla (Farrant *et al.*, 1985; Pritchard, 1991; Pritchard y Prendergast, 1986). Los valores del “mínimo contenido de humedad seguro” varían entre los extremos de cerca del 23% para cacao (*Theobroma cacao*) (Mumford y Brett, 1982) a 61.5% para *Avicennia marina* (Farrant *et al.*, 1986). A pesar de esta variación, estos contenidos de humedad equivalen a una franja relativamente angosta de humedad relativas de 96 a 98%, o potenciales de agua de la semilla de aproximadamente -1.5 MPa a -5 MPa (Dickie *et al.*, 1991; Poulsen y Eriksen, 1992; Pritchard, 1991; Roberts y Ellis, 1989; Tompsett y Pritchard, 1993).

No hay un método satisfactorio para mantener la viabilidad de las semillas recalcitrantes a mediano y largo plazo. Estas semillas no pueden secarse y tampoco almacenarse a temperaturas bajo cero, dado que pueden morir por el daño causado por la formación del hielo. La longevidad de las semillas recalcitrantes es corta, desde semanas hasta unos cuantos meses para especies adaptadas a ambientes tropicales (King y Roberts, 1979) y hasta un poco más de 3 años para varias especies adaptadas a ambientes templados (Suszka y Tylkowski, 1981, 1982). Sin embargo, si los ambientes de almacenamiento óptimos son cuidadosamente determinados, la longevidad de varias semillas recalcitrantes tropicales puede extenderse a 3 años, al menos para especies de *Symphonia globulifera* (Corbineau y Côme, 1989).

El principio de almacenamiento húmedo exitoso para semillas recalcitrantes, es que las semillas deben mantenerse a contenidos de humedad cercanos a aquéllos contenidos a los que éstas se desprenden, con continuo acceso a oxígeno; estas circunstancias minimizan la degradación de la semilla puesto que los mecanismos de reparación pueden funcionar (Villiers, 1975). Bajo estas condiciones (alta humedad de la semilla y oxígeno disponible), sin embargo, las semillas tienden a germinar. Claramente, también es esencial que las condiciones deban impedir o al menos retardar la germinación. Por lo tanto es más fácil almacenar especies recalcitrantes con semillas latentes (ya sea estado latente primario o inducido) que las semillas no latentes bajo tales condiciones. Para semillas no latentes, como se presenta en la mayoría de las semillas de árboles tropicales en la madurez (King y Roberts, 1979), las bajas temperaturas pueden reducir la tasa de degradación y de germinación, siempre que permanezcan por encima del valor que resulta en daño por frío, o del valor más bajo en el cual se da la cristalización de hielo. Por ejemplo, daño por frío ocurre entre 5 y 10°C para *Shorea roxburghii*, entre 5 y 12°C para *Symphonia globulifera* y *Hopea odorata* Roxb. (Corbineau y Côme, 1988). Es necesario determinar la temperatura óptima de almacenamiento de semillas empapadas para cada especie recalcitrante. Un protocolo que se sugiere para determinar estos valores se ha descrito en otra parte (Hong y Ellis, 1996). La temperatura óptima parece ser aquella a la cual las semillas no latentes permanecen vivas pero no pueden germinar, esto es, la temperatura base para la germinación (Corbineau y Côme, 1988; Pritchard *et al.*, 1996). Por ejemplo, las temperaturas óptimas de almacenamiento determinadas de esta forma son de 10°C para *Shorea roxburghii*, de 12°C para *Mangifera indica* y de 15°C para *Hopea odorata* y *Symphonia globulifera* (Corbineau y Côme, 1988). Sin embargo, las semillas recalcitrantes de especies adaptadas a climas templados (incluyendo grandes

altitudes en los trópicos), demuestran un estado latente considerable que requiere largos períodos de pre-enfriamiento a temperaturas entre 2 y 5°C para superarlo. Mas aún, las semillas de muchas especies templadas con comportamiento de semillas recalitrantes en almacenamiento, tienen la capacidad para germinar a temperaturas entre 2 y 5°C, y por lo tanto, el almacenamiento húmedo de tales semillas recalitrantes a temperaturas entre 0 y 10°C puede resultar en germinación durante dicho almacenamiento. En tales casos, la germinación puede prevenirse mediante una mínima reducción del contenido de humedad de la semilla (aproximadamente un 5% por debajo del de las semillas frescas), o ya sea reduciendo la temperatura de almacenamiento por debajo de la temperatura óptima de pre-enfriamiento (0 a -3°C) (Suszka, 1978), o aumentándola hasta la temperatura base para la germinación de semillas latentes (Pritchard *et al.*, 1996). Por ejemplo, la viabilidad de las semillas de sicomoro (*Acer pseudoplatanus*) y *Quercus robur* puede mantenerse por 3 años a un contenido de humedad de 24 a 32% y de 40 a 45%, respectivamente, entre -1 y -3°C (Suszka 1978; Suszka y Tylkowsky, 1981; Tylkowsky, 1989) y para el castaño de indias (*Aesculus hippocastanum*) por 3 años si las semillas latentes húmedas se almacenan a 16°C, aunque en este caso se requiere un pre-enfriamiento subsiguiente para erradicar el estado de dormancia (Pritchard *et al.*, 1996).

En términos prácticos, las especies con semillas recalitrantes, pueden por lo tanto, ser divididas en dos sub-categorías (Bonner, 1990; Hong y Ellis, 1996): aquéllas adaptadas a climas tropicales y las adaptadas a climas templados (latitudes templadas o grandes altitudes en los trópicos). Generalmente, la viabilidad de las semillas recalitrantes puede mantenerse (si bien sólo para períodos limitados en condiciones aireadas) con contenidos de humedad justamente antes de que estén completamente empapadas, es decir, valores de 2 a 5% por debajo de aquéllas de semillas frescas, o en equilibrio con una humedad relativa de 98 a 99%, a temperaturas óptimas de almacenamiento que varían desde 7°C a 17°C entre especies adaptadas a climas tropicales, y entre -3°C y 5°C entre muchas de aquéllas adaptadas a climas templados (Hong *et al.*, 1996). Es difícil mantener semillas recalitrantes completamente empapadas o sub empapadas con aireación continua, y al mismo tiempo impedir la germinación y contaminación por hongos. La aireación puede resultar en pérdida de humedad de la semilla, y la respiración puede rápidamente agotar el oxígeno. Por lo tanto, el medio de almacenamiento, es muy importante para semillas recalitrantes. Este debe cumplir dos funciones: primero, mantener la humedad de la semilla constante a valores altos; segundo, permitir la

difusión de suficiente oxígeno a las semillas húmedas. Se ha reportado que el almacenamiento de semillas recalitrantes húmedas en carbón húmedo, aserrín o arena húmeda por lo general es más eficiente que el almacenamiento en bolsas de polietileno. Se ha recomendado el almacenamiento con un contenido de humedad de cosecha o contenidos cercanos a éste en medios como aserrín (a un contenido de humedad de 16%) o perlita (a un contenido de humedad entre 0 y 4%) dentro de envases apropiados, como sacos o bolsas caladas, colocadas en un cuarto de alta humedad (Tompsett y Kemp, 1996). También se reportó que revestir las semillas recalitrantes con alginato o alginato con ABA alarga la vida de las semillas por un factor de hasta 3 ó 4 (Pammenter *et al.*, 1997).

Se ha reportado que la crioconservación de embriones cigóticos ha sido exitosa para un número de especies de árboles que muestran comportamiento en almacenamiento de semillas ortodoxas, intermedias o recalitrantes (Engelmann *et al.*, 1995b). Para una crioconservación exitosa, los embriones extirpados o ejes embrionarios deben sobrevivir a la deshidratación debajo del contenido de humedad mínimo congelable (Hor *et al.*, 1990) de aproximadamente 18 a 33% (ver Hong *et al.*, 1996), valor debajo del cual no hay agua congelable para la formación de hielo en temperaturas ultra bajas. Los embriones y ejes embrionarios de algunas especies recalitrantes son capaces de sobrevivir a la deshidratación a contenidos de humedad más bajos que las semillas enteras (Chandel *et al.*, 1995; Chin, 1988; Finch-Savage, 1992a, Normah *et al.*, 1986). Por ejemplo, semillas frescas (contenido de humedad de 36%) de *Hevea brasiliensis* toleraron la deshidratación a un contenido de humedad de 20%, pero ninguna semilla sobrevivió a una posterior deshidratación a un contenido de humedad de 15% (Chin *et al.*, 1981). Sin embargo, después de la deshidratación a un contenido de humedad de 16 % seguido de 16 horas de crioconservación en nitrógeno líquido, 87% y 69%, respectivamente, de los ejes embrionarios extirpados (contenido de humedad de 55%) sobrevivieron (Normah *et al.*, 1986). Lamentablemente, los embriones de muchas semillas recalitrantes se dañan por la deshidratación antes que se reduzca el contenido de humedad de la semilla por debajo de esos valores a los cuales ya no ocurre cristalización de hielo, y así la crioconservación de embriones extirpados de estas especies terminan en muerte, ya sea por la formación de hielo para los embriones a contenidos de humedad por encima del contenido de humedad mínimo congelable, o por la deshidratación a contenidos de humedad por debajo de ese mínimo (Hor *et al.*, 1990).

El secado veloz (también denominado secado rápido) puede permitir que los embriones extirpados sobrevivan a la deshidratación a contenidos de humedad más bajos que aquéllos secados más lentamente dentro de semillas intactas (Finch-Savage, 1992a; Normah *et al.*, 1986; Pammenter *et al.*, 1991; Pritchard, 1991; Pritchard y Prendergast, 1986). Los embriones o los ejes embrionarios extirpados pueden secarse rápidamente en una vitrina de flujo laminar de aire a temperatura ambiente (Normah *et al.*, 1986) o bajo una corriente de aire comprimido a aproximadamente 9 litros min⁻¹ (Pammenter *et al.*, 1991). Después que el secado rápido de los ejes embrionarios extraídos de semillas maduras de *Landolphia kirkii* redujo el contenido de humedad de 67% a 23% en 30 minutos, 90% de los ejes embrionarios extirpados fueron capaces de germinar (Pammenter *et al.*, 1991). Secado rápido con gel de sílice o con una corriente de aire aséptico ha permitido que los ejes embrionarios extirpados sobrevivan a la deshidratación a un valor menor que el que se consigue por medio de secado al vacío (Fu *et al.*, 1993). La etapa de madurez de las semillas de las cuales se extirpan los embriones es un factor importante que influye sobre la supervivencia después de la deshidratación: los embriones extirpados de semillas maduras no solamente sobrevivieron la deshidratación a contenidos de humedad más bajos que los embriones inmaduros, sino que también sobrevivieron la subsecuente crioconservación en nitrógeno líquido (Chandel *et al.*, 1995; Engelmann *et al.*, 1995b). Congelación rápida puede permitir que los embriones desecados sobrevivan mejor la crioconservación en nitrógeno líquido (Berjak y Pammenter, 1997). En contraste, se ha reportado que congelación lenta con embriones inmaduros extirpados de cacao es más exitosa que congelación rápida (Pence, 1991a). El espécimen que va a ser congelado debe ser lo más pequeño posible, y un pretratamiento de los embriones con crioprotectores, como DMSO, prolina, sacarosa y glicerol (Assy-Bah y Engelmann, 1992; Dumet y Berjak, 1997; Pence, 1991a) son factores importantes que influyen sobre la supervivencia de los embriones extirpados (o ejes embrionarios) en nitrógeno líquido.

Los resultados reportados para *Aesculus* spp. (Pence, 1990; 1992), *Araucaria hunsteinii* (Pritchard y Prendergast, 1986), *Artocarpus heterophyllus* Lam. (citado por Engelmann *et al.*, 1995b), *Castanea sativa* (Pence, 1990, 1992), *Citrus hystrix* (Normah y Serimala, 1997), *Coffea liberica* (Hor *et al.*, 1993; Normah y Vengadasalam, 1992), *Cocos nucifera* (Assy-Bah y Engelmann, 1992; Chin *et al.*, 1989), *Dimocarpus longan* (Fu *et al.*, 1990, 1993), *Hevea brasiliensis* (Normah *et al.*, 1986), *Landolphia kirkii* (Vertucci *et al.*, 1991), *Quercus* spp. (González-Benito y Pérez-Ruiz, 1992; Jorgensen, 1990; Pence,

1990, 1992), *Trichilia dregeana* (Dumet y Berjak, 1997) y *Theobroma cacao* (Pence, 1991a) han demostrado el carácter factible de la crioconservación de los embriones extirpados o los ejes embrionarios de semillas recalcitrantes. Sin embargo, otros han reportado una falta de éxito utilizando las mismas especies. Por ejemplo, experimentos con embriones extirpados de *Artocarpus heterophyllus* (Dumet y Berjak, 1977), *Landolphia kirkii* (Dumet y Berjak, 1977), y *Quercus robur* (Poulsen, 1992; Chmielarz, 1997) encontraron que ninguna sobrevivió la crioconservación en nitrógeno líquido.

COMPORTAMIENTO DE SEMILLAS INTERMEDIAS EN ALMACENAMIENTO

A pesar de que el término “comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento” se introdujo solamente al principio de esta década, se aludió a esta tercera categoría de comportamiento de semillas en almacenamiento hace más de ocho décadas. Elliott (1912, citado por Baldwin, 1942) dividió las semillas de árboles de bosques templados en tres clases: (i) aquéllas que pueden secarse, (ii) aquéllas que pueden sobrevivir secado parcial y (iii) aquéllas que raramente pueden secarse por completo. Las clases primera y tercera son más o menos equivalentes al comportamiento de las semillas en almacenamiento, de las categorías ortodoxas y recalcitrantes, las cuales fueron definidas detalladamente por Roberts (1973), respectivamente; la segunda clase equivale al “comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento” definida por Ellis *et al.*, (1990a).

La definición del comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento se basa en la respuesta de la longevidad al ambiente de almacenamiento. En semillas que muestran comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento, la tendencia a aumentar la longevidad conforme baja el contenido de humedad de almacenamiento de la semilla (dentro de la escala de secado al aire) se invierte a un contenido de humedad relativamente alto, donde a contenidos de humedad más bajos la longevidad se reduce (Ellis *et al.*, 1990a, 1991a, 1991b, 1991c). Pero en tales especies, también se observa con frecuencia (pero no siempre) que las semillas pueden dañarse inmediatamente por deshidratación a contenidos de humedad relativamente bajos, aproximadamente un contenido de humedad de 7 a 12% dependiendo de la especie. Los contenidos de humedad críticos de las semillas intermedias por debajo de los cuales ocurre una pérdida en viabilidad más rápida durante almacenamiento hermético varían considerablemente

con la especie, grado de madurez y método de extracción de la semilla y/o manejo de post-recolección. En general, las semillas extraídas de frutos al momento de madurez toleran la deshidratación a contenidos de humedad en equilibrio con aproximadamente 40 a 50% de humedad relativa, esto es, un contenido de humedad de aproximadamente 10% para café arábica (*Coffea arabica*) (Ellis *et al.*, 1991a; Hong y Ellis, 1992a) y un contenido de humedad de 7% para *Citrus* spp. (Hong y Ellis, 1995). Una característica más de las semillas intermedias de origen tropical es el hecho que la longevidad de semillas secas (un contenido de humedad de 7 a 10%) se reduce con el descenso de la temperatura de almacenamiento por debajo de 10°C (Ellis *et al.*, 1990a, 1991a, 1991b, 1991c; Hong y Ellis, 1992a). En tales casos, entonces, hay un ambiente de almacenamiento de secado al aire óptimo para mantener la viabilidad de las semillas. En el café arábica éste es aproximadamente 10°C con un contenido de humedad de 10 a 11% (Hong y Ellis, 1992a).

Se sabe ahora que las semillas de Nim (*Azadirachta indica* A. Juss) (Gaméné *et al.*, 1996; Hong y Ellis, 1998; Sacandé *et al.*, 1997a, 1997b), *Cinnamomum subavenium* (Lin, 1996), varias especies de *Citrus* (Hong y Ellis, 1995), *Coffea arabica* (Ellis *et al.*, 1990a, 1991a; Hong y Ellis, 1992a), café robusta (*Coffea canephora*) (Hong y Ellis, 1995), palma de aceite (*Elaeis guineensis*) (Ellis *et al.*, 1991c), *Khaya senegalensis* (Hong y Ellis, 1998), *Lindera megaphylla* (Lin, 1996), *Neolitsea parvigemma* (Lin, 1996) y *Swietenia macrophylla* (Hong y Ellis, 1998; Pukittayacamee *et al.*, 1995) muestran comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento. Entre aproximadamente 7,000 especies examinadas en un reciente estudio, se cree que aproximadamente 134 especies muestran comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento (Hong *et al.*, 1996). Muchas de estas especies son árboles de origen tropical, aunque algunas son herbáceas (Hong *et al.*, 1996). Por ejemplo, ese estudio sugiere que las siguientes especies de árboles importantes pueden mostrar comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento: *Acer macrophyllum*, *Afroparpus gracilior*, *Agathis macrophylla*, *Araucaria columnaris*, *A. nemorosa*, *A. rulei*, *A. scopulorum*, *Bertholettia excelsa*, *Bixa orellana*, *Chrysophyllum cainito*, *Dacrycarpus dacrydioides*, *Dipterocarpus alatus* Roxb. & G. Don, *D. intricatus*, *D. tuberculatus*, *Dipteryx odorata*, *Rhaphidophyllum hystrix* y *Virola surinamensis* (Hong *et al.*, 1996).

Desde el punto de vista de ambientes óptimos de almacenamiento de semillas de secado al aire libre, puede ser útil distinguir entre especies con comportamiento de semillas intermedias en

almacenamiento adaptadas a ambientes tropicales y aquéllas adaptadas a ambientes templados (incluyendo grandes altitudes en los trópicos). Por ejemplo, las semillas intermedias de origen tropical, como el café arábica (Bendana, 1962; Wellman y Toole, 1960) y papaya (*Carica papaya*) (Bass, 1975) pueden almacenarse a contenidos de humedad en equilibrio con una humedad relativa de 50% (un contenido de humedad de 9 a 10%) y 10°C por hasta 5 y 6 años respectivamente, sin pérdida de viabilidad. La viabilidad de semillas intermedias de origen templado también se mantiene bien a contenidos de humedad en equilibrio con una humedad relativa de aproximadamente 50%, pero a temperaturas frías de 5°C a -10°C. Por ejemplo, las semillas de *Corylus avellana* pueden almacenarse herméticamente a -5°C y con un contenido de humedad de 10 a 13% (Degeyter, 1987). Las especies que muestran comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento pueden almacenarse con éxito a mediano plazo, por lo cual, se han proporcionado y definido los ambientes óptimos, y deben ser mantenidos.

Al igual que las semillas ortodoxas, las semillas intermedias también pueden almacenarse húmedas a temperaturas frías si la germinación es prevenida o retardada. Por ejemplo, las semillas de café arábica (Van der Vossen, 1979) y té (*Camellia sinensis*) (Ammu y Watanabe, 1983) se almacenaron húmedas a 15°C y 1°C, respectivamente, por 2.5 y 6 años, respectivamente, con poca pérdida de viabilidad.

La situación con respecto a la crioconservación de semillas intermedias es un poco confusa. A pesar de informes sobre la muerte inmediata de semillas (enteras) de especies con comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento después de crioconservación en nitrógeno líquido, café arábica (Becwar *et al.*, 1983), *Corylus avellana* (Normah *et al.*, 1994), *C. cornuta* (Stanwood y Bass, 1981), palma de aceite (Grout *et al.*, 1983) y *Roystonea regia* (Kunth) O.F. Cook (Ellis *et al.*, 1991c), han habido varios informes sobre la supervivencia de semillas secas de especies con comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento después de inmersión en nitrógeno líquido, como en el caso de *Camellia sinensis* (Hu *et al.*, 1994), *Carica papaya* (Becwar *et al.*, 1983; Chin y Krisnapillay, 1989), *Citrus aurantifolia* y *C. halimii* (Normah y Serimala, 1997). Esto implica que puede ser posible mejorar las técnicas de crioconservación para hacerlas apropiadas para semillas intermedias.

Puesto que las semillas enteras de especies con comportamiento de semillas intermedias en almacenamiento toleran la deshidratación a un contenido de humedad relativamente bajo (7 a 10%), los embriones desecados pueden tener mayor

oportunidad de sobrevivir a la crioconservación en nitrógeno líquido que en el caso de semillas recalitrantes. Informes sobre crioconservación exitosa de embriones extirpados de *Azadirachta indica* (Dumet y Berjak, 1977), *Camellia sinensis* (Chandel *et al.*, 1995; Chaudhury *et al.*, 1990, 1991; Dumet y Berjak, 1977; Wesley-Smith *et al.*, 1992), *Citrus aurantifolia* y *C. halimii* (Normah y Serimala, 1997), *Coffea arabica* (Abdelnour *et al.*, 1992), *Corylus avellana* (González-Benito y Pérez, 1994; Normah *et al.*, 1994; Pence, 1990; Reed *et al.*, 1994), *Elaeis guineensis* (Engelmann *et al.*, 1995a, 1995b; Grout *et al.*, 1983), *Howea forsteriana* (Chin y Krishnapillay, 1989; Chin *et al.*, 1988), *Poncirus trifoliata* (Radhamani y Chandel, 1992) y *Veitchia merrilli* (Chin y Krishnapillay, 1989; Chin *et al.*, 1988) han demostrado la potencialidad para almacenamiento de semillas a largo plazo bajo tales condiciones.

TOLERANCIA A LA DESHIDRATACIÓN Y LONGEVIDAD POTENCIAL DE SEMILLAS EN DESARROLLO Y MADURACIÓN

La aplicación de la ecuación de viabilidad de la semilla (1) revela que la calidad inicial de la semilla (K_i) – longevidad potencial – juega un papel importante en asegurar buena supervivencia de la semilla en almacenamiento. A mayor valor de K_i , mayor será el período de viabilidad para un determinado ambiente de almacenamiento. Durante el desarrollo y la maduración de la semilla, el valor de la constante del lote de semilla K_i - potencial de longevidad de las semillas ortodoxas – aumenta notablemente. Actualmente hay buena evidencia en una amplia gama de especies de cultivo ortodoxas contrastantes, de que la longevidad potencial continúa aumentando durante el período posterior a la culminación del llenado de la semilla, a medida que ésta madura (Demir y Ellis, 1992, 1993; Ellis *et al.*, 1993; Ellis y Pieta Filho, 1992; Pieta Filho y Ellis, 1991a, 1991b; Sanhewe y Ellis, 1996; Zanakis *et al.*, 1994). También hay buena evidencia de la capacidad de semillas ortodoxas a tolerar la deshidratación a muy bajos contenidos de humedad, mejorando considerablemente durante últimas etapas de maduración de la semilla, además que mediante un estudio, se ha demostrado una fuerte asociación en las semillas en desarrollo y maduración entre la longevidad potencial (K_i) y la capacidad de las semillas de tolerar la deshidratación a contenidos de humedad muy bajos (Ellis y Hong, 1994).

Se ha reportado que la capacidad de las semillas a tolerar la deshidratación rápida forzada, se incrementa durante el desarrollo y la maduración de

semillas de árboles con comportamiento ortodoxo (Hong y Ellis, 1990, 1992b, 1997a), intermedio (Ellis *et al.*, 1991^a; Hong y Ellis, 1995), y recalitrantes (Finch-Savage, 1992a; Hong y Ellis, 1990; Tompsett y Pritchard, 1993). Las semillas ortodoxas de varias especies de cultivos, hierbas silvestres y árboles no pueden tolerar la deshidratación rápida forzada a contenidos de humedad bajos (4 a 5%) hasta un tiempo posterior a su madurez [definida como el final de la fase de llenado de la semilla (Ellis y Pieta Filho, 1992)], una vez que el secado de maduración ha reducido el contenido de humedad de la semilla en la planta progenitora, de manera substancial (Ellis y Hong, 1994; Fischer *et al.*, 1988; Hay y Probert, 1995; Hong y Ellis, 1990, 1992b, 1997a; Wechsberg *et al.*, 1993). La máxima tolerancia a la deshidratación rápida forzada ocurre un tiempo después de la madurez de la masa, probablemente en la dehiscencia natural (Hay y Probert, 1995; Hong y Ellis, 1990, 1992b, 1997a; Sanhewe y Ellis, 1996; Wechsberg *et al.*, 1993). Además, la deshidratación lenta de semillas inmaduras cosechadas antes de la madurez de la masa y mucho antes del secado de maduración ocurra naturalmente, permitiendo que sea adquirida la tolerancia a la deshidratación rápida (Dasgupta *et al.*, 1982; Hay y Probert, 1995; Hong y Ellis, 1997a; Kermode y Bewley, 1985a; Sanhewe y Ellis, 1996). Por ejemplo, en el arce noruego (*Acer platanoides*), el secado rápido (reduciendo el contenido de humedad de 57.3% a 9% en 1 día, y a 5% en 4 días) de las semillas cosechadas en la madurez de la masa redujo la viabilidad de 100% a 61%, y de 38% a un contenido de humedad de 8.1% y 4.7%, respectivamente, mientras que para las semillas que se secaron primero lentamente por 32 días, período durante el cual el contenido de humedad se redujo de 57.3% a 29.9%, seguido de un secado rápido de 3.5% (en 4 días) dio como resultado un 93% de viabilidad (Hong y Ellis, 1997a). También se ha reportado que el secado lento de semillas o frutos cosechados antes de o en la madurez de la masa aumenta el vigor de las semillas y la longevidad potencial en varias especies silvestres y cultivadas (Hay y Probert, 1995; Sanhewe y Ellis, 1996; TeKrony y Egli, 1997).

Adicionalmente, la tolerancia a la deshidratación también disminuye cuando se someten inicialmente las semillas a condiciones bajo las cuales se inicia la germinación. Por ejemplo, el pre-enfriamiento, almacenamiento húmedo, pre-remojo, tratamiento de fermentación para la extracción de semillas y preparación de las semillas pueden reducir la tolerancia a la deshidratación, y por lo tanto, cambian el comportamiento en almacenamiento de las semillas (ver Hong *et al.*, 1996). De manera similar, las semillas que se producen en ambientes desfavorables pueden mostrar una tolerancia reducida a deshidratación a contenidos de humedad

bajos. Por ejemplo, las semillas de arroz japónica (*Oryza sativa* subsp. *japonica*) producidas en un ambiente cálido de 32/24°C (día/noche) mostraron de una manera consistente tolerancia más pobre a la deshidratación en cada etapa del secado en la maduración que aquéllas producidas en un ambiente más fresco de 28/20°C (Ellis y Hong, 1994).

Lo anterior indica que se debe tener mucho cuidado al recolectar, extraer y posteriormente manejar las semillas de árboles. También indica que se puede esperar mejoras adicionales en el éxito del almacenamiento de semillas de árboles, especialmente en los trópicos, si se presta más atención al momento oportuno para recolectar las semillas y a las prácticas de post-recolección.

PREDICCIÓN DEL COMPORTAMIENTO DE SEMILLAS EN ALMACENAMIENTO

Los métodos así como su viabilidad, para el almacenamiento de las semillas, dependen del comportamiento que presentan ciertas especies en particular. Se ha sugerido en otra parte un protocolo simple, de dos etapas para determinar el comportamiento de semillas en almacenamiento (Hong y Ellis, 1996). Esta tarea es, sin embargo, considerable dado que hay aproximadamente 250,000 especies de plantas florales. Por lo tanto, estimar el comportamiento probable de semillas en almacenamiento sería útil y se han desarrollado varios métodos para hacer esto (Hong y Ellis, 1996, 1997b, 1998; Hong *et al.*, 1996). Ningún criterio por sí mismo puede proporcionar una estimación satisfactoria del comportamiento probable de semillas en almacenamiento, pero puede valer la pena combinar la información para por lo menos cuatro de los seis factores descritos más abajo (Hong y Ellis, 1996).

ECOLOGÍA DE LA PLANTA

Parece haber una asociación entre la ecología de la plantas y el comportamiento de semillas en almacenamiento (Roberts y King, 1980; Tompsett, 1987, 1992). A partir de la información del comportamiento de las semillas en almacenamiento obtenida de al menos 7,000 especies de 251 familias (Hong *et al.*, 1996), es evidente que las especies que muestran comportamiento de semillas recalcitrantes en almacenamiento no ocurren naturalmente en (se originan de) hábitats áridos, que son el desierto y la sabana. En tales ambientes, la mayoría de las especies de plantas muestran un comportamiento de semillas ortodoxas en almacenamiento, mientras que unas cuantas pueden mostrar un comportamiento de

semillas intermedias en almacenamiento. Sin embargo, es claro que no son posibles más generalizaciones. Especialmente, por ejemplo, al otro extremo ecológico, es bastante claro que no todas las especies nativas de hábitats húmedos, bosques lluviosos, bosques inundados o ambientes acuáticos, muestran comportamiento de semillas recalcitrantes en almacenamiento; las tres categorías de comportamiento de semillas en almacenamiento pueden encontrarse entre las especies nativas de tales ambientes húmedos.

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

El comportamiento de semillas ortodoxas en almacenamiento puede encontrarse en todas las especies dentro de unas cuantas familias (Chenopodiaceae, Combretaceae, Compositae, Labiatae, Solanaceae, Pinaceae), o en casi todas las especies en otras familias con sólo unas cuantas especies excepcionales (Leguminosae, Graminae, Cucurbitaceae, Cruciferae y Rosaceae). Sin embargo, la mayoría de las familias de plantas florales incluyendo especies de árboles tienen especies con dos (Anacardiaceae, Dipterocarpaceae, Euphorbiaceae, etc.) o tres diferentes categorías de comportamiento de semillas en almacenamiento (Meliaceae). Más aún, el comportamiento de semillas en almacenamiento puede diferir entre especies dentro de un mismo género (Hong y Ellis, 1995; Tompsett, 1983), o aún entre secciones (Hong y Ellis, 1997b).

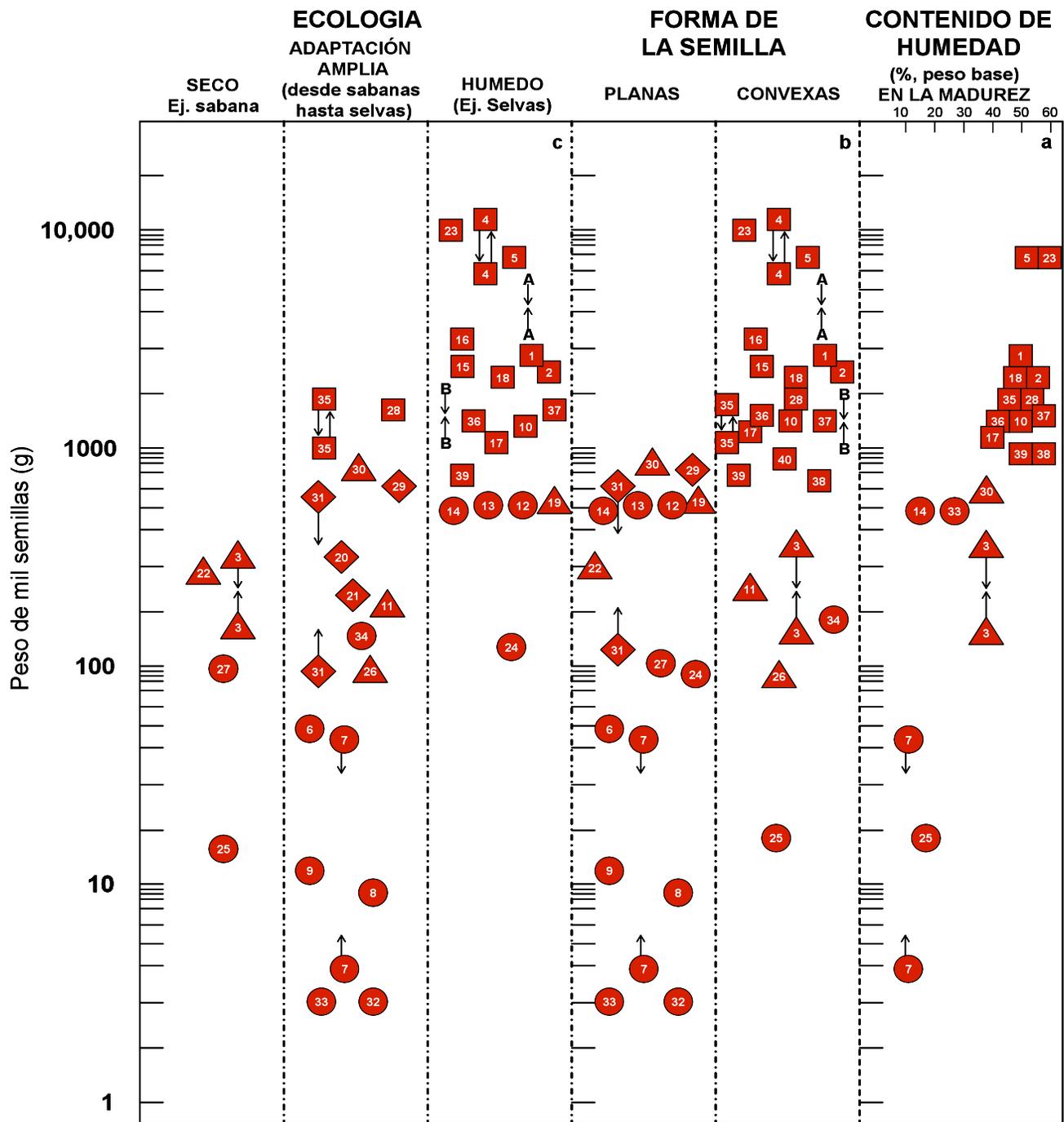


Fig. 1. Variación en el peso de mil semillas (escala logarítmica) con variación para el contenido de humedad de semilla en el momento de madurez o desprendimiento (a), o forma de la semilla (b), o ecología (c) y comportamiento de semillas en almacenamiento entre 40 especies de Meliaceae. El comportamiento de semillas en almacenamiento está clasificado como ortodoxo (○), intermedio o probablemente intermedio (Δ), recalcitrante o probablemente recalcitrante (◻), o indeterminado pero no recalcitrante (◊). Las posiciones A y B para *Amoora wallichii* y *Turraeanthus africanus*, respectivamente, en ambas especies cuyo comportamiento de semillas en almacenamiento es desconocido, han sido incluidas para probar la predicción del comportamiento de semillas en almacenamiento (ver texto). Clave para las especies: 1. *Aglaiia clarkii*; 2. *Azadirachta excelsa*; 3. *A. indica*; 4. *Carapa guianensis*; 5. *C. procera*; 6. *Cedrela mexicana*; 7. *C. odorata*; 8. *C. toona*; 9. *Chukrasia tabularis*; 10. *Dysoxylum cauliflorum*; 11. *Ekebergia senegalensis*; 12. *Entandrophragma angolense*; 13. *E. candollei*; 14. *E. utile*; 15. *Guarea cedrata*; 16. *G. sp.*; 17. *G. sp. nov. (G. glabra)*; 18. *G. thompsonii*; 19. *Khaya anothoteca*; 20. *K. grandifoliola*; 21. *K. ivorensis*; 22. *K. senegalensis*; 23. *Lansium domesticum*; 24. *Lovoa trichiloides*; 25. *Melia azedarach*; 26. *Pseudobersama mossambicensis*; 27. *Pseudocedrela kotschy*; 28. *Sandoricum koetjape*; 29. *Swietenia humilis*; 30. *S. macrophylla*; 31. *S. mahagoni*; 32. *Toona australis*; 33. *T. ciliata*; 34. *Trichilia americana*; 35. *T. emetica*; 36. *T. martineau*; 37. *T. megalantha*; 38. *T. monadelpha*; 39. *T. prieuriana*; 40. *T. tessmannii*. Tomado de Hong y Ellis, 1998.

CARACTERÍSTICAS DE LA PLANTA, FRUTO O SEMILLA

Ciertas generalizaciones parecen posibles acerca de las asociaciones entre las características de los frutos y semillas y el comportamiento de las semillas en almacenamiento (Hong *et al.*, 1996). Por ejemplo, el comportamiento de semillas ortodoxas en almacenamiento es mostrado por especies que producen aquenios, bayas con muchas semillas, cápsulas dehiscentes con muchas semillas, muchas vainas de semillas secas (pero no ariladas), muchos folículos con semillas secas, esquizocarpos y utrículos (Hong *et al.*, 1996). La mayoría de las especies que producen silicuas (una excepción) y cariópsides (tres excepciones conocidas) también producen semillas ortodoxas. Por otra parte, sin embargo, las tres categorías de comportamiento de semillas en almacenamiento pueden encontrarse entre las especies que producen una semilla o unas cuantas semillas grandes (de 1 a 10 semillas) por fruto, o muchas semillas ariladas por fruto, entre drupas, vainas, cápsulas, bayas y nueces.

TAMAÑO DE LA SEMILLA

Con frecuencia, las semillas recalcitrantes tienden a ser más grandes que las semillas intermedias, las cuales, a su vez, tienden (en promedio) a ser más grandes que las semillas ortodoxas. Sin embargo, hay una gama muy amplia de pesos o tamaños de semillas a través de la cual las semillas de diferentes especies muestran los tres tipos de comportamiento de semillas en almacenamiento (Hong y Ellis, 1996).

CONTENIDO DE HUMEDAD DE LA SEMILLA AL MOMENTO DE SU DESPRENDIMIENTO

Un estudio reciente muestra que los contenidos de humedad de las semillas al momento de madurez o desprendimiento para especies con comportamientos de semillas recalcitrantes, intermedias y ortodoxas en almacenamiento se traslapan considerablemente. No es posible ninguna generalización sobre el comportamiento de semillas en almacenamiento para las especies en las cuales las semillas al momento de madurez o desprendimiento tienen aproximadamente un contenido de humedad entre 25% y 55% (Hong y Ellis, 1996).

FORMA DE LA SEMILLA

Parece haber una leve asociación entre la forma de las semillas y el comportamiento de las semillas en almacenamiento. Por ejemplo, las semillas

recalcitrantes son con frecuencia esféricas u ovaladas (Chin, 1988). Las semillas que son delgadas y planas, formas que ayudan a la sequedad en la maduración natural, tienden a mostrar comportamiento de semillas ortodoxas en almacenamiento (Tompsett, 1994). Las semillas planas tienden a mostrar comportamiento de semillas ortodoxas en almacenamiento como en *Acer* spp. (Hong y Ellis, 1997b), aunque en las Meliaceae se muestran tanto un comportamiento ortodoxo e intermedio de las semillas en almacenamiento (Hong y Ellis, 1998). La forma esférica está presente en las tres categorías de comportamiento de semillas en almacenamiento (Hong y Ellis, 1997b, 1998).

Cada uno de los criterios individuales indicados arriba no son lo suficientemente confiables para ser muy útiles como indicadores de comportamiento probable de semillas en almacenamiento. Sin embargo, puede ser posible desarrollar un sistema de predicción con criterios múltiples para indicar el comportamiento probable de semillas en almacenamiento (Hong y Ellis, 1996). Por ejemplo, combinando la información sobre los cuatro criterios –peso de la semilla, contenido de humedad de la semilla al momento de desprendimiento, forma de la semilla y taxonomía (sección)- se puede formar la base de una guía para el comportamiento probable de semillas en almacenamiento entre *Acer* spp. (Hong y Ellis, 1997b). Asimismo, los cuatro criterios de peso de la semilla, contenido de humedad de la semilla en el momento de madurez, forma de la semilla y ecología de la planta pueden proporcionar una guía para calcular el comportamiento de semillas en almacenamiento en Meliaceae (Fig. 1). Por ejemplo, de las dos posiciones denominadas A en la figura 1 para un peso de semilla (Peso de Mil Semillas = 4,300 a 7,700g), ecología (bosque húmedo perennifolio de la India), forma de la semilla (convexa, arilo carnoso) de *Amoora wallichii* – información de Luna (1996) – se indica que esta especie probablemente mostrará un comportamiento de semilla recalcitrante en almacenamiento. Asimismo, de las dos posiciones denominadas B para el peso de semilla (Peso de Mil Semillas = 1,000 a 1,400g [FAO 1975]), forma de la semilla (convexa, arilo carnoso), y ecología (bosque lluvioso del Este de África) (Styles y White, 1991) de *Turraeanthus africanus*, indica que un comportamiento de semillas recalcitrantes en almacenamiento también es probable en esta especie. Además, la información disponible sobre el hábitat natural de las dos especies también puede usarse para indicar probables condiciones apropiadas de almacenamiento húmedo de semillas. Dado que el árbol *Amoora wallichii* se describe como “resistente a la helada” (Luna, 1996), y que *Turraeanthus africanus* crece a una altitud de 1,525 m (Styles y White, 1991), se indica que el daño ocasionado por

frío es improbable si las semillas de ambas especies se almacenan húmedas a aproximadamente 10°C.

Se propone que una investigación de semillas en colaboración con los científicos de todo el mundo puede producir claves más grandes, más precisas y de criterios múltiples para calcular el comportamiento de semillas en almacenamiento así como, ambientes apropiados para el almacenamiento de semillas. Se cree que el método resumido aquí es especialmente útil para el almacenamiento de semillas de árboles, y que tal colaboración es requerida urgentemente.

SEMILLAS ORTODOXAS Y RECALCITRANTES

PATRICIA BERJAK Y N. W. PAMMENTER
Unidad de Investigación de Biología Celular de Plantas
Facultad de Ciencias de la Vida
Universidad de Natal, Durban
4041 Sudáfrica

Las semillas de muchas especies no pueden clasificarse como ortodoxas, particularmente en el caso de semillas de árboles tropicales. Las opiniones presentadas aquí favorecen la concepción de que el comportamiento de las semillas se basa en una diversidad de características. El conjunto de mecanismos o procesos es analizado, como la incorporación de las propiedades consideradas actualmente y que promueven la adquisición de la tolerancia a la deshidratación, y aseguran la supervivencia de la condición de deshidratación en las semillas ortodoxas. Estos mecanismos incluyen: características físicas celulares e intracelulares; nula diferenciación celular; la “desactivación” del metabolismo; presencia y operación eficiente de los sistemas antioxidantes; acumulación y desemeño de moléculas protectoras, incluyendo proteínas embriogénicas tardías acumulantes y abundantes (LEA's), sacarosa y ciertos oligosacáridos; despliegue de moléculas anfipáticas; una capa efectiva periférica de oleosina alrededor de los cuerpos lipídicos; la ocurrencia y operación de mecanismos reconstructivos durante la rehidratación; y otros mecanismos por identificarse. La presencia de algunos de los procesos o mecanismos, su ausencia o manifestación parcial, es considerada en el contexto de las diversas respuestas a la deshidratación, mostradas por semillas no ortodoxas. Se considera especial

atención a los factores que determinan distintas variaciones en el comportamiento de semillas recalitrantes, de ciertas especies, bajo las mismas condiciones, con los efectos de la tasa de secado (velocidad de pérdida de agua de los tejidos de semillas sensibles a la deshidratación). Se distinguen dos diferentes factores a este respecto: (1) el daño que ocurre a bajos contenidos de humedad, cuando es removida el agua no congelable, que permite la estabilización de las estructuras intracelulares y macromoleculares, el cual, en sentido estricto, es un daño por deshidratación; y (2) el daño que ocurre durante una deshidratación lenta, cuando los desbalances metabólicos promueven la generación de daños químicos, es decir, radicales libres, lo cual es denominado daño metabólico. En estricto sentido, el daño por deshidratación se atribuye a la carencia o a la inadecuada operación de los procesos y/o mecanismos, que protegen las semillas tolerantes a la deshidratación en estado seco, mientras que el daño metabólico se considera en el contexto de las semillas no ortodoxas (especialmente aquellas que son verdaderamente recalitrantes), que no poseen la serie (o el conjunto de series) de mecanismos y/o procesos, que facilitan la obtención y el mantenimiento de la tolerancia a la deshidratación, que exhiben los tipos de semillas ortodoxas maduras y en proceso de maduración.

INTRODUCCIÓN

Las semillas ortodoxas (Roberts, 1973) adquieren tolerancia a la deshidratación durante su desarrollo y pueden almacenarse en estado seco, por períodos predecibles y bajo condiciones específicas. A no ser que estén debilitadas por hongos con tolerancia cero en almacenamiento, las semillas ortodoxas deben mantener un alto vigor y viabilidad, por lo menos desde la cosecha hasta la siguiente temporada de cultivo (Berjak *et al.*, 1989), o por varias décadas a una temperatura de -18°C (IBPGR, 1976). Por lo general, estas semillas pasan por un período de secado durante su maduración y se desprenden a un bajo contenido de humedad, el cual está en equilibrio con la humedad relativa (HR) prevaleciente. El equilibrio del contenido de agua a cualquier HR en particular, se determina por la composición de la semilla, pero todas las semillas ortodoxas pueden resistir la deshidratación a aproximadamente 5% ($0.053\text{g H}_2\text{Og}^{-1}$ material seco [g g^{-1}]), aun cuando el secado de maduración no se haya completado antes del desprendimiento. *Cualquier semilla que no se comporte de esta manera no es ortodoxa*, y, de hecho, las semillas de un gran número de especies tropicales pueden ser, por consiguiente, *no ortodoxas*. Desde hace mucho tiempo se han descrito a las semillas no ortodoxas, ya sea como *recalcitrantes* (Roberts, 1973) o *intermedias* (Ellis *et al.*, 1990a), acorde a su comportamiento de almacenamiento.

Las semillas recalcitrantes son aquéllas que pasan por un corto o ningún secado de maduración, y *permanecen sensibles a la deshidratación*, tanto en su desarrollo como después de su desprendimiento. Sin embargo, esta situación es mucho más compleja debido a la amplia gama de variabilidad entre las semillas recalcitrantes de diferentes especies y, ciertamente, de especies individuales bajo diferentes condiciones (Berjak y Pammenter, 1997). Tales semillas se desprenden hidratadas, aunque el contenido de agua puede estar, generalmente, en cualquier parte del rango de 0.43 a 4.0 g g^{-1} , que es de 30 a 80% en base de masa húmeda. El contenido de agua al momento del desprendimiento es una característica parcial de la especie, que depende del grado de deshidratación que ocurre de manera tardía durante el desarrollo de la semilla; esto ha sido sugerido como una correlación con el *grado de tolerancia a la deshidratación*, desarrollado por especies individuales (Finch-Savage, 1996).

Las semillas recalcitrantes no son igualmente sensibles a la deshidratación, de modo que los grados variables de deshidratación se toleran dependiendo de la especie. Esto implica que los

procesos o mecanismos (ver abajo) que confieren tolerancia a la deshidratación, son variables desarrolladas o expresadas en una condición no ortodoxa. Se ha sugerido la existencia de diversos mecanismos involucrados en la adquisición de la tolerancia a la deshidratación, y el mantenimiento de la integridad de las semillas ortodoxas deshidratadas, debiéndose reconocer que cualquiera de éstos puede estar ausente o presente, pero ineficaces en las semillas recalcitrantes. Otra consideración importante es que la tolerancia a la deshidratación es probablemente controlada por la *interacción* de mecanismos o procesos, y *no por alguno, actuando por separado*. Por lo tanto, la ausencia o expresión incompleta de cualquier factor que se considera que confiere tolerancia a la deshidratación, podría tener profundas consecuencias en la capacidad de las semillas de una determinada especie, de soportar un grado de deshidratación por debajo de un nivel particular de hidratación.

La sensibilidad diferencial a la deshidratación entre semillas recalcitrantes de diversas especies es claramente mostrada por sus diferentes respuestas cuando se les somete al mismo régimen de secado – aquéllas de algunas especies toleran solamente un ligero grado de deshidratación, aunque otras sobreviven a contenidos de agua mucho más bajos. También hay diferencias marcadas en las tasas con las que se perderá el agua de las semillas de diversas especies bajo las mismas condiciones de deshidratación (Farrant *et al.*, 1989). Además, otros factores influyen en las respuestas de post-cosecha de semillas recalcitrantes, es decir, el estado de desarrollo (Berjak y Pammenter, 1997; Berjak *et al.*, 1992; Berjak *et al.*, 1993; Finch-Savage, 1996; Finch-Savage y Blake, 1994) y la sensibilidad al enfriamiento (Berjak y Pammenter, 1997).

Por lo tanto, considerando solo la sensibilidad a la deshidratación, no implica que esta especie sea recalcitrante, sino más bien, *qué tan recalcitrante* es. Este hecho llevó a la propuesta de un comportamiento continuo de semillas recalcitrantes, de especies que son sumamente sensibles a la deshidratación – y probablemente también al enfriamiento - hasta aquéllas que toleran la desecación, a bajos contenidos de humedad, en proporción con el comportamiento de semillas recalcitrantes y que también tolerarán temperaturas relativamente bajas (Farrant *et al.*, 1988).

El concepto de continuidad del comportamiento de semillas post-cosecha (es decir, que depende de eventos de desarrollo antes del desprendimiento), se extiende más allá de la categoría de semillas recalcitrantes. Los grados de continuidad desde los tipos extremos sensibles a la deshidratación, hasta

aquellos tipos mínimamente recalcitrantes, a las especies de semillas intermedias que no responden adversamente a bajas temperaturas, hasta aquéllas que son sensibles al enfriamiento cuando son deshidratadas (Hong y Ellis, 1996), y finalmente a las semillas ortodoxas que tolerarán menos o más deshidratación extrema (Vertucci y Roos, 1990). También es posible que haya especies de semillas que se comporten de una manera que las caracteriza como las categorías definidas hasta aquí: recalcitrantes, intermedias y ortodoxas. La idea de una continuidad extendida de comportamiento de semillas desde la más tolerante a la deshidratación de las especies ortodoxas, hasta las especies recalcitrantes que son muy sensibles incluso a una ligera pérdida de agua, involucra muchas propiedades de semillas y sus respuestas (Berjak y Pammenter, 1994, 1997). Esto tiene su fundamento en una apreciación del estado fisiológico de semillas a diversos potenciales hídricos (Vertucci, 1993; Vertucci y Farrant, 1995; Vertucci y Roos, 1990), y las propiedades de agua a diversos niveles de hidratación correspondientes a rangos específicos de potencial hídrico (Vertucci, 1993; Vertucci y Farrant, 1995). Es más significativo de considerar las respuestas de la semilla a la deshidratación en términos de potencial hídrico que al contenido de humedad, aunque estas dos medidas pueden estar ligeramente correlacionadas (Vertucci y Farrant, 1995), utilizando para ello la terminología más familiar en cuanto al contenido de agua.

Según Vertucci y Farrant (1995): "Cambios discretos en la actividad metabólica con contenido de humedad, hipotéticamente están asociados con cambios discretos en las propiedades físicas del agua...Por lo tanto, hasta la pérdida de agua con ciertas propiedades, como función esencial proporcionada por esa agua ya no es posible. Un tejido que no es dañado al retirar cierto tipo de agua ha desarrollado mecanismos para tolerar o evitar ese estrés en particular". Mientras que la discusión posterior no depende de la apreciación del lector en cuanto a las diferencias en los tipos de agua intracelular, la base de los argumentos presentados es que la remoción secuencial de agua con propiedades específicas, podrá tener efectos dañinos particulares en los tejidos de las semillas que no poseen los mecanismos o procesos apropiados para contrarrestar ese daño. Sin embargo, nos concentraremos en los mecanismos o procesos en sí.

MECANISMOS IMPLICADOS EN LA TOLERANCIA A LA DESHIDRATACIÓN

Es más conveniente considerar los procesos o mecanismos indicados en líneas posteriores, que podrían otorgar protección contra la deshidratación, y su deficiencia o ausencia, lo cual podría contribuir a los *grados relativos de sensibilidad a la deshidratación*.

- Características físicas intracelulares tales como
 - reducción del grado de vacuolización,
 - cantidad y naturaleza de reservas insolubles acumuladas,
 - integridad del citoesqueleto,
 - conformación del ADN, cromatina y arquitectura nuclear
- Desdiferenciación intracelular, que resulta efectivamente en la minimización de las áreas superficiales de membranas y probablemente también del citoesqueleto.
- "Apagado" del metabolismo.
- Presencia y operación eficiente de sistemas antioxidantes.
- Acumulación y función de las moléculas protectoras, incluyendo proteínas embriogénicas tardías acumulantes/abundantes (LEA's), sacarosa y ciertos oligosacáridos o ciclitoles de galactosil.
- Despliegue de ciertas moléculas anfipáticas.
- Una capa efectiva periférica de oleosina alrededor de los cuerpos lipídicos.
- La presencia y operación de mecanismos de reparación durante la rehidratación.

En la siguiente discusión se hacen comparaciones, hasta donde es posible, entre las semillas sensibles a la deshidratación y las ortodoxas, así como el estado de los procesos o mecanismos sugeridos que contribuyen a la tolerancia a la deshidratación. Aunque las interrelaciones entre ellos están lejos de ser resueltas, estos procesos o mecanismos son aquéllos que hasta la fecha, han sido implicados en la adquisición y mantenimiento de la tolerancia a la deshidratación. Sin embargo, es importante entender que las propiedades adicionales que contribuyen a la capacidad de las semillas de resistir una extrema deshidratación, probablemente pueda ser aclarada.

CARACTERÍSTICAS FÍSICAS INTRACELULARES

VACUOLIZACIÓN Y DEPÓSITO DE RESERVAS

En 1957, Iljin ya había identificado uno de los principales requerimientos de las células, del material de la planta tolerante a la deshidratación: la capacidad de resistir una tensión mecánica. La reducción del volumen de la vacuola, ya sea por la reducción del espacio ocupado por los organelos (generalmente llenos de líquido), o por llenarse de material de reserva insoluble, es uno de los mecanismos que pueden contribuir a una resistencia mecánica de las células a la deshidratación. Este aspecto fue examinado por Farrant *et al.* (1997) para (1) *Avicennia marina*, cuyas semillas altamente recalcitrantes pueden soportar muy poca deshidratación, ya sea antes o después de su desprendimiento; (2) *Aesculus hippocastanum*, una especie templada recalcitrante, cuyas semillas sobreviven al invierno en condición hidratada, durante el cual, se da una estratificación, necesaria para facilitar la germinación en la siguiente primavera; y (3) *Phaseolus vulgaris*, una típica semilla ortodoxa que alcanza un bajo contenido de agua antes del desprendimiento y es de larga vida en esta condición.

Las semillas de *Avicennia marina* no pierden agua durante su desarrollo, y son tan sensibles a la deshidratación antes del desprendimiento como después de la abscisión (Farrant *et al.*, 1992b). Estas semillas, en el mejor de los casos, son incapaces de sobrevivir a bajos contenidos de agua como de 0.5 g g^{-1} (33% en base húmeda). Al final, las vacuolas ocupan en promedio casi 60% del volumen a través de las células de todos los tejidos del eje, y 90% de las células cotiledonares cuando están maduras. En ninguna etapa las vacuolas axiales o cotiledonares contienen reservas insolubles, y el poco material de reserva insoluble se presenta como almidón plástico. Las semillas de *A. hippocastanum* pasan de forma natural por un grado de deshidratación durante su desarrollo, acompañado de un incremento relativo de la tolerancia a la deshidratación (Tompsett y Pritchard, 1993). Las semillas maduras son más tolerantes a la deshidratación que aquéllas de *A. marina*, siendo capaces de soportar la deshidratación a contenidos de agua en el rango de 0.42 a 0.25 g g^{-1} (30 a 20% en base húmeda). Finalmente, las vacuolas constituyen sólo una pequeña fracción del volumen intracelular, particularmente en las células del eje en la madurez. Las células cotiledonares contienen muchas plásticas grandes llenas de almidón y cuerpos proteícos y son

considerablemente menos vacuoladas que aquéllas de *A. marina*. En las semillas de *Phaseolus vulgaris*, que son ortodoxas y capaces de tolerar bajos contenidos de agua, el volumen vacuolar se reduce a una proporción insignificante en las células del eje, y las vacuolas en las células cotiledonares acumulan un material amorfo, presuntamente insoluble. El grado diferencial de vacuolización y el depósito de reservas insolubles entre las tres especies, tanto en semillas en desarrollo como maduras, es correlativo con el grado de sensibilidad a la deshidratación. Esto está de acuerdo con el concepto de que un alto grado de vacuolización puede conducir a un daño mecánico letal al momento de deshidratación (Farrant *et al.*, 1997).

REACCIÓN DEL CITOESQUELETO

El citoesqueleto, cuyos componentes principales son microtúbulos y microfilamentos, no es solamente un sistema integrado intracelular de soporte, sino que también juega un papel importante en imponer organización tanto en el citoplasma como el núcleo. Los microtúbulos consisten de α -tubulina polimerizada y los microfilamentos están compuestos de F-actina que es un polímero de G-actina. Se está investigando actualmente el estado de los microfilamentos de actina en ejes embrionarios hidratados y diversamente deshidratados de semillas de *Quercus robur*, una especie recalcitrante templada. En el estado hidratado, hay una red extensiva microfilamentosa en las células de la punta de la raíz, que se dismantela conforme las semillas son cada vez más deshidratadas – una característica que se espera también de las semillas ortodoxas. En tales semillas tolerantes a la deshidratación, la reorganización ordenada de los elementos del citoesqueleto acompaña la imbibición, pero una vez que el contenido de agua cae a bajos niveles dañinos en *Q. robur*, los microfilamentos no se reorganizan cuando las semillas son rehidratadas posteriormente (Mycock *et al.*, 2000). La carencia resultante del soporte intracelular y de organización estructural proporcionada por el citoesqueleto sería obviamente un fuerte factor dañino en la rehidratación de semillas recalcitrantes. Adicionalmente, ciertos sistemas de enzimas citomatricales (citoplasmáticas) existen como partículas de multienzimas en células de plantas (Hrazdina y Jensen, 1992), cuya formación podría ocurrir debido a la unión de enzimas claves o anclas a los microfilamentos del citoesqueleto, como es ilustrado por Masters (1984), para la glicólisis. Por lo tanto, una falla en la reorganización del citoesqueleto seguido de bajos niveles de deshidratación, tendría consecuencias tanto fisiológicas como estructurales en las células de tejidos de semillas sensibles a la deshidratación.

ADN, CROMATINA Y CONFORMACIÓN DE LA ARQUITECTURA NUCLEAR

El mantenimiento de la integridad del material genético ADN en la condición deshidratada en las semillas ortodoxas, y/o su rápida reparación cuando las semillas se rehidratan, es considerado como un requisito fundamental para la tolerancia a la deshidratación. Sin embargo, hay poca información donde basarse. El ADN asume diferentes estados conformacionales dependiendo de la actividad del agua y, aunque esto todavía no se ha demostrado para semillas, se considera que conforme se pierde agua (esto es, la actividad del agua disminuye) tales cambios conformacionales ocurrirán (Osborne y Boubriak, 1994). Acorde a la información analizada por estos autores, hay un aumento en el número de los pares de base por cada giro de la hélice del ADN conforme se pierde agua de los grupos fosfatos hidratados individualmente, y formándose más bien puentes de agua conforme cambia la conformación de forma B a la Z. Osborne y Boubriak (1994) han sugerido que la glicación de proteínas (esto es, la adición no-enzimática de azúcares reductores a proteínas histonas) probablemente ocurra, lo cual podría aumentar la incidencia de conformaciones del ADN apropiadas para el estado deshidratado. Estos autores también discuten la posibilidad de que ocurra la metilación no-enzimática de citosina, lo cual favorecería la forma Z del ADN.

Sin embargo, además de la necesidad postulada de cambios conformacionales en el ADN que ocurren conforme el material tolerante a la deshidratación se deshidrata, la estructura de la cromatina por sí misma también puede ser estabilizada. El estado altamente condensado de la cromatina en semillas secas ortodoxas (Crévecoeur *et al.*, 1976; Sargent *et al.*, 1981), que es invertido en la etapa de la germinación cuando sobreviene la sensibilidad a la deshidratación (Deltour, 1985) es una manifestación visible de su condición estabilizada. Un factor principal en la estabilización de cromatina en el estado seco de semillas ortodoxas podría ser el cambio en la proporción de histona H1: nucleosoma a 2:1 a partir de la proporción 1:1 que representa la condición hidratada (Ivanov y Zlatanova, 1989).

La arquitectura nuclear es otro factor que está probablemente involucrado en la estabilidad de la cromatina. Se ha demostrado convincentemente que el marco estructural del núcleo para células de plantas se basa en filamentos de tipo intermedio llamados "láminas" (Moreno Díaz de la Espina, 1995). Se sugiere que el nucleoesqueleto, organizado en la lámina (sosteniendo y conectada a la superficie interna de la envoltura nuclear) y la matriz (ramificándose por todo el núcleo) apoya y

localiza la cromatina en dominios discretos, imponiendo la organización topológica y la coordinación de procesos intranucleares (Moreno Díaz de la Espina, 1995). Está implícito que durante la deshidratación y en el estado de deshidratación de las semillas ortodoxas debería ocurrir la reorganización ordenada del nucleoesqueleto con su restitución como un marco funcional al momento de la rehidratación.

Dado que se sabe poco sobre los efectos de la deshidratación en el ADN, la cromatina y la arquitectura nuclear en semillas sensibles a la deshidratación, su estabilidad en el estado deshidratado debe ser claramente un requisito previo para la tolerancia a la deshidratación. El mantenimiento de la integridad del núcleo como un todo, y el genoma en particular, puede expresarse imperfectamente, o la capacidad para esto puede estar totalmente ausente, en semillas recalcitrantes (para una descripción más completa de algunos de estos aspectos, ver Leprince *et al.*, (1995) y Pammenter y Berjak (1999)). Lo que es igualmente probable es que los propios mecanismos de reparación del ADN son inadecuados para restituir el daño causado por deshidratación de semillas sensibles (ver a continuación).

DESDIFERENCIACIÓN INTRACELULAR

La desdiferenciación, es una característica de las semillas maduras tolerantes a la deshidratación, siendo esencialmente un medio por el cual las estructuras intracelulares se simplifican y minimizan (revisado por Vertucci y Farrant, 1995), lo cual indica enfáticamente que las membranas y los elementos citoesqueléticos son vulnerables a la deshidratación. Este fenómeno se invierte en las semillas ortodoxas cuando se absorbe el agua al principio de la germinación (Bewley, 1979; Dasgupta *et al.*, 1982; Galau *et al.*, 1991; Klein y Pollock, 1968; Long *et al.*, 1981).

Un análisis del estado cuantitativo y cualitativo de mitocondrias en las semillas de *Avicennia marina*, *Aesculus hippocastanum* y *Phaseolus vulgaris* mostró que la proporción del volumen de la célula ocupado por estos organelos fue mayor en *Avicennia marina*, que es muy sensible a la deshidratación, y substancialmente menor en *Aesculus hippocastanum*, lo cual es acorde con su característica natural de ser menos recalcitrante. En *Phaseolus vulgaris*, las mitocondrias ocuparon una proporción significativamente menor del volumen de la célula, aun antes del secado de maduración (Farrant *et al.*, 1997). Igualmente, las mitocondrias

ocuparon una proporción mucho mayor del volumen de la célula en los meristemas del eje de las dos especies recalcitrantes que en las especies ortodoxas, como en *P. vulgaris*. También hubieron marcadas diferencias en la complejidad estructural de las mitocondrias entre estas tres especies: *Avicennia marina* y *Aesculus hippocastanum* tenían cristas bien desarrolladas y una estructura que era típica por lo general de un tejido activo de planta hidratado; mientras que en *Phaseolus vulgaris*, las mitocondrias estaban casi completamente desdiferenciados aun a contenidos de agua en el tejido comparables a aquéllos de las especies recalcitrantes al momento del desprendimiento (Farrant *et al.*, 1997). Así parece que la retención de organelos en el estado altamente diferenciado es un factor principal en la sensibilidad a la deshidratación de especies recalcitrantes, mientras que la capacidad para una desdiferenciación ordenada es, de hecho, un requisito previo para la supervivencia de la semilla en estado deshidratado.

Ha habido por mucho tiempo incertidumbre en cuanto a si la deshidratación intracelular *causa* la desdiferenciación, o si esta minimización intracelular en efecto *precede* el comienzo de la sequedad en la maduración (Vertucci y Farrant, 1995). Sin embargo, las observaciones en *P. vulgaris* referidas por Farrant *et al.*, (1997), indicaron que la desdiferenciación mitocondrial ocurre, y que la velocidad respiratoria disminuye notablemente (ver también abajo) antes de la sequedad en la maduración, apoyan la idea que un cambio considerable cualitativo y cuantitativo en efecto ocurre antes de la pérdida de agua.

“APAGADO” DEL METABOLISMO

El transporte de electrones, aunque a un nivel bajo, ha sido registrado para los tejidos de plantas deshidratadas, y la respiración es medible aun a bajos contenidos de agua en la semilla como de 0.25 g g⁻¹ [20%, en base húmeda] (Vertucci, 1989; Vertucci y Farrant, 1995). Sin embargo, en la escala de contenido de agua de 0.45 a 0.25 g g⁻¹ (30 a 20 % [en base húmeda]), un metabolismo desbalanceado puede conducir a la generación, y esencialmente a una actividad descontrolada de radicales libres (Finch-Savage *et al.*, 1994a; Hendry, 1993; Hendry *et al.*, 1992; LePrince *et al.*, 1990b; Vertucci y Farrant, 1995). Por lo tanto, es imperativo que durante el secado de maduración, las semillas tolerantes a la deshidratación puedan pasar por esta escala de contenido de agua con un daño mínimo. La operación eficiente de sistemas antioxidantes (LePrince *et al.*, 1993; Puntarulo *et al.*, 1991), al igual que el “apagado” del metabolismo, reduciría tal daño. Rogerson y Matthews (1977) establecieron que una disminución aguda en sustratos respiratorios

precede, y probablemente provoca la caída en la tasa respiratoria, lo cual, indicaron, es un evento esencial que permite a la semilla ortodoxa resistir la pérdida rápida de agua. Las observaciones de Farrant *et al.*, (1997), indicaron que una baja en la tasa respiratoria ocurre mientras las mitocondrias se vuelven sustancialmente des-diferenciadas *antes* del secado de maduración, en las semillas ortodoxas de *P. vulgaris*, lo cual es apoyado con la información e indicaciones de Rogerson y Matthews (1977).

En semillas sensibles a la deshidratación, ocurre un daño letal en la escala del contenido de agua de 0.45 a 0.25 g g⁻¹ (Vertucci y Farrant, 1995) y, en algunas especies a niveles considerablemente más altos (Pammenter *et al.*, 1993). La muerte de semillas recalcitrantes relativamente hidratadas (a contenidos de 0.7 g g⁻¹, o mayores [40%, en base húmeda]) ocurre cuando el agua se pierde lentamente. Sin embargo, las tasas rápidas de deshidratación permiten la supervivencia a contenidos de agua más bajos (Farrant *et al.*, 1985). Esta observación conduce inicialmente al uso de secado al aire relativamente rápido, de ejes embrionarios extirpados para facilitar el criomacernamiento (Normah *et al.*, 1986; Pritchard y Prendergast, 1986) y después al desarrollo de una técnica de secado muy rápido (Berjak *et al.*, 1990), por el cual los ejes son deshidratados mucho más rápido.

Los ejes secados rápidamente no son tolerantes a la deshidratación; por el contrario, éstos no sobrevivirán más allá de uno a dos, bajo condiciones ambientales (Walters *et al.*, 2001), aunque puedan ser criomacernados de manera exitosa (Wesley-Smith *et al.*, 1992). La sensibilidad a la deshidratación del material recalcitrante es el resultado del hecho de que los ejes (semillas), son activamente metabólicos, y el éxito de una deshidratación muy rápida es que esto minimiza los efectos de este metabolismo. Este punto importante sobre la tasa de secado se discute a detalle más adelante.

El daño que ocurre junto con un metabolismo desequilibrado a estos contenidos de agua relativamente altos, no deben confundirse con el daño por deshidratación en un sentido estricto. Este último describe el daño que ocurre cuando el agua que se requiere para mantener la integridad de estructuras intracelulares es removida (Walters *et al.*, 2001). El daño por deshidratación en *sentido estricto* es la consecuencia de la remoción (algo, o un poco, dependiendo de la especie) de agua no congelable ligada a la estructura (Pammenter *et al.*, 1991; Walters *et al.*, 2001). El daño letal ocurre al perder esta agua, aun si el secado muy rápido ha mantenido viabilidad del eje a, o cerca de, este nivel de hidratación (Pammenter *et al.*, 1991).

Otro aspecto crítico del metabolismo actual es el ciclo celular. Este ciclo de la célula describe el contenido nuclear del ADN como 2C en células que no se están preparando para la división nuclear, y como 4C en células en las cuales ha ocurrido la replicación del ADN, donde la constante C, indica el contenido de ADN de la condición haploide. Durante el ciclo celular se pueden identificar cuatro fases distintas, a saber, la fase G₁ (2C), que es seguida por la fase S durante la cual ocurre la replicación del ADN; después de esto, las células entran en la fase G₂, durante la cual la cantidad de ADN permanece duplicada (esto es, 4C), como resultado de acontecimientos en la fase S, y a ésta le sigue la fase conocida como G₂M, cuando la mitosis reduce el contenido de ADN al nivel 2C, típico de células somáticas en la siguiente fase G₁. Brunori (1967) encontró que en las semillas ortodoxas de *Vicia faba*, la mayoría de las células se detuvieron en G₁ y que la replicación del ADN fue uno de los primeros acontecimientos que se acotaron al momento de perder agua las células del embrión. La replicación de la fase S sólo se reanuda después de varias horas de imbibición, cuando el agua nuevamente se vuelve disponible para las semillas ortodoxas de post-cosecha, como lo demuestran Sen y Osborne (1974) para *Secale cereale* (centeno): tan pronto como la replicación a valores de 4C ocurre y las células entran en G₂M, se pierde la tolerancia a la deshidratación.

En las semillas altamente recalcitrantes de *Avicennia marina*, se presenta una suspensión momentánea en la reproducción del ADN en los primordios radicales (meristemos) que dura no más de 24 horas cercano a su desprendimiento. Este es el momento cuando las semillas (aunque sumamente sensibles a la deshidratación) son *relativamente* más tolerantes a la pérdida de agua y lo menos activas. El ciclo celular en proceso está asociado a una pronunciada sensibilidad del ADN a la deshidratación. Cuando solo de un 16 a 18% del agua total se pierde, del material de *A. marina*, existe una reducción de 70 a 80% en el núcleo lo cual incorporará timidina, y después de una pérdida de agua del 22%, el daño al ADN no podrá ser reparado aun y cuando exista disponibilidad de agua. Por lo tanto, los ciclos celulares en proceso es otra manifestación del hecho que el metabolismo no está "apagado", al menos en estas semillas altamente recalcitrantes, lo cual se considera ser un factor principal que explica su sensibilidad a la deshidratación. Sin embargo, en trabajos relacionados en *Acer pseudoplatanus* como especie recalcitrante de clima templado, se descubrió que el ciclo celular se suspendió, con más de 60% de las células en el estado 2C (Finch-Savage *et al.*, 1998). Sin embargo, las semillas de *Avicennia marina* están balanceadas para germinación inmediata, mientras que aquéllas de *Acer pseudoplatanus* están

en estado latente, necesitando estratificación en frío antes de germinar. Para las semillas de *Azadirachta indica*, cuyos registros muestran un comportamiento intermedio, el nivel 2C del ADN ha sido reportado que ocurre una exclusión virtual de 4C (Sacandé *et al.*, 1997). Estos resultados distintos sobre el estado del ciclo de las células en tres especies de semillas no ortodoxas sirven para realzar el hecho que diferentes factores pueden contribuir a la naturaleza, y diferentes grados, de la sensibilidad a deshidratación.

PRESENCIA Y OPERACIÓN EFICIENTE DE SISTEMAS ANTIOXIDANTES

Una gama de procesos antioxidantes operan en semillas ortodoxas (Hendry, 1993; Leprince *et al.*, 1993), y el papel de tales procesos bajo condiciones de déficit de agua y tensión por la deshidratación en plantas ha sido analizado por McKersie (1991) y Smirnoff (1993). Como se discutió anteriormente, es especialmente en la escala de contenido de agua de 0.45 a 0.25 g g⁻¹ (30 a 20%, en base húmeda), que probablemente ocurren eventos metabólicos no regularizados que resultan en la primera ola de generación de radicales libres (Vertucci y Farrant, 1995). Esto implica que los sistemas antioxidantes (esto es, sistemas que capturan radicales libres) deben ser fuertemente efectivos durante el secado de maduración de semillas ortodoxas y nuevamente cuando las semillas absorben agua durante imbibición.

Reseñas del daño metabólico asociado con la deshidratación de semillas recalcitrantes realzan la idea que la generación de radicales libres puede bien ser un importante factor de daño (Berjak y Pammenter, 1997; Côme y Corbineau, 1996a, 1996b; Smith y Berjak, 1995), particularmente debido a que los mecanismos protectores parecen deteriorarse bajo condiciones de estrés hídrico (Senaratna y McKersie, 1986; Smith y Berjak, 1995). Se ha documentado que una rápida formación de radicales libres y disminución en la actividad de los sistemas antioxidantes se presentan durante la deshidratación de las semillas de *Quercus robur* como especie recalcitrante de clima templado (Finch-Savage *et al.*, 1993). Se ha demostrado que la peroxidación lipídica, que es una consecuencia principal de la generación no controlada de radicales libres, con la acumulación final de un radical libre estable en los ejes embrionarios acompaña la deshidratación de las semillas de tres especies recalcitrantes templadas – *Q. robur*, *Castanea sativa* y *Aesculus hippocastanum* (Finch-Savage *et al.*, 1994a) - y se ha indicado que la formación de radicales libres acompaña la pérdida de

viabilidad en las semillas de la especie tropical altamente recalcitrante *Shorea robusta* (Chaitanya y Naithani, 1994). Mientras que se ha demostrado que la formación de hidroperóxidos acompaña la deshidratación a una escala de temperaturas de las semillas recalcitrantes de *Zizania palustris*, se produjo significativamente más a 37°C que a 25°C, y pruebas de Tetrazolium revelaron que la viabilidad fue severamente afectada por la pérdida de agua a la temperatura más alta (Ntuli *et al.*, 1997)

De la evidencia analizada anteriormente, no hay duda que el daño atribuible a la generación no controlada de radicales libres ocurre durante la deshidratación en las semillas recalcitrantes de una gama de especies que muestra diferentes grados y manifestaciones de comportamiento no ortodoxo. Esto implica no solamente que los radicales libres se producen como consecuencia del estrés hídrico en estas semillas sensibles a la deshidratación, sino también que los sistemas antioxidantes son incapaces de controlarlos. Por lo tanto, estos factores juntos deben ser seriamente considerados como una de las causas principales de la sensibilidad a la deshidratación.

ACUMULACIÓN Y DESEMPEÑO DE MOLÉCULAS PUTATIVAMENTE PROTECTORAS

PROTEÍNAS EMBRIOGÉNICAS TARDÍAS ACUMULANTES/ABUNDANTES (PETA's)

PETA's (Galau *et al.*, 1986) incluyen una serie de proteínas hidrofílicas resistentes al calor asociadas con la adquisición de tolerancia a la deshidratación en semillas ortodoxas en desarrollo (Galau *et al.*, 1991, reseñado por Bewley y Oliver 1992; Kermodé, 1990; Ried y Walker-Simmons, 1993). Su síntesis parece estar asociada con niveles altos de ABA que alcanzan su máximo nivel durante las etapas más tardías del desarrollo de la semilla (Kermodé, 1990). Las características de PETA's y las condiciones bajo las cuales aparecen, han llevado a sugerir que funcionan como protectoras quizás estabilizando las estructuras subcelulares en la condición de deshidratación (Close *et al.*, 1989; Dure, 1993; Lane, 1991).

La posición de PETA's (o proteínas deshidrinas, como se les puede llamar) en las semillas no ortodoxas, parecen a primera vista ser anómalas, ya que algunas especies no expresan estas proteínas mientras que otras las expresan en extensiones variables. Las semillas de *Avicennia marina*, que son extremadamente sensibles a la deshidratación, parecen no expresar PETA's en lo absoluto (Farrant *et al.*,

1992a). En contraste, las semillas de *Zizania palustris* (arroz silvestre de Norteamérica) que son recalcitrantes (Vertucci *et al.*, 1994) pero muestran respuestas diferenciales a la deshidratación dependiendo de la temperatura (Kovach y Bradford, 1992a; Ntuli *et al.*, 1997), sí expresan este tipo de proteína (Bradford y Chandler, 1992; Still *et al.*, 1994). Se encontró que las proteínas deshidrinas se expresan en un rango de especies recalcitrantes de clima templado (Finch-Savage *et al.*, 1994b; Gee *et al.*, 1994), pero la ausencia de tales proteínas correlacionadas con niveles bajos de ABA caracterizan las semillas maduras recalcitrantes de 10 especies tropicales y zonas húmedas (Farrant *et al.*, 1996). Esos autores demostraron la presencia de proteínas deshidrinas en otras especies recalcitrantes templadas y tropicales (no de zonas húmedas), e indicaron que su ocurrencia puede estar relacionada con el hábitat, quizás también proporcionando protección contra el estrés por bajas temperaturas. En un estudio comparativo sobre semillas maduras de dos especies de árboles tropicales, ninguno de los cuales se presenta en zonas húmedas, se encontró que las proteínas del tipo deshidrinas estaban ausentes en *Trichilia dregeana*, mientras que se acumulaban en *Castanospermum australe* (Han *et al.*, 1997). Se encontró que las semillas inmaduras y las plántulas de estas dos especies difieren en términos de producción de tales proteínas como respuesta al estrés producido por deshidratación, aplicación de ABA, o exposición al frío, con *T. dregeana* no respondiendo por medio de la producción de estas proteínas putativamente protectoras (Han *et al.*, 1997).

Así, parece que la capacidad de expresar PETA's o proteínas del tipo deshidrinas no puede tomarse como una indicación que las semillas de una especie particular soportarán o no la deshidratación. Esto indica claramente que la tolerancia a la deshidratación debe ser el resultado de una interacción de más de uno (y probablemente muchos) mecanismos o procesos. Los detalles de esto, particularmente en lo concerniente a PETA's/deshidrinas, azúcares y varios tipos de estrés han sido analizados por Kermodé (1997). Sin embargo, la expresión variable de PETA's/deshidrinas en semillas recalcitrantes por especie puede, en asociación con la presencia o ausencia de otros factores, explicar el *grado* de comportamiento no ortodoxo demostrado bajo un conjunto particular de circunstancias.

SACAROSA, OLIGOSACÁRIDOS O CICLITOLES DE GALACTOSIL

Los posibles papeles de azúcares que no se reducen con relación a la tolerancia a deshidratación en semillas, han sido analizados extensamente (Berjak y Pammenter, 1997; Horbowicz y Obendorf, 1994; Obendorf, 1997; Vertucci y Farrant, 1995). La acumulación de azúcares no reductores particularmente de la serie rafinosa (Blackman *et al.*, 1992; Koster y Leopold, 1988; Leprince *et al.*, 1990a) y/o de ciclitoles de galactosil (Horbowicz y Obendorf, 1994; Obendorf, 1997) ha sido implicada en la adquisición y el mantenimiento del estado de deshidratación en las semillas ortodoxas, por lo general en dos principales formas. Estas son, en términos de la "Hipótesis de reemplazo del Agua" (Clegg, 1986; Crowe *et al.*, 1992) y vitrificación, también llamada formación del estado vítreo (Koster y Leopold, 1988; Leopold *et al.*, 1994; Williams y Leopold, 1989).

La maduración de semillas ortodoxas invariablemente parece estar acompañada por la acumulación de oligosacáridos no reductores que coincide con la reducción de monosacáridos, y el mantenimiento del estado de deshidratación se asocia con niveles altos de sacarosa y otros oligosacáridos. La evidencia para el reemplazo del agua asociada con la membrana (la Hipótesis de Reemplazo del Agua, esto es, el reemplazo del agua por sacarosa para mantener el espaciado del grupo principal de lípidos, previniendo con ello, la transformación al estado de gel) es ambigua, y un reciente estudio crítico cuestiona esta relevancia en el estado de deshidratación de semillas ortodoxas (Hoekstra *et al.*, 1997). Sin embargo, el papel de la sacarosa en la formación de cristales intracelulares (vitrificación) es más convincente. El estado metastable vítreo ocurre a *bajos contenidos de agua* en las semillas cuando la sacarosa y ciertos oligosacáridos, o ciclitoles de galactosil forman soluciones de alta viscosidad, amorfas y super saturadas (Obendorf, 1997). Se considera que la ocurrencia de cristales impone una estasis en la reactividad intracelular, protegiendo las macromoléculas contra la desnaturalización y posiblemente evitando o minimizando las transformaciones de la fase de gel líquido cristalino de la bicapa lipídica de las membranas (Leopold *et al.*, 1994).

Walters *et al.* (1997) han sugerido que una proporción importante de los azúcares puede estar estrechamente asociada con PETA's – estos complejos actúan para controlar y optimizar la velocidad de la pérdida de agua durante la deshidratación de semillas ortodoxas. Sin embargo,

puede denotarse que esto no debe obviar la participación de las PETA's o de los azúcares en el mantenimiento de la viabilidad de las semillas ortodoxas en un estado de deshidratación.

La formación de oligosacáridos intracelulares ocurren a expensas de los monosacáridos, y confiere la ventaja de la disponibilidad inmediata de los substratos respiratorios al ser removidos (Koster y Leopold, 1988; Leprince *et al.*, 1992; Rogerson y Matthews, 1977). Esto serviría para reducir el espectro de reacciones dañinas que pueden ocurrir cuando las semillas ortodoxas pasan a través de rangos críticos de contenidos de agua, favoreciendo un metabolismo desequilibrado, durante el secado de la maduración (ver el "Apagado" del metabolismo, mencionado anteriormente).

Cualquiera de las funciones de la sacarosa y oligosacáridos, o ciclitoles de galactosil puede ser, en las semillas ortodoxas, *buscando semejanzas para semillas sensibles a la deshidratación es completamente inadecuado*. Mientras que la sacarosa y otros oligosacáridos se producen en algunas de las pocas especies de semillas recalcitrantes que han sido ensayadas (Farrant *et al.*, 1993; Finch-Savage y Blake, 1994), la formación de cristales ocurrirá solamente a contenidos de agua *muy por debajo* del límite letal. Cuando las semillas recalcitrantes se deshidratan bajo condiciones ambientales (que es lo que ocurriría en el habitat natural), pierden viabilidad a contenidos de agua relativamente altos – alrededor de 0.7 g (o más) de agua por g de masa seca [40%, en base húmeda] (Pammenter *et al.*, 1991), que son *mucho más* altos que aquéllos que se requieren para que la formación de cristales ocurra (Bruni y Leopold, 1992; Leopold *et al.*, 1994; Sun *et al.*, 1994; Williams y Leopold, 1989). El mismo razonamiento es válido si el reemplazo del agua por azúcares es un fenómeno operativo en las semillas ortodoxas; esto también ocurriría solamente a contenidos de agua de 0.3 g por g de material seco (Hoekstra y Van Roekel, 1988), que está muy por debajo del límite letal para semillas recalcitrantes secándose lentamente.

El único papel de los azúcares en la sensibilidad variable de semillas recalcitrantes a la deshidratación puede ser por el mecanismo indicado por Walters *et al.* (1997) para semillas ortodoxas madurando, es decir, el efecto regulador del azúcar/ complejos PETA's en la tasa de deshidratación. Una variabilidad muy marcada ocurre en la velocidad a la que las semillas recalcitrantes de diferentes especies pierden agua bajo las mismas condiciones (Berjak y Pammenter, 1997; Farrant *et al.*, 1989) y es posible que la importancia de los azúcares y PETA's en embriones de semillas recalcitrantes de algunas

especies se encuentre en la modulación de la velocidad del secado por formación compleja. Walters *et al.* (1997) también han indicado que las proteínas PETA's en semillas templadas recalitrantes pueden jugar un papel importante en su supervivencia durante el invierno.

DESPLIEGUE DE CIERTAS MOLÉCULAS ANFIPÁTICAS

Se ha indicado que la división de moléculas anfipáticas endógenas en membranas al perder agua, puede ser un requisito previo para la tolerancia a la deshidratación (Golovina *et al.*, 1998). Esos autores han presentado evidencia del movimiento durante la deshidratación de ambas introducciones, giros de sondas apolares y moléculas anfipáticas endógenas introducidos en la bicapa de polen tolerante a la deshidratación. Este proceso, que se completó después de la deshidratación al contenido de agua relativamente alto de 0.6 g por g de masa seca (37% en base húmeda), se invirtió durante la rehidratación, cuando las moléculas anfipáticas se dividieron nuevamente a la citomatrix (citoplasma acuoso). Se ha sugerido que este movimiento inverso explica la pérdida momentánea que se observa invariablemente cuando el material tolerante a la deshidratación (polen y semillas) se empapa a partir del estado seco (Golovina *et al.*, 1998).

Esos autores han indicado que la división de moléculas anfipáticas en una bicapa sirve para mantener la integridad de membranas en el estado seco en organismos tolerantes a la deshidratación, bajando substancialmente el contenido de agua en el cual ocurre el cambio de fase de los lípidos de la membrana. Los cambios en membranas de la fase líquida cristalina a gel están bien documentados en respuesta a la deshidratación, pero la propiedad esencial para la tolerancia a la deshidratación es que éstos deben ser reversibles, restableciendo las membranas en una condición funcional al rehidratarse (Hoekstra *et al.*, 1992). Esto requiere que las proteínas integrales de la membrana retengan su posición en el estado de deshidratación, un papel que también puede atribuirse a las moléculas anfipáticas.

Si la división de las moléculas anfipáticas en membranas se establece como un fenómeno universal que ocurre durante la deshidratación de semillas ortodoxas, es posible que estén ausentes o presentes, incompletamente funcionales o no funcionales en semillas sensibles a la deshidratación. Se encontró que la deshidratación de los embriones de las semillas recalitrantes de *Camellia sinensis* inducen un cambio de fase en los lípidos de la

membrana, que era reversible, pero las proteínas fueron afectadas irreversiblemente (Sowa *et al.*, 1991). Esto puede ser importante que a un contenido de agua de 0.6 g g^{-1} , cuando se ha observado que la división de las moléculas anfipáticas es completa (Golovina *et al.*, 1998), las semillas recalitrantes secadas lentamente, y aun los ejes de ciertas especies, habrán perdido viabilidad (Pammenter *et al.*, 1991, 1993; ver a continuación). En semillas recalitrantes altamente sensibles a la deshidratación, es posible que los cambios de fase de las bicapas de la membrana puedan no ser reversibles, por ejemplo, si resultan estructuras no bicapas o fases hexagonales (revisado por Vertucci y Farrant, 1995). Es improbable que la división de las moléculas anfipáticas endógenas en la bicapa al deshidratarse actúe aisladamente; así, aun si tales moléculas están presentes en células de semillas recalitrantes, podrían bien depender de otro mecanismo o proceso para obtener su migración reversible.

LA POSIBLE FUNCIÓN DE LAS OLEOSINAS

El término *oleosina* se refiere a un tipo único de proteína que rodea gotitas de lípido (aceite) en las células de plantas (Huang, 1992). Las oleosinas tienen un campo central hidrofóbico que interactúa con la periferia del lípido, y un campo anfipático N-terminal que, con el campo C-terminal facilita la interacción con la citomatrix acuosa. El borde de oleosina de cuerpos lipídicos permite que estas masas hidrofóbicas se acomoden como entidades separadas en la citomatrix acuosa bajo condiciones hidratadas, y se ha indicado que su papel durante la deshidratación evita que los cuerpos se junten en las semillas tolerantes a la deshidratación (Leprince *et al.*, 1997).

Leprince *et al.* (1997) indicaron una falta (o cantidad inadecuada) de oleosinas en semillas de algunas especies sensibles a la deshidratación, y aunque se observaron pequeños cambios evidentes en la integridad de los cuerpos como consecuencia de la deshidratación, la rehidratación parecía tener efectos nocivos en su estabilidad. La coalescencia de cuerpos lipídicos es una anomalía común que acompaña el deterioro, aun en células de semillas ortodoxas almacenadas (Smith y Berjak, 1995). Aunque los efectos de hongos asociados con semillas almacenadas tanto ortodoxas como recalitrantes, de causar la coalescencia de cuerpos lipídicos no puede descartarse, la ocurrencia de este fenómeno podría bien ser, al menos parcialmente, una consecuencia de alguna deficiencia en semillas sensibles a la deshidratación. En vista de los

hallazgos de Leprince *et al.* (1997), la deficiencia de una cubierta de oleosina adecuada alrededor de los cuerpos lipídicos puede ser la razón de la inestabilidad inherente de estos organelos durante la rehidratación, después de los niveles dañinos de deshidratación de algunas semillas recalcitrantes. Sin embargo, se debe recalcar que la presencia de oleosinas completamente funcionales no puede por sí misma, explicar la tolerancia a la deshidratación. Más bien, debe verse como uno de los mecanismos que contribuyen al espectro de propiedades necesarias si las semillas ortodoxas han de sobrevivir a la deshidratación extrema.

LA PRESENCIA Y OPERACIÓN DE MECANISMOS DE REPARACIÓN DURANTE LA REHIDRATACIÓN

Existen evidencias directas e indirectas que los mecanismos de reparación entran en juego cuando semillas secas ortodoxas son rehidratadas. Por ejemplo, las semillas que han sido almacenadas bajo condiciones adversas, pero con un 100% de viabilidad, comúnmente muestran un intervalo antes de que haya señales visibles de germinación, durante el cual es aceptado que se gestan los procesos de reparación. Estudios ultraestructurales de las semillas de maíz han proporcionado evidencia que sustenta este punto de vista, donde se observó la reparación mitocondrial durante el período de retraso (Berjak y Villiers, 1972). Estudios de semillas de centeno han demostrado que aun en estado seco existe un deterioro progresivo del ADN como resultado de la actividad endo y exonucleasa durante el almacenamiento (Elder *et al.*, 1987), que no puede ser reparado hasta que las semillas sean rehidratadas (Boudriak *et al.*, 1997).

Mucha de la evidencia para la operación de los procesos de reparación durante la rehidratación viene de los experimentos de osmoacondicionamiento de semillas de bajo vigor. Este proceso abarca la rehidratación controlada hasta el fin de la fase II, que alcanza un nivel de hidratación que facilita la reparación pero impide la germinación misma (Bray, 1995; Bray *et al.*, 1993). Esos autores han demostrado que el reemplazo del rARN dañado ocurre, y las lesiones en el ADN y los sistemas sintetizadores de proteínas se reparan, durante la preparación.

Por lo general se entiende que la generación de radicales libres (ver arriba) continúa en semillas ortodoxas secadas al aire durante su almacenamiento (reseñado por Smith y Berjak, 1995), y el daño resultante obviamente debe ser reparado en la rehidratación, indicando

enfáticamente la presencia y operación eficiente de sistemas antioxidantes en esta etapa. Sin embargo, durante la deshidratación de semillas y plántulas sensibles a la deshidratación, se ha demostrado que tales sistemas fallan (Hendry *et al.*, 1992; Leprince *et al.*, 1992) y se supone que permanecen ineficaces cuando se proporciona nuevamente agua (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b).

Cuando las semillas recalcitrantes o ejes extirpados de tales semillas se someten a deshidratación no letal, se observa por lo general, que hay un aumento en el tiempo que toma el crecimiento progresivo de la germinación, lo cual puede interpretarse como que facilita la reparación. Sin embargo, es probable que esto sea estrictamente limitado; estudios actuales han demostrado que después que se pierde el 22% del contenido de agua de las puntas del hipocotilo de *Avicennia marina*, el daño al ADN asociado con la deshidratación ya no puede repararse cuando se provee agua nuevamente. La inestabilidad del ADN frente a la deshidratación también es demostrada por las plántulas producidas de semillas ortodoxas, cuando éstas han llegado a la etapa donde la tolerancia a la deshidratación se ha perdido (Boubriak *et al.*, 1997).

Muy pocos trabajos se han realizado que se centran en el tema de la posible reparación de semillas maduras recalcitrantes que han sufrido daño por deshidratación. Actualmente se supone tácitamente que los sistemas de reparación necesarios están presentes, pero que ellos mismos son dañados por la deshidratación más allá de ciertos límites, que pueden variar entre semillas de especies con una marcada sensibilidad a la deshidratación. Sin embargo, este aspecto requiere investigación considerable para obtener información tanto cualitativa como cuantitativa que permita clarificar esta situación.

TASA DE SECADO – UN FACTOR ESENCIAL PARA DETERMINAR EL GRADO DE DESHIDRATACIÓN QUE SERA TOLERADO

Se sabe que en la actualidad existe mucha confusión en trabajos comparativos sobre especies individuales de semillas recalcitrantes, debido a información incompatible respecto a “contenidos críticos de agua”, debajo de los cuales se pierde la viabilidad. Esto se debe a que se ha pasado por alto la magnitud del *tiempo* que se toma para que se pierda el agua, o la temperatura de secado a la que se hicieron los experimentos. Aunque no se discutirán ahora los efectos de la temperatura, hay varias

publicaciones que se concentran en las semillas de *Zizania* spp., que muestran que este parámetro puede tener efectos muy marcados en el resultado de regímenes de secado, y/o contenidos de agua óptimos para el almacenamiento (Kovach y Bradford, 1992b; Ntuli *et al.*, 1997; Vertucci *et al.*, 1994, 1995). El efecto del estado de madurez de las semillas – que con frecuencia es extremadamente difícil de determinar para los tipos recalcitrantes – también tiene efectos importantes en el grado de deshidratación que se tolerará (reseñado por Berjak y Pammenter, 1997; Finch-Savage, 1996), aunque tampoco se considerará más adelante.

El factor del *tiempo* que toma perder el agua es una variable que ha sido identificada como la que tiene efectos profundos en el grado de deshidratación que tolerará el material de la semilla que es sensible a la deshidratación. Cuanto más rápido se alcance la deshidratación, más bajo es el contenido de agua al cual las semillas o ejes pueden secarse, sin que haya acumulación de daño que culmine en la pérdida de viabilidad. Esto es particularmente marcado cuando se secan los ejes extirpados (Berjak *et al.*, 1993; Normah *et al.*, 1986; Pammenter *et al.*, 1991, 1993). El secado muy rápido de ejes recalcitrantes extirpados (secado inmediato) facilita una deshidratación que no es letal, a contenidos de agua alrededor de 0.4 a 0.25 g g⁻¹ dm, que es cerca del nivel de hidratación donde toda el agua no es congelable (por lo general asociada a la estructura), aunque la tolerancia a tales bajos contenidos de agua, invariablemente no es el caso (Pammenter *et al.*, 1993). Sin embargo se debe indicar que tal secado rápido *no* significa que los tejidos de las semillas serán potencialmente tolerantes a la deshidratación; más bien, cuanto más rápidamente se pueda alcanzar la deshidratación, menor es el tiempo durante el cual, los ejes se ubican en la escala del contenido de agua que permite que ocurran reacciones dañinas de base acuosa, potencialmente letales. Como se discute abajo, éstos son los procesos que, con suficiente tiempo, causarán la pérdida de viabilidad a relativamente altos contenidos de agua, cuando los tejidos han sido deshidratados lentamente (Berjak *et al.*, 1989, 1993; Pammenter *et al.*, 1998; Pritchard, 1991). En efecto, lejos de ser tolerantes a la deshidratación, los ejes de semillas recalcitrantes sobrevivirán solamente por períodos muy cortos (desde horas a uno o dos días), a los contenidos de agua más bajos alcanzables (Walters *et al.*, 2001).

Por lo general, es más difícil obtener los efectos marcados de la velocidad del secado en semillas enteras porque frecuentemente el tamaño de la semilla impide el lograr una deshidratación adecuadamente rápida. Sin embargo, no todas las

semillas recalcitrantes son demasiado grandes, o pierden agua muy lentamente, para facilitar el obtener muy diferentes tasas de secado. Se ha reconocido la capacidad para obtener bajos contenidos de agua mientras se conserva la viabilidad para las semillas de *Avicennia marina* (Farrant *et al.*, 1985) y *Quercus rubra* (Pritchard, 1991). Recientemente se han llevado a cabo estudios para averiguar los efectos de la velocidad del secado en semillas enteras de *Ekebergia capensis* (especie recalcitrante tropical meliácea), para las cuales pueden obtenerse tasas de secado marcadamente diferentes (Pammenter *et al.*, 1998). Los resultados obtenidos ilustraron fuertemente los efectos de la tasa del secado: la pérdida de viabilidad fue aparente en semillas secadas lentamente a altos contenidos de agua en los ejes [1.25g de agua por g de material seco (55%, en base húmeda)] mientras que aquéllas que se deshidrataron rápidamente mostraron un vigor intacto y una completa germinabilidad a un contenido de agua del eje de 0.7 g g⁻¹ (40%, en base húmeda). Las semillas secadas a una tasa intermedia conservaron su viabilidad a un nivel intermedio del contenido de humedad del eje de 1.0 g g⁻¹ (50%, en base húmeda). Observaciones ultraestructurales indicaron que diferentes mecanismos dañinos causan daño intracelular, dependiendo de la velocidad del secado. La degradación avanzada de membranas, particularmente de los plástidos, y una anomalía en los cuerpos lipídicos ocurrieron en los ejes de semillas secadas lentamente, a contenidos de agua alrededor de 1.1 g g⁻¹ (52%, en base húmeda), cuando la viabilidad había disminuído a 37%. El daño empeoró continuamente con el secado lento a contenidos más bajos de agua, hasta que, a 0.6 g g⁻¹ (37%, en base húmeda) solo se mantuvieron fragmentos de componentes intracelulares. A un contenido de agua de 0.57 g g⁻¹ (36%, en base húmeda), los ejes de semillas secadas rápidamente (80% de viabilidad) mostraron pocas señas de daño intracelular; esto fue solo a contenidos de agua de los ejes considerablemente más bajos que se mostraron señas de deterioro, que coincidieron con una disminución de la viabilidad. En ninguna etapa ocurrió la extensa degradación que caracterizaba las células de los ejes de las semillas secadas lentamente, sustentando el argumento que si el material sensible a la deshidratación puede pasar lo suficientemente rápido a través de las escalas de contenidos de agua, en las cuales son frecuentes las reacciones letales, entonces es posible secar el material a niveles de hidratación mucho más bajos. (Ver Vertucci y Farrant, 1995 para una discusión sobre los diferentes niveles de hidratación).

Habrá un contenido de agua al cual el material *secado rápidamente* que es sensible a la

deshidratación sufrirá daño y, mientras que el valor varía de especie a especie, por lo general está cerca de la escala donde solamente queda agua asociada a la estructura (no congelable) (Pammenter *et al.*, 1991, 1993; Pritchard, 1991). El daño que ocurre a tales contenidos de agua relativamente bajos se define como daño por deshidratación en el sentido estricto (Pammenter *et al.*, 1998; Walters *et al.*, 2001) y se indica que coincide con la alteración del agua no congelable (Pammenter *et al.*, 1991). En contraste, el material tolerante a la deshidratación puede soportar la remoción de una considerable proporción de esta agua (Pammenter *et al.*, 1991; Vertucci y Farrant, 1995).

El material sensible a la deshidratación con un *secado lento* sufre daño a contenidos de agua relativamente altos, ciertamente aquéllos donde el agua de solución (esto es, congelable) prevalece. Se sugiere que este daño resulta de reacciones de base acuosa degradativas que son el resultado de un metabolismo desbalanceado (Pammenter *et al.*, 2001; Walters *et al.*, 2001). Las semillas recalcitrantes (y probablemente todos los tipos no ortodoxos) son hidratados y metabólicamente activos cuando se desprenden (Berjak *et al.*, 1989; Berjak y Pammenter, 1997). Conforme se pierde el agua lentamente, el metabolismo continuará, pero cuando las semillas mantienen contenidos de humedad relativamente altos, el metabolismo se volverá desequilibrado o fuera de fase como resultado del estrés hídrico interno (Senaratna y McKersie, 1986; Smith y Berjak, 1995; Vertucci y Farrant, 1995). Una consecuencia probable de este metabolismo no regularizado será la generación de radicales libres y consecuentemente un daño por oxidación (Finch-Savage *et al.*, 1994a, Hendry, 1993; Hendry *et al.*, 1992; LePrince *et al.*, 1990b). Se predice que la gravedad de este tipo de daño, el cual ha sido denominado daño metabólico (Walters *et al.*, 2001) aumenta en proporción inversa a la velocidad del secado, ocurriendo una pérdida de viabilidad cuando el contenido de agua se incrementa rápidamente.

CONCLUSIONES

Se ha propuesto que el comportamiento de semillas no ortodoxas es una consecuencia de la carencia de alguno, o quizás todos, de la serie de mecanismos o procesos protectores que juntos otorgan a las semillas ortodoxas tolerancia a la deshidratación. Es probable que haya una gradación en presencia y/o eficacia de los procesos/mecanismos planteados entre las semillas de especies no ortodoxas, explicando la variabilidad de respuestas al estrés, especialmente los impuestos por deshidratación. Las semillas recalcitrantes más sensibles a la

deshidratación son probablemente aquéllas que carecen virtualmente, de todos los factores protectores y de reparación que facilitan la adquisición y el mantenimiento de la tolerancia a la deshidratación en semillas ortodoxas.

Se han sugerido dos principales factores que contribuyen a la pérdida de viabilidad de semillas recalcitrantes: (1) las consecuencias de un metabolismo desbalanceado durante la deshidratación [y posiblemente también cuando tales semillas se almacenan en la condición hidratada (Smith y Berjak, 1995)]; (2) el daño por deshidratación en el sentido estricto, que ocurre cuando se retira el agua que es esencial para la integridad de las estructuras intracelulares; en semillas recalcitrantes, esto se considera igual que el agua no congelable (Pammenter *et al.*, 1991).

Probablemente no podremos explicar satisfactoriamente el comportamiento de semillas no ortodoxas, especialmente aquél de semillas verdaderamente recalcitrantes, hasta que se obtenga un conocimiento completo de los factores aparentemente numerosos que interactúan, para hacer posible que se obtenga tolerancia a la deshidratación.

Será necesaria una fuerte colaboración en la investigación de especialistas en semillas de todo el mundo, lo cual pueda producir mayor información, más precisas, de criterios múltiples para calcular el comportamiento de semillas en almacenamiento y así, poder determinar ambientes apropiados para el almacenamiento de semillas. Creemos que el método resumido aquí es especialmente útil para el almacenamiento de semillas de árboles, y que tal reto de colaboración se requiere urgentemente.

Página en Blanco

DORMANCIA

Y

GERMINACIÓN

MICHAEL T. SMITH, BEN S. P. WANG, Y
HERIEL P. MSANGA

Universidad de Natal, Durban, Sudáfrica;
Estación Forestal de Investigación Petawawa,
Recursos Naturales de Canadá, Ontario, Canadá; y
Programa Nacional de Semillas de Árboles, Tanzania, respectivamente

LATENCIA, GERMINACIÓN Y ADAPTACIÓN

La fase de semilla es la etapa más importante del ciclo de vida de las plantas superiores en cuanto a supervivencia; la latencia y la germinación son mecanismos naturales que aseguran esto. Con frecuencia, la semilla está bien equipada para sobrevivir largos períodos de condiciones desfavorables, y el embrión está protegido por una o varias capas de otros tejidos. Estos incluyen el endospermo, el perispermo, tegumentos y tejidos del fruto, los cuales protegen al embrión de daño físico y lo nutren (en el caso del endospermo); todos contribuyen a diseminar las semillas después de la abscisión. Como veremos, estas capas circundantes juegan un papel importante en la regulación de la latencia y la germinación. Para muchas especies arbóreas nativas del hemisferio norte, con las semillas madurando y dispersándose desde el final del otoño, hasta el principio de la primavera, la latencia es una característica adquirida para llevarlas a través de las condiciones invernales listas para germinar la siguiente primavera. De manera similar, para las semillas de especies de árboles tropicales que maduran y se dispersan durante la estación seca y caliente, la latencia evita

la germinación hasta la llegada de la estación lluviosa.

Sin embargo, la mayoría de las semillas de árboles tropicales no tienen latencia y pueden germinar fácilmente después que la semilla cae, siempre que exista humedad disponible. La mayoría de las semillas recalcitrantes, debido a la falta de sequedad en la maduración y el hecho que los procesos de crecimiento y germinación del embrión constituyen un proceso continuo, no muestran una interrupción del desarrollo. En algunas especies, como *Hopea ferrea*, la radícula emerge con una cubierta similar a un mucílago, con lo cual protege la radícula para que no se seque. Sin embargo, las semillas de algunas especies tropicales y subtropicales tienen una latencia impuesta por el tegumento. Otros tipos de latencia en semillas de especies de árboles tropicales y subtropicales incluyen una latencia combinada por el tegumento y el embrión en *Podocarpus falcatus* (Wolf y Kamondo, 1993); una restricción mecánica de la testa en *Podocarpus usambarensis*, y latencia del embrión en *Warburgia salutaris* (Msanga, 1998); y latencia morfofisiológica en *Taxus mairei* y *Myrica rubra* (Chien, 1997; Chien et al., 1998). Según Msanga (1998), un 70% de las semillas de 122 especies de árboles nativos en Tanzania, son no latentes, 29% muestran latencia

relacionada con la testa, y menos de 1% muestran una latencia doble. En el sureste de Asia, se ha atribuido la latencia principalmente a problemas de la testa (Hor, 1993).

En los trópicos húmedos, con frecuencia, no hay requisito de latencia para la semilla puesto que el microclima siempre es favorable para la germinación de la semilla y para el establecimiento de la plántula inmediatamente después de la dispersión de las semillas (Wolf y Kamondo, 1993). Sin embargo, la latencia impuesta por la testa se encuentra comúnmente en las especies que crecen en áreas semiáridas y áridas en los trópicos. El grado de latencia entre, y dentro de, lotes de semillas de la misma especie varía con la procedencia, año de cosecha y árboles individuales (Poulsen, 1996; Wolf y Kamondo, 1993). Aunque las semillas de muchas especies tropicales no tienen latencia, la germinación de algunas especies de árboles se retrasa como si fueran latentes (Ej. *Diospyros kirkii*, *Moringa oleifera* Lam.) (Albrecht, 1993; Msanga, 1998). Es especialmente interesante notar que aun semillas de muchas especies recalcitrantes muestran una germinación retardada (Ej. *Allanblackia stuhlmannii*, *Strychnos cocculoides*, *Xymalos monospora*, *Ocotea usambarensis*) (Msanga, 1998).

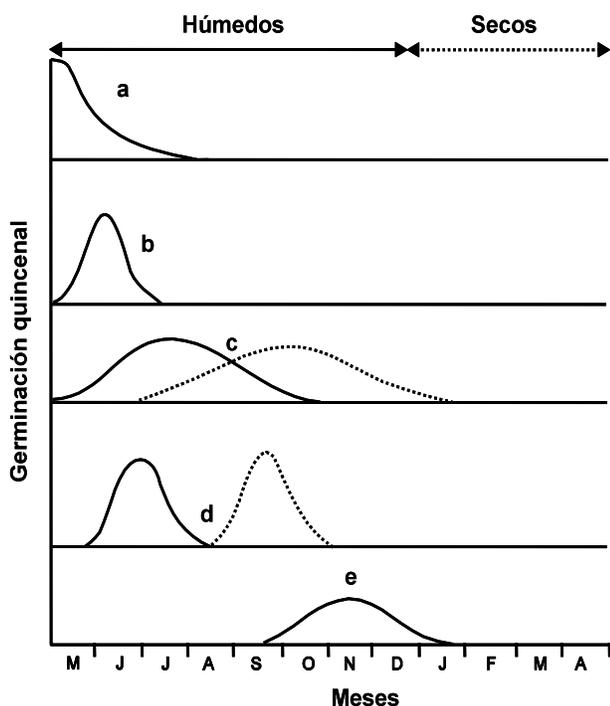


Figura 1. Algunas estrategias de germinación de semillas mostradas por árboles tropicales (adaptado de Garwood, 1986). La duración de las estaciones húmedas y secas, y el momento de la germinación son completamente arbitrarias y pueden variar considerablemente entre diferentes tipos forestales.

Además de los ejemplos bastante claros de latencia impuesta por la testa, como lo representan muchas leguminosas es importante notar la gran variedad vista en la sincronía de la germinación y la gama, con frecuencia extensa, en la cual puede ocurrir, aun en los trópicos húmedos. Esto es ilustrado en forma de diagrama en la figura 1. En el ejemplo demostrado hay un período húmedo relativamente largo y un período seco un poco más corto de 4 meses. Las formas de los datos de germinación quincenal (adaptada de Garwood 1986) y su duración son algo arbitrarias, pero no obstante demuestran cinco estrategias.

Lo que puede considerarse como una estrategia recalcitrante se ve en (a), donde la germinación es casi inmediata, alta y disminuye rápidamente. Es obvio que muchos acontecimientos en la pregerminación deben haber estado ocurriendo durante el desarrollo en la planta madre, puesto que no hay una fase de retraso en la germinación (que se ve en (b), sin embargo). El patrón más típico de dispersión seca, seguido de imbibición y un solo punto culminante de germinación sincrónica en (b) podría considerarse como representativo de semillas sin ninguna latencia significativa impuesta por la testa. Tal patrón tan exactamente sincrónico puede verse en especies forestales que se establecen rápidamente. La estrategia de germinación ilustrada en (c) representa una aproximación de la germinación maximizada en el tiempo, para así ampliar la gama de circunstancias o lugares para la germinación. El patrón bimodal puede verse como un beneficio "adicional" para aumentar al máximo esta estrategia aún más. El patrón bimodal mostrado en (d) alcanza esencialmente la misma distribución temporal que el patrón unimodal en (c), pero con un elemento mayor de sincronía. Un modelo cauto "a prueba de fallas" se muestra en (e), donde el momento de germinación se programa para que ocurra solamente después de un número de unidades favorables de tiempo hídrico que han sido permitidas (Bradford, 1996).

LOS BOSQUES TROPICALES DEL MUNDO

Los bosques tropicales se han clasificado en tipos húmedos siempre verdes, húmedos deciduos y, secos deciduos, y representan el 20%, 10% y 20% de los 2,950 millones de hectáreas de bosques en el mundo, respectivamente (Borota, 1991). Algunos de los principales árboles con importancia económica se presentan en el Cuadro 1, aunque no debe olvidarse el valor ecológico de otras especies. Desafortunadamente, con frecuencia estos dos objetivos continuamente están en conflicto, aunque la

silvicultura sostenible demanda la integración de objetivos de conservación y económicos.

Cuadro 1. Árboles tropicales importantes, en orden alfabético por Región Geográfica. (adaptado de Borota, 1991)

África	América	Australasia
<i>Burkea</i>	<i>Anacardium</i>	<i>Acacia</i>
<i>Ceiba</i>	<i>Andira</i>	<i>Azelia</i>
<i>Celtis</i>	<i>Bombacopsis</i>	<i>Dalbergia</i>
<i>Entandrophragma</i>	<i>Caesalpinia</i>	<i>Dipterocarpus</i>
<i>Khaya</i>	<i>Carapa</i>	<i>Dryobalanops</i>
<i>Maclura</i>	<i>Cedrela</i>	<i>Eucalyptus</i>
<i>Ocotea</i>	<i>Guarea</i>	<i>Gonostylus</i>
<i>Peltophorum</i>	<i>Ocotea</i>	<i>Melaleuca</i>
<i>Podocarpus</i>	<i>Swietenia</i>	<i>Pterocarpus</i>
<i>Triplochiton</i>	<i>Virola</i>	<i>Shorea</i>
		<i>Tectona</i>

FACTORES QUE AFECTAN LA GERMINACIÓN Y CALIDAD DE LA SEMILLA

ALCANCE Y OTROS DATOS REGIONALES

Como quizás es evidente en el cuadro 2, el tema es extenso y se esparce en muchas publicaciones. Se han publicado algunos manuales de semillas de árboles (Kamra, 1989; Ng, 1996; Poulsen *et al.*, 1998). Otros reportes están disponibles en una base regional para Australia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, las Islas Salomón y Tailandia (Cavanagh, 1987; Chaplin, 1988; Figliolia, 1985; Ortiz, 1995; Pena y Montalvo, 1986; Quirros y Chavarría, 1990; Trivino *et al.*, 1990; Turnbull y Doran, 1987; Uetsuki, 1988). Un manual que presenta un marco práctico para llevar a cabo investigación de campo sobre la biología reproductiva de árboles forestales de Asia ha sido recientemente publicado (Ghazoul, 1997), y en el capítulo 1 de este volumen, Flores discute aspectos de la biología de semillas de árboles.

CARACTERÍSTICAS HEREDADAS DE LAS SEMILLAS

En general hay muchos factores que influyen en la germinación de semillas, y con frecuencia los efectos heredados en la germinación de semillas de árboles tropicales y subtropicales muestran diferencias de aquéllas de especies de clima templado. Los siguientes se consideran componentes importantes de la germinación de semillas de árboles tropicales y

subtropicales: modo de germinación de la semilla, restricciones morfológicas y fisiológicas, el carácter continuo ortodoxo – intermedio – recalcitrante, y el polimorfismo de la semilla.

MODO DE GERMINACIÓN DE LA SEMILLA

Se pueden reconocer tres distintos comportamientos de germinación de semillas: epígeo, hipógeo e intermedio (Msanga, 1998). Además, el comportamiento desconocido relativamente, de germinación criptógea se encontró en varias especies de árboles y arbustos que crecen en los trópicos de sabana (Jackson, 1974). La germinación epígea se considera rápida y sincrónica en contraste con el modo más lento de criptógea (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), que es más frecuente en las semillas más grandes (Bazzaz y Pickett, 1980). En un estudio de 64 especies leguminosas del bosque amazónico, se observó la germinación hipógea solamente en semillas grandes que medían más de 3.1 cm de largo, mientras que en semillas pequeñas de menos de 1 cm de largo, la germinación epígea predomina (Moreira y Moreira, 1996). La germinación hipógea estuvo también más frecuente en especies asociadas con hábitats inundados por temporadas.

La Figura 2 muestra estos diferentes patrones de germinación con sus descripciones.

Germinación epígea - Este es el comportamiento de germinación más común y ocurre en la mayoría de las especies coníferas y latifoliadas cuando los cotiledones son sacados sobre la tierra debido al alargamiento del hipocotilo, por ejemplo, *Acacia*, *Azelia*, *Diospyros*, *Jucbernadia*, *Juniperus procera*, *Pinus* y *Tamarindus* (Fig. 2a).

Germinación hipógea - Este tipo de germinación ocurre solamente en las semillas de latifoliadas en las cuales los cotiledones permanecen debajo de la tierra mientras que el epicótilo se alarga, como en la *Agelaea heterophylla*, *Allanblackia stuhlmannii*, *Antiaris toxicaria*, *Khaya anthotheca*, *Ocotea usambarensis* y *Quercus* spp. (Fig. 2b).

Germinación intermedia (entre epígea e hipógea) – Se puede distinguir dos tipos. En el primero, la testa se rompe y la radícula emerge a través del final de la cicatriz y se desarrolla en una raíz pivotante, entonces los cotiledones se despliegan para soltar el brote que se está desarrollando, como lo representan *Bauhinia petersiana*, *Clerodendrum cephalanthum* y *Uapaca kirkiana*; en el segundo, los cotiledones permanecen dentro de la testa pero son elevados sobre la tierra, como lo representan *Dipterocarpus* y *Rhizophora* (Fig 2c).

Germinación criptógea - Este tipo de germinación de semilla, en el cual nuevos brotes surgen debajo de la tierra a pesar de que la semilla germinó en la superficie, presentándose en varias especies de árboles y arbustos de la sabana, por ejemplo, *Combretum binderanum*, *C. molle*, *C. fragrans* y *C. sericeum*. Aparentemente este tipo de germinación se desarrolló como una adaptación a un medio ambiente sometido por largo tiempo a quemadas anuales, y sirve para reducir la pérdida de agua (Jackson, 1974) (Fig. 2d).

También es interesante mencionar que, a diferencia de las semillas de árboles en la región templada, donde la radícula siempre sale del extremo micropilar de la semilla al menos que la germinación sea anormal, la germinación de algunas especies de árboles tropicales como *Hopea ferrea* y *Markhamia lutea* tienen radículas que brotan del medio de las semillas (Msanga, 1998; Pukittayacamee, 1996).

Cuadro 2. Características de flores, frutos y semillas de algunas semillas tropicales por familia y género

R: Indica los Géneros Recalcitrantes

Familia	Géneros	Flores	Masa de semilla, Frutos (mg)	Nodulación Micorriza	Latencia
Anacardiaceae	<i>Spondias</i> ¹ <i>Schinus</i> ² <i>Schinopsis</i> <i>Sclerocarya</i> ^R <i>Lannea</i> ^R	Pequeñas, 4-5 carpelos unidos; 1 óvulo 3 carpelos unidos; 1 óvulo	Usualmente drupa; semilla sola con endospermo delgado o sin él; Cotiledones carnosos ¹ (3800) ² (30)		Sí: ¿Inhibidores carnosos? ¿Cubierta interna leñosa? ² (10-30 días)
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cruenata</i> ¹ <i>Hancornia</i> ^R	Grandes, 2 carpelos unidos o libres, frutos en pares; fruto fresco no dehiscente o seco, partidos	¹ Semilla, ondulador (871) "follicarium", folículo, "lomentarium"		¿No?
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> ¹ <i>Spathodea</i> <i>Jacaranda</i> ²	Corola vistosa de forma acampanada o de embudo, un solo ovario súpero; numerosos óvulos planos, semillas aladas	Cápsula de varias semillas, 2 lóculos ¹ (35) ² (5), Anfisarco "ceratium", o cápsula septicidal		¿No?
Bombacaceae	<i>Bombacopsis quintata</i> ¹ <i>Ceiba pentandra</i> ² <i>Ochroma</i> ³ <i>Bombax</i> ⁴ <i>Pachira</i> ^R	5 sépalos y pétalos-- a veces fusionados; verticilo. Epicáliz Muchos lóculos.	¹ Semilla, flotador (33) ² semilla, flotador (74); ³ semilla con fibras como algodón, sin endospermo o con uno, reducido anfisarco, cápsula loculicida o septicidal ³ (9)		¹ No ^{2,3} Sí— ¿afinidades malváceas? ⁴ <15 °C dañino
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> ¹ <i>Cordia aff. panicularis</i> ²	Cimas desenrolladas: forma de bandeja o, Acampanada. Corola con 5 lóbulos, 2 carpelos fusionados-- 2-4 lóculos	¹ Fruto, helicóptero (6) 4 (rara vez 2) nuececillas o una drupa con o sin endospermo ² (275)		¿No? ¿Principalmente hierbas/arbustos?
Burseraceae	<i>Aucoumea</i> ¹ <i>Bursera</i> <i>Commiphora</i> <i>Dacryodes</i>	Panículas de flores pequeñas unisexuales; sépalos fusionados, pétalos libres, 3-5 carpelos; 2-5 lóculos	¹ (98) Drupa, a veces cápsula, sin endospermo		No
Leguminosae-Caesalpinioideae	<i>Acrocarpus</i> ¹ <i>Azelia</i> ² <i>Baubinia</i> ³ <i>Cassia</i> ⁴ <i>Caesalpinia</i> <i>Delonix</i> <i>Hymenaea</i> ⁵ <i>Oxystigma</i> <i>Parkinsonia</i> ⁶ <i>Peltogyne</i> <i>Swartzia</i> <i>Tamarindus</i> ⁷	Legumbre, cámara, sámara con pétalos laterales (alas) más o menos irregulares y cáliz con 5 lóbulos diferentes; sépalos libres; cáliz con dientes cortos	Legumbre, cámara, sámara 15 semillas en vainas delgadas 26-10 semillas, vainas dehiscentes (4000) 3vaina dehiscente 4Por sí sola (9-32), vainas indehiscentes 5vaina indehiscente pesada 10 semillas (2000-6000) 62-6 semillas, vainas indehiscentes (76) 1-10 semillas, vainas 7 indehiscentes (714)	Nodulación Rhizobium	Sí 2No, 11-20 días 3Un poco 4Sí 5Sí 6Sí, 2-10 días 7Sí, 40-50 días
Canellaceae	<i>Warburgia</i> ^R	Flores axilares; pequeñas; 4-5 sépalos, 10 pétalos; 2-5 carpelos, un solo lóculo	Baya- 2 o más semillas; endospermo oleaginoso (100)		No, 15 días ¿Latencia Embrionaria?
Casuarinaceae	<i>Casuarina</i>	Muy reducidas, unisexuales; flores agregadas en forma de taza y desnudas; 2 carpelos fusionados	Frutos duros leñosos encerrados en bractéolas; nuez samaroides dispersada por el viento, (11) sin endospermo	Frankia y Micorriza	No, 11-23 días

Familia	Géneros	Flores	Masa de semilla, Frutos (mg)	Nodulación Micorriza	Latencia
Combretaceae	<i>Terminalia amazonica</i> ¹ <i>Terminalia ivorensis</i> ² <i>Lumnitzera</i> ^R <i>Laguncularia</i> ^R <i>Conocarpus</i> ^R	Pequeñas y en racimos; cáliz dentados; sin pétalos	¹ Fruto, autogiro rodante (4) ² Fruto, autogiro rodante (160) sin endospermo, cotiledones variables, endocarpio leñoso		No, 60-90 días
Dipterocarpaceae	<i>Anisoptera</i> <i>Dipterocarpus</i> <i>Dryobalanops</i> ^{1R} <i>Hopea</i> ^R <i>Shorea</i> ^{2R} <i>Vatica</i>	Vistosas en racimos; 3 carpelos; 3 lóculos; 2 óvulos: sólo uno desarrollado	Nuez con una sola semilla con ala y cáliz membranoso; sin endospermo (pseudosámara) ¹ (4784) ² (250-1075)	Toda asociación Micorrízica	No
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> ¹ <i>Hura</i> ² <i>Macaranga</i> ² <i>Manihot</i> <i>Omphalea</i> <i>Ricinodendron</i>	Inflorescencia condensada; perianto de 5 segmentos; o ausente; y pétalos presentes; lóculos con apertura longitudinal; 3 carpelos fusionados, 3 lóculos, 1-2 óvulos	Esquizocarpo o drupa, mericarpios dehiscentes después de la separación ³ (29) endospermo abundante ¹ Endocarpio leñoso ² “Coccarium”, “bacca”, “polospermatium”		¿Impuesta por la cubierta? ¹ 35-45 días
Lauraceae	<i>Ocotea</i> ^{1R} <i>Persea</i> ^R <i>Cinnamomum camphora</i> ² <i>Sassafras randaiense</i> ³ <i>Neolitsia ariabilima</i>	Racimosas o cimosas; regulares en múltiplos de 3; diferencias escasas de pétalos/sépalos; un solo lóculo; un solo óvulo	Bayas o frutos como drupa, encerrado diversamente por la parte periginea de la flor (cúpula); sin endospermo ¹ (666)		¹ 30-45 días ¿Otros géneros no recalcitrantes? ² Temperaturas alternantes ³ Latente – estratificación Fria
Lecythidaceae	<i>Barringtonia</i> ^R <i>Gustavia</i> <i>Petersianthus</i>	Espigas largas vistosas y vellosas; 4-6 segmentos de cáliz y pétalos; 2-6 carpelos y lóculos; 1 a varios óvulos	Frutos grandes con una capa exterior carnosa y una capa interior dura/leñosa, e indehiscentes; sin endospermo		¿Impuesta por la cubierta?
Malvaceae	<i>Thespia</i>	Cáliz de 5 sépalos a veces unidos; epicáliz; 5 pétalos libres; 5 o más carpelos	Fruto seco capsular o esquizocárpico, semilla hermosa, sin endospermo		¿Sí?
Meliaceae	<i>Azadirachta</i> ^{1R} <i>Guarea</i> ² <i>Trichilia</i> ^{3R} <i>Carapa</i> ^R <i>Cedrela</i> ^{4R} <i>Entandrophragma</i> ^R <i>Khaya</i> ^R <i>Melia</i> ⁵ <i>Swietenia</i> ⁶	Con frecuencia panículas cimosas; 3-5 sépalos libres o unidos, también pétalos; ovario con 2-6 lóculos	Cápsula, fruto, baya; rara vez Nuez Aladas: <i>Azadirachta</i> y <i>Guarea</i> ; arilo carnoso o sarcotesta en otras ¹ (200) ² (3500) ³ (100-600) ⁴ (20) ⁵ (476) ⁶ (490) ^{2,3} cápsula loculicidal ^{4,6} cápsula septifragal		No: ¹ 30-40 días ⁵ 15-75 días ⁶ 4-30 días
Melastomataceae	<i>Astronia</i> <i>Memecylon</i> <i>Tibouchina</i>	4-5 sépalos, pétalos libres, 1-14 carpelos; 4-5 lóculos; 2 a muchos óvulos	Bayas o cápsula loculicidal; semillas pequeñas; sin Endospermo		No
Leguminosae-Mimosoideae	<i>Acacia</i> ¹ <i>Inga</i> ² <i>Pithecellobium</i> ^R <i>Albizzia</i> ³ <i>Prosopis</i> ⁴ <i>Pentaclethra</i> ^R <i>Faidherbia</i> ⁵ <i>Leucaena</i> ⁶ <i>Parkia</i> ⁷	Racimo erecto o penduloso; flores regulares; 5 sépalos y pétalos, numerosos estambres; 5-10 estambres	Vainas dehiscentes o indehiscentes; 1-5; 10-12 semillas por vaina; 1(7-169) 2(200-1970) 3Vainas indehiscentes; 8-14 semillas por vaina (83) 4Vainas indehiscentes; 25 semillas por vaina; pulpa dulce (31) 5Vaina indehiscente; 11-19 semillas por vaina (76) 6Vaina indehiscente; 12-25 semillas por vaina (50) 7Vaina indehiscente; 19 semillas con pulpa (76)	Nodulación: Rhizobium	Sí – 1A. nilotica A. tortilis; No – 1A. Senegal Ver Cuadros 3 y 4 3Sí 4Sí, 10-30 días 5Sí, 5-20 días 6Sí 7Sí
Moraceae	<i>Artocarpus</i> ^R <i>Cecropia</i> ¹ <i>Castilla</i> <i>Maclura</i> ²	Pequeña flor solitaria ovario con un solo óvulo	Frutos variables; pseudodrupa, sorosis, “synconium” con o sin endospermo 1(1)		1Variable, ver el texto 2No, 45-60 días

Familia	Géneros	Flores	Masa de semilla, Frutos (mg)	Nodulación Micorriza	Latencia	
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> ¹	Cimosas (en su mayor parte) o racimosas; 4-5 (comunmente) sépalos libres o reducidos/ausentes	¹ Por sí solos (0.25-18)	¹ Mycorrhizae ² ¿?	No, 3-30 días	
	<i>Eugenia</i> ^{2R} <i>Melaleuca</i> <i>Metrosideros</i> ³	4-5 pequeños pétalos libres; 1-5 lóculos, 2–muchos óvulos	² Baya carnosa (120-6000) (Rara vez drupa)	³ Mycorrhizae ⁴ ¿?		
	<i>Syzygium</i> ^{4R}		³ Por sí solos (0.057)			
			Si es seco: cápsula o nuez ¹ "Capsiconium" ⁴ Poliembriónicos (333) Poco o sin endospermo			
Myristicaceae	<i>Cephalosphaera</i>	Pequeñas inconspicuas; inflorescencia incapitada, fasciculada o corimbiforme, sin pétalos, cáliz o 3 sépalos unidos, un solo óvulo; 1 ó 2 carpelos	En la madurez, el fruto fibroso se abre: 2-4 válvas: una sola semilla grande (baya) dehiscente (800-3700) embrión pequeño, endospermo grande con perispermo creciendo hacia dentro; arilo		No	
	<i>Myristica</i> <i>Virola</i> ^R					
Leguminosae-Papilionoideae	<i>Andira</i> <i>Calopogonium</i> <i>Dalbergia</i> ¹	Irregulares, pétalos laterales encerrados en una yema normal; 10 estambres	¹ Vaina plana indehiscente; 1-4 semillas; autogiro rodante (248)		¹ No	
	<i>Gliricida</i> ²		² Vaina dehiscente, 3-10 semillas (90)		² No	
	<i>Lonchocarpus</i> ³		³ Fruto, autogiro rodante (143)			
	<i>Milletia</i> <i>Platylobium</i> ⁴ <i>Pterocarpus macrocarpus</i> ⁵ <i>Swartzia polyphylla</i> ^R		⁵ Fruto, ondulado (337)	⁴ Mycorrhizae	⁵ Temperaturas alternantes es mejor	
Polygonaceae	<i>Triplaris</i> ¹	Flores pequeñas; solas o agrupadas en racimo; 3-6 sépalos – alargados en el fruto. Sin pétalos; 2-4 carpelos en un lóculo	¹ Fruto, helicóptero, (77); nuez triangular ² (150-280) (endospermo abundante)	² Mycorrhizae	No	
	<i>Coccoloba</i> ²					
Proteaceae	<i>Grevillea</i>	Espiga o cabeza de racimo; anillo de brácteas, irregular: 4 lóbulos de periantio; 2-4 escamas (pétalos) alternas. Ovario con un solo carpelo, 1 a varios lóculos; estilo persistente	Dispersión por viento (22) fruto un folículo con semilla alada; sin endospermo	Mycorrhizae	¿Impuesta por la testa?	
Sapotaceae	<i>Autranelia</i>	Producidas en fascículos, sépalos libres, dos verticilos de 2-4; 1 de 5. Igual número de pétalos; varios carpelos fusionados, varios lóculos, un solo óvulo	¹ Baya (800-6250) 1 a varias semillas, endospermo oleaginoso, testa ósea, embrión grande		¿Impuesta por la testa?	
	<i>Pouteria</i> ¹ <i>Tieghemella</i>					
Sterculiaceae	<i>Guazuma</i> <i>Triplochiton scleroxylon</i>	Regulares en cimas Compuestas; 3-5 sépalos; 5 pétalos libres o fusionados; ovario con 2-12 carpelos; lóculos 2 o más óvulos	Cápsula seca indehiscente: 80-100 semillas o como bayas (310)		¿?	
Verbenaceae	<i>Gmelina</i> ¹ <i>Petitia</i> <i>Premna</i> <i>Tectona</i> ²	Irregulares en inflorescencias racimosas o cimosas. Cáliz y corola de 4 ó 5 lóbulos. Ovario de 2 (4,5) carpelos fusionados divididos en 4 (o más) lóculos. 1 óvulo por lóculo (falsos septos)	Pedregosos 1-2 semillas. Drupa a veces cápsula o esquizocarpo ¹ (715) ² (10000) Poco o sin endospermo		No, ² 20-50 días ² Germinación pobre	
Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	Irregulares en racimos compuestos; 5 sépalos; pétalos 1-5, tamaños diferentes; 3 carpelos fusionados, ovario con 3 lóculos	Cápsula de 3 cámaras con semillas aladas; sin Endospermo		No	
Zygophyllaceae	<i>Balanites</i> ¹ <i>Bulnesia</i> <i>Guaiaicum</i>	Regulares, solas, en pares o cimas; 4-5 sépalos y pétalos libres; ovario de 5 carpelos fusionados, 5 lóculos, 1 a muchos óvulos	Cápsula partida en 5 partes (o baya o drupa) endospermo; semilla con pulpa ¹ (2800)		Un poco, ¹ 7-30 días	

Información de: Albrecht, 1993; Augspurger, 1986; Foster y Janson, 1985; Grubb y Coomes, 1997; Heywood, 1978; Jurado *et al.*, 1991; Spjut, 1994.

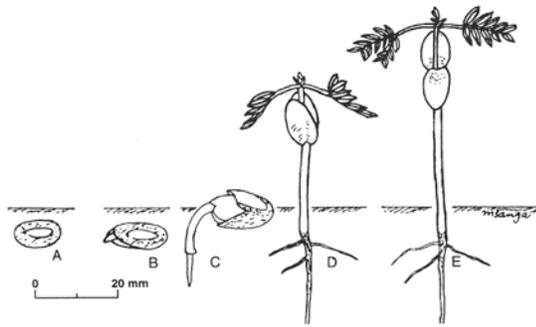


Figura 2a. Germinación epigea (Ej. *Albizia lebbek*) desde el momento de la siembra hasta el desarrollo completo de la plántula: A. al momento de la siembra; B. 5 días; C. 10 días; D. 15 días y E. 25 días después de la siembra (Msanga, 1998).

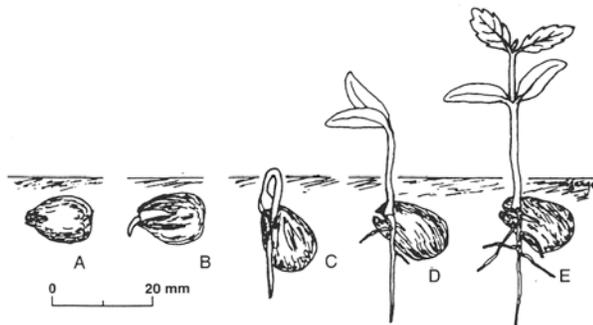


Figura 2b. Germinación hipógea (Ej. *Vitex keniensis*) desde el momento de la siembra hasta el desarrollo completo de la plántula: A. al momento de la siembra; B. 14 días; C. 21 días; D. 28 días y E. 35 días después de la siembra (Msanga, 1998).

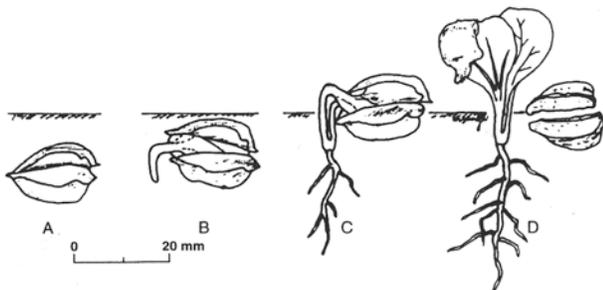


Figura 2c. Germinación intermedia (Ej. *Uapaca kirkiana*) desde el momento de la siembra hasta el desarrollo completo de la plántula: A. al momento de la siembra; B. 15 días; C. 20 días y D. 30 días después de la siembra (Msanga, 1998).

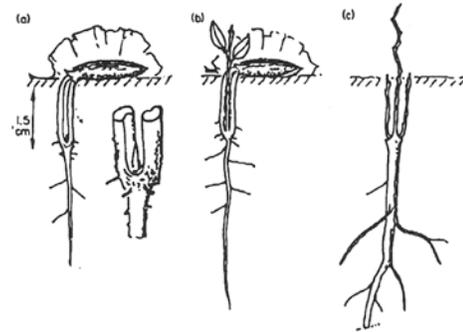


Figura 2d. Germinación criptógea (Ej. *Combretum sericeum*): 4 de enero de 1969 (a); 16 de enero de 1969 (b); 8 de junio de 1969 (c); plúmula original dañada, resultante del crecimiento de las yemas cotiledonares axilares desde la corona radical. (Jackson, 1974).

RESTRICCIONES MORFOLÓGICAS Y FISIOLÓGICAS

El tiempo de la germinación puede controlarse no solamente por medio de mecanismos de dormancia (los cuales son controlados más fuertemente por cuestiones genéticas) sino también escogiendo el momento de la dispersión (que puede verse más como un resultado de la interacción ambiental-genómica). Por lo tanto, la germinación de la semilla es finalmente el resultado de interacciones como florecimiento, polinización, desarrollo de la semilla, su dispersión y el establecimiento de plántulas. Desde el punto de vista de desarrollo, la flor, el fruto y las semillas constituyen un continuo morfológico y así ejercen colectivamente una poderosa influencia en la dormancia y germinación de la semilla. Primack (1987) indicó que la pared del fruto puede determinar varios aspectos de la germinación de la semilla. La pared del fruto puede partirse en el momento de madurez en cápsulas, vainas y folículos o puede seguir siendo una capa protectora dura en nueces, cariopses y achenios. Además, la pared del fruto puede envolver las semillas con tejidos carnosos suaves y nutritivos como se ve en bayas y pomos. Los residuos de la estructura del fruto que queden determinarán su ambiente cercano físico y químico, y tendrán un efecto dominante en la germinación. Finalmente, la testa, que se originó de los integumentos del óvulo, también ejerce una influencia en la germinación.

En el cuadro 2 se dan algunas diferencias que existen entre familias, géneros y aún dentro de especies, en cuanto al tamaño y tipo de frutos para algunos de los géneros de árboles tropicales. La clasificación de tipos de frutos se ha tomado de la reciente revisión hecha por Spjut (1994), junto con información de diversas fuentes de pesos de frutos. Reconocemos que probablemente este cuadro realza los muchos vacíos en nuestro conocimiento, pero

esperamos que sirva como un incentivo para estudios posteriores.

La mayoría de los árboles dan frutos con modificaciones distintivas para la dispersión por desprendimiento explosivo, viento o consumo por aves y mamíferos. Es digno de mención que Corner (1954) distinguió entre semillas megaspermas y microaspermas en las familias de plantas tropicales, y que el grupo megasperma incluía las familias Annonaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Connaraceae, Dipterocarpaceae, Ebenaceae, Fagaceae, Guttiferae, Lauraceae, Lecythidaceae, Myristicaceae, Palmae y Sapotaceae, muchas de las cuales están bien representadas en el cuadro 2.

La propiedad de mantener el tamaño de la semilla razonablemente constante dentro de especies, mientras que todos los otros órganos de la planta muestran alta plasticidad, ha sido atribuido al mantenimiento de continuidad entre generaciones (Harper *et al.*, 1970).

Como puede verse en el cuadro 2, el tamaño de la semilla varía a través de varios órdenes de magnitud, con *Cocos nucifera* en un extremo (600 g) mientras que *Eucalyptus* spp. (0.25 a 18 mg) y *Metrosideros* (0.057 mg) están en el otro extremo. También se ha indicado que los frutos carnosos son muy comunes en la mayoría de los bosques tropicales, con frecuencia excediendo el 70%, mientras que frecuencias menores de 18 a 63% han sido documentadas en los bosques de Queensland, Australia (Willson *et al.*, 1989).

LATENCIA Y EL PROCESO DE CONTINUIDAD ORTODOXO – INTERMEDIO – RECALCITRANTE

Nos hemos abstenido de definir latencia y germinación hasta este momento por dos razones. Primero, aunque es claro que estas etapas son quizás evidentes intuitiva y morfológicamente, las definiciones bioquímicas todavía son deficientes (Bewley, 1997; Hilhorst y Torop, 1997). Por lo general, la latencia se considera una suspensión temporal de crecimiento visible (esto es, germinación) y para muchas semillas la fase final de desarrollo, lo que implica una significativa pérdida de agua y el inicio de inactividad en el estado metabólico. Sin embargo, esta definición se formula para abarcar las plantas de cultivo más importantes para el hombre. En este sentido, cuando se proporciona una temperatura, agua y oxígeno adecuados, y no ocurre la germinación, la semilla se considera latente. Tradicionalmente, la latencia se ve como impuesta por la testa o el embrión, o una combinación de ambas. Mientras que la latencia

impuesta por la testa en las leguminosas ha sido bien estudiada y los pretratamientos para romper este tipo de latencia se discutirán posteriormente, para el caso de las especies de árboles tropicales, es necesario contar con ejemplos de buenos estudios de los mecanismos de imposición de los otros tipos de latencia. También, en vista de los diversos síndromes mencionados en la Introducción, podría ser más apropiado considerar que las semillas de árboles tropicales se encuentran en tres categorías de **germinación**: germinación impuesta por la testa, germinación inmediata y germinación retrasada. Estas se traslapan o quizás se integran a las tres categorías de **almacenamiento** de semillas: ortodoxas, intermedias y recalcitrantes. De hecho, se puede hacer la pregunta: ¿en las semillas de árboles tropicales a qué grado el secado de maduración a bajos contenidos de humedad (semillas ortodoxas) es un atributo obligado o facultativo?. Las semillas de muchas especies de árboles de los bosques tropicales húmedos son recalcitrantes y listas para germinar al caerse al suelo siempre que haya humedad disponible (varias Dipterocarpeas tales como: *Dipterocarpus grandiflorus*, *Hopea ferrea*, *Shorea* spp.), mientras que algunas de las especies como *Podocarpus macrophyllus*, y especies de mangles como *Rhizophora* germinan en el árbol madre. Las semillas de estas especies tienen la longevidad más corta y completan sus procesos de germinación muy rápidamente. Contrariamente, algunas semillas recalcitrantes en África germinan muy lentamente (Ej. *Bersama abyssinica* alcanza un 45% de su germinación después de 7 semanas y 70% después de 10 semanas de haberse sembrado). Se ha reportado que la germinación más lenta de semillas recalcitrantes alcanzó 12% 2 meses después y 70% 3 meses después de la siembra. (Msanga, 1998). Ver también Figura 1, que demuestra gráficamente estos aspectos.

En la región subtropical de Taiwán, las semillas recalcitrantes de varias especies de árboles como *Beilschmiedia erythrophloia*, *Cinnamomum subavenicum*, *Litsea acuminata*, *Neolitsea variabilissima* y *Podocarpus nagi* requieren tratamiento frío-húmedo para máxima germinación (Lin, 1994).

Para semillas de especies de árboles ortodoxas no latentes como *Acacia drepanolobium*, *Albizia anthelmintica*, *A. tanganyicensis*, *Eucalyptus camaldulensis* Den, *E. globulus*, *E. muculata*, *E. paniculata*, *Gliricidia sepium*, *Samanea saman* y la mayoría de las especies recalcitrantes, la germinación usualmente se completa entre 3 y 14 días. Las semillas de otros árboles tropicales como *Faidherbia*, *Cassia* y *Delonix* tienen una latencia impuesta por la testa de la semilla y requieren un tratamiento de escarificación físico o químico para

vencer su latencia. Esto permite que tanto el agua como el oxígeno, o ambos entren en las semillas y permitan que el embrión venza la restricción mecánica de tejidos circundantes. Latencia impuesta por la testa de la semilla es la causa principal de muchos problemas de germinación de semillas de árboles tropicales y se discute más adelante en la sección titulada Pretratamientos para Vencer la Latencia.

POLIMORFISMO DE SEMILLAS

Por lo general, la distribución de frecuencia del tamaño y forma de semillas de plantas individuales o poblaciones es una distribución continua, normal o sesgada. En plantas que muestran polimorfismo de semillas, se ven dos o más patrones de distribución claramente definidos (Harper *et al.*, 1970). Atributos como tamaño, forma, latencia de la semilla, o estructuras internas son algunas de las formas como puede manifestarse el polimorfismo.

Por ejemplo, se han observado tres tipos de semillas en la leguminosa *Ononis sicula* del desierto israelí, cuyas semillas son polimórficas en color, tamaño, peso y permeabilidad de agua. Las especies sudamericanas de *Ormosia* producen semillas rojas y bicolors (negras y rojas), cuya producción parece variar mucho. Mientras que las semillas rojas son susceptibles a ataques de brúcidos, las semillas bicolor son altamente tóxicas y rara vez son atacadas por brúcidos (Van Staden *et al.*, 1989).

Los cambios de color de la testa, con frecuencia, están asociados con el comienzo de impermeabilidad durante la maduración de la semilla y hay evidencia que el color de la testa está controlado por un solo gen (Egley, 1989). El valor adaptativo de este polimorfismo es claramente evidente: se ha visto que las semillas anaranjadas de *Platylobium formosum* son menos latentes que las semillas negras cuando se estudiaron por dos años consecutivos (Morrison *et al.*, 1992).

Estos investigadores también estudiaron los patrones de latencia de algunas especies leguminosas comunes de Australia, y mostraron que el peso y volumen de la semilla estaban significativamente relacionados con las propiedades de semillas no latentes. Se distinguieron tres grupos: aquéllas con una fracción relativamente pequeña no latente en la madurez (0 a 10%) que se mantuvo a través del tiempo; aquéllas con una fracción relativamente grande no latente (10 a 40%) que mantuvieron latencia a través del tiempo, y aquéllas que poseían una fracción relativamente pequeña no latente cuya latencia disminuyó con el tiempo. Todavía debe determinarse hasta qué punto los patrones

mencionados anteriormente son evidentes en especies de árboles tropicales. La presencia de dos o más tipos de semillas distintos en frutos está bien documentada en especies herbáceas, Ej. *Xanthium* (Harper *et al.*, 1970). Augspurger y Hogan (1983) han indicado que *Lonchocarpus pentaphyllus* tiene frutos indehiscentes maduros que pueden contener uno, dos y tres (rara vez cuatro) semillas aladas; mientras que esto tuvo claras implicaciones para la dispersión, la influencia en la germinación todavía se desconoce. También se indicaron números variables de semillas por fruto para *Platypodium elegans*, *Dalbergia retusa* y *Pterocarpus rohrii*, pero, por otra parte, no hay evidencia clara de cómo este polimorfismo puede influir sobre la germinación. Es bien sabido que diferentes tamaños de semillas pueden mostrar diferencias marcadas en la germinación: semillas grandes y de tamaño mediano de *Syzgium cumini* dieron mejor germinación que las semillas más pequeñas (Ponnamal *et al.*, 1992); el tamaño de las semillas no influyó en el porcentaje de germinación en *Virola koschnyi*, aunque las semillas grandes produjeron plántulas más vigorosas (González, 1993).

A veces el patrón observado no es completamente consistente. Roy (1985) mostró que aunque el índice de germinación para semillas pequeñas de *Albizia lebbbeck* (L.) Benth. fue mayor que para semillas grandes, el porcentaje actual de germinación y el vigor de las plántulas fueron mayores para semillas más grandes. Esto contrasta con otro estudio (Prem Gupta y Mukherjee, 1989) donde se concluye un 62% de germinación para semillas grandes (0.1 g) de *A. lebbbeck* comparado con 74% para semillas pequeñas (0.08 g).

La germinación de tres clases de peso de *Acacia melanoxylon* R. Br. (fluctuando entre 0.0099 a 0.021 g) varió de 55% para semillas livianas a 95% para las semillas más pesadas (Gómez Restrepo y Piedrahita Cardona, 1994).

MADUREZ DE LA SEMILLA Y MANEJO POST-COSECHA

Además de las características heredadas comentadas con anterioridad que pueden influir en la germinación, hay influencias y factores ambientales bajo el control de los científicos en semillas que quedan incluidos en este apartado. Algunos de éstos han sido identificados como: condiciones ecológicas del árbol madre, fecha de recolección de las semillas, calidad y tratamiento de las semillas, almacenamiento de las semillas (tratado en el capítulo 3 de este volumen) y pruebas de germinación de semillas. Todas las semillas, ortodoxas o recalcitrantes, requieren una recolección

oportuna al momento de su madurez o incluso antes, luego el manejo cuidadoso desde la recolección hasta el almacenamiento para obtener una mayor calidad física y fisiológica. Sin embargo, se ha observado una amplia gama de patrones reproductivos en árboles tropicales. Los patrones de floración y fructificación pueden ser continuos y predecibles; mostrando alguna estacionalidad (usando factores ambientales como fotoperíodo, temperatura y sequía); o ser un tanto irregular. En dipterocarpeas se ha indicado que la floración y fructificación pueden ocurrir una vez cada 2 ó 3 años, y en algunas especies puede ocurrir solamente cada 11 años (Jansen, 1974); solo algunas veces un tercio de la población forestal puede semillar a un mismo tiempo (Turner, 1990). Además, el número de flores que se desarrollan en frutos maduros puede variar enormemente, no solamente de una manera específica para la especie sino también de un año a otro. Aborto de flores y frutos puede ser considerable. Por ejemplo, en *Ceiba pentandra* menos de 0.1% de las flores maduran en el fruto, y solo 10% de los frutos una vez iniciada la madurez (Stevenson, 1981). Hace tiempo que se sabe que semillas inmaduras o no completamente secas afectan la germinación y el vigor de las semillas, y el escoger un momento óptimo para recolección es, con frecuencia, un requisito entre varios factores. Si la floración y fructificación son lentos, ningún momento de cosecha proporcionará semillas de una madurez uniforme. Mahedevan (1991) informó que variaciones en fructificación y maduración de la semilla de árbol a árbol en *Acacia nilotica*, *Albizia lebbek* y *Azadirachta indica* reforzaba el argumento en contra de un solo tiempo de recolección. Influencias genéticas marcadas también pueden operar, como se ve en las pruebas de procedencia de *Acacia mangium* de 20 localidades, que produjeron variaciones amplias en características y producción de semillas (Bhumibhamon *et al.*, 1994).

Con frecuencia, características como el color del fruto y del ala pueden proporcionar indicadores útiles de la madurez y germinación de la semilla. Para *Gmelina arborea*, frutos amarillos y amarillo-verdosos dieron una germinación más alta que los frutos verdes (Mindawati y Rohayat, 1994), mientras que en *Shorea pinanga* y *S. stenoptera*, la recolección de frutos con alas completamente pardas presentó una germinación final mucho mayor (Masano, 1988). Las condiciones más óptimas para la cosecha fueron presentadas por el estudio de Kosasih (1987) en *Shorea ovalis*. Cosechas realizadas en las semanas 9, 10 y 11, tiempo durante el cual ocurrieron cambios en la testa, mostrando 13, 25 y 93% de germinación, al igual que una germinación más rápida. Se han reportado señas externas de madurez del fruto y técnicas de manejo de post-cosecha apropiadas para

18 especies de árboles de Colombia, dentro de las cuales se incluyen *Bombacopsis quinata*, *Calophyllum mariae*, *Cordia allodorata*, *C. gerascanthus*, *Didymopanax morotonii*, *Jacaranda copaia*, *Tabebuia rosea*, *Virola* spp. y *Zanthoxylum tachuelo* (Trivino *et al.*, 1990).

La posibilidad de un ataque de insectos existe en cualquier etapa de la producción de semillas, y depredación de semillas por insectos causa la abscisión selectiva de frutos jóvenes. Un rodal de *Cassia grandis* abortó el 95% de frutos iniciados, 81% de los cuales tenían daño ocasionado por insectos (Stevenson, 1981). Para información específica sobre ataque de insectos a las semillas ortodoxas durante almacenamiento, se recomienda referirse Howe (1972), mientras que Birch y Johnson (1989) tratan sobre la depredación de semillas específicamente en las leguminosas. Estudios de campo indican que las semillas pueden ser sometidas a ataque por temporadas, especialmente en el período cumbre de maduración. Hay información disponible sobre el ataque de gorgojos a dipterocarpeas (Khatua y Chakrabati, 1990; Kokubo, 1987). El ataque de gorgojos post-fertilización a *Syzgium cormiflorum* fue reportado con un valor superior al 70% (Crome e Irvine, 1986). Algunas veces el ataque de insectos se limita a los tejidos carnosos externos y ocasiona poco daño (Eusebio *et al.*, 1989). La mortalidad de la semilla de 30 a 35% para *Virola nobilis* una vez realizada la dispersión, fue referida al ataque de insectos (Howe, 1972), mientras que una cifra de 25% se presentó para frutos de *Ocotea tenera* en el árbol padre (Wheelwright, 1993).

Algunas veces se presentan ataques de *Bruchus* spp. a los frutos en el campo y se les trae al almacenamiento en las semillas maduras. Los ataques a *Acacia* spp. han sido bien documentados de manera específica (Hedlin y Eungwijarnpanya, 1984), mientras que el género *Caryedon* está propenso a atacar *Combretum*, *Cassia* y *Acacia* spp. (Howe, 1972). Eungwijarnpanya y Hedlin (1984), y Abdullah y Abulfatih (1995) han reportado el daño ocasionado por insectos en especies de *Acacia*, *Albizia*, *Bauhinia*, *Cassia*, *Dalbergia*, *Dipterocarpus*, *Shorea* y *Tectona*. Johnson y Siemens (1992) han indicado ataques de brúcidos a *Acacia farnesiana* y *Pithecellobium saman* en Ecuador y Venezuela, mientras que Howe *et al.* (1985) observaron un ataque a grande escala a las semillas de *Virola surinamensis* por gorgojos *Conotrachelus* alrededor de árboles que están dando frutos. En algunos casos, elementos tóxicos en la semilla pueden limitar significativamente la depredación de la semilla por insectos, como *Pentaclethra*. Leguminosas leñosas de Centroamérica forman dos grupos naturales por

peso de semilla: el peso medio de semilla de 3 g en 23 especies que tienen elementos tóxicos en la semilla y no son atacados por la larva del escarabajo brúcido, y el peso medio de semilla de 0.26 g en 13 especies que son atacadas por los escarabajos brúcidos (Harper *et al.*, 1970).

Las interacciones entre el daño por insectos y hongos, en algunos casos puede operar conjuntamente. Se encontró que el daño fluctuaba entre 50% en noviembre y más de 70% en febrero para las semillas de *Albizia lebbbeck* recolectadas en Madhya Pradesh (Harsh y Joshi, 1993). Un informe general sobre hongos de semillas puede encontrarse en Baker (1972) y Mittal *et al.* (1990). Tanto las semillas recalcitrantes como ortodoxas, albergan hongos, lo cual puede tener un impacto serio en la germinación. Mycock y Berjak (1990) examinaron siete especies de cultivo recalcitrantes y encontraron en todas un espectro de contaminantes fúngicos; la proliferación de hongos se agravó con el almacenamiento. También fueron evidentes los hongos en las semillas ortodoxas de las especies de árboles tropicales de *Albizia*, *Cedrela*, *Entandrophragma*, *Gmelina*, *Khaya*, *Leucaena*, *Maclura*, *Terminalia* y *Triplochiton* (Gyimah, 1987). Se encontró una diversa y abundante microflora asociada con seis especies de *Eucalyptus* investigadas por Donald y Lundquist (1988). Tratamientos de agua caliente (50°C), esterilización superficial (10% de hipoclorito de sodio), o tratamiento fungicida (Captán) fueron efectivos para reducir los hongos y aumentar la germinación. El tamizado físico solo, por medio del cual se quitó la cascarilla fina de lotes de semillas, pudo reducir la contaminación por hongos de manera considerable. Bajo condiciones de campo, se vió que las hormigas ejercen un efecto positivo en la germinación de la semilla en *Hymenaea courbaril* al quitar pulpa carnosa y pulpa infectada con hongos (Oliveira *et al.*, 1995). Más detalles sobre la patología de la semilla se pueden encontrar en el capítulo 6, por Old *et al.* Generalmente se recolectan frutos recalcitrantes antes que alcancen su completa madurez debido a su corto periodo de recolección. Por consiguiente, deben manejarse con mucho cuidado transportándolos y procesándolos para limitar el ataque de hongos y de insectos y para aumentar al máximo la germinación. Se ha reportado el efecto del manejo de post-cosecha en la calidad de origen de las semillas recalcitrantes de *Azadirachta indica* (Poulsen, 1996). Se sabe desde hace mucho tiempo que las semillas inmaduras o procesadas inadecuadamente afectan su germinación y vigor. La recolección de frutos/semillas del suelo es conveniente y económico, pero por lo general, resulta en semillas de baja calidad si no se escoge el tiempo adecuadamente (Willan, 1985). En Brasil, se ha

hecho hincapié en reducir el tiempo de transporte de los frutos de *Gmelina arborea* en costales para prevenir pérdidas en germinabilidad (Woessner y McNabb, 1979). Willan (1985) indicó que los factores críticos para frutos recalcitrantes son ventilación, temperatura, contenido de humedad, prácticas en el vivero y manejo cuidadoso durante el transporte a distancias largas.

El procesamiento de frutos carnosos requiere la extracción oportuna para evitar la fermentación. Todos los frutos recalcitrantes deben secarse en la sombra y con buena ventilación. Las semillas de algunas especies recalcitrantes como *Bersama abyssinica* y *Trichilia emetica* requieren 4 días de maduración post-cosecha antes de ser procesadas (Msanga, 1998). *Shorea siamensis* y *S. roxburghii* también requirieron un período de maduración (Panochit *et al.*, 1984, 1986), al igual que *Persea kusanoi*, *Neolitsea acuminatissima* y *Cinnamomum philippinise* (Lin, 1994; Lin *et al.*, 1994). El manejo es especialmente crítico para germinar frutos/semillas intermedios y recalcitrantes que requieren secado lento bajo sombra y a temperaturas frescas (Ej. *Swietenia macrophylla*), luego lavándolos y macerándolos a fin de remover los tejidos (pulpa). Esto algunas veces puede ser difícil, especialmente en especies de semillas pequeñas, que permitan distinguir entre semillas completamente desarrolladas o semillas incompletas en su llenado. La separación por densidad, utilizando soluciones de glicol de polietileno o carbonato de potasio, proporciona una manera conveniente de realizar la separación entre las que "flotan", las que se "hunden" y los desperdicios (Hurley *et al.*, 1991; Tsuyuzaki 1993).

PRETRATAMIENTOS PARA VENCER LA LATENCIA

La latencia en las semillas de árboles tropicales y subtropicales es predominantemente impuesta por la testa. Varios tratamientos efectivos y prácticos se han desarrollado para romper esta latencia. Cortar, remojar en agua caliente, y escarificación física o con ácido se han utilizado con buenos resultados con las semillas de muchas especies leguminosas de origen tropical y subtropical.

El papel de la testa de regular la imbibición es bien conocido en leguminosas, y las diferencias en permeabilidad de la testa que resultan de factores de maduración, daño mecánico durante la cosecha, o tratamientos de escarificación pueden interferir negativamente con la germinación causando daño de imbibición (Powell y Matthews, 1979, 1991). En la leguminosa tropical *Calopogonium mucunoides*, utilizada como forraje, el patrón de absorción de agua

fue característico para cada lote individual de semillas, y se asociaron tasas más altas de imbibición con semillas de calidad más baja (Souza y Marcos-Filho, 1993).

ESTRUCTURA DE LA TESTA DE LEGUMINOSAS

Las propiedades impermeables de la testa de leguminosas al agua o gases, y su propiedad de proporcionar una restricción mecánica al embrión, se consiguen por medio de una combinación de propiedades estructurales y/o químicas, las cuales se han aclarado en estudios anatómicos y ultraestructurales. Mientras que la testa se ve como un impedimento para una germinación uniforme y rápida, se debe recordar que la testa, no obstante, cumple las funciones críticas de regular la absorción de agua, de proporcionar una barrera contra la invasión de hongos y reducir el escape del embrión durante la imbibición. Como Hanna (1984) indicó, lamentablemente la mayoría de las investigaciones se han dedicado a encontrar los mecanismos que mejoran la germinación en lugar de determinar los mecanismos implicados en el proceso.

Aunque el tema se ha investigado extensamente por más de cuatro décadas (Bhattacharya y Saha, 1990; Dell, 1980; Hyde, 1954; Maumont, 1993; Serrato-Valenti *et al.*, 1995), es quizás necesario el integrar los resultados de todos estos reportes en un solo documento. Una reciente reseña útil en este tema es aquella de Egley (1989).

La figura 3 muestra algunas características relevantes de la testa de leguminosas. Es importante recordar que mientras que la impermeabilidad se ve en las tres familias de leguminosas, hay muchas diferencias, y no todas las leguminosas necesariamente tienen una latencia significativa impuesta por la testa (ver cuadro 2). Las semillas frescas de *Gliricidia* y *Xylia* germinaron fácilmente (Iji *et al.*, 1993), y aunque las semillas de *Hymenaea courbaril* mostraban testas duras, se ha reportado buena germinación a 23°C en tierra, sin ningún tratamiento de escarificación. Situaciones de desarrollo durante el secado de maduración tardía son críticas para la adquisición de impermeabilidad. Todos los sitios que se abrieron durante el desarrollo temprano, como el hilo, micrópilo y poro de la calaza se cierran herméticamente durante las etapas tardías del secado de la semilla. A un contenido de agua de 20% y más bajo, se considera que la epidermis de la testa se vuelve marcadamente impermeable.

La cutícula de la superficie de la semilla es la primera línea de impermeabilidad, aunque ya no se le

considera como la principal o la única barrera contra la entrada de agua. Debajo de la cutícula se encuentran líneas de células columnares, con paredes gruesas y muy apiñadas (células en empalizada o de Malpighi), que encierran completamente el embrión con la excepción del hilo, el micrópilo y el poro calazal; se considera que estas células juegan un papel principal en evitar el ingreso del agua. Durante las etapas finales del secado de maduración, el encogimiento de la semilla intensifica el proceso de compresión de estas células, y la oclusión de sus lúmenes, junto con la impregnación de la pared con sustancias como suberina. Típicamente el hilo es responsable por el secado adicional de la semilla, actuando como una válvula higroscópica cerrándose a una humedad atmosférica relativamente alta (hr), así limitando la absorción de vapor de agua. Asimismo, abriéndose cuando la humedad relativa atmosférica es baja, el hilo permite más pérdida de agua de la semilla. Se piensa que las tensiones diferenciales entre las células en empalizada y contra-empalizada causan el movimiento hilar (Fig. 3D). Las leguminosas Caesalpinoideae y Mimosoideae generalmente carecen de un hilo complejo como el visto en las Papilionoideae, y así el sistema de regulación del agua necesita más clarificación. Debajo de las células de Malpighi a veces hay una capa corta y gruesa de células hipodermas “reloj de arena” con paredes engrosadas (Fig. 3A), pero esto no es universal, y a veces se ven células de mesófilo comprimidas (Figs. 3B y 3C).

Estas células, que pueden tener capas pécticas gruesas o duras, también han sido implicadas en la restricción de la absorción o el movimiento del agua. Las células internas “reloj de arena” son el último tipo de células en testas de leguminosas “comunes” (Fig. 3A), pero en otros géneros se pueden ver otras células, como por ejemplo el tejido resinoideo de *Pithecellobium* (Fig. 3C).

Las células “reloj de arena” no se desarrollan debajo de la región del tapón estrofiolar (también llamada lente), y algunas veces las células con paredes delgadas del parénquima crean un punto natural de debilidad (Ej. *Albizia* y *Acacia*). También se han indicado otro tipo de células aquí, como las “células blancas” de *Leucaena leucocephala* (Serrato-Valenti *et al.*, 1995) y éstas pueden ser importantes en los primeros aspectos del movimiento de agua entrando a la semilla. Las células de Malpighi largas y angostas en la región estrofiolar (lente) tienen mayor tendencia a partirse cuando se les somete a calentamiento, tratamientos físicos o químicos, aunque la manera exacta de la ruptura del lente parece ser específica en leguminosas. La ruptura irreversible del lente es común en las leguminosas

Mimosoideae, pero no en las Papilionoideae; el fascículo vascular bajo del lente y su asociación con la ruptura de la testa deben considerarse en el proceso total. La “expulsión” de células de lente es característica de *Albizia* dada un tratamiento de calor comparado con un levantamiento más controlado en *Acacia*. Finalmente, la apertura de la calaza, que puede ser desde el punto de vista geográfica totalmente distinta del hilo, puede perder su depósito sellante o puede descomponerse naturalmente; subsecuentemente la absorción de agua puede provocar expansión celular diferencial y pandeo de las capas de la pared de la testa.

Con frecuencia, una vez que la testa se ha roto y que se da la imbibición, la germinación todavía puede dañarse. Esto se ha atribuido (pero no comprobado) a aspectos hormonales y a los requisitos para otras señales de germinación (Ej. luz). Frecuentemente, el obscurecimiento (reacciones de tipo tanínico), asociadas con el secado de maduración, juega un papel en el proceso de impermeabilización. Se desconoce hasta qué punto es éste un acontecimiento de desarrollo regulado que ocurre a un contenido de agua específico particular (como las proteínas LEAs) o es solamente una respuesta “desesperada” asociada con la pérdida final de integridad celular. El proceso muestra paralelos sorprendentes con la polimerización de radicales libres de ligninas (y suberinas) iniciada por peroxidasa vista en la diferenciación del vaso de xilema (Fukuda, 1996; McCann, 1997). Hay evidencia que la velocidad del secado de maduración puede influir en las propiedades de la testa (Egley, 1989), y por tanto, sobre la latencia impuesta por ésta. Se han encontrado sustancias nutritivas, citoquininas y ácido abscísico como elementos adicionales implicados en el desarrollo de la testa (Egley, 1989).

TRATAMIENTOS PARA ROMPER LA LATENCIA IMPUESTA POR LA TESTA

CORTE

Comprende el cortar la semilla en el extremo distal (cotiledonario) con un instrumento afilado como un escalpelo, hoja de afeitar o un cortauñas grande. Este tratamiento es práctico para atender pequeñas cantidades de semillas con propósito de prueba o de investigación, pero toma mucho tiempo y es laborioso.

Se ha encontrado que es eficaz para liberar la latencia de *Acacia tortilis*, *A. seyal*, *Albizia gummifera*, *Brachystegia spiciformis*, *Delonix elata*, *Faidherbia albida*, *Leucaena leucocephala*,

Maesopsis eminii y *Terminalia* spp. (Msanga, 1998; Wolf y Kamondo, 1993).

REMOJO EN AGUA

Este es el tratamiento más simple que proporciona a las semillas un inicio temprano en el proceso de germinación. Tiene efectos no solamente en la activación de las enzimas y movilización de reservas sino también en el ablandamiento de testas duras y el lavado de inhibidores químicos. Se ha reportado que remojar en agua por 2 a 48 horas mejora la germinación de las semillas de muchas especies de árboles tropicales como *Acacia mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. nilotica*, *Adenanthere mirosperma*, *Albizia amara*, *A. procera*, *Grevillea robusta*, *Trewia nidiflora* y *Pinus caribaea* (Matias *et al.*, 1973). Se encontró que el remojo aireado en agua fría por 28 días a 1.1°C fue eficaz en romper la latencia moderada y en aumentar la germinación de semillas de *Pinus taeda* (Barnett y McLemore, 1967). En contraste, Andressen (1965) encontró que el remojo en agua fría destilada a 3°C por 7 a 14 días disminuyó la germinación de semillas de *Pinus strobiformis* del norte de Arizona y el norte de Nuevo México. La experiencia del Laboratorio del Este de Pruebas de Semillas de Arboles del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos indicó que períodos largos de remojo (7 a 14 días) aparentemente son dañinos para las semillas de coníferas a menos que se remojen en agua aireada (Swofford, 1965).

Se ha estudiado el alternar el remojo y el secado de semillas agrícolas como un tratamiento para mejorar la germinabilidad y aumentar la productividad de la cosecha (Basu y Pal, 1980; DasGupta *et al.*, 1976). Yadav (1992) investigó la influencia de varios tratamientos de remojo-secado en el desarrollo posterior de *Tectona grandis* en plantaciones. La germinación fue más rápida para tratamientos de remojo y secado alternados, mientras que la germinación total más alta ocurrió de 6 a 8 días de remojo ininterrumpido. Tratamientos de remojo de 10 a 12 días fueron dañinos para la germinación, y las semillas que recibieron los tratamientos de remojo-secado dieron mejor germinación que el control. Los resultados mencionados anteriormente fueron completamente corroborados por un estudio anterior con *T. grandis* que mostró que tratamientos de remojo-secado alternados de 12 horas por 1 mes mejoró la germinación para 36 procedencias de semillas.

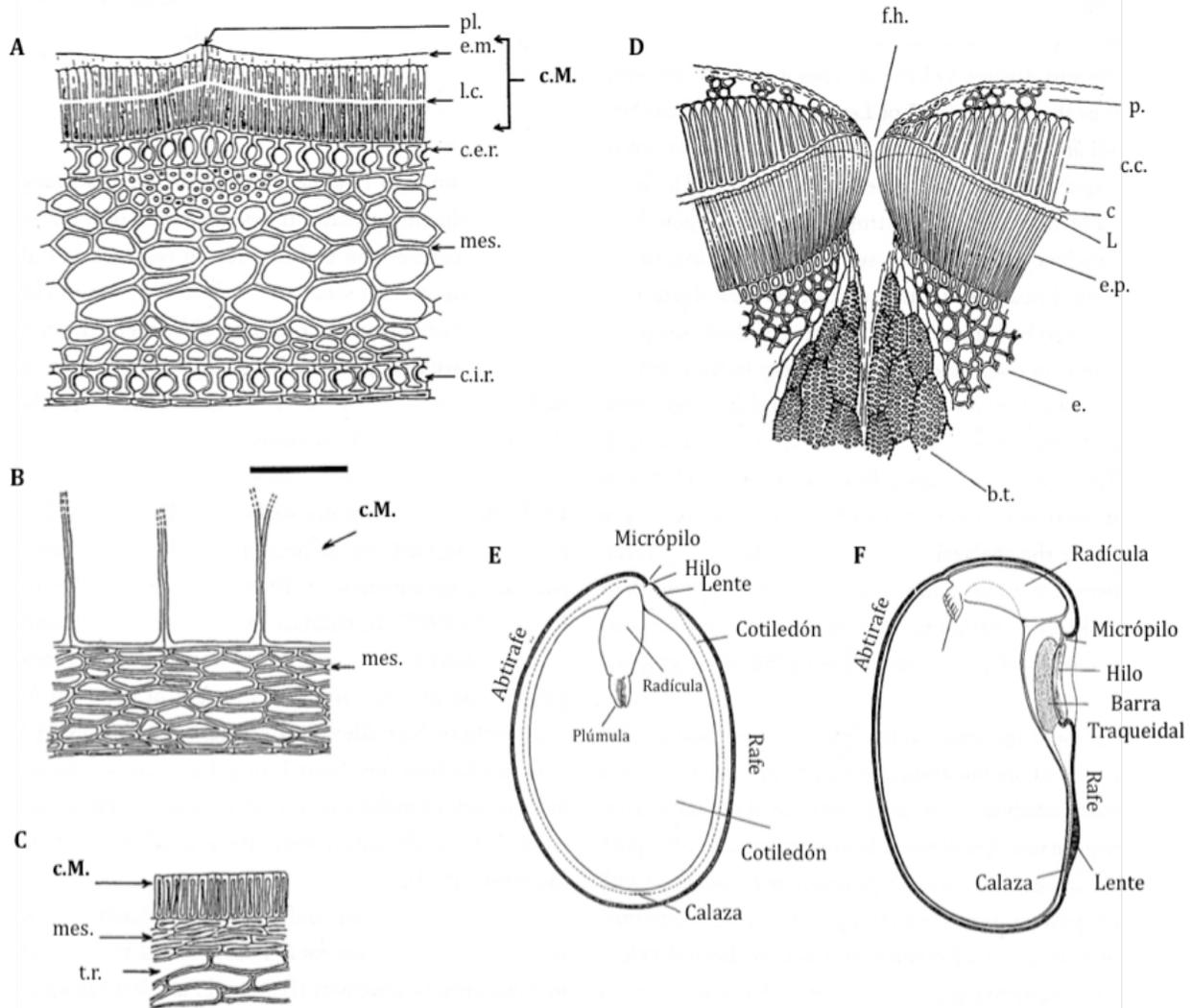


Figura 3. Detalles morfológicos microscópicos y macroscópicos de algunas semillas y testas de leguminosas: (A) *Acacia galpinii*, (B) *Inga acreana* y (C) *Pithecellobium cochleatum* (Reproducido de Maumont, 1993); (D) Sección a través de la región hiliar de *Lupinus arboreus* (Reproducido de Hyde, 1954); secciones medias longitudinales a través de las regiones rafe-antirafe de (E) *Acacia farnesiana* y (F) *Schotia brachpetala* (Reproducido de van Staden *et al.* 1989). Abreviaciones: pl. = pleurograma; e.m. = estrato de mucilago; l.c. = línea clara; c.e.r. = células externas "reloj de arena"; c.M. = células de Malpighi; mes = mesófilo; c.i.r. = células internas "reloj de arena"; t.r. = tejido resinoso; f.h. = fisura hiliar; p. = palisada; c.c. = capa contra-palisada; e.p. = epidermis de palisada; e = esponjoso (mesófilo); b.t. = barra traqueoidal.

La mayoría de las semillas germinaron en un solo brote, pero para cinco fuentes, se observaron de dos a tres brotes sucesivos con intervalos de 9 a 10 meses (Bedell, 1989). Aparentemente, como lo indicaron Berrie y Drennan (1971), este tratamiento fue extensamente analizado por Kidd y West. Ellos indicaron que tratamientos de remojo y secado pueden tener efectos diversos sobre la germinación dependiendo de la velocidad del secado, la especie analizada y la duración del remojo. Berrie y Drennan (1971) encontraron que el efecto benéfico del tratamiento fue el adelantamiento del inicio de la germinación, debido probablemente a leves cambios en la cubierta de la semilla y también a la iniciación de eventos metabólicos que podrían resistir el

secado. Ellos afirmaron que había poco efecto dañino del secado si se llevaba a cabo antes de haberse iniciado la división celular y el agrandamiento, pero algunos de los cambios químicos causados por el remojo no pueden ser invertidos a la condición de semilla seca original por medio del secado. Cuando el crecimiento del embrión es aparente, usualmente algún daño al embrión resultará debido al secado. Todavía no se comprende bien la base fisiológica de los efectos benéficos del tratamiento de remojo y secado (Basu y Pal, 1980).

Basado en los resultados de la investigación de Basu y Pal (1980) con semillas de cultivos agrícolas, el efecto del remojo y el secado era principalmente profiláctico; lo cual pareciera ser capaz de eliminar la causa de la subsecuente degradación de la semilla más bien que reparar el daño ya causado a los bio-organelos. Sin embargo, este tratamiento de semilla interesante merece más estudio.

REMOJO EN AGUA CALIENTE

Este tratamiento consiste en remojar las semillas en agua de 40 a 100°C dependiendo de la especie y del grosor de la testa, por un período de tiempo específico o hasta que el agua hirviendo se enfríe a temperatura ambiente. Por ejemplo, las semillas de *Celtis africana*, *Cordia sinensis* (semillas almacenadas), y *Melia volkensii* requieren ser remojadas en agua a 40°C y luego enfriarse a temperatura ambiente. Para *Acacia nilotica* y *Tamarindus indica*, se encontró que echar agua a 80°C sobre las semillas en un recipiente, y luego remojarlas por 24 horas fue eficaz (Albrecht, 1993). Se ha informado que echar agua a 100°C sobre las semillas de *Adansonia digitata*, *Calliandra calothyrsus* y *Sesbania sesban*, con remojo continuo conforme se enfriaba el agua por 24 horas era eficaz para romper la latencia impuesta por la testa (Albrecht, 1993). En contraste, un remojo breve en agua a 90°C por 1 minuto resultó en buena germinación de semillas de *Acacia mearnsii* y *A. melanoxylon* (Albrecht, 1993), mientras que 30 segundos de remojo en agua hirviendo venció la latencia impuesta por la testa de semillas de *Acacia mangium* (Bowen y Eusebio, 1981). Este tratamiento es el método más rápido, barato y simple para liberar la latencia impuesta por la testa de muchas especies tropicales en reproducciones masivas.

ESCARIFICACIÓN CON ÁCIDO

Este tratamiento es eficaz y práctico para romper la latencia impuesta por la testa de muchas especies tropicales, pero no se usa comúnmente debido a su costo, el riesgo y precauciones de seguridad implicadas. El tratamiento requiere remojar las semillas en ácido sulfúrico a 95% de pureza (1.84 de gravedad específica) en un envase resistente al ácido como plástico grueso, por diversos períodos dependiendo de las especies, vaciando el ácido sobre una malla, para posteriormente lavar y secar las semillas. El ácido vaciado puede ser usado nuevamente. La eficacia del tratamiento puede juzgarse por el alto porcentaje de semillas hinchadas y su apariencia opaca y deshuesada (Bonner *et al.*, 1974). Según Swofford (1965), para la aplicación correcta de escarificación con ácido, el contenido de humedad de la semilla debe ser menor al 10% dado

que un contenido de humedad más alto hace la acción del ácido sulfúrico más violenta, con posible daño a la semilla.

La escarificación con ácido puede aplicarse a temperatura ambiente o en una condición de calor (70°C) (Tietema *et al.*, 1992). El momento oportuno para este tratamiento es crítico, ya que el período de remojo y el lavado después del remojo tienen que ser controlados con precisión para evitar daño a las semillas. El cuadro 3 proporciona detalles de períodos de tratamientos de escarificación con ácido para algunas especies de árboles tropicales de la literatura publicada.

REMOJO EN UNA SOLUCIÓN DE AGUA OXIGENADA

Las semillas remojadas en 5 a 30% de H₂O₂ por 30 minutos redujo eficazmente microflora en semillas y estimuló la germinación de *Vangueria infausta* (Msanga y Maghembe, 1989) y *Albizia schimperana* (Msanga y Maghembe, 1986). Para una mejor germinación de semillas de alcanfor (*Cinnamomum camphora*), éstas deben remojarse en 15% de H₂O₂ por 25 minutos (Chien y Lin, 1996).

ESCARIFICACIÓN FÍSICA

Este tratamiento puede lograrse manualmente, para cantidades pequeñas de semillas para fines de pruebas de laboratorio o investigación, o con equipo mecánico como la "pistola de semillas" (Mahjoub, 1993; Poulsen y Stubsgaard, 1995; Msanga, 1998), el escarificador mecánico Forberg (Piotto, 1993) o el mezclador de cemento (Albrecht, 1993). Cuando se necesitan pequeñas cantidades de semillas, el "quemador incandescente" o "alambre caliente" es un aparato eficaz y eficiente para muchas semillas tropicales (Poulsen y Stubsgaard, 1995; Msanga, 1998). Cuando se requieren grandes cantidades de semilla para reproducciones masivas, se ha indicado también que usar una "pistola de semillas" fue eficaz y eficiente (Mahjoub, 1993; Poulsen y Stubsgaard, 1995; Msanga, 1998).

Un molino comercial forrado con papel de lija fue utilizado por Todd-Bockarie *et al.* (1993) para escarificar uniformemente las semillas de *Cassia sieberiana* y producir una germinación uniformemente alta, igual a la del tratamiento con ácido sulfúrico. Se observaron diferencias significativas entre árboles padres en cuanto a los mejores pretratamientos utilizados (cuadro 4). Como Gosling *et al.* (1995) han indicado, que no existe un verdadero consenso real en cuanto a lo que constituye el "mejor" método de pretratamiento; variación biológica intrínseca entre especies, lotes de

semillas y semillas individuales es indudablemente responsable de mucho de esto. Tratamientos con ácido sulfúrico tuvieron éxito en mejorar la germinación de las 20 especies leguminosas examinadas incluyendo *Acacia albida*, *Albizia lebbek*, *Caesalpinia decapetala*, *Delonix regia*,

Leucaena leucocephala y *Parkinsonia aculeata*. El calor seco (60 a 100°C), en general es un método poco usado, siendo efectivo en 68% de pruebas de especies, mientras que escarificación mecánica fue efectiva para 90% de las especies examinadas.

Cuadro 3. Algunos Períodos de Tratamiento de Escarificación con Ácido Recomendados para Romper Latencia Impuesta por la Testa en Especies de Árboles Tropicales.

Especie	Condición de Ácido	Período de Tratamiento (min)	Referencia
<i>Acacia auriculiformis</i>	R	30	Pukittayacamee, 1996
<i>A. burkei</i>	H	4	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. erioloba</i>	R	3	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. hebeclada</i>	R	120	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. karroo</i>	H	2	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. nilotica</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>A. nilotica</i>	H	9	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. tortilis</i>	R	90	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>Albizia procera</i>	R	15	Pukittayacamee, 1996
<i>A. lebbek</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>Burkea africana</i>	R	40	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>B. racemosa</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>Celtis africana</i>	R	5	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>Cassia siamea</i>	R	15	Kobmoo y Hellum, 1984
<i>C. nodosa</i>	R	20	
<i>C. fistula</i>	R	20	
<i>Leucaena leucocephala</i>	R	20-60	Cruz <i>et al.</i> , 1995
<i>Parkinsonia aculeata</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>Peltophorum africanum</i>	R	60	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>P. lasyrachi</i>	R	15	
<i>P. pterocarpum</i>	R	30	Pukittayacamee <i>et al.</i> , 1996
<i>Terminalia brownii</i>	R	60	Specht y Schaefer, 1990

R= temperatura ambiente H= calentado a 70°C

Una ventaja especialmente prometedora del uso de la técnica de escarificación con ácido se ha indicada recientemente (Duguma *et al.*, 1988; Some *et al.*, 1990; Todd-Bockarie *et al.*, 1993). Esto implica escarificación con ácido, lavado y secado en una instalación central, seguido de la distribución a viveros y almacenamiento para uso posterior. El almacenamiento hasta por un año puede ser posible para las semillas pre-escarificadas de *Acacia albida*, *A. nilotica*, *Bauhinia refescens*, *Parkia biglobosa*, *Faidherbia albida*, *Leucaena leucocephala* y posiblemente *Cassia sieberiana*.

A veces escoger el método puede ser una concesión entre la intensidad de trabajo y la calidad/cantidad de semillas. Por ejemplo, Gosling *et al.* (1995) concluyeron que mientras que tajar requería una labor intensiva, no obstante, producía la germinación más rápida a través de la escala más amplia de temperaturas probadas para *Leucaena leucocephala*. Tratamientos de agua caliente o hirviendo, aunque más fáciles de aplicar en volumen, comprometieron la germinación, especialmente cuando se condujeron a temperaturas más altas. La Figura 4, reproducida de Gosling *et al.* (1995), muestra claramente la "isla angosta" para el rompimiento de la latencia óptimo, y enfatiza fuertemente la interacción de períodos más largos y temperaturas más altas para producir un

"mar" más grande de tratamientos dañinos de semillas. En efecto, cualquier tratamiento de calor debe verse como una forma de envejecimiento acelerado, sin importar qué tan corta sea la duración.

ESTRATIFICACIÓN

Esta es una técnica simple, barata y eficaz para vencer la latencia de semillas de especies de árboles de clima templado dependiendo del tipo de latencia de que se trata: se aplica la estratificación tibia a semillas que tienen embriones inmaduros; la estratificación fría se usa para romper latencia fisiológica; y una estratificación tibia y fría es eficaz para semillas que tienen embriones inmaduros y latencia fisiológica. Estratificación tibia implica colocar las semillas en un medio húmedo como arena, aserrín, vermiculita, turba o una mezcla de dos medios en un envase cubierto a una temperatura de 20 a 25°C por diversos períodos de tiempo dependiendo de la especie. En los trópicos, no se usa comúnmente la estratificación tibia para liberar la latencia de especies de árboles tropicales, aunque Msanga (1998) sugirió este tratamiento para *Warbugia salutaris*, de la cual se cree que tiene una latencia embrionaria con germinación tardía.

Cuadro 4. Algunos estudios comparativos de Diferentes Métodos de Escarificación Aplicados a Semillas de Árboles Tropicales.

Especie	Condiciones de tratamiento	Comentario/respuesta	Referencia
<i>Acacia auriculiformis</i> <i>A. holosericea</i>	Cortar, H ₂ SO ₄ 15 ó 30 min., agua caliente 1-5 min	Germinación más alta con corte pero el crecimiento de las plántulas es más pobre que con otros tratamientos.	Marunda, 1990
<i>A. farnesiana</i>	Escarificación con papel de lija: HNO ₃ o H ₂ SO ₄ ; Remojo y secado: Control; sin tratamiento:	98% de germinación 65-66% de germinación 64% de germinación 30-40% de germinación	Gill <i>et al.</i> , 1986
<i>A. tortilis</i> , <i>A. craspedocarpa</i> , <i>A. pachyacra</i> , <i>A. farnesiana</i> , <i>A. saligna</i>	Ninguno (control). Escarificación mecánica, tratamiento con agua caliente, mecánica más agua caliente.	Todos los tratamientos dieron un aumento de 103-186% en germinación por encima del control; mecánico más agua caliente fue el mejor en general. Se usó benlate; 15°C la mejor condición	Omari, 1993
<i>Albizia lebbbeck</i>	Agua caliente 75-100°C, 3 seg. más 24 hrs de remojo en agua a temperatura ambiente, más 24 hrs. manteniendo una HR alta, más siembra directa en el suelo	100% de germinación	Millat-E.-Mustafa, 1989
<i>Cassia fistula</i> , <i>C. glauca</i> , <i>C. javanica</i> , <i>C. nodosa</i> , <i>C. sienna</i>	Mecánica, H ₂ SO ₄ , y comparación mediante escarificación por el rumen de oveja	Mecánica la más eficaz en general; H ₂ SO ₄ resultó la mejor para <i>C. javanica</i>	Todaria y Negim, 1992
<i>C. bicapsularis</i> , <i>C. javanica</i> , <i>C. speciosa</i>	H ₂ SO ₄ 1, 2, 3 hrs: Agua hirviendo más remojo durante 8,12,24 hrs: Escarificación manual:	54-90% de germinación 2-12% de germinación 69-79% de germinación	Rodrigus <i>et al.</i> , 1990
<i>C. sieberiana</i>	Amplia gama de calentamiento, solventes orgánicos, mecánicos y combinaciones- Corte: 98% H ₂ SO ₄ , 45 min: 95% EtoH, 9 hrs: Agua caliente o hirviendo, 2,4,6 min: Molino comercial: Control: Moledor de café:	93% de germinación 93% de germinación 40% de germinación 0-12% de germinación 85% de germinación 2% de germinación 45% de germinación	Todd-Bockarie <i>et al.</i> , 1993
<i>Leucaena leucocephala</i> , <i>L. greggii</i> , <i>Pithecellobium pallens</i> , <i>P. flexicaulis</i> , <i>Prosopis laevigata</i>	Lima y papel de lija más H ₂ SO ₄ 10-20 min	Mejor resultado que sólo mecánica	Foroughbakhch, 1989
<i>Leucaena leucocephala</i>	95% H ₂ SO ₄ , 7 min: 95% H ₂ SO ₄ , 4 min: Golpe en una bolsa: Agua caliente 100°C, 2 seg: Agua caliente 100°C, 4 seg: Control: H ₂ SO ₄ , 1 hr:	98% de germinación 99% de germinación 64% de germinación 76% de germinación 82% de germinación 73% de germinación 77% de germinación	Passos <i>et al.</i> , 1988 (Más detalles en Fig. 4; Gosling <i>et al.</i> , 1995)
<i>Terminalia brownii</i> , <i>T. spinosa</i> <i>T. ivorensis</i>	Control Corte en forma de V en el extremo de la radícula: Sin tratamiento	66% de germinación 81% de germinación Endocarpio más débil; fácil de germinar	Specht y Shaefer, 1990
	H ₂ SO ₄ 3 hrs más celulosa por 24 hrs más GA ₃ 5 días	El tratamiento más eficaz para la testa lignificada	Corbineau y Côme, 1993

ESTRATIFICACIÓN FRÍA

Conocida también como enfriamiento en húmedo, esto implica colocar las semillas en un medio húmedo de arena, aserrín, turba, vermiculita, o cualquier otro material poroso en un contenedor cubierto (Ej. bolsa de plástico) a una temperatura de 1 a 5°C por diversos períodos de tiempo dependiendo de la especie. El método de estratificación fría practicado más comúnmente en Norteamérica es el llamado "estratificación desnuda", el cual requiere remojar las semillas en agua de grifo por 24 a 48 horas, vaciar el agua, secando la superficie de las semillas y colocándolas en una bolsa de plástico atada. Recientemente, el tratamiento de estratificación fría se modificó, secando el contenido de humedad de la semilla de 10 a 15% más bajo después del remojo (esto es *Abies*) (Edwards, 1989; Leadem, 1989; Tanaka y Edwards, 1986), o secando la superficie de las semillas a media estratificación, luego continuando el

período de estratificación (Tanaka y Edwards, 1986). Albrecht (1993) encontró que la latencia de las semillas de *Juniperus procera* se rompió eficazmente por medio de enfriamiento en húmedo en arena a 3°C por 60 días. Es interesante mencionar que las semillas de muchas especies subtropicales ortodoxas y recalcitrantes muestran latencia profunda y requieren estratificación fría para aumentar la germinación de las semillas (Ej. *Phellodendron wilsonii*, *Sassafras randaense*, *Castanopsis carlesii*, *Quercus gilva*, *Q. glauca*, *Q. spinosa*, *Elaeocarpus japonica*, *Neolitsea ariabilima* y *N. parvigemma*) (Lin *et al.*, 1994; Lin, 1994). Chien *et al.* (1998) reportaron que las semillas de *Taxus mairei* requieren no solamente 6 meses de estratificación tibia a temperaturas alternantes de 25°/15°C ó 23°/11°C, pero también 3 meses de estratificación fría a 5°C para vencer la latencia combinada morfológica y fisiológica.

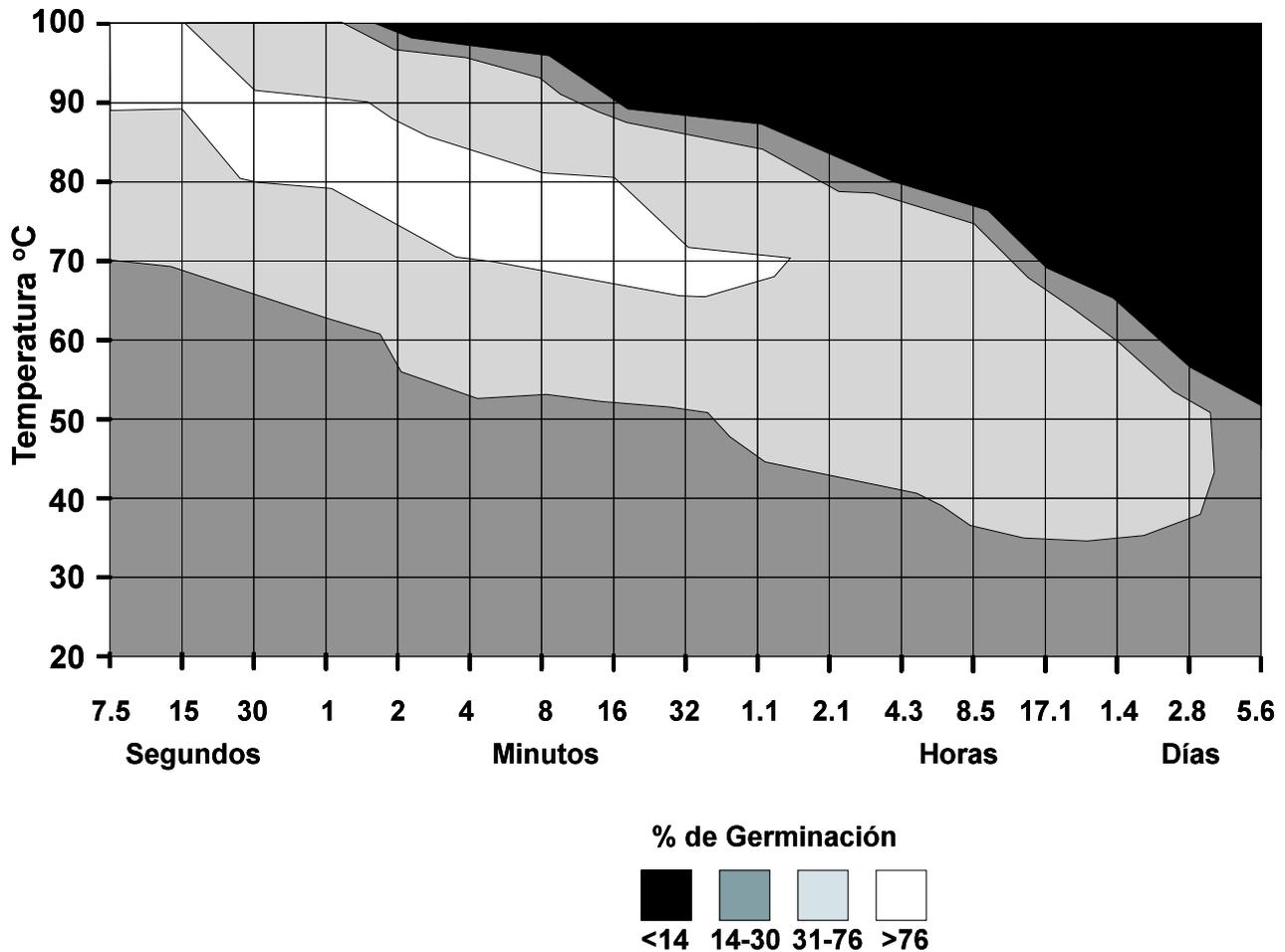


Figura 4. Contornos de la germinación producidos por tratamientos de tiempo y temperatura, de semillas de *Leucaena leucocephala* (Reproducido de Gosling *et al.*, 1995).

Aparentemente, la estratificación tibia ocasionó que el embrión subdesarrollado y la concentración de ABA disminuyan, mientras que la estratificación fría indujo la acumulación de AG's y/o aumentó la sensibilidad de las semillas a AG's resultando así en la liberación de latencia fisiológica y aumentando la germinación de las semillas (Chien *et al.*, 1998). Se debe comprender que los efectos benéficos de la estratificación fría no se limitan a romper la latencia de la semilla y promover el porcentaje y la tasa de germinación; sino que también disminuye los efectos del manejo de las semillas y los ambientes desfavorables a la germinación (Wang, 1987).

Se ha recomendado el enfriamiento por 56 días para semillas de *Celtis africana*, *C. sinensis* y *Pteroceltis tartinowii* (Browse, 1990). En Cuba, las semillas de *Quercus oleoides* subsp. *sagraena* respondieron bien al enfriamiento a 4°C en arena húmeda a un contenido de humedad de 20%, obteniéndose un 60% de germinación después de 7 meses (Figueroa *et al.*, 1989). Obviamente en especies que se sabe que son recalcitrantes, o donde puedan existir

ecotipos, debe evitarse el límite para el daño por enfriamiento. Por ejemplo, Mori *et al.* (1990b) mostraron que temperaturas por debajo de 15°C eran dañinas para cuatro especies de dipterocarpeas malasias, *Bombax valentonii* y *Acacia auriculiformis*.

CONDICIONES DE GERMINACIÓN

Varias condiciones deben cumplirse para asegurar la germinación; éstas incluyen humedad, temperatura, aereación (oxígeno), luz y un medio apropiado (o substrato), y un envase adecuado.

HUMEDAD

El requisito de agua como un medio para procesos bioquímicos que conducen a la germinación, como el debilitamiento de la testa, activación de enzimas, y descomposición de las reservas de alimento, casi no requiere énfasis. Generalmente, se reconoce que la germinación de la semilla es más sensible al estrés por humedad que al subsecuente desarrollo de la plántula (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1989). En una germinación normal, el medio es suficientemente

humedecido a través del curso de la germinación. Mientras que una humedad inadecuada del medio dará como resultado una germinación pobre y tardía, excesiva humedad obstaculizará la germinación debido a la disminución de la aereación. Por lo tanto, es importante que el medio de la germinación esté no tan mojado que se forme una película de agua alrededor de las semillas, o cuando se presione el medio, se forme una película de agua en el dedo (Bonner *et al.*, 1974). Se encontró que las semillas de algunas especies tropicales como *Paraserianthes falcataria* son sensibles a humedad excesiva en el medio en la germinación (Wang y Nurhasybi, 1993).

Algunos pasos asociados con la absorción de agua se ilustran gráficamente en la Figura 5 y muestran, en una forma generalizada, algunos eventos metabólicos y otros acontecimientos que tienen lugar a niveles particulares de hidratación. Muestra cuatro etapas asociadas con el proceso de germinación: (1) activación metabólica, (2) preparación para el alargamiento celular, (3) emergencia de la radícula y (4) crecimiento de la plántula (Obroucheva y Antipova, 1997). Un acontecimiento crítico es el requisito de que el embrión venza la resistencia de los tejidos circundantes. Esto se logra al disminuir los embriones su potencial de agua, ya sea disminuyendo el potencial osmótico o su turgencia. El concepto de que el potencial de agua de la semilla es un acontecimiento crucial en la germinación se ha incorporado ahora en un modelo utilizando el concepto de tiempo hídrico (Bradford, 1996). Aunque no necesariamente explica lo que la germinación es bioquímicamente, este modelo revela los patrones y relaciones simples fundamentales que resultan en los cursos del tiempo de la germinación que se observan en las semillas bajo ciertas condiciones. Los aspectos bioquímicos más detallados de acontecimientos respiratorios, en latencia y germinación, pueden encontrarse en Côme y Corbineau (1989) y Botha *et al.* (1992), que van más allá del alcance de este capítulo. Aunque éstos últimos tratan sobre cultivos agrícolas parecería razonable suponer que algunos de los patrones vistos, digamos en leguminosas cultivadas como arvejas y frijoles, comparten mucho en común con otros cultivos arborecentes tropicales.

La relación entre agua y germinación (supervivencia de la semilla) para tres especies panameñas de Rubiaceae se muestra en la Figura 6 (adaptada de Garwood, 1986). Se emplearon siete pruebas de riego, durante las cuales, semillas enterradas se regaron por un período de 4 meses: regar diariamente por un mes; cuatro combinaciones de no regar por 1 ó 2 meses; y regar solamente por 3 días en cada uno de los cuatro meses consecutivos. De ahí en adelante, todos los tratamientos se regaron

diariamente por 5 meses más y se evaluó la germinación. Lo que queda claro de estos resultados es que la especie (c) muestra una necesidad de por lo menos 3 meses consecutivos de disponibilidad de agua temprano en la siembra (histogramas 3 y 5). Una falta prolongada o un patrón intermitente de disponibilidad de agua por 4 meses es esencialmente letal (histogramas 6 y 7). Por otra parte, aunque la especie (b) muestra un poco de sensibilidad como reacción a la falta de agua en el primer y el tercer mes (histograma 5), privar de agua por 4 meses consecutivos no fue tan dañino (histograma 6); esto fue evidente para la especie (a). Aunque la especie (a) no fue afectada fuertemente por un abastecimiento intermitente de agua por 4 meses (histograma 7), la especie (b) mostró solamente una mejora marginal en comparación con el tratamiento anterior. Por lo tanto, la especie (a) parece capaz de tener un desarrollo lento (¿embrión subdesarrollado?) cuando el agua es limitada, mientras que la especie (b) no se puede adaptar mucho y en (c) no hay ninguna adaptación. Esta ilustración se usa para indicar que mientras que las especies (a), (b) y (c) “suben los escalones” hacia la germinación, como se indica en la Figura 4, sus necesidades de humedad pueden diferir mucho a través del tiempo con la posibilidad de “detenerse” en ciertos escalones a través de la progresión. Las semillas recalcitrantes, por otra parte, muestran un pequeño potencial para “detenerse” y ningún potencial para retroceder en los escalones, estando “obligadas” a un aumento continuo de contenido de agua y germinación. Acontecimientos metabólicos asociados con semillas recalcitrantes fueron discutidos por Berjak y Pammenter en el capítulo 4. La observación de que un aumento de 10% en el contenido de agua por los ejes embrionarios extirpados de semillas latentes fue suficiente para asegurar la germinación, y que hay patrones diferenciales de localización de agua entre semillas latentes y no latentes (Hou *et al.*, 1997), sirve para enfatizar más la importancia del agua para el proceso de germinación. Algunos detalles más sobre la disponibilidad de agua, abastecimiento de oxígeno y sincronización de germinación pueden encontrarse en la sección próxima sobre oxígeno.

TEMPERATURA

Dado que la temperatura influye sobre el porcentaje y la velocidad de germinación de semillas, es uno de los factores más críticos que afectan la germinación de semillas. Aunque las semillas de cada especie tienen temperaturas óptimas para lograr germinación máxima, la mayoría de las especies pueden alcanzar su germinación máxima a un régimen de temperaturas alternantes de un día de 8 horas a 30°C con luz, y una noche de 16 horas en obscuridad

a 20°C (AOSA 1992; International Seed Testing Association 1996).

Se prefieren temperaturas alternantes a temperaturas constantes porque pueden vencer latencia no profunda de semillas y aumentar la germinación uniforme. Algunas de las semillas de árboles subtropicales como *Taxus mairei* y *Cinnamomum camphora* necesitan un régimen de temperatura alternante para liberar la latencia así como la germinación (Chien y Lin, 1996; Chien, 1997). Cuando no es posible la aplicación de temperaturas alternantes de 30°C/20°C, las cuales son prescritas para la mayoría de la germinación de semillas de árboles (AOSA 1992; International Seed Testing Association 1996), una temperatura constante de 25°C puede reemplazarlas. Para la mayoría de semillas de árboles tropicales, una temperatura ambiente de 25 a 30°C en los trópicos sería bastante apropiada para una germinación máxima. El efecto de la temperatura puede modificarse por medio de luz y también de tratamiento húmedo frío (Wang, 1987).

Liengsiri y Hellum (1988) indicaron que aunque seis procedencias diversas de *Pterocarpus macrocarpus* mostraron diferentes características de germinación, la máxima germinación final pudo lograrse para todas las fuentes utilizando temperaturas alternantes de 30°/25°C (8:16 hr). Corbineau y Côme (1986) indicaron que la temperatura óptima para la germinación de especies recalcitrantes *Shorea roxburghii* y *Hopea odorata* fue de 30 a 35°C. También se indicaron diferencias entre los límites inferiores de temperatura para la germinación de semillas en las dos especies, y éstos eran distintos de los de las plántulas.

Cuando la germinación de embriones aislados de siete especies de *Inga*, investigados por Pritchard et al. (1995), encontraron que el alargamiento de la radícula era posible a temperaturas de 11°C, pero no se produjeron epicótilos. Esto corrobora la idea que la emergencia de la radícula puede no reflejar con precisión la capacidad del embrión de producir una plántula.

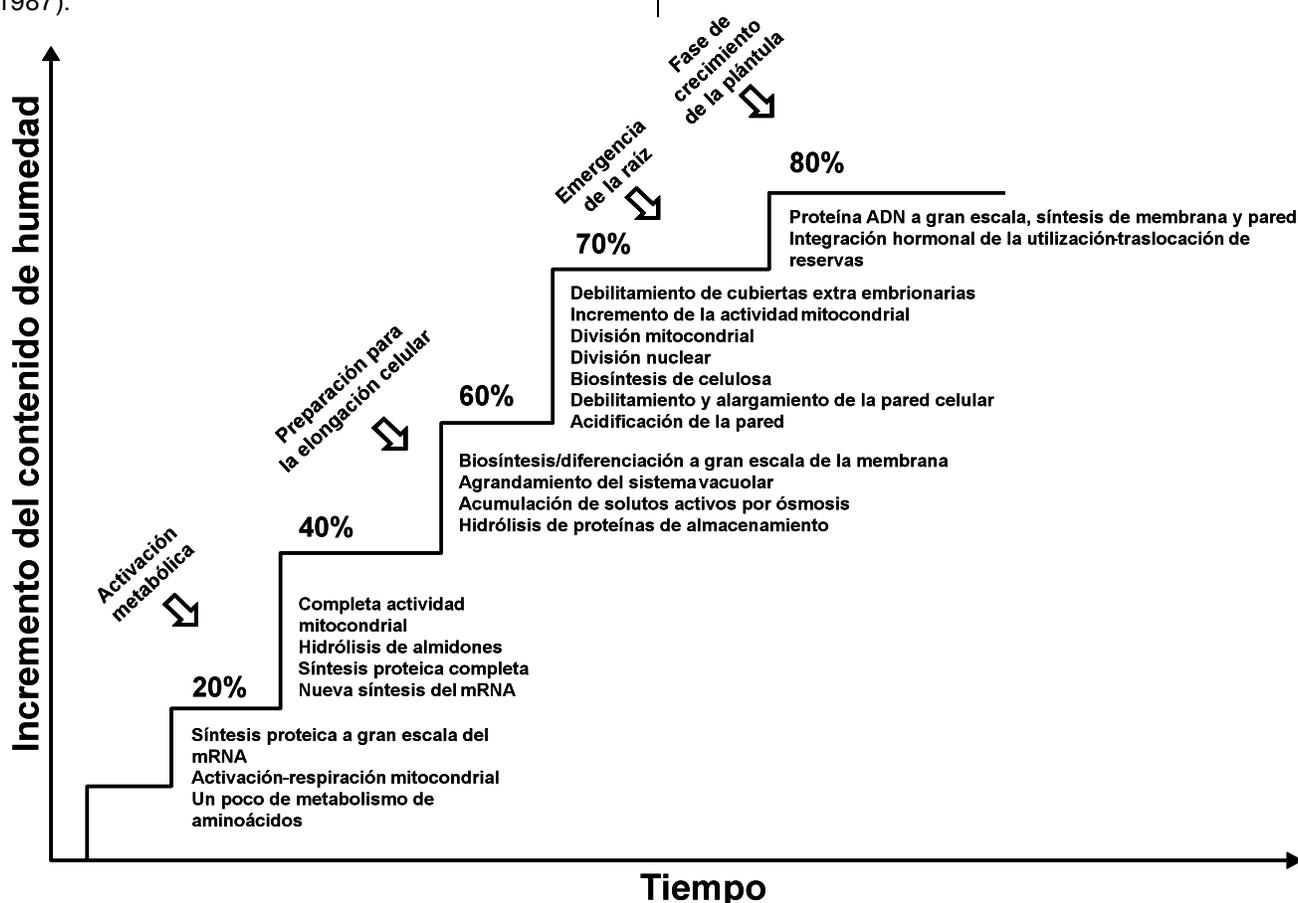


Figura 5. Algunas relaciones propuestas entre los acontecimientos principales bioquímicos/estructurales y aumentos en el contenido de agua de la semilla, que conducen a la germinación y al establecimiento de plántulas (Adaptado de Obroucheva y Antipova, 1997). En este modelo, la pérdida de impermeabilidad de la testa está asociada con leguminosas con cubiertas duras; la división nuclear y el alargamiento de la pared celular pueden ser sincronizados y preceder la emergencia de la radícula, o estar separados en tiempo por el proceso de la emergencia de la radícula. La ausencia de acontecimientos moleculares “importantes” refleja más bien la escasez de conocimientos y no una omisión deliberada.

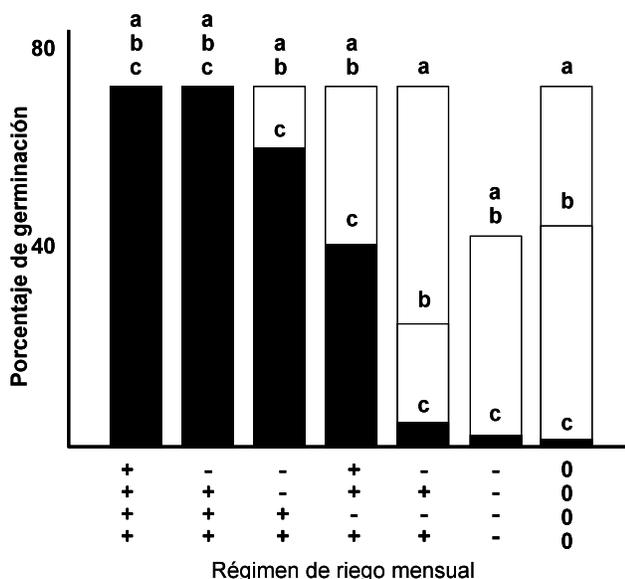


Figura 6 La relación entre regímenes hídricos y supervivencia de la semilla para tres especies de rubiáceas a, b y c. += riego diario; -= riego solamente tres días de cada mes; 0= sin riego para cada mes (adaptado de Garwood, 1989).

Se demostró que las temperaturas óptimas de germinación para *Prosopis argentina* y *P. alpataco* eran 35°C, con la temperatura mínima de 15°C y la máxima de 40°C (Villagra, 1995); otros estudios han indicado una temperatura óptima un poco más baja (Ej. 25°C para *P. flexuosa* y *P. chilensis*) aunque el límite inferior de temperatura de 15°C parece ser común en todas partes (Catalan, 1992). A las semillas de *Ochroma lagopus* las estimulan temperaturas muy altas, posiblemente atribuidas a una asociación con el fuego en su hábitat natural. La presencia de una línea clara suberizada en las células en empalizada de la testa esclerenquimátosa, indicaba paralelos con latencia impuesta por la testa en las leguminosas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

La germinación de la semilla y el crecimiento de las plántulas de varias especies malacias han sido investigados por Mori *et al.* (1990b), incluyendo *Shorea assamica*, *S. parviflora*, *Dryobalanops aromatica*, *Neobalanocarpus heimii*, *Bombax vuletonii*, *Duabanga grandiflora* y la exótica *Acacia auriculiformis*. De manera no sorprendente, el rendimiento se vinculó a los regímenes de temperatura de día/noche de sus respectivos ecotipos.

Se sabe que las semillas de *Manihot glaziovii* son profundamente latentes, posiblemente como resultado de la latencia impuesta por la testa. Drennan y Van Staden, (1992) encontraron que, mientras que la incubación de semillas a 25°C dió 70% de germinación después de 14 días, temperaturas de 35°C resultó en 98% de

germinación, pero solamente si las semillas fueron sometidas a un cambio de temperatura de 25°C después de 21 días. Exposición a un compuesto producido de etileno resultó en más de 90% de germinación en 14 días, en la escala de temperatura de 20 a 30°C. Temperaturas de 35°C y 40°C inhibían la germinación y, a menos que las semillas se sometieran a un cambio de temperatura, no se vió ningún mejoramiento en la germinación en la presencia de ethrel.

OXÍGENO

Las semillas de varias especies no germinarán bien a un nivel de oxígeno considerablemente más bajo que aquél normalmente presente en la atmósfera (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1989). En pruebas de germinación en laboratorio, las semillas de la mayoría de especies de árboles germinaron bien con el aire disponible en el medio de germinación y con el intercambio a través de los contenedores en condiciones de colocación amplia de la semilla. La germinación se inhibirá debido a la reducción del suministro de oxígeno cuando existe excesiva humedad en el medio. Como regla general, la disponibilidad de oxígeno no debe ser una preocupación en los trópicos, puesto que la germinación por lo general toma lugar al aire libre a temperaturas ambientales.

Aunque las generalizaciones mencionadas anteriormente pueden ser totalmente apropiadas para la mayoría de especies de árboles tropicales, la situación puede ser muy diferente para algunas semillas de los bosques de terrenos aluviales de la Amazonía. Kubitzki y Ziburski (1994) han indicado que (bajo condiciones de campo) las semillas de *Swartzia polyphylla* son dispersadas después de una inundación máxima y la germinación comienza casi inmediatamente (b, en la Fig. 8), mientras que en *Pithecellobium inaequale* fructifican entre mayo y junio, coincidentemente con inundaciones cercanas al máximo (se considera que *Pithecellobium* y *Pachira* muestran germinación precoz), y la germinación comenzó en 2 meses. Interesantemente, *Pithecellobium adiantifolium* muestra una estrategia más "a prueba de fallas"; la germinación comienza después que la mayoría de especies forestales ya han comenzado a germinar (la tercera línea horizontal desde la base en la Fig. 8 representa la duración de la fructificación, y el punto en S indica el comienzo de la germinación). A manera de contraste, *Laetia corymbulosa* y *Simaba orinocensis* tienen fructificación máxima al comienzo del ciclo de inundación (tercera línea horizontal desde arriba de la Fig. 8) y "esperan" más o menos 5 meses hasta el comienzo de la germinación. Se identificó la *Pseudobombax munguba* fue identificada como una

especie que requiere luz de manera obligada, con tiempo mínimo entre la fructificación, dispersión y germinación (segunda desde abajo, Fig. 8). *Triplaris weigeltiana* mostró una sincronización extremadamente comprimida y “de fase final” (c, en la Fig. 8). No obstante, la germinación fue rápida, dentro de 2 meses después de máxima fructificación. Esta última especie parece ser ortodoxa normal con frutos dispersados por el viento y sin mecanismo alguno de latencia. Lo que quizás es más sorprendente sobre la información presentada en la Figura 8 es la iniciación predominante de la germinación en agosto-septiembre del 85% de las 33 especies estudiadas; solamente 15% eran atípicos (como lo representan las especies a, b y c). Este comienzo sincronizado en la germinación ocurrió sin tomar en cuenta la duración del período de fructificación. ¿Qué mecanismo puede actuar para producir una sincronía tan notable? Kubitzki y Ziburski (1994) indican que para muchas especies las bajas tensiones de oxígeno asociadas con inmersión proporciona una señal para romper la latencia. Un fuerte apoyo experimental para tal afirmación fue obtenida para *Simaba orinocensis*, *Pouteria cuprea* y algunas otras especies; sólo 30% de especies estudiadas no mostraron una reacción positiva hacia anoxia. Es importante comprender que aunque los datos sobre germinación dados con anterioridad no representan especies de árboles, indican enfáticamente que las señales para germinación utilizadas por algunos árboles tropicales pueden bien diferir en un grado significativo de aquéllas utilizadas por cultivos domésticos.

LUZ

La luz es un factor importante para la germinación de la semilla, con efectos positivos y negativos. El efecto promocional de la luz es a través de una sólo fotorreacción controlada por el fitocromo de pigmento azul. Se sabe que el fitocromo existe en dos formas fotoconvertibles: P_2 , que absorbe luz @ 660nm; y P_{fr} , la luz roja lejana que absorbe luz @ 730nm. Se sabe que las semillas de muchas especies de árboles templadas son sensibles a la luz, y su germinación se estimuló por luz roja y no fue inhibida por la luz roja lejana (Toole, 1973). Para que la luz sea eficaz, la humedad de la semilla debe alcanzar un nivel límite. Para las semillas del pino Jack de norteamérica (*Pinus banksiana*), el contenido de humedad límite es 17% de peso fresco (Ackerman y Farrar, 1965). La eficacia de la luz en la germinación depende de la temperatura (Ackerman y Farrar, 1965) e interactúa con tratamiento frío-húmedo (Pons, 1992). Lamentablemente, hay poca información sobre la necesidad de luz para germinación óptima de semillas de árboles tropicales. A juzgar por sus hábitats naturales, las semillas de algunas especies

en los trópicos pueden necesitar poca o nada de luz para germinar. Por ello, la luz del día debe satisfacer la necesidad para la germinación de semillas. Sorprendentemente, se encontró en un caso que las semillas de *Swietenia macrophylla* germinaron bien sin ninguna infección por hongos en la obscuridad, comparadas con aquéllas que germinaron bajo luz (Fig. 7) (Wang y Nurhasybi, 1993). No existe ninguna explicación obvia disponible para estos resultados.



Figura 7a.



Figura 7b

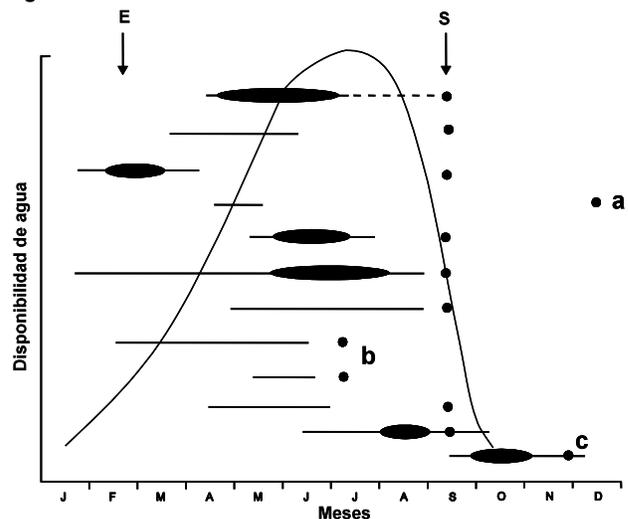


Figura 8. Relación entre la disponibilidad de agua en terrenos aluviales de la Amazonia (curva acampanada) y la duración del período de fructificación para varias especies de árboles. En algunas, la fructificación máxima se ilustra con las partes dilatadas en las líneas horizontales. Aunque éstas son temporalmente muy diversas (duración y longitud), el inicio de la germinación es en su mayor parte sincronizado en (•); el comienzo y el final de la germinación se indica con flechas en S y E. Ver el texto para más detalles (Adaptado de Kubitzki y Ziburski, 1994).

Generalmente, se cree que el requisito de luz (cuantitativo y cualitativo) está asociado con semillas más pequeñas y mecanismos de latencia. La germinación es iniciada por aumentos de luz y por la proporción de luz roja a luz roja lejana y temperatura (Denslow, 1987). Con la excepción del caso bien documentado de *Cecropia obtusifolia*, falta evidencia para respuestas clásicas a luz roja (Vázquez-Yanes y Smith, 1982). Los requerimientos de luz para cuatro especies de *Cecropia* de los terrenos aluviales de la Amazonia fueron investigados por Kubitzki y Ziburski (1994). Dos no mostraron ningún requisito esencial de luz, y germinaron igualmente bien en la obscuridad (*C. latiloba*, *C. membranacea*), mientras que *C. concolor* fue incapaz de germinar en la obscuridad, y *C. ulei* germinó pobremente (17%) en la luz. De manera significativa, estas dos últimas especies se asocian comúnmente con hábitats más secos, no inundados. Molofsky y Augspurger (1992) han proporcionado evidencia de estudios de campo que la especie de semillas pequeñas *Luehea seemanni* requiere enfáticamente de luz, mientras que la especie de semillas grandes *Gustavia superba* mostró una mínima necesidad de luz para la germinación.

Quizás, hasta que aparezca información más precisa sobre las respuestas de árboles tropicales a la luz, puede ser más apropiado adoptar las cuatro categorías reconocidas por Schultz (1960). La primera, de especies que necesitan luz y de vida corta, como *Cecropia*; la segunda, especies "nómadas" de vida más larga y una mayor demanda de luz tales como *Simarouba amara*, que da 60 a 80% de germinación en plena luz; la tercera, aquéllas que germinan mejor en la luz que en la obscuridad como *Jacaranda copaia*; y finalmente, un grupo grande de especies forestales primarias que germinan naturalmente bajo doseles forestales cerrados o quizás aun en la obscuridad (más tarde en el desarrollo, sin embargo, la necesidad de luz puede ser evidente). Puede parecer razonable suponer que la categoría de "germinadores rápidos" utilizada con frecuencia para describir las semillas de especies de árboles tropicales, puede bien reflejar una falta de requerimientos de luz, o quizás otros requisitos particulares. Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1984) mencionan estudios realizados por diferentes autores de diversos bosques tropicales del mundo que muestran una alta incidencia de germinadores rápidos: 65% de la flora leñosa de bosques malasio, 79% de las especies estudiadas en Costa de Marfil, y 9 de 10 especies examinadas en Zaire.

Comúnmente, se ha informado sobre germinación regulada por la luz en muchos estudios ecológicos relacionados con especies primarias de árboles,

invasores secundarios, y especies de malezas para bosques tropicales. *Macaranga*, *Musanga*, *Trema*, *Melastoma* y *Maclura* parecen estar incluídas en esta categoría general (Bazzaz y Pickett, 1980). Las interacciones de luz y temperatura también existen, pero hay evidencia disponible sólo para *Schefflera* y *Ochroma* (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). La escasez de conocimiento en esta área refleja probablemente el hecho de que la mayoría de especies de árboles tropicales pueden mostrar solamente requisitos mínimos de luz (el tamaño generalmente más grande de sus semillas puede militar en contra de esto también), al igual que el hecho que la estrategia de germinación "rápida" parece disminuir su importancia; esto no significa que mecanismos bastante delicados, cualitativos y cuantitativos, esperan ser descubiertos.

Por ejemplo, Drake (1993a) ha mostrado que para *Metrosideros polymorpha*, la germinación era mayor bajo luz blanca, roja o roja lejana (todas menores o iguales a 62%) comparada con tratamientos en la oscuridad. El requisito de luz no pudo superarse con tratamientos de temperatura fluctuante (5/15°C ó 15/25°C). Las respuestas a luz roja lejana de las semillas de *M. polymorpha* var *polymorpha* fueron mayores que aquéllas de *M. polymorpha* var *macrophylla*, que difieren principalmente en tener hojas pubescentes y glabras.

MEDIOS DE GERMINACIÓN (SUSTRATOS)

Los medios utilizados generalmente para germinación son arena y/o suelo. Sin embargo, para pruebas de germinación de semillas, se recomiendan papeles de filtro, papeles secantes, agar o arena (AOSA, 1992; ISTA, 1996). Cada medio de germinación tiene su propia propiedad y adaptabilidad para diferentes especies. En los trópicos, el costo y la disponibilidad de ciertos medios también son factores importantes. En el Centro Nacional de Semillas de Árboles del Instituto Forestal Nacional Petawawa, Chalk River, ON, Canadá, el "Kimpak" (algodón de celulosa) se usaba comúnmente para pruebas de germinación de la mayoría de especies de árboles, pero se ha vuelto caro y difícil de conseguir en años recientes. Hay una amplia gama de papeles para germinación de semillas disponible de la compañía Anchor Paper, St. Paul, MN, E.U.A. (dirección de internet: www.anchorpaper.com). En los trópicos, se utilizan toallas de papel y arena para pruebas de germinación de semillas pequeñas y grandes, respectivamente, en el Centro de Semillas de Árboles Forestales ASEAN, Tailandia. La arena es el medio estándar utilizado para pruebas de germinación de todas las especies en el Programa Nacional de Semillas de Árboles, en Tanzania (Msanga, 1998). La

arena es probablemente el medio más apropiado para la germinación de semillas de árboles tropicales debido a su disponibilidad, costo bajo, capacidad de retener humedad y adaptabilidad para semillas grandes.

Los sustratos no sólo deben estar adaptados a una adecuada disponibilidad bajo condiciones locales, sino que deben aproximarse al “sustrato universal” debiendo considerarse sus restricciones. Por ejemplo, con las semillas recalcitrantes de *Podocarpus milanjanus*, Schaefer (1990) se compararon los efectos de almacenamiento en frío en bolsas de polietileno perforadas sin ningún medio, con los efectos de aserrín húmedo o turba. Aunque no se indicó el grado exacto de hidratación de estos últimos, las semillas en la turba perdieron humedad comparadas con las que se colocaron en bolsas de polietileno (ca. 43% m.c.), mientras que las semillas almacenadas en aserrín aumentaron a 58% m.c. y dieron 72% de germinación.

Durante estos últimos años, se ha estado acumulando evidencia para indicar que el medio de germinación tiene importancia más allá de sólo ser un medio para retención del agua y transmisión de luz. Cuando las semillas de ocho especies de malezas se colocaron en la superficie de un medio de agar, o dos mm debajo de la superficie, en una variedad de orientaciones, se observaron algunos resultados sorprendentes. Cinco de las ocho especies mostraron menos germinación cuando fueron sembradas con los extremos de la radícula hacia abajo, dos no mostraron reacción diferencial a la orientación, mientras que una especie respondió insatisfactoriamente a ser enterrada y germinó mejor estando en la superficie de agar (Bosy y Aarssen, 1995). Estos autores especularon que una exposición desigual a gravedad, oxígeno o luz puede haber sido responsable de estos efectos. No se vió ningún efecto significativo de diversos tipos de suelo (margoso; arena de río lavada estéril; o arena de río no estéril) en la emergencia de *Ceiba pentandra*, *Leucaena leucocephala*, *Gmelina arborea* y *Tectona grandis*, aunque la germinación de *T. grandis* fue sensible a la orientación (Agboola *et al.*, 1993). Las semillas de *Bauhinia retusa* germinaron mejor si eran sembradas con el extremo de la radícula hacia arriba, mientras que el rendimiento más pobre fue cuando el extremo de la radícula estaba dirigido hacia abajo (Prasad y Nautiyal, 1995). Estos autores atribuyeron el mayor éxito de la orientación de la raíz hacia arriba al hecho que tan pronto como emerge la radícula, se voltea hacia abajo debido a la influencia del geotropismo, facilitando así un “gancho” para una emergencia más fácil del vástago.

Cuando las semillas son muy pequeñas, Ej. *Metrosideros polymorpha* (masa de semilla ca. 57 µg), la profundidad de siembra puede tener un impacto serio en la germinación. La emergencia de las plántulas para semillas enterradas a una profundidad de 2 mm en arena fue la mitad de aquélla de las semillas sembradas en la superficie, y mínima a profundidades de 5 mm; se observó de 6 a 10% de germinación en continua obscuridad (Drake, 1993a).

CAJAS O CHAROLAS DE GERMINACIÓN

No hay especificaciones de cajas y charolas para pruebas de germinación estándar, en las reglas internacionales para pruebas de semillas. Comúnmente se utilizan cajas de Petri o cajas de plástico de diversos tamaños para pruebas de germinación o investigación sobre semillas de árboles.



Figura 9-1. Germinación después de 5 días

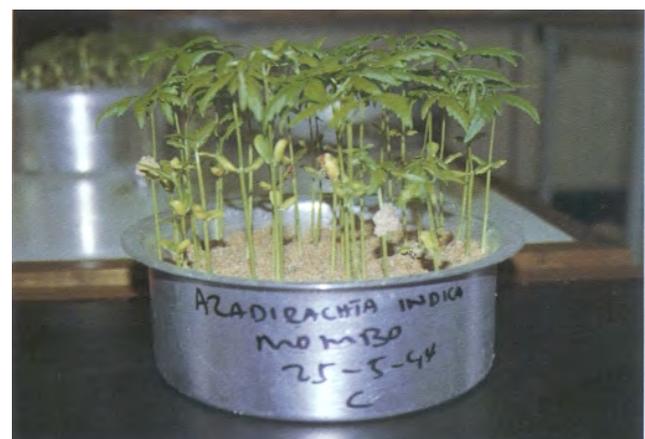


Figura 9-2



Figura 9-3A



Figura 9-3B.

Sin embargo, estas cajas y platos son usualmente demasiado pequeños para pruebas adecuadas de germinación de semillas de árboles tropicales y con frecuencia promueven un problema serio de crecimiento de hongos. Las tapas de algunas de las cajas pueden quedar muy ajustadas y reprimir la circulación de aire. Más recientemente, se ha probado una caja de germinación especialmente diseñada y se ha considerado ideal para pruebas de germinación o para investigación (Wang y Ackerman, 1983). Las cajas de germinación están disponibles comercialmente y son utilizadas ampliamente en muchos países del mundo (Figura 9-1). En Tanzania, se utiliza un tazón de aluminio junto con arena de río lavada como medio para pruebas de germinación (Msanga, 1998) (Figura 9-2). Para germinación de semillas tropicales, es importante que la capacidad de la caja o charola de germinación sea lo suficientemente grande para evitar acumulación y contaminación por hongos.

En el Laboratorio de Semillas del Instituto de Investigación Forestal de Taiwán, bolsas de polietileno capaces de ser selladas se utilizan con musgo *Sphagnum* como medio para todas las

pruebas de germinación e investigación (Chien y Lin, 1996; Chien *et al.*, 1998) (Figuras. 9-3A y 9-3B).

EVALUACION DE LA GERMINACION

Aunque hay muchas pruebas indirectas y rápidas para evaluar la calidad de la semilla, éstas no son siempre seguras para evaluar la viabilidad de la semilla. Para evaluar la germinabilidad de semillas, la única técnica segura es el método de crecimiento directo o pruebas de germinación. Las pruebas de germinación estándar de laboratorio para semillas de especies de árboles en comercio internacional se han descrito y documentado muy bien (AOSA 1992; International Seed Testing Association 1996). Lamentablemente, estos protocolos bien establecidos para pruebas de germinación no están disponibles para semillas de árboles tropicales, aunque esas reglas se aplican con frecuencia para germinación de semillas de árboles tropicales y para pruebas de germinación. Debido a la naturaleza de semillas de árboles tropicales, han habido intentos de investigación para establecer normas para pruebas de germinación de semillas de árboles tropicales. Williams *et al.* (1992) recomendaron cuatro repeticiones de 25 semillas para pruebas de germinación de semillas de *Acacia* y compararon la máxima escala de variación tolerada con la prescripción de ISTA de cuatro repeticiones de 100 semillas. Los autores también recomendaron una reducción en el número de semillas utilizadas para pruebas de germinación de semillas grandes debido a la cantidad de espacio requerido para tales semillas, como son *Syzygium suborbiculare* y *Castanopspermum australe*.

En Malasia, Krishnapillay *et al.* (1991) establecieron un patrón de pruebas para determinar el contenido de humedad en semillas de *Hopea odorata*. Ellos indican que una muestra de 20 a 25 semillas sería suficiente para una determinación precisa del contenido de humedad de semillas cuando las semillas pueden secarse en un horno a 103°C por 20 horas o a 90°C por 24 horas.

CONCLUSIONES

Nuestro entendimiento de semillas de árboles tropicales ha avanzado considerablemente en los últimos 20 años y quizás pasando de una etapa de recopilación de información a una de consolidación y de trabajo sobre fisiología específica dirigido hacia un objetivo. Sin embargo, como Bewley (1997) ha indicado, todavía no podemos contestar las dos preguntas fundamentales: ¿Cómo emerge el embrión de la semilla y cómo se obstruye esta emergencia en la latencia?. Actualmente se está acumulando evidencia de las especies de cultivos que indica que ABA impide la extensión de la radícula y mantiene la latencia, mientras que AG's parecen estar implicados en la promoción y el mantenimiento de germinación después que acontecimientos mediados por el ABA son superados. Para las especies de árboles tropicales, se carece de tal información básica, a pesar de la mayor facilidad y sofisticación de las técnicas analíticas disponibles. La distancia geográfica y falta de fondos son en parte responsables por esta anomalía, como quizás también lo es el hecho de que se puede conducir la fisiología y bioquímica con más seguridad (y más lucrativamente debido a los fondos) en cultivos.

Mientras que se podría decir que los objetivos mencionados anteriormente realizaron las deficiencias de investigación a corto plazo, el panorama para actividades a más largo plazo parece mucho más brillante. Simposios internacionales sobre conservación genética y la producción de semillas de árboles tropicales proporcionan una prueba de que hay mucho de lo cual enorgullecerse, aunque se reconoce que es bastante inclinado a favor de *Acacia*, *Casuarina* y *Eucalyptus* spp. Algunas de las publicaciones dignas de mención en cuanto a esto son de Arisman y Havmoller (1994), Boland (1989), Harwood *et al.* (1991), Midgley (1990) y Thomson y Cole (1987).

Programas de reproducción, selección periódica junto con la identificación de diversidad genética y su mantenimiento están recibiendo cada vez más atención, aun si la recompensa parece ser a largo plazo (Bangarwa *et al.*, 1995; Bumatay *et al.*, 1994; Chamberlain y Galwey, 1993; Harwood, 1990; Harwood *et al.*, 1994; Namkoong *et al.*, 1988; Plumptre, 1995; Singh y Deori, 1988; Wood, 1976).

Actualmente existe un mayor conocimiento sobre los efectos de la forestación por especies "exóticas" sobre los márgenes de los ríos, y la naturaleza a largo plazo y para recobrar los niveles de pre-plantación (Scott y Lesch, 1997); intentos de restaurar bosques naturales degradados (Alexander

et al., 1992; Ray y Brown, 1995) recalcan fuertemente el papel de optimización de semillas y establecimiento de plántulas en estos procesos. El papel de *Rhizobium*, hongos micorrízicos vesiculares-arbusculares, nodulación por el actinomiceto *Frankia*, al igual que aplicaciones apropiadas de fosfato o encalados se reconocen ahora como elementos importantes del crecimiento de las plántulas. A este respecto, han surgido algunos estudios valiosos para *Albizia*, *Casuarina*, *Parkia*, *Dalbergia*, *Enterolobium*, *Gliricidia*, *Intsia*, *Leucaena*, *Sesbania* y *Shorea* (Diem, 1996; Dommergues, 1996; Lang *et al.*, 1995; Osundina, 1998; Sayed *et al.*, 1997; Surange *et al.*, 1997).

Las semillas de árboles tropicales continuarán proporcionando a la humanidad recursos muy necesarios sólo si los investigadores siguen interesados en la necesidad de comprender los muchos aspectos de la biología de la semilla, y si los gobiernos y las agencias internacionales continúan proporcionando los fondos y plataformas necesarios para investigación, colaboración e intercambio internacional. Los 2,950 millones de hectáreas de bosques en el mundo se reducirán más si se permite que la ganancia económica ponga a un lado las prácticas correctas de manejo.

PATOLOGÍA

PARTE I: PRINCIPIOS

R.K. MITTAL Y S.B. MATHUR

Consejo de Investigación Agrícola de la India

Nueva Delhi, India, y el Instituto de Patología de Semillas del Gobierno Danés,
Dinamarca

PARTE II: PRÁCTICA

K. OLD Y Z.Q. YUAN

Silvicultura y Productos Forestales CSIRO, Australia, y
Universidad de Tasmania, Australia

PARTE I. PRINCIPIOS

Con frecuencia, las semillas y las plántulas son afectadas por desórdenes físicos y fisiológicos y por enfermedades causadas por hongos, bacterias y virus. Las plantas jóvenes y las plántulas son especialmente susceptibles a varias enfermedades debido a sus tejidos delicados y porque con frecuencia tienen dificultad en establecerse. La salud y el vigor de las plántulas y su desarrollo subsiguiente dependen en alto grado de la calidad de las semillas. Puesto que las plántulas que han crecido de semillas son la principal fuente de patrón de siembra y que las semillas mejoradas son caras, es necesario investigar la semilla y los agentes patógenos de las plántulas y, si es necesario, aplicar algunas medidas de control antes de sembrar las semillas o en la etapa de plántula.

En el pasado, hongos que causan la enfermedad de los almácigos (Damping-Off), roya de los conos, varios insectos de semillas y conos en pinos, y daños causados por hongos a bellotas de roble, avellanas, castañas, nueces de nogal, y semillas de abedul y olmo se consideraban los únicos problemas principales en las semillas y producción de plántulas. Actualmente muchos hongos se han aislado y estudiado por sus efectos en las semillas tanto de

especies de árboles de coníferas como de latifoliadas (Mittal *et al.*, 1990) y algunos han causado pérdidas considerables de semillas y de plántulas. La Administración Nacional de Irrigación indicó una pérdida de varios kilogramos de semillas de *Pterocarpus indicus*, *Acacia auriculiformis* y *Leucaena leucocephala* en la divisoria de la presa de Pantabangan en las Filipinas durante 1979 (Quiniones, 1987). Según Chalermpongse *et al.* (1984) en Tailandia, la pérdida de semillas causada por la infección de *Botryodiplodia theobromae* en *Swietenia macrophylla* fue de 92%; *Colletotrichum gloeosporoides* en *Dalbergia cochinchinensis* fue de 4%; *Alternaria longissima* en *Bauhinia* sp. fue de 2%; *Pestalotiopsis* sp. en *Cassia bakeriana* fue de 6%; *Macrophoma* sp. en *Eucalyptus camaldulensis* fue de 1% y *Fusarium* sp. en *Shorea obtusa* fue de 2%.

El deterioro de semillas de árboles causado por hongos implica problemas que difieren en varios aspectos de aquéllos de granos. Por ejemplo, las semillas de árboles están expuestas a muchas condiciones antes del almacenamiento, las cuales permiten el desarrollo de hongos de moho. Con frecuencia se recolectan conos en costales y se guardan en puntos de recolección o plantas de

procesamiento por diversos períodos bajo condiciones que favorecen el desarrollo de los hongos antes de la extracción de la semilla. Después de la extracción las semillas se secan y se almacenan por diversos períodos hasta que son utilizadas en el campo o en los viveros. Por lo tanto, es importante conocer las características de los hongos asociados con especies importantes, qué daño causan, dónde y cuándo y bajo qué circunstancias ocurre el daño, y qué puede hacerse para evitar el daño.

La ciencia de patología de semillas de árboles todavía es muy joven. La ocurrencia y distribución de la mayoría de los agentes patógenos de las semillas de árboles son bien reconocidas, pero hay muy poco conocimiento de su impacto en la producción, calidad y viabilidad de semillas. El interés en estos problemas ha estado creciendo firmemente en las últimas décadas, pero recientemente este interés se ha convertido en una preocupación seria principalmente debido a los problemas que se encuentran en la regeneración y manejo de los bosques, los cuales son un recurso principal mundial. Actualmente, hay alguna información disponible sobre las características de hongos transmitidos por la semilla pero está relacionada principalmente con especies de árboles de clima templado. Por lo tanto, al discutir las semillas de árboles tropicales, esta información también se discutirá brevemente como referencia.

HONGOS DE SEMILLAS DE ÁRBOLES FORESTALES

Los hongos asociados con semillas de árboles varían en diferentes especies huéspedes, en diferentes regiones y en diferentes años. Muchos de ellos son mohos y se desarrollan solamente en la superficie de las semillas; algunos causan infecciones internas también. Casi todas las semillas llevan esporas de diferentes hongos microscópicos en la superficie o dentro de la semilla. Una microflora superficial casi siempre se encuentra debido a la adhesión de esporas a la superficie desigual de la semilla. A pesar de que el número de esporas que ocurren varía considerablemente, como en el abeto noruego y pino albar, éste puede ser tan alto como 50 a 150,000 esporas, y, en algunos lotes de semillas, varios cientos de miles de esporas por 1 g de semilla (Urosevic, 1961). Bajo condiciones favorables, algunas esporas germinan, y el micelio penetra en los cotiledones de la semilla y se alimenta del embrión.

Varios tipos de hongos pueden asociarse con semillas de árboles. Así, hay especies que causan

descomposición y reducen la germinación de semillas almacenadas, especies que atacan semillas que están germinando y plántulas, y otras especies que son más o menos inocuas, o por lo menos parecen serlo. El conocimiento actual no permite una separación precisa de especies individuales de hongos que ocurren en semillas. Sin embargo, está claro que muchas especies usualmente consideradas no importantes e inocuas pueden causar un daño considerable bajo ciertas condiciones, por ejemplo: condiciones de almacenamiento inadecuadas, semillas de mala calidad (inmaduras, de bajo vigor, o con mucho moho), condiciones de crecimiento inadecuadas (incluyendo humedad, temperatura o aireación), etc. Por lo tanto, mientras se evalúa la importancia de estos hongos, es esencial considerar la biología de la especie individual de los hongos.

Dependiendo de su ubicación, los hongos transmitidos por la semilla pueden en general, clasificarse en dos grupos: llevados externamente en la semilla y llevados internamente por la semilla. El primer grupo incluye especies de *Botryosphaeria*, *Botrytis*, *Fusarium*, *Mucor*, *Phialophora*, *Rhizopus* y *Trichothecium*. No son usualmente específicas al huésped y pueden abarcar más de una especie. Algunos de los hongos bien conocidos llevados internamente en la semilla incluyen especies de *Alternaria*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Botryodiplodia*, *Caloscypha*, *Cephalosporium*, *Fusarium*, *Phoma*, *Schizophyllum* y *Sirococcus*. Estos pueden causar deterioro de la calidad de la semilla y mortandad pre o post-emergencia de plántulas (Singh y Mathur, 1993).

Urosevic (1961) proporcionó instrucciones para pruebas de salud de bellotas de roble, incluyendo una clave para distinguir hongos de bellotas, y dividió la microflora de bellotas en dos grupos: (i) parásitos y semiparásitos como *Ciboria batschiana*, *Ophiostoma* spp., *Gloeosporium quercinum*, *Phomopsis quercella*, *Cytospora intermedia*, *Botrytis cinerea* y *Pestalotia* sp.; y (ii) saprófitos incluyendo *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Trichoderma* y otros.

En base a su patogenicidad, Sutherland (1995) clasificó los hongos transmitidos por las semillas de coníferas como (i) saprófitos o agentes patógenos débiles; (ii) agentes patógenos como el hongo *Caloscypha fulgens* que mata consistentemente semillas; (iii) agentes patógenos de importancia primaria en las plántulas, esto es, *Sirococcus conigenus*; y (iv) hongos, esto es *Fusarium* spp., cuya patogenicidad depende de factores que incluyen especies de hongos y especie patógena, y huésped y estrés del huésped.

ENFERMEDADES Y DAÑOS CAUSADOS POR HONGOS TRANSMITIDOS POR LA SEMILLA

Síntomas de enfermedades transmitidas por las semillas son usualmente divididas en enfermedad de los almácigos (Damping-Off) pre y post-emergencia. El primer grupo consiste de una emergencia reducida y de descomposición de la radícula recién emergida de la testa; el segundo grupo se subdivide en podredumbre de la raíz, podredumbre del cotiledón y podredumbre del tallo basal después que las plántulas emergen del suelo. La reducción en la germinación de semillas, descomposición y pérdida de viabilidad de semillas durante almacenamiento y las enfermedades de plántulas son unos de los principales problemas causados por hongos patógenos.

REDUCCIÓN EN LA GERMINACIÓN

Se ha reportado la inhibición de la germinación de semillas de coníferas por contaminantes dispersos (Garbowski, 1936; Rathbun-Gravatt, 1931; Ten Houten, 1939) y a través de hongos inoculados artificialmente (Fisher, 1941; Timonin, 1964). Huss (1956) observó que el enmohecimiento no tenía virtualmente ningún efecto en semillas de pino de alta viabilidad, pero semillas de poca calidad sufrieron una reducción substancial en la germinación. También se ha observado que la destrucción de semillas dependía en gran parte de la tasa de crecimiento, y conforme la germinación progresaba, la resistencia a destrucción aumentaba (Gibson, 1957). Se encontró que las especies extremadamente comunes y numerosas de hongos de moho, es decir, especies de *Mucor*, *Rhizopus*, *Trichothecium*, *Botrytis*, *Penicillium* y otras, que colonizaron la superficie de bellotas de *Quercus* o que entraron a los tejidos de la superficie eran de importancia secundaria en la pérdida de germinabilidad de bellotas (Potlaichuk, 1953). Sin embargo, Gibson (1957), reportó que los hongos saprofitos, es decir, *Aspergillus* spp., *Mucor* spp., *Rhizopus* sp., *Trichoderma* sp. y *Cladosporium* sp., de la microflora de la testa podrían, bajo condiciones favorables, invadir los tejidos de las semillas germinantes y matar las plántulas de *Pinus patula*. La microflora de la testa, podría por lo tanto ser responsable directamente del debilitamiento del vigor de la semilla, predisponiéndola al ataque de hongos patogénicos transmitidos por el suelo. Shea (1957) apoyó la perspectiva y mencionó que la influencia de mohos sobre las semillas podía variar considerablemente y que su sola presencia no significaba que fueran dañinos. Sin embargo,

Prisyazhnyuk (1960) mencionó que cuanto mayor era la infección por hongos de las semillas, menor era la germinabilidad de semillas de *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Picea abies* y *Abies sibirica*. Rowan y De Barr (1974) observaron enmohecimiento extenso en tres lotes de semillas de pinos del incienso (slash pine) durante pruebas de germinación. Siguiendo los procedimientos de pruebas estándares, las semillas se rompieron individualmente y casi 90% de ellas se encontraron llenas, aunque la germinación fluctuó solo de 31 a 79%. Se obtuvo *Fusarium solani* de las semillas no germinadas.

De los 12 *Fusarium* aislados que se examinaron a través de inoculación en semillas de *Pinus patula* (Pawuk, 1978), 3 redujeron la germinación, mientras que 9 aumentaron el porcentaje de enfermedad de los almácigos (Damping-Off) pero no afectaron la germinación de la semilla o el crecimiento de plántulas. Las semillas de *Leucaena* infectadas por *Colletotrichum graminicola* no germinaron, y si se llevaba la infección al vivero, las plántulas bajo estrés de humedad sucumbieron a la enfermedad de los almácigos (Quiniones, 1987). *Botryodiplodia theobromae*, que ocasiona podredumbre negra seca en la caoba (*Swietenia macrophylla*) y provocó un 92% de detriero en las semillas, en Tailandia (Chalermpongse *et al.*, 1984), no afectando la germinación pero, después de sembrarse en el vivero, la podredumbre se desarrolló durante el período de endurecimiento de las plántulas (Quiniones, 1987).

La estratificación, también conocida como pre-enfriamiento frío-húmedo de semillas, es utilizada comúnmente para romper la latencia en semillas, y para obtener una germinación vigorosa, rápida, máxima y uniforme para pruebas de laboratorio y siembra en invernaderos y viveros (Wang, 1986). Esta es una práctica común para la mayoría de las semillas de coníferas y varias latifoliadas. Sutherland (1979) informó sobre la propagación de *Caloscypha fulgens* en semillas de varias especies de coníferas a temperaturas bajas (3 a 5°C) de estratificación. El hongo momifica las semillas, resultando en una pobre germinación. Mittal *et al.* (1987) observaron el desarrollo y la propagación del hongo en semillas de *Pinus strobus* durante estratificación. Generalmente, este hongo no disminuyó la germinación de la semilla pero enfermaron las plántulas germinadas.

DESCOMPOSICIÓN Y PÉRDIDA DE VIABILIDAD DURANTE EL ALMACENAMIENTO

Grandes cantidades de semillas de alta calidad se necesitan anualmente para la regeneración artificial.

En vista de la falta de uniformidad y predictabilidad de cultivos de conos y semillas, cantidades grandes de semillas se recolectan en años semilleros y se almacenan para usarlas en años intermedios para asegurar un abastecimiento continuo de semillas para la producción anual de planta y siembra directa. La capacidad de almacenamiento de las semillas depende de la temperatura, tiempo, humedad relativa y método de almacenamiento, así como del contenido de humedad de, y el inóculo inicial de hongos en, las semillas que se van a almacenar. El almacenamiento inadecuado de conos, como fue reportado por Shea (1960) provocó el calentamiento de conos como resultado de actividad biológica y éstos sufrieron más daño ocasionado por hongos. El 60% de las semillas de *Pinus sylvestris* almacenadas en sacos; 30% almacenadas en cajas, recipientes y cilindros de lata; y solo el 10% de las semillas almacenadas en recipientes cerrados herméticamente fueron infectados por diversos hongos (Prisyazhnyuk, 1960).

Bellotas de *Quercus* perdieron hasta 70% de su capacidad de germinación durante almacenamiento debido a infecciones por hongos (Potlaichuk, 1953). Aquenios de *Platanus occidentalis* almacenados a 2°C no mostraron pérdida de germinabilidad aún después de 7 meses a 20 y 30°C; sin embargo, la germinabilidad disminuyó y la mayoría de los hongos en los aquenios aumentaron con incrementos en la temperatura, humedad relativa y tiempo de almacenamiento (Fakir *et al.*, 1971).

En coníferas, Lavender (1958) no encontró pérdida en la capacidad de germinación de semillas de *Pseudotsuga menziesii* almacenadas en conos hasta por 4 meses a temperaturas de otoño normales en un almacén sin calefacción. Bloomberg (1969) informó que semillas en conos de *P. menziesii* almacenadas por 225 días bajo condiciones operacionales estaban libres de enfermedades pero, durante pruebas de germinación después de su extracción, hasta el 56% de ellas se enfermaron. Rediske y Shea (1965) observaron una disminución significativa en la viabilidad de la misma semilla cuando se recolectaron conos frescos con alto contenido de humedad (60%), poniéndose en sacos y se almacenaron en recipientes al exterior en el otoño. Sin embargo, la viabilidad total de estas semillas pudo retenerse por 3 años cuando se almacenaron en conos cerrados a 0°F (Barton, 1954). Cuando las mismas semillas se almacenaron en bolsas de fibras naturales, se redujo un tanto la germinación dentro de 6 meses, y fuertemente reducida después de 12 meses de almacenamiento. Gordon (1967) recomendó la refrigeración de semillas extraídas de *Pseudotsuga menziesii* inmediatamente después que se sacan del cono,

para impedir más actividad de hongos dentro de la semilla. Sin embargo, Rediske y Shea (1965) apoyaron la observación de Schubert (1960) sobre semillas de *Pinus monticola*: que los hongos permanecían activos en semillas de pino a temperaturas por debajo del punto de congelación.

Ha habido sugerencias para almacenar semillas de árboles a temperaturas debajo del punto de congelamiento para mantener su germinabilidad (Willan, 1985). La crioconservación del germoplasma de semillas a, o cerca de, la temperatura de nitrógeno líquido tiene el potencial para reducir el deterioro de las semillas a un nivel tan bajo que esencialmente, se puede lograr una conservación perpetua (Stanwood, 1985). Sin embargo, basándose en las inoculaciones artificiales de *Fusarium sporotrichioides* y *Mucor hiemalis* en semillas de *Pinus strobus* remojadas en agua, antes de almacenarlas a -18, -80, -145 y -197°C por 35 días, Mittal y Wang (1989) dedujeron que almacenar las semillas de árboles a temperaturas ultra bajas no eliminará la contaminación de hongos patógenos.

ENFERMEDADES DE LAS PLÁNTULAS

ENFERMEDAD DE LOS ALMÁCIGOS (Dampig-Off)

La enfermedad del almácigo antes y después de la emergencia provocado por diversos hongos son las enfermedades más peligrosas que afectan a especies de coníferas y latifoliadas. Quiniones (1987) reportó el establecimiento de *Fusarium solani*, un habitante del suelo, en las semillas de *Leucaena* y *Agathis* que causó enfermedad de los almácigos después de la emergencia en el vivero y en las plántulas sembradas.

TIZÓN DE LAS PLÁNTULAS

El tizón de *Sirococcus* provocado por el hongo *Sirococcus strobilinus* transmitido por la semilla, es una enfermedad importante de las plántulas de varias especies de abetos y pinos, y de *Pseudotsuga menziesii* por toda la Zona Templada del Norte (Sutherland, 1985). En este caso, el agente patógeno atacó plántulas muy jóvenes, matando las agujas primarias desde la base hacia arriba. Las plántulas muertas permanecieron derechas y usualmente se formaron picnidios pequeños y negros en la base de las agujas infectadas. Las plántulas enfermas ocurrieron usualmente al azar, una característica de enfermedades transmitidas por la semilla.

MARCHITEZ DE LAS PLÁNTULAS

Otra enfermedad importante transmitida por semillas es la marchitez por traqueomicosis de las plantas (Urosevic, 1964). Este síntoma puede ser aclarado como una reacción del huésped a la irritación por el parásito donde se producen el bloqueo típico de la tráquea por talos y una sustancia parda amarillenta, parecida a caucho que llena las células parenquimatosas adyacentes.

OTRAS

En algunas ocasiones se ha observado una altura reducida de las plántulas y síntomas de las hojas (lesiones cloróticas y necróticas y malformaciones en las hojas) en plántulas cultivadas de semillas inoculadas con hongos de *Acer saccharum* (Janerette, 1979), *Picea glauca* y *Pinus strobus* (Mittal y Wang, 1986, 1993).

PRUEBAS DE HONGOS TRANSMITIDOS POR LA SEMILLA

Las pruebas de los hongos transmitidos por la semilla incluyen aislamiento y estudio de hongos durante la recolección y el procesamiento de conos, extracción de la semilla, procesamiento, almacenamiento, germinación y crecimiento de las plántulas. A diferencia de los cultivos agrícolas, los métodos de prueba de salud de la mayoría de semillas de árboles forestales no han sido estandarizados, y las pruebas se hacen usualmente utilizando procedimientos normales con papel secante húmedo, y platos de agar. Singh y Mathur (1993) han elaborado métodos de pruebas de salud de semillas incluyendo observación directa, prueba de lavado y métodos de incubación (papel secante y platos de agar) para semillas, y prueba de síntomas de plántulas y prueba de crecimiento de hongos en plántulas. Algunos métodos especiales como el plato de dilución, técnica de ultrasonido, patrones de isozima, excisión de tejido de semilla, seccionar la semilla, radiografía y técnica de ELISA también se han discutido. Usualmente se siguen las recomendaciones de ISTA para pruebas de germinación, que están más claramente disponibles para semillas de cultivos agrícolas, como práctica normal. El tamaño de la semilla y, a veces, la inaccesibilidad de semillas de árboles en grandes cantidades, dificultan el uso de grandes números de semillas para pruebas. Por lo tanto, es importante averiguar cuántas semillas de una especie de árbol deben ponerse a prueba y cuántas repeticiones.

Por muchos años ha sido difícil conseguir germinación precisa y máxima de todas las semillas

viables o lograr el valor de siembra verdadero de semillas de árboles forestales. Por ejemplo, la naturaleza latente de las semillas de *Abies balsamea*, *A. fraseri* y otras especies de *Abies*, que requieren un tratamiento de pre-enfriamiento húmedo de 21 a 28 días o más a una temperatura de 3 a 5°C, junto con la contaminación y crecimiento de hongos durante el periodo de prueba de 2 meses, han sido responsables de resultados de germinación a veces erróneos, irregulares o negativos. Otro problema que se encuentra por lo general en pruebas con semillas implica el pretratamiento de éstas. Con este propósito, Wall (1974) y algunos otros utilizaron una solución de cloruro mercúrico de 0.1% por 2 minutos, siguiendo las recomendaciones de ISTA para pruebas de salud de semillas de cultivos agrícolas. Wall (1974) también utilizó una solución de hipoclorito de sodio de 0.5% por 2 a 3 minutos para la esterilización de la superficie de plántulas de pino rojo enfermas. Mittal (1995) recomendó un tratamiento con una solución de hipoclorito de sodio de 2% por 10 minutos para semillas de *Picea glauca* y *Pinus strobus* para sembrar en invernaderos y para pruebas de laboratorio. Así, existían diferentes opiniones sobre el tipo y la duración del tratamiento que las semillas deberían recibir antes de las pruebas.

Para hacer pruebas de patogenicidad por medio de inoculación artificial de semillas con algunos hongos transmitidos por éstas, se han empleado varios métodos de inoculación de semillas. Varios trabajadores han intentado revolver las semillas en cultivos frescos de hongos, mientras que otros utilizaron suspensiones de esporas. En varias plataformas, existió una controversia sobre el método de inoculación y el ambiente de las pruebas, que necesitan ser uniformados para distintos tipos de semillas.

La reducción en la germinación bajo condiciones de infección artificial no corresponde exactamente con la reducción en la germinación que ocurre bajo condiciones de infección natural. Bajo condiciones naturales, los diversos microorganismos interactúan en las semillas y con los microorganismos presentes en el suelo o en los medios de cultivo. Tal interacción es con frecuencia hasta antagónica, lo cual afecta la capacidad de microorganismos individuales de desarrollar rápidamente y de infectar las semillas. Con frecuencia, en estudios de inoculación artificial, se proporcionan las condiciones para facilitar el crecimiento microbiano. Esto indica una necesidad de hacer pruebas de patogenicidad de diversos hongos en suelos naturales o medios de cultivo bajo condiciones de invernadero o de campo (Mittal y Wang, 1990).

FACTORES QUE AFECTAN EL DESARROLLO Y LA PROPAGACIÓN DE HONGOS TRANSMITIDOS POR LA SEMILLA

FACTORES ABIÓTICOS

RECOLECCIÓN, EXTRACCIÓN Y PROCESAMIENTO

El tiempo, lugar y método de recolectar conos o semillas y su subsecuente manejo durante el transporte, extracción y procesamiento, afectan el desarrollo y la propagación de la microflora en las semillas de árboles. Generalmente, se supone que conos y semillas adquieren diversos hongos, incluyendo mohos, mientras que permanecen en los árboles. Los conos de *Pinus pinea* contenían semillas descoloridas, quebradizas en algunas de las cuales el grano estaba todavía sano pero en otras estaba ennegrecido y totalmente destruido por el crecimiento micelial grisáceo de *Alternaria alternata* (Sibilia, 1927). De manera similar, el agente patógeno *Coniothyrium* sp., se estableció dentro y sobre la semilla de *Betula aleghanensis* antes de que ésta cayera al suelo (Shigo y Yelenosky, 1963). Sin embargo, Salisbury (1955) y Prisyazhnyuk (1960) reportaron que la mayoría de las semillas individuales de los conos de coníferas, fuertemente cerrados, estaban completamente libres de mohos. Las semillas deben extraerse de los conos inmediatamente después de la cosecha para minimizar la infección de las semillas por la población microbiana ya presente en los conos.

Cuanto más tarde fueron recolectadas de los campos las bellotas de roble, más infectadas estaban con hongos (Potlaichuk, 1953). Se encontró que *Penicillium*, *Fusarium*, *Alternaria* y *Trichothecium roseum* eran los hongos más comunes durante el desarrollo de las bellotas. El desarrollo de *Cladosporium herbarum*, que se encontró con frecuencia en las bellotas en la primera y en la última muestra durante su desarrollo, dependía de la cantidad de precipitación; la ocurrencia más alta fue durante el período de mucha precipitación. El desalado de las semillas puede conducir a una reducción considerable en germinación, presuntamente por el daño a la testa y la subsecuente invasión fungosa (Gordon, 1967; Harding, 1952; Huss, 1956; James y Genz, 1981). Mientras estudiaban los hongos asociados con las semillas de *Picea glauca* y *Pinus strobus* durante el procesamiento de conos y extracción de semillas, Mittal y Wang (1987) observaron que la contaminación ocurrió y se propagó durante los

procesos de secado al aire y extracción de semillas, y que ocurrieron considerablemente más hongos en ambos tipos de semillas después que se dejaron en el suelo del bosque por 15 días. Mojtahedi *et al.* (1978) encontraron que el agua para el lavado fue una fuente de contaminación fungosa cuando fueron analizadas nueces frescas y completas de pistache para *Aspergillus flavus* y aflatoxina antes y después de un tratamiento de lavado comercial.

CONDICIONES DE ALMACENAMIENTO

El contenido de humedad de las semillas, el inóculo fungoso inicial en las semillas y el método de almacenamiento afectan la propagación de hongos en las semillas durante el almacenamiento. La viabilidad completa de semillas extraídas de Abeto Douglas (Douglas fir) se mantuvo por 3 años cuando se almacenaron en latas selladas a 0°F. Sin embargo, cuando se almacenaron en bolsas de fibras naturales, la germinación se redujo un poco dentro de 6 meses y se redujo seriamente después de 12 meses (Barton, 1954). Rediske y Shea (1965) observaron una reducción significativa en la viabilidad de las semillas de Abeto Douglas cuando los conos recién recolectados con un alto contenido de humedad (60%) fueron empacados o almacenados en recipientes al exterior en el otoño. Un secado suave o refrigeración inmediatos mantuvo su viabilidad.

Mientras que las semillas ortodoxas, que pueden tolerar un contenido de humedad bajo y temperaturas de almacenamiento bajas y, por lo tanto, pueden ser almacenadas con éxito con frecuencia por períodos más largos, las semillas de árboles recalcitrantes son rápidamente perecederas. Su alto contenido de humedad y el almacenamiento con frecuencia a temperatura ambiente o relativamente más altas ayudan a establecer varios hongos de almacenamiento. Se piensa que el deterioro rápido de semillas recalcitrantes por estos hongos de almacenamiento se debe al debilitamiento de semillas causado por el estrés de humedad interno generado dentro de las células o tejidos, principalmente como resultado del proceso de vacuolización, el cual requiere agua (Berjak, 1996). Este debilitamiento perjudica la síntesis de fitoalexina por las semillas, facilitando la proliferación de hongos o bacterias asociados. La prevención de actividad de hongos durante el almacenamiento puede lograrse más fácilmente controlando el contenido de humedad de las semillas que controlando la temperatura de almacenamiento porque la actividad de hongos es posible entre -8°C y +80°C cuando el contenido de humedad de la semilla y la humedad relativa de almacenamiento son suficientemente altos (Roberts, 1972b). Por lo tanto, es importante encontrar el

contenido de humedad óptimo y la temperatura de almacenamiento necesaria para las especies individuales de árboles forestales.

ESTRATIFICACIÓN

La muerte de semillas viables de algunas especies de coníferas ha sido particularmente seria durante el tratamiento de pre-enfriamiento largo y frío a temperaturas de 3 a 5°C (Sutherland, 1979). Mittal *et al.* (1987) estudiaron el desarrollo y la propagación de hongos en semillas de *Pinus strobus* durante la estratificación, aunque aquéllos no disminuían usualmente la germinación de semillas en subsiguientes pruebas. Las semillas pre-enfriadas germinaron vigorosa y rápidamente y, por lo tanto, probablemente evitaron los daños, corroborando la opinión de Gibson (1957). Sin embargo, algunas semillas no emergieron completamente de la testa y otras fueron dañadas por podredumbre de la punta provocada por *Alternaria alternata*, *Fusarium oxysporum* y *Penicillium variabile* en el laboratorio, posiblemente debido al alto contenido de humedad de las semillas pre-enfriadas y la alta temperatura ambiental: los dos factores importantes que contribuyen al desarrollo, propagación e infección fungosa (Mittal y Wang, 1986). Esto indica la necesidad de un tratamiento con algún agente limpiador de superficie o esterilizador antes de estratificar las semillas, especialmente aquellas altamente latentes.

PRÁCTICAS CULTURALES

Las semillas con las superficies esterilizadas con la testa perforada sembradas en suelo normal húmedo no germinaron en absoluto, presuntamente, debido a la invasión de saprófitos del suelo (Gibson, 1957). Parece posible que la destrucción de las semillas fue facilitada por la proximidad de una fuente relativamente grande de alimentación, las reservas de la semilla adyacente al pequeño volumen de tejido vivo.

Las semillas de abeto Sitka incubadas a 10°C fueron muy susceptibles a ataque por hongos dado que permanecieron latentes mientras que el agente patógeno crecía a casi su tasa máxima (Salt, 1967). Las pérdidas en los viveros no están necesariamente relacionadas al tiempo que demoran las plántulas en emerger, pero probablemente son mayores en lugares donde las fluctuaciones de temperatura mayores de 10°C son usualmente menos frecuentes. Se espera que las pérdidas aumenten con fechas de siembra más tempranas. Siembra en el otoño es más incierta porque en suelo tibio, las semillas germinan pronto y evitan el daño, mientras que en suelo frío

éstas no germinan sino hasta la siguiente primavera, y sufren una pérdida máxima.

La mayoría de los sustratos mezclados para coníferas en contenedores incluyen vermiculita o perlita incorporadas con turba del género *Sphagnum*. Este tipo de mezcla usualmente está bien drenada y es acídica, los dos factores que ayudan a disminuir las enfermedades (James, 1985). Los principales grupos de patógenos asociados con enfermedades de vivero son especies de *Fusarium* y mohos acuáticos, como *Pythium* y *Phytophthora*. Aunque los mohos acuáticos pueden ser transmitidos por la semilla, con más frecuencia son introducidos en los contenedores de los viveros a través del agua de río contaminada. Estos hongos causan enfermedades en plántulas muy jóvenes, y son favorecidos por mezclas de suelo no bien drenadas y por condiciones de humedad prolongada en el invernadero.

FACTORES BIÓTICOS

La colonización de hongos de semillas de coníferas es facilitada por insectos como chinches de la semilla y por daños ocasionados por ardillas a las semillas (James, 1985; Rowan y De Barr, 1974; Sutherland, 1979). Durante la determinación de la interacción insecto-hongo durante la infección de bellotas de roble, Urosevic (1959) reportó que en el momento de la oviposición, diversos hongos fueron introducidos por insectos dentro de las bellotas. Estos hongos penetraron luego en los tejidos de las bellotas maduras. Así pues, la muerte de las bellotas fue ocasionada no solamente por el daño causado por la larva del gorgojo, sino también por los hongos que acompañaban al gorgojo. La penetración de la bellota por micelio de hongos acarrea efectos negativos más rápidamente y más perjudiciales que aquéllos ocasionados por la alimentación de la larva durante su maduración. Las bellotas afectadas así pueden representar un foco peligroso de infección durante el almacenamiento inicial y el almacenamiento a largo plazo de las bellotas.

MANEJO DE AGENTES PATÓGENOS DE LA SEMILLA

RECOLECCIÓN, PROCESAMIENTO Y ALMACENAMIENTO DE SEMILLAS

La recolección de semillas de áreas o huertos sanos y libres de enfermedades; de árboles, conos o bellotas sanos en el momento adecuado; recolección del árbol y no del suelo o de escondites de ardillas, etc.; el transporte de conos o semillas en recipientes

o bolsas bien aireados, limpios y secos; el evitar el daño a las semillas durante la extracción y su procesamiento; y el uso de condiciones óptimas de extracción y almacenamiento de semillas, todo esto necesita ser estudiado para diferentes especies de árboles forestales, para prevenir infecciones por hongos en las semillas.

TRATAMIENTO DE LA SUPERFICIE

Aunque a veces se ha informado sobre efectos adversos en la germinación de semillas, el tratamiento de semillas con esterilizantes para reducir o eliminar la contaminación fungosa se ha considerado necesario para la producción de plántulas sanas en varios viveros. Para esterilizar semillas de coníferas con una estimulación o retraso mínimo para ellas, se ha recomendado la inmersión de las semillas en detergente comercial seguida de un tratamiento con agua oxigenada de 30% (Gordon, 1967). El tratamiento con agua oxigenada (30% por 45 minutos) mejoró la germinación total de 47 a 80% y de 25 a 61% en las 2 semillas de baja calidad y no estratificadas de *Pinus taeda* (Mason y Van Arsdel, 1978). Se encontró que el tratamiento con agua a 57°C por 10 minutos fue bastante eficaz en eliminar grandes cantidades de hongos transmitidos por la semilla de *Pinus roxburghii* y *P. wallichiana* (Munjal y Sharma, 1976). Delatour *et al.* (1980) también sugirieron un tratamiento remojando en agua caliente (44°C por 8 horas) para matar a *Ciboria batschiana* en bellotas de *Quercus*.

CONTROL QUÍMICO

Cubrir las semillas con un repelente contra aves y pequeños roedores, y un fungicida contra la enfermedad de los almácigos (Damping-Off) ha sido una práctica común en viveros de árboles forestales en muchos lugares. Aunque se ha acumulado mucha literatura sobre el control de hongos en las semillas con tratamiento químico, la mayoría de los estudios se hicieron con coníferas. Se ha encontrado que el tratamiento con ácido sulfúrico de semillas de *Araucaria excelsa*, que se ha indicado contra *Cryptospora longispora* por la reglamentación de cuarentena fue eficaz en erradicar los hongos transmitidos por la semilla pero el ácido fue perjudicial para la germinación de ésta (Khan *et al.*, 1965). Polvo de PCNB de 70 a 75% aplicado a la semilla de balsamina, abetos Fraser y abetos grandes dio un control excelente (100%) de *Rhizoctonia solani* sin ningún daño a las plántulas germinadas. Mittal y Sharma (1981), basándose en sus observaciones de diversas especies de árboles (*Cedrus deodara*, *Eucalyptus citriodora*, *E. hybrid*, *Pinus roxburghii*, *P. wallichiana* y *Shorea robusta*), indicaron que Brassicol, Bavistin SD y Dithane M-45,

como preparativos de semillas, se podrían utilizar para controlar eficazmente la mayoría de los hongos transmitidos por semillas de estas especies de árboles. Para controlar un hongo común, *Aspergillus niger*, en las semillas de *Shorea robusta*, el tratamiento de la semilla con Bavistin SD o Brassicol fue más eficaz (Mittal y Sharma, 1982).

Se ha logrado con éxito el control eficaz de varios hongos, como *Botryodiplodia theobromae*, *Colletotrichum gloeosporoides*, *Fusarium* spp., *Macrophomina phaseolina*, *Pestalotia* sp., *Phoma* sp. y *Phomopsis* sp., en las semillas de *Acacia auriculiformis*, *Albizia* spp., *Gmelina arborea*, *Leucaena leucocephala*, diversas especies *Pinus*, *Pithecelobium dulce*, *Pterocarpus indicus*, *Cedrella odorata* y *Grevillea robusta*, se ha obtenido de manera exitosa mediante el uso combinado de Benlate (0.15%) y Dithane M-45 (0.15%) (Cortiguerra, 1985; Pacho, 1985).

También se ha encontrado que los tratamientos de semillas con aceite, talco y tinte son benéficos pero mucho menos que el tratamiento con Thiram (un fungicida) para el abeto Sitka (*Picea sitchensis*) (Salt, 1967).

Puesto que también se han indicado los efectos perjudiciales de tratamientos químicos de semillas en la germinación de semillas y en la calidad de plántulas (James, 1983), es conveniente que se prueben concentraciones más bajas, que no deberían ser fitotóxicas. Kozlowski (1986) reportó que Captán a concentraciones de hasta 2500 ppm no afectaba la germinación de semillas de *Pinus resinosa*; sin embargo, concentraciones de 500 ppm o mayores dañaban las raíces, tallos y cotiledones dentro de 13 días. El daño a la raíz consistía en el colapso de las células de los pelos radicales, células epidérmicas y células corticales, y el daño al cotiledón incluía el colapso de células epidérmicas y del mesófilo. Cram y Vaartaja (1956) y Vaartaja (1964) hicieron observaciones similares anteriormente.

LEGISLACIÓN

Es necesario un cumplimiento enérgico de las normas sobre semillas, como las Leyes de Semillas y los Programas de Certificación de Semillas para la evaluación de la calidad y manejo, así como los estándares para recolección, extracción, almacenamiento y movimiento de semillas para evitar problemas con éstas.

CONCLUSIÓN

Existe un incremento en la conciencia mundial de que a menos que intensifiquemos nuestros esfuerzos de conservación de genes, reforestación y manejo de bosques intensivo, habrá una seria reducción de los bosques del mundo. Aunque se reconoce la reforestación como una actividad esencial, el abastecimiento adecuado de semillas de alta calidad y de alto potencial genético es con frecuencia un factor restrictivo en varios países. Esto enfatiza la necesidad de contar con una producción organizada e investigación, de semillas para solucionar muchos problemas relacionados con la reforestación.

Se han estudiado muchos hongos en semillas de árboles; éstos varían en distintas especies huéspedes, en distintas regiones y en distintos años. Hasta los efectos perjudiciales a las semillas durante la germinación y su almacenamiento, y a las plántulas en viveros varían en distintas especies huéspedes y ambientes. Con el ambiente favorable en los trópicos, es decir, altas temperaturas atmosféricas junto con una alta humedad, el daño a las semillas y a las plántulas es mayor allí. Factores bióticos como daños causados por ardillas y chinches de la semilla, y factores abióticos como el tiempo y el método de recolección, envío, extracción, procesamiento, pruebas y almacenamiento de semillas, todos afectan la ocurrencia de hongos en semillas. La mejora en estas prácticas, el uso de esterilizantes de superficies y/o fungicidas, y seguir normatividades como la cuarentena ayudarán en el manejo a nivel mundial de semillas.

PARTE II. PRÁCTICA

Australia es el origen de un recurso único y amplio de especies de árboles y arbustos, que han comprobado ser de gran valor para el establecimiento de plantaciones en muchas partes del mundo. Ejemplos incluyen aproximadamente 5 millones de hectáreas de plantaciones de eucalipto de rápido crecimiento en Brasil; el recurso de *Acacia mangium*, al menos 1 millón de hectáreas, establecido recientemente en Indonesia; *Acacia saligna*, plantado de manera extensiva en el norte de África y el Medio Oriente como un árbol de forraje; *Acacia coleii*, plantados alrededor de aldeas en Nigeria en condiciones semiáridas para proporcionar semillas comestibles para complementar dietas deficientes (Harwood, 1994), y las plantaciones extensivas de *Casuarina equisetifolia* en bordes de playas arenosas del sur de China y Vietnam para protección contra tifones y una gama amplia de beneficios maderables y no maderables (Nguyen, 1996).

Aunque los árboles nativos de Australia, especialmente eucaliptos, se han cultivado como especies exóticas por más de un siglo, el área de plantaciones se ha expandido rápidamente durante los últimos 30 años. Esta expansión ha sido impulsada por el desarrollo de pulpa de madera dura como un producto internacional principal para satisfacer la creciente demanda de papel, y la adopción difundida de árboles australianos para silvicultura comunitaria en Asia y en partes de África. Habiéndose desarrollado en un continente caracterizado por climas extremos y suelos poco fértiles, los árboles nativos de Australia han demostrado estar bien adaptados para cultivo como árboles de usos múltiples en suelos degradados y proporcionan una amplia gama de productos incluyendo madera, postes, combustible y aceites.

El Centro Australiano de Semillas de Árboles (CASA), el cual es parte de Silvicultura y Productos Forestales (CSIRO), ha operado por 35 años como un banco nacional de semillas, proporcionando semillas a investigadores en Australia y en más de 100 países. La semilla se origina en bosques naturales pero durante la última década el CASA ha estado complementando estas colecciones con semillas de huertos semilleros. Se han establecido huertos semilleros en climas tropicales y templados de Australia, así como en otros países en el sur y en el sureste de Asia y Oceanía, en colaboración con una amplia gama de agencias.

En 1987 el CASA inició investigaciones para estudiar la presencia de hongos patógenos en semillas

almacenadas. Aunque las semillas enviadas al extranjero por el CASA son tratadas habitualmente para satisfacer los requisitos fitosanitarios del país receptor, había poca información sobre la patología de semillas de los tres géneros nativos australianos más importantes cultivados en plantaciones, de manera doméstica y en el extranjero, específicamente *Eucalyptus*, *Acacia* y *Casuarina*.

Esta contribución al capítulo sobre patología de semillas analiza la literatura mundial sobre éste tema de aquellos eucaliptos, acacias y casuarinas que se cultivan en escala significativa como especies para plantaciones en los trópicos, y realiza algunos temas relacionados con cuarentena y el movimiento internacional de agentes patógenos.

HONGOS DE ALMACENAMIENTO Y AGENTES PATÓGENOS TRANSMITIDOS POR LAS SEMILLAS

La mayoría de las semillas llevan esporas de diversos hongos, en la superficie o dentro de los tejidos, y se han reportado la existencia de cantidades como 150,000 esporas por semilla de árbol (Anderson, 1986). Algunos hongos transmitidos por semillas pueden ocasionar la muerte de éstas así como de plántulas mientras que otros hongos, por ejemplo especies de *Aspergillus*, *Penicillium*, *Chaetomium*, *Rhizopus* y *Trichoderma*, que son los géneros aislados con más frecuencia de muestras de semillas de una gama amplia de especies (Mohanam y Sharma, 1991; Yuan *et al.*, 1990), que son saprófitos. Si se almacenan inadecuadamente, el crecimiento de hongos saprofitos en semillas puede reducir drásticamente la viabilidad, pero con pocas excepciones, como por ejemplo *Aspergillus niger* (Yuan *et al.*, 1997), raramente están implicados en provocar la muerte de plántulas.

Gran parte de la literatura sobre hongos transmitidos por la semilla de estos tres géneros de árboles, consiste en listas de especies de hongos con poca información sobre su estado patogénico. Hay relativamente pocos informes en la literatura donde el aislamiento de agentes patógenos putativos de la semilla de eucaliptos, acacias y casuarinas, han sido complementados con pruebas de inoculación para establecer su patogenicidad. Algunos ejemplos donde esto se ha llevado a cabo incluyen Bhawani y Jamaluddin (1995) quienes hicieron pruebas de la patogenicidad de *Curvularia lunata* a *Acacia nilotica*; Harsh *et al.* (1992) quienes encontraron que un *Verticillium* sp. presente en muestras de semillas

causaba la enfermedad de los almácigos (Damping-Off); post-emergencia en plántulas; Saxena (1985) que investigó la mortandad de plántulas de *Eucalyptus* sp.; y Yuan *et al.* (1990) que aislaron 25 géneros de hongos representando por lo menos 38 especies de lotes de semillas de *Acacia* spp., *Casuarina* spp. y *Eucalyptus* spp., y examinaron la patogenicidad de 14 especies de hongos inoculando *Acacia auriculiformis*, *Casuarina cunninghamiana* y *Eucalyptus camaldulensis*. Un estudio similar se llevó a cabo de manera subsecuente en 10 lotes de semillas de *E. pellita*, una especie de árbol de creciente importancia para plantaciones en los trópicos húmedos (Yuan *et al.*, 1997).

MICROFLORA DE LA SEMILLA DE EUCALIPTO Y AGENTES PATÓGENOS TRANSMITIDOS POR LA SEMILLA

Listas de hongos aislados de muestras de semillas de eucalipto con frecuencia se incluyen con registros de una gama de otras especies de árboles tropicales (Cuadro 1). Los ejemplos incluyen Mohanan y Sharma (1991), quienes también resaltaron temas de recolección, procesamiento, almacenamiento de semillas, pruebas de calidad, su tratamiento y certificación, e indicaron dónde se necesitaban mejoras; Agmata (1979), quien proporcionó la primera lista de hongos transmitidos por semillas de árboles en las Filipinas; Mittal *et al.* (1990), quienes recopilaban una lista mundial de verificación de microorganismos asociados con semillas de árboles; y Richardson (1983) quien proporcionó una lista de enfermedades transmitidas por la semilla. Sharma y Mohanan (1980), Tiwari y Sharma (1981) y Reddy *et al.* (1982) proporcionaron listas de micoflora de semillas sólo para *Eucalyptus* spp.

Varios autores han demostrado la patogénesis de hongos transmitidos por la semilla, ya sea por aislamiento de agentes patógenos putativos provenientes tanto de semillas como de plántulas marchitas, o por estudios de inoculación. Mittal (1986) y Mittal y Sharma (1982) estudiaron la micoflora de un híbrido de *Eucalyptus* (predominantemente *E. tereticornis*) y *E. citriodora* (sinonimia de *Corymbia citriodora*) y también las maneras de controlar especies patogénicas de hongos. Saxena (1985) detectó 30 especies de hongos en la semilla de *E. grandis* y relacionó la mortandad de las plántulas a la micoflora de la semilla, y Michail *et al.* (1986) informaron sobre la enfermedad de los almácigos (Damping-Off) de post-emergencia de *Eucalyptus* spp. causada por fusarium y su control. Cuatro especies patogénicas

potenciales, *Aspergillus niger*, *Fusarium* sp., *Penicillium canadense* y *Rhizopus oryzae*, se encontraron en las semillas de *Eucalyptus citriodora* (Mittal y Sharma, 1982). Drake (1974) encontró que una especie de *Ramularia* infectó las cápsulas cerradas de *E. crebra* y *E. melanophloia* mientras que todavía estaban en el árbol, y causó hasta 50% de esterilidad.

Yuan *et al.* (1990) inocularon la semilla de *E. camaldulensis* con 14 agentes patógenos putativos aislados de la semilla, registrando la emergencia de plántulas comparada con los controles. Todos los hongos excepto *Botrytis cinerea* y *Cytospora* sp., redujeron la emergencia, con *Fusarium*, *Curvularia* y *Pestalotiopsis* spp. siendo estos los más patogénicos. En un estudio más reciente con *Eucalyptus pellita* (Yuan *et al.*, 1997), *Aspergillus niger*, *Dreschlera australiensis*, *Harknessia fumaginea* y *Pestalotiopsis disseminata*, todos redujeron la germinación y/o provocaron mortandad de las plántulas post-emergencia comparada con los controles. *Coniella australiensis*, un agente patógeno difundido de hojas de eucaliptos, también fue aislado de la semilla por primera vez. Se indicó que estos hongos pueden haberse originado del desperdicio de hojas dentro de las muestras y que tal tejido ofrece un posible medio para la propagación de agentes patógenos foliares y del tallo con semilla.

RIESGOS DE LA PROPAGACIÓN DE AGENTES PATÓGENOS CON GERMOPLASMA DE EUCALIPTO

En una publicación que traza las pautas técnicas para el movimiento seguro de germoplasma de *Eucalyptus* (Ciesla *et al.*, 1996), fueron enumerados 32 hongos patogénicos como hongos asociados con la semilla de eucalipto. Una lista revisada se da en el Cuadro 1. Todos estos hongos son generalmente considerados como distribuidos ampliamente desde el punto de vista geográfico, y la presencia de tales agentes patógenos en lotes de semillas representa poco en cuanto a riesgo de cuarentena. Agentes patógenos foliares, como *Mycosphaerella* spp., *Kirramyces* spp. y *Aulographina* sp. (que son agentes patógenos especializados encontrados en muchas partes del mundo donde se cultiva el eucalipto) estaban ya sea ausentes de los lotes de semillas o no fueron detectados. Se puede suponer razonablemente que estos agentes patógenos se han originado en Australia y que se han propagado internacionalmente con semillas o material vegetativo, quizás hace muchas décadas.

Cuadro 1. Hongos patógenos asociados con Semillas Tropicales de Eucalipto

Hongo	Huésped	País	Referencia(s)
<i>Botryodiplodia</i> sp.	<i>Eucalyptus grandis</i>	Uruguay	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Botrytis cinerea</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>Colletotrichum</i> sp.	<i>E. citriodora</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>Coniella australiensis</i>	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Curvularia eragrostidis</i>	<i>E. alba</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>C. fallax</i>	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>C. geniculata</i>	<i>E. tereticornis</i>	India	Reddy <i>et al.</i> , 1982
<i>C. inequalis</i>	<i>E. citriodora</i>	India	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>C. lunata</i>	<i>E. camaldulensis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. grandis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. tereticornis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. globulus</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. camaldulensis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>E. grandis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>C. pallescens</i>	<i>E. alba</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. camaldulensis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. robusta</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. globulus</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>C. pubescens</i>	<i>E. citriodora</i>	India	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>C. senegalensis</i>	<i>E. camaldulensis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>E. nitens</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>C. verruculosa</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>Cylindrocladium clavatum</i>	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>Drechslera australiensis</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>D. halodes</i>	<i>E. saligna</i>	India	Reddy <i>et al.</i> , 1982
	<i>E. tereticornis</i>	India	Reddy <i>et al.</i> , 1982
<i>D. rostrata</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>Fusarium equiseti</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. deglupta</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. moniliforme</i>	<i>E. camaldulensis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. grandis</i>	Uruguay	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. oxysporum</i>	<i>E. deglupta</i>	Tailandia	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. poae</i>	<i>E. alba</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>F. semitectum</i>	<i>E. camaldulensis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. camaldulensis</i>	Egipto	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. solani</i>	<i>E. citriodora</i>	India	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Fusarium</i> sp.	<i>E. camaldulensis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Harknessia fumaginea</i>	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>H. hawaiiensis</i>	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
	<i>E. tereticornis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1991
<i>Macrophomina</i> sp.	<i>E. camaldulensis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1990
<i>Pestalotiopsis disseminata</i>	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>P. funerea</i>	<i>E. alba</i>	India	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>E. grandis</i>	Uruguay	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>P. mangiferae</i>	<i>E. tereticornis</i>	India	Reddy <i>et al.</i> , 1982
<i>P. neglecta</i>	<i>E. pellita</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Phomopsis</i> sp.	<i>E. citriodora</i>	India	Mohanani <i>et al.</i> , 1991
<i>Ramularia</i> sp.	<i>E. crebra</i>	Australia	Drake, 1974
	<i>E. melanophloia</i>	Australia	Drake, 1974
<i>Verticillium albo-atrum</i>	<i>E. grandis</i>	India	Mohanani <i>et al.</i> , 1991
<i>Verticillium</i> sp.	<i>E. grandis</i>	Uruguay	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>E. hybrid</i>	India	Harsh <i>et al.</i> , 1992

Otra posibilidad es que los agentes de hongos patógenos de Myrtaceae, que se cultivan ampliamente como plantas de cultivo, Ej. Guayabo y Clavero; o forman parte de la flora autóctona, Ej. en el sudeste de Asia, Sudamérica y África; pudieran adaptarse como agentes patógenos de eucaliptos y puedan presentar una amenaza al amplio espectro de vegetación nativa si se introduce en Australia. La ocurrencia de roña del guayabo, *Puccinia psidii*, en eucaliptos en el Sur y Centro de América (Ferreira, 1983) ha creado un riesgo particular puesto que el hongo es dañino a las plantaciones de eucalipto. Hay controles estrictos establecidos que rigen la importación de semilla de eucalipto a Australia desde Sudamérica.

MICROFLORA DE LA SEMILLA DE ACACIA Y AGENTES PATÓGENOS TRANSMITIDOS POR LA SEMILLA

Como se ha indicado anteriormente para eucalipto, registros de la micoflora de semillas de *Acacia* spp. se combinan comúnmente con listas para otras especies de árboles (Dayan, 1986). En un informe reciente sobre encuestas en enfermedades para acacias tropicales, realizado por Old *et al.* (1997b) se hace alguna referencia a enfermedades de plántulas, resaltando aquéllas registradas en Tailandia (Pongpanich, 1997), pero el énfasis del informe está en enfermedades de plantaciones y rodales nativos. Hay muy pocos informes en la literatura de hongos transmitidos por la semilla que causan enfermedades de plántulas de acacia. Bhawani y Jamaluddin (1995) han indicado que *Curvularia lunata* causa necrosis del tallo en plántulas de *A. nilotica*. Este hongo ha sido registrado anteriormente en la semilla de *A. auriculiformis* y recientemente de *A. crassicarpa* y *A. aulacocarpa*. Varios de los agentes patógenos registrados por Mohanan y Sharma (1988) provocan enfermedades en acacias exóticas en la India, y son organismos putativos transmitidos por la semilla. El Cuadro 2 enumera especies de plantas patogénicas indicadas en lotes de semillas de acacias tropicales.

Yuan *et al.* (1990) inocularon *A. auriculiformis* con los mismos 14 hongos transmitidos por la semilla utilizados para inocular semillas de eucalipto, con resultados similares. *Fusarium* spp., *Dreschlera* sp., *Curvularia* spp. y *Pestalotiopsis* spp., causaron el tizón de pre-emergencia más severo de las plántulas inoculadas. Un estudio no publicado sobre la micoflora de semillas de *A. aulacocarpa*, *A. auriculiformis*, *A. crassicarpa* y *A. mangium* por Yuan *et al.* (1997) ha indicado la presencia de *Botryodiplodia* (sinonimia *Lasiodiplodia*) spp., *Curvularia* spp., *Dreschlera* spp., *Fusarium* spp. y *Pestalotiopsis* spp.

Las listas de hongos patógenos en árboles de acacia en rodales nativos y plantaciones en el norte de Australia y en la India presentadas por Old *et al.* (1997a) y Sharma y Maria Florence (1997) incluyen especies de *Pestalotiopsis*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Lasiodiplodia* y *Curvularia*, que pueden ser transmitidas por la semilla. Sin embargo, la etiología detallada de las enfermedades de acacias anotadas en ambos informes es en su mayor parte desconocida. Old *et al.* (1997a) dieron una breve relación de un brote grave de enfermedad en *Acacia mangium* en 1992 en el norte de Australia causado por *Cercospora* spp. El patrón de incidencia de la enfermedad indicó que el origen del brote fue en el vivero donde las plántulas se cultivaron, y las plantas que crecieron de semillas importadas de Papua, Nueva Guinea inicialmente mostraron el nivel más alto de la enfermedad. Aunque se presentaron daños severos en varias plantaciones, la enfermedad estaba presente a niveles muy bajos durante el año siguiente y subsecuentemente fue imperceptible. Un análisis detallado de todos los lotes de semilla utilizados en siembras no lograron aislar *Cercospora* sp. (Old *et al.*, 1993). En vista de varios ejemplos bien conocidos de *Cercospora* spp. transmitido por semillas, éste podría haber sido el origen de la enfermedad. Alternativamente, el agente patógeno es nativo y ocurre sin ser descubierto en especies de *Acacia* nativas en la región.

RIESGOS DE LA PROPAGACIÓN DE AGENTES PATÓGENOS DE ACACIA CON GERMOPLASMA

Al igual que con eucaliptos, las especies indicadas hasta ahora en la semilla de acacias tropicales se consideran ya extensamente distribuidas a lo largo de las regiones donde se cultivan acacias tropicales. También, por lo general son agentes patógenos con un amplio espectro de huéspedes. A diferencia de eucaliptos, las semillas de muchas especies de acacia son relativamente grandes (10 mg a 1g) y la presencia de partes florales conservadas, como el arilo ofrece rincones para llevar el crecimiento saprofito de agentes patógenos facultativos. (Cuadro 2).

El informe reciente de un taller internacional sobre enfermedades de acacias tropicales (Old *et al.*, 1997b) dió una relación del estado de una gama de agentes patógenos y las enfermedades que causan en Australia, India y el Sudeste de Asia. El incentivo para el taller fue la rápida expansión de plantaciones de acacias tropicales, especialmente en Indonesia, Malasia y Tailandia. Cada año, varias toneladas de semillas de *A. mangium*, la especie cultivada más extensamente, se recolectan de rodales nativos o

huertos semilleros y se envían entre países de la región. Parece haber poca duda que esta práctica lleva un riesgo significativo de transportar los agentes patógenos en la semilla o desperdicios asociados con la planta. La práctica de sumergir semillas en agua hirviendo antes de la siembra para romper la latencia puede reducir la probabilidad de que se propaguen contaminantes fortuitos, pero hay una necesidad urgente de más información sobre las enfermedades de estas especies y las posibilidades de que se propaguen al ser transmitidas por las semillas.

MICROFLORA DE LA SEMILLA DE CASUARINA Y AGENTES PATÓGENOS

Hay muy poca información en la literatura sobre enfermedades transmitidas por la semilla de *Casuarina* spp. tropical. Mittal *et al.* (1990) enumeraron 18 hongos asociados con *C. equisetifolia*, 10 de los cuales son agentes patógenos putativos (Cuadro 3). Sahai y Mehrotra (1982) examinaron la micoflora de semillas de árboles forestales incluyendo *Casuarina* (especie no expresada), pero solamente una de aquellas anotadas (*Fusarium semitectum*) puede considerarse como agente patógeno putativo. Yuan *et al.* (1990) sacaron muestras de la micoflora de semillas de *C. equisetifolia* pero anotaron solamente cuatro agentes patógenos reconocidos, incluyendo *Aspergillus niger*, *Botrytis cinerea*, *Curvularia senegalensis* y *Pestalotiopsis* spp., *Alternaria alternata* y *Phoma* spp., siendo aisladas de *Casuarina cunninghamiana*. Los resúmenes más útiles de enfermedades de *Casuarina* son aquéllos de Mohanan y Sharma (1989, 1993). En su publicación más reciente indicaron que la información sobre enfermedades de plántulas en la India es escasa, a pesar de que se han cultivado plántulas de casuarina en ese país por casi un siglo. Ellos indicaron que los agentes patógenos transmitidos por el suelo *Rhizoctonia solani* y *Macrophomina phaseolina* son los principales agentes patógenos de plántulas. De éstos, se ha indicado que *M. phaseolina* es transmitido por la semilla pero es un hongo muy común transmitido por el suelo con una distribución geográfica muy amplia, causando la conocida podredumbre carbonosa de la raíz en muchas especies de árboles (Srivastava y Kalyani, 1990).

De mayor interés para la patología de semillas es la anotación por Mittal *et al.* (1990) de *Phomopsis casuarinae* como transmitido por la semilla. Agente patógeno bien conocido, identificado anotado en Portugal (Dos Santos, 1966) y en India (Mohanan y Sharma, 1993). El hongo causa cancro en el tallo y

lesiones foliares, y es probablemente más grave en árboles estresados, compartiendo esta característica con *Botryosphaeria* spp. (Pongpanich *et al.*, 1996) y *Trichosporum vesiculosum* (Mohanan y Sharma, 1993, Narayanan *et al.*, 1996). El Cuadro 3 presenta una lista de enfermedades de Casuarina para las cuales se ha establecido o se puede deducir una asociación con semillas.

RIESGOS DE LA PROPAGACIÓN DE AGENTES PATÓGENOS CON GERMOPLASMA DE CASUARINA

Una de las enfermedades más significativas de *Casuarina equisetifolia* es el agente patógeno *Trichosporum vesiculosum* (*nom. illegit*) que causa ampolla en la corteza. El estado de este organismo como agente patógeno ha sido cuestionado (Boa y Ritchie, 1995). Sin embargo, Narayanan y Sharma (1996) y Narayanan *et al.*, (1996) resumieron la información disponible que fuertemente indica que el hongo es un agente patógeno dañino de árboles estresados. El hongo se propaga por medio de la producción de cantidades muy grandes de esporas de hollín dentro de ampollas debajo de la corteza externa, las cuales se abren para liberar las esporas. La etiología de la enfermedad no se comprende perfectamente, pero es probable que la infección de la herida sea la principal forma de propagación con más movimiento dentro de un rodal afectado por contacto de raíz con raíz (Narayanan *et al.*, 1996).

Cuadro 2. Hongos Patogénicos asociados con Semillas de Acacias Tropicales.

Hongo	Huésped	País	Referencia(s)
<i>Botryodiplodia theobromae</i>	<i>Acacia confusa</i>	Filipinas	Agmata, 1979
(syn. <i>Lasiodiplodia theobromae</i>)	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Chalermpongse <i>et al.</i> , 1984
<i>Botryodiplodia</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	<i>A. auriculiformis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1988
<i>Colletotrichum</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
<i>Curvularia brachyspora</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Chalermpongse <i>et al.</i> , 1984
<i>C. eragrostidis</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>C. lunata</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>A. catechu</i>	India	Vijayan, 1988
	<i>A. confusa</i>	Filipinas	Agmata, 1979
	<i>A. crasscarpa</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>C. pallescens</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>C. senegalensis</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Curvularia</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
<i>Cylindrocladium</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
<i>Diplodia</i> sp.	<i>A. crasscarpa</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Drechslera</i> spp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
	<i>A. crasscarpa</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Fusarium equiseti</i>	<i>A. catechu</i>	India	Vijayan, 1988
<i>F. moniliforme</i>	<i>A. raddiana</i>	Israel	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. oxysporum</i>	<i>A. catechu</i>	India	Vijayan, 1988
<i>F. semitectum</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>A. auriculiformis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1988
	<i>A. modesta</i>	India	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. solani</i>	<i>A. catechu</i>	India	Vijayan, 1988
	<i>A. holosericea</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Fusarium</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Hansfordia</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
<i>Helminthosporium</i> sp.	<i>A. mearnsii</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Lasiodiplodia</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997
<i>Pestalotia</i> sp.	<i>A. mearnsii</i>	China	Liu, 1988
<i>Pestalotiopsis disseminata</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>P. neglecta</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>P. phoenicis</i>	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1997
<i>Pestalotiopsis</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Phoma</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	India	Mathur, 1974
	<i>A. auriculiformis</i>	India	Mohanani y Sharma, 1988
	<i>A. confusa</i>	Filipinas	Agmata, 1979
	<i>A. modesta</i>	India	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>A. raddiana</i>	Israel	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>Acacia</i> sp.	Egipto	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Phomopsis</i> sp.	<i>A. auriculiformis</i>	Tailandia	Pongpanich, 1997

Hasta 1994 el hongo se conoció como un agente patógeno de la casuarina solamente en la India (Bakshi, 1951) y en Mauricio (Orian, 1961). Sin embargo, la enfermedad de ampolla en la corteza se encontró en el centro de Vietnam (Sharma, 1994) y se identificó en dos lugares en Tailandia en 1995, en siembras duplicadas de una prueba internacional de procedencia de *Casuarina* (Pongpanich *et al.*, 1996). La semilla para esta prueba se había originado en muchos países, incluyendo India, y aunque no hay información en cuanto al origen del brote, es posible que el hongo sea transmitido por la semilla. *Trichosporum vesiculosum* no se detectaría con métodos de pruebas de semillas normales; sin embargo, su fecundidad indica que una contaminación casual de la semilla podría haber sido el origen de la aparición simultánea de esta enfermedad en dos lugares en Tailandia separados

aproximadamente por 200 km. Se necesita más investigación sobre este agente patógeno para determinar sus afinidades taxonómicas, su estado patogénico y la etiología de la enfermedad ampolla en la corteza. Hasta que haya más información disponible sería imprudente pasar por alto la posibilidad de que la enfermedad pueda ser transmitida por la semilla (Cuadro 3).

Cuadro 3. Hongos patógenicos asociados con Semillas de Casuarina Tropical

Hongo	Huésped	País	Referencia(s)
<i>Botryodiplodia theobromae</i>	<i>Casuarina equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Botryodiplodia</i> sp.	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Curvularia brachyspora</i>	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>C. lunata</i>	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>C. equisetifolia</i>	Tailandia	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>C. pallescens</i>	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>C. senegalensis</i>	<i>C. equisetifolia</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Fusarium moniliforme</i>	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>F. semitectum</i>	<i>Casuarina</i> sp.	India	Sahai, 1982
<i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Pestalotia</i> sp.	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
<i>Pestalotiopsis</i> sp.	<i>C. equisetifolia</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
	<i>C. cunninghamiana</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Phoma</i> sp.	<i>C. equisetifolia</i>	Filipinas	Mittal <i>et al.</i> , 1990
	<i>C. cunninghamiana</i>	Australia	Yuan <i>et al.</i> , 1990
<i>Phomopsis casuarinae</i>	<i>C. equisetifolia</i>	India/Australia	Bose, 1947

ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA

ARIEL E. LUGO Y JESS K. ZIMMERMAN

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Puerto Rico y La Universidad de Puerto Rico, Puerto Rico, respectivamente

Las investigaciones sobre la ecología de las historias de vida (o ciclo de vida) de árboles tropicales, se ha quedado rezagada con relación a la de otras plantas, particularmente de árboles de zonas templadas. En los trópicos, la investigación sobre la historia de vida ha seguido dos líneas: la demografía y la sucesión. Comparados con los árboles de las zonas templadas, los árboles tropicales (*sensu lato*) parecen tener un período más corto para la primera reproducción y un período de vida más corto. Poner en claro las estrategias de historia de vida de especies de los bosques tropicales es intimidante, debido a que la dependencia tradicional en el comportamiento entre la semilla y la plántula es inadecuada, y es necesario un análisis completo de la historia de vida para cada especie, antes de definir los grupos apropiadamente. Análisis del comportamiento de las semillas, plántulas y árboles jóvenes de tierras bajas húmedas o bosques húmedos sugieren dos grupos de especies: pioneras y no pioneras (o especies clímax). Para la mayor parte de los árboles (no pioneros), la supervivencia de los adultos contribuye más a su estado físico que al número de semillas y plántulas que ellos producen, o la rapidez de su crecimiento. Para las especies pioneras, es afectada mayormente por el banco de semilla y el crecimiento de juveniles.

Dado que las especies de árboles y condiciones ambientales en los trópicos son diversas, es necesaria una mayor investigación para ratificar esta opinión. Divisiones posteriores de historias de vida de especies no pioneras, mediante grupos funcionales, ha demostrado dificultad ya que parecen existir entre las especies características continuas.

La formación de brechas por árboles caídos ha sido enfatizado como el mayor evento alterador en el ciclo de vida de los árboles de bosques tropicales húmedos y lluviosos; estas brechas existen en la parte crítica de las etapas de desarrollo. La luz incidental y, en una menor extensión, los nutrientes, son los factores más importantes para el crecimiento de individuos a través de las brechas o dentro de un dosel cerrado. En los bosques secos, el agua es más importante que la luz como factor determinante del éxito de los individuos. Algunas características del ciclo de vida relacionadas con especies de árboles de bosques secos son, semillas pequeñas, dormancia de la semilla relacionada con la humedad, dependencia de raíces o retoños en el tallo para la regeneración, sincronía de los procesos de crecimiento y reproducción, poca abundancia de plántulas, banco de semillas reducido y alta densidad de tallos.

Grandes disturbios y poco frecuentes como los huracanes, introducen instantáneamente condiciones extremas las cuales alteran significativamente las etapas del ciclo de vida de algunos árboles tropicales. La formación de retoños, de uniones de árboles, individuos pequeños, corto período de vida, los cambios rápidos en la adaptabilidad a la sombra o sol, el establecimiento explosivo de poblaciones de plántulas, la proporción acelerada de productividad primaria y ciclo de nutrientes, y el incremento abundante de especies dependientes de las brechas en el dosel, son ejemplos de características de la historia de vida en áreas de disturbios frecuentes. En sitios degradados, como aquellos con frecuentes deslizamientos de tierra o afectados por las actividades humanas, se regeneran exitosamente diferentes grupos de especies incluyendo diferentes formas de vida y una fracción mayor de especies invasoras. Estas diferencias sugieren que otro grupo de características de la historia de vida se requieren para poder subsistir en estos ambientes extremos. Es necesaria una mayor investigación para tener una idea clara de la diversidad de estrategias en la historia de vida de árboles tropicales.

INTRODUCCION

La mayoría de las comunidades de plantas son sucesionales y cada especie está sentenciada a extinguirse localmente; las dos estrategias de “escaparse a otro lugar” o “esperar hasta que el habitat correcto aparezca” son dos formas alternativas para sobreponerse al deterioro del habitat local. (Harper, 1977).

Con estas palabras Harper presenta las opciones disponibles para la mayoría de plantas, incluyendo a los árboles de bosques tropicales. El desafío para los científicos es determinar cual planta sigue cual estrategia; describir las variaciones en sus respuestas a las condiciones cambiantes y examinar los fenómenos de la historia de vida en la búsqueda de patrones de respuestas, que puedan ser usados para categorizar las especies y mejorar la capacidad de manejo de los bosques tropicales. Desafortunadamente, el entendimiento ecológico de los bosques tropicales es reducido; en parte debido a que son demasiado complejos. La complejidad de los bosques tropicales viene de la gran concentración de árboles por unidad de área y la amplia diversidad de condiciones ecológicas que caracterizan las latitudes tropicales. En proporción, los árboles tropicales se enfrentan a una mayor competencia biótica y de variedad de clima que las especies en zonas templadas o boreales. El como describir la historia de vida (ciclo de vida) de tantas especies creciendo en

diferentes condiciones climáticas y edáficas es un reto para los ecólogos y silvicultores tropicales.

Un análisis cuantitativo de la historia ecológica de las plantas fue formalizado por Pelton (1953). Antes de ésta síntesis, se había dado poca importancia al enfoque de las plantas desde el punto de vista demográfico y poblacional, con relación a las poblaciones animales o de las comunidades de plantas (Harper, 1967; Hubbell y Werner, 1979; McCormick, 1995). Además, el estudio de la historia de vida de árboles tropicales se ha quedado atrás en relación a los árboles de zonas templadas. En las 892 páginas de revisión de Harper (1977), menos de 30 páginas contienen alguna referencia a especies de árboles tropicales, y la mayor parte de ésta información está relacionada con la dispersión de las semillas y su depredación. Desde 1977, muchos estudios se han enfocado a la regeneración de los árboles en brechas del dosel de bosques tropicales de tierras bajas y húmedas; pero pocos estudios han enfatizado la historia de vida completa de árboles en bosques tropicales y bosques secos en particular (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996; Clark y Clark, 1992; Garwood, 1989; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; McCormick, 1995; Putz y Brokaw, 1989; Swaine y Lieberman, 1987; Whitmore, 1984a, 1984b; Zimmerman *et al.*, 1984).

Swaine *et al.* (1987b), observaron que la mayoría de los estudios tropicales no duraban lo suficiente para considerar la longevidad de los árboles. En Puerto Rico, con algunos de los sitios más grandes en los neotrópicos, existen en la actualidad anotaciones cubriendo más de 60 años de ocurrencia de huracanes catastróficos (Lugo *et al.*, 2000). La situación se agrava con la dificultad para determinar la edad de los árboles de los trópicos. (Bormann y Belyn, 1981). Wyatt-Smith (1987) se lamentan de la poca información sobre la dinámica poblacional de árboles tropicales y agregan que muchos de los estudios a largo plazo en el trópico, se enfocan a árboles de diámetro normal > a 10cm. La regeneración y el establecimiento a través de plántulas y las fases de árboles jóvenes al igual que las fases durante la floración y la frutificación, recibieron menor atención. El enfatiza que el entendimiento de la dinámica de los árboles mayores de cualquier especie, requiere del estudio de las fases de establecimiento y regeneración. Esta necesidad existe a pesar de que la representación de la historia ecológica de vida de las especies de árboles tropicales, se ha enfocado normalmente en las respuestas a corto plazo de las semillas y las plántulas (Ej. Swaine y Whitmore, 1988).

Nuestra revisión de la literatura expone dos líneas complementarias a la investigación sobre la historia

de vida en bosques tropicales. Una visión es la demografía, con un enfoque específico en especies individuales (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996; Hubbell y Foster, 1990; McCormick, 1995; Silvertown *et al.*, 1993). Esta investigación puede ser comprensiva, basada en una población o fragmentada, enfocada en uno o varios aspectos del ciclo de vida de un solo árbol. Una segunda línea de investigación es la sucesión, que se enfoca sobre la función de la comunidad y los medios para entender el rol de las poblaciones de árboles en la sucesión (Bazzaz y Pickett, 1980; Clark y Clark, 1992; Ewel, 1980; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; Richards, 1964). A pesar de que las técnicas demográficas son usadas, ésta investigación selecciona grupos de especies con el objetivo de catalogar grupos funcionales de acuerdo a su papel en la sucesión. En nuestra revisión, primero ponemos la investigación de la historia de vida de árboles tropicales en el contexto de los estudios de la historia de vida en otros grupos de plantas, y luego presentamos la información sobre la historia de vida de acuerdo a varias líneas de investigación. Terminamos con una revisión de la historia de vida ecológica en bosques sometidos a grandes disturbios poco frecuentes, limitaciones en la cantidad de agua y otros estresores ecológicos. Nuestro objetivo es presentar el paradigma de la investigación sobre historia de vida ecológica de árboles tropicales y en donde sea posible, proponer mejoras para estos paradigmas basados en las experiencias en el Caribe. A través de esta revisión, señalamos la necesidad de investigación que soporte mejoras de los modelos de la historia de vida de árboles tropicales.

PARÁMETROS DE ÉSTA REVISIÓN

ADVERTENCIAS Y DEFINICIONES

La literatura tiende a generalizar sobre los trópicos, particularmente a través de comparaciones con condiciones en los climas templados (Lugo y Brown, 1991). Estas generalizaciones son útiles, pero pueden llevar a callejones sin salida y/o mitos por dos razones. Primero, la falta de consistencia en el uso de la terminología como son tropical, bosques tropicales, bosques lluviosos, bosques primarios y bosques secundarios (Brown y Lugo, 1990; Lugo y Brown, 1991). Los lectores no pueden estar seguros a que condiciones ambientales o del estado de los bosques se están refiriendo sin una definición precisa de éstas condiciones. Segundo, la gran riqueza de especies y la diversidad de formas de vida que tipifican los trópicos, hacen que existan excepciones para la mayoría de estas generalizaciones. En ésta revisión, mantenemos la terminología sobre los tipos de bosques usadas en el artículo original siempre

que nos referimos a los hallazgos expresados en dicho artículo, y la terminología de Holdridge (1967) cuando expresamos nuestro punto de vista.

El término “disturbios grandes e infrecuentes” es usado aquí *sensu* Romme *et al.* (1998):

Disturbios grandes e infrecuentes se definen como aquellos cuya intensidad excede la intensidad en la cual un umbral ocurre en la curva de respuesta [de los parámetros del ecosistema], y que son estadísticamente infrecuentes.

Ejemplos de estos disturbios son huracanes con cierta intensidad por encima del promedio, grandes inundaciones, fuertes e intensos fuegos y derrumbamientos de tierra que exceden ciertos volúmenes y puntos críticos y, sequías extremas.

MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA

La historia de vida es definida como los cambios combinados en expectativas para promover la vida y reproducción de un organismo cuando madura o crece. Se asume que las historias de vida se producen en respuesta al ambiente del organismo; las tácticas de la historia de vida son las características individuales de la historia de vida que seleccionan a favor o en contra de dicho organismo. La manera en que la selección y las tácticas de la historia de vida evolucionen, depende de los intercambios específicos de esas especies entre las diferentes tácticas (esto es, reproducción vs supervivencia). Lewontin (1965) mostró la evolución del ciclo de vida usando un modelo gráfico simple, el cual fue incorporado por Harper (1977) en su ciclo de vida idealizado de una planta grande (porción sombreada en la Figura 1). El diagrama del ciclo de vida de Harper muestra el período reproductivo del ciclo de vida que es crítico para el éxito demográfico de las plantas: tiempo antes de la primera reproducción, capacidad de cambio del comienzo del período de fecundidad, tiempo pico de fecundidad, capacidad de cambio del período pico de fecundidad, tiempo en que la fecundidad cesa, capacidad de cambio de tiempo cuando la fecundidad cesa y número total de vástagos producidos.

El período de fecundidad comienza a la edad de la primera reproducción y continúa hasta que la reproducción cesa debido a la senescencia o muerte. La edad de la primera reproducción es el aspecto más crítico de la historia de vida, debido a que el crecimiento de la población es una variable compuesta, tan rápido como el organismo se

reproduzca, tan pronto como la nueva generación estará lista para reproducirse y agregar más individuos a la población. Los árboles se reproducen de manera relativamente tardía comparadas con otras plantas a cambio de crecimiento temprano (Sterns, 1992). La reproducción es imposible o difícil hasta que se obtiene un tamaño mínimo; por lo que el crecimiento temprano permite al árbol alcanzar el dosel donde es maximizada la reproducción.

La historia de vida puede ser analizada de mejor manera como una tabla de vida, una matriz cuadrada que provee la edad (o tamaño), las probabilidades específicas de muerte y la cantidad de reproducción para cada grupo de edades (o tamaño). Matrices basadas en la edad han sido llamadas matrices de Leslie (Leslie, 1948), en las cuales las únicas entradas que no tienen cero están en la primera fila (fecundidad) y a través de la diagonal (supervivencia). Entradas sin cero reflejan transacciones imposibles como sería el saltar de la edad 7 a la 9 en un sólo paso. Matrices de poblaciones basadas en etapas (poblaciones de transición) han sido llamadas matrices Lefkovich (Lefkovich, 1965), en las cuales cualquier elemento de la matriz puede ser diferente de cero porque cualquier clase puede contribuir a la otra, en el próximo intervalo de tiempo.

Una gráfica del ciclo de vida (Figura 2a) incluye toda la información demográfica relevante de un árbol, la cual se transfiere a una matriz de transición de la población (Figura 2b). La matriz de transición provee información cuantitativa en una base anual para las probabilidades de transición de un estado a otro (Caswell, 1989). Para árboles tropicales, es más apropiado una matriz basada en la etapa o matriz Lefkovich, que una matriz basada en la edad, debido a la dificultad de identificar la edad de los árboles tropicales, y más importante, con excepción de los árboles viejos, el tamaño de un árbol más que su edad determinará de mejor manera su futuro comportamiento.

Las columnas en la matriz de transición indican, para cada etapa, la probabilidad combinada de supervivencia y crecimiento, reducción de tamaño, o de la continuidad en la misma etapa hasta el próximo paso (usualmente de un año) para cada etapa. La producción de semillas (F = fecundidad) está representada en la línea superior (número de semillas producidas por un árbol pequeño promedio o un árbol adulto grande). Las probabilidades de que las semillas se queden en el banco de semilla, una plántula, un árbol joven, y así sucesivamente, están en la diagonal (L). Las posibilidades de supervivencia y crecimiento hacia la nueva etapa se muestran debajo de la diagonal (G) y las posibilidades de una

reducción en tamaño debido a una catástrofe (D), aparecen encima de la diagonal. Cada línea va en dirección inversa, definiendo cada etapa en términos de fecundidad, supervivencia e incremento de la contribución de las etapas, durante los años previos. La matriz tiene gran flexibilidad en términos del tipo de información sobre la historia de vida disponible. Por ejemplo, el crecimiento clonal puede ser indicado con flechas desde cualquiera de las clases de adultos hasta cualquiera de las etapas juveniles, y puede aparecer encima de la diagonal en la matriz de transición (combinada con la D). Con un banco de semillas, o si el banco de semillas no existe en la población por más de un año, entonces la etapa de semilla puede ser omitida (Caswell, 1989; Silvertown *et al.*, 1993); la reproducción es por lo tanto descrita como el promedio de producción de plántulas por cada etapa adulta. Este procedimiento es usado en casos en los que el tiempo de transición de la matriz es de un año.

En términos matemáticos, la transición o proyección de la matriz A provee las contribuciones promedio de un individuo en una etapa particular (j), a otra etapa (i), en un intervalo de tiempo pre-determinado. Cada elemento se expresa como a_{ij} ; estos valores son números enteros en términos de fecundidad; y fluctúan de 0 a 1 en el resto de la matriz. La variedad de medidas de la población se pueden deducir de A (Caswell, 1989). La más importante de estas medidas es λ (λ), la proporción de crecimiento de la población o el cambio en el número de individuos en cada etapa de crecimiento, a través del tiempo (asumiendo que el número relativo de individuos en cada etapa es el mismo a través del tiempo). El valor de λ es importante ya que provee una definición de la idoneidad en estudios evolutivos, esto es, el número esperado de vástagos a ser producidos por un organismo, con un conjunto particular de características, en un ambiente específico. El conjunto de índices que se derivan frecuentemente de A son las elasticidades. La elasticidad (e_{ij}) es la medida de la sensibilidad proporcional de λ , a cambios pequeños en las a_{ij} s, proveyendo de esta manera una medida clara de la importancia relativa de las diferentes etapas de vida para la idoneidad de un organismo. Debido al "cuello de botella" entre las etapas de vida, un incremento de un 10% en la supervivencia de las plántulas no tendrá el mismo efecto que un incremento en un 10% en la supervivencia de adultos, o un 10% de incremento en la fecundidad.

LONGEVIDAD DE LA SEMILLA EN LOS BOSQUES TROPICALES

Para mostrar como las recientes investigaciones están modificando las primeras generalizaciones pantropicales, usaremos la información sobre la longevidad de las semillas. La generalización aceptada es que las semillas de árboles tropicales tienen un periodo corto de viabilidad (Harper, 1977; Mabberley, 1983; Ng, 1983). Muchas especies son aceptadas en esta generalidad, particularmente aquellas en bosques lluviosos típicos, pero muchas de las semillas no tienen periodos cortos de viabilidad y otras semillas presentan algún tipo de latencia (Gómez-Pompa, *et al.*, 1976; Smith, 1970; Whitmore, 1984b). Ng (1980) encontró una reducción exponencial en la relación entre el número de especies y el tiempo requerido para la germinación, en los bosques lluviosos de Malasia, con un 50% de 335 especies, completando su germinación en 6 semanas. Alrededor del 15% de las especies sobrepasaron las 20 semanas antes de que empezaran el proceso de germinación.

Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) encontraron que la cosecha de semillas, la periodicidad de la producción y el número de semillas por fruto varía grandemente, debido a la enorme diversidad de taxa de plantas y las formas de vida en los bosques tropicales. También observaron que las semillas son notoriamente diversas en tamaño, forma, morfología, anatomía, contenido de humedad, tipo de reservas y presencia de compuestos secundarios. También reportaron que el promedio de longevidad de semillas en los bosques tropicales, donde el piso está mojado, oscuro y caliente, puede ser uno de los más cortos entre las comunidades de plantas, debido a que las semillas tienden a germinar inmediatamente después de la dispersión.

Sin embargo, las semillas de especies pioneras en bosques lluviosos muestran una gran longevidad, alcanzando un promedio de retorno de más de un año. En bosques tropicales estacionales, algunas semillas pueden ser liberadas en periodos de baja humedad (semilla dispersadas por el viento como es el caso de *Swietenia macrophylla*), y pueden permanecer latentes hasta que haya humedad disponible. Una gran cantidad de información sobre producción de semillas, tamaño y mecanismos de dispersión están disponibles para los bosques de la Amazonia en Knowles y Parrota (1995, 1997).

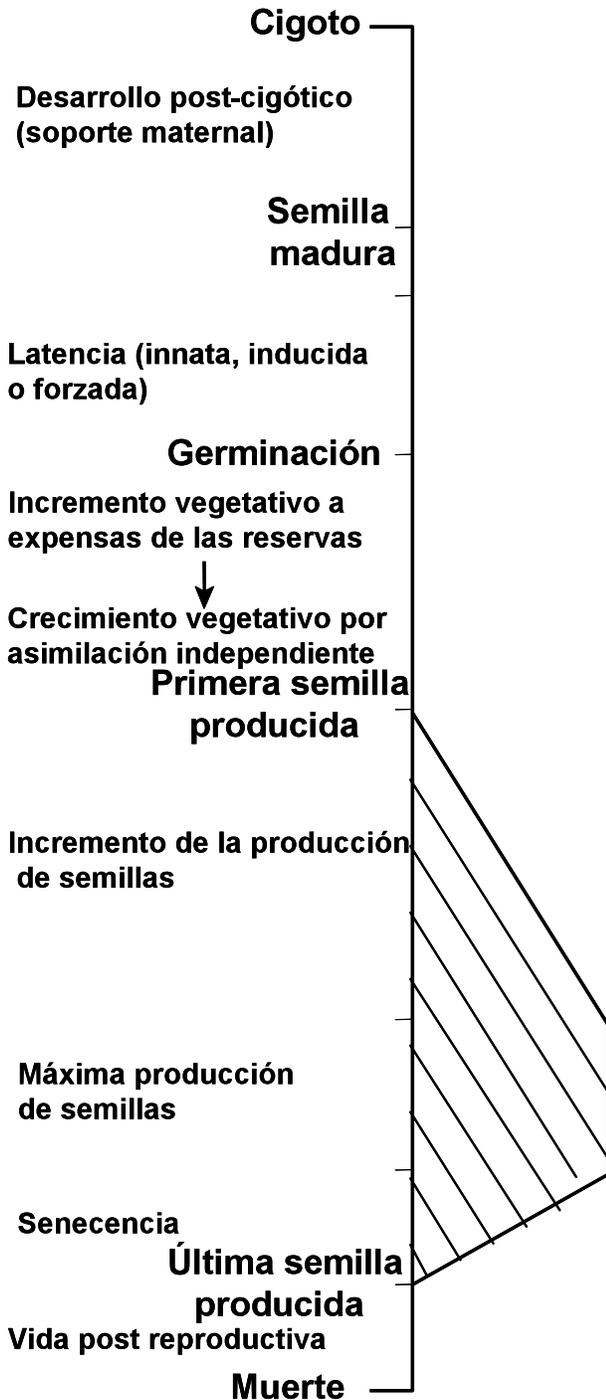


Figura 1. Ciclo de vida idealizado de una planta superior. La porción sombreada representa el patrón de producción y la cantidad total de semillas producidas. Tomado de Harper (1977).

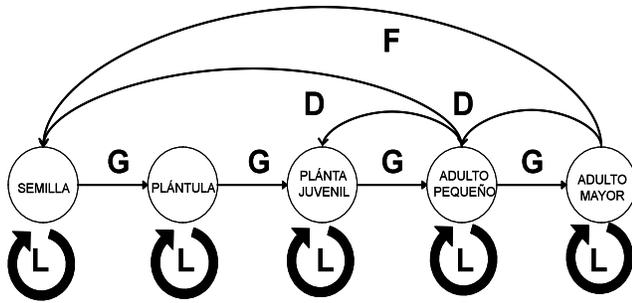


Figura 2a. Modelo del ciclo de vida en cinco etapas (semilla a adulto grande) de un árbol que muestra procesos demográficos críticos (a). L=Supervivencia; G=Crecimiento; D=reducción del tamaño debido a la catástrofe, F=fecundidad por la producción de semillas.

	Año t					
	Semilla	Plántula	Planta juvenil	Adulto pequeño	Adulto mayor	
Año t + 1	Semilla	L			F	
	Plántula	G	L			
	Planta juvenil		G	L	D	
	Adulto pequeño			G	L	D
	Adulto mayor				G	L

Figura 2b. El mismo diagrama en forma de matriz (b) apropiada para el análisis por el método de Power de Caswell (1989). Tomado de Hubbell y Warner (1979).

Los factores que independientemente o en combinación con otros pueden extender la longevidad ecológica de las semillas son: mecanismos de latencia, retrasos en la germinación, metabolismos de interrupción, presencia de una testa dura o impermeable que previene una rápida hidratación y disminuye la depredación, producción abundante de semilla permitiendo a muchas sobrevivir ataques de depredadores y parásitos, así como fuertes defensas químicas contra la depredación y parasitismo. Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) determinaron que las plantas que se han establecido en el piso de bosques inalterados, tienen una latencia menos compleja y mecanismos de dormancia regulados ambientalmente, que aquellas establecidas en brechas diseminadas. Garwood (1989) dió ejemplos de la diversidad de la germinación de semillas y de sus patrones de dispersión, a lo largo de gradientes de estrategias de regeneración, en las tierras bajas tropicales (Tabla 1). Desafortunadamente, la cantidad de información disponible acerca de la fisiología de la latencia de las semillas en los bosques tropicales es muy limitada, para permitir generalizaciones relacionadas con los mecanismos para diferentes grupos ecológicos de plantas.

Tabla 1. Distribución esperada de estrategias de los bancos de semillas entre las estrategias de regeneración, basadas en la distribución de la conducta de geminación y frecuencia de dispersión. (Fuente: Garwood, 1989).

Estrategia del banco de semilla	Estrategia de Regeneración ^a			
	Especies de maleza	Pioneras de vida corta	Pioneras de vida larga	Especies primarias
Transitorias	R + A	R + A	R + A/I	R + A/I
Transitorias con banco de semillas	—	—	—	R + A/I
Pseudo-persistente	R + C	R + C	—	—
Retrasada-transitoria	—	—	D + A/I	D + A/I
Estacional-transitoria	S + C/A	S + C/A	S + A/I	S + A/I
Persistente	F + C/A	F + C/A	—	—

^aConducta de germinación + Frecuencia de dispersión. Conducta de germinación indicada por: R, germinación rápida y período corto de viabilidad; S, latencia estacional y período de viabilidad intermedio; D, germinación retrasada y período de viabilidad intermedio; F, latencia facultativa y largo período de viabilidad. Frecuencia de dispersión indicada por: C, continua; A, anual; I, supra anual (intermitente).

HISTORIA DE VIDA DE ÁRBOLES TROPICALES COMPARADOS CON OTRAS PLANTAS Y ÁRBOLES

Harper y White (1974) recopilaron datos sobre la edad de la primera reproducción de las plantas producidas por semillas. Ellos diferenciaron entre plantas "semelparous" (aquellas que se reproducen una sola vez y luego mueren, esto es edad de reproducción es igual a tiempo de vida), hierbas, arbustos y árboles, tanto angiospermas como gimnospermas (Figura 3). En comparación con otras plantas, los árboles tienen un período de vida más largo y tienden a alcanzar de manera tardía, la edad de la primera reproducción. Se han añadido datos nuevos relacionados con árboles tropicales (dicotiledoneas, *Cecropia* y palmas) a la figura de Harpers y White, y se han incluido éstos en el diagrama original. Los resultados sugieren que los árboles tropicales (*sensu lato*) tienden a reproducirse a una edad más temprana, y tienen un período de vida más corto que los árboles en climas templados. Adicionalmente, algunas palmas que crecen debajo de la cubierta, parecen tener un período juvenil largo, en relación con su período de vida (Bullock, 1980; Olmstead y Alvarez-Buylla, 1995; Van Valen, 1975). La única especie pionera en este grupo (*Cecropia*), mostró un comportamiento similar al de los arbustos de zonas templadas: con un tiempo de vida muy corto y una primera reproducción a una edad temprana. Para verificar estas tendencias es necesario realizar más investigaciones.

Grime (1979) identificó el ambiente extremo para una especialización evolutiva de las plantas, en términos de estrés, competencia y disturbios. Para esos extremos, describió tres estrategias principales de respuesta de las plantas: tolerancia al estrés (S), competidores (C) y ruderales (R). Los que tienen tolerancia al estrés crecen en zonas libres de competencia, donde la disponibilidad de recursos es baja. Los competidores crecen en áreas donde la disponibilidad de recursos es alta y donde la competencia de otras especies ya establecidas es alta también. Los ruderales son malezas que crecen en ambientes libres de competencia, donde la disponibilidad de recursos es alta. Grime identificó también estrategias secundarias que se desarrollan a partir de una combinación de estas tres estrategias, y colocó varios grupos de plantas en el contexto de estas estrategias de respuesta (Figura 4).

La mayoría de los árboles ocupan un rango de condiciones ampliamente definidas como la tolerancia al estrés de los competidores, los cuales se adaptan a condiciones relativamente inalteradas,

con intensidades moderadas de estrés. A partir de estas definiciones, podemos generalizar las estrategias de regeneración, que permiten a los árboles adaptarse mejor a las condiciones que enfrentan. Por ejemplo, en caso de un incremento en estrés, los árboles dependen más de bancos persistentes de plántulas, que de bancos de semillas (Garwood, 1989). Los árboles de mangle (manglares) son árboles tropicales sin un banco de semillas y con plántulas vivíparas, formando un banco de plántulas (Tomlinson, 1986). De esta manera, los árboles pioneros se presentan cercanos a la esquina de las plantas ruderales en el triángulo donde los recursos (luz incidental), son relativamente altos y la competencia, relativamente baja. Desafortunadamente, Grime desarrolló su esquema principalmente para plantas herbáceas en zonas templadas; la utilidad de este esquema para diferenciar entre las historias de vida de los árboles, no se ha determinado, al igual que la diferencia entre árboles en zonas templadas y tropicales.

El enfoque demográfico a las historias de vida de árboles ha sido más productivo, con un esquema de vida similar al de Grime. Silvertown *et al.* (1993) analizaron matrices de Lefkovitch para 66 especies de plantas, calculando la elasticidad agregada para la fecundidad (F) supervivencia (S) y el crecimiento (C) para cada especie. El resultado es presentado en un diagrama triangular similar a la clasificación para hábitats de Grime. Las especies difieren de sus parámetros demográficos en una manera que colmaría las expectativas. La elasticidad de hierbas "semelparous" (bienal) alcanzó su pico más alto en los ejes de F y C, mientras que para las hierbas perennes aparecen a la mitad del diagrama. Las hierbas creciendo bajo la cubierta fueron intermedias para S y C, y bajas en el eje F. Las plantas leñosas, incluyendo algunos árboles tropicales, se ubicaron casi en su totalidad, en una de las esquinas del triángulo, en el cual F y C estuvieron cerca de 0 mientras que S estuvo cercano a 1. Así que, la supervivencia de la mayor parte de los árboles depende de la idoneidad y no el número de semillas o plántulas que ellos producen, o qué tan rápido crecen los árboles. Las pocas excepciones a este patrón fueron especies de arbustos en hábitats propensos a fuegos, en los cuales F y C fueron intermedios.

Con este mismo enfoque, Alvarez-Buylla *et al.* (1996) se concentraron en 13 especies de árboles tropicales y especies de palmas. Encontraron que la más alta elasticidad en 12 de esas especies, ocurre en la supervivencia de adultos o preadultos, un hallazgo similar al de análisis global de Silvertown *et al.* (1993). La única excepción fue *Cecropia obtusifolia*, la única especie pionera en la lista para la cual, la

supervivencia de semillas en el banco de semillas y el crecimiento de juveniles mostraron mayor elasticidad. Este hallazgo está de acuerdo con las expectativas, de que las especies pioneras y no pioneras son diferentes. *Cecropia obtusifolia* se ubicaría hacia el centro del espacio para C-S-F (Silvertown *et al.*, 1993), con arbustos de clima templado en hábitats propensos al fuego. Por lo tanto, las historias de vida de los árboles

(angiospermas) de clima templado y tropical estudiados, tienden a ser similares, excepto para árboles pioneros tropicales de rápido crecimiento. Sin embargo, es necesaria una mayor cantidad de matrices para confirmar este patrón. Este enfoque podría también ser usado para determinar si las especies no pioneras muestran un patrón distintivo de cambio en sus elasticidades.

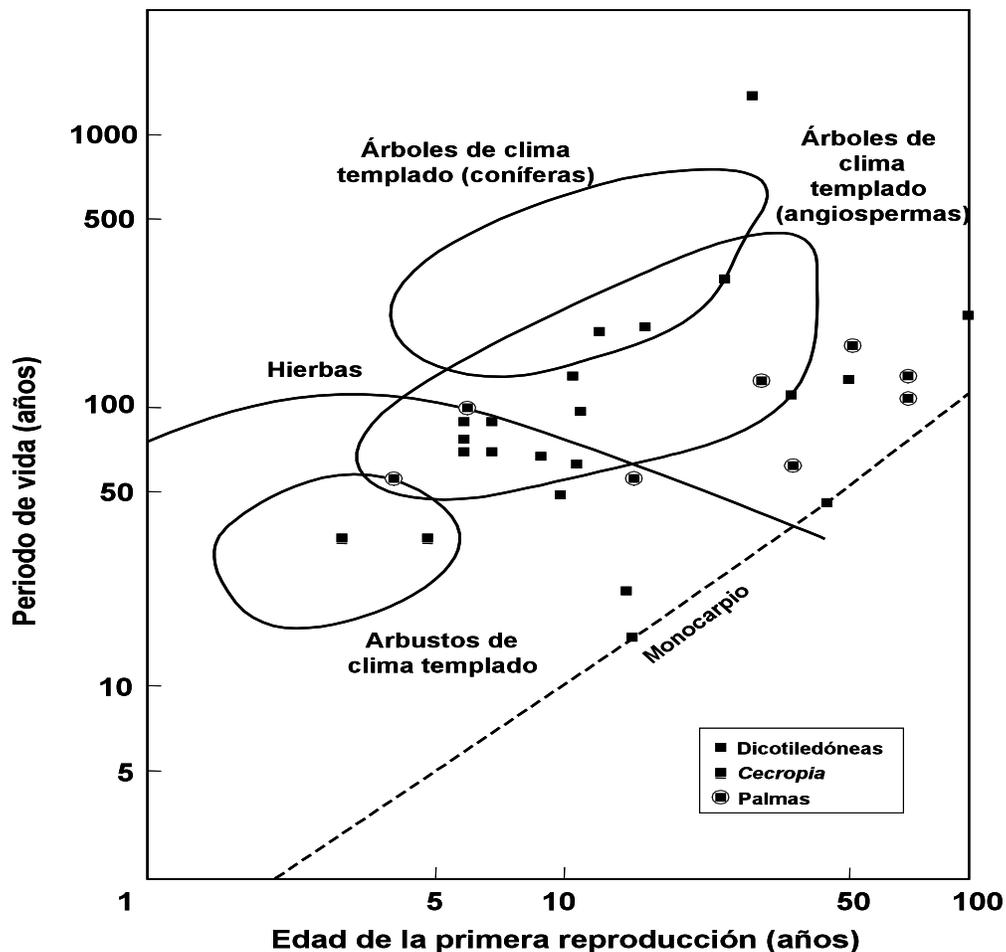


Figura 3. Relación entre el periodo juvenil (edad a la primera reproducción) y periodo total de vida para plantas perennes. Modificado de Harper (1977). Datos originales de Harper y White (1974) con datos adicionales para árboles tropicales obtenidos por Álvarez-Buylla y Martínez Ramos (1982), Bullock (1980), Francis (1989), Francis (1991), Hartshorn (1972 y comunicación personal), Muñiz-Meléndez (1978), Olmstead y Alvarez-Buylla (1995), Piñero *et al.* (1984), Sastre de Jesús (1979), Silander (1979), Van Valen (1975), You (1991), [dos del Manual de Sivicultura: *Mammea americana* y *Swietenia mahoganí*].

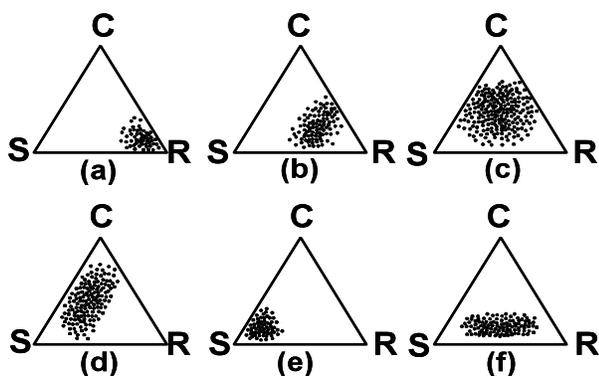


Figura 4. Diagrama que describe el rango de estrategias en (a) hierbas anuales, (b) hierbas bienales, (c) hierbas perennes y helechos, (d) árboles y arbustos, (e) líquenes, y (f) briofitas. Tomado de Grime (1979).

HISTORIA DE VIDA ECOLÓGICA DE LOS ÁRBOLES TROPICALES

Schimper (1903) hizo una distinción entre las plantas adaptadas al sol y a la sombra, y Richards (1964) hizo un contraste entre especies que crecen en áreas abiertas o en brechas, en los bosques tropicales (con demanda de luz o intolerancia [plantas de sombra]), con aquellas que se regeneran dentro del bosque (plantas de sombra, tolerantes o dominantes de bosques primarios). Estas observaciones forman la base para una variedad de estudios ecofisiológicos de las hojas, plántulas y el árbol en sí (Bazzaz y Pickett, 1980; Fetcher *et al.*, 1987; Kitajima, 1994; Lugo, 1970; Medina [en prensa]; Odum *et al.*, 1970). Las plantas adaptadas al sol se distinguen por curvas de respuesta fotosintética a la luz que se satura a altas intensidades; la tasa de fotosíntesis de plantas adaptadas a la sombra se satura a bajas intensidades de luz. La tasa de respiración en plantas adaptadas a la sombra es baja, permitiéndoles persistir durante períodos largos en la sombra.

Fetcher *et al.* (1987) encontraron que el metabolismo de plantas de sucesión primaria es afectado menos por el ambiente previo, después de ser transferidas a un nuevo ambiente, que aquellas especies de sucesión tardías. Por lo tanto, consideraron que las especies con sucesiones tempranas pueden aclimatarse a su nuevo ambiente más rápidamente, que aquellas especies de sucesión tardía. Sin embargo, cuando las respuestas a variables fueron consideradas individualmente, Fetcher *et al.*, (1987) encontraron que las especies con aparente similitud ecológica no necesariamente tienen similar respuesta de aclimatación. Kitajima (1994) encontró que las características que ayudan a incrementar la ganancia de carbono en plántulas, no necesariamente conducen a un incremento en la supervivencia en la

sombra, y las respuestas a aclimatación de características fotosintéticas individuales, no necesariamente difieren entre especies tolerantes e intolerantes a la sombra. En cambio, descubrió que las características morfológicas están negativamente correlacionadas con la supervivencia de los individuos en la sombra. La explicación es que una tasa de crecimiento más rápida se obtiene a costa del nivel de defensa y almacenaje. Las características morfológicas adquieren un nivel de protección y almacenamiento que asegura la supervivencia en la sombra, a una tasa baja de crecimiento.

La dicotomía de respuesta a la luz (adaptadas al sol o heliofitas vs. adaptadas a la sombra o no heliofitas) es la base de la cita de Harper (1977), usada al principio de la revisión. Esta dicotomía ha llevado a la mayoría de nombres pares revisados en la crítica de Swaine y Whitmore (1988). Entre estos nombres encontramos pioneras vs. no pioneras; colonizadoras vs. climax; secundarias vs. primarias; tolerantes de la sombra vs. exigentes de luz; no equilibradas vs. equilibradas; r-seleccionada vs. k-seleccionada; malezas vs. especies de vegetación cerrada; efímeras vs. persistentes; nómadas vs. driadas. Swaine y Whitmore (1988) usaron la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas como la base para proponer dos grupos ecológicos, que sustituyan a los nombres pares de usos comunes. La nomenclatura que ellos propusieron fue especies pioneras vs. especies no pioneras (o climax).

Estamos de acuerdo con Swaine y Whitmore (1988) y Clark y Clark (1992) en que el único esquema de clasificación en la historia ecológica de plantas tropicales que está avalado por datos, es el contraste entre especies pioneras y no pioneras. El que estos dos tipos de especies formen grupos distintos (Clark y Clark, 1992; Swaine y Whitmore, 1988; Zimmerman *et al.*, 1994), o sean puntos opuestos en una línea de historia de vida continua (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996; Gómez-Pompa *et al.*, 1976), no está claro al momento y amerita más investigaciones. Las características distintivas de estos dos tipos de historias de vida fueron resumidas por Swaine y Whitmore (1988), pero difieren de las características provistas anteriormente por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974) (Figura 5). El síndrome característico de especies de árboles pioneros en bosques tropicales propuesto por Swaine y Whitmore está descrito a continuación.

- Semillas que germinan solamente en espacios abiertos del dosel, permitiéndole cierta cantidad de luz solar plena.
- Plantas que no pueden sobrevivir en la sombra-plantas jóvenes que no se encuentran bajo un dosel cerrado del bosque.

- Semillas pequeñas, producidas en grandes cantidades y más o menos de forma continua.
- Semillas producidas a una edad temprana.
- Semillas dispersadas por el viento o animales.
- Semillas latentes y usualmente abundantes en suelo del bosque (especialmente especies de frutos carnosos); semillas ortodoxas (no se conocen especies con semillas recalcitrantes).
- Tasa alta de fijación del carbono por las plántulas; el punto de compensación es alto.
- Crecimiento rápido en altura.
- Crecimiento indeterminado sin brotes de descanso.
- Ramificaciones relativamente escasas.

- Hojas con un tiempo de vida corto.
- Raíces superficiales.
- Madera usualmente pálida, de baja densidad y no silícea.
- Hojas susceptibles a herbívoros; algunas veces con poca defensa química.
- Amplio rango ecológico; fenotípicamente plásticas
- Usualmente de vida corta.

Todas las plantas pioneras suelen tener las dos primeras características, pero no todas las pioneras cumplen con todas las características de la lista.

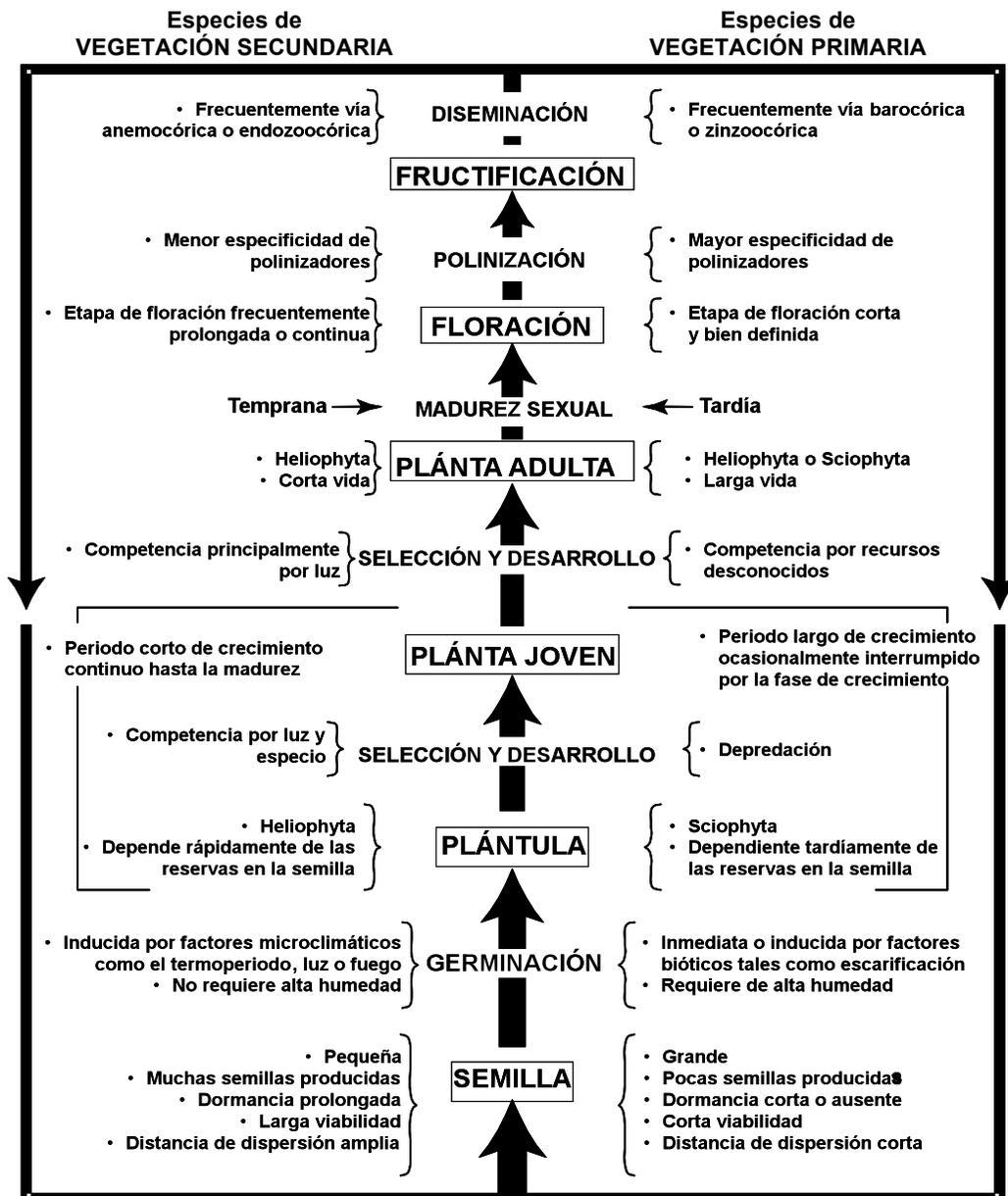


Figura 5. Ciclo de vida de especies de plantas primarias y secundarias en bosques tropicales. Cada fase del diagrama puede ser separado para propósitos de investigación. Tomado de Gómez-Pompa y Vázquez-Yañez, 1974.

El punto de vista de las sucesiones en el ciclo de vida de los árboles considera la importancia de su recuperación en caso de disturbios. Históricamente, esta recuperación ha sido vista primeramente en el contexto de regeneración de brechas, en la mayoría de bosques húmedos y lluviosos. Las especies secundarias responden a disturbios (brechas pequeñas) incrementando su número. Las especies secundarias son efímeras en espacio y tiempo. Las poblaciones primarias o de especies clímax, se convierten en predominantes mucho después de que el disturbio ocurre, o persisten a través del disturbio recuperándose luego por medio de regeneración directa (Yih *et al.*, 1991; Zimmerman *et al.*, 1994). La Figura 6 presenta una guía con algunos de los esquemas usados para clasificar los árboles tropicales de acuerdo a grupos de sucesión funcional, para las especies que se presentan en las páginas siguientes.

Whitmore (1984b) formalizó la descripción del ciclo de vida de árboles tropicales en el lejano oriente, desde su desarrollo de la semilla hasta la senescencia. Describió las fases de crecimiento después de la formación de brechas como de regeneración de las brechas, la construcción y fases de la madurez. Este proceso resume el modelo sobre la dinámica de las fases de una brecha desde el principio hasta el final. Sin embargo, Whitmore previene en contra de la generalización de que la fase de brecha y la fase madura, pueden ser identificadas; esto se debe a que las poblaciones de bosques tropicales tienen una serie de especies que pueden completar su ciclo de vida, a lo largo de un gradiente de condiciones, que va desde bosques cerrados hasta brechas muy grandes.

Swaine y Whitmore (1988)	Varios	Whitmore (1984)	Mankaran y Kochummen (1987)	Garwood (1989)	Denslow (1987)	Varios	Convencional
Pioneras	Demandante de luz	Pioneras de vida corta	Pioneras	Pioneras de vida corta	Ruderal	Efímera	Secundaria
	Dependiente de claros					Nomada	
No Pioneras	Tolerantes a la sombra	Pioneras de vida larga	Relativamente tolerantes a la sombra	Pioneras de vida larga	Especies de claros pequeños	Colonizadora Persistente	Primaria
Climax	Orientación de la sombra	Sombras orientadas bajo el dosel	Subdosel	Primaria		Especies de claros grandes	
		Dosel en crecimiento	Dosel principal			Colonizadora	Climax
		Dosel sin crecimiento	Emergente				

Figura 6. Algunos esquemas comunes utilizados para clasificar árboles de especies tropicales. La comparación cruzada entre los esquemas son únicamente aproximaciones y existen numerosas excepciones (ver el texto).

El tamaño del claro es crítico para la determinación de las condiciones microclimáticas que las semillas encontrarán en su desarrollo hasta árboles. Las especies pueden ser categorizadas por su demanda de luz o tolerancia a la sombra, y también por su capacidad de crecimiento a través de una vegetación enmarañada con la cual compiten para invadir claros del bosque. Whitmore identificó dos tipos de especies pioneras: de vida corta, las cuales maduran entre 10 y 30 años y las de larga vida, que maduran después de 80 años. Sin embargo, no existe una gran división entre ambos grupos.

Whitmore (1984b) trabajando en las Islas Salomón, organizó 12 especies de árboles en cuatro grupos de acuerdo a su respuesta a claros: plántulas que se establecen y crecen en la sombra del dosel; plántulas que se establecen y crecen dentro del dosel, pero que muestran signos de que se benefician de claros; plántulas que se establecen principalmente dentro del dosel, pero que definitivamente requieren de claros para crecer; y plántulas que se establecen principalmente o completamente en claros, y crecen sólo en éstos (especies pioneras). Este arreglo ilustra la continuidad de respuestas a los gradientes ambientales.

Whitmore (1984b) agrupó, usando la mortalidad de los árboles y el reclutamiento de la información recolectada en Malasia por Wyatt-Smith, a los árboles de los bosques maduros en cinco grupos de acuerdo con su estrategia de historia de vida: 1) especies pioneras de vida corta y especies pioneras de vida larga, 2) especies sin reclutamiento debajo de un dosel cerrado, 3) especies tolerantes a la sombra debajo de la cubierta que no alcanzan el dosel, 4) especies del dosel sin crecimiento interno y, 5) especies del dosel con crecimiento interno (Figura 6). Un crecimiento interno significa que las plántulas de una población pudieron desarrollarse hasta árboles dentro del dosel. Este análisis demuestra que los árboles emergentes tienen una demanda de luz, y las especies principales en el dosel también. Árboles tolerantes a la sombra fallaron en alcanzar el dosel. Las formaciones de claros periódicos y disturbios de gran tamaño crean condiciones para la regeneración de especies dominantes en la copa.

Una categorización similar fue usada por Manokaran y Kochummen (1987) para árboles en parcelas permanentes en un bosque dipterocarpo en Malasia peninsular (Figura 6). Colocaron especies en cinco grupos de acuerdo a sus características: especies pioneras de vida corta que requieren un claro para germinar y establecerse, mostrando crecimiento rápido, demanda de luz extremadamente alta e intolerancia a la sombra; especies de árboles demandantes de poca luz, relativamente tolerantes a

la sombra y prominentes durante las últimas etapas de sucesión (pueden permanecer en los bosques maduros); fase madura-emergente con demanda de luz, especies de larga vida, creciendo sobre el dosel principal de los bosques primarios a una altura de más de 30 m., usualmente con copas extendidas; la fase madura en el dosel principal, con demanda de luz y relativamente larga vida; estas especies forman el dosel principal de los bosques primarios y crecen a alturas entre 20 y 30 m.; y especies debajo de la cubierta-madura especies tolerantes a la sombra que forman la capa baja de los bosques tropicales, y tienen una altura máxima debajo de los 20 m.

Garwood (1989) agrupó la estrategia de historias de vida en cuatro grupos de regeneración para analizar el papel de los bancos de semillas y plántulas, regeneración avanzada y retoños en las tierras bajas de los bosques tropicales (Figura 6). Los cuatro grupos son: (1) especies con germinación primaria y que se establecen en la sombra debajo de la cubierta inalterada; (2) especies pioneras de larga vida o especies secundarias tardías que germinan en la sombra o pleno sol, pero creciendo solamente en los claros del bosque, son intermedias entre pioneras de corta vida y especies primarias, y dominan los bosques secundarios pero son también componentes de los bosques primarios; (3) especies pioneras de corta vida que germinan y se establecen sólo en grandes claros del bosque o desmontes producidos por el hombre, y contanto con semillas pequeñas, intolerantes a la sombra y tienen rápido crecimiento; (4) especies de malezas (*sensu* Gómez Pompa y Vázquez-Yanes, 1974). Estas especies no se muestran en la figura 6. Estos grupos de regeneración fueron unidos a seis estrategias en bancos de semillas [transitorias, transitorias con banco de plántulas, pseudo-persistentes, transitoria-retrasada, transitoria-estacional y persistente (Figura 7)], cuya matriz resultante se muestra en la tabla 1. La germinación rápida y la viabilidad a corto plazo se encuentran en todas las estrategias de regeneración, al igual que latencia estacional y frecuencia de dispersión anual. Las especies primarias son las únicas especies con un banco de plántula transitorio. Las especies pioneras de larga vida y las especies primarias son las únicas con germinación de semillas retrasadas, viabilidad intermedia y dispersión con frecuencia intermitente. La combinación de la diversidad de regeneración y las estrategias del banco de semillas es obvia, al igual que los cambios en la densidad del banco de semilla y la composición a través de la sucesión.

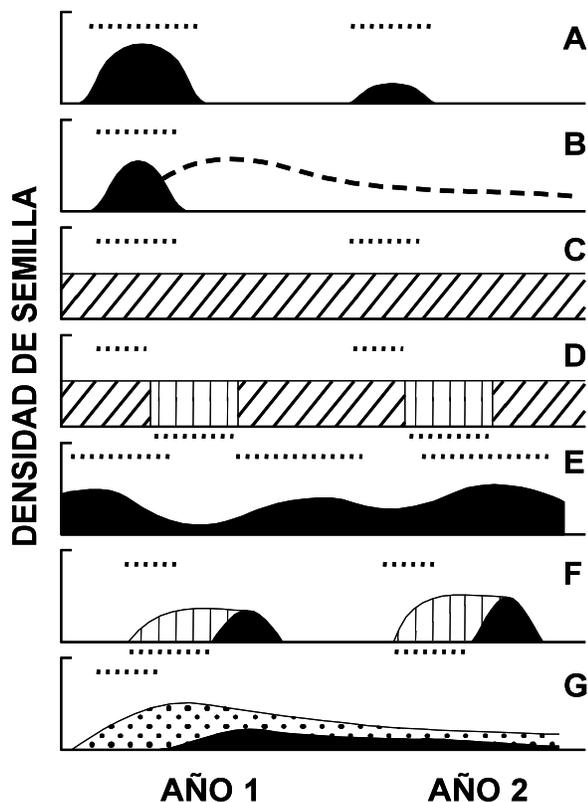


Figura 7. Estrategias de bancos de semillas en suelos tropicales. (A) transitorias. (B) transitorias reemplazando el banco de semillas. (C) persistente. (D) persistente con dormancia estacional periódica. (E) pseudopersistente de tamaño fluctuante. (F) Estacional-transitoria. (G) retrasada-transitoria. Los periodos de fructificación están marcados con asteriscos, la estación seca por círculos pequeños abiertos, los bancos de plántulas por líneas interrumpidas, semillas germinables sin latencia que tienen que germinar o morir, por áreas negras, semillas con latencia estacional por líneas verticales, semillas con latencia facultativa debajo del dosel del bosque, por líneas inclinadas y semillas con germinación retrasada por líneas punteadas. Tomado de Garwood (1989).

El tamaño del claro influye el tipo de regeneración en los bosques en tierras bajas (Figura 8). Garwood (1989) propuso la existencia de un incremento en la dependencia de la dispersión de semillas y el banco de semillas y una reducción drástica de retoños en raíces y tallos como resultado a incrementos en el tamaño del claro. La regeneración avanzada (RA) tiene su punto más alto en brechas de un tamaño intermedio (Figura 8a). Como resultado a incrementos en el tamaño de la brecha, las semillas pioneras incrementan gradualmente su capacidad de regeneración y de completar su ciclo de vida, a menos que el incremento en el tamaño de la brecha sea debido a condiciones estresantes en el ambiente (Figura 8b). La dispersión de semillas se reduce cuando el tamaño del claro se incrementa, debido a que los mecanismos de dispersión de las semillas se limitan en claros muy grandes (Greene y Johnson, 1995, 1996), pero el número de semillas que pueden germinar en el banco de semillas es independiente

del tamaño del claro y del momento en que éste se genere (Figura 8c). Como resultado de estas dos tendencias (Figuras 8a y 8b), el número de semillas que contribuyen al punto máximo de regeneración incrementa en brechas grandes, y se reduce en brechas muy grandes o pequeñas (Figura 8d).

Denslow (1980, 1987) sugirió que la mayor parte de las especies de árboles tropicales tienen diferentes propiedades de regeneración, adaptadas a tamaños particulares de claros, y la frecuencia de distribución del tamaño del claro influenciando los tipos y riquezas de especies en bosques tropicales. Las estrategias de vida para éstos árboles podrían ser agrupadas acorde a la respuesta a la luz. Ello generó arreglos lineales de especies acorde a la disponibilidad de luz, desde especies con alto requerimiento de luz, no tolerantes a la sombra, ruderales; siguiendo con especies que requieren cierta luz y con cierta tolerancia a la sombra; hasta especies con alta tolerancia a la sombra y bajo crecimiento. Estas categorías conforman los tipos ruderales de Grime, que son competitivas y tolerantes al estrés. De acuerdo con las anotaciones de Denslow, el recurso (luz) que regula la respuesta está siempre relacionado con disturbios.

La respuesta a la luz en árboles tropicales es compleja, debido a que los requerimientos de luz cambian en las diferentes etapas del ciclo de vida de un individuo. Estos cambios a su vez tienen implicaciones en la historia de vida del grupo de árboles (Augspurger, 1984). En un estudio de la regeneración en claros, Brokaw (1985, 1987) encontró evidencia que la especialización en función del tamaño del claro en solamente tres de las especies estudiadas. Más aún, Clark y Clark (1992) mostraron que si se agrupan las especies de acuerdo con las respuestas de las semillas y plántulas a la luz, éstas pueden diferir en respuestas si son consideradas todas las etapas del ciclo de vida.

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974) centraron su atención en especies secundarias, especialmente aquellas con vida corta, las cuales denominaron nómadas. Su modelo de ciclo de vida (Figura 5) contrasta los árboles tropicales primarios y secundarios en atributos de su historia de vida, tales como periodos de crecimiento, vida, dispersión, polinización, floración, tiempo para alcanzar la madurez sexual, selección y desarrollo, germinación, y características de la semilla. Aunque ellos utilizaron dicotomías para contrastar la historia de vida de árboles, segregaron 21 grupos de historia de vida a lo largo de un eje sucesional en el tiempo (Figura 9). Un resumen subsecuente de los datos demográficos para especies en México acentuó la ausencia de una dicotomía entre especies clímax y pioneras. En

cambio, se encontró una continuidad en la historia de vida de árboles de estos dos extremos (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992).

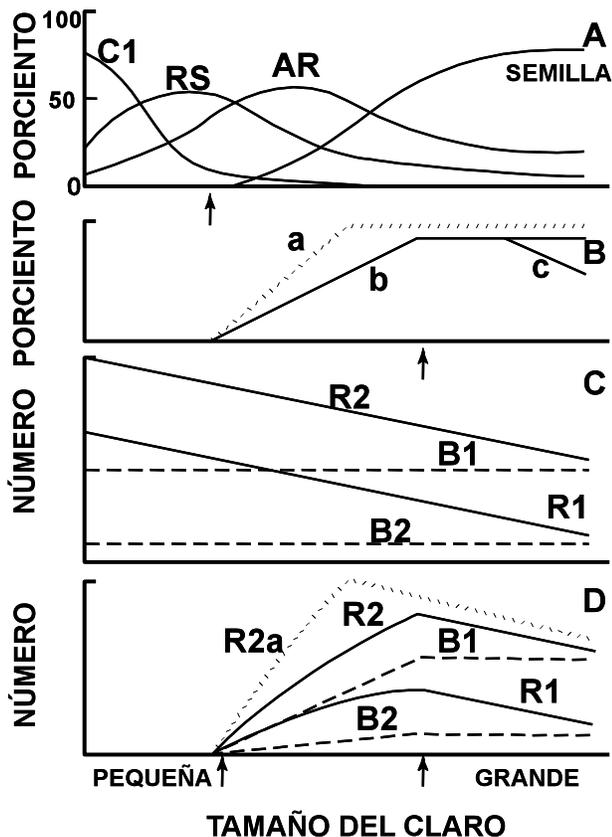


Figura 8. Relación entre el tamaño del claro y el papel cambiante de las diferentes rutas de regeneración en tierras bajas tropicales. (A). porcentaje de contribución a la regeneración desde diferentes vías: crecimiento interno del dosel (C1), (RS) raíces y retoños, (AR) banco de semillas y regeneración avanzada, (SEED) banco de semillas y lluvia de semillas combinadas. Las flechas indican el tamaño mínimo del claro para el establecimiento de banco de semillas pioneras. (B). Porcentaje disponible de semillas pioneras del banco de semillas o lluvia de semillas que germinarán, se establecerán exitosamente y contribuirán a la regeneración. La flecha indica el tamaño del claro para el cual se espera que la contribución a la regeneración máxima ocurra. La contribución máxima y el tamaño del claro para el cual ocurre, varía entre taxas (a vs b). (c). Si la mortalidad es mayor en tamaño, más claros causados por estrés en el medio ambiente, el porcentaje de semillas contribuyendo a la regeneración decrecerá. (C). Número de semillas disponibles para la regeneración al momento de la creación del claro. El número obtenido en la dispersión de las semillas (R1 o R2) va a decrecer si el tamaño del claro se incrementa, esto es debido a la distancia entre el borde del bosque y el incremento en las fuentes de semillas. El número de semillas en el banco de semillas (B1 o B2) va a ser independiente del tamaño del claro recién creado. (D). Número de semillas contribuyendo a la regeneración proveniente de la dispersión y banco de semillas. El número que contribuye al tamaño de cada claro está en función del número disponible (Figura 8C) y el porcentaje de contribución (Figuras 8B: b para R1, R2, B1, B2; y a para R2a). En B-D, el porcentaje y número se incrementan en unidades arbitrarias a lo largo del eje. Tomado de Garwood (1989).

Los procesos de los claros parecen ser un control determinante respecto a cuales árboles alcanzarán el dosel y formarán las etapas maduras de los bosques tropicales húmedos y lluviosos. Swaine *et al.* (1987a) reunieron evidencia que muestra que los árboles de rápido crecimiento tienen mayor capacidad de alcanzar el dosel, y tener una menor tasa de mortalidad que los árboles de bajo crecimiento. También encontraron que los árboles de grandes diámetros tienen mayores tasas de crecimiento respecto de aquellos con diámetros pequeños. Hartshorn (1980) encontró que más de dos tercios de las especies de árboles en La Selva, Costa Rica son intolerantes a la sombra, y casi la mitad de las 320 especies de árboles dependen de claros para su regeneración.

Clark y Clark (1992) observaron que, en bosques húmedos tropicales, sólo un grupo de especies que han sido claramente identificados como aquellos que comparten una historia de vida en común: especies pioneras de corta vida *sensu* Whitmore (1984b). Estas especies se caracterizan por tener una fecundidad alta, semillas pequeñas, dependencia de grandes claros para la germinación y su establecimiento, altas tasas de crecimiento, periodo de vida corto y alta mortalidad en la sombra (Tabla 2). Los géneros representativos son *Trema*, *Ochroma* y *Macaranga*. Clark y Clark (1992) propusieron que la cantidad de datos disponibles no es suficiente para justificar la clasificación del resto de árboles tropicales como tolerantes a la sombra, o dependientes de los claros como si estas categorías fueran tan bien establecidas como pioneras de corta vida. La ausencia de criterios documentados operativamente limita la justificación para que las especies puedan ser agrupadas debido a sus características de historias de vida. Clark y Clark listaron los siguientes pasos necesarios para entender la regeneración de árboles tropicales: (1) evaluación de requerimientos para la germinación y el establecimiento de plántulas; (2) estudio de todas las clases de tamaños juveniles; (3) determinación del comportamiento bajo condiciones medibles de micrositios, para un rango de sitios ocupados por las especies; (4) observación a largo plazo, particularmente del análisis de supresión, supervivencia y dinámica del microhabitat; (5) y preferentemente comparación de especies dentro del mismo bosque.

Cuando Clark y Clark (1992) aplicaron estos criterios durante 6 años a nueve especies en el bosque húmedo de La Selva, encontraron que los juveniles están asociados con cuatro patrones de ocupación de micrositios. Entre las seis especies no pioneras que alcanzaron el dosel y se comportaron como árboles emergentes en su madurez, dos de las

especies estaban asociadas a la iluminación en la copa baja y a bosques en su fase madura en todas las etapas juveniles. Las dos especies con el menor número de muestras, predominantemente se encontraron en sitios maduros con poca luz, pero con iluminación en la copa; y la asociación con claros o sus fases de construcción, se incrementaron dentro de las etapas juveniles. Dos especies fueron fuertemente asociadas con los claros o las fases de construcción, como pequeños juveniles y también como árboles en el subdosel, pero en la fase de madurez fueron predominantemente de tamaños intermedios. Los juveniles de dos especies pioneras mostraron una fuerte iluminación de la copa asociado a los claros o sus fases de construcción.

Clark y Clark (1992) concluyeron que una clasificación de la historia de vida basada en conceptos generalizados, como son las dependencias de los claros y la tolerancia a la sombra, es inadecuada para describir la similitud y diferencia de patrones complejos dependientes del tamaño en la historia de vida entre árboles pioneros y no pioneros, de especies tropicales (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988). La tarea de aclarar el número de estrategias de historias de vida en los bosques tropicales es intimidante, debido a que la dependencia tradicional en el comportamiento de semillas y plántulas para hacer estas determinaciones es inadecuado; es necesario un análisis completo de toda la historia de vida para determinar los grupos apropiados.

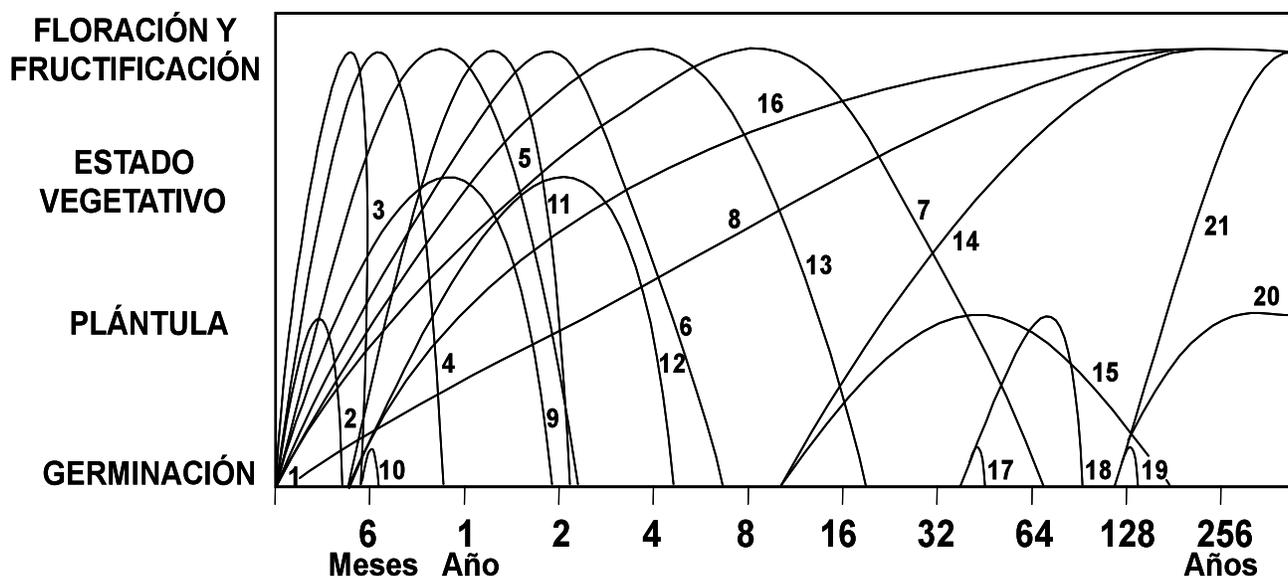


Figura 9. Un modelo de patrones del ciclo de vida a lo largo de un gradiente de tiempo en el proceso sucesional. Cada una representa un ciclo de vida completo o incompleto. (1) especies que germinan y mueren. (2) especies que germinan y producen pocas hojas y mueren, (3) especies que completan su ciclo de vida en pocos meses, (4) especies anuales, (5) especies bianuales, (6) especies con ciclo de vida de unos cuantos años (<10 años), (7) especies con un periodo de vida largo, de varias décadas, pero que eventualmente mueren (especies de bosques maduros secundarios), (8) especies primarias con un periodo de vida de cientos de años y que han vivido desde el comienzo de la sucesión, (9) especies que nunca alcanzan un estado de reproducción sexual, (10) especies que germinan unos cuantos meses después de que la sucesión comienza y rápidamente mueren, (11) especies anuales que germinan después de que la sucesión comienza, (12) especies que germinan después de que la sucesión comienza pero no alcanzan un periodo de reproducción sexual, (13) especies con un ciclo de vida corto (<30 años), (14) especies con un ciclo de vida largo, que germinan cuando la sucesión está bien avanzada, (15) especies que germinan cuando la sucesión está bien avanzada y permanecen en la etapa de plántula o plantas jóvenes por algunos años, (16) especies que germinan en pocos meses después de que la sucesión comienza y tienen un ciclo de vida de cientos de años (especies primarias). (17) especies que germinan y mueren en etapas maduras sucesionales, (18) especies que germinan y viven en la etapa de plántula o planta joven en etapas maduras de sucesión, y después mueren, (19) especies que germinan y mueren en el bosque primario, (20) especies que germinan y crecen hasta alcanzar la etapa de plántula o juveniles en el bosque primario y permanecen ahí, esperando por condiciones favorables para su posterior desarrollo, (21) especies que germinan y crecen en el bosque primario y pueden alcanzar la etapa reproductiva después de ciclo de vida largos (especies primarias). Tomado de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974).

Tabla 2. Síndrome característico de especies de árboles pioneros en bosques tropicales lluviosos. No todas las especies pioneras poseen todas las características bajo la segunda lista. Tomado de Swaine y Whitmore (1988)

1. Las semillas sólo germinan en los claros del dosel abiertos al cielo, y que reciben pleno sol.
2. Plantas que no pueden sobrevivir a la sombra-plantas jóvenes nunca se encuentran bajo un dosel forestal cerrada.
3. Semillas pequeñas producidas de manera abundante y más o menos continua.
4. Semillas producidas en etapas tempranas.
5. Semillas dispersadas por animales o el viento.
6. Semillas latentes y comunmente abundantes en el suelo forestal (especialmente aquellas de características carnosas). Semillas ortodoxas (especies conocidas como no recalcitrantes)
7. Plántulas con altas tasas de fijación de carbono; alto punto de compensación.
8. Crecimiento rápido en altura.
9. Crecimiento indeterminado sin yemas latentes.
10. Ramificaciones relativamente escasa.
11. Hojas de vida corta.
12. Raíces superficiales.
13. Madera usualmente pálida, de baja densidad, no silicea.
14. Hojas susceptibles a herbívoros; a veces con poca defensa química.
15. Amplia distribución ecológica; fenotípicamente plásticas.
16. A veces de vida corta.

Clark y Clark (1992) también observaron que la regeneración de ciertos árboles emergentes en el dosel, no fue dependiente de los claros. Otros han propuesto (Denslow, 1980, 1987) o encontrado (Hartshorn, 1978, 1980; Whitmore, 1984b) que la regeneración dependiente de los claros es común en bosques tropicales de los neotrópicos y el lejano oriente. Estas observaciones cuestionan la importancia relativa de la adaptación a una alta iluminación (heliófitas) en la historia de vida de árboles maduros y emergentes, en bosques tropicales. Para árboles emergentes en el dosel en La Selva (Clark y Clark, 1992), la regeneración dependiente de los claros no siempre es tan importante como lo es para otros grupos de especies funcionales, como son las pioneras o muchos bosques maduros y árboles emergentes en el dosel, en los bosques húmedos de Puerto Rico (Zimmerman *et al.*, 1994). Esta diferencia destaca la importancia de alteraciones a gran escala en la historia de vida de árboles tropicales.

ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA EN RELACION A GRANDES E INFRECUENTES DISTURBIOS

Describir el ciclo de vida de árboles tropicales comúnmente envuelve tres fases (Hallé y Oldeman, 1975). La fase I comienza con la germinación, quizás dentro del claro, y continúa hasta que aparecen mecanismos y ritmos morfológicos definitivos en el aparato vegetativo. La fase II comienza cuando la

arquitectura vegetativa específica es adquirida cualitativamente, y se mantiene mientras el árbol joven permanece en condiciones ecológicas constantes y a menudo óptimas, lo que caracteriza el crecimiento bajo el dosel. Esta fase puede ser llamada la fase microclimática; los árboles jóvenes se pueden expandir libremente, protegidos de traumas ecológicos y dirigidos por su constitución genética. La fase III (influenciada por el macroclima), comienza cuando el árbol, el cual a alcanzado un tamaño comparativamente grande, penetra el dosel del bosque y, a pleno sol, desarrolla una copa de follaje grande y hemisférica. Esta definición es para bosques tropicales húmedos y lluviosos no sujetos a grandes e infrecuentes disturbios. La ausencia de estos fenómenos permite tiempo suficiente para que el árbol alcance y domine su espacio en el dosel.

Disturbios grandes e infrecuentes pueden modificar significativamente la cadena de eventos como sugieren Hallé y Oldeman. Tormentas y huracanes incrementan las áreas con doseles abiertos, y pueden reducir el tiempo en el cual el árbol en crecimiento es protegido por el macroclima del sitio. Vandermeer *et al.* (1996) encontraron que un huracán en Nicaragua actuó como un factor independiente de la densidad, eliminando la dominancia competitiva de especies, por lo tanto, preservando así la diversidad de las especies por el retardo la exclusión competitiva. En la siguiente discusión examinamos como los disturbios grandes e infrecuentes afectan ecológicamente las historias de vida de los árboles, y nos cuestionamos los efectos que pueden representar como agentes evolutivos.

HURACANES, DESLAVES Y OTROS GRANDES E INFRECUENTES DISTURBIOS

Los huracanes, deslaves y otros disturbios son significativos debido a que pueden cambiar el paisaje o la matriz espacial en la cual los árboles deben completar su ciclo de vida. Siguiendo un modelo de la dinámica en las fases de los claros, éstos son una parte de una gran matriz en los bosques cerrados. Típicamente, cerca del 0.7 al 1.2% del área de bosque se convierte de manera anual en claros (Denslow, 1987), y éstos pueden cubrir no más del 10% del paisaje en cualquier momento. (Brokaw, 1982; Hartshorn, 1978; Lang y Knight, 1983). Comparados con sitios sujetos a huracanes y deslaves, las condiciones de regeneración de los claros son lejanamente predecibles (Denslow, 1987). Sin embargo, con el paso de un huracán de alta intensidad, la matriz del paisaje se invierte y los claros comienzan a ser la regla en vez de la excepción (Boose *et al.*, 1984; Brokaw y Gear, 1991). Fragmentos de bosques cerrados pueden en este caso, cubrir menos de la mitad del paisaje. Después de estos disturbios, los microclimas y las fuentes de semillas difieren de aquellas donde existen claros normales dentro del bosque (Fernández y Fetcher, 1991; You y Petty, 1991). Como consecuencia, la regeneración de árboles puede tomar diferentes trayectorias y comprender especies substitutas, especialmente si las condiciones del lugar cambian significativamente (Dittus, 1985; Lugo y Scatena, 1996; Walker *et al.*, 1996a). Los procesos son mucho más rápidos. Por ejemplo, la mortalidad de los árboles incrementa instantáneamente de 1 a 5% a 5 a 40% por año (Lugo y Scatena, 1996). La abundancia de plántulas y su dinámica temporal también cambian dramáticamente (Figura 10). Antes de un huracán, la densidad de plántulas en el bosque promedia 540 plántulas/ha (Smith, 1970). Las plántulas pueden alcanzar densidades superiores a 1,600/ha, pero éstas cubren solamente el 2% del suelo forestal. Después de experimentar disturbios, Smith (1970) contó 3,000 plántulas/ha. La variabilidad fue alta, con una desviación estándar fluctuando de 400 a 8,000 plántulas por hectárea. Después del huracán, la densidad de plántulas se incrementa a cerca de 55,000 plántulas/ha en áreas fuertemente afectadas (Figura 10A, B), y éstas cubren el suelo forestal.

Los deslaves ocupan un fracción pequeña del paisaje (<3% de un bosque subtropical húmedo bajo de montaña) (Walker *et al.*, 1996a), pero éstos cambian las condiciones del suelo y luz, permitiendo que una flora completamente diferente se establezca en el área (Walker *et al.*, 1996a). La sucesión puede

interrumpirse con los deslaves (Walker, 1994) y el establecimiento de árboles puede retrasarse, dependiendo de las condiciones del substrato (Walker *et al.*, 1996a).

Los disturbios causados por el hombre, asociados con la deforestación y la degradación del sitio también influyen en la trayectoria sucesional (Thomlinson *et al.*, 1996). Las condiciones para el establecimiento de especies pueden ser extremas, y nuevamente, diferentes especies pueden invadir el lugar como resultado de alteraciones causadas por el hombre. Cuando la degradación del sitio es seguida de un disturbio, la posibilidad de invasión por especies exóticas se incrementa en el banco de semillas (Garwood, 1989) y la vegetación en el terreno (Aide *et al.*, 1996). No se comprenden a ciencia cierta las razones por la que especies exóticas tienden a invadir suelos altamente degradados, pero pocas veces invaden áreas no degradadas naturalmente. Éste fenómeno ha sido objeto de muchos análisis (cf. Williamson, 1996).

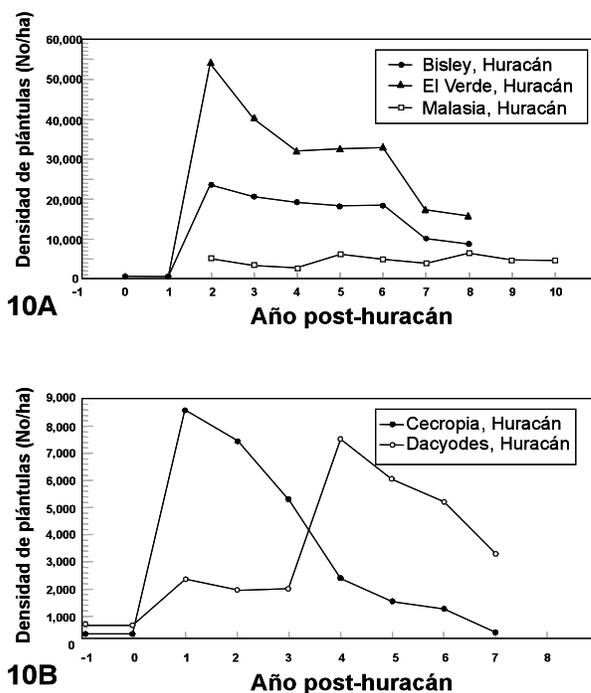


Figura 10 A. Fluctuación de poblaciones de plántulas *Parashorea tomentellas* en Sepilok, Sabah y de plántulas después del huracán Hugo en Puerto Rico. Tomado de Whitmore (1984) de Sabah, tomado de Brokaw, Haines, Walker, y Lodge (no publicado) para El Verde, y de Scatena *et al.* (1996) y Scatena (no publicado) para Bisley. La altura mínima de las plántulas para El Verde fue de 10cm; para Bisley fue 23cm. B. Fluctuación de poblaciones de plántulas de dos especies en El Verde, bosque experimental Luquillo, Puerto Rico. *Cecropia peltata* es una especie pionera y *Dacryodes excelsa* es una especie de bosque primario. A y B. La información obtenida después al huracán tomada de Brokaw, Haines, Walker y Lodge (no publicado). La información obtenida antes al huracán tomadas de Lugo (1970) y Smith (1970).

La experiencia en El Caribe, con sus grandes e infrecuentes disturbios y paisajes degradados (Lugo, 1996) proporciona una nueva dimensión al análisis de la historia de vida de árboles tropicales, debido a que los trabajos clásicos en el lejano oriente (Whitmore, 1984b) y América Central (Clark y Clark, 1992; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974), se condujeron fuera del cinturón de huracanes y en bosques maduros, fuera de zonas de grandes disturbios por un largo periodo de tiempo. En el Caribe y otras partes de los trópicos, los disturbios abióticos cambian las condiciones en gran medida y muy a menudo, por lo que los individuos deben de completar el ciclo de vida en cierta manera, sin el beneficio de largos periodos de estabilidad ambiental.

Las características de historias de vida que se acercan a las de las especies pioneras (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988) deben ser más comunes que aquellas de especies clímax, tolerantes a la sombra. Similarmente, la importancia de las especies heliófitas y otras formas de vida, como son las enredaderas, se incrementa. Diferencias entre las especies pioneras y clímax pueden ser no tan amplias, como las de clima tropical, sin la ocurrencia de grandes e infrecuentes disturbios.

RESULTADOS DE LOS BOSQUES HÚMEDOS EN LAS MONTAÑAS DE LUQUILLO

Las especies arbóreas de las Montañas de Luquillo se han clasificado como sucesionales o primarias con base al tamaño de las semillas, densidad de la madera, proporción de densidad en la capa interna y la densidad relativa del dosel, y la proporción de la densidad relativa de plántulas con la densidad relativa del dosel (Smith, 1970; Weaver, 1995). Los indicadores del tamaño de la semilla y la densidad de la madera no fueron suficientes para producir una dicotomía clara entre especies y su productividad; en cambio, las características forman una continuidad, con las características de las especies pioneras y primarias al final de cada uno del espectro. La proporción de densidad relativa de la capa interna y las plántulas tienen cierta discontinuidad, lo que permite integrar tres grupos de especies entre las 29 estudiadas por Smith (1970). Weaver (1995) encontró resultados similares en su análisis de 20 especies en un bosque de *Cyrilla racemiflora*. Los resultados de Weaver se consideran notables debido a que la especie dominante en el bosque (*Cyrilla*), fue clasificada como sucesional o especie de claro. Cuando se examinó la respuesta de las especies forestales al huracán Hugo, Zimmerman *et al.* (1984) encontraron algunas evidencias de diferencias entre

especies pioneras y no pioneras. Estudios detallados de la demografía de más especies así como su papel en la sucesión, podrían ayudar a explicar el porqué es tan difícil la clasificación de especies en pioneras y no pioneras en las Montañas de Luquillo.

Usando como base el trabajo de Pelton, McCormick (1975) desarrolló un modelo de la ecología de la historia de vida de los árboles en los bosques subtropicales húmedos del Caribe (Figura 11). El modelo del ciclo de vida de McCormick fue usado específicamente para reunir datos demográficos en una variedad de especies de árboles (Bannister, 1967; Lebrón, 1977; Muñiz Meléndez, 1978; Sastre de Jesús, 1979; Silander, 1979; You, 1991), que les permitieran entender el papel de las poblaciones arbóreas en la comunidad vegetal. El modelo incluye cinco etapas del ciclo de vida, desde semilla hasta senescencia, 17 procesos (tres asociados con las semillas, tres con las plántulas, dos con los árboles jóvenes, tres con árboles maduros y tres con árboles seniles, y seis de retroalimentación de una etapa a la etapa previa de desarrollo), y tres clases de reguladores de la población como son animales, microorganismos y disturbios.

Este modelo, al igual que el de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanez (Figura 5), es útil en forma de una lista de verificación del tipo de medidas necesarias para evaluar los parámetros del ciclo de vida de las especies. Adicionalmente, el modelo de McCormick incluye los disturbios como un proceso regulador de la historia de vida de árboles tropicales. De manera similar, aún y cuando se conoce la importancia y sus consecuencia de los árboles seniles en los trópicos, éstos son poco entendidos, sin embargo, proporcionan datos valiosos en el desarrollo y funcionalidad de los bosques (Lugo y Scatena, 1996; Scatena y Lugo, 1995).

Cada una de las seis especies estudiadas (Tabla 3) exhibe características complejas en su historia de vida, con estrategias que han sido consideradas pioneras en una etapa de su desarrollo y no pioneras en otros. *Manilkara bidentata* tiene plántulas que sobreviven por décadas bajo un dosel cerrado y que presentan un crecimiento lento, pero los individuos maduros dominan el dosel. Estas características sugieren una estrategia no pionera. Sin embargo, *Manilkara bidentata* crece explosivamente después de disturbios, al igual que las pioneras (You y Petty, 1991). Aún más notable son especies que se comportan como primarias en algunas localidades y como pioneras en otras (Ej. *Prestoea montana*) (Bannister, 1967; Lugo *et al.*, 1995). El establecimiento de *Buchenavia capitata* (Sastre de Jesús, 1979), una especie de sucesión tardía, es favorecido por huracanes. La especie prospera en

áreas riparias donde disturbios continuos causan una tasa de retorno de individuos de todas las especies (Scatena y Lugo, 1995). *Palicourea riparia* (Lebrón, 1977) es una especie de claro que prospera después de huracanes y otros disturbios, como es la exposición a radiación ionizante, pero crece en forma de árbol pequeño debajo del dosel de bosques maduros. *Palicourea* alcanza la madurez reproductiva en 2.5 años. *Inga vera* es fijadora de nitrógeno, con viviparidad, dependencia de los claros en las primeras etapas de regeneración y tolerante a la sombra en la etapa de plántula (Muñiz y Meléndez, 1978). *Cecropia peltata* (ahora *C. schreberiana*), es una especie pionera típica a través de los bosques lluviosos y húmedos de Puerto Rico (Silander, 1979), pero no en bosques lluviosos, planicies inundadas o en zonas de pastoreo (Aidé *et al.*, 1996; Frangi y Lugo, 1998; Walker *et al.*, 1996b).

El siguiente resumen de las características de las historias de vida de dos especies de los bosques húmedos de las Montañas de Luquillo, ilustra algunas de las generalizaciones previas, mostrando la complejidad de las estrategias de historias de vida, y realza las características que pueden ser interpretadas como respuestas a un régimen de grandes disturbios. El árbol del dosel (*Manilkara bidentata*) es considerado como especie de bosques primarios basado en su tolerancia a la sombra en la etapa de plántula, crecimiento lento dentro del dosel forestal, madera de alta densidad, pocas y grandes semillas (You, 1991; Tabla 2). Las semillas tienen un periodo de viabilidad corto y no presentan mecanismo de latencia. Las plántulas de esta especie son grandes, leñosas y pueden vivir más de 40 años debajo del dosel. Los árboles maduros también tienen una vida larga. Los árboles jóvenes son tolerantes a la sombra, con una tasa baja de mortalidad y son considerados el punto crítico de la historia de vida (You, 1991; You y Petty, 1991). A pesar de estas características, las plántulas transplantadas pueden crecer hasta 24 veces más rápido en claros producidos por árboles caídos que aquellas que crecen en la sombra (You, 1991).

El huracán Hugo causó un impulso en la mortalidad de grandes árboles de *Manilkara* (4%), plántulas jóvenes (61%) y plántulas mayores (30%) (You y Petty, 1991). La causa de mortalidad debajo del dosel fue por aplastamiento y/o enterramiento, debido a la caída de grandes árboles y residuos. No se encontraron flores, frutas o semillas durante 9 meses después del huracán. Como resultado, se esperó que la nueva regeneración se retrasara por al menos 2 años después del huracán. Sin embargo, los individuos que sobrevivieron el huracán se ajustaron a las nuevas condiciones de luz, crecieron más rápidamente y pasaron a una categoría de

tamaño mayor y con más eficiencia en menor tiempo, que antes del huracán (Tabla 4). Debido a la baja mortalidad de las etapas avanzadas de la historia de vida de esta especie, los efectos del huracán incrementaron la presencia de *Manilkara bidentata* en el bosque. Disturbios relacionados con el huracán también incrementaron el número de árboles jóvenes en el bosque, a valores más altos que antes del huracán. El resultado de un solo huracán fue suficiente para superar su efecto instantáneo y el efecto de los desmontes selectivos anteriores. Para ganar ventaja de este evento, los individuos desarrollaron cambios en el patrón de tolerancia a la sombra a favor de un patrón de fuerte tolerancia al sol, lo cual requirió que los árboles descartaran las hojas viejas y formarían hojas nuevas (You y Petty, 1991).

Dacryodes excelsa (tabonuco) es otra especie primaria (Smith, 1970). Su plántula está adaptada a la sombra y es incapaz de desarrollarse en pleno sol (Lugo, 1970). Las plántulas dependen de micorrizas para su establecimiento (Guzmán Grajales y Walker, 1991) y responden positivamente a la presencia de materia orgánica en el suelo y negativamente a su ausencia. Durante los 60's y 70's encontrar árboles jóvenes de esta especie era casi imposible; durante este periodo el dosel de El Verde estuvo cerrado y el bosque se encontraba en un estado aparente de estabilidad (Lugo *et al.*, 2000; Odum, 1970). Durante años, muchas de las producciones de frutos eran estériles. Sin embargo, periódicamente ocurrieron grandes explosiones de semillas, con una densidad promedio de 481 plántulas por ha (Lugo, 1970). Las plántulas se encontraban más comúnmente en lomas donde las densidades alcanzaron 8,776 plántulas por ha \pm 1,240 en los años de alta densidad y 728 plántulas por ha \pm 307 en los años bajos. En los valles, la densidad de las plántulas alcanzó 4,304 por ha \pm 1010 en años buenos y 2,334 por ha \pm 118 en años bajos (Lugo, 1970). Sin disturbios significativos, la población de plántulas de tabonuco tienen un periodo de vida media de seis meses, y su crecimiento se limita a incrementos en el número de hojas y algún engrosamiento del tallo (Lugo, 1970). Con la apertura del dosel causadas por el huracán Hugo y su cierre 5 años después, plántulas, árboles jóvenes y varas de estas especies son comunes (Figura 10b), aunque el retraso de la densidad máxima fue retrasada por el huracán por 4 años. En contraste, el valor máximo en cuanto a densidad de las plántulas de la especie pionera *Cecropia peltata* fue menor a un año posterior al huracán (Figura 10b).

Las plántulas de *Dacryodes excelsa* tienen más hojas y de mayor tamaño que antes del huracán, y el crecimiento en altura fue explosivo (observaciones del autor). Hemos estimado que para las poblaciones

de *Dacryodes excelsa* en El Verde, las explosiones de plántulas se presentan en intervalos cercanos a los 60 años después de que se presentan fuertes huracanes. En la estrategia de regeneración de *Dacryodes excelsa*, las plántulas son cambiadas constantemente hasta que un huracán crea las

condiciones en las cuales, un cultivo se desarrollará exitosamente alcanzando el dosel, mientras que en *Manikara bidentata*, las plántulas presentan una estrategia de supervivencia al periodo entre huracanes como un avance a su regeneración.

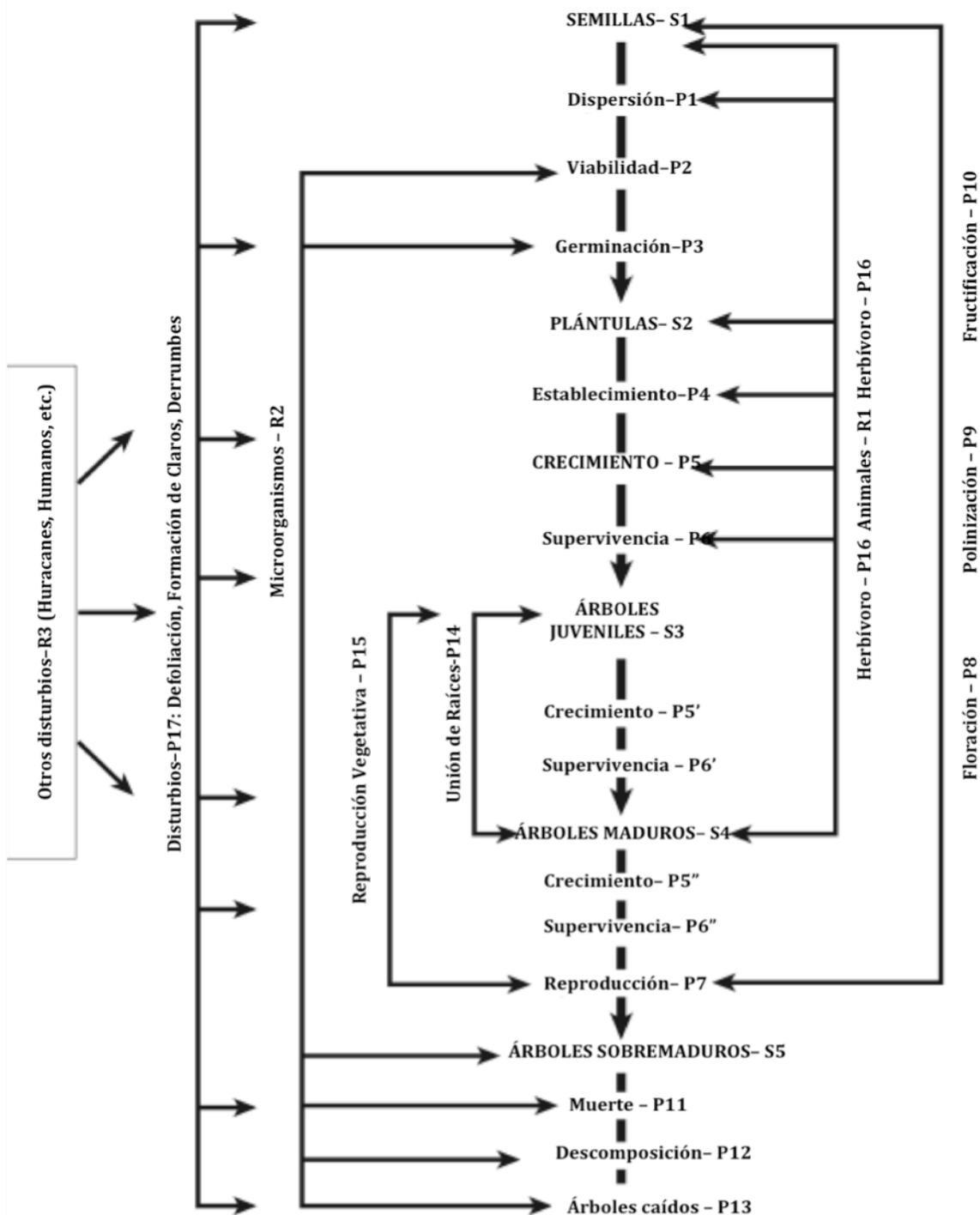


Figura 11. Modelo conceptual del ciclo de vida ecológico de especies arbóreas en un bosque húmedo subtropical en Puerto Rico. Las etapas del ciclo de vida (S), los procesos (P) y los reguladores de la población (R). El número de cada etapa proceso o regulador de la población está mostrado después de la letra del código. Tomado de McCormick (1996).

Tabla 3. Resumen de los ciclos de vida ecológicos de seis especies arbóreas en el bosque experimental de Luquillo.

	<i>Secropia peltata</i>	<i>Prestoea montana</i>	<i>Buchenavia capitata</i>	<i>Palicourea riparia</i>	<i>Inga vera</i>	<i>Manilkara bidentata</i>
ETAPAS						
Semilla	Numerosas (6.7 x 10 ⁶ por individuo) pequeñas (2 mm de long.) viabilidad larga (2 a 6 meses). Germinación favorecida por disturbios en el bosque (76% vs. 0.3%)	Grande (fruto aprox. 1 cm. peso 0.07g), numerosas (promedio 1.4/m ² a través del bosque). Viabilidad corta. Maduración larga (> 3 meses). Predación alta.	Fruto grande, producción alta (22.4 x 10 ⁶ /ha/año), pero con predación alta (>20% son consumidas por roedores).	Latencia y viabilidad prolongadas.	Grandes, pocas sobreviven y su dispersión es pobre. Viabilidad es baja (una semana de "días secos" = nula germinación)	Grandes y pocas (0.3/m ²). Sin latencia.
Plántula	Supervivencia alta en claros (80% vs. 0% en bosques cerrados). Rápido crecimiento en altura.	Relativamente de larga vida (3 veces mayor al promedio de todas las especies). Lento crecimiento (promedio de crecimiento en altura=0.1 mm/mes en el bosque).	Alta mortalidad (86%).	Rápida aclimatación a nuevas condiciones de luz.	Adaptada a la sombra pero responde a incrementos en la luz. Crece seis veces más en claros.	Muy larga vida (35 a 50 años) adaptadas a la sombra y fuertes. (sobrevive aun enterrada en escombros).
Juveniles	Crecimiento rápido en claros (max. 2.2 m/año de altura y 3.0 cm/año de diámetro).	Alta mortalidad (supervivencia de Juveniles no es mayor que en las plántulas).	Alta supervivencia hasta la madurez (59%).	Adaptadas a la sombra.	Crece en condiciones de baja luminosidad. Alta mortalidad (>99% de plántulas a juveniles)	Baja mortalidad. Altamente tolerante a la sombra
Arbol maduro	Crecimiento cambia a incrementos radiales (promedio=0.6 cm/año, max. = 1.5 cm/año. De corta vida (< a 30 años).	Esperanza de vida intermedia (promedio 61 años). Reproducción intermedia a madurez (25 años). Largo tiempo para alcanzar el dosel (50 años)	Aparentemente alta supervivencia (87%) cuando los árboles alcanzan el sub-dosel (10m o más, 30 a 50 años)	Madurez reproductiva en 2.5 años	senescencia temprana (35 años)	Larga vida: 50 años para alcanzar el dosel. >100 años de vida.
PROCESOS						
Germinación	Requiere luz o disturbios (76% en claros, 0.3% en bosques cerrados).	Exito intermedio (53%) Lenta (3 a 6 meses)	Durante la estación seca, la remoción del mesocarpio toma 45 días.	Muy lenta y limitada por la luz (14% en claros vs 6% en bosques)	Inicialmente alta (83%) pero disminuye rápidamente (20% después de 3 meses) restringida a claros.	Sin latencia. 42% de germinación de las semillas viables.
Crecimiento	Explosivo (árboles > 2 m/año). Alcanza el dosel en menos de 10 años.	Adaptada a la sombra. Limitada a la luz (10 veces más con luz, crecimiento 10 veces mayor).	Luz limitada plántulas crecen 3.7 cm/mes en claros vs 0.7 cm/mes en bosques cerrados	Respuesta rápida y extrema a la luz. Tasa fotosintética alta pero baja productividad.	Limitado por la luz	Adaptada a la sombra. Crecimiento de la plántula >40 veces en claros vs bosques
Reproducción	Prolíficas (>106 semillas/año/árbol). Polinizada por viento. Madurez temprana (< 4 años).	Polinizada por abejas y moscas. Alta producción de semillas. (>5000/individuo/año)	Alta producción de semillas (448,000/árbol/año). Viento daña las flores	Polinizada por abejas y colibríes. Luz limitada (95% menos semillas producidas en bosques vs claros.	Viviparidad, resultando en gran pérdida de semillas por depredadores. Muchas flores, pero pocas semillas (1 semilla c/255 flores). Daño por polinizadores. Muy ineficiente.	Maduración tardía Polinizadas por abejas. Pocas semillas por fruto. Pocas semillas producidas.
Dispersión	Amplia en el bosque. (promedio de 300/m ² a través del bosque) Aves y murciélagos.	Pobre. Aves y Ratas (densidad debajo del árbol parental es de 5.5 m ² vs 1.4 m ² a través del bosque).	Casi inexistente (5.2 semillas/m ² bajo el árbol padre vs 0.6/m ² en el bosque).	Aves, bien dispersas.	Aves, roedores y agua. Muy pobre. No hay semillas en bosque a excepción de debajo del árbol padre	Semillas dispersadas por murciélagos. (eventualmente 95% llegan a plántulas). Alta mortalidad bajo el árbol padre. (70% a los 3 años).

Tabla 3. Resumen de los ciclos de vida ecológicos de seis especies arbóreas en el bosque experimental de Luquillo. (continuación).

	<i>Secropia peltata</i>	<i>Prestoea montana</i>	<i>Buchenavia capitata</i>	<i>Palicourea riparia</i>	<i>Inga vera</i>	<i>Manilkara bidentata</i>
Supervivencia	Corta vida (30 años). Solo claros.	Periodo de vida intermedio (promedio de 61.1 años). De semillas a plántulas 53%. De plántulas a juveniles 32%. Semillas a árbol maduro 0.05%.	Incrementa con huracanes.	Luz limitada (77% en claros vs. 53% en bosques).	Supervivencia de las semillas y las plántulas es muy pobre.	Supervivencia de semillas a largo plazo (>35 años) Supervivencia alta de plántulas después de huracanes proporcionando reclutamiento de clases de tamaño de los árboles.
Fenología	Florece todo el año, máximo de enero a marzo. Estación seca	Florece todo el año. Máxima de Junio a Septiembre. Máxima fructificación de Octubre a Enero.	Florece durante la caída de las hojas en la estación seca.	Reproducción todo el año, pero sin ser abundante.	Máxima fructificación de marzo a Junio.	Floración extremadamente esporádica, de árbol a árbol y rama a rama.
Adaptaciones Especiales	Crecimiento rápido. Alta reproducción y buena dispersión	Proporción de raíces adaptadas a la sombra.	La polinización se beneficia de la caída de hojas. Excelente calidad de madera.	Aclimatación a la luz reversible. Sin ecotipos.	Viviparidad y polinización muy ineficiente. Sospechosa pérdida de los polinizadores y dispersores originales.	Dispersión por murciélagos en sitios favorables. Plántulas de larga vida y aclimatación a incrementos en la luz contribuyen a la resistencia en contra de huracanes. Se beneficia de los huracanes y la dispersión por murciélagos.
Habitat de preferencia	Claros obligados	Rocas y arroyuelos	A través del bosque	Claros	Sitios mésicos	Bosques, plateaus y laderas

Tabla 4. Efectos del Huracán Hugo en el ciclo de vida de *Manilkara bidentata*, una especie primaria de árbol forestal.

Parámetro	De plántula joven a madura		De plántula madura a juvenil	
	pre-huracán	post-huracán	pre-huracán	post huracán
Costo de reclutamiento ^a	168.3	7.5	4.0	0.3
Período de transición (meses)	140	28	292	16

* Número de muertes/número de reclutamiento a la siguiente clase de tamaño
Fuente: You y Petty (1991); Datos de El Verde.

Las poblaciones de plántulas de *Dacryodes excelsa* tienden a concentrarse en las laderas (Lugo, 1970) donde los adultos dominan y forman uniones entre árboles, interconectándose entre ellos a través de injertos en las raíces (Basnet *et al.*, 1993). Estas uniones entre árboles excluyen de una manera efectiva a los competidores del área, la cual tiene los suelos mejor aireados en el bosque (Silver *et al.*, 1999). La unión de los árboles proporciona resistencia efectiva a tormentas de viento, debido a que los árboles en las laderas soportan los vientos más fuertes que se han observado en Puerto Rico (Basnet *et al.*, 1992; Scatena y Lugo, 1995; Wadsworth y Englerth, 1959). Otro mecanismo de tolerancia al viento, es la disposición de las ramas

durante las tormentas, seguido de retoños vigorosos después del evento (Zimmerman *et al.*, 1994). Como resultado, muchas especies en el bosque tabonuco tienen bajas proporciones del área del dosel en relación con el área de los fustes (Pérez, 1970). Debido a que las conexiones de las raíces en la unión de éstos árboles permite el intercambio de materiales entre árboles, árboles suprimidos o muertos, los tocones forman retoños después de los disturbios (Basnet *et al.*, 1992, 1993; Scatena y Lugo, 1995). Esta formación de brotes asegura que la unión del árbol continuará ejerciendo dominancia en las laderas a pesar del final que tendrán ciertos individuos dentro de la unión.

Meses después de la presencia de huracanes en Nicaragua y Puerto Rico, en muchas especies retoñaron ramas nuevas en tocones que habían perdido todas sus ramas, tomando así un papel importante en la recuperación después del huracán (Yih *et al.*, 1991; Zimmerman *et al.*, 1994). Yih *et al.* (1991) nombraron a este rebrote como regeneración directa y Zimmerman *et al.* (1994), demostraron su relación con la historia de vida. Los árboles muestran un intercambio en relación con daños por huracanes y su recuperación. Muchas especies tienen una mortalidad baja durante los huracanes, pierden muchas ramas y retoña con gran frecuencia después de los huracanes. Las especies pioneras sufren una mortalidad alta (30 a 60% de los árboles con un diámetro normal < 10cm), como resultado de una alta frecuencia de tallos rotos; los sobrevivientes exhibieron una baja frecuencia de retoños. Estas frecuencias analizadas mediante la técnica de componentes principales, sugieren que las respuestas de las especies pioneras fueron separadas de las especies no pioneras. Las diferencias principales reflejadas en estos intercambios comentados anteriormente, caen dentro del eje principal primario. Este eje correlacionado con un índice de tolerancia a la sombra para estas mismas especies, desarrollado a partir de los datos de Smith (1970), lo cual indica una conexión entre plántula y características de la vida adulta.

EFFECTOS DE LOS DERRUMBES EN EL BOSQUE DE LAS MONTAÑAS DE LUQUILLO

Los derrubes exponen grandes superficies de suelo mineral, depositando la cubierta de suelo orgánico en el fondo del derrumbe. Estas dos regiones del derrumbe, comunmente ofrecen diferentes transiciones sucesionales, debido a las diferentes disponibilidad de nutrientes (Walker *et al.*, 1996a). Fletcher *et al.* (1996) estudiaron el crecimiento y respuestas fisiológicas a fertilización de el suelo mineral expuesto en dos especies pioneras y dos no pioneras. Las dos especies no pioneras (*Manilkara bidentata* y *Policourea riparia*) (tabla 2) respondieron a un incremento de la disponibilidad de fósforo, pero no a incrementos en nitrógeno, mientras que las dos especies pioneras (*Cecropia schreberiana* y *Phytolacca rivinoides*) respondieron tanto al fósforo como al nitrógeno. Las especies pioneras parecen ser altamente demandantes de nutrientes, lo que podría ser una explicación de porque no pueden invadir de manera exitosa, sitios degradados. Los derrubes también poseen condiciones extremas (substratos libres de materia orgánica activa y suelos con poca estructura), para la germinación de semillas de especies arbóreas, pero benéficas para el

establecimiento de helechos y otras especies herbáceas. Estas últimas especies pueden dominar el sitio por largos periodos mientras el suelo de rehabilita, resultando en periodos de retrasos en la sucesión (Walker, 1994).

RESULTADOS EN LOS BOSQUES LLUVIOSOS EN LAS MONTAÑAS DE LUQUILLO

En los bosques montañosos enanos y *Cyrtilla* de las regiones bajas tropicales y subtropicales, con excesiva humedad y malas condiciones de dispersión crean problemas para la regeneración de plantas (Brown *et al.*, 1983). La clonación, una estrategia de regeneración usada bajo estas condiciones, se observa en *Tabebuia rigida* a altas elevaciones, en las Montañas de Luquillo. A partir de las observaciones hechas en el área dañada por un avión que se estrelló en un bosque enano, durante 23 años, Weabber (1990b) sugirió que estos bosques carecen de árboles de especies pioneras. Las yerbas que invadieron el lugar, fueron lentamente reemplazadas con árboles nativos del lugar, sin una etapa de intervención de abundantes plantas de especies pioneras. Walker *et al.* (1990b) encontraron evidencia que apoya la hipótesis de que las plantas de especies pioneras no crecen en los bosques enanos. Después del Huracán Hugo, parcelas fertilizadas en bajas elevaciones fueron dominadas por *Cecropia schreberiana*, pero la única especie disponible para responder a una cantidad grande de nutrientes disponibles en el bosque enano dañado por el huracán, fueron hierbas, las cuales crecieron en grandes cantidades. Ninguna especie pionera invadió la zona después del huracán. Lugo y Scatena (1995) interpretaron esto como una autosucesión alogénica, como resultado de las condiciones de humedad, como son las plantas enanas, palmas, *Cyrtilla* y manglares. En estas condiciones de humedad, especies como *Prestoea montana*, *Tabebuia rigida*, *Cyrtilla racemiflora* y *Rhizophora mangle* pueden ser interpretadas como sucesionales o especies clímax, dependiendo del lugar donde crezcan (Lugo, 1980; Lugo *et al.*, 1995; Weaver, 1995).

RESULTADOS DE BOSQUES SECOS EN PUERTO RICO Y AMÉRICA CENTRAL

Las plantas de los bosques secos enfrentan diferentes condiciones respecto de aquellas de los bosques tropicales. En los bosques secos, las plantas no parecen competir por luz, pero deben asegurar una fuente de agua bajo condiciones de

altas temperaturas, déficit de saturación atmosférica, y cantidades y periodos de lluvia irregulares. El establecimiento de plántulas y la supervivencia de árboles bajo estas condiciones, requiere de diferentes estrategias en su ciclo de vida, respecto a la de los árboles en bosques lluviosos (Bullock, 1995; Castilleja, 1991; Gerhardt, 1994; Lugo *et al.*, 1978; Medina (en prensa); Molina Colón, 1998; Murphy y Lugo, 1986a, 1986b; Murphy *et al.*, 1995). La concentración de savia en especies de bosques secos, la cual es alta comparada con la de las especies de bosques lluviosos, tiende a incrementar con

la aridez del terreno (Medina, 1995). Estas concentraciones permiten a los árboles de bosques secos, asegurar agua de suelos con bajo contenido hídrico. Especies de árboles suculentos como *Clusia* sp., mantienen una baja presión osmótica en la savia, y sobreviven almacenando agua y conduciendo el metabolismo del ácido crasuláceo (CAM) (Medina, 1995). Bullock (1995) notó que contrario a la situación en sitios de mayor humedad, el tamaño del tronco en los bosques secos es un mal predictor de la reproducción. También sugirió que una mayor densidad de individuos puede favorecer su cruzamiento en los bosques secos.

A pesar de la limitación del agua en bosques secos, la plantas enfrentan un ambiente heterogéneo. La base para la heterogeneidad del ambiente descansa en los gradientes edáficos como son la profundidad del suelo, fertilidad y humedad, así como las variaciones estacionales en la mayoría de los factores ambientales incluyendo la lluvia. Medina (1995) ha mostrado que los bosques secos contienen más formas de vida vegetales que los bosques húmedos y lluviosos. Cada una de estas formas de vida tiene una estrategia de metabolismo diferente (perennes, deciduos y suculentas), con diferentes atributos funcionales (Ewel y Bigelow, 1996), y diferentes características de los ciclos de vida. Desafortunadamente, esta diversidad de historias ecológicas de vida, no ha sido documentada a detalle. Molina Colón (1998) clasificó las especies de los bosques secos en pioneras o primarias, basado en el tamaño del propagulo, periodos de fructificación, condiciones del suelo requeridas para la germinación, tolerancia a la sombra, preferencia en el tamaño de la brecha, tasa de crecimiento y longitud del periodo vegetativo. Con estos criterios ella determinó como especies pioneras a *Leucaena leucocephala*, *Croton astroites*, *C. rigidus*, *Guazuma ulmifolia*, y *Latana arida* y *Bursera simaruba*, *Bucida buceras*, *Machaonia portoricensis* y *Eugenia fortida*, como especies primarias.

Las semillas en el bosque Guánica, Puerto Rico, son dispersadas primariamente por aves y hormigas, que

germinan sólo cuando hay adecuadas condiciones de humedad en el suelo (Castilleja, 1991). El banco de semillas es bajo en número de semillas y especies representativas (Castilleja, 1991; Molina Colón, 1998; Murphy *et al.*, 1995). Las plántulas son poco comunes en el suelo forestal y están limitadas en sitios sombreados. El reclutamiento de plántulas es un evento infrecuente y la mayor parte de los árboles pueden formar bosques pequeños, por medio de raíces o tallos (Dunevitz, 1985; Dunphy, 1996; Ewel, 1971; Molina Colón, 1998; Murphy *et al.*, 1995). La mayor parte de los eventos de la historia de vida en el bosque Guánica (tales como la floración, fructificación, caída de las hojas, crecimiento de las hojas, crecimiento del árbol y germinación de las semillas), están sincronizados con los ciclos de lluvia y sequía (Murphy y Lugo, 1986a, 1986b; Murphy *et al.*, 1995). Sin embargo, debido a que el acceso al agua es diferente en esas áreas, algunos árboles pueden tener un complemento completo de follaje verde, flores en periodos de extensas sequías, y pueden ser completamente deciduos.

Castilleja (1991) comparó las semillas del Bosque Guánica con las de Luquillo (bosque seco vs bosque húmedo) y encontró que las semillas del bosque seco tienden a ser remarcadamente más pequeñas. Aunque existen estaciones de fructificación, éstas no parecen estar determinadas como mecanismo para evitar la humedad, como en Costa Rica (Frankie *et al.*, 1974). Las semillas son dispersas por aves durante todo el año, lo cual representa un ajuste positivo a las altas variabilidades de lluvias. En otros bosques tropicales secos, las semillas son predominantemente dispersas por el viento (Frankie *et al.*, 1974). Las semillas en el Bosque Guánica tienen cubierta impermeable y germinación hipógea retrasada; éstas germinan en respuesta a una adecuada cantidad de humedad. La densidad de las plántulas varía de acuerdo a la cubierta forestal, incrementándose en bosques deciduos de doseles cerrados y decreciendo hacia las zonas de cactus. Los bancos de plántulas, al igual que los bancos de semillas, son escasos y reflejan la dominancia del dosel. El reclutamiento de plántulas es infrecuente y responde a la disponibilidad de humedad. La especie *Bursera simaruba* mostró una mayor tasa de reclutamiento y crecimiento cuando emerge de grietas en piedras calizas expuestas; creció más rápido en áreas expuestas que en zonas de sombra, donde otras especies tienden a crecer mejor. La mayor parte de las especies en el Bosque Guánica evitan la sequía, y ambos, las plántulas y los bancos de semillas fallan en exhibir la abundancia y diversidad de árboles en el estrato superior (Castilleja, 1991; Molina Colón, 1998). Estos resultados enfatizan la importancia de retoños como estrategia de regeneración en este bosque (Dunevitz,

1985; Dunphy, 1996; Ewel, 1971; Molina Colón, 1998; Murphy y Lugo, 1986a, 1986b; Murphy et al., 1995).

En bosques secos con grandes cantidades de lluvia y suelos más profundos que los del Bosque de Guánica, las plantas son más altas (Murphy y Lugo, 1995), las plántulas son más grandes y representan un grupo de especies más diverso. Una mayor disponibilidad de humedad, sombra y nutrientes, permite un conjunto de estrategias más diverso para el establecimiento y crecimiento de las plántulas. Gerhardt (1994) estudió las estrategias de desarrollo de plántulas de cuatro especies de árboles (*Hymenaea courbaril*, *Swietenia macrophylla*, *Manilkara chicle* y *Cedrela odorata*) y encontró diferencias significantes en sus respuestas a la luz y humedad. La sequía fue la mayor causa de mortandad y algunas especies desarrollaron sistemas radicales profundos antes de la elongación. La competencia radical incrementa el efecto de sequía y cuando fue reducido a través de zanjas, el desarrollo de las plántulas mejoró. Alguna cubierta perenne ayuda a reducir la mortalidad durante la estación seca. La disminución de la densidad del dosel benefició a *Hymenaea courbaril* y *Swietenia macrophylla*, pero redujo la supervivencia de *Manilkara chicle* y *Cedrela odorata*. La obtención de plántulas de buen tamaño antes de la llegada de la estación seca mejoró las posibilidades de supervivencia. *Hymenaea courbaril* y *Swietenia macrophylla* se establecen bien en praderas y bosques secundarios jóvenes. *Manilkara chicle* tiene baja supervivencia en este ambiente, mientras que *Cedrela odorata* falló en la mayoría de las condiciones, limitando su incorporación a los años lluviosos.

OBSERVACIONES FINALES

Los resultados disponibles sugieren notables diferencias cuando las especies de tipos contrastantes de bosques son comparadas (i.e. bosques secos con humedad a bosques lluviosos, o bosques inundados con bosques en zonas de sin inundaciones), al igual que los diferentes niveles entre bosques con clima similar pero con diferentes regímenes de disturbios (i.e. bosques húmedos que tienen sólo claros producidos por la caída de árboles, con bosques húmedos afectados por huracanes). Estas diferencias son presentadas abajo como generalidades, pero en la actualidad representan la hipótesis que deben ser investigadas más a fondo.

La mayor diferencia entre bosques secos y húmedos es el papel fundamental del agua en los bosques secos, comparados con los bosques con poca

humedad y bosques lluviosos. Los ciclos de vida en los bosques secos tropicales tienen como consecuencia, una mayor respuesta al agua que a la luz; lo opuesto ocurre en bosques húmedos o lluviosos. La secuencia y tasa de los procesos de los ciclos de vida están sincronizados con el tiempo, intensidad y variabilidad de lluvia en los bosques secos; pero en la mayoría de los bosques lluviosos, los ciclos de vida están sincronizados con la intensidad y duración de la luz.

En bosques húmedos pantanosos, la poca cantidad de oxígeno es un factor que influye en la germinación de las semillas, dando como resultado que en su ciclo de vida se incluya la viviparidad, bancos de plántulas, ausencia de bancos de semillas, clonación, tejidos adventicios, regeneración ligada a periodos favorables, retoños frecuentes y cortas sucesiones, culminando con la autosucesión.

Los ciclos de vida de árboles afectados por huracanes se caracterizan por cortos periodos de vida, una primera reproducción temprana, hojas heterofilas, capacidad para cambiar de forma rápida de tolerantes a intolerantes a la sombra, regeneración avanzada, retoños conspicuos, uniones de árboles y, una baja relación del área de la copa-área del tallo. A medida que se incrementan los agentes estresantes (de bosques húmedos sin presencia de huracanes a bosques con el mismo clima y presencia de huracanes, a bosques pantanosos), decrece el número de especies capaces de completar su ciclo de vida.

Las secuencias descritas en la figura 8 para la dinámica de claros no se aplica a sitios con regeneración por huracanes, en parte debido a que las condiciones posteriores a un huracán difieren de las predichas para claros de gran tamaño. En claros grandes, una regeneración avanzada y retoños, son supuestos de ocurrir en valores mínimos, pero después de un huracán, estos dos mecanismos de regeneración adquieren predominancia. Además, comparados con sitios con dinámica de fases de claros como mayor régimen de disturbios, el tiempo disponible para un crecimiento ininterrumpido está dramáticamente reducido en sitios donde ocurren grandes e infrecuentes disturbios. Las condiciones que producen la interrupción del crecimiento pueden actuar como una fuerza selectiva para características de los ciclos de vida que incluyen un período de vida corto, reproducción temprana, menor acumulación de biomasa, retoños y plasticidad morfológica y fisiológica en las etapas tempranas del ciclo de vida. Similarmente, los cambios observados en especies y la composición de las formas de vida en las zonas de derrumbes y lugares degradados por actividades humanas, señalan los límites de adaptación del ciclo

de vida de especies de árboles normales. Estos cambios también sugieren la selección de mayores adaptaciones bióticas extremas, para el establecimiento y supervivencia en estos ambientes desequilibrados, quizás análogos al concepto de supertrampa en aves (Arendt 1993).

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo fue hecho en colaboración con la Universidad de Puerto Rico y como parte de una contribución del Programa del Servicio Forestal de los Estados Unidos de América (USDA-FS), al Programa de la Fundación Nacional de Ciencias de Investigaciones Ecológicas del Bosque Experimental de Luquillo (Subsidio BSR-8811902), a la División de Ecología Terrestre, Universidad de Puerto Rico y al Instituto Internacional de Silvicultura Tropical (USDA-FS). Agradecemos a Sandra Brown, T. Mitchell Aide, Nicholas Brokaw, Alberto Sabat, John Francis, John Parrota y Carleen Yokum por sus revisiones del manuscrito, a Martha Brookes y Pam Bowman por la edición del manuscrito. También agradecemos a Mildred Alayón, Ivelisse Ortíz y Gisel Reyes por su ayuda con la producción.

ETNOBOTÁNICA

ANA LUCRECIA DE MACVEAN
Y ELFRIEDE PÖLL

Herbario, Instituto de Investigaciones
Universidad del Valle de Guatemala
Guatemala

El botánico americano J. W. Harshberger definió por primera vez en 1896, el término “etnobotánica” como “el estudio de las plantas utilizadas por la gente primitiva” (Balick y Cox, 1996). Desde entonces, se han hecho muchos intentos de proporcionar una definición descriptiva (Bennet, 1997). En términos amplios, la etnobotánica es el estudio de la relación e interacciones entre plantas y el ser humano (Balick y Cox, 1996). Este campo de estudio analiza los resultados de manipulaciones ancestrales del material vegetal, junto con el contexto cultural en el cual se utilizan las plantas (Balick y Cox, 1996). Esto incluye la colaboración de disciplinas como ecología, química, antropología, economía y lingüística (Prance, 1991). Sin embargo, la cantidad de trabajo interdisciplinario hecho en la etnobotánica, necesita incrementarse en el futuro (Martin, 1995; Prance, 1991).

HISTORIA DE LOS USOS DE PLANTAS EN AMÉRICA TROPICAL

El uso de plantas por los indígenas americanos se remonta a más de 10,000 años (Hoyt, 1992; Porter, 1981). El hombre era mayormente un depredador de la fauna y un recolector de la flora circundante: granos para alimento, corteza para vestimenta y

posiblemente, hierbas para medicina. La primera siembra intencional de semillas fue probablemente la consecuencia lógica de una serie simple de acontecimientos (Raven *et al.*, 1992). La gente que recogía granos (malezas de rápido crecimiento) probablemente dispersaron algunos granos de manera accidental cerca de sus lugares de campamento o quizás, los sembraron intencionalmente y crearon una fuente de alimentos más segura (Raven *et al.*, 1992). La domesticación, la selección de material parental e irrigación, jugaron un papel importante en el desarrollo de agricultura (Smith, 1967), que de cualquier forma implica favorecer plantas útiles por encima de las no útiles, en una cultura particular. Desde el momento en que fue concebida la agricultura, el hombre inició cambios importantes en su relación con las plantas y participó en la etnobotánica.

ALIMENTOS

La región que hoy conocemos como Mesomérica (que incluye el centro y sur de México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras y el norte de Nicaragua), ha sido la fuente de recursos genéticos en la agricultura moderna para muchas frutas y hortalizas (Hoyt, 1992). Se han encontrado semillas

de muchas especies de calabacines y calabazas de 6,000 años antes de nuestra era, en antiguos poblados de Mesoamérica. Estas semillas bien conservadas proveen en cierta medida la historia de la agricultura y el desarrollo de las culturas en el Nuevo Mundo (Cutler y Whitaker, 1967). Por ejemplo, se ha mostrado que semillas de *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) se consumían con azúcar obtenida por la acción de una enzima. Este alimento, llamado “pepitoria” todavía es consumido por los nativos de México y Guatemala, con la única diferencia de que ahora el azúcar se obtiene de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), una planta bien conocida y que fue introducida de Nueva Guinea (Davidse *et al.*, 1994), por los colonizadores españoles.

Otra planta importante de origen americano es el maíz (*Zea mays*, Poaceae), una de las plantas más productivas del mundo, que constituye un gran porcentaje de la producción mundial de alimentos. Este cereal fue sembrado en México desde el año 3,000 antes de nuestra era, aunque se han encontrado en Puebla, México, formas ancestrales que se remontan a 5,000 años antes de nuestra era (Mangelsdorf *et al.*, 1967). El maíz formó la base agrícola de todas las principales civilizaciones del Nuevo Mundo: Mayas, Aztecas, Incas y Anasazi. Este cultivo también se utilizaba como una fuente principal de alimentos por todos los exploradores y conquistadores europeos que vinieron a América. Mangelsdorf y Reeves (1943) indican que sin maíz la colonización no hubiera tenido éxito. Fue y todavía es cultivado en asociación con frijoles y calabazas. Los métodos de preparación de alimentos hechos de maíz varían, pero todavía se encuentran tortillas hechas a mano (pastelitos de maíz hechos con granos tratados con cal) y piedra para moler (metates), como aquellas utilizadas por los antiguos Mayas (Sahagún, 1582). Una bebida caliente llamada atole se hace de granos machacados de maíz y probablemente también, tiene un origen precolombino. El maíz no era solamente un cultivo alimenticio importante sino que también tenía una importancia religiosa; como dice la biblia maya (Popol Vuh), los humanos se formaron de harina de maíz, y el maíz era representado también por muchos dioses como Centlotl (Saenz, 1988).

Como muchos autores han indicado, el cacao (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae) es la contribución de América para el mundo, como una bebida estimulante importante (Coe y Coe, 1996; Thompson, 1956; Young, 1994). El origen del árbol de cacao todavía se debate. Mientras que algunos consideran que es de la Amazonia (Smith *et al.*, 1992; Young, 1994), otros han declarado que es probablemente de origen mesoamericano (Coe y Coe, 1996). En todo caso, este “alimento de los dioses” (de *Theobroma*,

el nombre que Linneo dio a esta especie), fue domesticado en Centroamérica y fue una planta valiosa utilizada como alimento y como moneda, al igual que un símbolo religioso para los Olmecas y Mayas. Un registro de un fósil de un lugar olmeca en San Lorenzo, México, fecha su uso a 1,000 años antes de nuestra era, mientras que el Códice de Dresden tiene figuras representando ofrendas del fruto del cacao celebrando un año nuevo (Coe y Coe, 1996). Los Aztecas de México y los Mayas del norte de Centroamérica, preparaban una bebida de chocolate moliendo los granos de cacao con granos de maíz, y luego agregando agua hirviendo con chile picante. En los años de la década de 1920, Wilson Popenoe indicó que ésta bebida tradicional todavía se servía en San Cristóbal Verapaz, Guatemala (Smith *et al.*, 1992). El cacao no fue bien recibido al principio en Europa después de la conquista, pero conforme las especias tradicionales eran reemplazadas por el azúcar, su popularidad aumentó dramáticamente. Varias técnicas se han desarrollado para crear licor de chocolate, cocoa y chocolate como lo conocemos en la actualidad. Una de las más famosas es “*dutching*” (procedimiento holandés), que utiliza presión para extraer la grasa de los cotiledones, o “*nibs*” que da un cacao más oscuro, de sabor más suave y cocoa más soluble. Aproximadamente el 90% de todo el cacao que se utiliza actualmente es sometido al procedimiento holandés (Simpson y Conner-Ogorzaly, 1986).

MEDICINAS

Mucho antes de que los europeos vinieran a América, los nativos americanos incluyendo los Mayas, Aztecas e Incas, tenían un conocimiento bien desarrollado de plantas, especialmente aquéllas utilizadas para medicinas. El Manuscrito Badiano (Emmart, 1940), escrito por Martín de la Cruz en 1552, incluye más de 200 especies de plantas utilizadas por los Aztecas como medicinas. Muchas de esas plantas todavía se utilizan hoy en toda América, y algunas hasta se han naturalizado en la mayoría de las zonas tropicales. Tal es el caso de *Psidium guajava*, miembro de la familia mirtáceas (Myrtaceae) y conocido mayormente como guayabo. Este árbol es muy apreciado por sus frutos agrídulces que se utilizan para hacer jalea espesa o pasta para postres, pero los Aztecas y los Mayas hace tiempo preparaban un cocimiento de hojas y corteza del guayabo, para tratar problemas gastrointestinales como la diarrea (Emmart, 1940). Hoy se conoce el guayabo en todos los países mesoamericanos y del caribe, como una planta medicinal (Gupta, 1995).

“Muchas culturas autóctonas americanas vivieron, y todavía viven, en zonas tropicales que son ricas no

solamente en diversidad de plantas sino también de fauna (Groombridge, 1992), y se encuentran amenazadas por la presencia de una variedad de animales peligrosos tales como serpientes venenosas. Manuscritos antiguos e información etnobotánica actual, revelan que el uso de *Dorstenia contrajerva*, de la familia Moraceae fue y continúa siendo popular entre las poblaciones tropicales (MacVean, 1995; Emmart, 1940), como un antídoto para mordeduras de serpiente. La malaria, una enfermedad causada por un mosquito que transmite el protozooario *Plasmodium* spp., es otro ejemplo. Al principio de los años 1,600, durante la conquista del imperio Inca, muchos soldados españoles padecieron fiebres horribles y los Jesuitas aprendieron de los Incas, que la corteza amarga de un árbol nativo se daba como bebida para tratar fiebres. Desde entonces, el mundo ha estado en deuda con los Incas que utilizaban el alcaloide, quinina, obtenida de *Cinchona* spp. En la actualidad existen medicinas sintéticas antimalarias como Fansidar (sulfadoxina pirimetadina) y Aralen (cloroquinina), que reemplazan la necesidad de quinina. La *Cinchona* spp., todavía es importante en el tratamiento de arritmias del corazón (Balick y Cox, 1996)."

OTROS USOS

Narcóticos

Las hojas de coca del arbusto sudamericano *Erythroxylum coca* (Erythroxylaceae) son valoradas por la gente de la región de los Andes, como una fuente de alcaloides estimulantes. Desde la conquista española hasta la actualidad, las hojas se han recolectado, luego secado para fermentación y masticadas con cal, un agente que ayuda a la absorción de alcaloides (Simpson y Conner-Ogorzaly, 1986). Estas se usan para mantener los niveles de azúcar en la sangre y la agudeza, para ayudar a los viajeros a adaptarse a la alta altitud y para reducir los dolores por el hambre. La coca también se domesticó en tiempos precolombinos. Descubrimientos arqueológicos muestran utensilios y bolsas de coca que tienen más de 3,000 años de edad (Furst, 1972). Los conquistadores españoles trataron de prohibir el uso de coca hasta que se dieron cuenta que los indios esclavos trabajaban más asiduamente, si se les permitía masticarla. Esta planta fue llevada a Europa y adquirió renombre con el vino de Angelo Mariani, que contenía extractos de las hojas. La Compañía de Coca Cola al principio utilizaba *Erythroxylum coca* y *Cola nitida* (Sterculiaceae) para hacer su bebida rica en cafeína y estimulante, mientras que hoy las hojas de coca, a las cuales se les extrae la cocaína, se utiliza para dar sabor al almíbar del cual se hace esta bebida (Balick

y Cox, 1996; Plowman, 1984; Simpson y Conner-Ogorzaly, 1986). Debido a la violencia incitada por la cocaína, se estableció la Ley de Narcóticos Harrison en los años 1900, en la cual fue declarada esta droga como ilegal. Sin embargo, el abuso de cocaína ha aumentado al punto que su uso legal en la medicina se ha vuelto complicado (Balick y Cox, 1996).

Materiales

Puesto que el material vegetal no se preserva bien en condiciones húmedas y tropicales, solamente se puede especular que los pueblos antiguos utilizaban plantas como resguardo. Los descendientes de los Mayas, por ejemplo, utilizan palmas como una fuente de material para construcción (Balick y Cox, 1996). Al visitar la Península del Yucatán, México, o El Petén, Guatemala, el viajero puede ver que la mayoría de las casas pequeñas todavía están construidas con postes hechos de diversas especies de árboles nativos. Estos postes se enlazan con enredaderas fuertes (la mayoría de ellas de las bignoniaceae). El techo es usualmente cubierto con palmas como *Sabal* spp. que actualmente sufre de una fuerte presión por su cosecha como recurso para techado (Caballero, 1994), no solamente para viviendas pequeñas de aldeas, sino también para hoteles y chalets.

LA CONSERVACIÓN Y EL ROL DE LA POBLACIÓN NATIVA

Los ejemplos mencionados con anterioridad demuestran la riqueza del conocimiento tradicional sobre plantas. Este conocimiento, heredado a través de muchas generaciones, todavía puede ser recogido en muchas regiones, especialmente por toda Mesoamérica y Sudamérica, pero la necesidad de documentarlo antes de que desaparezca es urgente. Conforme disminuye la diversidad biológica, también disminuye la herencia cultural de grupos nativos, donde los ancianos son las personas con mayor conocimiento sobre los usos de las plantas (MacVean, 1995). Encontrar nuevas alternativas no maderables y alentar las prácticas de agrosilvicultura para disminuir la presión en la agricultura tradicional es crítico, para desarrollar esfuerzos de conservación neotropicales (Martin, 1995), los cuales son esenciales si la gente va a continuar dependiendo del bosque para su sustento.

Por ejemplo, en Belice, los médicos tradicionales proporcionan hasta un 75 por ciento de las necesidades primarias del cuidado de la salud de la gente campesina (Balick y Mendelsohn, 1991). Dando un ejemplo para conservación a través de alternativas no maderables, la Asociación de

Curanderos Tradicionales de Belice estableció una reserva para plantas medicinales, ubicada en la región Yalbak. Los curanderos de la localidad recolectan plantas medicinales de la reserva, mientras que los científicos llevan a cabo sus inventarios ecológicos y sus estudios de regeneración de plantas después de la cosecha. Para evitar la destrucción del hábitat y sobreaprovechamiento para el abastecimiento de plantas medicinales, la fundación Investigación Tropical IxChel ha comenzado un programa para desarrollar viveros hortícolas (Arvigo y Balick, 1995; Balick y Cox, 1996).

ETNOBOTÁNICA CUANTITATIVA

Históricamente, los bosques tropicales han sido muy fructíferos como fuentes de madera, cuya cosecha era una manera rápida y simple de obtener dinero. Los residuos del bosque se quemaban. En la actualidad, otra forma de destrucción de los bosques es talar y quemar, como consecuencia de la presión demográfica y la conversión de terrenos forestales a cultivos anuales. Sin embargo, los etnobotánicos han señalado que hay otras alternativas viables y benéficas al aprovechamiento maderable. Un equipo interdisciplinario de los Jardines Botánicos de Nueva York, dirigido por Charles Peters realizó un inventario de un terreno de 1 ha de plantas útiles, y calculó el valor presente de cosechar frutos y látex en \$6,330 (Peters *et al.*, 1989). El cultivo de árboles en países como Brasil dio rendimientos de \$3,184/ha, mientras que el cultivo de pasto para ganado dio un valor actual neto de \$2,960/ha. El rendimiento de productos no maderables es más alto y proporciona un método para integrar el uso y la conservación de bosques sudamericanos. El botánico Brian Boom ha realizado cuantificaciones etnobotánicas similares con los indios Chacobos en Bolivia, y encontró que el 82% de las especies en una hectárea (75 de 91) eran útiles (Boom, 1989; Prance, 1991). Para sugerir el uso sostenible de los bosques tropicales, se necesita una etnobotánica cuantitativa y estudios de densidad que incluyen tasas de regeneración. A la fecha existen pocos estudios de este tipo para los neotrópicos (Balée, 1987; Balick y Mendelsohn, 1991; Boom, 1989; Di Stefano y Morales, 1993; MacVean, 1995; Peters *et al.*, 1989; Phillips *et al.*, 1994; Phillips y Gentry, 1993).

PLANTAS DEL FUTURO

Plantas para Alimentos

De los varios miles de especies de plantas que se sabe son comestibles, sólo cerca de 150 se han vuelto lo suficientemente importantes como parte de la agricultura moderna y comercio internacional

(Plotkin, 1988). Los alimentos usados por los indígenas desde tiempos precolombinos son en su mayoría desconocidos, menospreciados y subutilizados, lo que ilustra cómo países en vías de desarrollo son ricos biológica y culturalmente, pero son pobres en recursos económicos. Los problemas tales como la sobrepoblación y desnutrición están difundidos por todas partes. Sin embargo, combinando esfuerzos de investigación etnobotánica, nutricional y bioquímica, los científicos han encontrado que el estado nutricional de la gente campesina de bajos recursos económicos, puede mejorarse con plantas nativas. Tal es el caso del amaranto y una variedad de hortalizas.

Amaranto

El amaranto (*Amaranthus* spp., Amaranthaceae) fue un cereal muy importante durante tiempos precolombinos. Su disminución puede atribuirse en parte al hecho de que los primeros españoles prohibieron su uso, porque los Mayas y Aztecas lo usaban en celebraciones religiosas, y como alimento (Balick y Cox, 1996; Simpson y Conner-Ogorzaly, 1986). A pesar de haber estado prohibido, el amaranto prosperó debido a su robustez y fácil cultivo. Los indígenas dependían alimentariamente de esta planta, principalmente porque era un grano con un alto contenido de lisina (Plotkin, 1988). El grano de la especie de amaranto centroamericana no son granos verdaderos, aunque el su fruto, sabor y procedimiento para cocinarlo son similares a los de los granos verdaderos. Esta bella planta todavía es utilizada por pobladores indígenas de las regiones montañosas de México y Guatemala. El amaranto tiene muchas características que lo hacen atractivo como cultivo para países en vías de desarrollo: es una planta que puede florecer en ambientes áridos, puede ser cosechado fácilmente y tiene un alto contenido proteico. Los trabajos de Ricardo Bressani, editor del Boletín de Noticias Amaranto (Universidad del Valle de Guatemala), muestran que la pasta de amaranto, por ejemplo, tiene un valor proteico 30% más alto que la pasta regular. La calidad de la proteína de amaranto es más alta que la de cualquier otro grano de cereal que se usa comúnmente en la dieta humana (Bressani, 1997) (ver cuadro 1). Actualmente se vende el amaranto en los Estados Unidos como un cereal para el desayuno y también se vende en tiendas de comida naturista (Plotkin, 1988).

Hortalizas

Hortalizas como chipilín (*Crotalaria longirostrata*), macuy (*Solanum americanum*) y chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) son subutilizadas en toda Mesoamérica. Estas plantas nativas necesitan atención especial,

dado que son alternativas altamente nutricionales, a las hortalizas convencionales en la dieta humana (cuadro 2). Tienen un alto contenido proteico, vitaminas B2 y C. También son de rápido crecimiento y están bien adaptadas a una amplia escala de altitudes. Ambas, tanto el chipilín como el macuy, pueden establecerse de semillas, aunque la chaya brota muy fácilmente de estacas. Parece

contradictorio e irónico que plantas como la lechuga y la espinaca, ambas con contenidos alimenticios mucho más bajos, han sido comercializadas en todo el mundo, mientras que casi nadie ha oído de la más nutritiva y sabrosa chaya (Molina-Cruz *et al.*, 1997) (cuadro 2).

Cuadro 1. Calidad proteica del amaranto y otros granos de cereales comunes

Grano	Calidad de proteína % de Caseína	Referencia
<i>Amaranthus caudatus</i>		
Crudo	74.8*	Pedersen <i>et al.</i> , 1987
Reventado	74.4*	
Secado en tambor	89.1	Bressani <i>et al.</i> , 1987
<i>A. cruentus</i>		
Secado en tambor	86.1	Bressani <i>et al.</i> , 1987
<i>A. hypochondriacus</i>		
Secado en tambor	85.0	Bressani <i>et al.</i> , 1987
Maíz, cocido con cal	45.0	Bressani y Marengo 1963
Grano de alta proteína		
Crudo	72.6	Bressani <i>et al.</i> , 1990
Cocido con cal	82.6	Bressani <i>et al.</i> , 1990
Sorgo, crudo	30.6**	
Arroz	60.0	Howe <i>et al.</i> , 1965
Harina de trigo	26.0	Howe <i>et al.</i> , 1965
Avena	73.6	Howe <i>et al.</i> , 1965
Centeno	52.0	Howe <i>et al.</i> , 1965

*Utilización neta de proteína

**Relación valor nutritivo

Fuente: Bressani 1997, información inédita

Cuadro 2. Composición por 100 g de hojas frescas comestibles en mesoamérica

	Proteína (g)	CHO* (g)	Fibra (g)	Calcio (mg)	P (mg)	Hierro (mg)	Vit A** (mg)	Vit B1 (mg)	Vit B2 (mg)	Niacina (mg)	Vit C (mg)	Energía kcal
Chaya <i>Cnidoscolus aconitifolius</i>	5.2	10.7	2.4	244	71	2.2	2.5	0.2	0.4	1.6	350	64
Bledo <i>Amaranthus sp.</i>	3.7	7.4	1.5	313	74	5.6	1.6	0.05	0.24	1.2	65	42
Chipilín <i>Crotalaria longirostrata</i>	7.0	9	2	287	72	4.7	3	0.33	0.49	2	100	56
Macuy <i>Solanum americanum</i>	5.0	7	1.4	199	60	9.9	0.2	0.18	0.35	1	61	45
Calabaza <i>Cucurbita sp.</i>	4.2	3.4	1.5	127	96	5.8	0.8	0.14	0.17	1.8	58	26
Espinaca <i>Spinacea oleracea</i>	2.8	5	0.7	60	30	3.2	1.2	0.06	0.17	0.6	46	30
Lechuga <i>Lactuca sativa</i>	1.0	3	0.5	16	23	0.4	--	0.05	0.03	0.3	7	13

*Carbohidratos; ** actividad de vitamina A

Fuente: Molina-Cruz [y otros] 1997

Plantas para Fibra

Las plantas para fibra tienen el segundo lugar después de plantas alimenticias en cuanto a su utilidad para el ser humano (Plotkin, 1988). La gente de los trópicos todavía utilizan fibras de plantas para sus viviendas, hamacas, redes, canastas y muebles (Balick y Cox, 1996; MacVean, 1995; Plotkin, 1988). Especies de plantas americanas promisorias incluyen palmas como *Desmoncus* spp. (Arecaceae), el ratán del Nuevo Mundo. Muchos nativos, incluyendo los Maya Itzá y los campesinos peruanos, han comenzado a utilizar esta palma trepadora, llamada bayal en Guatemala, para hacer productos artesanales que incluyen muebles y canastas. El tallo de esta palma se limpia (se descorteza), se deja secar y luego se moldea en bellos trabajos manuales (MacVean, 1995).

Los etnobotánicos deberán enfrentar muchos retos en el futuro, especialmente debido a la pérdida biológica y cultural. Hay una necesidad urgente de documentar minuciosamente, analizar y utilizar sustentablemente nuestra biodiversidad – involucrando a la población local, dándole sus respectivos créditos y derechos de propiedad intelectual sobre los descubrimientos que resulten de la información proporcionada. Las culturas nativas, aceptando la libre asociación con las sociedades modernas, son capaces de dirigir su propio futuro, ayudándonos a continuar descubriendo los dones de las relaciones entre plantas y el hombre.

RECONOCIMIENTOS

Estamos agradecidos con Charles MacVean (Universidad del Valle de Guatemala) y Mireya Correa (Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales), quienes proporcionaron comentarios útiles en el borrador de este manuscrito. Agradecemos a Marion Popenoe de Hatch, Matilde Ivic de Monterroso y a la Biblioteca Shook (Universidad del Valle de Guatemala) por proporcionar literatura valiosa.

NOTAS SOBRE DENDROLOGÍA TROPICAL

ELBERT L. LITTLE, JR.

Servicio Forestal del Departamento de
Agricultura de Estados Unidos (Jubilado)
Washington, DC

¿Qué es dendrología? El término dendrología es una palabra científica y artificial. Se deriva de dos palabras griegas que significan árboles y tratado o estudio, o el estudio de los árboles. William A. Dayton (Dayton, 1945) realizó un análisis de la historia del uso del término. Quizás se utilizó la palabra por primera vez en el año 1668 como el título de un libro o enciclopedia de árboles por Ulisse Aldrovandi, médico y naturalista italiano. Los límites de la ciencia de la dendrología son controversiales. Originalmente, la dendrología abarcaba todos los aspectos de los árboles, y en ese tiempo no existía la ciencia de la silvicultura. Ahora, y especialmente en Europa, la dendrología abarca también los arbustos, pero en los Estados Unidos de América se limita con frecuencia a árboles.

En su uso actual, la dendrología se limita a la *botánica de árboles* o más precisamente a la *taxonomía de árboles*. Puede considerarse como una división de la silvicultura o la botánica que trata sobre la taxonomía de árboles. En algunas universidades de los Estados Unidos, la materia de dendrología se enseña por un profesor de silvicultura; y en otras, por un profesor de botánica que es un especialista en taxonomía o botánica sistemática.

La *Dendrología*, entonces, es una división de la silvicultura o la botánica que trata sobre la taxonomía de árboles y otras plantas leñosas, incluyendo *nomenclatura, clasificación, identificación y distribución*. La materia en países tropicales debería llamarse *dendrología tropical*, o la taxonomía de árboles tropicales, para diferenciarla de un curso en dendrología como se enseña en una universidad de los Estados Unidos o Europa. Esos países y continentes de la Zona Templada tienen árboles muy diferentes de aquéllos en regiones tropicales. Por ejemplo, un silvicultor que ha estudiado dendrología solamente en un colegio de silvicultura en los Estados Unidos sabe muy poco de árboles tropicales.

¿PORQUÉ ESTUDIAR DENDROLOGÍA?

El estudio de dendrología tropical tiene cinco objetivos principales:

Nomenclatura de árboles – Aprender cómo se llaman los árboles, incluyendo los nombres científicos, nombres comunes y el código de nomenclatura botánica.

Clasificación de árboles – Aprender cómo se clasifican los árboles en familias, géneros y otros grupos, según sus disposiciones. Aprender los nombres y las características de las familias botánicas de árboles comunes e importantes.

Identificación de árboles – Poder colocar un árbol desconocido en su familia. Aprender cómo encontrar el nombre de árboles desconocidos o identificar árboles por medio de claves, manuales y su flora. Conocer los libros de referencia para la identificación de los árboles de su país. Aprender cómo recolectar especímenes botánicos. Aprender cómo mantener y usar un herbario.

Distribución de árboles – Aprender cómo están distribuidos los árboles en zonas climáticas y tipos forestales. Conocer la distribución geográfica de árboles forestales importantes.

Árboles forestales importantes – Conocer los árboles forestales importantes de su país, incluyendo los nombres científicos, nombres comunes, familia, distribución y abundancia, y usos.

LIBROS DE REFERENCIA DE DENDROLOGÍA

Hay muy pocos libros de texto sobre dendrología. En los Estados Unidos de América hay pocos, como el Libro de Texto de Dendrología de William M. Harlow y Elwood S. Harrar (Harlow y Harrar, 1950). Varios manuales y flora de las regiones y estados también se usan. Sin embargo, los libros no incluyen árboles tropicales y no son útiles en países tropicales.

Puesto que *no hay textos sobre dendrología tropical* para los países americanos tropicales, estas notas pueden servir como una introducción al tema. Referencias y textos sobre taxonomía de plantas tienen mucho material que se relaciona con dendrología. Muchos de éstos están publicados en inglés y en otros idiomas, más que en español. Varios libros, folletos y artículos sobre los árboles, bosques y plantas de un país o localidad son útiles para los silvicultores en ese país.

¿QUÉ ES UN ÁRBOL?

Todos sabemos lo que es un árbol, pero no es fácil generar una definición precisa. Es posible clasificar plantas con semillas o plantas florecientes en cuatro grupos artificiales *basándose en el tamaño y hábito de los tallos: árboles, arbustos, hierbas y bejuco*s. El antiguo griego Teofrasto (372 a 287 Antes de nuestra era), discípulo de Aristóteles y llamado el Padre de la Botánica, diferenció entre árboles, arbustos y

hierbas. Estos grupos artificiales no están relacionados con la clasificación natural de botánica dentro de las familias botánicas.

Las definiciones en terminología *Forest Terminology* (Sociedad de Silvicultores Americanos, 1944), traducido al español por M.A. González Vale como *Terminología Forestal* (González Vale, 1950), ha sido aquí un poco modificado.

- **Árbol:** Una planta leñosa que tiene un tronco bien definido, erecto, perenne y una copa más o menos formada y que generalmente alcanza una altura de por lo menos 12 a 15 pies (4 a 5 m) y un diámetro normal (medido a 1.3 m de altura desde la base) de 7 a 10 cm.
- **Arbusto:** Una planta leñosa perenne más pequeña que un árbol, y usualmente con varios tallos perennes que se ramifican desde la base.
- **Hierba:** Una planta con un tallo herbáceo o blando, anual o perenne, pero no leñoso. (Una hierba puede ser anual o perenne o, en climas fríos, tienen un tallo que se muere desde el suelo cada año).
- **Bejuco:** Una planta leñosa o herbácea con tallos no erectos, dependiendo de otras plantas u objetos para su soporte.

APLICACIONES PRÁCTICAS DE DENDROLOGÍA

La dendrología es como una herramienta o un instrumento para familiarizarse con los árboles y estudiarlos. Los nombres sirven como una guía para referirse a los árboles. *Antes de hacer un estudio de los recursos forestales de un país tropical, es necesario saber los nombres de las especies.* Siempre, los silvicultores necesitan saber los nombres de los árboles importantes con los que trabajan.

LA NOMENCLATURA DE ÁRBOLES

La nomenclatura es una división de la taxonomía que trata de los nombres de plantas, incluyendo los nombres correctos, sinónimos y reglas de nomenclatura.

Los árboles, como otras plantas, tienen dos clases de nombres, nombres comunes y nombres científicos. Ambos son importantes y necesarios, y ambos tienen sus ventajas y desventajas.

Los nombres comunes están en el *idioma del país*. Su origen es un tema interesante. Algunos nombres de árboles en español en América tropical son palabras utilizadas desde mucho tiempo atrás por los

indios americanos. Otros son los mismos que aquéllos de diferentes árboles en España. Quizás los colonizadores españoles dieron estos nombres a árboles desconocidos en el Nuevo Mundo que se parecían a árboles del Viejo Mundo. Algunos nombres comunes son de otros tipos, como descriptivos – del uso, del ambiente, o de la región o el lugar donde se encuentra la especie. En los Estados Unidos, otros nombres comunes en inglés son traducciones del nombre científico o dados en honor al descubridor u otra persona.

VENTAJAS DE LOS NOMBRES COMUNES

- (1) Están en el idioma que la gente conoce.
- (2) Son utilizados por la gente campesina, leñadores, gente en general, y en el comercio.

DESVENTAJAS DE LOS NOMBRES COMUNES

- (1) Cambian en diferentes lugares, países e idiomas.
- (2) Los mismos nombres comunes pueden ser utilizados para diferentes especies en diferentes lugares, países, etc.
- (3) Muchas especies no tienen sus propios nombres comunes precisos. Todavía hay especies desconocidas sin nombres.
- (4) Muchos nombres comunes no son exactos. Algunas especies tienen nombres comunes imprecisos que corresponden solamente a un género o a una familia botánica.
- (5) No hay una autoridad determinada o código de reglas que rijan los nombres comunes y que los hagan uniformes.

Como están en idiomas modernos, los nombres comunes son útiles solamente en un idioma y cambian de un país a otro. Una especie de árbol útil de distribución extensiva puede tener de 5 a 10 o más nombres en diversas localidades y en el comercio. Por ejemplo, un árbol de las Antillas puede tener un nombre en inglés en Jamaica, un nombre en español en Cuba, y un nombre en francés en Haití. Y quizás en las otras islas, como Puerto Rico y las Antillas Menores, tiene otros nombres. Si se extiende a Sudamérica o Centroamérica, los nombres pueden cambiar más. También, hay confusión porque el mismo nombre común puede utilizarse para diferentes especies en diversas partes de su extensión natural.

Por lo tanto, para exactitud y claridad y para evitar confusión, los botánicos y también los silvicultores están obligados a utilizar nombres científicos de árboles.

VENTAJAS DE LOS NOMBRES CIENTÍFICOS

- (1) Son uniformes en un sistema universal utilizado en todo el mundo.
- (2) Están en el idioma latín, que no es el idioma de ningún país y, siendo un idioma muerto, no cambia a través de los años.
- (3) Muestran la clasificación y las relaciones de las especies.
- (4) Hay un Código Internacional de Nomenclatura Botánica con reglas para nombres científicos y para nombrar nuevas especies.

DESVENTAJAS DE LOS NOMBRES CIENTÍFICOS

- (1) Son raros y largos.
- (2) No son utilizados por la gente.

El idioma latín que fue utilizado por eruditos de siglos pasados fue continuado por los biólogos para los nombres científicos de plantas y animales. Hace unos cuantos siglos los botánicos estaban estudiando plantas medicinales o hierbas y escribieron libros con las descripciones y el texto en latín. La descripción en latín de una frase se utiliza como el nombre.

Carlos Linneo (1707-1778), el distinguido naturalista sueco, estableció el sistema binomial de nomenclatura en el año 1753. Ese año él publicó en latín su libro *Species Plantarum* (Especies de Plantas), que es el comienzo de la nomenclatura botánica moderna (Linnaeus, 1753).

El sistema binomial de nomenclatura, o sistema de dos nombres, significa que el nombre de cada especie de plantas consiste en dos palabras en latín, el género y el epíteto específico. (El mismo sistema se utiliza para animales).

Por ejemplo, el nombre científico de la especie de caoba de Centroamérica y Sudamérica es *Swietenia macrophylla*. A estas dos palabras los botánicos sistemáticos agregan el nombre del autor, el botánico que dió este nombre primero a la especie y publicó una descripción botánica de ella. Por lo tanto, *Swietenia macrophylla* King. Los trabajos botánicos deben incluir el nombre del autor. Sin embargo, por lo general no es necesario escribir o recordar al autor, y los silvicultores rara vez necesitan mencionar al autor.

Los nombres científicos están sujetos a reglas precisas. Estas reglas son adoptadas y revisadas por los botánicos sistemáticos en congresos botánicos

internacionales. Los últimos congresos tuvieron lugar en Estocolmo, Suecia, en 1950, y en París, Francia, en 1954. La edición más reciente de las reglas se llama *Código Internacional de Nomenclatura Botánica* (Lanjouw *et al.*, 1952). Cambios menores o correcciones se hicieron en 1954 y se incorporarán en una edición revisada.

Bajo el Código, los nombres científicos están en latín o, si son de otro idioma o de origen artificial, tienen terminaciones en latín. El nombre genérico es un sustantivo y comienza con una letra mayúscula. El epíteto específico comienza con una letra minúscula y puede ser: (1) un adjetivo que concuerda con el nombre genérico en género (masculino, femenino o neutro), (2) un sustantivo en el caso genitivo en latín como el nombre de una persona, o (3) el nombre de otro género u otra planta en añadidura. Las dos palabras se subrayan en manuscritos o en la máquina de escribir y en letras cursivas en publicaciones. En origen y derivación los nombres científicos son descriptivos o de otro tipo, como los nombres comunes.

Hay tres reglas muy importantes en el Código. La *regla de tipos* indica que un nombre científico se basa en un espécimen llamado el tipo. La identidad se fija con este espécimen, que se guarda en un herbario grande. Según la *regla de prioridad*, el nombre correcto de un grupo es el más antiguo que está de acuerdo con el Código. Por ejemplo, en el pasado, a muchas especies se les ha dado más de un nombre científico por diferentes botánicos trabajando independientemente. Por lo tanto, solamente hay un nombre válido, el más antiguo, y a los otros se les llama sinónimos. La *regla de homónimos* trata sobre homónimos o nombres idénticos. El mismo nombre no puede utilizarse para dos grupos diferentes, y si un nombre se utilizó antes para un grupo, nunca puede ser utilizado para otro.

De estas reglas puede verse que los nombres científicos no son perfectos. Entre los botánicos no hay un acuerdo completo sobre los nombres, su aplicación o sus límites. Algunas especies todavía tienen dos nombres científicos que se utilizan en diferentes libros. Sin embargo, los nombres científicos son mucho más precisos y claros que los nombres comunes.

PRONUNCIACIÓN DE LOS NOMBRES CIENTÍFICOS

Estando en latín, los nombres científicos se pronuncian como palabras en latín. El idioma latín se pronuncia casi como el español y las vocales son similares en ambos idiomas. Entonces, es simple y

fácil en países de habla hispana tratar los nombres científicos como si estuvieran escritos en español. Sin embargo, hay algunos nombres derivados de palabras extranjeras, como idiomas modernos. Estos nombres se pronuncian como en el idioma original, con frecuencia con acento distinto al español. Los británicos y otros europeos pronuncian los nombres científicos correctamente de acuerdo al latín, pero en Estados Unidos, por lo general estas palabras se pronuncian como si estuvieran en inglés.

ABREVIATURAS DE NOMBRES DE AUTORES

Los nombres de algunos autores se escriben en forma abreviada después de los nombres científicos. Por lo general, éstos son botánicos que han nombrado muchas especies o que tienen nombres largos.

Los nombres completos de estas personas pueden encontrarse en glosarios de algunas referencias botánicas. Usualmente la abreviatura se detiene precisamente antes de la segunda vocal. Una excepción es Carolus Linnaeus, que solamente es "L." Por ejemplo, *Rhizophora mangle* L., mangle. También se ve H. B. K., por Humboldt, Boupland y Kunth, como en *Byrsonima crassifolia* H. B. K., chaparro.

DOBLE CITACIÓN DE NOMBRES DE AUTORES

Algunos nombres científicos de plantas son seguidos de nombres de dos autores, el primero en paréntesis. Por ejemplo, *Delonix regia* (Bojer) Raf., framboyán. Esto quiere decir que el primer autor dió el nombre del epíteto específico pero en otro género o como una variedad. Después, el segundo autor cambió el nombre y puso el epíteto específico en este arreglo. En este caso, el nombre anterior, que también se utiliza ahora, es *Poinciana regia* Bojer. Algunos botánicos consideran *Delonix* como un género distinto de *Poinciana* y otros no.

LA CLASIFICACIÓN DE ÁRBOLES

La *Clasificación* es una división de taxonomía que trata sobre los arreglos botánicos de plantas en grupos, como familias y géneros, de acuerdo con las relaciones.

Este es el problema. Hay aproximadamente 350,000 especies conocidas de plantas vivientes. No es posible estudiar y conocerlas todas una por una. ¿Cómo pueden arreglarse en grupos para estudiar,

recopilar información sobre las características, y para organizar toda esta información? Hay dos tipos de clasificaciones: artificial y natural.

CLASIFICACIONES ARTIFICIALES

Una *clasificación artificial* es un arreglo simple y conveniente pero no se hace de acuerdo a relaciones. Es como compartimentos o casillas en una caja o armario, un compartimento para cada especie. El antiguo griego Teofrasto propuso la clasificación artificial mencionada con anterioridad. Este arreglo de plantas en base al hábito de tallos, como árboles, arbustos, o hierbas es útil y conveniente. Los silvicultores estudian principalmente los árboles, que forman un grupo artificial.

Otra clasificación artificial fue el sistema sexual por Carlos Linneo, publicado en 1732. Todas las plantas fueron colocadas en 24 clases en base a sus estambres: su número, unión y longitud. Las clases fueron divididas en órdenes, en base al número de estilos en cada flor. Este sistema sirvió para identificar especímenes y fue muy útil en su tiempo.

CLASIFICACIONES NATURALES

Una *clasificación natural* intenta agrupar plantas similares de acuerdo a sus relaciones. Después de Linneo, otros botánicos propusieron sistemas naturales de clasificación de plantas. En estos trabajos, las especies fueron arregladas en grupos naturales como familias. El botánico francés Antoine de Jussieu inventó uno de los primeros sistemas naturales en el año 1789.

La clasificación moderna de plantas y animales se basa en el principio o teoría de evolución orgánica. En 1859 el naturalista británico Charles Darwin publicó su famoso trabajo, *El Origen de las Especies* (Darwin, 1955). El principio de evolución orgánica significa simplemente que las formas superiores de plantas y animales se han desarrollado a partir de las formas simples o inferiores a través de millones y millones de años. Las plantas especializadas se han originado de especies primitivas. En otras palabras, la vida vegetal ha cambiado lentamente durante largos períodos de tiempo.

La clasificación natural se basa en relaciones a través de descendencia. La evolución puede compararse con un árbol. En teoría, la vida vegetal comenzó como una semilla. A través de millones de años se convirtió en un árbol con muchas ramas representando el reino vegetal. Las yemas corresponden a las especies que existen ahora, y las

ramas a especies extintas o especies fósiles. Entonces, todas las ramitas en una rama pertenecen a la misma familia y están relacionadas. Pero como las ramas no existen ahora, las relaciones no se conocen bien y están expuestas a diferencias de opinión entre botánicos.

Hay muchas evidencias y pruebas para apoyar el principio de evolución orgánica. La morfología, o el estudio y comparación de la forma y las partes de las plantas, es importante. Por ejemplo, se piensa que aquellas especies con forma o estructura similar están relacionadas. Otras evidencias pueden encontrarse en otras subdivisiones de la biología como anatomía, embriología, genética, citología, paleontología y distribución geográfica.

No se comprenden muy bien los métodos de evolución orgánica. Entre las teorías está la teoría de mutación (o de cambios súbitos en las variaciones hereditarias) y la teoría de selección natural (o supervivencia del más apto) por Darwin.

Probablemente, el sistema natural de clasificación de plantas más genéricamente adoptado en la actualidad por los botánicos es el de Engler y Prantl (1887), dos botánicos alemanes, en cuyo importante trabajo de 20 volúmenes titulado *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* (Las Familias Naturales de Plantas), que abarca todo el reino vegetal. La evidencia más reciente indica que quizás este sistema puede ser mejorado. Sin embargo, es el más detallado y conveniente y se utiliza en grandes herbarios en el mundo.

Otro sistema natural importante que también se usa es el de Bentham y Hooker (1862-63), dos botánicos británicos, en su trabajo en latín de tres volúmenes, *Genera Plantarum* (Los Géneros de las Plantas).

LAS CATEGORÍAS DEL REINO VEGETAL

En la clasificación natural, las especies de árboles y de otras plantas se arreglan en grupos de rangos menores y mayores en una jerarquía. Estos grupos del reino vegetal son colocados en categorías. Las categorías están en latín y también en idiomas modernos. Están se enlistan a continuación en latín, inglés y español, con ejemplos.

Latín	Inglés	Español
Regnum Vegetabile	Plant Kingdom	Reino Vegetal
Divisio	Division	División
Classis	Class	Clase
Ordo	Order	Orden
Familia	Family	Familia
Genus	Genus	Género
Species	Species	Especie
(Varietas)	(Variety)	(Variedad)

Ejemplo en Latín	Ejemplo en Inglés	Ejemplo en Español
Spermatophyta (Divisio)	Spermatophytes (Division)	Espermatofitas
(Subdivisio Angiospermas)	(Subdivision Angiosperms)	(Angiospermas)
Dicotyledoneae	Dicotyledons	Dicotiledóneas
Geraniales	Geraniales	Geraniales
Meliaceae	Mahogany family	Meliáceas
Swietenia macrophylla	Mahogany Central American	Caoba de Honduras

Al final (sin ser una categoría), está el individuo (individuum en latín; individuo en español). También, los subgrupos para otras categorías pueden agregarse en grupos grandes conforme sea necesario, como la subdivisión en el ejemplo anterior: subfamilia, subgénero, etc.

El reino vegetal tiene en la actualidad aproximadamente 350,000 especies conocidas de plantas vivientes, agrupadas en 19,000 géneros. La división de Espermatofitas (fanerógamas o plantas con semillas) contiene 2 subdivisiones, 7 clases, 45 o más órdenes, más de 300 familias, más de 10,000 géneros y más de 250,000 especies.

La unidad más importante en la clasificación botánica es la especie. Cada individuo, árbol o planta, pertenece a una especie en particular. Es difícil definir una especie y también las otras categorías. La *especie* se compone de plantas (o animales) individuales que son similares en apariencia y que pueden reproducirse entre sí y producir otros individuos que se parecen a los padres. Un *género* es un *grupo de especies relacionadas*. Una *familia* también se compone de un grupo de *géneros relacionados*. Un *orden* consiste de un grupo de *familias relacionadas*, etc.

La *variedad* es una división o variación pequeña de una especie o un grupo de individuos que difieren levemente de los otros. La mayoría de las especies no tienen variedades o no están divididas en variedades. *Las variedades se nombran, particularmente en especies cultivadas*.

Los nombres científicos de familias y categorías superiores están en plural, mientras que los nombres de géneros, especies y variedades están en singular.

El nombre de un *orden termina en ales* y se deriva de su familia tipo. Por ejemplo, geraniales es de la familia geraniaceae, que se deriva del género *Geranium*.

La terminación de nombres de *familias botánicas es -aceae*. Sin embargo, el Código permite el uso de ocho excepciones con terminaciones en *-ae*. Por

ejemplo, Palmae, Fabaceae y Guttiferae. El nombre de una familia se deriva *de su género tipo* o de un sinónimo. Por ejemplo, Meliaceae viene de *Melia*.

El tema de dendrología tropical abarca el estudio de familias de los árboles forestales importantes con características distintivas y ejemplos.

IDENTIFICACIÓN DE ÁRBOLES

La identificación de un árbol consiste en determinar el nombre científico correcto, generalmente por medio de manuales, flores, claves, etc.; o en determinar que la planta o espécimen es el mismo que una planta conocida anteriormente ya con un nombre científico. En estas referencias se utiliza una terminología botánica especial para describir las diferencias en la morfología o en las partes de los árboles. Por esta razón, en el laboratorio estudiamos la terminología de la hoja, flor, fruto, etc.

MÉTODOS DE IDENTIFICACIÓN DE ÁRBOLES

La pregunta es: ¿Cómo aprender el nombre de un árbol? Hay varios métodos; en cada caso debemos usar el método más fácil, simple y más rápido, que también llega al nombre correcto.

La Pregunta

El método más simple para aprender el nombre de un árbol es preguntar a alguien que lo sabe. Este método puede utilizarse en cualquier lugar. Siempre que haya una oportunidad, debemos ir a los bosques con otros silvicultores o botánicos que conocen bien las especies. Este método es muy útil, especialmente en una región, donde muchos árboles son desconocidos. En la universidad y en el herbario, como en el campo, preguntar ayuda a la identificación.

Este método es especialmente importante para aprender los nombres comunes, porque muchos de ellos no se encuentran en los libros. La población nativa que conoce bien los árboles de su localidad, han aprendido los nombres por medio de otras personas y no de libros de botánica. Cuando hay duda, se debe preguntar a dos personas para ver si ambas dan el mismo nombre. También, cuando se sabe el nombre común, con frecuencia es fácil obtener el nombre científico del género o la especie en referencias sobre plantas o maderas.

Sin embargo, hay limitaciones y desventajas en el método de interrogación. (1) Otras personas, incluyendo a los especialistas pueden equivocarse

con los nombres o su identificación. (2) En algunas localidades no hay personas que conozcan todos los árboles, especialmente los nombres científicos. (3) Muchas veces los silvicultores tienen que trabajar solos y donde no hay ayuda para hacer identificaciones. Por lo tanto, los silvicultores necesitan saber cómo identificar árboles y también especímenes botánicos.

Libros, Manuales, Flores, Catálogos, Claves y Monografías

Dondequiera que haya un buen manual ilustrado de la región, como los hay en varias partes de los Estados Unidos, uno puede visualizar las ilustraciones. Este método, útil aunque no científico, puede desperdiciar tiempo y no puede emplearse donde hay muchas especies de árboles; un manual ilustrado no puede mostrar muchas especies de menor importancia.

Por lo general, estos libros están escritos por botánicos para botánicos, y con la terminología técnica de la botánica sistemática. Así, los forestales en el estudio de la dendrología, deben aprender a leer y comprender estos libros de botánica, que tienen muchos – quizás demasiados – términos técnicos. Se necesitan más manuales populares ilustrados que contengan un mínimo de términos técnicos, y que sean escritos para los forestales y el público.

Por lo tanto, estudiaremos en el laboratorio la terminología botánica de la *hoja*, *flor*, *fruto* y otras partes de los árboles, como el *tallo* y la *corteza*.

Una *flora* de un región, por lo general, contiene descripciones botánicas y claves, sin embargo, algunos países tropicales no tienen descripciones de su flora.

Un *catálogo* tiene una lista de las especies de una región, con frecuencia con otras notas. El Catálogo de la Flora de Venezuela también tiene claves para los géneros.

Una *monografía* es un estudio de un género o familia en un país o en una región más grande. Por ejemplo, Rubiaceae de Venezuela, por Standley, y *Podocarpus* en el Nuevo Mundo, por Buchholz y Gray.

Una *clave*, como una llave para una puerta, es un simple instrumento para abrir el camino hacia el nombre, o un dispositivo artificial para encontrar rápidamente el nombre científico de una planta. Esto es mucho más fácil que leer muchas descripciones. Las referencias botánicas antiguas de hace uno o

dos siglos, no tenían claves. Para identificar una planta desconocida con un libro de botánica sin una clave, era necesario leer las descripciones hasta llegar a una que concuerde con la planta. Por ello, en promedio es necesario leer la mitad del libro para identificar un espécimen.

La clave es dicotómica, o con ramificaciones o ramas de dos en dos. Divide a las plantas de un libro en grupos de dos o por mitades hasta que llega al nombre que corresponde al espécimen. En una clave hay pares de frases cortas contrastantes, generalmente cada una de una sola línea. Es necesario determinar cuál de las dos frases concuerda con el espécimen. Si la frase contiene dos o más partes, todas las características deben concordar con el espécimen. Debajo de la frase correcta se encuentra otro par de frases contradictorias. La selección de una frase correcta se repite hasta que se llega al nombre. Si hay una descripción, uno debe leerla para verificar si concuerda con el espécimen. Si no concuerda, probablemente hay un error y debe repetirse el uso de la clave buscando otra ramificación que lleve a la identificación correcta.

Hay claves para familias y para géneros dentro de una familia y para especies dentro de un género. Desafortunadamente, en algunas regiones tropicales hay pocas claves para especies. Cuando hay dos o más claves para utilizar, es más simple usar la más corta o aquella de la región más pequeña o con el menor número de partes.

Los *dos tipos de claves son la clave indentada y la clave paralela*. La clave indentada comienza con las frases contrastantes del par a la izquierda de la página, usualmente no juntas sino separadas por otros pares que siguen un poco más a la derecha. Generalmente hay números o letras para facilitar la comparación, pero no en algunas claves cortas. Debajo de cada línea el siguiente par está indentado.

La clave paralela siempre tiene las dos frases contrastantes del par integrado, una directamente debajo de la otra, y la posición de los pares que siguen está indicada por números.

Debemos saber cómo utilizar ambos tipos de claves, porque ambas se encuentran en libros de referencia. Cada una tiene sus ventajas y desventajas. Las claves largas de muchas páginas son usualmente paralelas y no desperdician espacio como en una clave indentada con muchas líneas cortas. Generalmente se prefiere la clave indentada porque es más fácil de seguir, y si se comete un error la rama correcta puede encontrarse más rápidamente.

El Herbario

Un herbario es una colección de especímenes de plantas, secadas, prensadas, montadas en cartulinas, identificadas y arregladas de acuerdo a una clasificación botánica. Los especímenes se colocados en cajas o armarios grandes, de acero o madera. Los especímenes especiales son conservados por otros métodos, como frutos grandes en cajas y plantas suculentas o plantas pequeñas en líquido.

El herbario sirve para la identificación de especímenes botánicos y también como referencia y enseñanza. Los especímenes tipo son la base de la nomenclatura botánica, y todos los especímenes juntos muestran la distribución geográfica. El herbario es la base de muchas investigaciones y publicaciones sobre taxonomía.

¿Cómo se utiliza el herbario para la identificación de árboles? Hay dos métodos principales:

(1) Para verificar la identificación hecha por una clave o mediante la descripción en una referencia botánica. Es mucho más fácil comparar un espécimen con uno ya nombrado, que con una descripción.

(2) Para comparaciones con especímenes de varias especies. Cuando no hay referencias botánicas adecuadas para identificación, el herbario es muy útil. Por ejemplo, en un país que carece de la descripción de su flora o claves para especies, es necesario llevar los especímenes botánicos a un herbario que tiene colecciones del país o de la región, para encontrar especímenes identificados de la misma especie.

Siempre que se utiliza el herbario en la identificación, primero deben consultarse las referencias botánicas. Esto permite ahorrar tiempo para identificar el espécimen de antemano tan completamente como sea posible, con claves y floras. Se pierde tiempo utilizando el herbario antes de eliminar muchas especies similares con los libros. El género de la mayoría de las plantas puede determinarse con los libros de otras regiones.

Si el espécimen es pobre o no está completo con flores y frutos, es difícil seguir una clave. Entonces, el herbario puede examinarse por método de prueba y error, buscando especímenes idénticos, aunque este método es lento.

En la identificación de un espécimen seco en el herbario, con frecuencia es necesario disecar la flor para estudiar sus partes. La flor seca puede remojarse en agua caliente o hirviendo antes de examinarla. Entonces se pondrá suave y podrá ser

examinada sin romperla y casi tan bien como cuando estaba fresca.

Envío de Especímenes a un Herbario Grande

En lugar de hacer sus propias determinaciones, el silvicultor puede enviar especímenes botánicos a un herbario grande para su identificación.

Para facilitar las determinaciones y también para preparar especímenes que serán preservados permanentemente en un herbario grande, los silvicultores deben saber cómo recolectar y preparar buenos especímenes.

La principal ventaja de enviar especímenes a un herbario grande es que las identificaciones por los especialistas serán correctas y acorde a estudios más recientes.

Las desventajas son que es necesario recolectar y preparar los especímenes botánicos, y que con frecuencia hay una demora de unos meses o más de un año, hasta que las determinaciones se reciban (por lo general, colecciones pequeñas se nombran más rápidamente que las grandes).

Antes de enviar los especímenes para su identificación, siempre se debe escribir y mencionar el número de especímenes y la región o el Estado donde se recolectaron. Algunos herbarios no tienen especialistas en plantas de ciertas partes del mundo y no están interesados en especímenes de aquellos países. El servicio de identificación es gratuito, pero en lugar de pago, el herbario se queda con los especímenes.

Cuando hay un especialista trabajando con un grupo en particular, como una familia y escribiendo monografías sobre sus géneros, este botánico es la mejor autoridad en ese grupo y puede hacer las mejores identificaciones.

Muchos países tienen herbarios nacionales que pueden variar mucho en su tamaño. Los herbarios más grandes del mundo están principalmente en Europa y Norteamérica. Amplias colecciones de América tropical están depositadas en tres herbarios en los Estados Unidos: Museo de Historia Nacional de Chicago, Chicago, IL; Jardín Botánico de Nueva York, New York City, NY; y el Museo Nacional de Estados Unidos, Washington 25, DC. Especialistas de éstos y otros herbarios en los Estados Unidos han hecho exploraciones botánicas extensas, y han recolectado muchos miles de especímenes en América tropical.

LA RECOLECCIÓN DE ESPECÍMENES BOTÁNICOS

LA NECESIDAD DE RECOLECTAR ESPECÍMENES BOTÁNICOS

En la identificación de un árbol desconocido, un espécimen vale más que muchas palabras o notas. Es difícil identificar un árbol solamente considerando las notas escritas en el bosque.

De vez en cuando los silvicultores necesitan recolectar algunos especímenes botánicos de los árboles con los que trabajan. Si ellos no conocen los árboles en el bosque, entonces deben preservar dichos especímenes para identificarlos posteriormente o enviarlos a un herbario grande o con un especialista para su determinación.

Por ejemplo, al hacer un inventario de los recursos forestales de una región, números o nombres comunes pueden utilizarse para los árboles desconocidos. Entonces, los especímenes deben recolectarse para su posterior identificación.

Los botánicos sistemáticos tienen varios métodos de recolectar especímenes. Sin embargo, por lo general los silvicultores recolectan sólo pocos especímenes y pueden emplear los métodos simples. En una emergencia, una ramita puede cortarse del árbol y prensarse en un cuaderno, en el bolsillo o en un libro. Pero vale la pena recolectar buenos especímenes y al final, serán mejores las identificaciones.

INSTRUCCIONES PARA HACER RECOLECCIONES

Recolectar Suficiente Material de Buenos Especímenes con Flores o Frutos

Esta es la primera regla. Con frecuencia, los botánicos están interesados en recolectar especímenes incompletos de plantas raras, pero los silvicultores no. *Un árbol raro generalmente no es importante en la silvicultura.*

Es muy difícil identificar correcta y completamente un espécimen estéril de un árbol, a partir de solo las hojas y las ramas. Los árboles en diversas familias tienen hojas muy similares. Sin embargo, con frecuencia se encuentran árboles desconocidos sin flores y frutos, y es necesario recolectar especímenes estériles. Posiblemente se puede encontrar un árbol floreciendo fuera de su temporada regular. Si no, es muy útil recolectar una muestra de madera del mismo árbol. Quizás los especialistas en

anatomía de la madera puedan identificar el género o la familia de la madera, y luego los botánicos pueden continuar la identificación.

Recolección de al Menos dos Conjuntos

Se debe recolectar dos especímenes del mismo árbol, uno para guardar y el otro para enviar al herbario o al especialista para su identificación. Además serían útiles unas cuantas flores adicionales para su disección. Siempre que sea conveniente, sería útil recolectar más conjuntos. Sin embargo, toma más tiempo y se requiere más equipo para preparar los conjuntos adicionales. Para evitar una mezcla de dos especies, todos los conjuntos deben ser del mismo árbol.

Escribir Notas Útiles en el Bosque para la Etiqueta

Un espécimen sin notas no es de mucho valor para el silvicultor o para el herbario. En el herbario, las notas en la etiqueta probablemente valen más que el espécimen. Estas notas incluyen:

- (1) **Nombre del recolector.**
 - (2) **Número del espécimen.** Cada recolector debe utilizar una serie de números para conveniencia en sus notas, en identificación y en el herbario, cuando se haga más tarde referencia a los especímenes.
 - (3) **Fecha.**
 - (4) **Localidad.** El País, Estado, Municipalidad, localidad exacta o distancia y dirección desde una ciudad o desde un punto en el mapa.
 - (5) **Elevación sobre el nivel del mar.**
 - (6) **Tipo forestal.** Especies asociadas. Suelo. Si es cultivada o silvestre.
 - (7) **Nombre común.**
 - (8) **Tamaño y hábito.** Altura y diámetro del árbol, o si la planta es un arbusto, bejuco o hierba.
 - (9) **Usos.**
 - (10) **Otras notas.** Abundancia. Color de la flor. Fruto. Corteza y látex. Madera. Raíces.
- Naturalmente, todas estas notas no se pueden obtener para todos los especímenes.

EQUIPO DE RECOLECCIÓN

Es difícil recolectar especímenes botánicos de árboles porque las ramas comúnmente son altas. En una búsqueda se puede ubicar un árbol pequeño de la misma especie o un árbol con ramas bajas en los límites del bosque. A veces uno puede subir al árbol o se puede derribar. O se pueden encontrar en el suelo hojas, flores y frutos caídos.

Para obtener especímenes es indispensable contar con herramientas como cuchillos, machetes y hachas. También pueden utilizarse tijeras de podar y podadoras con extensiones.

Son útiles también un cuaderno con lápiz o pluma de escribir, una lupa portátil y una regla o cinta para medir. También lo son binoculares y una cámara.

Es importante llevar los especímenes del bosque a la oficina o base, sin perder partes, sin ocasionar daño, y sin secarlos. Probablemente el mejor método es llevar una prensadora liviana con periódicos viejos directamente al bosque. O los especímenes pueden ponerse en una bolsa de cáñamo o envolverse en periódicos. También hay grandes latas que se usan con periódicos húmedos adentro. Para frutos o semillas grandes, son útiles las bolsas de papel.

EQUIPO DE PENSADO

Los especímenes botánicos en el herbario se secan y se prensan para su mejor preservación y ahorro de espacio. El reto al secar los especímenes es quitar la humedad con presión y de forma rápida. Si no es prensado, el espécimen no se queda plano sino que se arruga y se dobla. Entonces es frágil y se rompe o se daña fácilmente. Si no se seca rápida y completamente, el moho lo daña. También cuando se seca rápidamente, los especímenes mantienen su color natural mejor y no pierden hojas ni otras partes.

En una emergencia los especímenes pueden ser prensados con solo algunos periódicos y disponer de un peso, como libros, tablas, ladrillos o piedras.

La Prensa

Por lo general se utiliza una prensa de madera, de un tamaño de 12 por 17 ó 18 pulgadas, con dos correas de cuero o de lona.

Los periódicos viejos que se doblan para los especímenes deben ser del mismo tamaño que la prensa. También se necesitan de 50 a 100 o más páginas de papel secante o secantes como el fieltro.

La muestra se arregla dentro de las hojas de periódico. No debe ser más grande que las láminas de montaje en la cartulina, que miden 16½ por 11½ pulgadas. Un espécimen grande puede doblarse en forma de V, N o M. Dado que la lámina de montaje y el espécimen prensado solamente tienen dos dimensiones en lugar de tres, algunas hojas y ramas deben quitarse, dejando la base de los pecíolos para indicar la disposición de las hojas. Por lo general, no se deben arreglar las hojas una directamente encima

de la otra. Si se dejan muchas hojas, el espécimen no se seca bien y las hojas debajo no se pueden ver.

Afuera, en la esquina de la hoja del periódico se puede poner el número del espécimen que corresponde al número del recolector en el cuaderno de notas. Entre cada dos papeles doblados conteniendo especímenes se pone un secante. Cuando todos los especímenes están arreglados en papeles, la prensa se ajusta y se amarra.

La prensa debe ponerse en un lugar cálido y seco. Diariamente o dos veces al día, se cambian los secantes hasta que los especímenes dentro de los papeles se sequen completamente y se rompan cuando se doblan. La primera vez que se cambien los secantes, los especímenes deben ser examinados y re-arreglados nuevamente tanto como sea necesario; aquéllos que se hayan doblado deben ser enderezados. Los secantes húmedos se secan al sol, cerca de una estufa, o colocados uno por uno contra las paredes y en el piso de un cuarto. Si no se tienen secantes, se puede utilizar papel periódico. El tiempo para el secado varía de días hasta semanas, dependiendo del tamaño de los especímenes, grosor de las hojas, etc. Este método es más bien lento, demanda de mucho tiempo y no prepara buenos especímenes de árboles con hojas gruesas. Sin embargo, les sirve lo suficientemente bien a los silvicultores que no recolectan muchos especímenes y que no desean llevar mucho equipo.

Calor

Los botánicos que recolectan especímenes botánicos en ciertas cantidades en las regiones tropicales, siempre usan el calor para secar las muestras de forma rápida. En el laboratorio se pueden utilizar hornos eléctricos con ventiladores o un aparato de calentadores eléctricos o focos eléctricos debajo de la prensa.

En el campo pueden emplearse estufas portátiles de gasolina, de queroseno o linternas de queroseno.

Secantes Corrugados

Con el calor se necesitan hojas corrugadas o cartulina corrugada para que el aire caliente pueda pasar dentro de la prensa y remover el agua de los especímenes. Las hojas corrugadas son del mismo tamaño que la prensa. Aquéllas de cartulina pueden ser planas en uno o ambos lados. Las hojas de metal están hechas de aluminio o hierro y duran son más durables. Caben juntas en menos espacio y secan los especímenes en la mitad del tiempo que se requiere con la cartulina. Después de 12 horas o más en una prensa ordinaria con secantes, las hojas

corrugadas se meten en lugar de cada segundo secante, y la prensa se instala sobre la estufa. Se pone una tela alrededor de la estufa y se amarra ajustadamente alrededor del fondo de la prensa, pero abierta cerca del fondo o en un lado, para permitir la entrada del aire. Con láminas de metal, la mayoría de los especímenes se secarán de 12 a 24 horas. En el punto medio de este período, las correas deben ajustarse y la prensa se debe voltear. Dado que existe un peligro de incendio, *la estufa nunca debe dejarse desatendida*.

Después de haberse secado, los especímenes deben arreglarse en orden por número y ponerse en cajas de cartón o en paquetes en un lugar seco. Si éstos se almacenan por mucho tiempo, se deben aplicar insecticidas.

EL HERBARIO

De vez en cuando los silvicultores recolectan especímenes botánicos para herbarios grandes y también utilizan los herbarios para la identificación. Quizás con los especímenes duplicados ellos pueden hacer pequeños herbarios de las regiones donde trabajan. Por lo tanto, deben saber algo sobre la disposición y el cuidado del herbario. Cómo identificar especímenes en el herbario se discutió con anterioridad.

EL MONTAJE DE LOS ESPECÍMENES

Después de ser identificados y antes de ser colocados en armarios de acero o de madera, los especímenes se montan en hojas cartulina blanca. Estas cartulinas, que miden 16 ½ X 11 ½ pulgadas, deben ser de buena calidad y duraderas. En algunos herbarios los especímenes son montados con pegamento o goma. En otros, se utilizan pedazos angostos de cintas de tela engomadas. Con ambos métodos las partes gruesas, como ramas gruesas y frutos grandes, pueden coserse con aguja e hilo. Las partes sueltas, como flores y frutos adicionales, se colocan en bolsas pequeñas o sobres pegados a la lámina de montaje.

La Etiqueta

La etiqueta se pega o empasta en la esquina inferior derecha de la lámina de montaje. Por lo general, las etiquetas se imprimen en parte. Las notas del recolector deben agregarse con una máquina de escribir. Además, se agregan el nombre científico con el autor, el nombre de la persona que hizo la identificación, y preferentemente también el año de identificación.

Cuadernillos para Géneros

Los especímenes montados de un género, o de una especie si hay muchos, se ponen en una hoja de cartulina doblada, de 12 X 17 ¼ pulgadas después de doblada. El nombre genérico es colocado en la esquina inferior izquierda.

ARREGLO DEL HERBARIO

Por lo general, los herbarios grandes siguen un sistema natural de clasificación en su disposición. El más popular es el de Dalla Torre y Harms, basado en el de Engler y Prantl (1887), con números para las familias y los géneros. Cada género de plantas con semillas tiene un número, y los especímenes se arreglan y pueden encontrarse en este orden numérico.

En un herbario pequeño de una región, o en un herbario personal, es más simple seguir el orden de la flora botánica del país. Por lo general, el orden de las familias en referencias botánicas es el de Engler y Prantl (1887). Dentro de una familia, es más simple arreglar los géneros y las especies en orden alfabético.

PROTECCIÓN CONTRA INSECTOS Y MOHO

Siempre es necesario proteger el herbario contra insectos y, en climas húmedos, también contra moho. Ningún método es perfecto. Quizás el más simple es poner repelentes, como paradiclorobenceno o naftalina, en pequeños sacos de tela o bolsas que se colocan en la parte superior dentro de cada armario. De vez en cuando, algunos meses durante al año, es necesario agregar más productos químicos.

El Cloruro mercúrico (bicloruro de mercurio) en solución se emplea para matar insectos en especímenes botánicos. Antes de ser montado, el espécimen se sumerge en esta solución y luego se seca. Otro método es fumigación con disulfuro de carbono o un gas venenoso. O también los especímenes pueden ser colocados en un armario especial o en un horno donde los insectos pueden ser aniquilados con calor.

TÉRMINOS BOTÁNICOS

Para utilizar referencias botánicas en la identificación de árboles, es necesario comprender la terminología botánica. Las descripciones botánicas para identificación y también las clasificaciones naturales se basan principalmente en la morfología y anatomía.

Para distinguir las especies de árboles, se utilizan las diferencias en las partes, como la presencia o ausencia, número, arreglo, forma, tamaño, etc. Así, los silvicultores deben saber los nombres de las partes importantes de un árbol.

Plantas con flor (Angiospermas), aquéllas con flores y semillas, y particularmente los árboles, están compuestos de partes u órganos. Los órganos principales son la *raíz*, *tallo*, *hoja*, *flor* y *fruto*. Los tres primeros – raíz, tallo y hoja – son vegetativos en su función y sirven en el desarrollo y crecimiento de la planta a partir de la semilla:

La *raíz*, usualmente compuesta de un eje vertical y ramas, crece hacia abajo, fija la planta en el suelo, y absorbe las sustancias nutritivas, pero nunca da hojas.

El *tallo*, usualmente compuesto de un eje vertical y ramas, crece hacia arriba (contrario a la raíz), y sostiene las hojas y las flores.

La *hoja*, u órgano foliar, es generalmente plana y verde y su función es elaborar el alimento para la planta.

Los otros dos órganos, la flor y el fruto, tienen una función reproductiva y sirven en la producción de semillas para propagar la especie:

La *flor*, usualmente de color, es el órgano de reproducción y consiste de un eje o tallo con hojas modificadas de cuatro clases: el cáliz, corola, los estambres con polen, y el pistilo con los elementos femeninos u óvulos.

El *fruto* es el ovario maduro desarrollado del pistilo y contiene las semillas maduras.

En la clasificación botánica de árboles y también en su identificación, los órganos más importantes y más útiles son los órganos reproductivos. La flor y el fruto muestran las relaciones naturales y familias botánicas mucho mejor que los otros órganos. Los órganos vegetativos responden más fácil y rápidamente a diferencias en el ambiente, como clima y suelo, y por consiguiente, son menos constantes y más variables. Sin embargo, cuando un árbol no tiene ni flores ni frutos, es necesario utilizar estos órganos, como hojas, corteza y madera, en la identificación.

Los botánicos sistemáticos tienen una terminología especial de muchas palabras para describir las diferencias entre los muchos miles de especies de plantas. Estas palabras son derivadas de idiomas antiguos como latín y griego. Muchas son similares a palabras en español y no son difíciles de recordar. En los siglos pasados, los botánicos escribían sus

libros y descripciones en latín, y por esta razón ahora nos queda una terminología botánica muy rica. En realidad, hay más términos en taxonomía de plantas de los que se necesitan, y algunos rara vez se utilizan.

Los silvicultores no necesitan tantos términos como los botánicos. En el estudio de dendrología, aprenderemos los términos comunes que se utilizan en descripciones de árboles tropicales. Otros términos nuevos o extraños que se encuentran en publicaciones pueden buscarse en glosarios botánicos o en otras referencias botánicas.

LA RAÍZ

Por lo general, la raíz no es importante en la clasificación de árboles. Puesto que ésta se encuentra dentro de la tierra, las raíces no se ven o no se examinan fácilmente. También, probablemente tienen muy pocas características útiles en la identificación. Sin embargo, unas cuantas especies de árboles tienen *raíces aéreas* que son útiles en el bosque para su reconocimiento.

Características de la corteza utilizadas en identificación incluyen el color externo e interno; la superficie, la textura – si es suave, áspera o surcada; si es delgada o gruesa; y si hay látex (jugo de color o savia) u olor.

Los troncos de algunas especies tienen la base ensanchada en refuerzos, especialmente en bosques tropicales húmedos.

Es difícil describir las características de la corteza y sus diferencias. Sin embargo, con experiencia en el bosque uno puede reconocer y distinguir varias especies de árboles por la corteza.

EL TALLO

El tallo soporta las ramas y las hojas. El *nudo* es el punto en el tallo donde se insertan una o más hojas. A veces es ensanchado o marcado con un anillo. El *entrenudo* es el espacio en el tallo que se extiende entre dos nudos consecutivos.

La *yema* es un punto corto de crecimiento de un tallo, compuesto de hojas jóvenes o flores y con frecuencia también de algunas escamas. Por lo general, en regiones tropicales no hay escamas. Sin embargo, en regiones templadas con inviernos fríos, hay yemas latentes cubiertas con escamas. Hay dos tipos principales de yemas. La *yema terminal* está en el ápice del tallo o una rama. La *yema lateral* (o yema axilar) está ubicada en la base de una hoja y puede

llegar a ser una rama (Ramas, o tallos laterales, se forman solamente en los nudos y a partir de yemas laterales).

LA HOJA

Un árbol que tiene hojas en todas las estaciones del año es perenne. Si se queda sin hojas durante parte del año, como en la estación seca o fría, un árbol es *deciduo*.

Las *partes de la hoja* son el *limbo* y el *pecíolo*. En algunas especies hay también dos (o una) *estípulas*, o escamas, usualmente deciduas, en la base. También, en algunas especies no hay pecíolo, y se dice que la hoja es sésil. Al caer, la hoja deja una cicatriz en el nudo.

En cuanto al *número de limbos* las hojas son simples o compuestas. La hoja *simple* consiste de un solo limbo. La hoja compuesta está conformada usualmente de varios limbos (dos o más), que se llaman *folíolos*. Los folíolos pueden tener pecíolos o no, pero nunca tienen yemas en la base. Esta característica, la ausencia de yemas en la base, distingue un folíolo de una hoja simple. Las hojas compuestas se dividen en hojas *pinadas* y *digitadas*. Las hojas son *pinadas* cuando los folíolos se insertan a lo largo de un eje común. Si el eje se divide, la hoja puede ser doblemente pinada (*bipinada*) o pinada tres veces (*tripinada*). Los folíolos son alternos en algunas especies y opuestos en otras. Si una hoja pinada termina en un solo folíolo es *imparipinada*. Si tiene folíolos en pares y termina en dos folíolos es *paripinada*. Las hojas son *digitadas* (o palmeadas) cuando los folíolos se insertan juntos en el ápice del pecíolo.

Formas de los Limbos

La forma de los limbos es generalmente característica de una especie y se utiliza en la identificación. Muchos términos se emplean para describir la forma, pero es suficiente mencionar aquí solamente los tipos más comunes. Una hoja *linear* tiene el limbo largo y angosto con márgenes paralelos, por ejemplo, en hierbas o familia de pasto. Una hoja *lanceolada* tiene el limbo en forma de una lanza, muchas veces más largo que ancho, más ancho cerca de la base, y puntiagudo en el ápice (la forma invertida se llama oblancoada). Una hoja *ovada* tiene el limbo oval pero más ancho hacia la base, más o menos como en la forma longitudinal de un huevo (la forma invertida se llama obovada). Una hoja *elíptica* tiene el limbo oval pero más ancho en el medio. Una hoja *oblonga* tiene el limbo muchas veces más largo que ancho y con márgenes

paralelos. Una hoja *circular* (orbicular) tiene el limbo más o menos en un círculo.

Márgenes de los Limbos

El margen o borde del limbo puede ser *entero*, cuando el margen es liso, o derecho o curvo, pero sin dientes o lóbulos; *dentado*, cuando tiene dientes puntiagudos, como en una sierra; o *lobulado*, cuando tiene hendiduras profundas o lóbulos, que son más grandes que los dientes pero no son lo suficientemente profundas para dividir el limbo en limbos separados.

Ápices de los Limbos

El ápice del limbo puede ser: *acuminado*, angostándose gradualmente hacia la punta en la forma de una cuña; *agudo*, con una punta corta; *obtusos*, con una punta obtusa; o *redondeado*, circular o sin punta.

Bases de los Limbos

La base de la hoja puede ser: *aguda*, con una punta corta; *redondeada* o circular y sin punta; o *acorazonada*, con una hendidura profunda como en el corazón.

Nervadura de los Limbos

De acuerdo a la nervadura o red de venas, el limbo puede tener: *nervadura paralela* cuando las venas son paralelas, *nervadura pinada* o *sin nervadura*, cuando hay una sola vena principal o nervadura central con otras venas laterales en los bordes; o *nervadura palmeada*, cuando hay varias venas principales que se originan en la base y se extienden como dedos de la mano.

LA FLOR

Una flor completa consiste de cuatro partes concéntricas, espirales o círculos (verticilo), llamadas el *cáliz*, la *corola*, los *estambres* (el androceo) y el *pistilo*. Sin embargo, algunas flores carecen de una o más de estas partes. El *cáliz* está compuesto de pequeñas hojas modificadas, generalmente verdes, llamadas *sépalos*. La *corola* está compuesta de pequeñas hojas modificadas, generalmente de color, llamadas *pétalos*.

Los *estambres* son los órganos masculinos de la flor y proporcionan el polen, que es el elemento masculino. Un *estambre* consiste de dos partes: el *filamento*, generalmente delgado, y la *antera* o la parte ensanchada en el ápice, compuesta de sacos con granos de polen.

El *pistilo* es el órgano femenino de la flor y está compuesto de una o más hojas pequeñas modificadas llamadas *carpelos*. Los *carpelos* forman el ovario que es el elemento femenino y que se transforma en fruto. El ovario contiene uno o más óvulos que se convierten en semillas. Otras partes del pistilo son: el *estilo*, una pequeña columna encima del ovario que sostiene el estigma; y el *estigma*, la parte más alta, ensanchada del pistilo, que recibe los granos de polen. El estigma puede tener diferentes formas, como redondeado, lobulado o plumoso.

El *receptáculo* es la base ensanchada de la flor donde se insertan las partes florales. El *pedúnculo* es el tallo de la flor. Si hay varias flores juntas, el tallo o pedúnculo secundario de cada una se llama *pedicelo*.

En las diferentes familias hay muchas diferencias en la forma de la flor y en el número, tamaño y arreglo de las partes. Las partes de un círculo o verticilo pueden ser separadas (libres) o unidas en un tubo, o unidas con otras partes. La corola *gamopétala* tiene los pétalos unidos. La corola *regular* tiene pétalos de igual tamaño y en arreglo simétrico. La corola *irregular* tiene pétalos desiguales.

El carpelo puede compararse con una hoja en cuyos bordes se han desarrollado los óvulos. Además, la hoja llega a ser encorvada, hasta que los óvulos están dentro de una cavidad del ovario. El ovario encierra una o varias cavidades pequeñas llamadas *células* o *lóculos*, que contienen los *óvulos*. Un ovario formado de un carpelo tiene necesariamente una sola célula. Un ovario formado por dos o más carpelos tiene una sola célula si los carpelos están unidos por sus bordes. Si los carpelos están doblados hacia el interior, éstos forman tantas cavidades o células como carpelos haya. Según el número de células, el ovario puede ser unilocular, bilocular, trilocular o multilocular.

En cuanto a la posición con respecto a los otros verticilos florales, el ovario puede ser *superior* (libre) o *inferior* (adherido). El *ovario superior* es libre o separado en el medio de la flor y está insertado arriba de los otros verticilos. El *ovario inferior* está unido con otras partes de verticilos que parecen estar insertadas encima.

Polinización es el transporte del polen de la antera al estigma. El grano de polen germina y forma el tubo polínico, que lleva el elemento masculino al óvulo. La fertilización es la unión del núcleo del elemento masculino con el núcleo del elemento femenino en el óvulo, para formar el huevo fertilizado. El huevo fertilizado se divide para formar el embrión y el óvulo

se transforma en semilla. La *semilla* es el óvulo maduro y consiste del embrión con alimento almacenado y uno o más testas.

La *inflorescencia* es el arreglo o disposición de las flores en el tallo. Es *terminal* cuando está en el ápice del tallo, o *lateral* (axilar) cuando está en la base de una hoja, en el lado del tallo.

Hay muchos tipos de inflorescencias, pero sólo se mencionarán algunas de las más comunes. La *inflorescencia solitaria* (o simple) tiene las flores aisladas o una por una, separadas por las hojas.

La *espiga* tiene un eje alargado y flores sin pedicelos. El *racimo* tiene un eje alargado y flores con pedicelos. La *panícula* es un racimo compuesto con el eje ramificado.

La *umbela* tiene flores juntas en el ápice del pedúnculo, terminando en pedicelos de igual longitud que se despliegan (también existe una umbela compuesta). La *cabezuela* tiene el ápice del eje ensanchado como un disco y las flores sin pedicelos. La *cima* es una inflorescencia definida o determinada, con el eje principal terminando en la primera flor, y debajo surgen otros ejes secundarios con flores.

EL FRUTO

El *fruto* se desarrolla del ovario maduro, contiene las semillas y a veces sostiene otras partes de la flor que persisten. Un *fruto simple* viene de un solo pistilo. Un *fruto agregado* se desarrolla de varios pistilos de una sola flor (anona, fresa, etc.). Un *fruto múltiple* contiene varias flores unidas (higo, piña, etc.).

Los frutos simples se clasifican como *secos* y *carposos* (jugosos); los frutos secos son *indehiscentes*, si no se abren para soltar las semillas, o *dehiscentes*, si se abren.

Hay muchos tipos de frutos simples. El *aquenio* es un fruto seco indehiscente con una sola semilla que no se adhiere a la pared del fruto. La *nuez* es un fruto seco indehiscente con una sola semilla y con la pared del fruto gruesa, dura y leñosa. La *vaina* (leguminosa) es un fruto seco dehiscente de un carpelo que se abre en dos líneas, mientras que un *folículo* se abre en una línea. La *cápsula* es un fruto seco dehiscente de dos o más células que se abre en tantas líneas como células haya.

La *baya* es un fruto carposo indehiscente con muchas semillas. La *drupa* es un fruto carposo indehiscente, generalmente de un carpelo (o más) y con una sola semilla (o más) encerradas en un pared dura.

LA DISTRIBUCIÓN DE ÁRBOLES

La distribución de árboles incluye el área geográfica donde se dan, la zona climática, el tipo forestal y la altitud o elevación sobre el nivel del mar.

En el estudio de geografía de las plantas hay dos tipos de distribución geográfica, aquella de la flora y la de la vegetación. La *flora* de una región es una lista de las especies de plantas. Las unidades de la flora son las especies, géneros, etc. La *vegetación* de una región es la apariencia o la fisionomía de las plantas, o la forma de crecimiento o hábito de las especies más comunes. Las unidades de vegetación son las comunidades de plantas, como formaciones, asociaciones y tipos forestales.

Por ejemplo, supongamos que dos áreas tienen solamente dos especies de plantas: una especie de árbol y una especie de pasto. En una hay un solo ejemplo de un árbol y muchos individuos de pastos – es una tierra de pastoreo. En la otra hay muchos árboles y pocas plantas de pasto – es un bosque. Ambas áreas tienen la *misma flora* o lista de especies pero tienen *diferente vegetación*. Una es una tierra de pastoreo y la otra es un bosque.

Por lo tanto, la distribución de los árboles de una región puede estudiarse ya sea desde el punto de vista de la flora o del área de distribución geográfica de cada especie. Pueden hacerse mapas de distribución de cada especie de árbol. O, desde el punto de vista de la vegetación, se pueden estudiar los tipos de vegetación con relación al clima. Pueden hacerse *mapas de tipos de vegetación*, como bosques, tierras de pastoreo, etc. En la dendrología se estudian ambos tipos de distribución geográfica de las plantas. Así, es posible preparar mapas de la distribución de especies individuales de árboles al igual que de los tipos forestales.

Muchas especies de árboles de América tropical no son lo suficientemente conocidas para recopilar mapas de su distribución geográfica o para analizar el origen, migraciones y distribución. Algunas especies tienen un área de distribución amplia, mientras que otras son raras y locales.

Por ejemplo, algunas especies de árboles tienen una amplia distribución en América tropical, desde México, y Centroamérica hasta Brasil. Aquellas de las orillas del mar, como mangles, tienen un área de distribución amplia hasta Florida en el sureste de los Estados Unidos. Otros árboles están limitados a montañas altas, y aún otras a llanuras o a desiertos, etc. Pocos son locales o endémicos. Un trabajo para el futuro es preparar mapas de distribución más detallados.

El estudio de la vegetación y distribución de los tipos de vegetación con frecuencia se incluye en una subdivisión de la biología conocida como ecología. Mucho del material a continuación tratado bajo ecología, podría igualmente bien considerarse como silvicultura o dendrología.

ECOLOGÍA

El nombre ecología (originalmente escrito oecología) se utilizó por primera vez en 1869 por el zoólogo alemán E. Haeckel. Es derivada de dos raíces griegas que significan hogar y tratado o estudio, o literalmente, el estudio de hogares. *Ecología* se define como el estudio de organismos en relación a su ambiente. Las opiniones difieren en cuanto a si la ecología realmente es una materia que es una rama de la biología o si es solamente un punto de vista para estudiar biología. Así, la ecología podría ser biología con énfasis en los entornos de los animales y plantas.

Con frecuencia, la ecología se subdivide en autecología y sinecología. El primer prefijo es una raíz griega que significa mismo, mientras que el segundo significa juntos. *Autecología* es la ecología del individuo, o el estudio de un organismo individual o especie en relación a su ambiente. Por algunos autores, la autecología se considera como fisiología – por ejemplo, un estudio de una sola especie de árboles en relación a sus alrededores. En contraste, la *sinecología* es la ecología del grupo, o el estudio de grupos de organismos o comunidades, en relación a su ambiente.

Puesto que la materia o el punto de vista de la ecología es tan amplio que abarca biología, la ecología usualmente se divide en *ecología animal*, que trata de animales en relación con su ambiente, y *ecología vegetal*, que trata de plantas en relación con su ambiente. Por algunos autores, la ecología vegetal se limita a la sinecología, el estudio de comunidades de plantas o vegetación.

La ecología vegetal fue establecida por el botánico danés E. Warming (1895) en su libro clásico *Ecología de las Plantas*, publicado primero en danés. Otra referencia inicial importante fue la *Geografía de las Plantas con Base Fisiológica*, por el botánico alemán A. F. W. Schimper (1898).

El *ambiente*, o los alrededores, incluye todo lo que puede afectar a un organismo o grupo de organismos de cualquier manera. En la ecología vegetal, una clasificación divide el ambiente en factores, o factores ambientales, como son: (1) *factores climáticos*, o clima, que incluye temperatura, precipitación y otros elementos ampliamente

distribuidos principalmente de la atmósfera; (2) *factores fisiográficos o edáficos*, como topografía y suelo; (3) *factores bióticos*, u otros organismos. Debido a que el hombre moderno ha tenido una influencia tan profunda, principalmente destructiva, en otros organismos, al hombre con frecuencia se le separa del tercer grupo como un cuarto grupo de factores llamados *factores antropogénicos*. Como el fuego el cual se ha dispersado ampliamente y han tenido efectos graves en la vegetación, con frecuencia se enumera como un quinto grupo, conocido como *factores píricos*.

Uno de los principios de la ecología con frecuencia se llama *equilibrio de la vida, o red de vida*. Esto significa que los organismos que viven juntos en un grupo o comunidad son más o menos equilibrados, o en equilibrio, vinculados por sus necesidades mutuas de alimento para energía, cuya fuente original es el sol. Las actividades dentro del grupo, y particularmente el número de individuos, están en equilibrio con el abastecimiento disponible de energía. Una simple relación de varios tipos de organismos, cada uno dependiendo de la abundancia de otro para su alimento, se llama *cadena alimenticia*. Por ejemplo, en una laguna, las algas verdes o espuma de la charca elaboran alimentos con la energía recibida del sol y son consumidas por animales microscópicos. A su vez, éstos son consumidos por animales acuáticos menos diminutos que son consumidos luego por peces pequeños. Estos últimos son consumidos por peces más grandes, que son presas de pájaros, mamíferos y el hombre. La relación de alimentos es generalmente más compleja, con ramificaciones, y es más bien una red que una cadena.

Adaptación, o el ajuste de organismos a su ambiente, es otro principio de la ecología. Cada especie encaja en un conjunto de condiciones externas, a veces dentro de límites muy estrechos, donde está en equilibrio o en balance.

Un principio importante de la ecología es el de *cambio*, también conocido como *punto de vista dinámico*. Todo el universo, o más bien, todos los universos alrededor de nosotros, desde las galaxias gigantescas de estrellas hasta las partículas diminutas dentro de un átomo, están cambiando o en movimiento todo el tiempo. Específicamente, el clima de una región está cambiando lentamente y el suelo está cambiando. Por lo tanto, la vegetación que depende de factores climáticos y de suelo, está cambiando lentamente en un lugar particular también.

CLASIFICACIÓN BASADA EN RELACIONES HÍDRICAS

Las especies de árboles, al igual que otras plantas, y también vegetación, pueden clasificarse en base a relaciones hídricas o distribución basada en la precipitación o agua. Hay tres o más grupos principales: una *hidrófita* es una planta de lugares húmedos con suficiente agua, como una que crece en las orillas de ríos; una *xerófita* es una planta de lugares secos con muy poca agua, como en los desiertos; una *mesófita* es una planta de lugares con cantidades promedio de agua, como bosques ni muy húmedos ni muy secos – la mayoría de los árboles y la mayoría de las otras plantas pertenecen a éste.

Una *tropófita*, literalmente una planta de cambio, es una planta que crece en condiciones que cambian pronunciadamente durante el año, como plantas de lugares donde la cantidad de agua cambia durante el año de mucha a poca en estaciones de húmedas a secas; por ejemplo, un árbol deciduo en una sabana tropical. El término *tropófita* también se aplica a zonas templadas, donde la temperatura cambia durante el año, a un árbol que es deciduo en la estación fría o invierno.

Una *halófita* es una planta de lugares con concentraciones de sal, como orillas de mar y desiertos; por ejemplo, los mangles.

También se utilizan los adjetivos hidrófilos, xerófilos, mesófilos, tropófilos y halófilos para vegetación. Sin embargo, este sufijo griego significa aficionado y sugiere teleología, una idea antigua de que hay una causa o razón para todo. Los árboles no tienen inteligencia y no les puede gustar el agua. Generalmente, en biología, y particularmente en ecología, uno debe tener cuidado de no buscar un objetivo fundamental para cada adaptación o estructura peculiar.

COMUNIDADES DE PLANTAS

En la vegetación, las plantas se arreglan en grupos o comunidades. Cualquier grupo de plantas en un lugar o hábitat común puede llamarse *comunidad de plantas*. Este término no tiene limitaciones en tamaño.

Una *formación de plantas* es una comunidad de plantas del más alto orden, caracterizada por una apariencia o fisonomía determinada y compuesta de plantas con una forma de crecimiento determinada; por ejemplo, el bosque tropical lluvioso o el páramo.

La formación está compuesta de unidades más pequeñas, las asociaciones. Una *asociación de plantas* es una división de una formación con una determinada composición florística y con ciertas especies dominantes. Los tipos forestales de los silvicultores corresponden a las asociaciones de plantas de los ecólogos; por ejemplo, un bosque de *Podocarpus*. Algunas asociaciones están limitadas en extensión por factores climáticos y otros, las asociaciones edáficas, por factores del suelo.

Las comunidades de plantas están cambiando constantemente, aunque a veces muy lentamente. Cambios grandes en la composición de una comunidad siguen cambios en el ambiente, que a su vez, pueden ser ocasionados por los organismos que viven allí. El término *sucesión* o *sucesión vegetal* se da a los cambios en las comunidades de plantas, uno siguiendo al otro, en el mismo lugar. La sucesión lleva a la *asociación climax*, que es la comunidad más alta, más compleja y más cercana a la estabilidad que existe en el clima de esa área. Donde la vegetación más alta de la sucesión está limitada por factores edáficos más bien que por el clima, la asociación climax, como en un tipo particular de suelo, se llama *climax edáfico*. El bosque manglar es un ejemplo.

Las sucesiones vegetales son de dos clases principales: primaria y secundaria. Una *sucesión primaria* comienza en un área desnuda previamente sin vegetación, como una isla nueva, un volcán nuevo o un área de derrumbe. Una *sucesión xerica* o *xerosere*, es una que comienza con un hábitat seco, desnudo y que lleva a un climax. Una *sucesión hidrosere* comienza con un hábitat húmedo y continúa a un climax. El climax tiene más bien condiciones de humedad media que extrema. Bosques vírgenes representan climax o etapas normales de desarrollo.

Una *sucesión secundaria* es aquella que sigue a una alteración en la sucesión primaria normal; por ejemplo, después del cultivo, corte de los bosques, incendio, pastoreo excesivo o daño ocasionado por el viento. En regiones densamente pobladas la mayor parte de la vegetación ha sido alterada por las actividades del hombre. Quedan pocas áreas de bosque virgen y los bosques son mayormente secundarios. Finalmente, la sucesión secundaria lleva al mismo climax que la sucesión primaria, pero la velocidad depende del grado de alteración o disturbio. Si es grande, como cuando el suelo formado durante miles de años se desgasta, el restablecimiento es muy lento.

GRUPOS DE FORMACIONES DE PLANTAS DEL MUNDO

Las formaciones de plantas del mundo pueden integrarse en cuatro o cinco grupos grandes:

1. *Bosques*, caracterizados por árboles
2. *Tierras de pastoreo*, caracterizadas por pastos
3. *Desiertos*, caracterizados por arbustos, árboles espinosos, cactáceas, etc., y por la escasez de agua
4. *Tundras*, caracterizadas por líquenes, musgos, etc., y por temperaturas muy bajas
5. *Océanos*, caracterizados por algas marinas.

Algunos botánicos ponen las montañas en un grupo distinto, pero tienen una mezcla de los grupos de formación.

La vegetación es un resultado del clima de una región y también del suelo y otros factores, como las plantas y animales, los hombres e incendios. Así, las formaciones vegetales son indicadores del clima. Un mapa de la vegetación sirve igualmente para mostrar el clima.

Hay algunos estudios sobre la vegetación del mundo que intentan clasificarla basándose en la temperatura y precipitación. Una buena clasificación de los climas del mundo es aquella de C. Warren Thornthwaite (1933). Su mapa es útil también para las formaciones vegetales del mundo. Otro sistema de clasificación de las formaciones vegetales del mundo fue propuesto por L. R. Holdridge (1946).

EL CLIMA DE LOS BOSQUES

En dendrología, estamos particularmente interesados en los bosques. El clima de los bosques se caracteriza por cuatro elementos esenciales: (1) una estación vegetativa suficientemente larga; (2) una estación vegetativa suficientemente *cálida*; (3) suficiente *agua todo el año* o suelo y subsuelo ambos húmedos; y (4) inviernos húmedos (en zonas templadas). No es importante para los bosques (1) cuándo cae la lluvia o si es en la temporada de cultivo o no; (2) si la precipitación es uniforme en su distribución o no; y (3) dónde se origina el agua del suelo, si viene de la lluvia o de ríos o de fuentes subterráneas. Son dañinos o perjudiciales para el bosque (1) inviernos secos y con fuertes vientos (en las zonas templadas) y (2) una temporada de cultivo corta.

VEGETACIÓN DE AMÉRICA LATINA

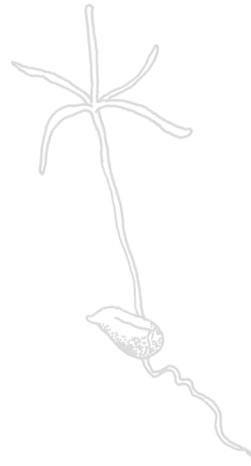
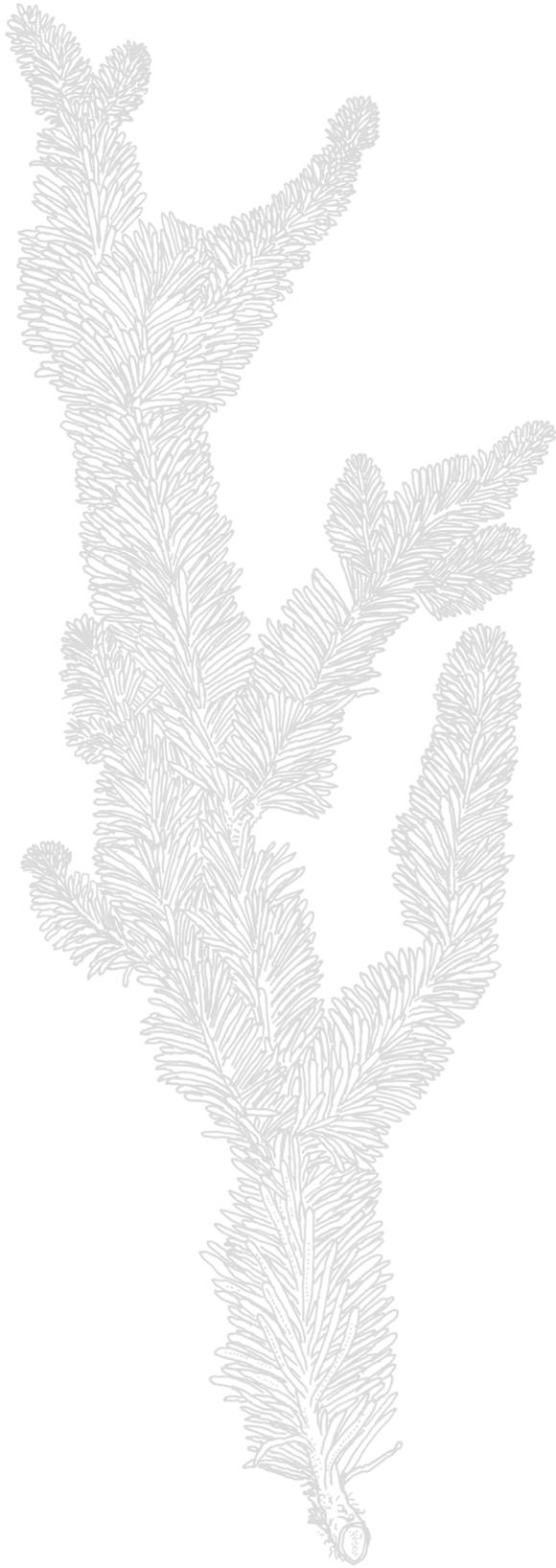
Entre las clasificaciones de la vegetación de América tropical se pueden mencionar los artículos ilustrados de A. C. Smith y I. M. Johnston (1945) y de J. S. Beard (1944).

El esquema general de clasificación utilizado por Smith y Johnston (1945) es como se describe a continuación:

- I. Bosques o regiones arboladas
 1. Bosque tropical y subtropical lluvioso
 2. Bosque decíduo tropical
 3. Bosque del Sur del Brasil y zona de sabana
 4. Bosque de palmeras
 5. Bosque de haya subantártico
 6. Bosque de espino
- II. Tierras de pastoreo y sabanas
 1. Regiones de sabanas
 - a. Sabanas verdaderas
 - b. Sabanas uruguayas
 - c. "Cargo"
 2. Llanura de las pampas
- III. Desiertos o regiones de semidesiertos
 1. Desiertos costeros del Pacífico de América del Sur
 2. Estepa de Patagonia – Tierra del Fuego
 3. Matorrales del desierto
 4. Vegetación de transición del centro de Chile
 5. Chaparral Californiano
- IV. Zona de montaña
 1. México, Centroamérica y Antillas Mayores
 2. Andes del Norte
 3. Andes del Sur
- V. Zona marítima o litoral

El resumen de Beard (1944) de formaciones de vegetación clímax en América tropical, agrupadas en cinco series de formación, en inglés y en español, está enumerado a continuación. La primera, bosque tropical es una formación que no se divide en series.

INGLES	ESPAÑOL
1. Rain forest	Selva pluvial
2. Seasonal Formations	Formaciones estacionales
Evergreen seasonal forest	Selva veranera perennifolia
Semievergreen seasonal forest	Selva veranera semidecídua
Semideciduous seasonal forest	Selva veranera semidecídua
Deciduous seasonal forest	Selva veranera decídua
Thorn woodland	Espinar
Cactus scrub	Cardonal
Desert	Desierto
3. Dry Evergreen Formations	Formaciones secas perennifolias
Xerophytic rain forest	Selva pluvial xerofítica
Littoral woodland	Bosque de playa
4. Montane Formations	Formaciones de montaña
Lower montane rain forest	Selva pluvial intermedia
Montane rain forest	Selva nublada
Palm brake	Matorral de palmeras, Manecal
Elfin woodland	Bosque enano
Frost woodland	Bosque de helada
Mountain pine forest	Pinar de montaña
Bamboo brake	Bamboal
Paramo	Páramo
Tundra	Tundra
5. Swamp Formation	Formaciones de pantano
Swamp forest	Selva de pantano
Palm swamp	Pantano de palmeras
Herbaceous swamp	Pantano herbáceo
Mangrove woodland	Manglar
6. Marsh or Seasonal Swamp Formations	Formaciones de lodazal o de pantano estacional
Marsh forest	Selva de lodazal
Marsh woodland	Bosque de lodazal
Palm marsh	Lodazal con palmeras, Morichal
Savanna	Sabana





DESCRIPCIÓN DE ESPECIES

La importancia de la segunda parte radica en la integración de material disperso útil a quienes tienen un marcado interés en las semillas de árboles tropicales. La mayoría del material nunca ha sido publicado, o quizás se ha publicado de manera limitada a regional. Considere que algunas de las especies han sido descritas menos que otras. Estas descripciones incompletas no representan omisiones o falta de conocimiento del autor, sino brechas en los datos disponibles al momento de imprimir este manual. También se puede observar cierta inconsistencia en algunas descripciones de especies y sus dibujos botánicos. Primero, no todas las especies tienen un espécimen completo en el herbario que se pudiera usar para ilustrar los dibujos de plántulas, hojas, flores, frutos y semillas. Omisiones en este sentido indican que el artista no disponía de este material. Segundo, hay dibujos botánicos adicionales que no tienen descripción de la especie. Este material estuvo disponible para ilustraciones, pero no fue descrito. Por lo tanto estas vacíos son valiosos dado que proveen una perspectiva a los investigadores sobre lo conocido y lo desconocido sobre ciertas especies.

La nomenclatura es actualizada al 4 de agosto del 2000, como TRÓPICOS, conforme al Jardín Botánico de Missouri.

Esta sección se ofrece con la intención de proveer una guía práctica con información útil para recolectores, encargados de manejo y producción de germoplasma y viveristas. Los datos reportados siguen el orden siguiente:

Nombre científico	Floración y fructificación
Nombre(s) del autor(es) y afiliación	Recolección de frutos, conos y semillas
Nombre de la familia	Extracción y limpieza
Sinónimos	Almacenaje
Nombres comunes	Tratamientos pregerminativos
Ocurrencia	Pruebas de germinación
Hábitos de crecimiento	Prácticas culturales en vivero
Raza geográfica e hibridación	Cuidado de plántulas
Uso	Información adicional



Abies guatemalensis Rehder

ANA LUCRECIA E. DE MACVEAN

Herbario del Instituto de Investigaciones
Universidad del Valle de Guatemala

Familia: Pinaceae

Abies tacanensis Lundell, *A. guatemalensis* var. *tacanensis* (Lundell) Martínez

Abeto de Guatemala, Guatemalan fir, pacachaque, parchac, pashaque fir, (Asociación Becaria Guatemalteca 1995), pinabete (Williams 1981), romerillo (Asociación Becaria Guatemalteca 1995)

Abies guatemalensis es nativo de las tierras altas de México, Guatemala, las Montañas de Santa Bárbara en Honduras y también ha sido reportado por A. Molina (Escuela Panamericana del Zamorano) en El Salvador (Williams, 1981). Esta especie tiene la distribución más al sur de su género (Donahue *et al.*, 1985). Crece en bosques húmedos de altitud en las provincias guatemaltecas de Quiché, Chichicastenango, Totonicapán, Sololá, Huehuetenango, Quetzaltenango, San Marcos, Jalapa; y en los Estados Mexicanos de Chiapas, Oaxaca y Guerrero (Asociación Becaria Guatemalteca, 1995), asociada primariamente con *Pinus ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltldl., *P. rudis* Endl. y *Cupressus lusitanica* (Perry, 1991). Su distribución está limitada por requerimientos altitudinales y depredación humana.

Este abeto es un árbol perennifolio que alcanza alturas superiores a los 45m, con un tronco grisáceo y diámetro normal de casi un metro o más. Las hojas son lineales, arregladas en espiral y solitarias, de color verde claro y lustroso en la parte superior y usualmente plateadas, en la parte inferior. En general, los bosques de *Abies* en México y Guatemala requieren en promedio de lluvias a 1,000mm al año, y suelos con un buen drenaje de origen volcánico (Rzedowski, 1981) con un pH moderado de 5.4 a 5.7 (Donahue *et al.*, 1985).

Este abeto ha sido usado por décadas como árbol de navidad. Desde 1973, *A. guatemalensis* se encuentra en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES), y datos obtenidos por Departamento del Interior de los Estados Unidos (1979), lista a *A. guatemalensis* como una gimnosperma en peligro. Actualmente algunos rodales remanentes de la especie están siendo protegidos para evitar ser cortados con cualquier propósito. La madera es suave y con una gravedad específica de 0.32 a 0.37. A pesar de estar prohibido su corte por la legislación, la madera se usa todavía en construcción, como leña y para fabricar carbón (Donahue *et al.*, 1985).

Aunque no está bien documentado, las flores solitarias aparecen en mayo y junio. El estrobilio estaminado

aparece en brotes de la estación previa, y nacen a los lados de la parte baja de las ramas inferiores de la corona, y en los ejes de las hojas. Los conos ovulados son erectos y compuestos de muchas bracteas, cada uno abrazando una escama grande, con dos óvulos basales invertidos (Harlow y Harar, 1969). Todas las especies de *Abies* son monoicas (Dallimore y Jackson, 1974). Los conos erectos son subsésiles, cilíndricos y cerca de 12cm de largo y 5cm de ancho. Las bracteas son cuneadas abovadas, más cortas que la escamas del cono, y protegidas por éstas. Las escamas son más anchas que largas, con los márgenes externos puberulosos (Dallimore y Jackson, 1974). Las semillas son de color café claro, de 8 a 10mm de longitud; las alas son de 15mm de longitud y 1.5mm de ancho (Dallimore y Jackson, 1974).

Los conos cerrados son recolectados desde noviembre hasta enero (Donahue *et al.*, 1985). Debido a que se desintegran, la mejor época para recolectar los conos es cuando la escamas están madurando, lo que se puede determinar en el campo por los cambios en la coloración, que va de verde a verde oscuro o verde-morado y presencia de gotas de resina, lo cual es fácil de observar con binoculares (Donahue *et al.*, 1985). Debido a que los conos se recolectan antes de su maduración, se deben mantener en la sombra por 8 semanas en bolsas de arpillera, para maximizar su porcentaje de viabilidad. Después del tratamiento, las semillas se extraen cuidadosamente. La recolección de semillas es mejor en años alternos. La ruptura en los depósitos de resina puede conducir a ataques de hongos, reduciendo el porcentaje de viabilidad. Después de que las alas son removidas, las semillas son expuestas directamente a la luz del sol, por un período de 6 horas hasta reducir el contenido de humedad a 8%, lo que mejora el almacenamiento por largos períodos (Donahue *et al.*, 1985). El número de semillas de *Abies guatemalensis* recolectadas en México alcanzan un promedio de 42,000/kg, mientras que las recolectadas en Guatemala producen un promedio de 35,000/kg.

Al igual que muchos *Abies*, la tasa de germinación es pobre (Donahue *et al.*, 1985; Dvorak y Donahue, 1992; US Department of Agriculture, 1974). El porcentaje de germinación de semillas frescas es de 15%. Después de

Especies A

un año de almacenamiento en frío (3 a 5°C) este porcentaje se reduce a un 2%. El frío y la estratificación húmeda incrementan la viabilidad en un 30% (Donahue *et al.*, 1985). La estratificación de las semillas colocadas en un papel húmedo, a 4 °C por 40 días, y aplicación de ácido giberélico a 200 ppm (mg por L), está comprobado como el mejor tratamiento para mejorar la germinación de *A. guatemalensis* desde un 17% (sin tratamiento) hasta un 37% (Salazar, 1991). Un período de estratificación sólo produce mejor germinación total que 0, 20, o 60 días (Dvorak y Donahue, 1992).

Las semillas se plantan en abril y mayo, en bandejas poco profundas conteniendo suelo rico en materia orgánica. Las semillas pueden ser establecidas a pleno sol o con 50% de sombra, y deben ser protegidas de fuertes lluvias. El transplante a bolsas individuales debe de hacerse en 4 a 6 semanas. Después de 2 años, *A. guatemalensis* está lista para ser plantada en campo. Los árboles pueden presentar fuertes afectaciones del escarabajo de la corteza, (*Dendroctonus* spp.) (Donahue *et al.*, 1985), y las semillas pueden ser atacadas por la avispa de semillas (*Megastigmus* spp.) (Donahue *et al.*, 1985; Hirasuka *et al.*, 1995).



***Abies guatemalensis* Rehder**

Acacia auriculiformis A. Cunn. Ex Benth

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal, Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Earl form acacia, ear leaf wattle, kasia, northern black wattle

Acacia auriculiformis es nativa de las sabanas de Papua, Nueva Guinea y La Jaya Irian, las islas del estrecho de Torres y el norte de Australia (Academia Nacional de Ciencias, 1980; Turnbull, 1986). El árbol ha sido plantado extensivamente en hábitats húmedos a través de los trópicos y en muchas áreas subtropicales.

Es un árbol de crecimiento rápido, de porte mediano que tiene peciolos modificados en filodios, los cuales lucen en forma de hojas simples, lanceoladas, con venas paralelas. El árbol puede alcanzar bajo condiciones adecuadas, 30m en altitud y 60cm de DN, tiene tronco torcido que a menudo se bifurca, la corteza es de color pardo-rojizo o pardogrisáceo (National Academy of Sciences, 1980). La corona está formada de pocas ramas, robustas y no produce una sombra densa. En su hábitat *A. auriculiformis* crece entre el nivel del mar y los 400m, en lugares donde la precipitación anual varía entre 900 y 2,000mm, con un patrón monsonal (Turnbull, 1986), con una temperatura media anual de 26°C a más de 30°C (National Academy of Sciences, 1980). El árbol puede crecer en una gran variedad de suelos incluyendo oxisoles, de textura arenosa o arcillosa, salinos, y con un pH de 3.0 a 9.5 (National Academy of Sciences, 1980). Crece mejor en suelos húmedos, profundos, de textura media y aluviales.

La variación genética entre procedencias de *A. auriculiformis* es probablemente alta, con gran potencial para mejoras genéticas, con el tronco ocupando el mejor criterio de selección (Gavinlertvatana *et al.*, 1987). Híbridos de *A. auriculiformis* y *A. mangium* frecuentemente se producen cuando las dos especies crecen en plantaciones adyacentes, o en rodales naturales (Turnbull, 1986). *A. auriculiformis* es una especie diploide con 26 cromosomas (Brewbaker *et al.*, 1983).

Es cultivada ampliamente para leña y carbón. Tiene una gravedad específica alta (0.60 a 0.75), un valor calórico (4,800 a 4,900 kcal/kg) y su madera se quema bien (National Academy of Sciences, 1980). La especie es favorecida en programas de reforestación para cubrir terrenos dañados por producción minera y otras áreas degradadas (Turnbull, 1986), y se planta extensivamente como árbol de sombra y ornato (Barrett, 1956). La madera

se usa para pulpa de una manera limitada (National Academy of Sciences, 1980).

Las flores son pequeñas, de 3mm, con ambas partes, masculinas y femeninas (Little, 1983), aparecen desde Junio y a través de Julio, en Australia (Turnbull, 1986) y de Febrero hasta Abril en Puerto Rico (Parrotta, 1987). Éstas nacen en espigas de hasta 8cm de largo, en pares en las hojas axilares (Turnbaull, 1986). Las vainas maduras (de 2 a 4 meses después de la floración) son planas, torcidas y onduladas. Las semillas son de color negro, de 4 a 6mm de largo y 3 a 4mm de ancho, y están rodeadas de un funículo rojo o anaranjado, del cual suspenden hasta que las vainas se abren. Cada vaina contiene hasta 15 semillas (Parrotta, 1997).

Las vainas pueden ser cosechadas de los árboles (mediante podadoras con extensión), después de que cambian a un color pardo-oscuro, o después que se abren. Después de que las vainas se secan al aire, una pequeña cantidad de semillas pueden ser separadas manualmente. Grandes cantidades de vainas pueden ser machacadas y las semillas separadas, sacudiendo y soplando. El proceso es difícil dado que los funículos se enredan en los desperdicios y cedazos. El número de semillas por kilogramo varía de 30,000 a 62,000 (Turnbull, 1986; Wiersum y Ramalan, 1982), y pueden ser almacenadas a temperatura ambiente, en envases sellados por 18 meses (Weirsum y Ramlan, 1982).

Para una buena germinación son necesarios tratamientos pregerminativos. Por lo menos dos métodos han dado buen resultado: Inmersión en agua hirviendo seguido de enfriamiento e inmersión por 24 horas (National Academy of Sciences, 1980), e inmersión en agua tibia por 24 horas y luego sembrar inmediatamente a pleno sol (Weirsum y Ramlan, 1982). En experimentos hechos en Puerto Rico, la germinación de semillas frescas sin pre-tratamiento fue de 4%, mientras que con un pre-tratamiento de agua caliente, la germinación incrementó entre 47 y 65% (Parrotta, 1997). La germinación empieza alrededor de 6 días (Wiersum y Ramlan, 1982).

Las semillas deben ser plantadas a pleno sol en bandejas de germinación llenas con suelo suelto, bien drenado y

Especies A

profundidad de 0.6 a 1.2cm (Parrotta, 1997). Las semillas pueden ser sembradas directamente en recipientes y entresacarse posteriormente. La plántula produce hojas verdaderas pinnadas compuestas. Cuando se produce el filodio delgado, las plántulas pueden ser enterradas en macetas o bolsas de invernadero. En 3 meses, cuando las plantas alcanzan de 15 a 30cm de altura, pueden ser transplantadas en campo, en lugares preparados. Las

plántulas mayores deben ser usadas en los lugares con fuerte competencia de malezas y hierbas (Turnbull, 1986). Plantas de 1 a 2m de altura crecen bien en macetas de 4 a 12 litros, y son usadas como ornamento o para sombra. En muchos lugares, es necesario el control periódico de malezas, hierbas y enredaderas, de 1 a 2 años posterior a su plantación.



Acacia auriculiformis A. Cunn. Ex Benth

Acacia farnesiana (L.) Willd.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal, Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Acacia cavenia Bert. *A. leptophylla* DC., *Vachellia farnesiana* (L.) Wight y Arn.

Acacia odorant, amarilla, aroma, aromo, biorama, cachito de aromo, cachito do aromo, cambión, casha, cashaw, cassia, cassie, cimarróespinal, cují casha, cuntich, espinillo, espino blanco, espino ruco, esponjeira, huisache, palú, paují, pelquisache, subín, subinche, sweet acacia, uña de cabra (Little y Wadsworth, 1964)

Es probablemente nativa del sur de Francia e Italia (Parrotta, 1992a). Sin embargo, en la actualidad se le puede encontrar naturalizada a través de los trópicos y subtropicos calidos.

Es un arbusto de múltiples troncos o árbol pequeño con espinas cortas o largas, follaje plumoso y flores fragantes, que raramente excede los 5m de altura y 15cm de DN. Tiene la corteza suave y gris, con muchos lenticelos. La especie crece y se reproduce agresivamente en áreas con una precipitación media anual entre 500 y 1,000mm, y temperaturas anuales promedio de 15 a 28°C. *Acacia farnesiana* crece en una gran variedad de suelos incluyendo arena y arcilla; alterados, con nutrientes reducidos, suelos salinos, sitios rocosos y una amplia gama de niveles de pH (Parrotta, 1992a).

La especie es sistemáticamente compleja. Ha sido descrita como un ensamblaje de microespecies (Parrotta, 1992a). Tres especies se han separado de la taxa parental: *A. smallii*, *A. pinetorum* y *A. caven* (Clarke *et al.*, 1989; Seigler *et al.*, 1979). *Acacia farnesiana* es una especie tetraploide con 2n=52 cromosomas (Seigler *et al.*, 1979).

Tiene varios usos menores. Es una de las más importantes especies forrajeras en vastas áreas degradadas de pastoreo. El follaje y las vainas son usados ampliamente por chivos y ovejas (Little y Wadsworth, 1964). La madera es usada principalmente para combustible. La madera secada al aire tiene un valor de combustión de 4,600 kcal por kg (Webb *et al.*, 1980). La madera del duramen es dura y pesada, con una gravedad específica de 0.79 a 0.84 (Joshi, 1983; Little y Wadsworth, 1964). La albura es amarilla y el duramen es pardo-rojizo. Ocasionalmente el tronco puede ser lo suficientemente grande como para ser usado para mango de herramientas pequeñas. Las flores, hojas, frutos, semillas, corteza y raíces son usados para medicina naturista. (Little y Wadsworth, 1964). La especie es plantada para rehabilitar suelos degradados y arenas movedizas (Parrotta, 1992a).

La floración inicia cuando el árbol tiene entre 2 y 3 años (Parrotta, 1992a). A pesar de que la floración de *A.*

farnesiana se da anualmente, ésta coincide con la estación lluviosa: de noviembre a febrero en Puerto Rico, de diciembre a marzo en América Central, de enero a abril en el noreste de la India y de septiembre a febrero en el este de la India (Parrotta, 1992a). Las flores redondas nacen en tallos florales individuales, que a su vez salen del eje de las hojas en grupos de uno a tres. Las flores son amarillas y pequeñas, con partes masculinas y femeninas (Little y Wadsworth, 1964) y son polinizadas por abejas y otros insectos. Las vainas son redondas y ligeramente aplastadas, pequeñas (3.6 a 7.6cm), de un color pardo oscuro a casi negro cuando maduran. Las vainas contienen una pulpa dulce que las hace atractivas a animales, los cuales son los dispersores principales. Las vainas maduran de 4 a 6 meses y permanecen unidas a los arbustos o árboles. Las semillas caen al suelo cuando la vaina se pudre o es destruida por insectos. Una muestra de vainas recolectadas en Puerto Rico tenía un promedio de 14.4 ± 1.2 semillas por vaina (Parrotta, 1992a).

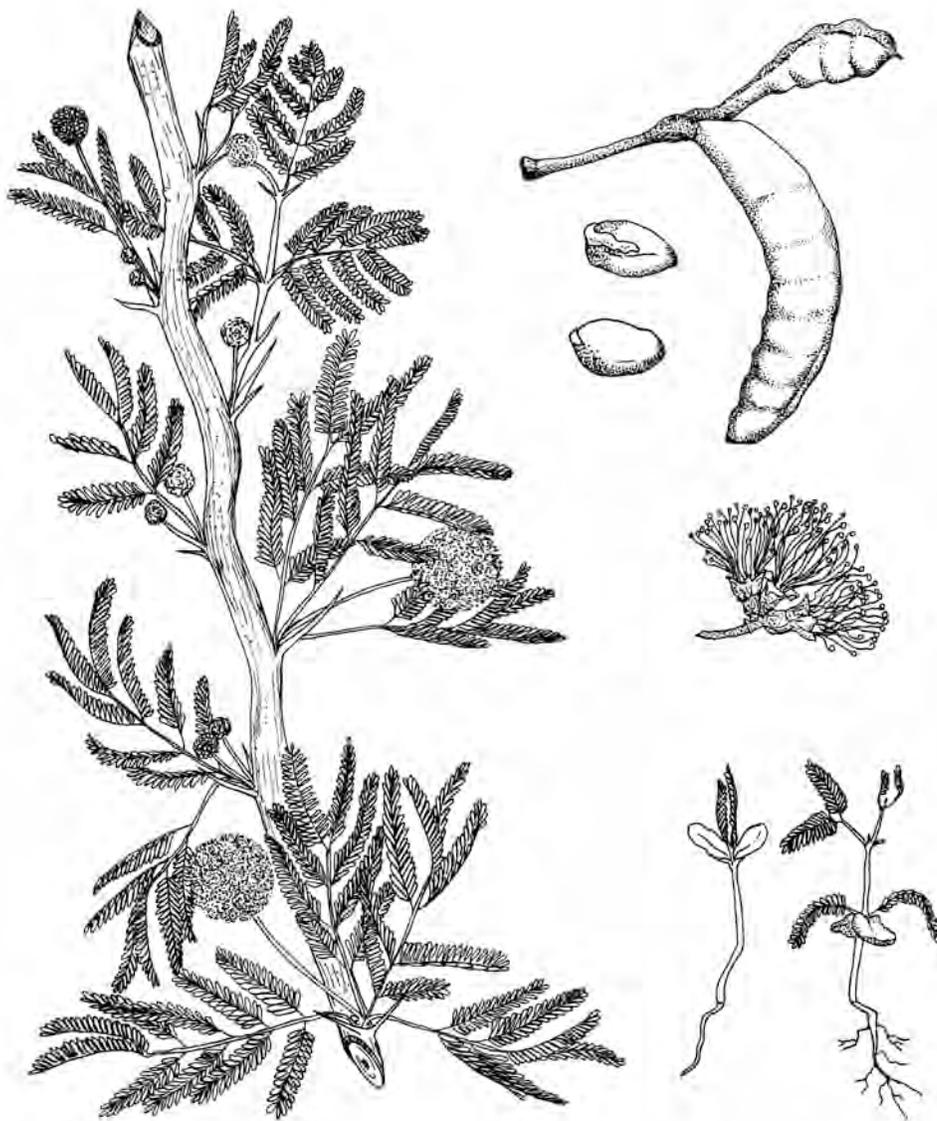
Las vainas pueden ser recolectadas manualmente de los árboles o arbustos. Un podador con extensión puede ser usado ocasionalmente en árboles altos. Después del secado al aire, las vainas pueden ser aplastadas y las semillas separadas por una malla o mediante soplado. Otro método de limpieza (y escarificación) es usar las vainas para alimentar el ganado y separar las semillas de los excrementos. Una muestra de *A. farnesiana* recolectadas en Puerto Rico promediaron 7,600 semillas/Kg (Francis y Rodríguez, 1993). Otros reportaron un promedio de 11,000 a 13,000 semillas/Kg (Joshi, 1983; Webb *et al.*, 1980). Las semillas secas pueden ser almacenadas a temperaturas ambientales en recipientes cerrados, reteniendo su viabilidad por 30 o más años (Joshi, 1983). Se necesita algún tipo de tratamiento previo para una buena germinación. Las semillas frescas normalmente producen un 10 a 40% de germinación (Gill *et al.*, 1986; Marrero, 1949). Los métodos reportados para incrementar la germinación incluyen el remojo en agua fría durante 48 horas (Joshi, 1983), el remojo en agua caliente por un período entre 10 y 20 minutos (Kumar y Purkayastha, 1972), y la incubación a temperaturas entre 60 y 70°C por un período de 6 a 12 horas (Gill *et al.*, 1986). Escarificación

Especies A

en ácido sulfúrico concentrado por un período entre 20 a 60 minutos, o en ácido nítrico concentrado promueve un 65 a 70% de germinación (Gill *et al.*, 1986; Scifres, 1974). La abrasión con papel de lija ayuda a la germinación hasta un 98% (Gill *et al.*, 1986).

Las semillas deben ser sembradas en un sustrato con buen drenaje. La profundidad óptima de siembra es de 2 a 4cm (Gill *et al.*, 1986). La germinación comienza alrededor de 6 días (Francis y Rodríguez, 1993). Las plantaciones pueden ser establecidas por siembra directa o plantación de árboles a raíz desnuda o en envases (Joshi, 1983). La distribución al voleo de semillas en áreas de pastoreo en Texas, dio como resultado el establecimiento de plántulas en sólo 1 a 2% de las semillas (Mayer y Bovey, 1982). Cuando se plantan las semillas directamente en sitios preparados, se pueden incrementar los resultados. Para

plantas producidas en vivero, las semillas se remojan en charolas o camas de germinación y las plántulas son transportadas a los plantíos de crecimiento, bolsas de vivero o macetas, cuando alcanzan una altura de 5 a 8cm. Las plántulas alcanzan la altitud deseada para plantar, de 30 a 50cm, entre los 6 y 12 meses. La plantación en campo debe realizarse después de las primeras lluvias, cuando el suelo está húmedo. *Acacia farnesiana* es altamente intolerante a la sombra. Las plántulas recién sembradas pueden tolerar competencia hasta su altura, pero no toleran la sombra de plantas más altas. Puede ser que no haya necesidad de desyerbe en áreas dañadas o erosionadas, pero es necesario en áreas cubiertas de hierbas o malezas. Una vez establecida, *A. farnesiana* no es afectada por el ganado, pero es altamente afectada por el pastoreo de chivos y ovejas.



***Acacia farnesiana* (L.) Willd.**

Acacia hybrid (*mangium* x *auriculiformis*)

SOMYOS KIJKAR

Asociación de Naciones del Sureste Asiático
Centro de Semillas Forestales, Tailandia

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Krathin tepnarong

La *Acacia* híbrida, un cruce entre *A. mangium* y *A. auriculiformis*, crece en Indonesia, Malasia, Tailandia, Vietnam y China (Kha, 1996; Kijkar, 1992; Rufelds, 1987, 1988). Es un árbol de tamaño medio que luce similar a *A. mangium*. En dos años el árbol puede alcanzar una altura de 8 a 10m y 7.5 a 9.0cm de DN. La especie crece en terrenos arenosos o areno-arcillosos; sin embargo prospera en suelos lateríticos crudos. *Acacia* híbrida se encuentra en lugares con temperatura entre 12 y 35°C, precipitación anual entre 1,200 y 1,850mm y elevación entre 50 y 350m.

La propiedad de la madera es similar a la de *A. mangium*, sin embargo, la madera del híbrido tiene una densidad ligeramente más alta (0.455 g/cm³) (Kha, 1996). La suave madera de color paja es buena para astillas y pulpa usadas para la producción de papel, tableros de fibras con densidad media y tableros con fibras orientadas. Su duramen es de color oscuro y es usado en la construcción en general, en muebles, mangos para herramientas pequeñas, pequeñas vigas para construcciones, herramientas caseras y pisos de parquet (Kha, 1996, Pinso y Nasi, 1991).

Las flores aparecen en julio y agosto y de nuevo en noviembre y diciembre. *Acacia* híbrida comienza a florecer alrededor de los 3 años. Las flores son cremas o blancas, dispuestas en una espiga larga de 8 a 10cm, derechas o ligeramente curvadas. Debido a que las flores masculinas del híbrido están situadas comunmente en la base de la espiga, menos de un 3% de la inflorescencia produce frutos. (Kijkar, 1992). La vaina (fruto) es usualmente muy curvada y se enrosca de forma similar a las vainas de las acacias en general. Las vainas maduran en alrededor de 3 meses (Ibrahim, 1993). Cada vaina contiene entre 5 y 9 semillas. La semilla es alrededor de 0.3 x 0.4 cm y cerca de la mitad de la semilla está unida a la vaina, por un funículo amarillo-rojizo. Después de la recolecta, cortando las ramas pequeñas en las que se encuentran las vainas maduras, las semillas se extraen por trillado y entresacado. El promedio de semillas es de 75,500 a 80,000/Kg.

Debido a que la cubierta seminal es como plástica y muy dura, se recomienda el pretratamiento. Las semillas se pueden escarificar mediante remojo en ácido sulfúrico

concentrado, durante 15 minutos, seguido de un lavado cuidadoso con agua, o remojándolas en agua durante la noche. Con tratamiento de remojo, las semillas de *Acacia híbrida* germinan entre 7 y 10 días. Sin embargo, éstas no son usadas comúnmente en programas de reforestación debido a que puede producir *A. auriculiformis* (52%) y *A. mangium* (2 a 3%) (Kijkar, 1992, 1997). La especie debe ser propagada vegetativamente a través de cortes o por cultivo de tejido. Ambos métodos han probado ser exitosos (Darus, 1993; Kijkar, 1992).

Cortes de material juvenil de *Acacia* híbrida usualmente forman raíces rápidamente (en más de un 92%). Vástagos en el penacho de los tocones o vástagos juveniles en la orilla del huerto, deben de ser tratados con hormonas para enraizado (ácido indole butírico-IBA 100 ppm o la hormona Seradix No. 3 en polvo comercial), y mantenerse bajo condiciones controladas. La humedad relativa debe mantenerse por arriba del 80% y la temperatura por debajo de 30°C.

Las técnicas de cultivo de tejido han resultado ser exitosas en la producción de plántulas asépticas para uso en material de reproducción (Darus, 1993).

Los árboles jóvenes deben mantenerse en un 50% de sombra, por 3 a 4 semanas antes de fortalecerse; plántulas de tejido cultivado de híbridos deben aclimatarse antes de ser plantadas en áreas expuestas.

INFORMACIÓN ADICIONAL

A. híbrido se diferencia de *A. auriculiformis* y *A. mangium* en varias formas. Cuando el híbrido es joven, la corteza es verdosa y blanca, similar a la corteza de *A. auriculiformis*. Cuando envejece, la corteza se transforma a verde pardo o pardo. Es tan suave como la corteza de *A. auriculiformis*, con surcos ligeramente escamados y poco profundos al pie del árbol (Kha, 1996; Kijkar, 1992; Lapongan, 1987; Pinso y Nasi, 1991; Rufelds, 1988). El comportamiento de ramificación del híbrido es diferente a *A. mangium* y *A. auriculiformis*. El árbol tiene muchas ramas, ligeras, que pueden ser fácilmente podadas. El tronco principal, sin embargo, no es tan derecho como el de *A. mangium*, pero es mucho más derecho que el de *A. auriculiformis*. A

Especies A

diferencia del tronco de *A. mangium*, el de *A. híbrida* no tiene ángulos o costillas (Darus y Ghani, 1989; Kijkar, 1992). Su filodio es alrededor de 4 a 6cm de ancho y 15 a 20cm de largo, con cuatro venas similares a las de *A. mangium*, pero las venas en la parte exterior de la

creciente no es fácil de observar. Sus semillas son similares en apariencia a las de *A. auriculiformis*, excepto que los funículos del híbrido son mas claros y sólo parcialmente unidos a las semillas (Kijkar, 1992).



Acacia hybrid (mangium x auriculiformis)

Acacia koa A. Gray

JAMES A. ALLEN

Colegio Paul Smiths
Paul Smiths, NY

Familia: Fabaceae

Acacia hawaiiensis (Rock) Degener y I. Degener; *A. heterophylla* Willd. var. *latifolia* Benth.; *A. kauaiensis* Hillebr.; *A. koa* var. *hawaiiensis* Rock; *A. koa* var. *lanaiensis* Rock; *A. koa* var. *latifolia* (Benth.); St. John; *A. koa* var. *waimeae* Hochr.; *A. koaia* Hillebrand.; *Racosperma kauaiense* (Hillebr.) Pedley; *R. Koa* (A. Gray) Pedley (Wagner et al., 1990).

Koa, Koa'i'e, Koa'i'o, Koa'ohā

Es una de las tres especies nativas fuertemente relacionadas de las islas de Hawaii, donde se encuentra en todas las islas mayores, con excepción de Niihau y Kahoolawe. Crece en rodales casi puros o en rodales mixtos con koa-ohia (*Metrosideros polymorpha* Gaudich.) y en asociación a otras especies de árboles (Whitesell, 1990).

Es un árbol de crecimiento moderado a rápido, capaz de obtener una altitud de hasta 35m y 1.5m o más de DN. En su distribución natural, se encuentra en suelos volcánicos de un amplio rango de edades, desde ceniza y rocas de lava en las laderas de volcanes activos, hasta los oxisoles. Los árboles más grandes y mejor conformados se encuentran en sitios con un drenaje de moderado a bueno, de suelos medio a altamente ácidos, y una precipitación anual entre 1,900 y 5,100mm. Koa crece en un gran rango de otros tipos de suelos y en áreas con menos precipitación, pero su crecimiento es lento y su forma más pobre que en los sitios óptimos (Whitesell, 1990). Esto puede ocurrir en una gran variedad de alturas, desde 50 a 2,100m. Poco se conoce de la tolerancia de los árboles maduros al calor o frío, pero una mortalidad significativa ocurre cuando las plántulas de *A. koa* son expuestas a temperaturas menores de -4°C por más de unas cuantas horas (Scowcroft, 1998).

Hay una considerable variación de ecotipos y geográfica entre las especies (Brewbaker, 1997; Whisell, 1990), aunque no se ha publicado información sobre híbridos específicos o razas geográficas. Análisis de isoenzimas han demostrado que árboles de Kauai, Oahu y Maui parecen tener una relación cercana (Conkle, 1997). Árboles de estas tres islas también difieren morfológicamente (tienen filodios más pequeños) que los árboles de la isla de Hawaii (Dudley, 1997).

La madera de *A. koa* tiene una gravedad específica de cerca de 0.55, y se ha reportado como casi idéntica al cedro (*Juglans nigra* L.) en peso y fortaleza (Skolmen, 1968). Es variable en color y frecuentemente tiene un

grano ondulado y atractivo, buenas propiedades para ser trabajada y acepta bien el pulido. Sin embargo, no es resistente a la descomposición y es susceptible a las termitas (Little y Skolmen, 1989). Los nativos de Hawaii usan tradicionalmente la madera para la construcción de casas, canoas, remos, tablas de surfing y otros productos. La madera es usada actualmente para muebles, gabinetes, paneles, tazones y para tallado. Se encuentra en el capitolio de Hawaii y muchas otras oficinas y hogares privados en todo Hawaii.

Las flores se producen en la parte exterior de la corona en los racimos axilares con cabezas esféricas, de color amarillo pálido con un promedio de 8.5 a 10mm de diámetro. La floración generalmente es mayor a mediados o finales del invierno, pero puede extenderse hasta el principio del verano en las zonas bajas (Whitesell, 1990). Alguna floración puede ocurrir a través del año. Se ha sabido de árboles jóvenes entre 2 y 3 años de edad que producen flores y frutos, pero la mayoría de la producción parece ocurrir entre los 5 y 30 años de edad. Las vainas maduras son aplanadas, entre 7.5 y 15cm de largo y 1.5 a 2.5cm de ancho. Cada vaina contiene cerca de 12 semillas, las cuales son elipsoidales, lateralmente aplanadas, entre 6 y 12mm de largo y de 4 a 7mm de ancho, de color pardo oscuro a negro y ligeramente brillantes (Little y Skolmen, 1989; Wagner et al., 1990; Whitesell, 1990). Las vainas son dehiscentes mientras están en el árbol o caerse cerradas al suelo.

Las semillas se obtienen generalmente recolectando las vainas directamente de los árboles, en el otoño y a principio del invierno, ya sea a mano o usando podadoras con extensión. Las vainas son abiertas fácilmente de forma manual para extraer las semillas. La producción de semillas viables por vaina es normalmente baja debido a la pobre formación de semillas o por infección de gorgojos u otros insectos. Las semillas limpias alcanzan un promedio de 5,300 a más de 37,000/kg. (Allen, 1997; Whitesell, 1990). El tamaño de las semillas depende en algún grado de la fuente, con semillas de Oahu y Kauai comunmente

Especies A

son menores que las semillas de la isla de Hawaii. Las semillas de estas especies se almacenan fácilmente y no necesitan mantenerse en envases sellados. Las semillas pueden mantenerse viables por muchos años si se almacenan en un lugar seco y frío; y pueden ser viables por 25 años o más en el suelo del bosque (Judd, 1920; Whitesell, 1990).

Las semillas tienen una cubierta seminal dura lo que retarda la germinación sin pretratamiento. La escarificación mecánica, el tratamiento breve con ácido sulfúrico o remojo en agua caliente, son buenos tratamientos. El tratamiento con agua caliente es seguro y razonablemente práctico para largas cantidades de semillas; éstas se colocan en agua casi hirviendo que se ha movido fuera de la fuente de calor, luego se dejan remojar por 24 horas. Hay evidencia de daños ocurridos durante este proceso si el volumen de agua caliente es muy alto, en comparación con el volumen de semillas – se recomienda una relación de 5:1 o menor. Para volúmenes pequeños de semillas, el extremo de las semillas pueden ser fácilmente removidos con tijeras o cortadoras.

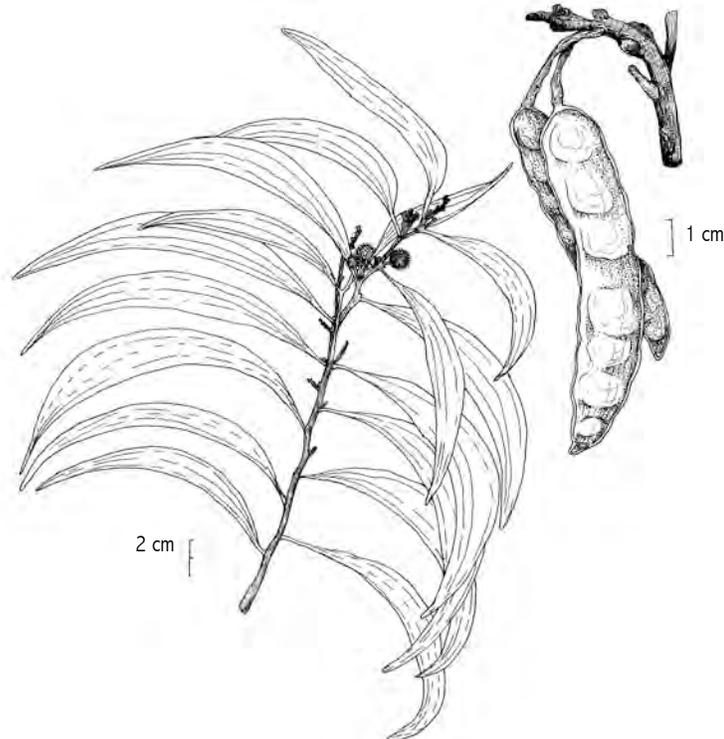
Las plántulas de *Acacia koa* casi siempre crecen en envases. En el pasado regularmente se utilizaban latas de aluminio o bolsas de plástico, pero en la actualidad las plántulas se siembran en contenedores de plástico. Las plántulas pueden crecerse en un tamaño plantable de 20cm, en un periodo de 10 a 14 semanas. Si las plántulas crecen en substratos inertes, la aplicación de rhizobium al momento de su siembra puede ayudar a la supervivencia y al buen crecimiento de las plántulas. El sustrato no debe ser muy húmedo, ya que las plántulas tienen a presentar problemas con hongos (Damping off). Algunas plagas de insectos, especialmente las moscas blancas también pueden presentar problemas. La supervivencia y

crecimiento de las plántulas en campo es mejor si el lugar esta limpio, bien preparado y con seguimiento en el control de malezas durante el primer año. Las Semillas de Koa pueden ser sembradas directamente en campo con un éxito moderado (Bryan, 1929; Fujii, 1997).

Varios experimentos de siembra con *A. koa* han demostrado que la fuente de semillas debe ser una consideración importante en cualquier programa de plantaciones. La variación entre fuentes ha sido reportada en forma, tasa de crecimiento, resistencia aparente a daños causados por humos volcánicos y nivel de susceptibilidad a insectos y enfermedades (Conrand *et al.*, 1995; Dudley, 1997; Skolmen, 1990). En general, deben usarse fuentes de semillas de la misma isla y de similares elevaciones y condiciones del lugar de la plantación. *Acacia koa* puede regenerarse extensivamente mediante propagación vegetativa (desde la raíz), y tiene la capacidad de regeneración natural en lugares con suelos expuestos y una protección adecuada de herbívoros (Whitesell, 1990).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Acacia koa está relacionada con con *A. heterophylla* Willd., una especie encontrada en las Islas de Mascarene en el Océano Índico. La relación y la diferencia entre *A. koa* y *A. heterophylla* están descritas en Carlquist (1965), Vassal (1969) y Pedley (1975), y resumidas brevemente en Wagner *et al.*, (1990). *Acacia koa* pertenece al subgénero *Heterophyllum*, en el cual los miembros son generalmente sin espinas y tienen hojas que inicialmente pueden ser bipinnadas compuestas, pero en árboles mayores que los juveniles tienden a reducirse a filodios (peciolos modificados).



***Acacia koa* A. Gray**

Acacia mangium Willd.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal, Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Mangium montanum Rumph.

Black wattle, hickory wattle, mangge hutan, mangium, sabah salwood, tongke hutan (Turnbull, 1986)

Nativa del noreste de Queensland en Australia, Papúa Nueva Guinea, Irian Jaya y las Islas Moluccas en Indonesia (Turnbull, 1986). La especie ha sido propagada a través de los trópicos húmedos (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1992; Szott, 1995; Turnbull, 1986). Se ha naturalizado en Puerto Rico (Francis y Lioger, 1991), Brasil y en muchas otras áreas.

Es un árbol perenne de rápido crecimiento, tamaño mediano con filodios que sirven como hojas (Nitrogen Tree Association, 1987a). Los árboles alcanzan una altura de 30m y 60cm de diámetro en su ambiente natural (Turnbull, 1986). El tronco es usualmente derecho con una copa simétrica de ramas relativamente ligeras. La parte inferior del tronco es aflautada. La corteza es de rojiza a parda y ligeramente agrietada. Crece mejor en climas templados con 1500 a 3000mm de precipitación anual (Turnbull, 1986). La especie crece en una gran variedad de tipos de suelo. Estos suelos son ácidos con fertilidad de mediana a baja y pueden tener pobre drenaje. Suelos con pH alto no son tolerados (Turnbull, 1986).

A. mangium forma híbridos con *A. auriculiformis* en ambientes naturales en Papúa, Nueva Guinea e híbridos han sido reportados en áreas cultivadas en Sabah (Turnbull, 1986). *A. mangium* está muy estrechamente relacionada con *A. auriculiformis* y *A. holosericea*.

A. mangium se planta primariamente para la rehabilitación de sitios. Su rápido crecimiento y sombra densa son una herramienta efectiva en proyectos de reforestación de pasto *Imperanta* y en la reducción del riesgo de incendios forestales (Nitrogen Fixing Tree Association, 1987a). Su habilidad de crecer bien en suelos infértiles, especialmente aquellos bajos en fósforo, hacen de esta especie una favorita para sitios degradados en actividades mineras y suelos erosionados. El árbol también produce buena madera, dura y tiene una gravedad específica de 0.69 secada al aire. La albura es de color crema y el duramen es amarillo-pardo. La madera es usada para chapa, aglomerados, pulpa, postes, leña y carbón (Nitrogen Fixing Tree Association, 1987a). Las hojas pueden ser usadas como forraje (Turnbull, 1986).

Las flores pequeñas están agrupadas en espigas de hasta 10cm de largo, sencillas o en pares en la axilas de las hojas cerca de las puntas de las ramas. Los árboles florecen anualmente, usualmente al final de la estación lluviosa o en el comienzo de la estación seca. Las frutas maduran entre 5 y 7 meses después de la floración (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1992). En Australia la floración se da en mayo con los frutos madurando desde finales de octubre hasta diciembre. En Indonesia los frutos maduran en julio, en Papúa, Nueva Guinea, en septiembre en (Turnbull, 1986) y desde febrero hasta abril en centroamérica (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1992). Las vainas maduras de color pardo oscuro, arrugadas y enrolladas se abren parcialmente dejando al descubierto semillas pequeñas (2.5 por 4 mm) y negruzcas que cuelgan unidas a funículos anaranjados y carnosos. Las semillas son dispersadas cuando pequeñas aves consumen el funículo grasoso o éstas eventualmente caen al suelo debajo del árbol madre. Árboles individuales en plantaciones de *A. mangium* producen 1 Kg de semillas por año (National Academy of Sciences, 1980).

Los frutos pueden ser cosechados cortándolos de los árboles con podadoras de extensión cuando cambian a un color pardo oscuro y empiezan a abrirse. Sin embargo, es mejor hacer la recolecta antes de que los frutos estén completamente abiertos (Bowen, 1981), las vainas con semillas colgantes permanecen disponibles en los árboles por varias semanas. La viabilidad de semillas de *A. mangium* tiende a incrementar a través de la estación semillera, mientras que el tamaño de las semillas decrece (Bowen, 1981). Después de un secado al aire, pequeñas cantidades de semillas pueden ser separadas a mano. La separación mecánica se hace con un molino donde las vainas son sacudidas sopladamente y separadas con mallas. La limpieza de las semillas es difícil debido a que los funículos filamentosos se enredan con los desperdicios en las mallas. Las semillas limpias tienen un promedio de 80,000 a 110,000/Kg (National Research Council, 1980). Se recomienda su almacenaje con un contenido de humedad de 4 a 12% entre 3 y 5°C en envases sellados, pero las semillas pueden ser almacenadas a temperatura ambiente lo cual mantiene su viabilidad hasta por 2 años (Bowen, 1981).

Especies A

Los tratamientos pregerminativos promueven un rápido, uniforme y alto nivel de germinación. Las semillas deben ser colocadas en agua hirviendo por 30 segundos, luego se enfrían colocándolas en agua fría por dos horas antes de su plantación (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1992). Se ha reportado una germinación de 60 a 80% (después de los tratamientos pregerminativos) que puede empezar un día después de plantadas las semillas y continuar por los próximos 10 a 15 días (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1992; Newman, 1989).

Las semillas son establecidas en camas o charolas de germinación. Cuando las plántulas tienen tres hojas (Turnbull, 1986) se transplantan a bolsas plásticas de vivero donde crecen hasta alcanzar el tamaño necesario para ser plantadas. En algunos casos las semillas se pueden sembrar directamente en bolsas de vivero de 1 a 2 Lt; este método requiere entresacado después que las plantas emergen hasta dejar sólo una planta por bolsa. Aunque usualmente las plántulas de *A. mangium* se autoinoculan con el fijador de nitrógeno simbiótico *Rhizobium*, es recomendada la inoculación artificial en el

vivero (von Carlowitz, 1991). Las plantas de raíces desnudas y plantado directo de semillas se han usado, pero estos métodos no son favorecidos ya que rinden un porcentaje de supervivencia bajo. Las plántulas están listas para su establecimiento en campo a las 16 semanas (Turnbull, 1986). La distancia entre plantas afecta el crecimiento y árboles individuales responden con un diámetro mayor cuando el espacio entre ellos se incrementa de 2.5 por 2.5 m hasta 4.0 por 4.0 m. (Szott, 1995). La preparación del sitio de plantación incluye la remoción de la vegetación leñosa residual, quemado de hierbas y a veces labrado. En algunos lugares, no es necesario el deshierbe, pero si hay pastos *Imperata*, éste requiere deshierbo a 1.5, 3 y 5 meses (Nitrogen Fixing Tree Association, 1987a). En algunas plantaciones se ha reportado una tasa de crecimiento de 1.5 a 5.0m por cada uno de los primeros tres años, lo cual disminuye subsecuentemente (Szott, 1995). En otras plantaciones se obtienen regularmente de 1 a 2m de crecimiento y de 1 a 3cm de diámetro por año (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1992; National Research Council 1983b).



***Acacia mangium* Willd.**

Acacia mearnsii De Wild.

V.M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Fabaceae

Acacia decurrens Wendl, *Acacia mollissima* De Willd.

Acacia

Árbol de rápido crecimiento y corta vida que puede alcanzar 25 m de altura y 30 cm de DN. La copa es ancha cuando crece aislado. En plantaciones cerradas crece recto. Tiene follaje persistente de color verde oscuro y hojas compuestas. Los foliolos están compactados y son pequeños y menos blancuzcos en la parte inferior. La especie requiere suelos profundos con buen drenaje. Crece en suelos arcillosos, arcillosos poco compactados, arcillo-arenosos o de textura arenosa. Tolerancia a suelos ligeramente ácidos (con tendencia a neutros), pobres pero sin agua estancada; deben evitarse los subsuelos esquistos o ferruginosos, al igual que aquellos excesivamente arenosos o lateríticos. En Colombia crece entre 1800 y 3000 m, donde hay una temperatura media de 12 a 17 °C y una precipitación anual de entre 500 y 2000 mm. Es una especie heliófita que no tolera sequías permanentes (Montana et al., 1974). De acuerdo a la clasificación de las zonas de vida de Holridge (1978), crece en la formación vegetal de las montañas bajas y bosques secos (bs-MB), montañas bajas y bosques húmedos (bh-MB) y montañas bajas y bosques muy húmedos (bmh-MB).

Debido a que tiene usos limitados, sus propiedades físico-mecánicas no han sido obtenidas. La madera ha sido usada para torneado, soporte en minas, estacas, construcción, leña y carbón. También se usa para pulpa de fibra corta y para la extracción de taninos. La especie fija nitrógeno en el suelo, por lo que puede ser usada en la restauración de suelos. La forma y anclado de su sistema radical es de utilidad para controlar la erosión. Ocasionalmente, se ha usado como forraje, especialmente en zonas y estaciones con escasez (Serrato Patiño, 1985).

Las flores son ligeramente amarillas y los frutos son vainas. La semilla es redonda, negra, brillante, dura y suave con un funículo amarillo, de 5 cm de largo, 4 mm de ancho y de 1 a 2 mm de grosor. Alcanza un promedio de 65,053 semillas/Kg.

La viabilidad de la semilla puede mantenerse por varios años si se almacenan en envases herméticos a temperaturas de 4 °C. Para una buena germinación, las semillas requieren de un período de post madurez de 2 a 4 meses en almacenamiento seco. Algunos tratamientos apropiados pregerminativos son el uso de escarificación

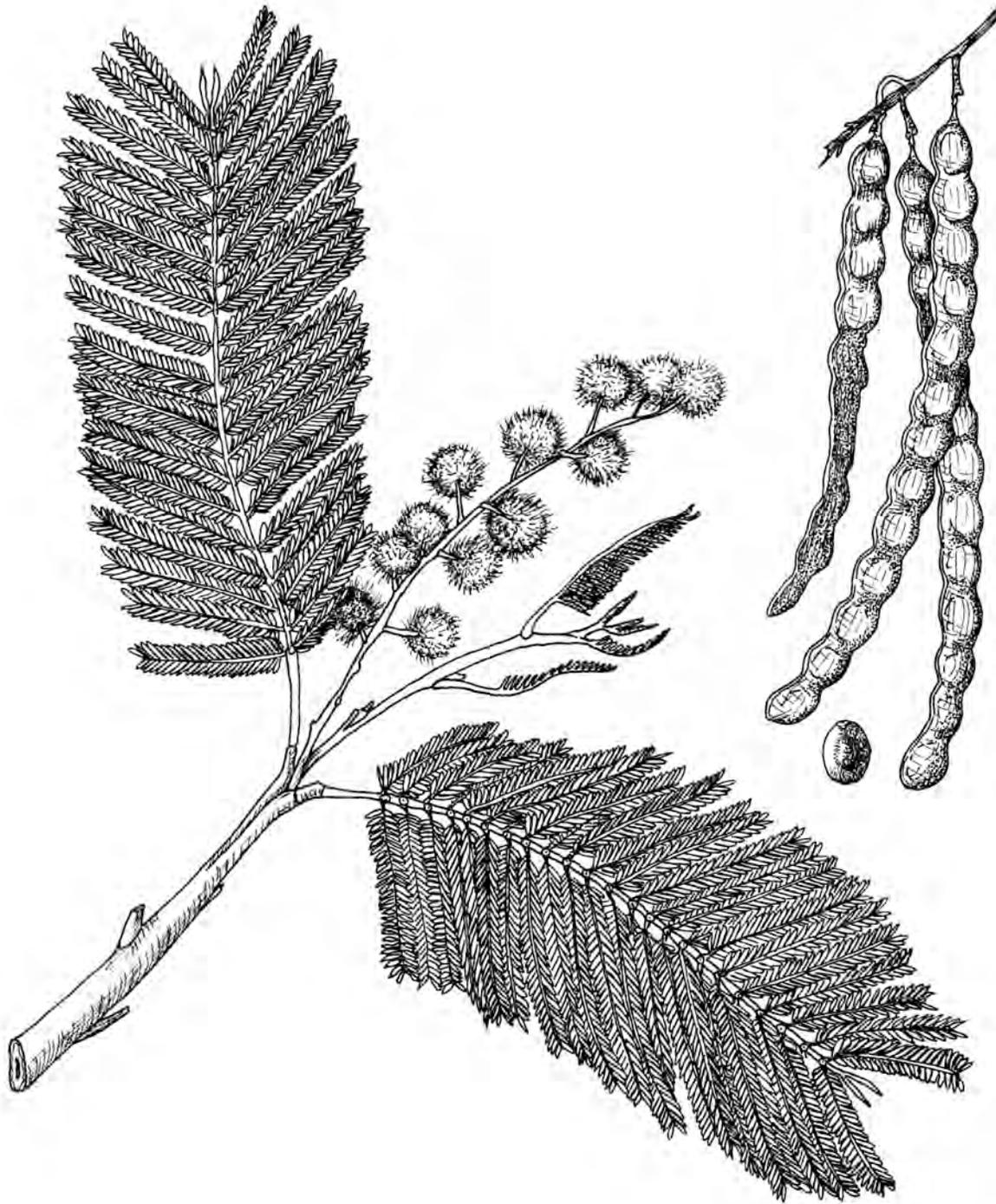
mecánica con papel de lija, hasta que las semillas pierden su brillo y lucen completamente porosas. El tratamiento secundario consiste de inmersión de las semillas en agua hirviendo por 1 minuto, dejándolas en la misma agua por 24 horas, lavando luego cuidadosamente la pulpa mucilaginoso. También pueden ser submergidas en ácido nítrico al 4% por 24 horas. La germinación en laboratorio se da de 2 a 19 días. En el vivero se presenta en el dieciseisavo día y se obtienen cerca de 20,000 plántulas/kg de semillas (Trujillo, 1996).

Dado que esta especie es difícil de propagar vegetativamente, se recomienda realizar trabajos de reforestación usando semillas de árboles (en grupos mayores de 30), con fenotipos deseados. Las semillas pueden ser plantadas en un sustrato que consiste de dos partes de arena y una parte de tierra, previamente desinfectados, con un producto comercial como formol o Basamid, o simplemente con agua caliente. Deben ser plantadas lo suficientemente profundo para prevenir que sean descubiertas con el riego. Las semillas pueden ser plantadas en líneas de 10 cm de separación para obtener 500 plántulas/m, o distribuyéndolas al voleo usando 20 g de semillas/m² (Trujillo, 1996).

Las plántulas se extraen cuando tienen entre 3 y 5 cm de altura y aproximadamente 3 meses de edad. Para reducir la mortandad durante el transplante, las plántulas deben de ser colocadas en la sombra, evitando exposición al calor y viento. Toda la vegetación existente debe de ser removida del área de plantado. Si el suelo es muy compacto, debería de escarificarse a una profundidad de 25 cm, en un radio de 0.5 cm alrededor de la plántula. La distancia inicial de plantación entre árboles es comunmente de 2.5 x 2.5 cm. En sistemas agroforestales, se usa una distancia de 6 a 10 m entre árboles. Cuando las plántulas tienen entre 30 y 40 cm de altura, pueden ser establecidas en el campo.

INFORMACIÓN ADICIONAL

No tolera inundaciones o vientos fuertes, los cuales pueden doblarla o tumbarla. Es susceptible a ataques del hongo *Corticium salmonicolor* y las hormigas pueden causar serios daños. El árbol es susceptible a desórdenes fisiológicos que se manifiestan como gomosis.



Acacia mearnsii De Wild.

Acacia melanoxylon R.Br.

V.M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Acacia japonesa, acacia negra

Árbol de crecimiento rápido que puede alcanzar hasta 15 m de altura y 20 cm de DN. Crece en suelos arcillosos y arenosos poco compactados. Soporta suelos ligeramente ácidos con una tendencia hacia la neutralidad y requiere buen drenaje y suelos profundos. Crece a elevaciones de 1800 a 3000 m con un mínimo de temperatura de 3 °C, a un máximo de 22 °C y un promedio anual de 15 °C, con una precipitación anual entre 900 y 2700 mm. El árbol es moderadamente resistente a heladas y tolera sombra durante su primer año. Crece en formaciones vegetales en las montañas bajas y bosques secos (bs-MB), montañas bajas y bosques húmedos (bh-MB) y montañas bajas y bosques muy húmedos (bmh-MB) (Bartholomaeus *et al.*, 1990).

Debido a que *A. melanoxylon* no está considerada como una especie productora de madera, sus propiedades físicas y mecánicas son desconocidas. En Colombia, es usada para torneado, como postes y leña, y en la elaboración de carbón. También se ha usado en la fabricación de muebles y gavetas, y ocasionalmente para mangos de herramientas, contrachapados y triplay. Los frutos y especialmente la cera que estos producen, pueden ser usados en la industria. La especie es fijadora de nitrógeno en el suelo, por lo que puede ser usada en la restauración de suelos. Sus características físicas lo hacen un árbol atractivo como ornamental o de sombra. También puede ser usado como forraje.

Las frutas se pueden recolectar cuando se tornan amarillas. Después de ser secadas al sol por un día se extraen las semillas, las cuales tienen un promedio de 56,805/Kg. Las semillas se almacenan a 4 °C en envases herméticos y pueden mantenerse hasta por 7 años.

Los tratamientos apropiados de pregerminación involucran la escarificación mecánica con papel de lija hasta que la semilla pierde el brillo y luce completamente porosa. Un tratamiento secundario de pregerminación consiste en sumergir las semillas en agua hirviendo por 1 minuto y dejarlas luego en la misma agua, por 24 horas. Otro tratamiento de pregerminación consiste en sumergir las semillas en ácido sulfúrico concentrado por 20 minutos. La germinación en el laboratorio se da entre 6 y 25 días.

Se obtienen cerca de 25,000 plántulas/Kg de semillas en viveros (Montero y Estevez, 1983). Las semillas pueden ser sembradas en un sitio definitivo o en camas de crecimiento a 1 cm de profundidad y 1 cm entre una y otra, y 10 cm entre hileras. Las plántulas son llevadas a campo cuando alcanzan 20 cm de altura. Se recomienda un substrato que consiste de dos partes de arena y una parte de tierra, el cual debe de ser desinfectado antes de la siembra. Las semillas deben sembrarse lo suficientemente profundo para prevenir que se destapen con el riego, aunque no deben de ser inundadas. Las plántulas se trasplantan cuando alcanzan de 3 a 5 cm de altura (Trujillo, 1983).

Si se usa esta especie para reforestaciones con fines de restauración de suelos, la vegetación nativa debe ser removida en un diámetro de 50 cm alrededor del hoyo. Cuando se planta para la producción de madera o frutos, el suelo debe estar limpio de malezas. Generalmente, los árboles son plantados a una distancia mínima de 2 x 2 m. La plantación directa puede también usarse. La especie se planta usualmente con *Pinus radiata* para mejorar el terreno. Durante las primeras etapas de desarrollo, los árboles necesitan estar libres de malezas, la cual requiere limpieza del suelo por lo menos una o dos veces al año (Paloma Lozano, 1994).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Las hormigas pueden causar grandes daños a *A. melanoxylon*. La especie es también susceptible al ataque del hongo *Armillaria* sp. En suelos muy húmedos las raíces se pudren. Con fuertes vientos los árboles son fácilmente desenraizados. Estos árboles no deben de ser plantados en avenidas o banquetas, ya que producen grandes brotes y sus raíces tienden a esparcirse.



Acacia melanoxylon R.Br.

Acosmium panamense (Benth.) Yakovlev

ANIBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Bálsamo amarillo, cencerro, chakté, chichipate, corteza de Honduras, guayacán, huesillo, quina silvestre, yacti

Especie nativa de las regiones tropicales de América. Esta especie tiene su distribución natural en el sur de México y toda América Central. La especie es parte de los bosques perennes tropicales (Standley y Steyermark, 1946a).

Acosmium panamense es un árbol perenne que crece hasta alcanzar 40 m en altitud y 95 cm de DN. Su tasa de crecimiento es desconocida. El tronco es recto y puede tener pequeñas ramificaciones. La copa está compuesta de ramas erguidas y puede ser expandida, piramidal y algunas veces aplanada. Las hojas son imparipinnadas de 9 a 22 cm de longitud, con hojuelas oblongo-lanceoladas de 5 a 7 cm de largo. En la península de Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos y rocosos, formando parte del bosque tropical. Las regiones donde el árbol se encuentra tienen una temperatura media anual de 26°C con temperatura máxima de 36.7°C y mínima de 14.9°C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo; y las temperaturas mínimas a los meses de diciembre y enero. La precipitación promedio anual es de aproximadamente 1288 mm, con una fluctuación entre 900 y 1800 mm.

La madera tiene una gravedad específica de 1.10 y un peso específico de 1.260. La madera es dura, pesada, fuerte y resistente. Es usada en áreas rurales para la construcción. En El Salvador, la corteza es usada para tratar la malaria (Dillon, 1980; Pennington y Sarukhan, 1968).

Acosmium panamense florece de septiembre a noviembre. Las flores son fragantes, blancas, de color crema o amarilla; con 6 mm de largo y arregladas en panículas. Los frutos (vainas) son oblongas, estrechas, indehiscentes, de 5 a 9 cm de largo y 2 cm de ancho, aplanadas lateralmente, obtusas, mucronadas y agudas en la base con venación reticulada. Cada fruto contiene de una a cuatro semillas (Pennington y Sarukhan, 1968; Standley y Steyermark, 1946a).

Los frutos son recolectados desde enero hasta abril, cuando el pericarpio está seco y tienen un color pardo. Los frutos se cortan del árbol usando ganchos metálicos con extensiones. Los frutos obtenidos se secan al sol por 1 o 2 días para facilitar su apertura, y se colocan en cajas para

prevenir que el viento las disperse. Las semillas se extraen rompiendo el fruto manualmente. Las impurezas se remueven de las semillas en diversas maneras. Una es mediante el uso de tamices, y otra forma involucra el uso de corrientes de aire con un soplador. Con este último método, las semillas se colocan en un separador de impurezas de columna vertical a través del cual pasa una corriente de aire. Con este método, el material que es más ligero que las semillas puede ser removido rápidamente. Las semillas limpias rinden un promedio de 12,640/Kg (Vega *et al.*, 1981). Algunas semillas permanecen viables de forma natural por 12 meses. Las semillas germinan 12 días después de plantadas, con un 7% de germinación (Vega *et al.*, 1981).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo de la semilla es subbasal, elíptico y dividido, con 1 mm de longitud y rodeado de un arilo blancuzco. El micropilo es puntiforme y discernible bajo el microscopio. El lente es elevado similar a una pequeña protuberancia, negro, romboide, localizado cerca del hilo o en la trayectoria del haz vascular y opuesto al micropilo. El endospermo es abundante, completo, localizado en la superficie lateral del embrión, vitroso, blancuzco, translúcido y gelatinoso cuando se pone en contacto con el agua. El embrión es amarillo y tiene un eje recto y casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones tienen la forma de la semilla; son completos, expandidos, aplanados, pulposos, independientes uno del otro y con una base cordada. La plúmula es rudimentaria. La raíz es cónica y parcialmente cubierta por los cotiledones (Dillon, 1980; Hutchinson, 1964; Niembro, 1982, 1983; Rudd, 1972).



Acosmium panamense (Benth.) Yakovlev

Acrocarpus fraxinifolius Wight. & Arn.

ANIBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Acrocarpo, árbol guijarra, cedro rojo, decro rosado, fresno, fresno hindú, Kenya shade tree, Lazcar, mundani, pink cedar, shingle tree

Nativa de las regiones tropicales de Asia. Su distribución natural se encuentra en India, China, Burma, Borneo, Sumatra, Indonesia, Vietnam y Bangladesh. La especie es parte de los bosques perennes tropicales y sub tropicales.

Es un árbol de rápido crecimiento, el cual puede crecer de 1.3 a 3 m anualmente. Los árboles pueden alcanzar hasta 60 m de altura y 2.4 m de DN, sin embargo, lo más frecuente son 90 cm. El tronco es recto, con ramas y una copa redonda compuesta de ramas erectas. Las hojas son bipinadas y con cinco o seis pares de pinas. La especie crece en suelos ácidos y calcáreos, a elevaciones entre el nivel del mar y los 2000 m (Troup, 1921). En México, prospera a nivel del mar y elevaciones de hasta 1,700 m, en lugares con una precipitación anual entre 500 y 3000 mm, y temperaturas entre 15 y 26°C.

La madera de *A. fraxinifolius* es dura y fuerte. Debido a que físicamente se parece a las maderas de fresno y nogal, se ha usado como sustituto de estas dos especies. La madera se usa en la construcción de casas, muebles y cajas de embalaje. En Africa este árbol se planta como árbol de sombra en las plantaciones de café. *Acrocarpus fraxinifolius* es también cultivada como árbol ornamental (Academia Nacional de Ciencias, 1979; Whitmore y Otarola, 1976).

Las flores son rojas escarlata y arregladas en racimos axilares. En su ambiente natural *A. fraxinifolius* florece durante la estación seca y los frutos maduran de mayo a agosto, y permanecen en el árbol entre 5 y 6 semanas. La vaina es pardo oscura de entre 8 y 16 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho, aplanadas lateralmente, ligeramente alada en un lado, con deshiscencia tardía. Cada fruto contiene entre 5 y 7 semillas (Holdridge y Poveda, 1975; National Academy of Sciences, 1979). Las semillas son ovadas a ovaladas, aplanadas lateralmente, de 4.6 a 6.8 mm de largo y de 3.4 a 4.2 mm de ancho y de 1.4 a 1.6 mm de grosor. La cubierta seminal es pardo o pardo oscura, suave, opaca, coreacea y muy dura, con líneas de fracturas pequeñas.

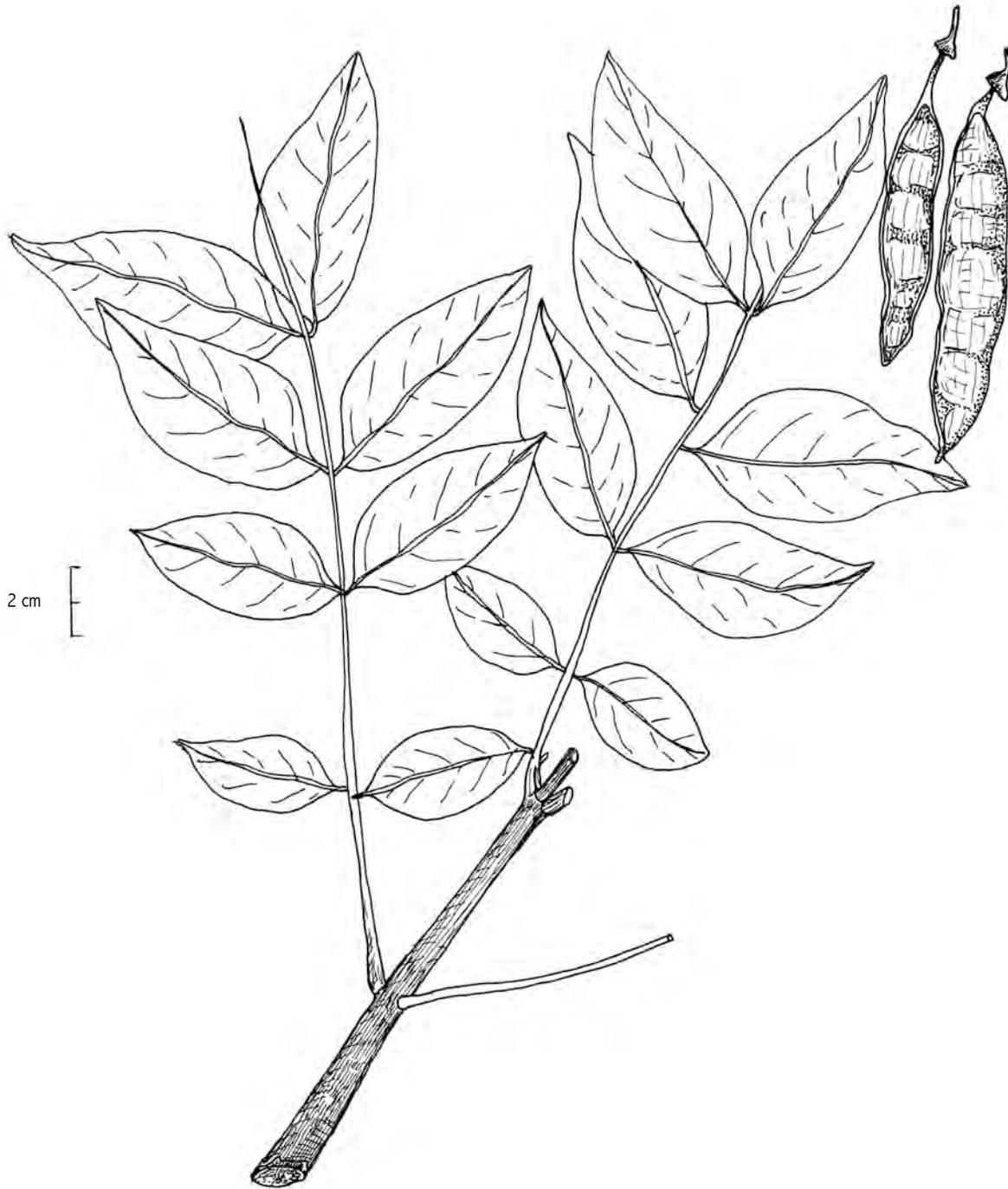
Los frutos se recolectan del suelo o de los árboles. Son usados palos largos con ganchos metálicos para recolectar los frutos de los árboles, los cuales se colocan en cajas

con mallas metálicas en el fondo; las cajas se colocan en áreas cubiertas y bien ventiladas. Cuando las vainas están secas, se maceran manualmente. Las semillas son fácilmente extraídas golpeando los frutos con un palo. Las impurezas se remueven de las semillas en diversas formas. Una es mediante el uso de tamices. Otra se hace mediante el uso de las corrientes de aire de un ventilador. Con este último método, las semillas se colocan en un separador de impurezas de columna vertical, a través del cual se pasa una corriente de aire. Con este método, el material que es más ligero que las semillas puede ser removido rápidamente. Las semillas limpias rinden en promedio 31,600/Kg. Las semillas pueden ser almacenadas en bolsas de polietileno a temperatura ambiente por más de un año sin perder su viabilidad (Chavelas y Devall, 1988a).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo de la semilla es subbasal, circular y generalmente cubierto por un pequeño arilo funicular. El micrópilo y el lente son indiscernibles. El endospermo es abundante, completo, localizado en la superficie lateral del embrión, coreáceo, blancuzco, translucido y gelatinoso cuando se pone en contacto con el agua. El embrión es amarilloso y tiene un eje recto y casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones tienen la forma de la semilla; son completos, expandidos, aplanados, foliáceos e independientes uno del otro. La plúmula está parcialmente desarrollada en pinnas. La raíz es cónica, prominente y ligeramente oblicua (Hutchinson, 1964; Watson y Dallwitz, 1983a, 1983b)

Especies A



***Acrocarpus fraxinifolius* Wight. & Arn.**

Adenanthera pavonina L.

ANIBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Arbre a réglisse, circassian bean, corail végétal, coral, corallillo, coralín, coralitos, jumbie-bead, mato colorado, palo de mato, peonia, peronias, peronias chatas, red sandalwood, réglisse, sandal beadtree

Se encuentra naturalmente en la India. En América ha sido introducida en Puerto Rico, Cuba, Jamaica, Trinidad y Tobago, Venezuela, Brasil, Costa Rica, Honduras y el sur de Florida.

Es un árbol deciduo que alcanza 60 m en altura y hasta 45 cm de DN. El tronco es básicamente recto con corteza suave y muchas fisuras. La copa es extendida y tiene relativamente pocas hojas, que son bipinnadas, de 30 a 60 cm de largo con numerosas hojillas oblongas las cuales son redondeadas a ambos extremos, con una un ápice ligeramente puntiagudo.

A. pavonina ha sido plantada como árbol de sombra y ornamento en centros urbanos y jardines (Food and Agriculture Organization, 1957). La madera tiene una gravedad específica de 0.60 a 0.80 y es fuerte y durable; puede ser usada para leña y en construcción rural, carpintería y elaboración de gabinetes. También se usa para hacer un tinte rojo. Las semillas se muelen y se mezclan con agua y borax para hacer un tipo de cemento. Las semillas también se usan como cuentas para collares y brazaletes (Hoyos, 1979; Kostermans, 1980; Little *et al.*, 1967). La pulpa del fruto se usa con propósitos medicinales.

Florece desde finales del verano hasta el invierno. Las flores son de amarillo pálido hasta anaranjado, y están arregladas en inflorescencias racemosas. Los frutos (vainas) maduran en el otoño o invierno del mismo año (Little y Wadsworth, 1964). Las vainas pardo oscuro son rectas o curvas, ligeramente oblongas, lateralmente aplanadas, cerca de 25 cm de longitud y 1 cm de ancho, y tiene valvas dehiscentes que se doblan cuando el fruto se abre (Lsely, 1973; Little *et al.*, 1967). Las semillas pueden ser de ovadas a elíptico-lenticulares, lateralmente aplanadas y biconvexas en cortes longitudinales, de 9.0 a 9.4 mm de largo, 8.0 a 9.0 mm de ancho y 5.8 a 6.2 mm de grosor. La cubierta seminal es de roja escarlata a rojo coral, suave, brillante, huesuda, muy dura y generalmente no tiene líneas de fractura.

Debido a que los frutos son dehiscentes, la recolección es determinada por la presencia de vientos secos y cálidos. Bajo estas condiciones, los frutos se abren rápidamente

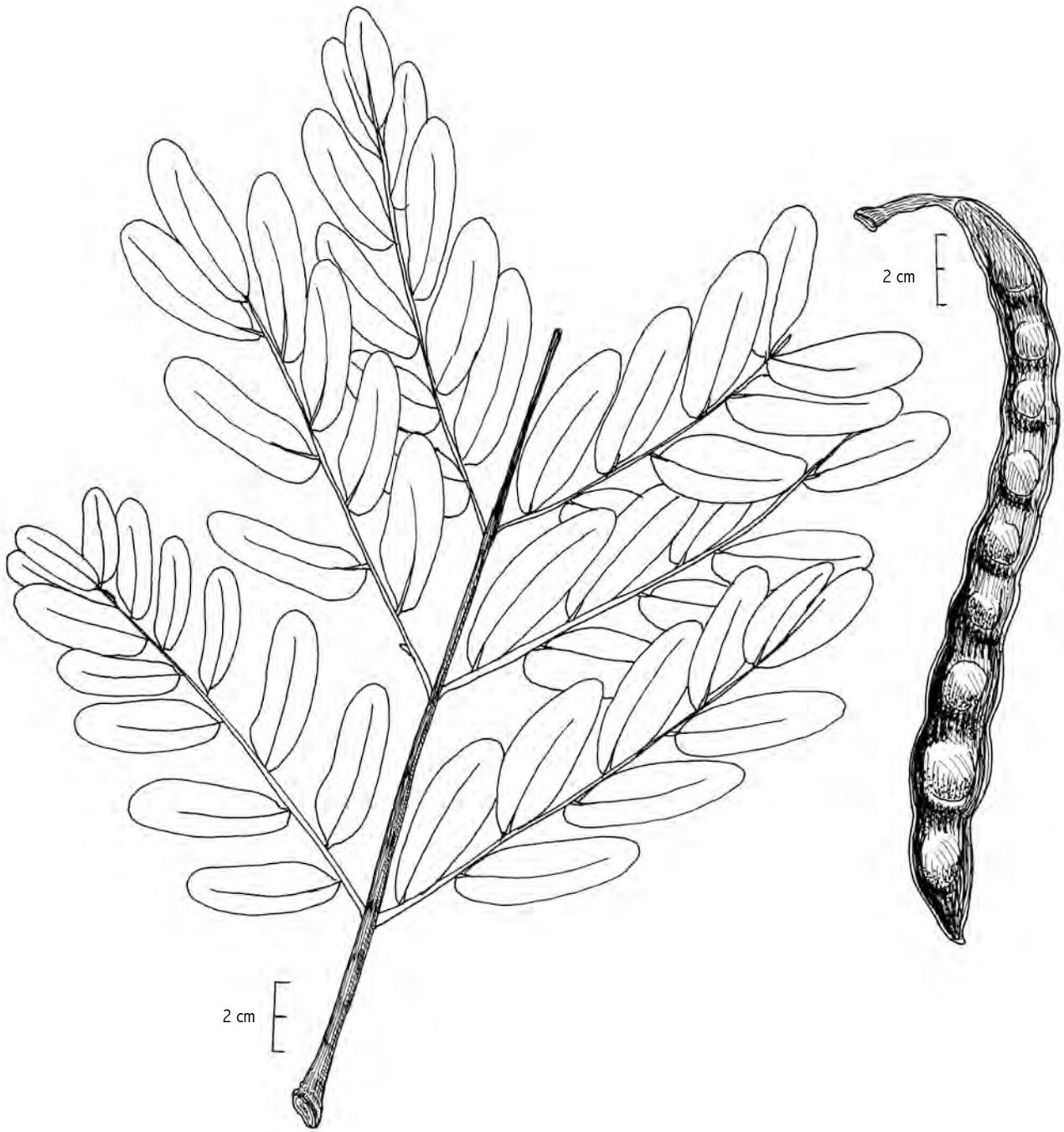
diseminando las semillas. Los recolectores deben observar los cambios en el pericarpio, el cual cambia de verde a pardo y finalmente a pardo oscuro. Los frutos deben ser recolectados rápidamente antes de que se abran y liberen las semillas. Los recolectores se suben al árbol y usan palos con ganchos metálicos para cortar los frutos de los árboles, los cuales se colocan en cajas de madera con una red metálica en el fondo y se almacenan en cobertizos con buena ventilación. Cuando el fruto se seca, las valvas se abren liberando las semillas. La recolección se hace manualmente y se pasan a través de una malla, para remover las impurezas remanentes después del proceso de extracción. Pequeñas impurezas y polvo pueden ser removidos usando un soplador de columna vertical. El promedio de semillas limpias es de 3,250/Kg (Food and Agriculture Organization, 1957).

Las semillas se almacenan en envases de plástico, metal o vidrio herméticamente cerrados a temperatura ambiente, o en cámaras frías a temperaturas entre 5 y 6 °C. Las semillas de esta especie muestran una alta capacidad de germinación (Food and Agriculture Organización, 1957).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Las semillas tienen un pleurograma o superficie de línea fisural lateral que sigue el contorno de la semilla y se abre en el extremo hilar. El hilo está levantado y es elíptico o puntiforme, algunas veces cubierto de un arilo funicular pulposo y lobulado. El micrópilo es indiscernible. El lente es oblongo y se encuentra localizado al extremo opuesto del micrópilo. El endospermo es abundante y completo, localizado en la superficie lateral del embrión, cornáceo, blascuzco, translucido y gelatinoso cuando se pone en contacto con el agua. El embrión es amarillo, tiene un eje erecto y es casi simétrico lateralmente. Los cotiledones tienen la misma forma de las semillas; Estos son completos, expandidos, plano-convexos e independientes uno del otro. La plúmula es moderadamente desarrollada y pinnada. La radícula es cónica y parcialmente cubierta por los cotiledones (Bravato, 1974; Corner, 1951, 1976; Gunn 1984).

Especies A



Adenanthera pavonina L.

Albizia adinocephala (Donn. Sm.) Britton & Rose

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fabaceae

Pithecellobium adinocephalum Donn. Sm., *P. discolor* Pitt.

Chaperno blanco, gavilán, gavilana

Crece en las costas del Atlántico y Pacífico en América Central, desde Belice hasta Panamá.

Es un árbol de crecimiento rápido, tamaño medio que alcanza de 6 a 18 m en altura y de 30 a 45 cm de DN. El árbol tiene tronco erecto, copa densa y corteza grisácea y suave. Las hojas son alternadas y bipinnatas, con estípulas; las pinnas son de 1 a 3 apareadas; las hojas son de 2 a 5, apareadas lanceoladas u ovadas (a veces ovado elípticas), de 2 a 6 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho, glabras, pálidas en el envés, con un nectario extrafloral en la base del peciolo. El árbol crece desde el nivel del mar hasta los 1,200 msnm, con tolerancia a una gran variedad de tipos de suelos, precipitación y temperatura.

El árbol es usado para leña. Debido a que la especie puede crecer en una gran variedad de condiciones ambientales, el autor considera que tiene potencial para ser plantada en sistemas agroforestales y para la restauración de ecosistemas forestales.

Albizia adinocephala florece la mayor parte del año; sin embargo en los climas en tierras bajas e intermedias, florece principalmente de julio a agosto. Las flores son pequeñas y blancas, y tienen cabezas paniculadas con estambres blancos. El fruto es aplanado, en forma de vaina, glabro, de 10 a 17 cm de largo y de 1.5 a 2 cm de ancho. La fruta madura de 7 a 8 meses después de la floración, más frecuentemente de septiembre a abril.

Especies A



Albizia adinocephala (Donn. Sm.) Britton & Rose

Albizia lebbek (L.) Benth.

JOHN A. PARROTTA

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical,
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Acacia, acacia amarilla, algarrobo de olor, amor platónico, aroma, aroma francesa, barba de caballero, barba di junkuman, black ebony, bois noir, cabellos de ángel, canjuro, carbonero de sombra, casia amarilla, chachá, coracáo de negro, dormilón, East Indian Walnut, forestina, guarmuche, koko, lebbek, lebbek albizia, lengua de mujer, lengua viperina, mucho, músico, pisquin, samán, shack-shack, singer-tree, siris-tree, tcha-tcha, tibet-tree, vielle fille, West Indies-ebony, whistling-bean, woman's tongue (Little y Wadsworth, 1964).

El género *Albizia* incluye aproximadamente 150 especies, mayormente árboles y arbustos nativos de regiones tropicales y subtropicales de Asia y Africa (Allen y Allen, 1981; National Research Council, 1979). *Albizia lebbek* es nativa de bosques deciduos y semi-deciduos en Asia, desde el este de Pakistán a través de la India y Sri Lanka hasta Burma. Ha sido introducido como árbol ornamental y en plantaciones en los trópicos y subtropicos del norte, incluyendo Las Antillas, América Central, Colombia, Venezuela y Brasil (Adams, 1972; Gisebach, 1864; Hutchinson y Dalziel, 1958; Little y Wadsworth, 1964).

Es un árbol deciduo de rápido crecimiento con una copa en forma de paraguas, de follaje fino y suave, con fisuras finas y de corteza pardo grisácea. Dependiendo de las condiciones del lugar, el crecimiento anual varía de 0.5 a 2.0 m; en sitios óptimos los árboles alcanzan un crecimiento máximo de 18 a 25 m y 50 a 80 cm de DN. (Parrotta, 1988^a; Troup, 1921). La especie crece bien en altitudes desde el nivel del mar hasta los 1,500 m, en lugares con una precipitación anual entre 500 y 2,500 mm anuales; tolera bien ligeras heladas y sequías (Troup, 1921; Venkataramany, 1968). Crece pobremente en suelos arcillosos, pero tolera suelos salinos, sódicos y lateríticos. Crece mejor en suelos húmedos con buen drenaje (Bangash, 1977; Troup, 1921).

Es una especie valiosa para madera en su nativa Asia, y previamente se exportaba a Europa con el nombre de Nogal de las Indias occidentales (Allen y Allen, 1981; Troup, 1921). Su duramen es de un color ligeramente pardo-amarillento hasta pardo pálido, con una gravedad específica de 0.55 a 0.90, de grano grueso, fuerte y relativamente durable. Se seca bien y es usada en la producción de muebles, pisos, enchapado, paneles, tallado, postes y una variedad de implementos agrícolas. La corteza produce una goma que es usada como sustituto de la goma arábica que se obtiene de *Acacia senegal* Willd. (Farooqi y Kapoor, 1968; National Research Council, 1979). Sus hojas, semillas, corteza y raíces son usadas tradicionalmente en medicina natural en la India (Chopra et

al., 1956; Kirtikar *et al.*, 1935). En su ambiente nativo, la especie es plantada algunas veces como árbol de sombra para plantaciones de café, té, cardamomo y cacao. También es usada como atractivo huésped para el insecto de la goma (Macmillan, 1962; Venkataramany, 1968).

Las flores usualmente aparecen con las hojas nuevas por un período de tiempo extenso, que comienza al final de la estación seca; en la región del Caribe esto ocurre entre abril y septiembre (Little y Wadsworth, 1964). La floración puede ocurrir en árboles tan jóvenes como los de 10 meses (Parrotta, 1988a). Las flores fragantes y de color crema se desarrollan en pedúnculos laterales en agrupaciones redondeadas de 5 a 7.5cm a través de las uniones, con estambres blanco-amarillentos con la punta verdosa, nacidos al final de los pedúnculos laterales y de 4 a 10cm de largo. Los frutos, vainas aplanadas de 10 a 20cm de largo y 2.5 a 3.8cm de ancho, se producen en cantidades grandes y cada una contiene varias semillas. Las vainas inmaduras son verde y cambian a un color pajizo cuando maduran, usualmente de 6 a 8 meses después de la floración. Las vainas secas pueden permanecer en los árboles hasta la próxima floración. Las semillas se liberan de las vainas maduras dehiscentes cuando éstas están todavía unidas al árbol o por la fuerza del viento cuyas vainas se abren o descomponen. En condiciones naturales, una gran predación de semillas ocurre a causa del ataque de insectos (Parrotta, 1988a).

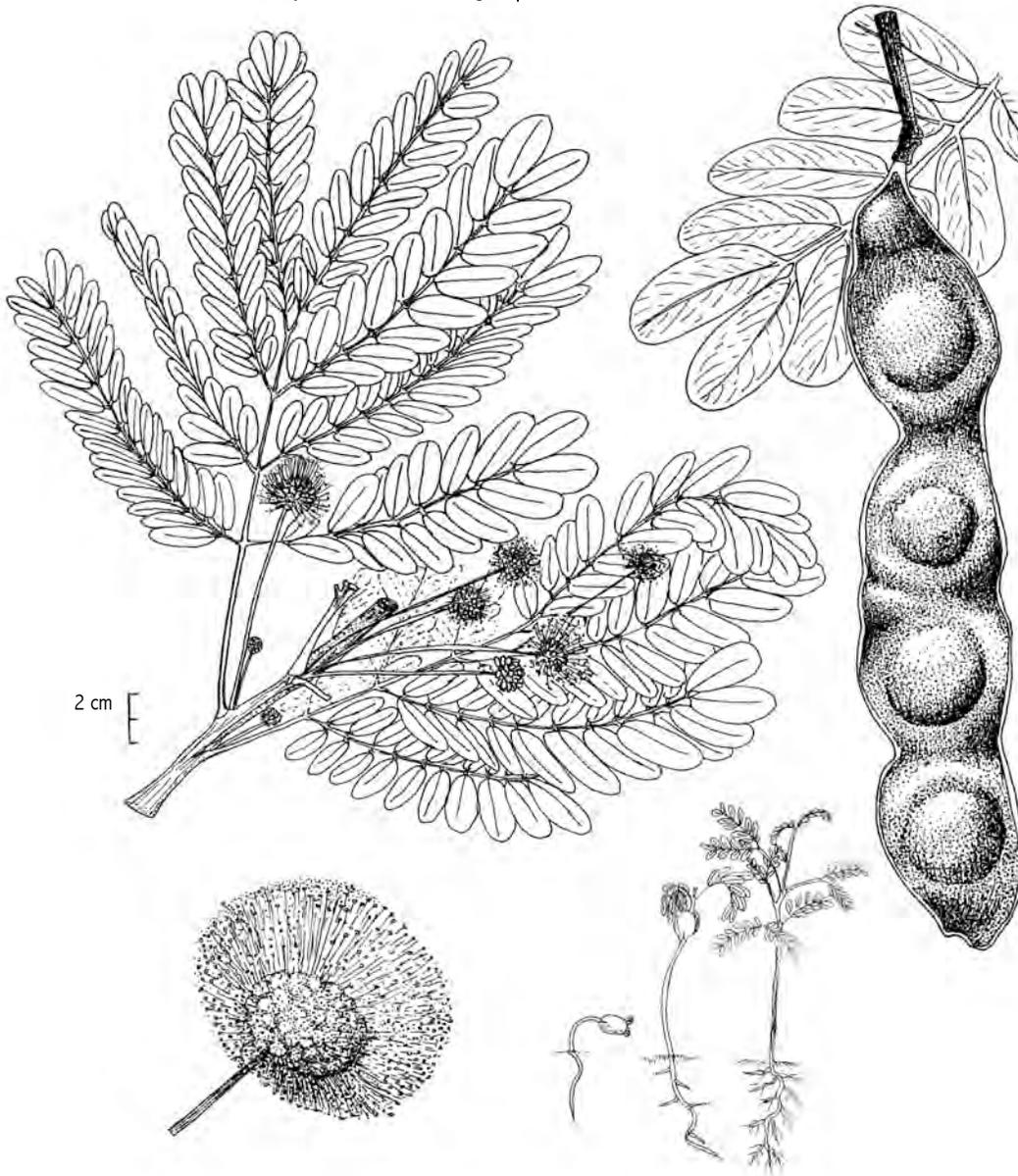
Las vainas maduras pueden ser recolectadas del suelo manualmente o cortadas de las ramas bajas con equipo podador con extensión. Las semillas son fácilmente extraídas de las vainas manualmente o quebrándolas y sacudiéndolas. Las semillas de *Albizia lebbek* son pequeñas, oblonga, de aproximadamente 9mm de longitud y 7mm de ancho, comprimidas y de un color pardo con una testa dura y superficie suave. El promedio de semillas va de 7,000 a 11,000 semillas/Kg (Parrotta, 1988a).

Especies A

Las semillas pueden ser sembradas sin tratamiento de pregerminación, sin embargo, el remojo de las semillas sumergidas en agua hirviendo por un minuto, seguida de agua fría por 24 horas, incrementan su porcentaje de germinación y uniformidad. La germinación de semillas frescas en Puerto Rico fue de un 60 a 90%; después de un año de almacenamiento en frío, entre 5 y 10°C, el porcentaje de germinación disminuyó a un 12% (Parrotta, 1988a). Sin embargo, las semillas pueden ser almacenadas hasta por 5 años en envases sellados a temperatura ambiente con una moderada reducción en el porcentaje de viabilidad (Troup, 1921; Venkataramany, 1968).

La germinación es epígea y generalmente ocurre entre 4 y 20 días después del sembrado, con un pico entre los 12 y

18 días (Parrotta, 1988a). La germinación y el desarrollo de las plántulas incrementa si se plantan las semillas justo debajo de la superficie del suelo, en un sustrato suelto, húmedo y bajo sombra ligera o a pleno sol (Troup, 1921; Venkataramany, 1968). Si se inoculan con *Rhizobium* o se siembran en suelos que contienen las bacterias fijadoras del nitrógeno, las raíces laterales desarrollan rápidamente grandes nódulos y ramificaciones. En Puerto Rico, las plántulas desarrolladas en mangas plásticas bajo sombra ligera, alcanzaron un tamaño de transplante (de 20 a 30cm) en 3 meses (Parrotta, 1988a). Las plántulas desarrollan fuertes raíces principales a una edad temprana, son tolerantes a sequías y requieren deshierbe mínimo durante el primer mes de establecidas en campo.



***Albizia lebeck* (L.) Benth.**

Albizia niopoides (Spruce ex Benth.) Burkart

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Feuilleea niopoides (Spruce ex Benth.) Kuntze (Revisio Generum Plantarum 1:188; 1981); *Pithecellobium caribaeum* Urb. (Symbolae Antillanum 2[2]:260; 1900); *Pithecellobium hassleri* Chodat (Bulletin de l'Herbier Boissier, sér. 2, 4:483; 1904); *Albizia caribaea* (Urb.) Britton & Rose (North American Flora 23[1]:44; 1928); *Acacia guacamayo* (Britton & Killip) Standl. (Tropical Woods 52:26; 1937); *Albizia hassleri* (Chodat) Burkart (Darwiniana 7:517; 1947); *Albizia richardiana* King & Prain (Annals of the Royal Botanic Garden, Calcutta 9:32; 1940); *Pithecellobium niopoides* Spruce ex Benth. (Transactions of the Linnean Society of London 30 [3]:591; 1875); *Senegalia guacamayo* Britton & Killip (Annals of the New York Academy of Sciences 35 [3]: 142; 1936); *Senegalia liebrmannii* Britton & Rose (North American Flora 23 [2]:116; 1928)

Gallinazo, gavilana, guanacaste blanco, silk tree (Barneby and Grimes, 1996; Brako y Zarucchi, 1993; Burkart, 1979)

El género *Albizia* tiene cerca de 150 especies de árboles grandes y pequeños, inermes, ampliamente distribuidos en las zonas tropicales y subtropicales de Asia, África, Australia, Las Islas Mascarenes y América (Nilsen, 1981; Zamora, 1991). Alcanza la mayor diversidad en África, Madagascar y Centro y Sudamérica (Nilsen, 1981). La especie se extiende desde el sur de México a través de Centro América hasta el Este de Perú y la región del Amazonas hasta la costa brasileña. También puede ser encontrada en Las Antillas (Barneby y Grimes, 1996; Brako y Zarucchi, 1993; Burkart, 1979).

Es un árbol de tamaño medio a alto, de 10 a 30m de altura y de 35 a 100cm de DN (Laboratorio de Productos Forestales, 1981). El árbol tiene un tronco recto y ramas jóvenes glabras, de color verdoso o amarillento con pocas lenticelas (Zamora, 1991). La copa es ancha, redonda, extendida y se parece a la de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. La corteza es ligeramente gris o amarillenta con escamas gruesas y exfoliantes, en un patrón concéntrico. Las escamas dejan cicatrices crateriformes las cuales parecen como si se hubiesen excavado con un cincel. (Holdridge y Poveda, 1975; Salas Estrada, 1993; Zamora, 1991). Las hojas son alternadas bipinnadas, paripinnadas; con 5 a 10 pares de pinnas opuestas, cada uno con 30 a 55 pares de pinnulas (foliolos). El árbol crece bien en bosques secos tropicales de las tierras bajas en Centro y Sudamérica a elevaciones desde 0 a 500m, temperatura de 24 a 32°C, y precipitación anual de 1000 a 2500mm. Los suelos son aluviales, inundables pero con buen drenaje, en mesetas o llanuras con una pendiente de 5% y drenaje moderado (Hartshorn y Poveda, 1983). La especie puede alcanzar altas elevaciones (hasta 1200m) y puede ser encontrada en bosques húmedos (Holdridge y Poveda, 1975; Salas Estrada, 1993). Frecuentemente, el árbol es emergente en

el dosel de bosques secos primarios (Hartshorn y Poveda, 1983).

Por su forma atractiva, se puede utilizar como árbol de sombra y ornamental. El duramen es ligeramente pardo a rojizo y la albura es amarilla; la madera es pesada (peso verde = 1000 Kg/m³, con 58 a 60% de humedad y una gravedad específica de 0.60 a 0.65), con textura media, homogénea, granos rectos o entrelazados, y lustre medio con un fulgor dorado en la superficie radial. Exuda un olor a vainilla ligeramente rancio y sin un sabor característico (Creemers y Lemckert, 1981; Herrera y Morales, 1993). La contracción volumétrica es baja (9.8). Las propiedades mecánicas son medias (Herrera y Morales, 1993). La madera secada al aire muestra pequeñas ranuras en los lados y en los extremos. Es relativamente fácil de trabajar y aserrar y se puede pulir bien. La durabilidad natural es baja, pero la madera puede ser preservada y tiene buena impregnación. Puede ser usada en construcción pesada (madera tratada), construcción en general (interior y exterior) postes para mina, durmientes (madera tratada), cercos (madera tratada), palillos, carretillas, pisos, muebles, cerillos y mangos. También se puede usar para leña (Herrera y Morales, 1993; Salas Estrada, 1993) y para papel (Factor Runkel = 0.44 a 0.46; Coeficiente de Peteri = 78 a 80) (Laboratorio de Productos Forestales, 1981). La especie ha sido usada para fitoterapia por los nativos. Algunas regiones de Sudamérica usan las raíces ricas en saponina para curar las contusiones y anginas, la corteza hervida se usa para curar las picadas de escorpiones. La especie se ha plantado principalmente en llanuras y áreas en proceso primario de regeneración, debido a su capacidad como fijadora de nitrógeno lo cual ayuda en el mejoramiento del suelo.

Florece de marzo a abril. Las flores son blancas, fragantes y agrupadas en cabezas pedunculadas que son

Especies A

pentameras, sinsépalas y sinpétalas. El cáliz es tubular, distalmente dentado y de 1mm de largo. La corola es funeliforme, valvada y de 2 a 3mm de largo. Los estambres son numerosos y se unen basalmente formando un tubo. Las anteras son pequeñas (Woodson y Schery, 1950b). Los frutos se encuentran principalmente de agosto a septiembre. La vaina está comprimida lateralmente (6 a 14 por 1 a 2.5cm). Recta, glabrosa, delgada, cartácea y dehiscente longitudinalmente (Zamora, 1991). El pericarpio es pardo o pardo-amarillento y opaco con mesocarpo inconspicuo. El endocarpo es opaco, blanquizco y ligeramente septado, con muchas semillas, transversas, no sobrepuestas y en serie (Gunn, 1984; Holdridge y Poveda, 1975). Las semillas son ovadas u oblongas, lateralmente comprimidas y sin arilo; la testa es gruesa, brillante, crema y ligeramente parda, monocroma, dura, osea, con pleurograma, línea de fisura abierta al extremo hilar y líneas de fracturas. El funículo es largo, filiforme y blanquizco o ligeramente pardo.

Las vainas pueden ser recolectadas antes de la dehiscencia sacudiendo las ramas de los árboles o recogiénolas del suelo. El promedio de semillas es de 22,500/Kg. Las semillas son duras y tienen patrones ortodoxos. Tienen una germinación aceptable después de 1 a 2 años de almacenaje. Las semillas se deben remojar en agua caliente (80°C) por 1 minuto, seguido de lavado y remoje en agua tibia (30 a 40°C) por 24 horas. Este pretratamiento contribuye a una germinación uniforme, las semillas que flotan deben ser descartadas. Después de la inbibición las semillas deben ser sembradas en las camas de crecimiento del invernadero preparadas con mezcla de suelo o arena a temperatura ambiente (24 a 32°C). El porcentaje de germinación es 85% si las semillas dañadas se han descartado previamente.

La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar. La raíz emerge en 2 a 4 días. La raíz puede tener o no nódulos fijadores de nitrógeno. El primer eófilo es pinnado. Las plántulas deben ser transplantadas a bolsas plásticas antes de que el primer eófilo complete su extensión. En algunos experimentos, las semillas se han sembrado directamente en el suelo y transplantado posteriormente. Si

las plántulas se desarrollan en bolsas plásticas, éstas pueden ser llevadas al campo en 4 meses las cuales alcanzan una altura de entre 35 y 40cm.

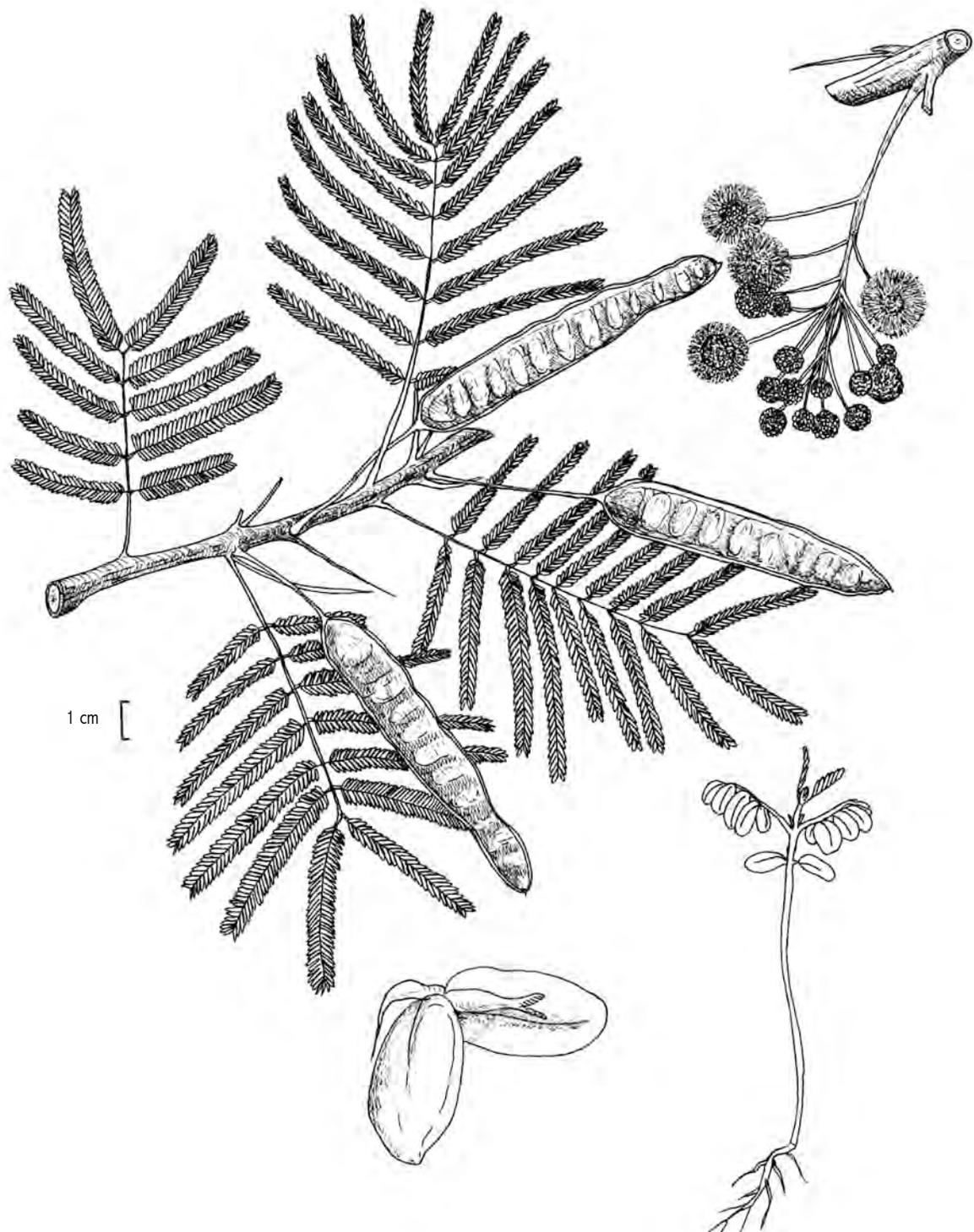
INFORMACIÓN ADICIONAL

Las pinnulas de las hojas son (5-) 7-9 (-11) por 1 (-2) mm, lineales, ápice obtuso, agudo y glabro. El peciolo tiene pubescencia corta y es pulvinado. El pulvino es adaxial, basal, cóncavo y longitudinalmente oblongo. El raquis es adaxialmente acanalado, desnudo con un nectario extrafloral hacia la terminación distal. El peciolo tiene pulvinolio axial y distal. Las estípulas son de 6 a 7mm de largo, septiformes y desciduas (Zamora, 1991). En algunas ocasiones las flores son heteromórficas en la misma cabeza y las flores centrales tienen tubos estaminales gruesos y dimensiones diferentes a las flores marginales (Nielsen, 1981). El gineceo es monocarpelar y la placentación es laminar. Los numerosos óvulos son anátropos, bitégmicos y crasinocelados.

Principalmente son polinizadas por polillas, aunque también por otros insectos, colibríes y aves paserinas. El que las aves sean polinizadoras o visitantes es desconocido. El polen es parcialmente heteromórfico, con poros internos, presentando dos grupos de poros complementarios, aperturas no ecuatoriales de tipo porato simple, con exina aerolada y tectum a veces perforada (Guinet, 1981).

El hilo de la semilla es pequeño, expuesto y a veces oculto por remanentes del funículo. El haz vascular se extiende alrededor de la semilla, desde el hilo hasta el micrópilo en la línea del rafe-antirafe. El endospermo y perispermo están ausentes. El embrión es grande y adornado; con eje erecto y la radícula es corta y gruesa. La plúmula está bien desarrollada con varios primordios foliares y los cotiledones son grandes, gruesos y ovalados, encerrando el eje del embrión.

Muchas semillas son dañadas por gorgojos aún dentro de las vainas.



Albizia niopoides (Spruce ex Benth) Burkart

Página en Blanco

Albizia odoratissima (L.f.) Benth.

M.K. HOSSAIN Y T.K. NATH

Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales
Universidad de Chittagong, Bangladesh

Familia: Fabaceae

Mimosa odoratissima Roxb.

Bansa, bilkumbi, bilwara, cham koroï, chichola, chichunda, chichwa, chinduga, jatikoroi, kala siris, kalia siris, karmaru, karu vagai siris, tentua koroï, tetua koroï, thitmagyi, thitpyu (Alam *et al.*, 1985; Brandis, 1906; Gamble, 1922; Hasan 1963; Kamaluddin, 1984; Sana, 1989; Troup, 1921)

El género incluye 14 especies indias. *Albizia odoratissima* está ampliamente distribuida y es una especie común en varios tipos de bosques mixtos deciduos, donde crece esporádicamente. Se encuentra frecuentemente en las laderas de las colinas en los trechos subhimalayas, desde la parte este indú; Bangladesh; Myanmar, centro, este y sur de la India; y en las tierras bajas de Ceilán. En el norte de la India, *A. odoratissima* es común en el extremo Himalaya y en las Colinas Siwalik. Se extiende a través de gran parte de la península índica en bosques deciduos secos y húmedos. Es una de las especies más importantes en Ajmer-Merwara, India, creciendo en bosques secos en las laderas de las colinas junto con *Anogeissus pendula* Edew., *Acacia catechu* (L.F.) Brandis, *Boswellia serrata* Roxb., y otros árboles. En Myanmar, *A. odoratissima* es común en los bosques altos, mezclada con bosques de Teca (*Tectona grandis* L.f.) y su asociados, extendiéndose hasta los tipos secos. En Bangladesh, este árbol es común en los bosques deciduos mixtos de Chittagong y Sylhet y también se plata en las aldeas.

Es un árbol grande, leñoso, deciduo, de rápido crecimiento, con múltiples usos y que alcanza de 15 a 25 m de altura. Crece alrededor de 87 cm de anualmente en una amplia variedad de suelos, aunque prefiere suelos arcillosos, húmedos y con buen drenaje. Se puede encontrar desde el nivel del mar hasta alrededor de 1667 msnm, y crece mejor en áreas con una precipitación anual de 635 a 3048 mm.

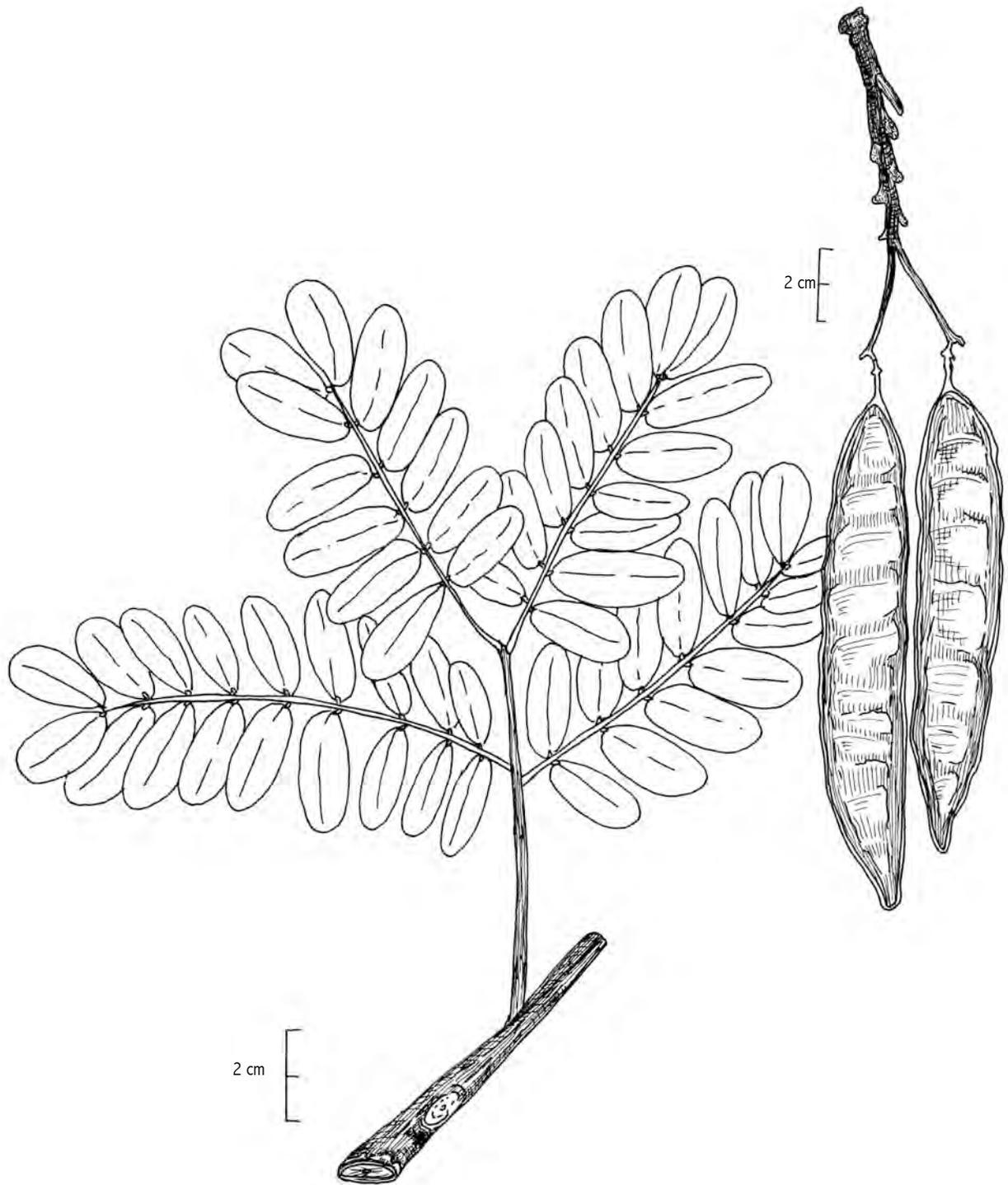
Básicamente es una especie de madera dura, con un duramen pardo y una con gravedad específica de 0.73 (Gamble, 1922). La madera se seca, se trabaja y se pule bien, y es relativamente durable. El duramen se usa para la construcción de edificios, ruedas, muebles, implementos agrícolas y postes para casas. En Bangladesh, cerca de 75 % del área total plantada de té está bajo la sombra de esta especie (Sana, 1989). Sus hojas y pequeñas ramas son un buen forraje para la ganadería (Brandis, 1874; Laurie, 1945; Mukherjee, 1884). La corteza de *A. odoratissima* y *Flacourtia ramontchi* L'Hér. se usa en aplicaciones para curar la fiebre (Cauis, 1986).

Las flores, en cabezas sésiles, son de color blanco amarillento y fragantes, y aparecen en largas panículas terminales desde abril hasta junio. Las vainas maduran en febrero hasta abril del año siguiente. Las vainas maduras son de 13 a 30 cm de largo y 2.54 a 3.3 cm de ancho, con coloración pardo rojiza o violeta verdoso, con marcas oscuras sobre las semillas. Las vainas contienen de 8 a 12 semillas ovaladas y pardo rojizas.

Las vainas maduras se recolectan de árboles madre seleccionados, arqueando las ramas de la parte alta. Se secan al sol hasta que se abren y las semillas se extraen manualmente. Las semillas se secan en capas finas en covertizos. El promedio de semillas de *Albizia odoratissima* es de 22,000/Kg (Chowdhury, 1975; Matin y Rashid, 1992). Las semillas almacenadas en bolsas de yute o en envases herméticos permanecen viables por 1 año.

Las semillas deben ser remojadas en agua fría durante toda la noche antes de ser sembradas a manera de pretratamiento de germinación (Hossain, 1993). Las semillas sembradas en bandejas, bolsas de polietileno, o en camas llenas con tierra y estiércol (3:1), arrojaron un 69, 69 y 47 % de germinación, respectivamente, y entre 2 y 10 días sin pretratamiento (Martin y Rashid, 1992).

Se propaga fácilmente por semillas y brotes (Alam *et al.*, 1985). La producción en envases pueden hacerse con sombra parcial o a pleno sol. A los treinta días después del trasplante, las plántulas bajo sombra parcial mostraron un 94.5% de supervivencia (Martin y Rashid, 1992). Las raíces son básicamente superficiales, con producción de numerosas raíces haustoriales. Las plantas jóvenes son susceptibles a heladas, lo cual provocó su fracaso de plantaciones en Ajmer-Merwara, India (Troup, 1921).



Albizia odoratissima (L.f.) Benth.

Albizia procera (Roxb.) Benth.

JOHN A. PARROTTA

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical, Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

Familia: Fabaceae

Acacia procera Willd., *Mimosa elata* Roxb., *Mimosa procera* Willd. (Benthall, 1933; Gamble, 1922)

Acacia blanca, albizia, tall albizia, white siris (Little y Wadsworth, 1964)

Es nativa de los bosques húmedos deciduos y semiperennes pantanosos y sabanas bajas en Asia, desde el norte de la India a través del sur de Asia hasta Las Filipinas, Indonesia, Malasia y el norte de Australia (Nielsen, 1979; Parrotta, 1988b; Venkataramany, 1968). Fue introducida como árbol ornamental y especie de madera para combustible en Las Islas Vírgenes por lo menos desde hace 100 años y en Puerto Rico en 1924 (Little y Wadsworth, 1964). Se ha naturalizado en Puerto Rico, donde es un colonizador agresivo de tierras agrícolas abandonadas, llanuras, orilla de caminos y otros sitios húmedos, altamente alterados y a elevaciones bajo los 600m donde la precipitación anual excede los 800mm (Parrotta, 1988b). Ocasionalmente se ha plantado en el sur de Florida (Little y Wadsworth, 1964).

Albizia procera es un árbol deciuo, de rápido crecimiento que generalmente alcanza de 10 a 20m de altura y de 30 a 60cm de DN. El tronco puede ser desde recto hasta moderadamente curvado, de suave corteza marrón claro a verde grisáceo claro y copa ancha y fina (Little y Wadsworth, 1964; Troup, 1921). Dependiendo de las condiciones del lugar, el crecimiento anual varía de 1 a 2m y el crecimiento en diámetro de 1.5 a 2cm durante los primeros 15 años (Parrotta, 1988b; Venkataramany, 1968). En bosques naturales en el norte de la India, la especie puede alcanzar 36m de altura y 90cm de DN. (Troup, 1921). Crece mejor en sitios húmedos, aluviales o arcilla, pero puede tolerar suelos poco profundos, pedregosos o arenosos (National Research Council, 1979; Troup, 1921; Venkataramany, 1968). Los árboles crecen bien en ambientes tropicales y subtropicales con una precipitación anual entre los 1000 y 5000mm y elevaciones desde el nivel del mar hasta cerca de los 900m. Tiene una resistencia relativa a la sequía y es susceptible a las heladas (Troup, 1921).

Albizia procera es considerada una especie maderable útil en su nativa Asia, donde es usada para una variedad de usos. La suave albura es blancuzca hasta amarillo claro y de poco valor; el duramen es pardo claro a chocolate-pardo claro y moderadamente dura (gravedad específica: 0.6 a 0.9), de grano recto, fuerte, durable y resistente al ataque de termitas de madera seca (Little y Wadsworth, 1964; Venkataramany, 1968). Es difícil de aserrar debido a

que el grano es ancho y entrelazado, sin embargo con cuidado se puede alcanzar una superficie suave que se pule bien (Brown, 1978). La corteza produce una goma rojiza que se usa como sustituto de la goma arábica, obtenida de *Acacia senegal* Willd. (Farooqi y Kapoor, 1968). Sus hojas son valoradas como forraje para ganado (George y Kohli, 1957) y son usadas en la medicina tradicional indú (Chopra *et al.*, 1956; Kirtikar *et al.*, 1935). La corteza se ha reportado ser un potente veneno y las hojas son conocidas por tener propiedades insecticidas y plaguicidas (Benthall, 1933; Chopra *et al.*, 1941). En su rango nativo, *A. procera* es a veces plantada como árbol de sombra en jardines de té (Parrotta, 1988b; Skoupy y Vaclav, 1976) y se usa para repoblación forestal de tierras degradadas (Venkataramany, 1968).

La floración generalmente ocurre durante la estación lluviosa; en Puerto Rico ésta estación es entre agosto y octubre. Ésta comienza a los 3 o 4 años, cuando los árboles alcanzan una altura de aproximadamente 4m (Francis, 1998). Las flores tienen una fragancia distintiva (sugieren olor a melaza), las cuales forman una cabeza blancuzca y globosa, de 20 a 24mm de diámetro, nacidas en racimos de 8 a 25cm de longitud, cerca de la terminación de la ramilla (Little y Wadsworth, 1964). Los frutos son vainas aplanadas de 10 a 20cm de largo y de 1.8 a 2.5cm de ancho, cambiando de verde a rojo profundo o rojo pardo cuando alcanzan la madurez; cada una contiene de 6 a 12 semillas. Los frutos maduran entre 6 y 9 meses después de la floración, durante la estación seca y usualmente permanecen en el árbol hasta que la ramita completa que contiene las vainas se cae. Las semillas son pequeñas de aproximadamente 5 y 6mm, aplanadas elípticas o casi orbicular, con una testa dura, suave, verde parduzca y correosa. Se desprenden de las vainas maduras y dehiscentes cuando las últimas están aún unidas al árbol o de vainas maduras que han sido sopladas por el viento y se han abierto o descompuesto en el suelo. Las semillas están menos expuestas al ataque de insectos que aquellas de *A. lebeck* (Parrotta, 1988a, 1988b).

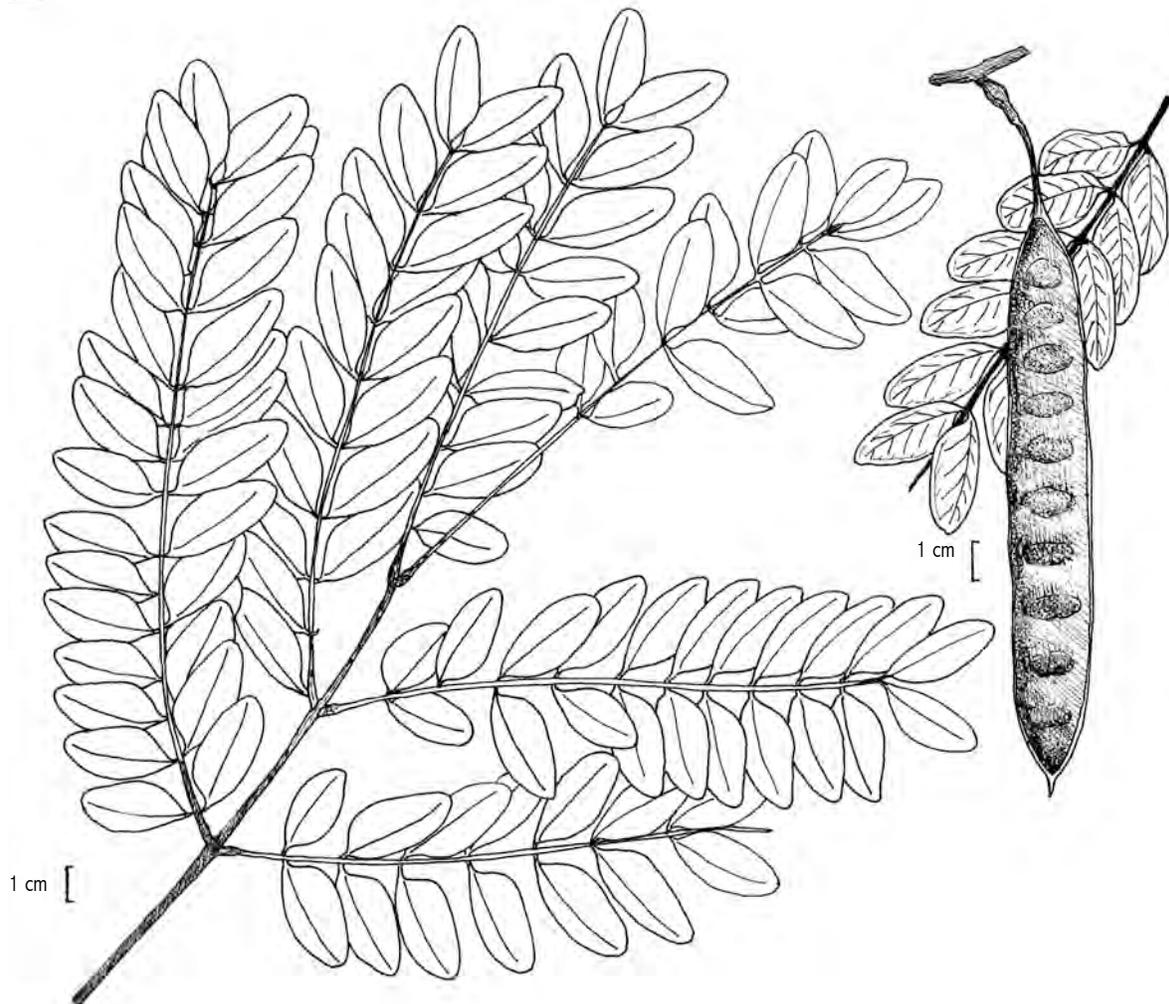
Las vainas maduras pueden ser recolectadas del suelo o cortadas de las ramas con herramientas podadoras. Las semillas se extraen fácilmente estrujando las vainas manualmente y separándolas después de los desechos de

Especies A

la vaina. El promedio de semillas es de 17,600 a 25,300/Kg (Francis y Rodríguez, 1993; Troup, 1921). Se pueden almacenar por varios años a temperatura ambiente con una moderada reducción del porcentaje de viabilidad (Troup, 1921; Venkataramany, 1968). En la India, las semillas almacenadas de esta manera hasta por 15 años mostraron un 20% de germinación (Venkataramany, 1968).

Las semillas se pueden sembrar sin tratamientos de pregerminación, sin embargo colocando las semillas en agua hirviendo por 1 minuto, seguido de remojo en agua fría por 24 horas, incrementa la tasa de germinación y la uniformidad. La germinación de semillas frescas recolectadas en varias localidades en la India varía de 50 a 95% (Venkataramany, 1968). La escarificación mecánica de semillas frescas es también muy efectiva, arrojando un 99% de germinación en una prueba realizada en Puerto Rico (Francis y Rodríguez, 1993).

La germinación es epigea y ocurre de los 2 a los 21 días después de plantadas, siempre y cuando exista suficiente humedad en el suelo (Troup, 1921). La germinación y el desarrollo de las pequeñas plántulas es mejor si las semillas se siembran justo por debajo de la superficie del suelo con una humedad media pudiendo ser a pleno sol o con sombra ligera (Troup, 1921; Venkataramany, 1968). Plántulas vigorosas producen una raíz principal larga y las raíces laterales forman rápidamente nódulos de *Rhizobium* si el suelo del vivero contiene de forma natural la cepa o ha sido inoculado con la bacteria apropiada fijadora de nitrógeno (Parrotta, 1988b). En los viveros, las plántulas alcanzan un tamaño apropiado para trasplante (20 a 30cm) en 2 a 3 meses. Las plántulas son capaces de soportar supresión moderada, pero la tasa de crecimiento es normalmente baja hasta que las plántulas sobrepasan la vegetación competitiva. En plantaciones establecidas en sitios con hierbas dominantes, deshierbe es recomendado durante los primeros dos años.



***Albizia procera* (Roxb.) Benth.**

Alchornea latifolia Sw.

C. R. ALVARADO, C.A. ALVARADO Y O.O. MENDOZA

Jefe del Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras;

Jefe del Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerente General de Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras

Familia: Euphorbiaceae

Sin sinónimos

Achiotillo, amargoso, envuelve cera, quesillo, sombra, tapatamal, ternera

Se encuentra desde el sur de México a Panamá y hasta las Indias Occidentales donde forma parte del estrato medio de los bosques altos (Benitez y Montesinos, 1988). En Honduras se encuentra en los bosques húmedos y semidecíduos en el departamento de Cortes, Santa Barbara, Atlántida, Comayagua, Colón y Olancho.

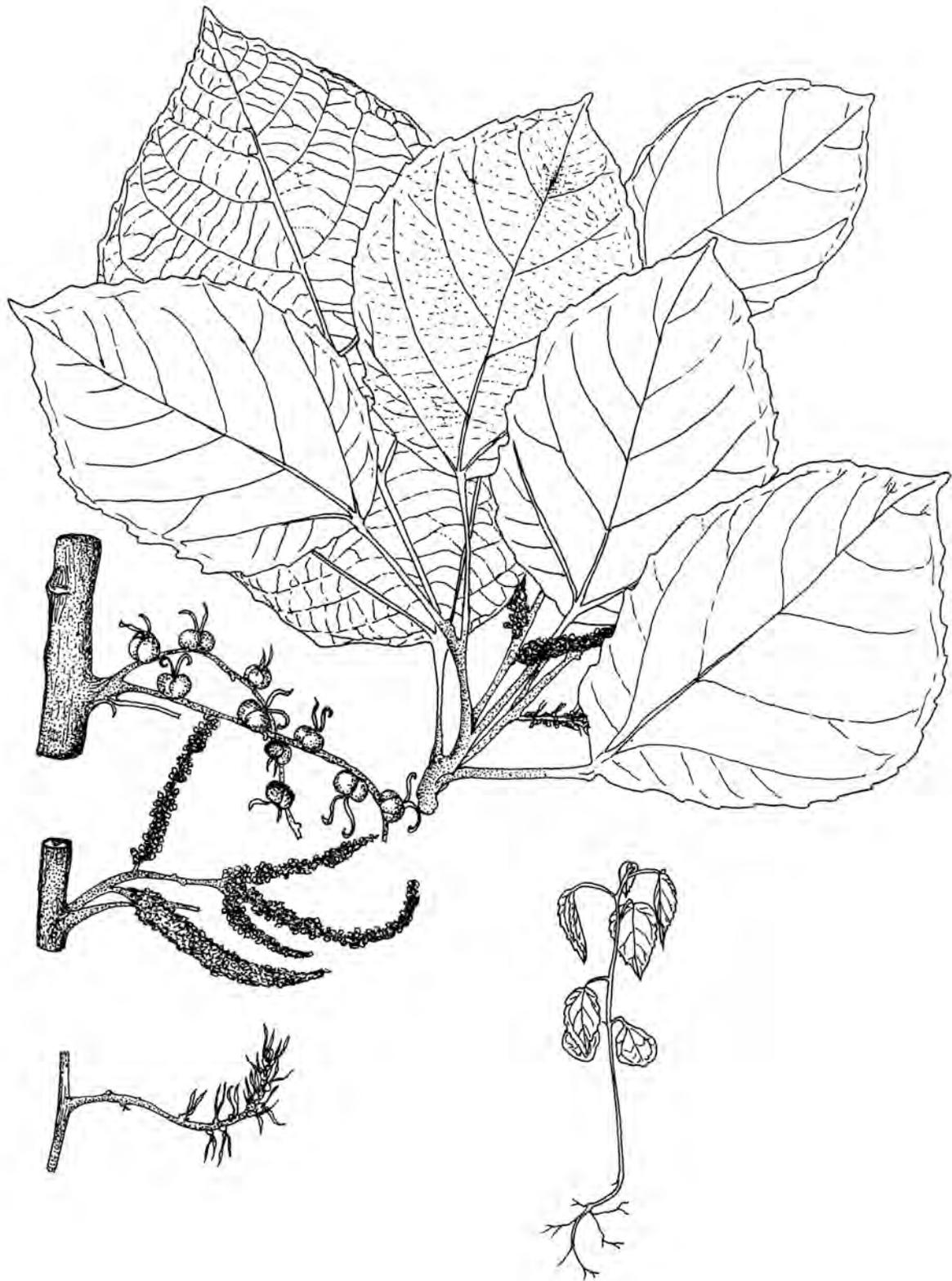
Es un árbol perenne, de tamaño medio, que alcanza entre 15 y 20m de altura y 60cm de diámetro. Tiene una copa umbelada con follaje denso y pesado (Standley, 1931). La corteza interior es amarga y blancuzca; la corteza exterior es suave o finamente fisurada y de rojiza a parda con manchas blancuzcas. Las ramas son oblicuas y se abren completamente, generalmente doblándose hacia abajo al final (Little y Wadsworth, 1964). Las ramas pequeñas son finas y cilíndricas con numerosas lenticelas anaranjadas. Las hojas, grandes y elípticas se arreglan en espirales; son simples, trinervadas, con dos a cuatro glándulas en la base foliar, y agrupadas al final de las ramas pequeñas. En Honduras el árbol crece abundantemente desde el nivel del mar hasta elevaciones de 1500m.

Las hojas tienen peciolo largos de 4 a 6cm, cilíndricos a elípticos, glabros y pubescentes en el envés. Tiene un limbo de ovalado a elíptico, redondeado o ligeramente acuminado alrededor del ápice, de 3 a 8cm y de 8 a 20cm. Tiene una base obtusa y ligeramente redondeada, más o menos aserrada alrededor del borde, pulposa, con hojas jóvenes que se tornan coriáceas con el tiempo. La parte de arriba es verde oscuro y brillante y la de abajo es verde pálido. Tiene pelos estrellados distribuidos en ambos lados y pelos alrededor del eje de la nervación. La vena principal es prominentemente visible desde abajo; un par de venas basales fuertes hacia el centro de la hoja y de cinco a seis pares de venas secundarias incrustadas profundamente en la parte de arriba, pero prominentes en la parte de abajo. Tienen venas acrómas secundarias con extensiones en los dientes (Jiménez, 1997).

La madera de *A. latifolia* tiene un duramen marrón claro y una albura blancuzca, no tiene olor o sabor característico, con hilo recto, de textura media, brillo ligero y venas suaves. Esta madera es suave y de grano medio, no es

durable o resistente a ataques de hongos que causan putrefacción y es muy sensible al ataque de termitas. Se seca a velocidad moderada al aire libre sin defectos severos. Es moderadamente fácil de conservar por el método de calor-frío. La gravedad específica es de 0.39. Una reducción radial total de 2.69%, con un valor intermedio de 1.08%. La reducción tangencial es de 8.51%, con un valor intermedio de 4.96%, y una reducción volumétrica de 8.8%. La reducción tangencial/radial es de 3.160. El punto de saturación de la fibra es de 24.50%. La madera se usa en construcción ligera, columnas, postes, pisos, marcos, muebles, cajas, cajones, barriles, redes flotadoras, centro de enchapado y leña (Benitez y Montesinos, 1988).

Las flores pequeñas y blanco-verdosas salen en brotes axilares de aproximadamente 5 a 15cm de largo. Los frutos son cápsulas subglobosas de 8 a 10mm en diámetro, con estilo persistente en el ápice, apertura en dos valvas. Son de color café cuando maduran. Cada fruto contiene de dos a tres semillas rojas y aplanadas (Jiménez, 1997).



Alchornea latifolia Sw.

Alfaroa costaricensis Standl.

E. ARNAÉZ E I. MOREIRA

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

Familia: Juglandaceae

Sin sinónimos

Campano Chile, chiciscua, gaulín, gavilancillo (Burger, 1977)

Las siete especies del género *Alfaroa* en América crecen principalmente en las regiones montañosas tropicales de México a Colombia. Debido a que las especies en el género no se han reportado muy al norte, Veracruz es probablemente el límite latitudinal norte de éste género (Navare, 1983). Costa Rica es el centro de diversidad, dado que se han reportado tres de las cuatro especies (*A. costaricensis*, *A. mannimgii* León, y *A. williamsii* A. Molina R.) las cuales se encuentran dentro de un radio de 50 Km de San José. *A. costaricensis* crece en zonas templadas en la región central de Colombia.

Es un árbol de lento crecimiento y tamaño medio que puede alcanzar de 15 a 27m de altura y de 30 a 60cm de DN. Su corteza es plana con escarificaciones pequeñas. Se regenera fácilmente en jardines (Arnáez y Moreira, 1992). A pesar de que normalmente crece en áreas nubladas, requiere luz cuando crece dentro de el dosel del bosque. La especie crece en suelos bien drenados en pendientes de 5% o mayores, en elevaciones entre 600 y 2220m en áreas con una precipitación anual de 1500 a 2500mm y temperaturas de 15 a 20°C (Moreira *et al.*, 1992).

Considerado como un árbol maderable, tiene madera atractiva con una fibra rosada. Tiene tensión suave y es difícil de aserrar y terminar. Se usa en la construcción de muebles, postes, carbón y como madera de construcción (Arnáez y Moreira, 1992; Burger, 1977; Janzen, 1983).

La especie florece desde noviembre hasta febrero. La inflorescencia masculina es bien distribuida en amentos alternados de 16 cm de longitud. Diez amentos en una rama forman una panícula terminal. Las flores femeninas son de 5 a 6 mm de longitud y de 1 a 1.5 mm de ancho. Los frutos miden de 1.6 a 2.5 cm de largo y de 1.4 a 1.6 cm de diámetro. El pericarpio es duro, grueso y pardo y protege la semilla. A pesar de que los roedores consumen muchas de estas nueces, la regeneración no parece sufrir a causa de esto.

Desde enero hasta abril, los frutos se colectan directamente del suelo o de los árboles. Los recolectores usan podadoras con extensiones para remover los frutos de los árboles, o se suben al árbol. Los frutos se colocan en sacos para su transporte. En costa Rica los frutos

alcanzan un promedio de 274/Kg y el peso de 1,000 frutos es de 3.65Kg. No se recomienda el almacenaje de las semillas, por lo cual éstas deben ser plantadas inmediatamente. Las semillas no son viables después de tres meses de recolectadas (Arnáez y Moreira, 1992). Durante la maduración, el pericarpio se adhiere a la cubierta de la semilla.

Los frutos reciben un tratamiento preemergente por medio de inmersión en agua a 22°C por 24 horas. Semillas sembradas en diferentes substratos de arena, musgo, y suelo húmedo germinan en 12 días; de 50 a 70% de éstas germinan (Moreira *et al.*, 1992). La germinación es hipógea. Las semillas pueden germinarse en bandejas o bolsas mantenidas a temperatura ambiente si se plantan en un sustrato suelto, con mezcla de materia orgánica y suelo, y se mantienen húmedas (Moreira *et al.*, 1992).

El crecimiento inicial es lento y se recomienda sombra en las primeras etapas. Las plántulas pueden ser transplantadas 7 semanas después de sembradas y crecen mejor a pleno sol. Cuando las plántulas alcanzan 20 cm en crecimiento, pueden ser transplantadas en el campo. El desarrollo de las plántulas es lento en altura y diámetro (Moreira *et al.*, 1992), pero no se han reportado plagas o enfermedades.

Especies A



Alfaroa costaricensis Standl.

Alnus acuminata Kunth en H.B.K.

L.A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Betulaceae

Alnus jorullensis Kunth in H.B.K.; *A. arguta* (Schlecht) Spach, *A. ferruginea* HBK, *A. mirbellii* Spach., *A. spachii* (Reg.) Call

Aile, aliso, cerezo, ilamo, jaúl, jaulillo, palo de lana, saino

Alnus acuminata crece naturalmente desde México hasta Perú, Bolivia y Argentina. Se cultiva extensamente en su medio natural y en sistemas agroforestales combinados con pastos de *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhl. y *Pennisetum clandestinum* Hochst. Ex Chiov. (principalmente en granjas lecheras). Se ha introducido con éxito en Chile y Nueva Zelanda (Isla Sur).

Es un árbol de rápido crecimiento, tamaño medio, de hasta 25 m en altura y de 50 a 60 cm de DN. El tronco es cilíndrico y recto con una base ligeramente hinchada y copa en forma piramidal, con pocas ramas bien desarrolladas. La corteza es pardo grisácea y suave; las ramas son más o menos glabras. Los capullos son escasos y ferruginosos-velutinosos. Las hojas son de 5 a 17 cm de largo, 3 a 7 cm de ancho, agudas a acuminadas en el ápice y obtusas a redondeadas en la base. Cuando es juvenil, el margen de las hojas es aserrado y peltado glandular en la parte superior y peltado glandular a ferruginoso-velutinoso en la inferior. Las venas secundarias son paralelas y prominentes en la superficie baja de la lámina foliar. Las hojas son comunmente decíduas. El árbol prospera en suelos pobres y degradados, y es capaz de fijar nitrógeno mediante nódulos en las raíces (una relación simbiótica con *Actinomyces allenii*), y desarrolla también una relación simbiótica con micorriza *Alnicola* sp. (*Basidiomycetes*, *Agaricales*). Sin embargo, *A. acuminata* requiere una alta humedad atmosférica y suelos húmedos con buen drenaje. Crece en una gran variedad de elevaciones desde los 1300 a 3000 m como especie pionera en rodales casi naturales. El árbol se ha adaptado a una gran variedad de precipitaciones (1500 a 3000 mm por año) y una temperatura media anual de 16 a 18°C. También puede sobrevivir a temperaturas inferiores a 0°C, por cortos periodos de tiempo (Camacho, 1981).

Es una especie variable y se reconocen tres subespecies (Centro Agronómico Tropical de Investigaciones y Enseñanza, 1986a): (1) *Alnus acuminata* subsp. *Acuminata*, que tiene una distribución natural limitada a América del Sur, con hojas elípticas y pubescentes, con márgenes aserrados. (2) *Alnus acuminata* subsp. *arguta* (Schlecht.) Furlow, de México y América Central, tiene hojas ovadas y marginalmente doble aserradas. (3) *Alnus acuminata* subsp. *glabrata* (Fern) Furlow, de las partes del

sur y centro de México, tiene hojas ovadas, estrechas, glabras y con márgenes doblemente aserrados. *Alnus jorullensis* Kunth en H.B.K., es nativa de México y Guatemala y es considerada una especie muy estrechamente relacionada.

Con una gravedad específica de 0.36 a 0.41, la madera de *A. acuminata* es considerada moderadamente ligera. Tanto la albura como el duramen de *A. acuminata* son amarillo-rojizos, con un lustre dorado al secarse (Carpio, 1992). La madera se seca rápida y fácilmente sin presentar defectos. Tiene una excelente trabajabilidad y se conserva bien, sin embargo, si se expone al aire libre, la durabilidad es baja. La madera se usa para la construcción de muebles, marcos de ventanas, puertas, postes (preservados), enchapados, pulpa para papel, cajas, moldes para elementos, lápices, cerillos, instrumentos musicales, mangos de escoba y partes para zapatos (Camacho, 1981; Carpio, 1992; Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1986a). La especie es ampliamente usada como leña en las montañas de Guatemala (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1986a). En Guatemala, la madera de árboles de entre 20 y 50 años de edad tiene un contenido calórico de 19,250 kJ/Kg y muy bajo contenido de ceniza (0.34%). En Costa Rica, el carbón es producido de la madera dura de árboles de 20 a 50 años, la cual tiene un contenido calórico de 29,220 kJ/Kg, con una producción de cenizas de 0.65%. El carbón producido de árboles jóvenes (de 2 a 3.5 años) tiene un poder calórico de 32,400 kJ/Kg con 0.28% de producción de cenizas. En Guatemala, los desperdicios de rodales naturales de esta especie se usan como fertilizante orgánico en plantaciones de maíz.

La floración ocurre más de una vez al año, pero es más abundante en el período entre marzo y mayo. Los árboles empiezan a florecer y producir frutos entre los 7 y 8 años. La inflorescencia (inmadura) estaminada y pedunculada tiene 2.5 mm de largo y 4 mm de ancho, con flores pequeñas pistiladas y erectas o en amentos pedunculados, de 1.5 a 2 cm de largo. Las inflorescencias pistiladas se desarrollan en estructuras leñosas de forma cónica, las cuales contienen de 80 a 100 nueces pequeñas y aladas. Estos conos maduran de junio a febrero, dependiendo del país.

Especies A

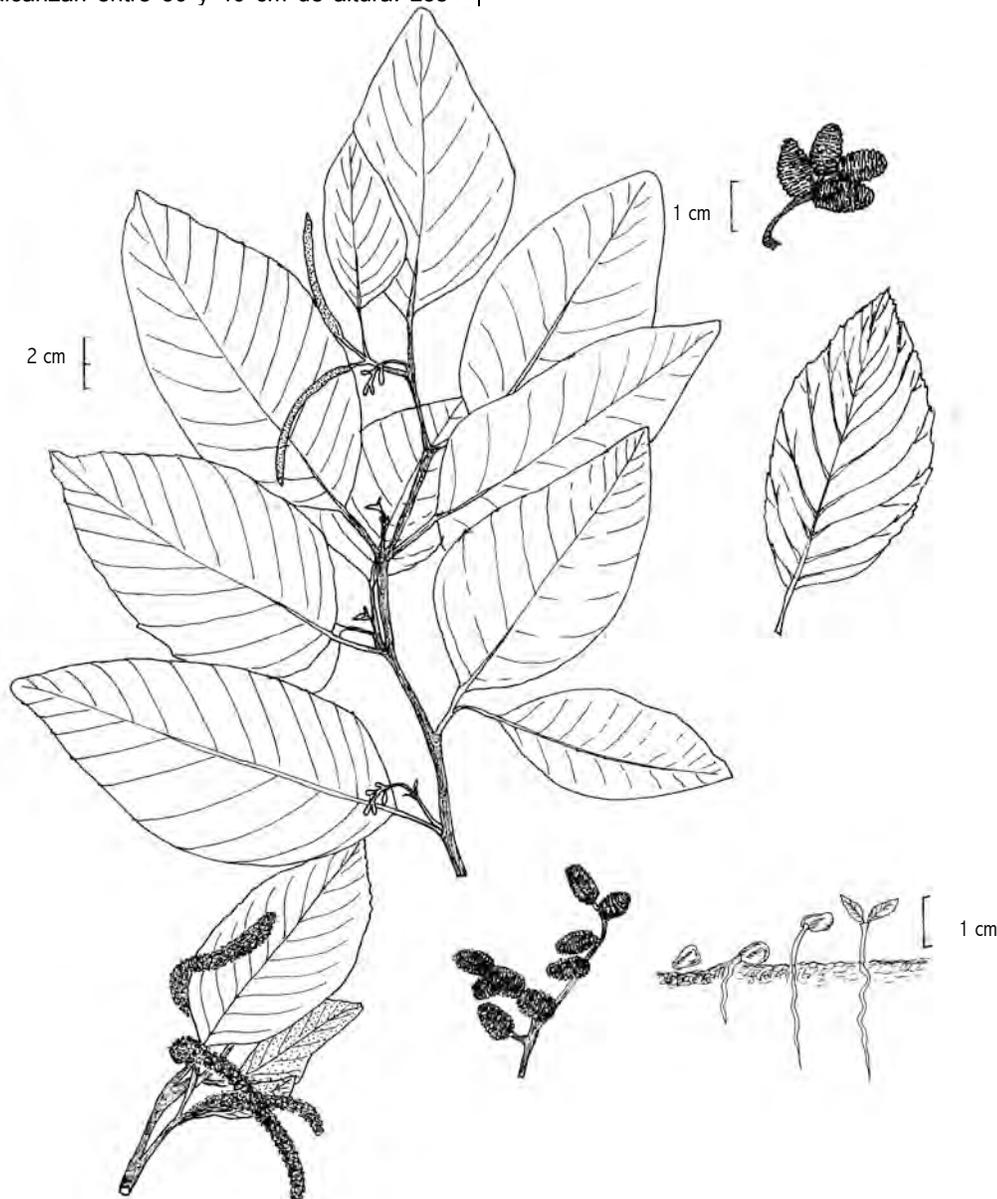
Las semillas deben ser recolectadas cuando los conos maduros se tornan de un color café oscuro y cerca de la dehiscencia. Los conos se recolectan de los árboles y se colocan en lienzos hasta que se abren y las semillas se recolectan. El promedio de semillas por kilogramo es de 2.5 millones. Las semillas deben de almacenarse en envases de vidrio y mantenerse en bajo refrigeración a una temperatura de 4°C, para mantener su viabilidad. Aún en estas condiciones, las semillas pierden viabilidad en un año o menos (CATIE, 1986).

Las semillas comunmente se dejan germinar en cajas llenas de arena esterilizada. Las plántulas se transplantan a bolsas plásticas o camas de crecimiento en el vivero. Cuando se transfieren con raíces las raíces desnudas las plántulas deben de mantenerse húmedas. Las plantas están listas para establecerse en campo entre los 6 y 8 meses, cuando alcanzan entre 30 y 40 cm de altura. Los

árboles jóvenes extraídos de áreas con regeneración natural se trasplantan en los sitios definitivos, o se pueden llevar al vivero por 2 o 3 meses. La hormiga arriera (*Atta* sp.), como los hongos y las malezas deben de mantenerse bajo control.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Arguedas *et al.*, (1993) reportaron 14 especies de insectos que producen daños a diferente partes del árbol, hojas, corteza y tallos. Las ardillas (*Sciurus granatensis*) se comen la corteza, conejos silvestres (*Sylvilagus brasiliensis*) destruyen muchas plántulas que crecen naturalmente; y seis géneros de hongos (*Collectotrichum*, *Fusarium*, *Melampsoridium*, *Phomopsis*, *Rosellinia* y *Trichoderma*), afectan diferentes partes del árbol de esta especie (Arguedas *et al.*, 1993).



***Alnus acuminata* Kunth en H.B.K.**

Alnus jorullensis Kunth en H.B.K.

V.M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Betulaceae

Alnus acuminata

Alizo, cerezo, chaquiro

Es un árbol que crece a una tasa media, alcanzando aproximadamente 30 m en altitud y 40 cm de DN. El tronco es recto con corteza suave y las ramas comienzan a los 2 m. La copa es oval, de follaje brillante, verde pálido; las hojas tienen 8 cm, alternadas con márgenes aserrados y la parte inferior de color verde claro. Prospera naturalmente en suelos de origen volcánico, o de capas de arena y cenizas volcánicas. Requiere suelos de un contenido alto y constante de humedad, y prefiere suelos con texturas ligeras que son ácidos y humíferos. Prefiere suelos profundos, bien drenados que son fangosos o fango-arcillosos, de orígenes aluviales o volcánicos, sin embargo, puede crecer en suelos pobres desde grava hasta arena o arcilla. La especie crece naturalmente a una temperatura promedio anual de 7 a 18°C, y puede soportar heladas ligeras. Crece naturalmente cerca de ríos y arroyos, en senderos con luz y humedad adecuados (Lamprecht, 1990; Venegas, 1971), y en lugares con precipitación anual varía de 1000 a 2500 mm, entre 2 y 5 meses de sequía. En Colombia, *A. jorullensis* crece en elevaciones entre 1000 y 3500 m. Se encuentra en formaciones vegetales de bosques bajos y secos (bs-MB), bosques montañosos húmedos (bh-M), bosques montañosos muy húmedos (bmh-M) y bosques montañosos pluviales (bp-M) (Falla y Cia, 1973).

La madera es moderadamente resistente al doblado y compresión. Tiene una excelente trabajabilidad para su buen acabado, y se usa para la construcción de muebles, cajones, gabinetes, puertas, ventanas, lápices, palillos y cerillos. Debido a que tiene un volumen alto en relación con su bajo peso, la madera es usada como viruta, en la industria de construcción de laminados. Tradicionalmente se usa como leña y carbón. Un uso potencial es la producción de listones, para moldes y como arco para concreto; en cajas ligeras para empaquetado y moldeado de productos no expuestos a humedad excesiva, y para la producción de triplay contrachapado. Si es tratada puede usarse para estacas largas, postes y pilotes. Se usa en la construcción como elemento estructural, sólo puede soportar pesos ligeros. La corteza es usada como fuente de taninos para curtidos y para la obtención de pigmentos de color amarillo y crema. De las hojas se obtiene un

pigmento amarillo y verde. Finalmente el árbol es usado en actividades agroforestales (Lamprecht, 1990).

Las flores son de color crema. La flor masculina (7 cm) y femenina (1 cm) están separadas pero en un mismo árbol. El fruto es pequeño y grisáceo y en forma de cono o piña, de 1.5 cm de diámetro. Cada fruto contiene varias semillas. Las semillas viables alcanzan un promedio de 457,599/Kg. Las semillas se pueden almacenar en envases herméticos a 4°C, por cortos períodos.

No se requiere de tratamientos pregerminativos. Sin embargo, las semillas pueden colocarse en un envase con arena húmeda y dejar que la humedad suba a 5% en el refrigerador o cuarto húmedo por 10 días. La germinación en el laboratorio se da entre 6 y 29 días, mientras que en el campo es más lenta.

En los viveros se pueden obtener de 20,000 a 70,000 plántulas/Kg de semillas. El sustrato recomendado está compuesto de dos partes de arena y una parte de tierra, el cual debe ser desinfectado antes de plantar las semillas. Éstas deben ser plantadas lo suficientemente profundo que prevenga ser descubiertas con el riego, pero no deben estar muy incrustadas. Deben estar bien protegidas del viento y cambios de temperatura, preferiblemente con cubiertas de plástico protector o malla-sombra. Las plántulas se transplantan cuando tienen 5 cm de altura (Trujillo, 1983; Velez, 1971).

La propagación se puede hacer por medio de plántulas o por cortes del tallo. Las semillas deben ser plantadas en camas de crecimiento a 5 mm de profundidad y 2 cm de separación entre unas y otras, entre líneas de 10 cm cada una. Estas se cubren con una ligera capa de paja y se riegan dos veces al día. La plántula se transplanta cuando alcanza una altura de 20 cm. El sustrato recomendado es un suelo orgánico muy fino o musgo, para cubrir la semilla. debe ser micorrizado, a través de la inoculación del hongo *Actinomyces albil*. El sustrato recomendado para cubrir las semillas debe ser con un suelo muy fino, orgánico, o musgo. Como sustrato se utiliza tierra y arena en una proporción de 1:1, bien tamizado. La densidad de siembra es de 1,000 a 2,000 plántulas/m². El transplante debe de

Especies A

hacerse 1 mes después de que inicia la germinación, cuando el primer par de hojas verdaderas se desarrolla completamente. Debe proveerse de sombra a las especies transplantadas. Cuando se usa la propagación vegetativa, el corte del tallo debe de ser biselado a ambos extremos y colocado en un medio húmedo, produciéndose de esta manera, una tasa alta de enraizamiento. La especie es también fácil de propagar a partir de brotes aéreos (Venegas, 1971).

El sitio de plantación debe ser preparado de forma apropiada (suelo suelto), a fin de remover malezas y controlar las hormigas defoliantes. Las plántulas deben ser plantadas en el campo entre los 6 y 9 meses después de la germinación, cuando tienen entre 15 y 40 cm de altura. También se pueden plantar estacas, donde el tallo se corta a 10 cm y las raíces se podan hasta los 25 cm, desde el cuello de la raíz, dejando el material vegetativo más resistente a sequías. La densidad de plantación varía de 4,400 árboles/ha, hasta menos de 500 árboles/ha, cuando están asociados a pasturas. Los principales factores limitantes del crecimiento durante la etapa de vivero son la maleza, hormigas defoliadoras y ataques de hongos. El factor limitante para el establecimiento es la humedad, tanto en el suelo como el ambiente.

Anacardium excelsum (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels

L.A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Anacardiaceae

Anacardia rhinocarpus D.C., *Rhinocarpus excelsa* Bert. & Balb.

Espavé, espavé acanju, espavel, espavel amarillo, espavel rosado, rabito, wild cashew

Es muy común en las cuencas del Atlántico y Pacífico, desde Guatemala hasta el norte de Sudamérica incluyendo Las Guyanas. A menudo domina en las planicies inundadas y bosques de galerías (Zamora, 1993).

Crece a una tasa media (González, 1980) desde 45 m en altura y 3 m de DN. Este árbol tiene un tronco erecto, copa densa y redondeada y corteza pardo-grisácea que es escalada o lisa, y muestra cicatrices de las hojas. Las hojas son simples, alternadas, relativamente grandes, sin estípulas, ovadas-oblongas y redondeadas en el ápice. Son de 15 a 35 cm de largo, y de 5 a 15 cm de ancho, glabras y coriáceas en textura. Las venas secundarias son prominentes en la superficie baja y normalmente localizadas al final de las ramas. Muchos de los árboles pierden las hojas por un corto período durante noviembre y diciembre, y aparece nuevo follaje repentinamente a principios de enero (Allen, 1956). Crece en una amplia variedad de suelos y condiciones climáticas, desde las tierras bajas en ambas costas, hasta los 900 m, y árboles se han encontrado bien desarrollados a alturas de hasta 1200 m.

La madera de esta especie es moderadamente ligera con una gravedad específica de 0.38. Carpio (1992) reportó que en madera secada al aire, la albura es rosada y el duramen varía de pardo a pardo rojizo. La madera tiene un grano fino, textura áspera y un persistente olor similar al cuero. La madera se seca bien sin mayores defectos, de fácil trabajabilidad y naturalmente durable. La madera acepta preservativos para protegerla contra el ataque de termitas y hongos. Es usada generalmente en la construcción y carpintería y para instrumentos de madera, muebles, triplay, charolas, cajas y moldes de concreto. Sin embargo, los aserraderos se quejan de que la madera tiende a aserrarse astillada y es difícil de conseguir un acabado suave (Allen, 1956). Las nueces crudas son tóxicas, pero se han reportado como comestibles si se tuestan. En Panamá la corteza macerada se usa ocasionalmente como cebo para pescar (Allen, 1956).

Después de la súbita floración en enero, las pequeñas flores blancas aparecen hasta abril, de color verde claro a blanco, grandes y en panículas terminales (Jimenez *et al.*, 1996). Al envejecer, las flores cambian a un color rosado y adquieren una fragancia similar al clavel, el cual permea

en el bosque (Allen, 1956). La fruta es una drupa en forma de riñón, de 2.5 a 3.5 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho, la cual se madura desde marzo hasta mayo. Los frutos maduran completamente a los 3 meses, después de la floración (observación personal). Una vez que los frutos se caen al suelo, las semillas germinan casi inmediatamente, si la condición del suelo es de buena humedad. La parte carnosa del fruto es transportada por los murciélagos a sus lugares de alimentación, donde dejan caer las semillas enteras (Janzen, 1991). Los loros que se alimentan de la fruta madura dispersan las semillas de una manera similar (observación personal).

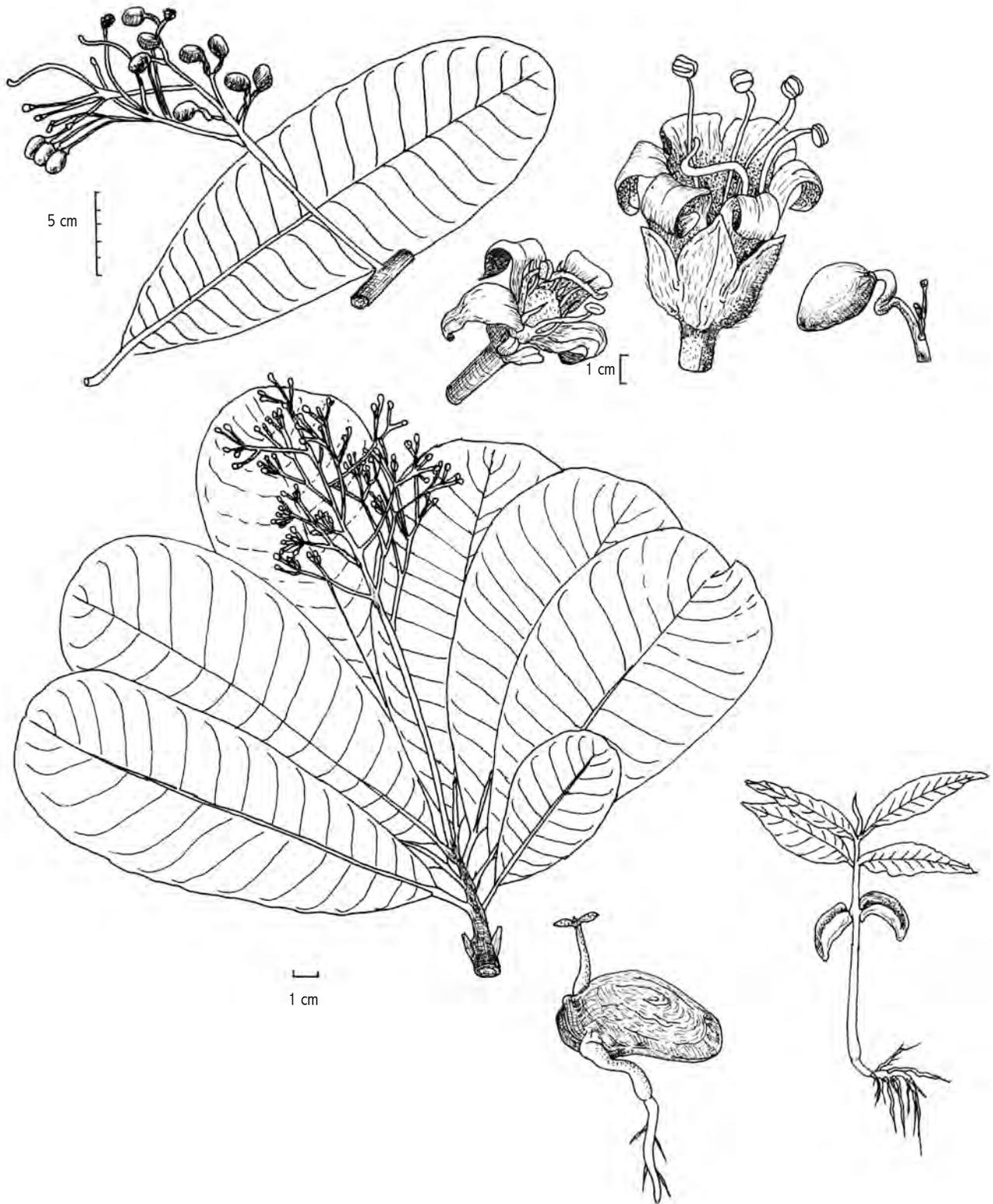
Los frutos recolectados del suelo contienen una semilla cada uno, la cual no puede ser separada del pericarpio. A pesar de que las semillas de esta especie tienen baja viabilidad, ésta se puede extender hasta por 60 días almacenándolas en bolsas plásticas en el refrigerador, a 6°C (Trujillo, 1996a).

Pretratamiento con remojo en agua hirviendo por 10 minutos o 12 horas en agua, a temperatura ambiente, incrementa la germinación. Ésta ocurre aparentemente en 20 días (observación personal). Las plántulas son tolerantes a la sombra durante las primeras etapas de su desarrollo, en las etapas subsecuentes necesitan más luz para la supervivencia y crecimiento. Debido a la depredación de insectos, a las enfermedades causadas por hongos y pobres condiciones ambientales, la supervivencia de las plántulas es muy baja.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Little y Wadsworth (1964) indicaron que las flores de *A. occidentale* L. "Cashew", una especie relacionada muy estrechamente con *A. excelsa* (Jack) Jacobs, son atractivas a las abejas; por lo que es posible esto sea cierto para esta especie. Las flores pequeñas e inconspicuas de *A. excelsum* son un tipo común en muchos árboles tropicales, con una biología reproductiva casi desconocida (Janzen, 1991). El árbol produce una resina que causa reacciones alérgicas a algunas personas.

Species A



Anacardium excelsum (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels

Andira inermis (W. Wright) Kunth ex DC.

W.A. MARÍN Y E.M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica.

Familia: Fabaceae

Andira jamaicensis (W. Wright) Urb. (Symbolae Antillarum 4 (2): 298; 1905); *Geoffraea inermis* (W. Wright) W. Wright (London Medical Journal 8:256; 1787); *Geoffraea jamaicensis* W. Wright (Philosophical Transactions of Royal Society of London 62:512; 1777); *Geoffraea jamaicensis* var. *inermis* W. Wright (Philosophical Transactions of the Royal Society of London 67:512; 1778)

Acapúrana, acatrus, akoelie kiererle, akoelie tjerere, almendro de montaña, almendro de río, almendro macho, almendro montés, almendro real, andirá jareua, andirá uchy, angelica, angelim, angelim do igapo, angelim morcegueira, angelim rana, angelin, angelino, aracuhy, arenillo, avineira, barbosquillo, bastard cabbage, bat seed, black blossom berry, bois palmiste, cabbage-bark, carbón, carne asada, chaperno, chigo, chirai, cocú, congo, cornwood, cuartololoti, cuilimbuca, cujía, camarurana, gallina, iximche, jacarandá morcega, kabbes, koeraro, koeraro talaboe, koraro, kuraru, lombricero, lombrigueira, maats, macallo, macayo, majaua, moca, moca colorada, morcegueira, pacay, palo de seca, partridge wood, peloto, pheasant wood, pilón, purga, quinillo dorado, quira, red cabbage tree, redietjabesi, rere erepare, rode kabbes, Saint Martin, Saint Martin rouge, Sapupira da varzea, uchy-rana, vreemoesoehoedoe, wild olive, wormwood, yaba, yaba amarilla, yaba colorada, yabo, yava, zwarte kabbes (Record y Hess, 1949).

Se encuentra en las tierras bajas del sur de México, Belice, Centroamérica, Las Indias Occidentales, el norte de América del Sur y Brasil. La especie fue introducida y cultivada en el oeste de África (Adams, 1972; Brako y Zarucchi, 1993; Croat, 1978; Howard, 1988; Whitmore y Hartshorn, 1969).

Es un árbol de rápido crecimiento, perenne, de talla media que alcanza de 10 a 35 m de altura y 1.70 m de DN. Tiene un tronco recto, mayormente sin contrafuertes (Salas, 1993). El árbol tiene una copa densa y redondeada, las ramillas son ligeramente pilosas y glabras. Las ramas jóvenes son redondas, pardas y puberosas. Las corteza externa es rasgada y gris oscura o parda, mientras que la corteza interna es ligeramente pardo-rosácea, tiene textura áspera con fisuras longitudinales profundas. La corteza se exfolia en placas largas de olor desagradable (Croat, 1978; Whitmore y Harshorn, 1969). Las hojas son alternas, imparipinnadas y generalmente glabras, de 7 a 17 pares de foliolos opuestos, de base redondeada u oblonga; los foliolos son subcoriáceos con peciolulos de 5 mm de largo y venas oscuras. La hoja es verde brillante adaxialmente y verde opaca abaxialmente. Las estípulas son libres, prominentes, delgadas, y lineal-subuladas, de 1 a 2 cm de largo y caduceas (Whitmore y Harshorn, 1969). La especie es riparia y crece mejor en las tierras bajas que están periódicamente inundadas. Crece a elevaciones fluctuando entre 0 y 400 m, y donde la temperatura varía de 28 a 35°C, y la precipitación anual es de 2500 a 6500 mm. Se puede encontrar en bosques primarios y secundarios con suelos aluviales, ácidos-arcillosos o arenosos.

La madera es fuerte, dura y pesada. La albura es delgada y de color pardo claro a amarillo grisáceo, y usualmente claramente demarcada; el duramen es amarillo-pardo a pardo-rojizo (Chudnoff, 1984). El promedio de gravedad específica (volumen verde/peso seco) es de 0.64. El peso verde es de 1,140 kg/m³ (76% de contenido de humedad) (Llach, 1971b). La textura de la madera es gruesa, con granos moderadamente irregulares y un bajo lustre sin sabor u olor distintivos, cuando está seca. Bandas de parénquima de color claro le dan una figura distintiva. Durante las primeras etapas de secado, la albura es susceptible a la decoloración por hongos de mancha azul. Tiene una contracción radial (verde, secado al horno) de 4.6% y una contracción tangencial de 9.8%; el volumen de contracción es de 12.5%. *A. inermis* tiene valores superiores en módulos de ruptura (1,470 Kg/cm²), módulo de elasticidad (186 Kg/cm² por 1000), carga máxima (13.4 m x kg/cm³) y dureza de (655 a 822 Kg) (Llach, 1979b). Es fácil de trabajar, aserrar y cortar; pero es difícil de obtener una superficie suave debido a las bandas alternas de parénquima suave y duro. La madera se pule y barniza bien después del preservado. El duramen es resistente al ataque de hongos y moderadamente resistente a las termitas de la madera seca. La madera se usa para la construcción pesada, marcos, construcción de exteriores, torneado, muebles, gabinetes, parquet y enchapado decorativo (Chudnoff, 1984). Las semillas y la corteza son ricas en el alcaloide andirina (García, 1974). La corteza se usa en el Amazonas brasileño como purgativo y vermífugo; es tóxico en grandes dosis (Schultes y Raffauf, 1990). Las semillas frescas son tóxicas y no pueden comerse. Se usan como antihelmítico para inducir el vómito (Schultes y

Especies A

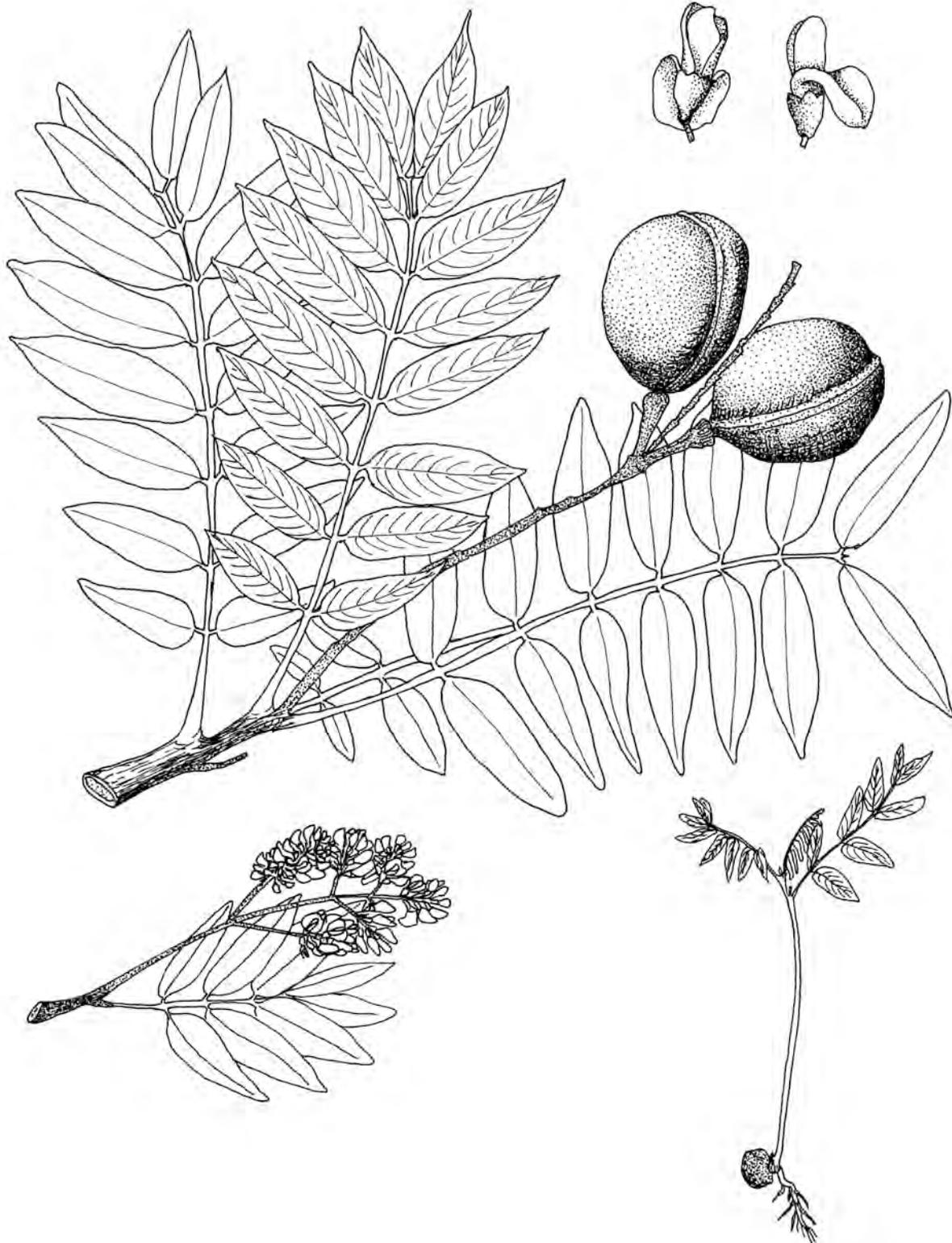
Raffauf, 1990). El árbol tiene una buena forma y flores hermosas que se usan ornamentalmente.

Las flores y los frutos se observan de febrero a mayo, con la mayoría de los frutos madurando en septiembre y octubre. Una segunda producción de flores puede ocurrir en octubre, con frutos madurando en enero y febrero (Croat, 1978). Las flores se agrupan en panículas terminales de 15 a 30 cm de largo, cada una con numerosas flores rosadas o púrpuras. El cáliz es campanulado, en forma de cinco dientes cortos y 3 mm de largo. La corolla es grande y tiene un estandarte subobocular; las alas son casi rectas, oblongas, obtusas y libres; la quilla es similar a las alas. El estamen vexilar es libre o raramente connado con los otros formando una vaina; las anteras son versátiles. El ovario es estipitado y raramente subsésil con un óvulo. El estilo es corto y curvado y el estigma es pequeño. La especie es un polinizador cruzado obligatorio, ya que es auto incompatible (Croat, 1978). El fruto es verde, con una cámara estipitada oval y subglobosa, de 2 a 4 cm de largo con una semilla. El fruto tiene un exocarpo coriáceo, el mesocarpo es carnoso y endocarpo lígneo (Polak, 1992). La semilla es de aproximadamente 2 cm en diámetro y la dispersión de los frutos es sinzoocoria. Los murciélagos y roedores se han reportado como agentes dispersantes (Mabberley, 1997; Van Roosmalen, 1985).

Los frutos se recolectan del suelo debajo de los árboles. Las semillas se separan del mesocarpo carnoso. La separación de estos tejidos se hace con un cuchillo afilado tan pronto como la fruta es recolectada, para evitar daños causados por curculiónidos (*Cleogonus* sp.) y hongos. Rodeadas de un endocarpo leñoso, las semillas se remojan en agua corriente por 24 h y luego se siembran en camas de crecimiento en invernadero. Las semillas muestran conducta recalcitrante y no pueden ser almacenadas.

La germinación es hipógea y las plántulas criptocotilar. Las semillas germinan de 20 a 25 días. La germinación es de aproximadamente 60 a 70%.

Las semillas se siembran directamente en suelo y arena. Una vez establecidas, las plántulas crecen vigorosamente. Estas no son susceptibles al ataque de insectos. Plántulas a raíz desnuda pueden ser llevadas a campo entre 3 y 5 meses después de su siembra. *A. inermis* ha sido plantada en parcelas experimentales a una distancia de 3 por 3 m. Árboles jóvenes trasplantados en otros sitios crecen lentamente durante el primer año; sus hojas no se marchitan.



Andira inermis (W. Wright) Kunth ex DC

Página en Blanco

Anthocephalus chinensis (Lam.) Rich. Ex Walp.

M.K. HOSSAIN Y M.Z.U. NIZAM

Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales
Universidad de Chittagong, Bangladesh

Familia: Rubiaceae

Anthocephalus indicus A. Rich., *Nauclea cadamba* Roxb.; *Saarocephalus cadamba* Kurz;
Anthocephalus cadamba Miq.

Atta vanji, kadaga, kadam, kadambe, kadambo, kaddavailo, kadwal, kalem pagem, kalempajan, katoam bangkal, lurambo, manlettan-she, maw, roghu, sanko, velli kadambu (Troup, 1921; Gamble, 1922; Chudnoff, 1984)

Crece en los trechos del sub Himalaya a latitudes entre 9° S hasta los 27° N. La especie se distribuye desde Nepal al este, hasta Bangladesh, India (provincia de Assam y distrito de Chotanagpur en la provincia de Bihar, Myanmar (Burma), Sri Lanka y Las Filipinas, Indonesia y Papua, Nueva Guinea (Whitmore, 1984).

Es un árbol grande, deciduo (o algunas veces perenne), de rápido crecimiento y ramas extendidas (Troup, 1921; Zabala, 1990a). Bajo condiciones normales alcanza 17.67 m de altura y 25.3 cm de DN a los nueve años. Un árbol maduro puede alcanzar una altura de 20 a 30 m y de 50 a 100 cm de DN. La copa es abierta, redonda y tiene ramas que se doblan hacia abajo. El tronco es recto, más o menos cilíndrico, sin contrafuertes y más o menos regular. La corteza es delgada y ligeramente áspera, de grisácea a pardo claro (Zabala, 1990a), y suave en los árboles jóvenes. Se torna oscura y con fisuras longitudinales en árboles viejos y exfolia pequeñas placas rectangulares que son amarillo parda en la parte interna (Troup, 1921). Las hojas son simples, opuestas, de 12 a 25 cm por 5 a 10 cm, ovadas, elípticas-oblongas, brillantes, coriáceas, glabras en la parte superior y pubescentes en la inferior (Brandis, 1921; Zabala, 1990a). Los árboles pierden las hojas por completo o casi completamente durante la estación calurosa.

Crece en suelo húmedo, regiones cálidas y frecuentemente en suelos aluviales, cerca de los ríos y en áreas pantanosas (Troup, 1921). En Bangladesh es un árbol en los bosques húmedos, descíduos y perennes, de Sylhet y Chittagong, y también se presentan alrededor de los canales y áreas pantanosas. Esta especie de hojas anchas tiene altos requerimientos de nutrientes, y no crece bien en suelos pobres aún cuando las condiciones físicas del suelo son buenas y la producción de raíces no está impedida (Evans, 1982). Crece mejor en lugares de suelos profundos, húmedos y aluviales, regularmente en bosques secundarios a lo largo de la rivera de los ríos (Chudnoff, 1984). Puede ser plantada a lo largo de ríos y bancos de canales, y la parte baja de las carreteras (Alam *et al.*, 1991). El crecimiento es pobre en áreas compactas y con pobre drenaje; tampoco se desarrolla bien en áreas

secas (Zabala, 1990a). Los suelos de textura media, neutros o ácidos son apropiados para *A. chinensis*. Son necesarios suelos húmedos y con buen drenaje. Crece a elevaciones de 0 a 1300 m, donde la precipitación media anual es de 1,300 a 1400 mm y tolera 3 meses de estación seca, donde la temperatura media máxima es de 24 a 34 °C, la temperatura media mínima es de 16 a 26 °C y una temperatura media anual de 20 a 32 °C. Es sensible a las heladas y en su condición natural, la especie crece a temperaturas entre 25 y 35 °C, y crece mejor donde la precipitación anual es de 1440 a 5080 mm (Zabala, 1990a).

La madera es de blanca a amarillo-blancuzca o blanco-cremosa, con sombras oscuras en la superficie longitudinal, a menudo con manchas grisáceas de hongos. Es moderadamente dura y pesada (gravedad específica de 0.40 y valor calórico de 4,800), de granos rectos, relativamente lustrosos y de textura media-gruesa. Los poros son grandes, ovalados, elongados, subdivididos (a veces en líneas radiales cortas) y escasos. Los rayos medulares son finos, numerosos, cercanos unos de otros y doblados hacia fuera tocando los poros (Gamble, 1922). La madera es usada para la construcción de cajas de fósforos, cajas de té, bobinas, triplay, enchapados, cajones y muebles (Chudnoff, 1984; Zabala, 1990a). Los troncos son usados para construir canoas, estructuras de techos y construcciones ligeras (Alam *et al.*, 1991). También se usa en juntas (Gamble, 1922). La albura de *A. chinensis* es considerada pobre para virtutas y contrachapados (Kamil y Serwandi, 1975).

El árbol florece de mayo a julio. La flor es amarilla y terminal, de 3.8 a 5.1 cm en diámetro y tiene una cabeza simple, con pedúnculos de 2.54 a 3.8 cm, corola glabra, lóbulos erectos y cáliz lobulado, persistente y oblongo. Los frutos pequeños de flores individuales están insertos en una masa carnosa la cual forma un fruto compuesto, y en su madurez se torna amarillento-pardosa (Evans, 1982). La fruta carnosa madura se cae en enero y febrero (Zabala, 1990a). El ganado, aves y otros animales consumen las frutas y subsecuentemente dispersan las semillas. Con las lluvias tempranas que preceden los monsoones, las semillas

Especies A

se aglomeran en pilas junto con el cieno, y germinan en masas densas al comienzo de la estación lluviosa.

Los frutos se recolectan en agosto y septiembre (Choudhury, 1975). Se recolectan manualmente de plantas o del suelo. Las correas de seguridad, escaleras, podadoras con extensiones, tijeras podadoras, serruchos y bolsas se usan en la recolección de los frutos. Después de la recolecta, los frutos se dejan madurar (Pollard, 1969). Se colocan en áreas protegidas, no debajo de los árboles donde pueden ser consumidos por las hormigas blancas. Los frutos se secan al sol para poder remover la parte carnosa de forma manual o mecánica, se remojan en agua hasta que la pulpa se pudra, o se maceran en papel periódico y luego se secan en un lugar cálido (Zabala, 1990a). Las semillas alcanzan un promedio de 18,000,000 a 26,000,000 por kg (Whitmore, 1984). Las semillas tienen varios años de latencia (Fox, 1972) y pueden ser almacenadas satisfactoriamente en envases herméticos o casi herméticos, en un cuarto oscuro bajo condiciones secas (Zabala, 1990a).

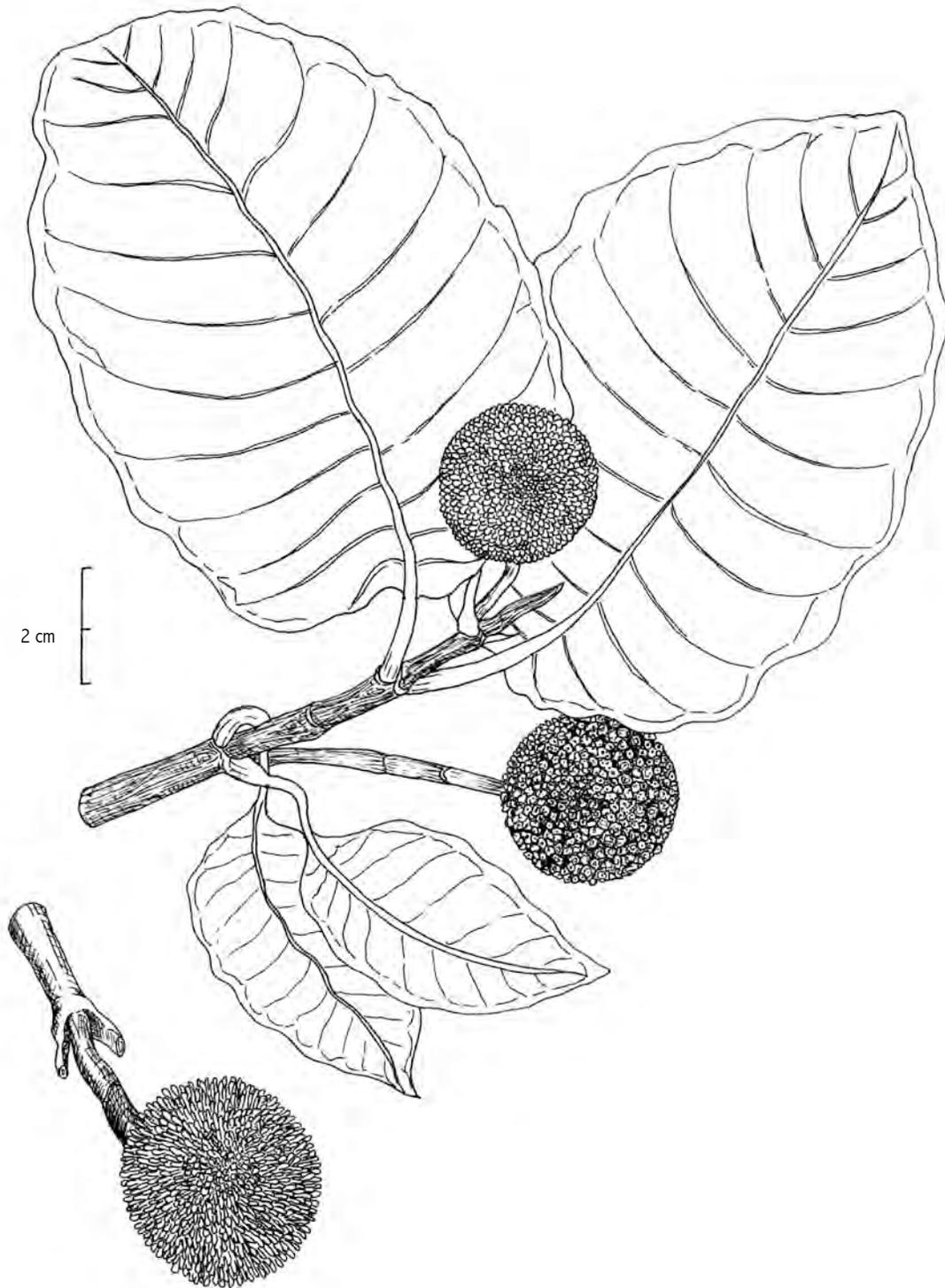
La germinación es epigea. Las semillas germinan entre 8 y 22 días. Las semillas frescas germinan en un 90% y disminuyen a un 5% a los 13 meses (Zabala, 1990a). Las semillas viejas germinan mejor a pleno sol y las frescas bajo sombra (Whitmore, 1984). Cajas con semillas son colocadas a la sombra. Después de 3 a 4 semanas, las plántulas alcanzan 2.5 cm de altura y presentan de 2 a 3 pares de hojas verdaderas. Estas plántulas se extraen con un terrón pequeño rodeando las raíces y se colocan en macetas plásticas en donde se dejan fortalecer con un 30% de sombra (Zabala, 1990a). Durante la etapa inicial, las plantas requieren de sombra ligera y protección del sol, y requerirán más luz conforme van creciendo (Zabala, 1990a). Las plántulas crecen en sombra y comienzan a tornarse hacia la luz. Las plántulas deben de protegerse de lluvias fuertes. Después de trasplantarse, es posible un 95% de supervivencia (Pollard, 1969). Las plántulas jóvenes trasplantadas deben recibir un cuidado intensivo. Después de 6 meses, cuando las plántulas alcanzan 30 cm de alto, se establecen en el campo al inicio de la estación lluviosa, con un espaciamiento de 2 x 2 m (Zabala, 1990a). El entresacado mecánico puede ser requerido a los 8 años. En Bangladesh, cuatro, tres y dos deshierbes se hacen el primer, segundo y tercer año respectivamente (Choudhury y Choudhury, 1983). Los árboles jóvenes están sujetos a daños causados por ganado y venados (Troup, 1921).

Como árbol de plantaciones, *A. chinensis* puede ser plantado con especies leguminosas como *Paraserianthes falcataria* (L.) I.C. Nielsen, *Albizia chinensis* (Osbeck) Merr., y *A. lebbbeck* (Zabala, 1990a). La propagación vegetativa mediante los brotes o tala es utilizada para esta especie. Raramente requiere ser podado (Evans, 1982). Presenta crecimiento rápido, intolerancia a la sombra en los trópicos (Evans, 1982). En Filipinas, el crecimiento de *A. chinensis* ha mejorado cuando se planta de manera intercalada en plantaciones con leguminosa *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Evans, 1982).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Durante la germinación, la radícula emerge y el hipocótilo se elonga, llevando los cotiledones encerrados en la testa hasta encima del suelo. La testa usualmente se adhiere a uno de los cotiledones por algún tiempo antes de caer al suelo (Troup, 1921).

La muerte súbita es un problema severo en Costa Rica. Ocurre a menudo y los síntomas son los típicos de infección en las raíces. Los árboles afectados muestran cambios en el tinte de la albura, distribuyéndose de las raíces hacia arriba (Gibson y Nyland, 1977). Las poblaciones silvestres en Sabah tienen una baja población de plagas (Thapa, 1971), pero en rodales densos son susceptibles a ataques por orugas y polillas *Arthroschista hilaralis* (Pyralidae) (Mastan, 1969). *Margaronia hilaralis* es una plaga común de insectos, enrollador de las hojas para *A. chinensis* en Malasia. Este insecto puede ser controlado atomizándolo con 0.051 B.H.C. en agua (Thapa, 1970). La larva de *Mecistocerus* sp. se alimenta en las depresiones elípticas, las cuales se encuentran en el medio de la albura y la corteza interna. Este gusano come e irregularmente forma galerías longitudinales en el floema y la albura (Stebbling, 1914).



Anthocephalus chinensis (Lam.) Rich. Ex Walp.

Página en Blanco

Apeiba aspera Aubl.

V.M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Tiliaceae

Sin sinónimos

Corcho, guásimo blanco, peinemico, peinemono

Es un árbol de crecimiento rápido que puede alcanzar hasta 20 m de altura y 30 cm de DN. Tiene una vara angular, gris-verdosa. La corteza es delgada o de grosor medio, y se desprende irregularmente durante el año. Las hojas son simples y alternadas con estípulas; la parte posterior es mucho más pálida que la superior; ambas superficies son glabras cuando son jóvenes. El árbol requiere suelos profundos con drenaje moderado. Sin embargo, tolera bien lugares húmedos, prefiriendo suelos arcillosos o ligeramente arcilloso y puede soportar suelos ácidos con baja fertilidad y en topografías montañosas o planas. Crece a elevaciones desde el nivel del mar a los 500 m, con una precipitación anual fluctuando entre 2000 y 8000 mm. *Apeiba aspera* tolera un rango de temperatura mínima de 24 °C hasta una máxima de 30 °C, con un promedio anual de 28 °C (Rodríguez, 1988). Se encuentra en las siguientes formaciones vegetales: Bosques tropicales muy húmedo (bmh-T), bosque tropical húmedo (bh-T) y bosque tropical pluvial (bp-T) (Venegas, 1978). No tolera ataques de parásitos (Lorantaceae). Es susceptible a sequías prolongadas y suelos con exceso de drenaje.

La madera es ligera y suave y endurece después del secado al aire. Es de color crema claro hasta grisácea y ocasionalmente con tonos rosados. Su baja densidad la hacen apropiada para divisiones, paneles acústicos, alas o listones para puertas. Se usa principalmente para terminados decorativos en el interior de casas y edificios. Adicionalmente, se ha usado en la fabricación de puertas, ventanas, zoclos, techos y en construcciones ligeras.

Las flores de tamaño medio son amarillas y nacen en inflorescencias en hojas opuestas. Los frutos son cápsulas planas, negras cuando maduran, con espinas rígidas y ligeramente afiladas. Las semillas son negras, pequeñas y abundantes. Las semillas viables alcanzan un promedio de 37,018/kg. Las semillas se pueden almacenar por un año en envases herméticos con un contenido de humedad de un 10% a 4 °C.

El tratamiento apropiado de pregerminación consiste de lijado con papel de lija hasta que la semilla pierde su brillo natural y se nota completamente porosa. Un tratamiento de pregerminación secundario consiste de sumergir las semillas en ácido sulfúrico a una concentración del 95%

por 40 a 70 minutos (Montero y Estevez, 1983; Trujillo, 1996). La germinación en los laboratorios se gesta entre los 7 y 28 días.

Alrededor de 20,000 plántulas se obtienen de 1 Kg de semillas en el vivero. *Apeiba aspera* produce abundantes semillas y es fácil de manejar en el vivero. El sustrato debe de estar compuesto de dos partes de arena y una parte de tierra, el cual debe desinfectarse antes de que las semillas sean sembradas. Las semillas deben cubrirse bien para evitar que se desentierren con el riego, pero no deben estar muy profundas. La especie se puede reproducir asexualmente (a través de cortes de los tallos), pero no se ha elaborado el estándar para la instrumentación de esta técnica.

La maleza debe removerse antes de plantar en el campo. La especie tolera la sombra pero crece mejor a pleno sol. Al momento de plantar, cada árbol debe fertilizarse con 40g de NPK en formulación triple 15. Este tratamiento incrementa la tasa de supervivencia y el crecimiento inicial. La distancia de plantado debe de ser apropiada para permitir el desarrollo del diámetro del árbol y reducir el entramado. Se recomiendan distancias de 3 por 3 m, o de 4 por 4 m.

Especies A



Apeiba aspera Aubl.

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze

PETER LAHARRAGUE

Ingeniero Agrónomo
Misiones, Buenos Aires, Argentina

Familia: Araucariaceae

Araucaria brasiliensis, *Columba angustifolia*

Araucaria, curiy, pinheiro do Brasil, pino del Paraguay, pino Misionero, pino Paraná

Crece en bosques subtropicales en asociación latifoliadas perennes y deciduas. En rodales naturales la especie crece entre 19°15' S y 31°30' S; 41° 20' O y 54° O. En Brasil cubre los estados de Río Grande del Sur, Santa Catarina, Minas Gerais y Paraná; en Argentina, la provincia noreste de Misiones. La especie crece raramente en Paraguay.

Es un árbol perenne de rápido crecimiento, que alcanza de 35 a 50 m de altura y de 1.5 a 2 m de DN en rodales naturales. Los árboles jóvenes tienen una copa piramidal similar a un paraguas cerrado. En árboles adultos, las ramas inferiores se separan por abscisión dándole al árbol la apariencia de un paraguas abierto, con el extremo de las ramas doblándose hacia abajo. La especie crece en una variedad de suelos: pobres derivados de arenisca y suelos ricos derivados de basalto. Los últimos son lateríticos, profundos y permeables, con un pH ácido. Se encuentran a elevaciones entre 300 y 2000 m y precipitación anual de 1250 a 2450 mm. En rodales naturales el clima es ligero con temperaturas entre los 10 y 21°C, y heladas ocurren entre 10 y 25 días anualmente. *Araucaria angustifolia* puede alcanzar los 300 años.

Las semillas recolectadas en diferentes plantaciones y sitios geográficos han producido significativo crecimiento en variabilidad en las plantaciones. Los ecotipos o razas geográficas pueden ser identificadas (Fahler, 1981; Gurgel, 1973). Ensayos de hibridación en laboratorio de *A. angustifolia* y *A. araucana* (Mol.) Koch se han conducido sin ningún resultado práctico desde el punto de vista comercial (Tesdauff, 1969).

La madera es suave, con un color amarillo-cremoso; la madera del centro se torna oscura al cortarse y carece de canales resiníferos. Se usa para triplay, travesaños, vigas estructurales, molduras y pulpa. Las semillas son comestibles y los nativos las recolectan con este propósito. La repoblación comercial de rodales puros han producido buenos resultados en crecimiento de hasta 35 m³/ha/año, en los suelos rojos y profundos de Misiones, Argentina.

Floración generalmente se da entre agosto y septiembre. Los conos maduran de 20 a 22 meses después, entre mayo y junio y caen entre junio y julio. Los estróbilos

masculinos y femeninos usualmente nacen en diferentes árboles, pero a veces aparecen en ramas separadas de un mismo árbol. El estróbilo masculino es denso, cilíndrico, de 8 a 20 cm de longitud y 3 cm de ancho. Los conos son más anchos con una circunferencia de 30 a 50 cm; cada semilla pesa de 6 a 7 g. Un solo árbol puede producir entre 50 y 80 Kg de semillas. El promedio de semillas es de 190/Kg.

Las semillas de *Araucaria angustifolia* se clasifican por flotación en agua. Las semillas que flotan se descartan. Estas semillas pueden haberse recogido de árboles jóvenes o rodales con excesiva sombra. Estas semillas pueden ser viables, pero generalmente su promedio de germinación es menor que las semillas pesadas. El promedio de germinación es de 80%, con viabilidad de 6 a 7 meses. La viabilidad decrece después de la cosecha, pero las semillas refrigeradas entre 3 y 4 °C, pueden mantener su viabilidad por más de un año. Las semillas también pueden ser clasificadas por su tamaño (longitud del embrión sin bráctea): semillas grandes de más de 45 mm, medias de 45 a 35 mm y pequeñas menores a 35 mm. Dosecientos días después de la germinación, las plántulas producidas de semillas grandes alcanzaron un 30% más de altura, que las de semillas pequeñas. La tasa de germinación de semillas grandes durante los primeros 30 días fue de 50% más alta, que las semillas pequeñas.

Las semillas pueden pregerminar si se colocan en capas con una malla-sombra. Entre 20 y 30 días las plántulas emergentes deben de transplantarse a macetas. Las plántulas pueden establecerse en campo en un año. Las semillas de *Araucaria angustifolia* puede ser sembradas directamente en terreno preparado previamente. Se ha experimentado con varias posiciones de siembra: vertical, inclinadas y horizontal; siendo la última la más favorable para la germinación. Las plántulas deben ser protegidas de quemaduras del sol con una malla. En los años recientes, las plantas producidas en contenedor en los viveros, se han usado extensivamente para la reforestación.

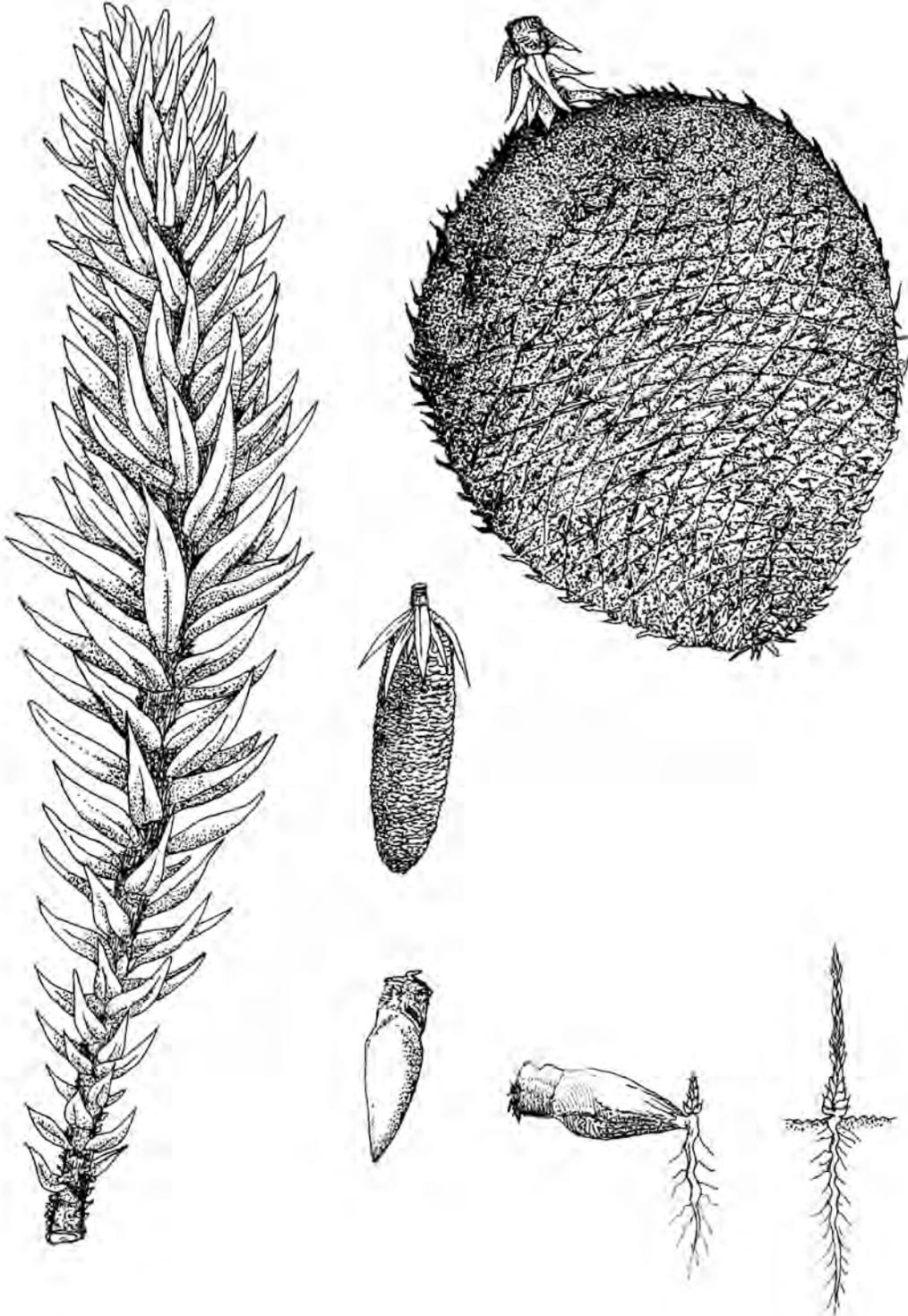
INFORMACIÓN ADICIONAL

Araucaria angustifolia puede ser plantada en su área natural de distribución, teniendo en consideración que el suelo sea profundizado y el nivel freático no es superficial. A

Especies A

altas latitudes en este caso 38 ° S, *A. angustifolia* florece y frutifica prolíficamente a los 15 años. La producción de conos es casi constante y la regeneración es abundante. Sin embargo, la especie crece más lentamente en regiones

fuera de su ámbito natural. Las plantaciones deben ser consideradas solo con fines ornamentales o de sombra y no para la producción de madera.



***Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze**

Artocarpus heterophyllus Lam.

M.K. HOSSAIN Y T.K. NATH

Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales
Universidad de Chittagong, Bangladesh

Familia: Moraceae

Artocarpus philippensis, *A. brasiliensis*, *A. maxima*

Apushpa, ashaya, banun, chakki, champa, herali, jack, jackfruit, kanthal, khanon, khnor, kos, langka, makmi, miiij, miiijnhang, mit, nangka, pagal, pala, palasu, palavu, panas, panasa, panasam, peignai, pila, waraka, wela (Alam *et al.*, 1985; Brandis, 1906; Gamble, 1922; Gunasena 1993; Jensen, 1995)

Es la especie mayormente distribuida del género. Forma asociaciones forestales en áreas solariegas (Leuschner y Khaleque, 1987; Topark-Ngarm, 1990), bosques tropicales, bosques secos perennes y vegetación de montaña (Gunasena, 1993). *Artocarpus heterophyllus* crece en los bosques perennes de las colinas al oeste de la India, Sri Lanka, y la planicie del Deccan en Bangladesh (Alam *et al.*, 1985; Chopra *et al.*, 1963). Normalmente se encuentra en permanente asociación en zonas urbanas a través de la India, Bangladesh, la costa este de Africa, Myamar, el norte de Brasil, Jamaica y Surinam (Alam *et al.*, 1985; Chopra *et al.*, 1963; Jarret, 1959; Morton, 1965; Purseglove, 1968).

Es un árbol perenne, de relativamente rápido crecimiento y copa densa; alcanza los 20 m de altura y de 30 a 60 cm de DN. Crece en una variedad de suelos incluyendo aquellos bien drenados y aluviales, arenosos, arcillosos y con un pH de 6 a 7.5 (Jensen, 1995; Purseglove, 1968). La especie es sensible a las heladas en las primeras etapas de su vida y no tolera sequías o humedad excesiva (Singh, 1960). Si las raíces tocan el agua, el árbol no produce frutos y hasta puede morir (Drury, 1873). Se encuentra en elevaciones de 400 a 1200 m (Jensen, 1995) y crece mejor en zonas con precipitación anual de 1250 mm (Gamble, 1922) y temperaturas entre los 16 y 35 °C

La especie es el árbol nacional de Bangladesh y una clase especial de árbol maderable en Sri Lanka. El duramen es amarillo brillante; la densidad a 12% de contenido de humedad es cerca de 0.69 g/cm³. La madera es fuerte, dura, durable y fácil de aserrar, trabajar a máquina o tallar. Se usa en la construcción de muebles de alta calidad, de casas (puertas, ventanas y maderos para techo), hasta remos, implementos e instrumentos musicales como violines y tamboras (Gunasena, 1993). *Artocarpus heterophyllus* es en muchas formas superior a la madera de teca (*Tectona grandis*) (Howard, 1951). Sin embargo, su resistencia es de 75 a 80% menor que la de teca (Wealth of India, 1985). Las raíces de árboles maduros son grandemente apreciadas como madera para tallado y marcos (Morton, 1965). A pesar de que el duramen es resistente a ataques de termitas y gorgojos, la albura es

susceptible a ataques de gorgojos y se daña fácilmente. La penetración de preservativos es difícil, pero la madera se seca fácilmente. El fruto de *A. heterophyllus* es popular entre los nativos del subcontinente de la India. Es preferida en numerosos jardines debido a sus numerosos usos culinarios y la abundancia de semillas durante la estación lluviosa monsonica. Las semillas se hierven, tuestan o cubren con jarabe. Las hojas y cubierta alrededor de los frutos son un forraje excelente (Jayawardena y Perera, 1991). Partes del árbol se usan en el tratamiento de diferentes enfermedades. La fruta verde es acre, t astringente. La fruta madura es laxativa, refrescante y engordadora y se usa para tratar biliasis. La semillas son diuréticas. La ceniza de las hojas se usa para curar úlceras (Burkill, 1935). Un extracto de las raíces se usa para tratar enfermedades de la piel, asma y diarrea. Mezclado con vinagre, el latex promueve curación de abscesos, mordeduras de serpientes y reduce las inflamaciones glandulares (Jayaweera, 1982). La infusión de hojas maduras y corteza es usada para tratar la diabetes y el cálculo biliar (Gunaratne, 1922). Finalmente, el duramen produce un tinte amarillo cuando se hierven las astillas.

El árbol empieza a florecer y producir frutos después de los 5 años. Sin embargo, los árboles injertados producen frutos a más temprana edad. La inflorescencia es solitaria, axilar y cauliforme, ramificada con botes foliares cortos. La inflorescencia ocurre de noviembre a enero. Las cabezas masculinas son sésiles o en receptáculos en pedúnculos cortos, a veces nacidos en la última ramilla; las cabezas femeninas son en forma de receptáculos oblongos a ovoides, con espátulas simples de 1.5 mm, sincocarpo, de 30 a 100 cm por 25 a 30 cm, cilíndricas o clavatas. Los frutos se producen en el tronco y en las ramas principales. Son ovals u oblongas, de 30 a 60 cm en longitud y de 15 a 30 cm de diámetro, y a veces llegan a pesar entre 10 y 50 kg. La epidermis está salpicada de púas cortas, verde claro cuando está verde y de verde-amarillento a pardo al madurar. La fruta madura es dulce y carnosa con un pericarpio frágil (Wealth of India, 1985). Cada fruta puede contener entre 100 y 500 semillas (Morton, 1965), y cada semilla está cubierta por una envoltura amarillenta y jugosa de sabor fuerte. La semilla es en forma de riñón y tiene una

Especies A

testa delgada, blanca, coriácea y suave. La semilla es de 25 a 30 por 15 a 20 mm con cotiledones desiguales (Gunasena, 1933).

Las frutas maduras se recolectan de abril a septiembre. Los recolectores escalan los árboles y remueven las fruta madura con un cuchillo o guadaña. La envoltura que cubre la semilla se separa manualmente. En algunos casos, las frutas se amontonan por varios días hasta que se pudre la cubierta y el pericarpio, luego se lavan con agua para separar el fruto de la cubierta. Las semillas se secan en el suelo bajo sombra parcial y se pueden almacenar por hasta un mes antes de sembrarse. El promedio de semillas es de 45 a 90/Kg.

La germinación requiere entre 3 y 8 semanas pero se acelera si se remoja la semilla en agua por 24 horas (Hayes, 1953). Panggabean (1979) reportó que semillas almacenadas en la luz o oscuridad y a temperatura de 6 °C germinan entre 1 y 4 días después de su almacenaje. Después de 22 días, la tasa de germinación fluctúa entre 80 y 86%, a los 38 días ninguna de las semillas germinó. Las semillas germinan bien en la cáscara de coco conteniendo suficiente suelo para cubrir las semillas, y se plantan con la cascara del coco.

Artocarpus heterophyllus se propaga de semillas y cortes. Es preferible el sembrado directo de semillas ya que la raíz primaria puede dañarse durante el trasplante (Gunasena, 1993). Una alta tasa de germinación, el establecimiento temprano, un método fácil y la reducción de costos, favorecen el sembrado directo de semillas. Dos o más semillas se siembran a 3 por 3 m de espaciamiento. Si es establecida de manera adecuada, la especie crece rápidamente los primeros 5 años. Al final del tercer año *Swietenia macrophylla* King puede ser plantada para cubrir el suelo. Al final del quinto año, el suelo debe estar bien cubierto y el suelo del bosque debe mantenerse limpio (McNeill, 1937).

Para una rápida propagación clonal usando cultivo de tejidos, se usa la mitad de sales de MS y 2 mg/L de IBA y NAA, los vástagos juveniles alcanzaron de 60 a 80% de éxito produciendo raíces (Jaiwal y Amin, 1990). Sin embargo, Kamaluddin *et al.* (1996) encontraron más de 80% de suceso en la producción de raíces, usando un propagador de polietileno barato, cuando los cortes se hicieron de plántulas de 3 meses y tratadas con 0.2, 0.4, o 0.8% de IBA. El crecimiento de las plántulas es de lento a moderado durante la primera estación, pero relativamente rápido en los años subsecuentes.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El gorgojo marrón, *Ochyromera artocarp* Marshall, perfora los capullos tiernos y la fruta provocando su caída. Se han observado una gran variedad de hongos atacando diferentes partes de *A. heterophyllus*. *Ganoderma lucidum* causa pudrimiento de las raíces, *Corticium salmonicolor* provoca plagas de las ramas pequeñas y cancro del tallo y *Fomes durissimus* causa pudrimiento del corazón (Wealth of India, 1985).



Artocarpus heterophyllus Lam.

Página en Blanco

Astronium graveolens Jacq.

W.A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica.

Familia: Anacardiaceae

Astronium fraxinifolium Schott ex Spreng. [Systema Vegetabilium ed. 16 4 (2): 404. 1827]; *Astronium fraxinifolium* var. *glabrum* Engl. (Monographiae Phanerogamarum 4:456. 1883); *Astronium graveolens* var. *brasiliense* Engl. [Flora Brasiliensis 12 (2):399. 1876]; *Astronium graveolens* var. *inodorum* Triana & Planch. (Annales des Sciences Naturelles; Botanique, sér. 5, 14:268. 1872); *Astronium graveolens* var. *planchoniana* Engl. (Monographiae Phanerogamarum 4:455.1883); *Astronium planchonianum* Engl. [Flora Brasiliensis 12 (2):399.1876]

Algarrobo, almendro macho, arantha, barcino, bauwana, bolaquivo, cero, ciruelillo, ciruelo, ciruelo de montaña, copaiva, cuchi blanco, culebra, diomate, foncotín, gateado, gateado barcino, glassy wood, gomavel, gonçaleiro, gonçalo alves, gonçalo do matto, guacamaya, guaritá, guasango, gusanero, jejuira, jocote de fraile, jovillo, kulimche, musicarán, muira-catiara, muira-coatiara, muira-quatiara, palo de cera, palo de cruz, palo de culebra, palo mulato, palo obrero, pau gonçalo, pimientillo, potro, quebracho, quebrahacha, quitacalzón, roble gateado, ronron, sangolica, sangualica, sangre-sugueira, sirguellito, tibigaró, tirigaró, urunday-ibá, urunday-para, urunday-pytá, yaga-biche, yoke, yomate, zongolica, zorro (Jiménez, 1993; record and Hess, 1949; Salas, 1993)

Crece en el sur de México, América Central, Colombia, Venezuela, Trinidad, Guyana, Ecuador, Bolivia, Paraguay y Brasil (Croat, 1978; Pennington y Saukhan, 1968; San romans *et al.*, 1981).

Es un árbol de tamaño medio a grande que alcanza de 8 a 35 m de altura y de 35 a 100 cm de DN. El árbol es simétrico y con tronco recto, pequeños contrafuertes apuntalados y estrechos, de 1 a 2 m de altura y copa extendida o redonda. Las ramas nuevas son grisáceas, verdes o gris-pardo, con lenticelos grandes y protuberantes (Blackwell y Dodson, 1968; Record y Hess, 1949). La corteza es de 8 a 20 cm de grosor, con una capa rosácea delimitada por otra amarillenta. La corteza es rasgada y gris pálida u oscura; se desprende en placas dejando áreas amarillentas o blancas, las cuales exudan una resina transparente y pegajosa. La resina tiene olor y sabor similares a la trementina (similar a vinagre); es astringente y ligeramente dulce. Los lenticelos son numerosos. Las hojas son alternadas e imparipinnadas, organizadas en espiral y de 11 a 36 cm de largo, incluyendo el peciolo, con 5 a 15 pares de hojas, opuestas o subopuestas, a veces alternadas y lanceoladas u oblongo-lacenoladas, con márgenes enteros o aserrados. El ápice de la hojuela es acuminata; la base es asimétrica, obtusa o redonda, con venación reticulada, pinnada-eucamptodoma. Las venas secundarias tienen una divergencia aguda en un ángulo de 65° a 80°. La lámina de la hojuela es verde brillante adaxialmente y verde claro y opaco abaxialmente. Hay numerosas manchas oscuras a través de la lámina de la hoja y agallas en el margen. Las hojuelas viejas se tornan amarillas antes de la abscisión. El árbol es deciduo y las

hojas se caen antes de la floración; las hojas nuevas aparecen junto con las flores al final de la estación seca.

La especie crece bien en suelos de roca caliza, pobres o rocas y suelos aluviales. *Astronium graveolens* crece en laderas a elevaciones fluctuando entre 150 y 1000 m. En América Central, la especie es más abundante en la costa del Pacífico, a elevaciones entre 500 y 600 m (Centro Agrónomico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1998b). Es una especie de dosel o sub dosel en bosques de pre montaña o montaña baja tropical, con temperatura entre 20 y 32° C y promedio de precipitación anual entre 750 mm y 3000 mm (Salas, 1993).

El color de la madera varía de pardo claro u oscuro a rojizo, está más o menos conspicuamente marcada con bandas verticales negruscas a una distancia variable, que regularmente producen una figura llamativa y hermosa. Hay una variación considerable de densidad entre diferentes especímenes y también entre la misma muestra, siendo la zona oscura la más pesada (Record y Hess, 1949). Cuando está fresca, la albura es pardo-grisácea o pardo oscura-amarillenta, mientras que el duramen es gris-anaranjado o pardo-rojizo a rojo brillante, con bandas de un color pardo medio u oscuro. Después de la exposición al aire y a la luz, la madera se torna de una color pardo, rojo a un rojizo oscuro, con bandas casi negras. La albura gris o pardo-blancuzca es de 4 a 9 cm de ancho y claramente demarcada (Chudnoff, 1984). La madera tiene algún parecido en forma y textura al ébano dorado o coromandel (*Diospyros quaesita* Thw.), sin embargo tienen un tono más cálido. A veces la madera exhibe una figura moteada que es parecida al palo de rosa brasileño

Especies A

(*Dalbergia nigra* (Vell.) Allemao ex Benth.) (Record y Hess, 1949). Los anillos de crecimiento son visibles sin necesidad de instrumentos, con un average de 12 anillos por cada 5 cm. El grano varía de recto a entrecruzado; la textura es fina y homogénea; y el lustre es de regular a alto.

La madera es muy pesada, con una graveada específica de 0.75 a 0.78 (Creemers y Lemckert, 1981; San Roman *et al.*, 1981). El peso verde es de 1,120 Kg/m³ con 50.2% de humedad y 1,228 a 1230 Kg/m³, con 46 a 47% de contenido de humedad. El peso seco es de 850 a 860 Kg/m³. El módulo de ruptura es de 1,511 Kg/cm² cuando está seca, y de 955 Kg/cm² cuando está verde (Chichignoud *et al.*, 1990; Herrera y Morales, 1993; San Roman *et al.*, 1981; Simpson y Sagoe, 1991; Wangaard y Muschler, 1952). La madera es de relativamente fácil a difícil de trabajar, el terminado es suave y tiene buen brillo natural; es notable por su duración. La madera es moderadamente difícil de secar, presenta doblamiento y una ligera tendencia a torcerse; las fracturas son escasas. El secado de la madera al aire ocurre a una tasa moderada. La reducción de la madera verde secada al horno es normal para este tipo de madera (radial de 4%, tangencial de 7.6%, volumétrica de 10%) (Chudnoff, 1984). El secado al aire toma aproximadamente 29 semanas (San Roman *et al.*, 1981). La madera se comporta bien a la intemperie y es altamente resistente a la absorción de humedad. Es difícil de pegar (Chudnoff, 1984). La madera es muy resistente al ataque de insectos y es muy resistente si no se pone en contacto con el suelo (Bultman y Southwell, 1976); sin embargo, es susceptible a ataques del hongo de putrefacción, blanco y marrón, cuando se deja en el suelo del bosque, con daños ligeros después de 12 meses. En uso, la madera puede ser dañada por *Brasilianus mexicanus* (Cerambycidae) o por termitas después de 2 años (Jiménez, 1993). *Astronium graveolens* está considerada como una de las maderas más resistentes y fuertes para la construcción, y también es altamente favorecida en la construcción de muebles finos, cabinets, y paneles decorativos. Se ha usado para artículos específicos como son mangos de cuchillos, mangos y espalda de cepillos, arcos y flechas, palos de billar y en torneado y tallado (Chudnoff, 1984).

La floración se da durante la estación seca (en México florece desde marzo hasta mayo; en Honduras desde febrero hasta abril y en Costa Rica, desde diciembre hasta febrero), con la mayoría de los frutos madurando entre febrero y mayo (Brenes, 1994; Jiménez, 1993; Nichols y Gonzáles, 1992; Nichols y Gonzáles, 1992; Pennington y Sarhukán, 1968). La especie es dioica con flores agrupadas en glabros axilares o panículas terminales de hasta 20 cm de largo; la inflorescencia tiene bracteadas rosadas, pequeñas y deciduas. Las flores pequeñas son estaminadas, actinomorfas y pentámeras. El cáliz tiene sépalos orbiculares ovalados, con un ápice redondeado; los sépalos son imbricados y glabros. La corola tiene pétalos verdes, glabros, elípticos u ovalados, con un ápice redondeado. El androceo tiene de 5 a 7 estambres con filamentos subulados, comprimidos y anteras oblongas. Las flores tienen un disco nectarífico pequeño, central, pentalobulado y glabro. Las flores son pistiladas, actinomorfas y tienen pedicelos articulados. El cáliz tiene

sépalos ovalados o elípticos, imbricados, glabros y redondeados en el ápice. Los pétalos son amarillo-verdosos, glabros, elípticos, imbricados y redondeados en el ápice. El androceo tienen cinco estaminodios separados del ginoceo por un disco nectarífico, lobulado, pateliforme y glabro. El óvulo es superior y unilocular con un óvulo anátropo. Hay tres estilos curvos cortos, los cuales terminan en un estigma papilar y en forma de disco.

Después de la fertilización los sépalos se alargan y rodean el fruto, cubriendo los pétalos, los cuales son persistentes pero no crecen. En la unidad de dispersión (diaspora), los pétalos son brillantes pardo-amarillentos, similares al papiro y acrescentes. Se abren y extienden en forma de estrella cuando el fruto está maduro, contribuyendo a su dispersión por el viento al actuar como una sámara. El fruto es elipsoidal; de 10 a 15 mm de largo; pardo, azulado o negruzco cuando madura; con una sola semilla. A menudo está coronado por el estilo. El fruto tiene un exocarpo cartáceo y mesocarpo amarillo resinoso. El endocarpo duro y pardo está rodeado de una cubierta seminal membranosa. La semilla es oblonga o elíptica de 9 a 10 mm de largo, de 4 a 6 mm de ancho. El embrión es carnoso y elipsoidal.

Los frutos (semillas) deben ser recolectados directamente de los árboles antes que el viento las disperse. Una vez recolectada, se colocan en el piso y se secan entre 3 y 4 horas. Un kilogramo de diásporas contiene cerca de 18,000 semillas (Centro Agrónomico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1998b).

Las semillas mantienen su viabilidad por 3 meses y se almacenan a 15 °C con un contenido de humedad promedio de 15 a 25%. Sin embargo, no hay germinación (0%) después de un año de almacenaje (Centro Agrónomico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1998b). Las semillas pierden su viabilidad en menos de un mes si se almacenan a temperatura y humedad ambiental. Se sospecha que la semilla es recalcitrante, al igual que otros miembros de la familia como el mango (*Mangifera indica* L.). Las semillas frescas han mostrado un porcentaje de germinación de 80 a 90%, sin ningún tratamiento especial (Brenes, 1994).

La germinación es epigea y la plántula es criptocotilar. La germinación comienza entre 4 y 8 días después de plantada y es completa después de 15 a 18 días. Las plántulas crecen lento en el vivero (20 cm entre 3 y 4 meses) y requieren sombra y humedad moderados durante las primeras semanas. Las plántulas están listas para ser establecidas en campo en 5 meses después de sembradas, cuando alcanzan una altura de 35 a 40 cm. *Astronium graveolens* crece en plantaciones a densidades de 2 por 2 m o 2.5 por 2.5 m para prevenir el entrelazado de las ramas. Las plantas jóvenes crecen mejor a pleno sol.



Astronium graveolens Jacq.

Página en Blanco

Avicennia germinans (L.) L.

CRISTINA GARIBALDI

Departamento de Botánica, Universidad de Panamá, Panamá

Familia: Verbenaceae

Avicennia nitida Jacq.

Mangle de sal, mangle negro, mangle prieto, mangle puyequé, mangle salado (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a, 1984b; Markley *et al.*, 1992; Pennington y Sarukhan, 1968)

Esta familia tiene sólo un género, *Avicennia*, el cual incluye 11 especies de árboles y arbustos, característicos de bosques de mangles. El género está distribuido en las tierras húmedas de las regiones tropicales y subtropicales de América Central y América del Sur. Crece en ambas costas, desde Florida y Las Antillas menores, a través de México y América Central, hasta las costas de Brasil y Perú, incluyendo Las Islas Galápagos y otras islas tropicales y subtropicales de América (Gentry, 1993; Moldenke, 1973). Especies en este género se asocian con *Rhizophora mangle* L., *Conocarpus erectus* L., y *Languncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Pennington y Sarukhan, 1968; Salas, 1993).

Es un árbol perenne que alcanza entre 14 y 15 m de altura; algunos árboles pueden alcanzar 20 m y 40 cm de DN. Los árboles son fáciles de distinguir porque tienen hojas decusadas y opuestas en árboles jóvenes, ramas cuadradas con cicatrices de las hojas; éstas tienen uniones en forma de anillo o nódulos hinchados (Pennington y Sarukhan, 1968) que son simples, verde-grisáceos y opacos en la parte posterior; los peciolo forman una estructura hueca en la base, dejando una línea similar a la cicatriz de una estípula (Gentry, 1993); y ambas superficies de las hojas frecuentemente muestran abundante cristales de sal. La corteza es gris y gruesa, con un sabor ligeramente salado (Salas, 1993). La copa es pequeña y redondeada (Pennington y Sarukhan, 1968).

Avicennia germinans es una especie halófila marina (Bálsamo y Thomson, 1995) y está fisiológicamente adaptada a suelos inundados con agua de mar. Los árboles pueden crecer y desarrollarse en suelos inundados con escasez de gases disueltos, debido a que tienen un gran número de neumatóforos erectos y verticales. Estas raíces esponjosas se desarrollan de raíces subterráneas y empujan a través del fango hasta la superficie. Absorben oxígeno de la atmósfera, pasándolo al sistema radical (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a, 1984b; McKee *et al.*, 1988). En la región del Caribe, *A. germinans* se localiza típicamente tierra adentro, en áreas de mangles separadas de la costa; aparentemente la especie puede proveer diferentes niveles de oxigenación al sustrato anaeróbico. McKee *et al.*, (1988)

reportaron bajas concentraciones en áreas sulfurosas, donde la concentración de raíces aéreas es mayor.

No se conocen usos industriales para la madera, pero en los lugares donde crece se usa localmente para postes en construcciones rurales y para carbón. Las flores perfectas y fragantes permanecen abiertas por varios días y producen gran cantidad de néctar, con el cual las abejas producen una miel excelente (Tomlinson, 1980).

El árbol florece entre mayo y julio. Las flores son densas, reunidas en panículas laterales o terminales; erectas, en pedúnculos con cuatro ángulos; zilomórficos, con una corola blanca, con base de color amarillo; el cáliz de cinco lóbulos contiene tres pequeñas brácteas; corola blanca y base amarillenta. Los frutos son cápsulas con dos valvas aplanadas, con un cáliz persistente; éstas contienen una semilla grande, ovoide y plana, cubierta con pelos sedosos y amarillentos. Los embriones de las semillas germinan frecuentemente cuando aún el fruto está unido al árbol, provocado por su dehiscencia (Pennington y Sarukhan, 1968; Salas, 1993). Cuando los frutos caen, sus paredes se abren inmediatamente, mostrando una plántula que consiste de dos cotiledones doblados, encerrando una radícula cubierta de densas raíces radicales; su crecimiento es rápido y se adapta bien a los hábitats salinos (Tomlinson, 1980). La producción de plántulas es alta en septiembre y octubre.

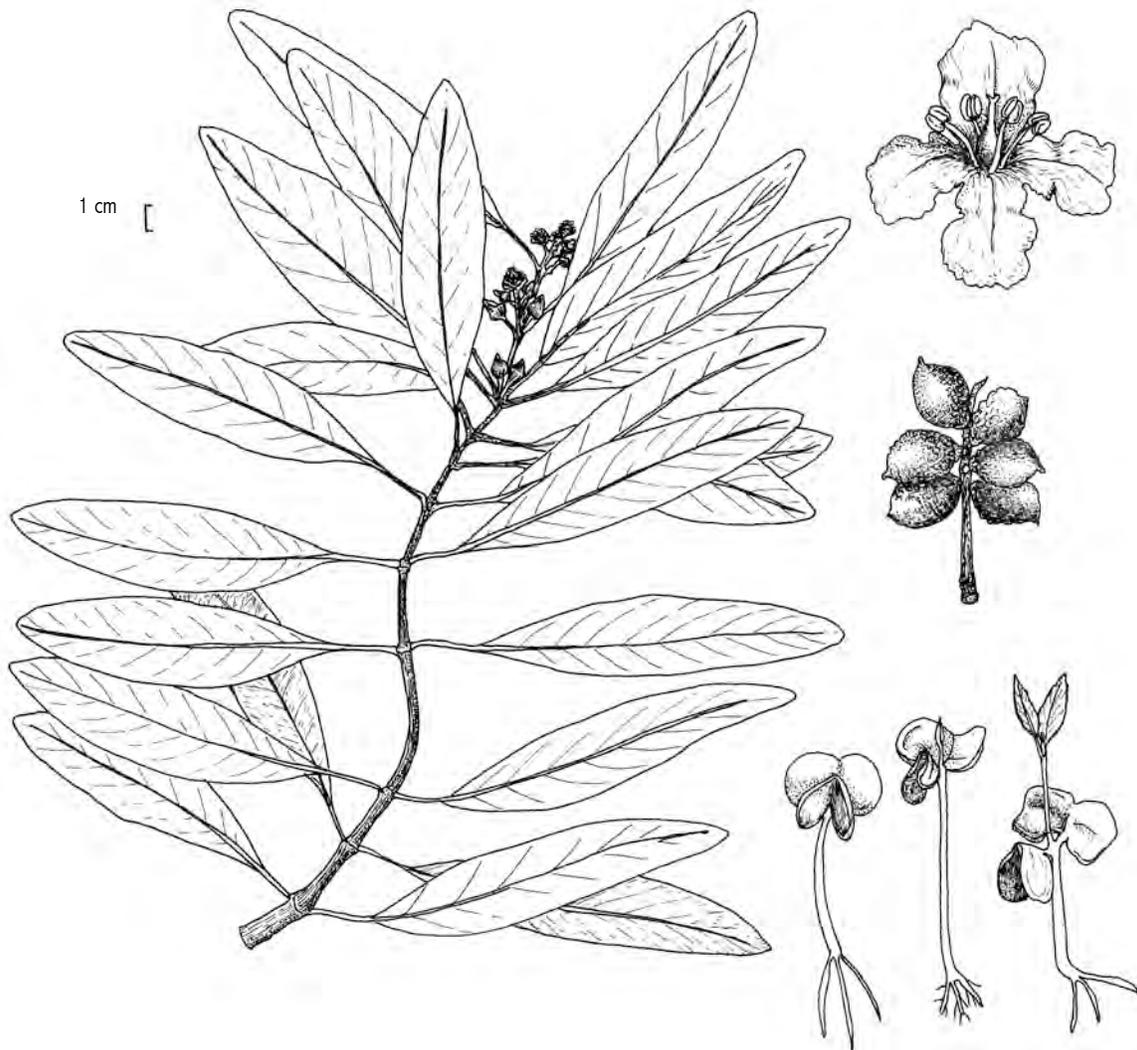
Las semillas en cápsulas, verdes y carnosas, germinan en el árbol antes de caerse y pueden sobrevivir flotando en el agua hasta por 4 meses, y por un tiempo mayor si es agua dulce. Las plántulas toleran alguna salinidad pero no mayor a la concentración del mar; deben ser expuestas a mareas bajas para su primer desarrollo. Una temperatura del agua superior a 40°C es letal para las plántulas jóvenes. Las semillas germinan y crecen cuando son colocadas en el borde de un sustrato húmedo y suave. Los tocones de árboles cortados producen brotes robustos. Tanto los árboles como las plántulas transplantados, se benefician de una fertilización alta en nitrógeno y cubiertas de algas marinas. En buenas condiciones de crecimiento, las plantas jóvenes pueden crecer hasta 60 cm en altura por año (Nellis, 1994).

Especies A

INFORMACIÓN ADICIONAL

A diferencia de *Rhizophora*, *A. germinans* no coloniza espacios abiertos por encima del nivel de la marea alta. La especie puede crecer en agua dulce y no requiere sal, pero es tolerante a altas concentraciones de salinidad (Tomlinson, 1980). La plántula tolera concentraciones salinas iguales o menores a las del agua marina, pero no salinidades altas. El exceso se exuda a través de unas

glándulas microscópicas en las hojas, confiriéndole un sabor salado. Generalmente, la exudación de sal se va acumulando a través del día y esta se deshidrata formando cristales de sal que se acumulan en las hojas. La concentración de sal durante la estación de lluvia puede incrementar a más del doble que la del agua salina. La hipodermis puede ser donde la sal se acumula y almacena (Smith *et al.*, citado por Bálsamo y Thomson, 1995).



***Avicennia germinans* (L.) L.**

Azadirachta excelsa (Jack) Jacobs

SOMYOS KIJKAR

Asociación de Naciones del Sureste Asiático (ASEAN)
Centro de Semillas de Bosques Tropicales, Tailandia

Familia: Meliaceae/Melioideae

Melia excelsa, *Azadirachta integrifolia*

Kelantas, limpaga, marango, ranggu, sadao tiam, sentang, tiam

Originaria de Borneo, *Azadirachta excelsa* crece de forma natural en el sur de Tailandia, Malasia peninsular y las islas de Palawan en las Filipinas. Recientemente ha sido introducida a muchos otros países tropicales, incluyendo Taiwán, Guatemala y Hawaii (Appannah y Weinland, 1993; Kijkar, 1995).

Es un árbol de crecimiento medio a alto que puede alcanzar hasta 45 m de altura (con un tronco limpio de hasta 20 m) y cerca de 2 m de DN. Las hojas son usualmente pinnadas compuestas, de 30 a 70 cm de largo y de 7 a 11 pares de hojas pequeñas. Éstas pequeñas hojas son de 3 a 5 cm de largo y de 2 a 3 cm de ancho, normalmente elípticas, de puntas abruptas y asimétricas; la base es desigual y elongada, con entre 6 y 11 pares de venas. Las hojas jóvenes son usualmente aserradas y parejas al madurar (Chungpongse y Buranatham, 1991; Corner, 1988; Kijkar, 1995). Las dos primeras hojas son opuestas, con tres a cinco folíolos; las hojas subsecuentes son alternadas y en espiral, con hojuelas opuestas o subopuestas y aserradas. La corteza de los árboles jóvenes es rosada o pardo grisácea y suave. Los árboles maduros son pardos o grisáceos, tienen fisuras y corteza áspera con capas grisáceas, oblongas y fibrosas. La corteza interna es anaranjada-rojiza. Los árboles viejos en sombra parcial, tienen más corteza grisácea y menos capas ásperas que aquéllos que crecen sin sombra (Chungpongse y Buranatham, 1991; Corner, 1988; Kijkar, 1995). Normalmente los árboles son cosechados a los 15 años cuando tienen entre 20 y 30 m de altura y de 35 a 45 cm de DN, con tronco limpio, de 6 a 10 m. En suelos fértiles, los árboles alcanzan estas dimensiones entre 8 y 10 años (Kijkar, 1995).

Se ha observado que a los lados de las carreteras, bordes de granjas y diseminados en áreas expuestas, la especie puede alcanzar una altura de 15 a 20 m con un DN de 30 cm, en 7 u 8 años (Kijkar, 1995). *Azadirachta excelsa* es una especie de tierra bajas que puede crecer hasta elevaciones de 600 m (Burgess, 1966). La especie prospera en suelos con buen drenaje, fértiles, arenosos, con pH de 5.0 a 6.5, especialmente suelos aluviales a lo largo de los ríos. Sin embargo, no tolera terrenos inundados o con frecuentes inundaciones. Este árbol crece rápidamente cuando la precipitación anual es superior a

1600 mm, y el promedio anual de temperatura es de 22 a 25 °C (Chungpongse y Buranatham, 1991; Kijkar, 1995).

La madera parda a pardo-dorada es usada en construcción en general y para muebles y acabados. También, para bioinsecticidas extraídos de las semillas y hojas, además, los brotes nuevos y flores son comestibles y se usan en ensaladas y medicinas para tratar enfermedades del estómago y problemas nasales (Chungpongse y Buranatham, 1991; Mungkorndin, 1993).

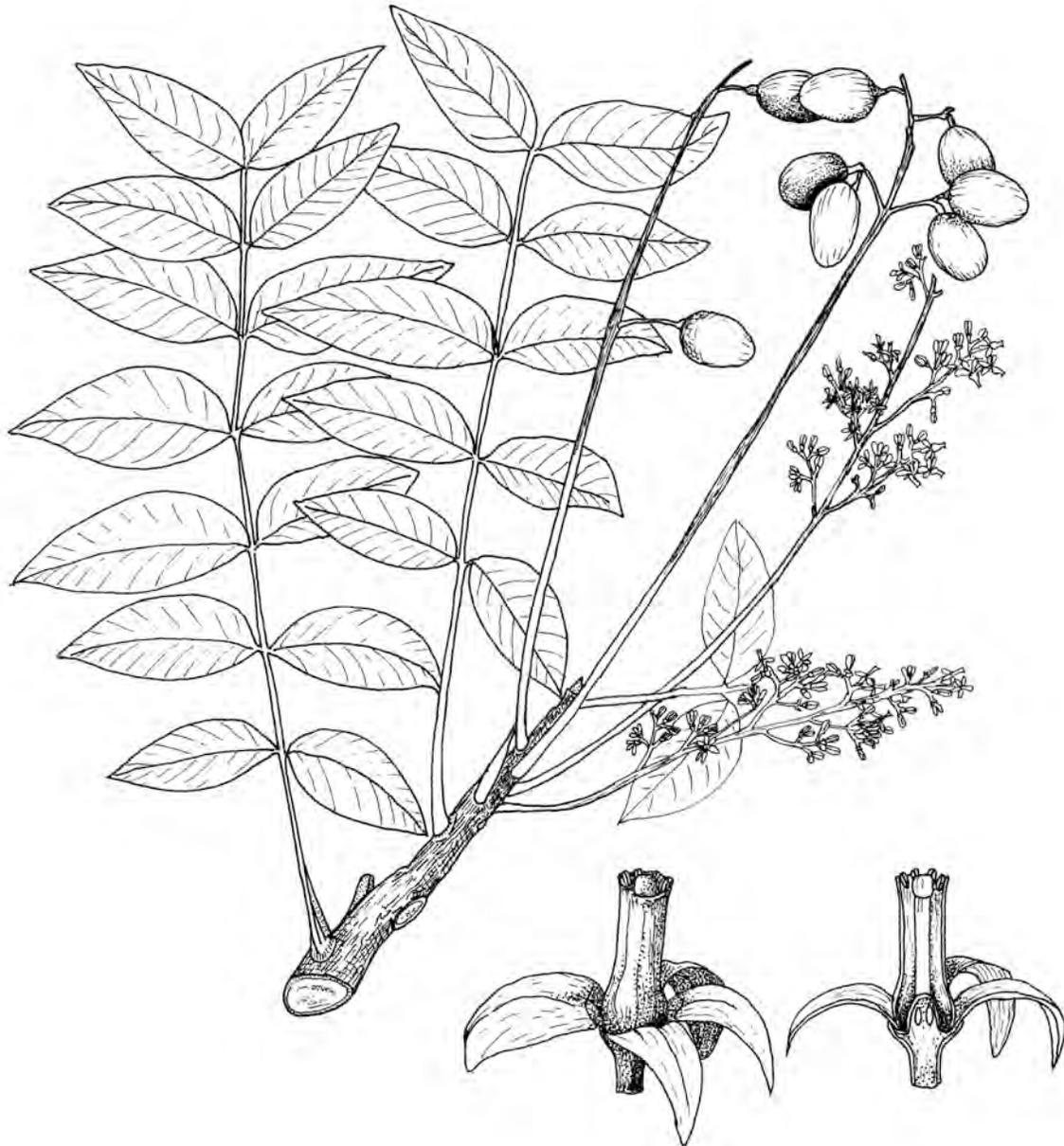
La floración y frutificación inicia cuando la especie tiene entre 6 y 7 años. En Tailandia, el árbol pierde sus hojas en enero y febrero, y las nuevas hojas emergen de manera inmediata. Cuando las nuevas hojas se tornan verdes, el árbol comienza a florecer, usualmente desde final de febrero hasta marzo. Las flores son verdosas, blancas y fragrantas, y en panículas a lo largo de las hojas. Las flores tienen cinco pétalos blancos, cada uno midiendo entre 5.0 y 6.5 mm de largo y de 1.5 a 2.5 mm de ancho. Las anteras son usualmente de 4 mm de largo. El ovario se divide en tres carpelos, cada uno con dos lóculos y un estigma (Corner, 1988; Kijkar, 1995). El fruto es entre 2.5 a 3.5 cm de largo y oblongo, a menudo con constricciones al extremo. Inicialmente verde, el fruto maduro contiene una semilla larga con un anillo correoso que produce un olor similar al ajo, cuando se magulla o corta. Los frutos maduran usualmente desde mitad de junio (Tailandia) hasta entre agosto y septiembre (Borneo). La cubierta seminal es membranosa y las semillas tienen un embrión recto con cotiledones gruesos.

Dado que *A. excelsa* es comúnmente un árbol grande con tallo recto y tronco limpio, la recolecta de semillas de la copa es muy difícil. La recolección de semillas se hace comúnmente limpiando bajo el dosel, removiendo los desperdicios y otros materiales orgánicos, y recolectando solamente las frutas frescas que caen. La extracción de semillas inmediatamente después de la recolecta es esencial. Los frutos se remojan en agua fría por un día y las semillas se extraen manualmente o con un escarificador de Dybvig, luego se secan a la sombra por 1 o 2 días. El número de semillas promedio es de 500 a 520/Kg (Kijkar, 1995).

Especies A

Dado que las semillas de *A. excelsa* son recalcitrantes, deben ser sembradas inmediatamente. La semilla germina entre 6 y 23 días (Ng, 1992). La siembra directa de las semillas en un contenedor, a una profundidad igual a la dimensión de las semillas (alrededor de 1 cm de profundidad), y cubiertas con tierra, es el método más recomendado. También es posible dispersar las semillas en camas y recubrirlas con una capa fina de 0.5 a 1.0 cm de tierra o arena, cubriéndolas luego con paja y regarlas. Las

semillas germinan bien en alrededor de una semana. Dado que los grillos dañan o destruyen las plántulas, es necesario fumigar con insecticida en esta etapa. Cuando las plantas alcanzan de 30 a 40 cm de altura (comúnmente de 3 a 4 meses), están listas para ser establecidas en campo (Chugpongse y Buranatham, 1991; Kijkar, 1995). La especie también puede ser propagada vegetativamente a través de cortes enraizados, usando plántulas juveniles o material de las raíces (Kijkar, 1995).



***Azadirachta excelsa* (Jack) Jacobs**

Azadirachta indica A. JUSS

AVTAR SINGH Y P. K. RALHAN

Departamento de Silvicultura y Recursos Naturales
Universidad Agrícola de Punjab, India

Familia: Meliaceae

Melia azadirachta Linn., *Melia indica* (A.Juss). Brand, *Melia parviflora* Moon.

Amargoseira Arishta, Azadirac de l'Inde, baypay, bevu, dawoon-nambu, grossblaettiger zedrach, Indian lilac, kaybevu, margosa tree, margosier, margousier, neem, nim, nimba, nimmi, nimuri, sado, tamaka

De las dos especies en el género, *A. indica* es nativa de la India. Normalmente se encuentra en el subcontinente de la India (Pakistan, India, Bangladesh y Myanmar), el árbol es cultivado a través del sureste de Asia, Australia, África y muchos países de Centro y Sur de América, El Caribe, Puerto Rico, Islas Vírgenes, Haití y las planicies de Arafat (Hegde, 1992).

Es un árbol de tamaño medio a grande, que crece 80 cm en el primer año. Con un tallo vigoroso y corto, el árbol alcanza de 12 a 15 m de altura (raramente 25 m) y 1.8 a 2.5 m de DN. Crece en suelos secos, pedregrosos, arcillosos y poco profundos, con variaciones en pH de 5.0 a 8.5. A pesar de que puede crecer en suelos calcáreos (pH 8.5), la especie se desarrolla mejor en suelos con un pH de 6.2. Se encuentra a elevaciones de 50 m a 1500 m; Crece mejor con una precipitación anual de 450 a 1,150 mm.

Es un árbol altamente apreciado, el derivado del aceite de *A. indica* se usa en agricultura, salud pública, medicina, cosméticos y para la producción de medicamentos para ganado. La madera se cura bien y aún cuando está verde tiene una gravedad específica de 0.83. La madera es de textura media a gruesa, fácil de trabajar a mano o con máquina y durable; pero no acepta bien el pulido. Se usa en muebles, ejes de carretas, yuntas, naves, paneles, gabinetes, fondo de gavetas, cajas de empacado, techos ornamentados, remos, prensas para extraer aceites, cajas de cigarros, tallado de imágenes, juegos, tambores e implementos agrícolas. También se usa en la construcción de barcos y botes. Baules hechos de esta madera son a prueba de plagas (Anónimo, 1993). La especie tiene un uso ornamental limitado.

La floración se da entre enero y mayo, dependiendo de la altitud, con una floración máxima durante abril y mayo, la cual esta relacionada con temperaturas altas y precipitación baja (Anónimo, 1993). La parte floral emerge acropétala (Guardamma, 1956). La inflorescencia es alaragada, delgada, con panículas axilares o terminales, con abundante flores fragantes, blancas o amarillo pálidas, que son de entre 0.3 y 0.4 cm transversalmente. Los frutos son drupas suaves, verdes, elipsoidales, de 1.2

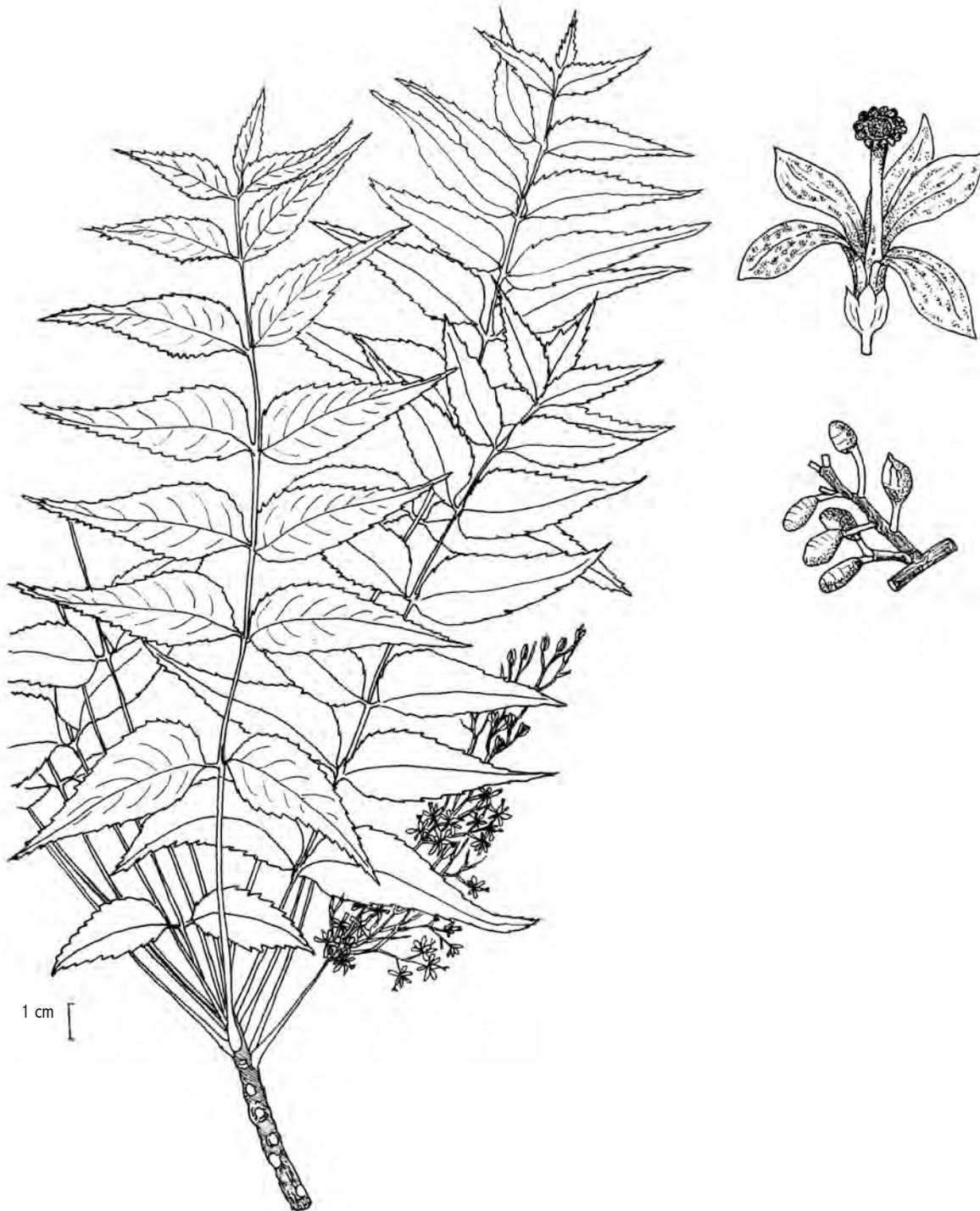
a 1.8 cm de largo y 1 cm de ancho, que se tornan de amarillos a pardo cuando maduran. Las semillas maduran de junio a agosto (Dwivedi, 1980). Un solo árbol de 10 a 12 años puede producir de 5 a 8 Kg de semillas anualmente, mientras que árboles de 20 años, en pleno crecimiento, producen hasta 30 Kg de semillas. Las semillas son ovoides o esféricas, con el extremo apical puntiagudo y testa delgada. La semilla es exarilada, con una pequeña sacrotasca adxial (Pennington y Styles, 1975). El hilo no está bien marcado. Las semillas generalmente se caen durante la estación lluviosa y pierden viabilidad entre 2 y 3 semanas (no son recalcitrantes verdaderas). Las semillas pardas son de 1 cm de largo y de 4 a 5 mm de ancho. Las larvas taladran estas semillas y algunos tipos atacan las flores; la langosta del desierto evita comunmente estas semillas (Joshi, 1980).

Los frutos deben ser recolectados cuando las drupas se en los árboles se tornan amarillo-verdosas. Se pueden recolectar a mano o con máquinas. Después de recolectados, los frutos deben de ser procesados tan pronto como sea posible para asegurar su viabilidad (Suri y Mehrotra, 1996). Una vez que la parte carnosa de la drupa se remueve, la semilla se lava (no remojada) con agua corriente, se dispersan en una capa y se secan a la sombra por 5 a 10 días. Las semillas alcanzan un promedio de 3,330/Kg (Singh, 1994). Las semillas deben ser almacenadas en envases bien aereados, a temperatura ambiente. Las semillas almacenadas a 15°C mantienen la viabilidad por hasta 6 meses, con una reducción de la tasa de germinación inicial de un 60% a un 15%. Las semillas con endocarpo muestran un 42% de germinación después de 5 años de almacenaje a 4°C (Suri y Mehrotra, 1996). La germinación difiere entre semillas ovoides y esféricas (Aiyadurai, 1959).

La siembra directa incluye sembrado con plantador, dispersión, plantando en líneas, montículos, acanalados, camas excavadas o platos circulares (Chaturvedi, 1993). Las semillas deben ser plantadas en camas de crecimiento en viveros, en hileras de 15 cm de separación; las semillas deben de tener una separación de 2.5 cm en las líneas, y cubiertas ligeramente con tierra. Las plántulas recién germinadas son susceptibles a estres por humedad y

daños causados por insectos y aves. Las plantas pueden ser trasplantadas a una distancia de 15 por 15 cm, cuando tienen 2 meses de edad (Chaturvedi, 1993). Las camas deben ser regadas ligeramente, deshierbadas y protegidas de las heladas (Kadambi, 1959). La producción en contenedor debe desarrollarse a pleno sol. Las bolsas de

polietileno deben llenarse con F.Y.M. y suelo, en una proporción de 1:1 para la producción con este tipo de envases. En cada bolsa se siembra de una a dos semillas o se trasplanta una plántula tomada directamente del vivero. En ambos casos el éxito depende de la protección que se le da en el vivero.



***Azadirachta indica* A. Juss**

Bauhinia monandra Kurz

K. F. CONNOR

Estación de Investigación del Sur
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Bauhinia káppleri Sagot, *Bauhinia krugii* Urban, *Caspareopsis monandra* (Kurz) Britton y Rose

Alas de ángel, baujinia, butterfly bauhinia, butterfly-flower, caractère des hommes, casco de mulo, deux jumelles, flamboyán blanco, flamboyán cubano, flamboyán extranjero, Jerusalem-date, mariposa, Napoleon's plume, pata de vaca, pink bauhinia, pink orchidtree, poor man's orchid, seplina, St. Thomas tree, urape, varital variable, vlinderbloem

Cerca de 600 especies de *Bauhinia* crecen en las regiones tropicales del mundo (Larson, 1974). El género incluye árboles, bejucos y arbustos que con frecuencia se siembran por sus vistosas flores y follaje ornamental (Bailey, 1941; Neal, 1965). Nativa del sudeste de Asia, se encuentra en las regiones tropicales del mundo. Cultivada en las Antillas, se ha naturalizado en todas las islas.

Es un árbol o arbusto perenne, pequeño, de rápido crecimiento, que comúnmente alcanza de 3 a 15.2 m de altura y 0.5 m en diámetro. Su corteza lisa y grisácea puede volverse escamosa y en árboles más viejos, de color pardo-rojizo (Little y Wadsworth, 1964). Las hojas tienen la forma de alas de mariposa, redondeadas y divididas a un tercio o a la mitad de su longitud, formando dos lóbulos iguales. Están seccionadas por 11 a 13 venas principales. Los pecíolos se extienden en aristas cortas entre los lóbulos de la hoja. En Puerto Rico crece en áreas que reciben de 900 a 2000 mm de precipitación anual, suelos húmedos y con buen drenaje (Francis y Liogier, 1991). La especie no crece bien en lugares pobres en nutrientes.

Plantada por sus flores vistosas y follaje ornamental, también se usa para leña en Puerto Rico y para cercas en Jamaica (Little y Wadsworth, 1964); se considera una maleza en Guam (McConnell y Muniappan, 1991). Las semillas son una fuente útil de vitamina A (Essien y Fetuga, 1989). En general, las semillas de *Bauhinia* contienen grandes cantidades de ácidos grasos linoleico y oleico, y pequeñas cantidades de ácidos grasos mirísticos y linolenicos (Balogun y Fetuga, 1985; Ramasastrí y Shenolikar, 1974; Sherwani *et al.*, 1982, Zaka *et al.*, 1983).

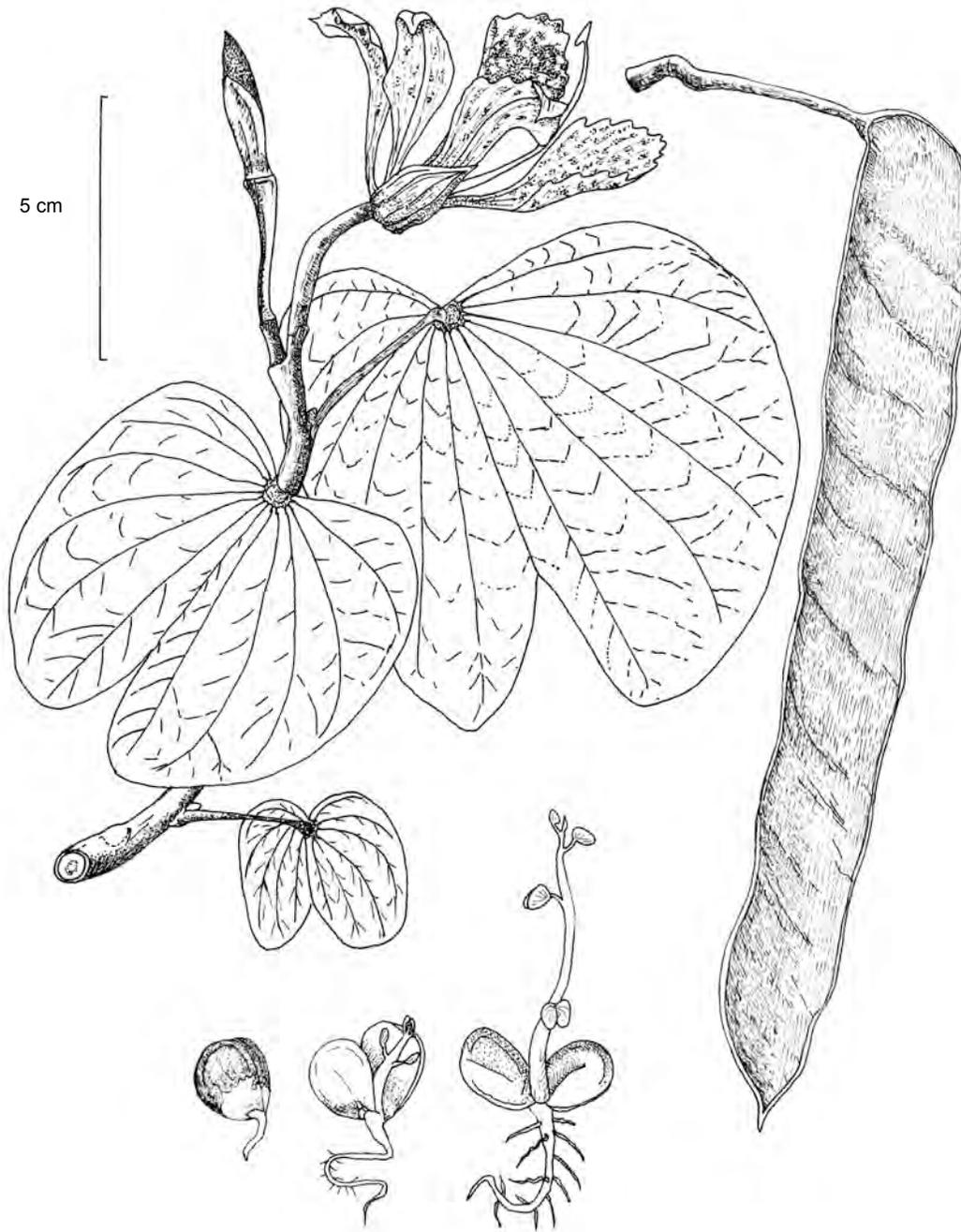
Florece en 3 a 4 años (Bailey, 1941); florece y da frutos durante la mayor parte del año (Little y Wadsworth, 1964). Las flores grandes, de cinco pétalos, parecidas a orquídeas, se dan en racimos cortos; cuatro de los pétalos con forma de cuchara son rosados y salpicados con marcas rojas o moradas, mientras que el quinto pétalo es mayormente rojo o morado. Las flores fluctúan entre 6.4 y 10.2 cm de diámetro, y tienen solo un estambre fértil por flor y un cáliz que se divide a lo largo de un extremo (Little y Wadsworth, 1964; Neal, 1965). Los frutos son vainas oscuras dehiscentes, de 2.5 cm de ancho, 15.2 a 30.5 cm

de largo y puntiagudas en el ápice. Mientras permanecen en el árbol, se dividen abriéndose con fuerza, esparciendo las semillas (Little y Wadsworth, 1964; Neal, 1965). Las semillas negras son elípticas, planas y de 1 cm de largo. Las semillas de *B. monandra* alcanzan en promedio 5,680 por Kg (Francis y Rodríguez, 1993).

Aunque no hay informes publicados disponibles sobre el manejo de vainas y semillas de *B. monandra*, en la mayoría de las Fabaceae de clima templado y semillas duras, la madurez de la vaina se determina por un cambio de color, de verde a café claro u oscuro (U.S. Department of Agriculture, 1974). Las vainas maduras se recogen a mano, se sacuden o agitan de los árboles y luego se esparcen para secarlas al aire. Las semillas se trillan o maceran de las vainas secas, y se separan de la cáscara por medio del tamizado, soplado y posterior flotación en agua. Ya secas (contenido de humedad < a 12%; Roberts, 1973), las semillas se ponen en recipientes sellados y se almacenan entre 2 y 4°C. Las semillas secas se almacenan bien hasta por 3 años. Las semillas de *Bauhinia monandra* pueden iniciar su germinación 4 días después de haber sido colocadas en papel filtro húmedo, y lograr incluso una germinación del 100% (Francis y Rodríguez, 1993).

La información sobre especies relacionadas con *Bauhinia* puede ser útil para preparar semillas de *B. monandra* para su germinación, con resultados satisfactorios después de 52 semanas, cuando las semillas de *B. rufescens* son escarificadas utilizando H₂SO₄ al 97 %, lavadas, secadas y colocadas en envases sellados, almacenándolas a 4°C (Some *et al.*, 1990). Sin embargo, se puede alcanzar una excelente germinación de *Bauhinia spp.* sin escarificación (Francis y Rodríguez, 1993). La orientación de la semilla en el suelo puede ser un factor importante de la germinación (Prasad y Nautiyal, 1995); semillas de *B. retusa* sembradas con el extremo micropilar hacia arriba tuvieron una germinación temprana y la tasa más alta de supervivencia de plántulas, después de 2 meses. Aquéllas con orientación horizontal o con el extremo micropilar hacia abajo en el suelo, tuvieron tasas de supervivencia más bajas. Algunas especies pueden propagarse de retoños pero rara vez de estacas.

Especies B



Bauhinia monandra Kurz

Bauhinia multinervia (Kunth) DC.

K. F. CONNOR Y J. K. FRANCIS

Estación de Investigación del Sur
y el Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Bauhinia megalandra Griseb., *Bauhinia multinervia* (H.B.K.) D.C., *Pauletia multinervia* Kunth

Bauhinia, mountain ebony, pata de cabra, pata de vaca, petit flamboyant, urape

Cerca de 600 especies de *Bauhinia* crecen en regiones tropicales del mundo (Larson, 1974). El género incluye árboles, bejucos y arbustos que con frecuencia se plantan por sus flores vistosas y follaje ornamental (Bailey, 1941; Neal, 1965). En Puerto Rico, *B. multinervia* es un árbol naturalizado que se reproduce con frecuencia.

Es un árbol pequeño que alcanza de 6 a 12 m de altura y por lo menos, 30 cm de diámetro (Pittier, 1926; Howard, 1988). Los árboles no tienen una larga vida pero pueden crecer anualmente 1 m o más. Los troncos son mayormente rectos, y la copa del árbol es de mediana densidad. La corteza es gris-café y fibrosa. Las hojas son de forma elíptica, redondeadas en la base y divididas a un tercio o a la mitad de su longitud. Cada hoja tiene 11 venas prominentes (Pittier, 1926). Los peciolo de las hojas miden de 1.2 a 4.5 cm de largo. Las hojas, peciolo, estípulas y ramas jóvenes, todas son pubescentes. Se localiza en áreas que reciben entre 1500 y 2500 mm de precipitación anual (Francis y Liogier, 1991). *B. multinervia* es un reproductor agresivo que es probablemente, como sus especies relacionadas, moderadamente intolerante. Prefiere suelos de fertilidad media fluctuando de 5.0 a 7.0 en pH. No tolera lugares pobres y usualmente los árboles necesitan disturbios para establecerse.

La madera es de color rojizo, de grano fino y fácil de pulir; sin embargo, el árbol rara vez alcanza tamaño comercial (Pittier, 1926).

Florece de 3 a 4 años (Bailey, 1941). Las flores crecen en racimos terminales o panículas y tienen 10 estambres (Pittier, 1926; Howard, 1988). Los cinco pétalos lineales, con uñas y algo alargados son blancos, y de 8 a 12 cm de largo por 0.5 a 1.0 cm de ancho. El cáliz de 8 a 12 cm de largo es fuertemente pubescente y se divide en cinco lóbulos. Los frutos son vainas planas, oscuras, que tienden a dividirse y a enrollarse al secarse. Las vainas fluctúan de 22 a 31 cm de largo y de 2.3 a 2.8 cm de ancho. *B. multinervia* puede producir semillas en el espacio de 4 años de haberse establecido. En promedio se producen 4,240 semillas/Kg (Francis y Rodríguez, 1993).

Aunque no hay informes publicados disponibles sobre el manejo de vainas y semillas de *B. multinervia*, en la

mayoría de las Fabaceae templadas de semillas duras, la madurez de la vaina se determina por un cambio de color de verde a pardo claro u oscuro (U.S. Department of Agriculture, 1974). Las vainas maduras se recogen a mano, se sacuden o agitan de los árboles, y luego se esparcen para secarlas al aire. Las semillas se trillan o maceran de las vainas secas y se separan de la cáscara por medio de tamizado, soplado y flotación en agua. Una vez secas (contenido de humedad < a 12%; Roberts, 1973), las semillas se colocan en recipientes sellados y se almacenan entre 2 y 4 °C. Las semillas pueden iniciar la germinación sin escarificación, 6 días después de haber sido colocadas en papel filtro húmedo, con una germinación final de cerca del 90 %.

La siguiente información de especies relacionadas con *Bauhinia* puede ser útil para preparar semillas de *B. multinervia*. Una germinación satisfactoria puede darse después de 52 semanas, cuando las semillas de *B. rufescens* son escarificadas utilizando H₂SO₄ al 97 %, lavadas, secadas y colocadas en envases sellados y almacenadas a 4 °C (Some *et al.*, 1990). Sin embargo, se puede alcanzar una germinación excelente de *Bauhinia spp.* sin escarificación (Francis y Rodríguez, 1993). La orientación de la semilla en el suelo puede ser un factor importante de la germinación (Prasad y Nautiyal, 1995); semillas de *B. retusa* sembradas con el extremo micropilar hacia arriba, tuvieron una germinación más temprana y la tasa más alta de supervivencia de plántulas después de 2 meses. Aquéllas con orientación horizontal o con el extremo micropilar hacia abajo en el suelo, tenían tasas de supervivencia más bajas. Algunas especies pueden propagarse a partir de retoños pero rara vez de estacas.

Especies B



Bauhinia multinervia (Kunth) DC.

Bauhinia purpurea DC. ex Walp.

K. F. CONNOR

Estación de Investigación del Sur
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Bauhinia triandra Roxb., *Caspareopsis purpurea* (L.) Pittier, *Phanera purpurea* (L.) Benth.

orchidtree, pata de vaca, pie de cabra, purple bauhinia, ramo de orquídea

Cerca de 600 especies de *Bauhinia* crecen en las regiones tropicales del mundo (Larson, 1974). El género incluye árboles, bejucos y arbustos que con frecuencia se plantan por sus flores vistosas y follaje ornamental (Bailey, 1941; Neal, 1965). *Bauhinia purpurea* es nativa del sudeste de Asia, desde India a China y se planta en Florida, Hawaii, Puerto Rico, las Islas Vírgenes y en otros sitios de los trópicos de América. La especie es rara en Puerto Rico donde se disemina lentamente y se reproduce muy poco (Francis y Liogier, 1991).

Es un árbol perenne, de rápido crecimiento, de porte pequeño a mediano y que alcanza 7.6 m de altura y 17.8 cm en diámetro. Puede alcanzar una altura de 4.6 m en menos de 2 años (Bailey, 1941). La corteza es color gris claro y puede ser lisa o finamente fisurada. Las hojas son lisas y elípticas, tienen lóbulos redondeados y se dividen a un tercio o a la mitad de su longitud, formando una base en forma de corazón; de 9 a 13 venas principales se difunden desde esta base (Bailey, 1941; Little *et al.*, 1974). Los limbos varían en tamaño, de 3.8 a 12.7 cm de longitud, y los pecíolos de 2.5 a 5.1 cm se ensanchan en ambos extremos (Little *et al.*, 1974). En Puerto Rico, *B. purpurea* crece en áreas que reciben anualmente por lo menos 1500 a 2500 mm de precipitación y que tienen suelos húmedos y con buen drenaje. La especie no crece bien en lugares áridos o con bajos nutrientes.

Se cultiva principalmente como ornamento, sembrado por sus atributos de floración (Jim, 1991). Las hojas son comestibles (Biswas y Bhuyan, 1983).

Florece en un tiempo de 3 ó 4 años (Bailey, 1941). Las flores de *B. purpurea* son corimbos no ramificados, axilares o terminales en los meses de otoño e invierno (Bailey, 1941; Little *et al.*, 1974); son pocas las flores que se dan en cada corimbo. El cáliz se abre dividiéndose en dos partes casi iguales. Hay de tres a cuatro estambres fértiles y de seis a siete estambres estériles por flor. Cuando están completamente abiertas, las flores grandes, fragantes, de cinco pétalos miden de 8.9 a 10.2 cm transversalmente. Los pétalos miden 5.1 cm de largo y 1.6 cm de ancho. El color de las flores varía. Bailey (1941) reporta que los pétalos son de color rojo, con un veteado blanco en la uña; sin embargo, árboles individuales pueden tener flores que fluctúan en color desde casi blanco hasta un morado

intenso. Little *et al.* (1974) declaran que los pétalos son color rosado o morado, con un pétalo rojo oscuro hacia la base. Los frutos son vainas planas, oscuras y dehiscentes, fluctuando de 20.3 a 30.5 cm de largo y de 1.9 a 2.5 cm de ancho (Bailey, 1941; Little *et al.*, 1974). Los frutos al abrirse se tuercen, arrojando las semillas, las cuales son de color pardo brillante, redondeadas, planas y de 1.3 a 1.6 cm de largo. En promedio se producen 4,670 semillas/Kg.

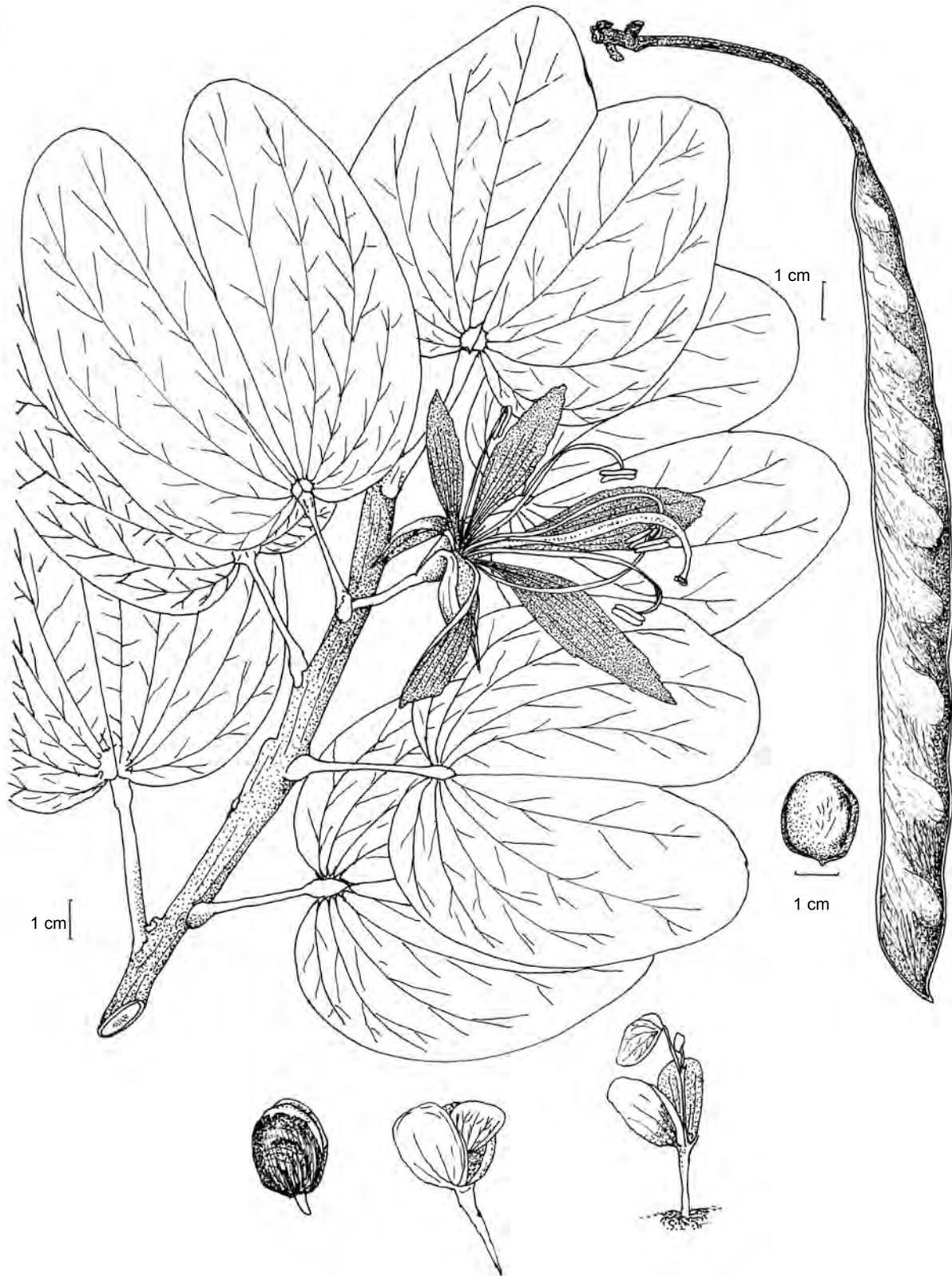
Aunque no hay disponibilidad de informes publicados sobre el manejo de vainas y semillas de esta especie, en la mayoría de las Fabaceae templadas de semillas duras, la madurez de la vaina se determina por un cambio de color de verde a pardo claro u oscuro (U.S. Department of Agriculture, 1974). Las vainas maduras se recogen a mano o se sacuden/agitan de los árboles y luego se esparcen para secarlas al aire. Las semillas se trillan o maceran de las vainas secas y se separan de la cáscara por medio de tamizado, soplado y flotación en agua. Una vez secas (contenido de humedad < a 12 %; Roberts, 1973), las semillas se ponen en recipientes sellados y se almacenan entre 2 y 4 °C. Francis y Rodríguez (1993) registraron una excelente germinación de *Bauhinia spp.* sin escarificación; 99 % de las semillas de *B. purpurea* analizadas germinaron cuando se las puso en papel secante húmedo, y la germinación se dio a los 4 días.

La siguiente información sobre especies relacionadas con *Bauhinia* puede ser útil para preparar semillas de *B. purpurea* para la siembra. La orientación de las semillas en el suelo puede ser importante (Prasad y Nautiyal, 1995); semillas de *B. retusa* sembradas con el extremo micropilar hacia arriba, iniciaron una germinación más temprana y la tasa más alta de supervivencia después de 2 meses. Las sembradas horizontalmente o con el extremo micropilar hacia abajo, tuvieron tasas de supervivencia de plántulas más bajas y raíces más cortas. Algunas especies pueden propagarse a partir de retoños pero rara vez de estacas.

INFORMACION ADICIONAL

La viabilidad del polen puede analizarse utilizando un medio de sacarosa conteniendo 20 ppm GA₃ (Kumar *et al.*, 1982). Una inspección microscópica de los frutos revela la presencia de estomas sobresalientes con células subsidiarias conspicuas (Rugenstein y Lersten, 1981).

Especies B



Bauhinia purpurea DC. ex Walp.

Bauhinia variegata L.

K. F. CONNOR

Estación de Investigación del Sur,
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Phanera variegata (L.) Benth.

*Buddhist bauhinia, flamboyán orquídea, mountain ebony, orchidtree,
palo de orquídeas, patabuey, poor man's orchid*

Cerca de 600 especies de *Bauhinia* crecen en regiones tropicales del mundo (Larson, 1974). El género incluye árboles, bejucos y arbustos que con frecuencia se plantan por sus flores vistosas y follaje ornamental (Bailey, 1941; Neal, 1965). *Bauhinia variegata* es nativa del sudeste asiático y crece desde India a China. Es uno de los árboles pequeños cultivados más comúnmente en India y es una especie fácil de reproducir de invernadero (Bailey, 1941). Derivado de una plantación popular en Florida y Hawái, la especie se ha diseminado y se ha naturalizado en las colinas del sur de Puerto Rico y en todas las Antillas.

Es un árbol perenne o decíduo, de porte pequeño a mediano (Little *et al.*, 1974), que alcanza 1.8 a 7.6 m de altura y hasta 20.3 cm de diámetro. En Puerto Rico crece en áreas que reciben anualmente entre 750 y 2000 mm de precipitación (Francis y Liogier, 1991). Las ramas son glabras o casi glabras (Bailey, 1949). Las hojas varían en tamaño, fluctuando de 5.1 a 12.7 cm de diámetro. Son algo más anchas que largas y son divididas a un cuarto o a un tercio en su longitud (Bailey, 1941, 1949; Little *et al.*, 1974). Los lóbulos resultantes son redondeados y disecados por 9 a 13 venas principales que se difunden desde la base, en forma de corazón. La especie crece bien en suelos con fertilidad media que son áridos o húmedos; no tolera lugares pobres en nutrientes. Aunque la reproducción es abundante, la especie se difunde lentamente y está restringida a un hábitat limitado.

Bailey (1941) reporta que la madera es de color de ébano, mientras que Little *et al.* (1974) establecen que la madera es blancuzca y blanda. Aunque la especie se establece con más frecuencia por sus cualidades ornamentales, también se utilizan otras propiedades: la corteza se usa como astringente en curtido y tintura, y las hojas y yemas de las flores como legumbre (Bailey, 1941). Las semillas producen 16% de aceite, el cual está compuesto de 55% de ácidos grasos linolénicos, 36.8% de linoleicos, 26.1% de oleico, 19.5% de palmítico, 16.95% de esteárico, y vestigios de ácido graso mirístico (Zaka *et al.*, 1983). La pasta residual contiene 41% de proteína.

Florece a los 3 ó 4 años (Bailey, 1941). En Puerto Rico, las flores se dan desde el otoño hasta la primavera (Little *et al.*, 1974). Las flores vistosas de cinco pétalos se dan en

racimos cortos, aproximadamente siete en cada vástago. Miden de 7.6 a 10.2 cm transversalmente y fluctúan en color desde blancas (en la variedad *candida* Buch.-Ham.) hasta rosadas o morado (Bailey, 1941; Little *et al.*, 1974). Bailey (1941) y Neal (1965) reportan que los pétalos son jaspeados con rojo y amarillo, y que el pétalo más inferior es más grande y marcado con carmesí. (Bailey, 1949) indica que los labios del pétalo con frecuencia están marcados o moteados de manera atractiva con colores morados. Little *et al.* (1974) indican que un pétalo está jaspeado y que los pétalos tienen márgenes ondulados. Los pétalos miden de 5.1 a 6.4 cm de largo y de 2.5 a 3.2 cm de ancho. El cáliz se divide a lo largo de uno de sus extremos, cuando se abre y permanece unido. Hay cinco o seis estambres fértiles por flor. Los frutos son vainas oscuras dehiscentes que cuando se abran, se curvan y enroscan. Son largas, delgadas y puntiagudas en ambos extremos. Little *et al.*, (1974) observan que las vainas alcanzan longitudes de 12.7 a 22.9 cm. Bailey (1941) reporta que las longitudes de las vainas van desde 30.5 a 61 cm, pero, en 1949, la longitud de la vaina se redujo a "1 pie o menos." Los frutos maduran a fines de la primavera o a principios del verano. Los estomas están presentes en las semillas y en las vainas (Rugenstein y Lersten, 1981); las semillas son de color pardo claro, redondeadas y planas.

Aunque no hay informes publicados disponibles sobre el manejo de las vainas y semillas de *B. variegata*, en la mayoría de las Fabaceae templadas de semillas duras, la madurez de la vaina se determina por un cambio de color de verde a pardo claro u oscuro (U.S. Department of Agriculture, 1974). Las vainas maduras se recogen a mano o se sacuden/agitan de los árboles y luego se esparcen para secarlas al aire. Las semillas se trillan o maceran de las vainas secas y se separan de la cáscara por medio de tamizado, soplado y flotación en agua. En Puerto Rico, las semillas relativamente grandes, con 1.3 cm de diámetro, tienen en promedio 4,950 semillas/Kg (Francis y Rodríguez, 1993). Una vez secas (con un contenido de humedad < a 12%; Roberts, 1973), las semillas se ponen en recipientes sellados y se almacenan entre 2 y 4 °C.

Athaya (1985) reporta que las semillas tienen un porcentaje de germinación más alto cuando se almacenan después de

Especies B

ser limpiadas; sin embargo, la viabilidad se pierde en un espacio de 3 años. Esta pérdida de viabilidad puede atribuirse a un alto contenido de humedad o daño mecánico, dado que las Leguminosas de semillas duras deberían durar bien almacenadas por períodos más largos de tiempo. Estudios sobre la germinación utilizando embriones extirpados produjeron resultados comparables a experimentos utilizando semillas intactas (Babeley y Kandya, 1986). Francis y Rodríguez (1993) reportaron una excelente germinación de *Bauhinia* spp. sin escarificación, e encontraron un 77% de germinación para semillas de *B. variegata* puestas en papel secante húmedo.

La siguiente información acerca de especies relacionadas con *Bauhinia* puede ser útil para preparar semillas de *B. purpurea* para su plantación. La orientación de la semilla en el suelo puede ser un factor importante en la supervivencia de las plántulas. Prasad y Nautiyal (1995) reportan que las semillas de *B. retusa* sembradas con el extremo micropilar hacia arriba, tenían un inicio de la germinación más temprano, y la tasa más alta de supervivencia de las plantas después de 2 meses. Aquellas sembradas horizontalmente o con el extremo micropilar hacia abajo, tenían tasas de supervivencia de plantas más bajas y raíces más cortas. Algunas especies pueden propagarse a partir de retoños pero rara vez de estacas.



Bauhinia variegata L.

Brosimum alicastrum Sw.

ANIBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Moraceae

Sin sinónimos

Bread nut, maseco, mo, ojite, ojoche, ox, ramón, ramón blanco, talcofte
fillo, tzoltzax, ujushe blanco

Es nativa de América. Está distribuida de forma natural desde México hasta Centroamérica, el norte de Sudamérica y en las Antillas. La planta es un componente importante de los bosques tropicales calientes-húmedos y subhúmedos, donde forma agrupaciones de diferentes tamaños (Little y Dixon, 1983).

Es un árbol monoico, perenne, de rápido crecimiento, con látex, de hasta 40 m de altura y de 150 cm de DN. El tronco es recto, cilíndrico y acanalado, con espolones bien desarrollados y una copa piramidal formada de ramas con un follaje denso que se elevan y luego cuelgan. Las hojas son simples, alternas, ovadas-lanceoladas, elípticas a ovadas, de 4 a 18 cm de largo por 2 a 7.5 cm de ancho. En la Península de Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos con rocas aflorando, formando parte del bosque tropical. Las regiones donde se encuentra el árbol tienen una temperatura promedio anual de 26 °C, con una temperatura máxima de 36.7 °C y una mínima de 14.9 °C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo, las mínimas a diciembre y enero. La precipitación promedio anual es de 1288 mm, fluctuando entre 900 y 1800 mm. El árbol crece en alturas desde el nivel del mar hasta 1000 m.

Tiene usos múltiples, aunque se desconoce su potencial fuera de su perímetro de distribución natural. La investigación antropológica indica que fue uno de los principales medios de sustentación de los antiguos Mayas, que la cultivaron de forma intensiva. Una de las características más sobresalientes de esta planta es que permanece verdes durante la estación seca, siendo así la única fuente existente de forraje en muchos lugares. Las ramas, hojas, frutos y semillas se utilizan para alimentar al ganado. También sirven como suplemento nutricional para cerdos y pollos. De 7 a 8 toneladas de frutos y de 35 a 40 toneladas de follaje pueden ser recolectadas de 125 árboles por hectárea (Pardo-Tejeda *et al.*, 1976). Las semillas son ricas en almidón, proteínas y vitaminas A y C. En algunos lugares se consumen hervidas y se dice que saben a castañas. Tostadas y molidas se utilizan como un sustituto del café. La gravedad específica de la madera es de 0.69. La madera es blanca o amarillenta, y se utiliza para leña, durmientes de ferrocarril, chapas, pisos, mangos de herramientas, cajas de empaque, muebles y armarios

baratos, y panales de abeja, al igual que para construcciones rurales y artesanías. El árbol se cultiva en varios patios y se siembra como un árbol de sombra y ornamento en calles, parques y jardines (Barrera, 1981; Cabrera *et al.*, 1982; Chavelas y González, 1985; Chudnoff, 1979; Echenique-Manrique, 1970; Flores, 1993a; Lozano *et al.*, 1978; Miranda, 1976, National Academy of Sciences, 1975; Pardo-Tejeda y Sánchez, 1980; Pardo-Tejeda *et al.*, 1976; Rico-Gray *et al.*, 1991).

El árbol comienza a dar flores y frutos a los 4 ó 5 años de edad. Dado que su distribución geográfica es extensa, *B. alicastrum* florece a diferentes tiempos, pero especialmente de enero a junio. Sus frutos maduran entre abril y septiembre, dependiendo de su ubicación geográfica (Chavelas y Duvall, 1988b). En el sureste de México, la planta florece precoz y abundantemente desde abril a julio, y da frutos de junio a octubre (Juárez *et al.*, 1989). Las flores son de color crema y dispuestas en una capítulo. De julio a agosto los frutos abundantes maduran y comienzan a caer al suelo. Los frutos son bayas globosas, de 2 a 2.5 cm de diámetro, carnosas, dulces y amarillas o anaranjadas cuando están maduros. Cada fruto contiene una semilla (Cabrera *et al.*, 1982; Pennington y Sarukhan, 1968). Las semillas tienen forma globosa a subglobosa, levemente oprimidas, y miden de 1 a 2 cm de diámetro. El tegumento es de color pardo-amarillento, liso, opaco y membranoso-papiráceo. Un engrosamiento vascularizado en la región hilar esta adherido fuertemente al embrión en las semillas frescas, pero es quebradizo y se suelta fácilmente en semillas viejas.

Los frutos se recolectan fácilmente del suelo dado su tamaño. También se pueden recoger desde los árboles utilizando palos con ganchos metálicos. Se remueve la cáscara a mano y las semillas se lavan vigorosamente con agua fresca para limpiarlas del mucilago e impurezas. Las semillas se secan en un lugar fresco y bien ventilado. Un árbol puede dar aproximadamente 29 Kg de semillas; hay un promedio de 300 a 350 semillas/Kg. Las semillas permanecen viables por aproximadamente 3 meses, cuando están almacenadas en condiciones ambientales (24 a 30°C). Con un almacenamiento más largo, la viabilidad de las semillas disminuye rápidamente debido a la pérdida de humedad (Vega *et al.*, 1981).

Especies B

La germinación de las semillas es criptocotilar (Del Amo, 1979). En condiciones húmedas, las semillas frescas germinan en un 88% sin pretratamiento. Las semillas grandes germinan más rápidamente que las pequeñas, y producen plantas más grandes y vigorosas (Niembro, 1996). Una muestra heterogénea de semillas germinó aproximadamente 28 días después de haberse sembrado (Vega *et al.*, 1981).

El medio de crecimiento utilizado en los contenedores es una mezcla de tierra y arena, con proporciones que varían entre viveros. En los viveros, usualmente se siembran las semillas en envases negros de polietileno, de 10 cm de ancho por 20 cm de largo. Se las riega de cada 1 a 3 días, dependiendo de la permeabilidad del medio utilizado. Dos o tres meses después de la siembra, las plantas miden de

30 a 50 cm de alto y pueden ser establecidas en campo (Chavelas y Duvall, 1988).

INFORMACION ADICIONAL

El hilo de la semilla es basal, puntiforme, pálido y rodeado de una mancha pálida, vagamente circular. El micrópilo es indiscernible. El embrión tiene un eje curvo, asimétrico, verde y con látex. Dos cotiledones macizos, carnosos y desiguales son sinuosos en sus superficies de contacto, uno encima del otro. La plúmula no es diferenciada. La radícula es curva, alargada y parcialmente visible, con un ápice amarillento (Berg, 1972; Berg y Dewolf, 1975; Burger, 1977; Hutchinson, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Standley y Steyermark, 1946c).



Brosimum alicastrum Sw.

Brunellia costaricensis Standl.

E. ARNÁEZ E I. MOREIRA

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

Familia: Brunelliaceae

Sin sinónimos

Cedrillo, cedrillo macho, yerbabuena (Hartshorn y Poveda 1983)

Cerca de 15 especies del género *Brunellia* crecen en las montañas de los trópicos de América (Standley y Steyermark, 1946). La mayoría crecen en Colombia, algunas en los bosques húmedos de los Andes y un número menor, en Centroamérica y las Antillas. En algunos países sólo crece una especie (Nee, 1985; Orozco, 1986). *Brunellia costaricensis* es nativa de Costa Rica y crece en bosques secundarios a elevaciones entre 1500 y 2800 m (Carpio, 1992; Torres *et al.*, 1992b), en áreas con 200 a 4000 mm de precipitación anual y temperaturas de 3 a 25 °C.

Es un árbol bien formado, de porte medio a grande, con un tronco cilíndrico. Puede alcanzar 27 m de altura y un DN de 57 cm. La especie crece en laderas y en suelos con buen drenaje. Puede invadir suelos desnudos y adaptarse a suelos derivados de desprendimientos de tierra. Dado que crece en terrenos desnudos, puede sobrevivir a altas intensidades de luz (Hartshorn y Poveda, 1983).

Es considerado como un árbol maderable: La madera es liviana, con una gravedad específica de 0.35. La albura es de color rosa claro y el duramen es gris castaño. La madera se seca moderadamente rápido y fácilmente, sin imperfecciones graves. Es fácil de trabajar y se pule bien. Su resistencia a organismos biodegradantes es baja (Carpio, 1992). Utilizada actualmente para leña y carbón, podría utilizarse para papel, juguetes, artesanías y muebles económicos (Holdridge y Poveda, 1975). La madera también se usa en la construcción de cajas para transportar fruta, para ataúdes y construcción de interior (Carpio, 1992).

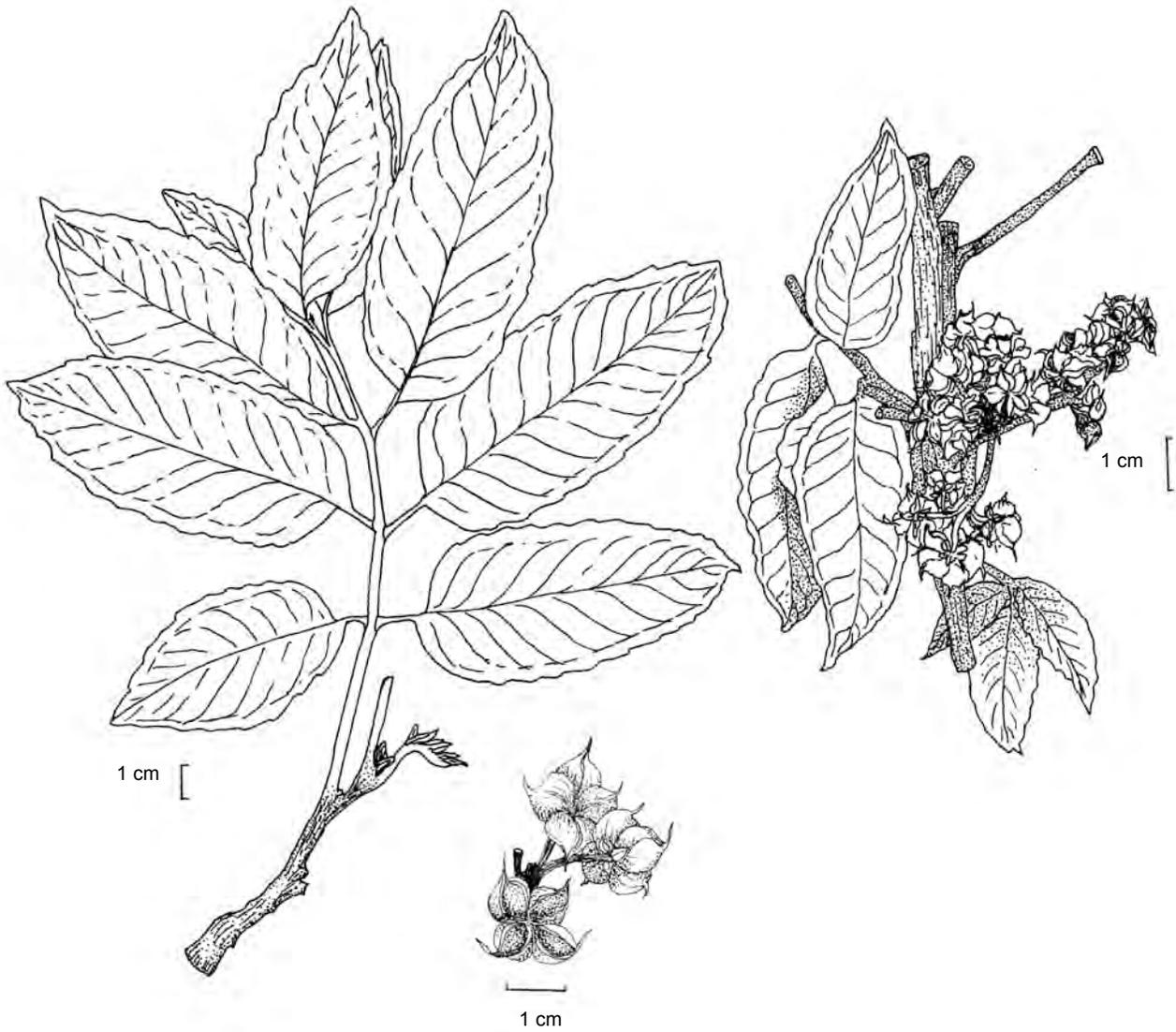
Las flores aparecen en inflorescencias terminales (Arnáez y Moreira, 1992; Cuatrecasas, 1970; Nee, 1985). La especie florece todo el año; sin embargo, durante algunos períodos las flores femeninas son más numerosas que las flores masculinas, y viceversa. En las partes altas del Valle Central de Costa Rica, aparecen cantidades abundantes de flores femeninas, de abril a junio. Los sépalos son verdes y los pétalos son de un color de estaño. El fruto es un agregado polifolicular, de uno a cinco frutos por cada flor. Cada rama da en promedio 331 frutos, cada uno conteniendo 2 semillas. Cada semilla mide 0.20 cm de ancho, 0.35 cm de largo y 0.193 cm de grosor (Arnáez y Moreira, 1992; Torres *et al.*, 1992b). La especie produce de manera frecuente, cantidades abundantes de semillas. Los

pájaros diseminan las semillas, y los bancos de semillas en el suelo son abundantes (Torres *et al.*, 1992b). *Brunellia* se propaga por semilla y por rebrote (Torres *et al.*, 1992b).

Los trabajadores recolectan frutos todo el año subiéndose a los árboles y utilizando podadores extensibles. Sin embargo, la tasa más alta de producción de frutos ocurre desde abril hasta junio. Los frutos se trasladan en bolsas a áreas bien ventiladas para que se sequen. El secado libera las semillas de los folículos. Los embriones de semillas almacenadas durante un mes presentaron una buena condición; sin embargo, todas las observaciones son preliminares (Torres *et al.*, 1992b).

Fueron probados doce tratamientos de pregerminación. Algunos implicaban mezclas de sulfato, sustancias químicas y remojo en agua; sin embargo, no se logró la germinación en ninguna prueba (Torres *et al.*, 1992b).

Especies B



Brunellia costaricensis Standl.

Bursera simaruba (L.) Sarg.

NADIA NAVARRETE-TINDALL Y

MARIO A. ORELLANA NUÑEZ

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos, Columbia, MO
(Facultad de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México) y
Facultad de Agronomía Univesidad de El Salvador

Familia: Burseraceae

Bursera gummifera L., *B. ovalifolia*, (Schldl.) engl.,
Elaphrium ovalifolium, Schldl., (L.) Rose, *Pistacia simaruba*

Almacigo, chacah, chacaj, chiboue, chinacahuite, chino, copon, ginicuite, gomye, gomye blan, gumbolimbo, indio desnudo, jiñocuavo, jote, jobo, palo chino, palo de incienso, palo jote, palo mulato, palo santo, turpentine tree (Méndez *et al.*, 1994; Schubert, 1985; Timyan, 1996; Witsberger *et al.*, 1982)

Nativa desde el sur de México hasta el norte de Sudamérica y ha sido introducida en las Antillas y en el sur de Florida. Se encuentra desde el Cabo Kennedy hasta el sur de los cayos de la Florida (Elias, 1980). Aunque se encuentra en bosques primarios, la especie es más abundante en bosques secundarios. Otras especies en el género incluyen *B. microphylla* o el árbol elefante, nativa del suroeste de Estados Unidos y México, y *B. fagaroides*, o bursera fragante, nativa de Arizona en los Estados Unidos y el oeste de México (Elias, 1980).

Es un árbol dioico que alcanza 20 a 30 m de altura y un DN de 1 m (Aguilar y Aguilar, 1992). Es un árbol decíduo con un tronco recto y tallos suculentos, común en bosques tropicales secos estacionales (Holbrock *et al.*, 1995). Se reconoce fácilmente por su corteza de color pardo rojizo, lisa, de apariencia aceitosa que se pela como papel. Las ramas son robustas pero se rompen fácilmente. Las hojas son alternas e imparipinnadas, compuestas con 5 a 13 hojas. El árbol crece bien en suelos pobres o ricos, y tolera suelos salinos. Prospera en áreas con 500 a 1400 mm de precipitación anual y se adapta a largos períodos de sequía. Aunque la especie crece a elevaciones de 0 a 1800 m, es más común a aproximadamente 1000 m (Lagos, 1977; Méndez *et al.*, 1994; Witsberger *et al.*, 1982).

La madera es de color blanca, amarillenta o pardo claro y tiene una textura de fina a media, con una gravedad específica de 0.26 a 0.40, y de pobre durabilidad. Varios insectos, como escarabajos, barrenadores y termitas atacan la madera (Timyan, 1996). La madera es fácil de trabajar y se utiliza para hacer ataúdes, canoas y mangos de herramientas agrícolas; para construir casas rurales y cercas vivas; y como leña (Aguilar y Aguilar, 1992; Budowski, 1987; Witsberger *et al.*, 1982). Los frutos y el follaje pueden utilizarse como forraje para el ganado (Alfaro y Rojas, 1992). Los frutos, semillas, hojas y corteza tienen valor medicinal popular para tratar heridas, gota, enfermedades digestivas, dolor de muelas, fiebre, cálculos renales e infecciones pulmonares (Elias, 1980; Gonzalez

Ayala, 1994; Timyan, 1996). La corteza también se utiliza como antídoto contra mordeduras de serpientes, y cataplasmas con sus hojas se usan para detener infecciones de gangrena. La savia resinosa puede utilizarse para hacer barnices para madera o goma que puede substituir la goma arábiga (Aguilar y Aguilar, 1992; Méndez *et al.*, 1994). En Guatemala, después que se recolecta la resina de los troncos, se hace endurecer en bloques y se utiliza como incienso en las iglesias. El árbol también se siembra para sombra o como árbol ornamental (Elias, 1980).

En El Salvador, la especie pierde las hojas desde abril hasta diciembre, florece desde marzo hasta junio y da frutos casi todo el año. En Florida florece en invierno o primavera y los frutos maduran en el verano (Elias, 1980). En Costa Rica, los frutos maduran desde enero hasta marzo (Stevens, 1983). Las flores son de un color verde-amarillento, de 4 a 6 mm de largo, y se dan en racimos o espigas; los frutos son cápsulas como drupas de color rosado, con una o dos semillas, de 6 a 8 mm de largo. Las semillas son diseminadas por los pájaros, monos araña y ardillas (Aguilar y Aguilar, 1992; Lagos, 1977; Stevens, 1983; Witsberger *et al.*, 1982). En Costa Rica los frutos son una la fuente principal de alimento para los monos cara blanca.

Se propaga por semillas o estacas. La germinación de las semillas es rápida, y el porcentaje de germinación es entre 80 y 100%. Las semillas no necesitan tratamientos de escarificación. Estacas de 1.5 a 3 m de largo y de 5 a 20 cm de diámetro se plantan en un lugar permanente durante la estación lluviosa, y generan raíces fácilmente sin reguladores de crecimiento (Alfaro y Rojas, 1992). *B. simaruba* alcanza la madurez en aproximadamente 15 años, cuando se propaga por semilla (Schubert, 1985).

Página en Blanco

Byrsonima crassifolia (L.) Kunth

MIREYA D. CORREA A.

Universidad de Panamá y
El Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Familia: Malpighiaceae

Malpighia crassifolia L., *Byrsonima pulchra* Sessé y Mocino ex DC., *Byrsonima cumingana* Juss.,
Byrsonima fendleri Turcz., *Byrsonima panamensis* Beurl., *Malpighia pulchra* Sessé y Moç

Maricao cimarrón, changugo, chaparro, chaparro de sabana, chaparro manteca, chaparro manteco, chi, craboo, crabo, crapoo, doncela, hori, huria, manero, manteco, manteco merey, maricao, maricao verde, nance, nance agrio, nance verde, nanche, nancite, nancito, peraleja' noro, peralejo, peralejo blanco, peralejo de sabana, sabana kwari moeidan, sabana mango, savanna serrette, tapal, wild-cherry, wild craboo, yuco (Little y Wadsworth, 1964)

El género *Byrsonima* tiene aproximadamente 130 especies nativas de los trópicos de América (Mabberley, 1997). *Byrsonima crassifolia* se encuentra desde Veracruz en México hasta Brasil y Paraguay; también crece en las Antillas. La especie, con frecuencia utilizada como planta ornamental, se ha introducido en el sur de Florida (Little y Wadsworth, 1964). La especie se distribuye ampliamente y es variable ecológicamente. Crece generalmente en asociación con *Curatella americana* L. (chumico) y ambas especies son resistentes a incendios, desplegando un hábito especial que hace que los árboles parezcan torcidos (Anderson, 1983).

Es un árbol pequeño y perenne, de 4 a 10 m de altura y con un DN de 15 a 30 cm. El árbol tiene una corteza fisurada, de color gris a chocolate oscuro, con lenticelas. La parte interior tiene ranuras rosadas o rojas y tiene un sabor amargo. Los tallos tienen cicatrices foliares prominentes y hojas jóvenes que son tomentosas. Las hojas son opuestas, obovadas a elípticas u ovaladas, escásamente acuminadas, con 4 a 15 cm de largo y de 2 a 9 cm de ancho, con una base aguda a obtusa y un margen completo. Se encuentra en bosques húmedos tropicales, tropicales secos, premontanos y tropicales muy húmedos, la especie crece usualmente en suelos estériles de lugares desde secos a muy húmedos, y es común en sabanas y praderas (Holdridge, 1970). La precipitación anual en estas zonas de vida fluctúa entre 1000 y 8000 mm; la temperatura promedio mínima anual es de 17°C y la máxima de 27°C (Holdridge *et al.*, 1971), *Byrsonima crassifolia* se encuentra en elevaciones de hasta 1500 m y crece en suelos ácidos y pobres (Geilfus, 1994).

Es una especie muy variable, especialmente en el tamaño y forma de las hojas y densidad del indumento (Cuatrecasas y Croat, 1980). El ovario usualmente es glabro; sin embargo, en algunos especímenes es piloso. Según estos autores, la ausencia de una conexión en la variación de las características anteriores no permite el reconocimiento de subespecies. Sin embargo, Geilfus (1994) informa que los brasileños distinguen cinco

variedades según el color del fruto (blanco, rojo, anaranjado y verde), y su tamaño (más grande de lo habitual). No se han presentado informes sobre híbridos o razas geográficas.

La madera es opaca, de color chocolate rojizo, dura, pesada (gravedad específica de 0.7), y moderadamente duradera. A lo largo de la región donde crece, cada parte del árbol se utiliza en una variedad de formas. Debido a sus flores de color amarillo dorado, el árbol se utiliza como ornamental, especialmente en Florida y en algunos países se considera como un árbol melífero. La madera se utiliza para carbón y leña. La corteza se usa para curtir pieles, veneno para peces y para tratar enfermedades gastrointestinales y pulmonares, así como infecciones de la piel. Las raíces se utilizan para tratar una variedad de enfermedades. El fruto puede utilizarse como tinte para algodón y como principal componente de alimentos dulces, como jaleas y helados. Información sobre los usos específicos en determinados países se presenta en la última sección de esta descripción.

La especie florece desde noviembre hasta julio, principalmente desde marzo hasta junio, por aproximadamente 6 semanas. Con el tiempo, las numerosas flores cambian de un color amarillo a un rojo-anaranjado. Los cinco sépalos miden de 1.5 hasta 2.5 mm de largo, son obtusos, recurvados e internamente glabros; cada uno tiene dos grandes glándulas oblongas-ovoides. Los pétalos son unguiculados, de 10 a 13 mm de largo, glabros, suborbiculares, con una lámina cóncava y margen irregular. Comúnmente un pétalo es erecto y pequeño, mientras que los otros son de divergentes a reflexos. Los 10 estambres miden de 4 a 5 mm de largo, la base de los filamentos es hispida, las anteras son introrsas y miden de 2.5 a 3.0 mm de largo, y el conectivo es engrosado. El ovario tiene tres estilos y es comúnmente pubescente, delgado y un poco más largo o igual que los estambres. Los árboles comienzan a dar fruto al año y medio y la producción máxima comienza a los 4 años. Cada árbol produce de 15 a 20 Kg de frutos, durante una cosecha de 4

Especies B 338/18

a 6 meses (Geilfus, 1994). Se produce una drupa (fruto) de cada flor. Las drupas son ovalado-globosas, glabras, de 0.8 a 1.5 cm de diámetro, verde a amarillo rojizo y ácidas. Los frutos maduran principalmente en agosto y septiembre y son dispersados por aves (Anderson, 1983). La semilla es grande, midiendo aproximadamente de 0.5 a 1.2 cm de diámetro (Cuatrecasas y Croat, 1980).

Los frutos se recolectan del suelo. No se utilizan herramientas especiales y el trabajo se hace fácilmente de forma manual. Cuando las ramas no son accesibles, se pueden hacer caer los frutos arrojando un objeto liviano, como un pedazo de madera y golpeando las ramas. Los frutos se empaquetan ajustadamente en botes, limpiados previamente con agua y se venden de esta forma. La semilla se puede separar del fruto apretando suavemente con la mano. También se pueden dejar que se sequen, lo que causa que el fruto aceitoso se encoja y exponga la semilla. Las semillas pueden preservarse por varios meses en bolsas de plástico que se guardan en sacos de fibra de agave (Vega *et al.*, 1983). Las semillas de *Byrsonima crassifolia* recolectadas en México alcanzaron un promedio de 5,280 semillas/Kg (Vega *et al.*, 1983).

Remojar o deshidratar el fruto puede considerarse un pretratamiento no intencional que no es necesario para la germinación. La especie se reproduce principalmente por semillas y en México 30% de las semillas germinaron a los 22 días (Vega *et al.*, 1983). En estudios actuales sobre germinación, las semillas germinaron solo cuando se les dio más de 50% de luz directa del sol. Las semillas que germinaron representaron no más del 7% del total sembrado, y la germinación se dio en 158 a 183 días (Center for Tropical Forest Science, no publicado).

Las semillas germinan entre 2 y 10 semanas cuando se siembran a 2 cm de profundidad en las camas de crecimiento (Geilfus, 1994). Las plántulas que miden 5 cm de alto pueden trasplantarse en bolsas. En aproximadamente 2 años, las plantas pueden alcanzar entre 40 y 60 cm y son plantadas. Las plantas deben ser establecidas con 6 m de separación, y las ramas inferiores deben ser podadas para obtener una copa uniforme.

INFORMACION ADICIONAL

La superficie adaxial de la hoja es ligeramente tomentosa y casi glabra cuando madura. La superficie abaxial es densamente pubescente, con tricomas pedicelados o glabros cuando maduran. La vena central arqueada es pubescente aun cuando la hoja está madura. Los peciolos son gruesos y miden de 0.5 a 1.5 cm de largo. Pseudoracimos terminales, que crecen hasta 20 cm de largo, comunmente están aislados y no ramificados, a veces con algunas ramas cortas cerca de la base. Son densamente pubescentes cuando son jóvenes y casi glabros cuando son maduros. Las brácteas son ovadas-lanceoladas, de 2 a 4 mm de largo y deciduas. Las bractéolas son ovadas, agudas, y de 1.0 a 1.5 mm de largo, y los pedicelos son hasta de 1.5 cm de largo (Cuatrecasas y Croat, 1980).

En un estudio biológico y fitoquímico de las hojas, se aislaron, identificaron y analizaron 22 compuestos para actividad espasmogénica (Bejar *et al.*, 1995). Entre los principales compuestos identificados estaban los

triterpenos, flavonoides, esteroides, éster aromático y aminoácidos comunes y no proteicos. Bejar y Malone (1993) estudiaron extractos farmacológicos y químicos de las hojas y la corteza, encontrando que los extractos redujeron actividad motriz y actuaron como un ligero analgésico en ratas.

Las flores producen abundantes lípidos en lugar de néctar; los lípidos son recolectados por muchas especies de abejas del género *Centris* (Vinson *et al.*, 1997). Las abejas obtienen polen y el aceite de las glándulas ubicadas sobre los sépalos en cada visita a la flor. El aceite es recolectado por las abejas hembras principalmente del género *Centris*. El aceite se mezcla con polen para alimentar a las larvas. Las abejas adultas se alimentan del néctar dulce obtenido de otras especies de plantas con flores. Las abejas del género *Trigona* también toman el polen de la flor (Anderson, 1983).

A lo largo de la región donde crece, *B. crassifolia* sirve en una gran variedad de formas. Proporciona calor y sustento, y se utiliza para tratar un gran número de enfermedades humanas. En América, el uso de esta especie es bastante antiguo. Las semillas carbonizadas, residuos del tallo y carbón, originados de 2,000 a 1,000 años antes de nuestra era, se han encontrado en el área de Cuello, en el norte de Belice (Turner y Miksicek, 1984).

En Centroamérica, los frutos se venden en envases llenos de agua y se utilizan para hacer refrescos, jaleas y otros dulces. Estos frutos contienen de 90 a 240 mg/100 g de vitamina C (Rehm y Espig, 1991). A veces, los refrescos se congelan y se comen como helado o sorbete, y se extrae la mantequilla de los frutos remojándolos en agua caliente (Duke, 1986). Los animales domesticados y los animales salvajes comen los frutos. Asimismo, la corteza se utiliza para envenenar a los peces y para curtir pieles, y la madera se utiliza para carbon, leña y para obtener un tinte rojo que se utiliza para tratar enfermedades de la piel (Duke, 1986). La epidermis de la planta y los frutos no maduros se utilizan para teñir algodón.

En Guatemala, la cáscara del fruto produce un tinte de color chocolate claro, que se utiliza para teñir telas de algodón. También se ha reportado que es una planta productora de miel y en algunos países, la corteza se utiliza en procesos de curtiduría y remedios caseros. Una decocción de la corteza seca se utiliza para tratar el asma, bronquitis, resfriados, tos, fiebres, amigdalitis e infecciones de la piel (Cáceres *et al.*, 1993). El extracto en agua caliente se utiliza externamente para tratar lesiones mucosas y enfermedades de la piel causadas por hongos (Cáceres *et al.*, 1991).

En Honduras una infusión de la corteza se utiliza para tratar diarrea, secreciones, heridas, enfermedades de la piel, dolor de muelas, dolor de estómago y enfermedades orales (House *et al.*, 1995). Los miembros del grupo amerindio Jicaque, ubicado en el centro de Honduras, comen los frutos crudos o en bebidas (Lentz, 1985). En Nicaragua, las hojas y la corteza se utilizan para tratar diarrea y la corteza se muele en agua y se aplica directamente a la piel para tratar el sarampión (Barrett, 1994). En Costa Rica, una infusión de la corteza se utiliza para tratar resfriados de pecho (Pittier, 1957). En Panamá

Especies B 339/18

la corteza fresca se remoja en agua por 24 horas y el extracto se administra para tratar colitis crónica y piorrea; el agua, después de la decocción de la corteza se administra como diurético (Gupta *et al.*, 1979).

En los neotrópicos, esta especie se utiliza ampliamente con fines medicinales. En México, una decocción de la corteza seca se utiliza para tratar mordeduras de serpientes y fiebre, y para expulsar la placenta y disminuir la pérdida de sangre en las mujeres durante el parto (Bejar y Malone, 1993). Una infusión de la corteza se administra para tratar diarrea y disentería, y el agua de la decocción de ramas secas se administra para tratar tos fuerte (Zamora-Martinez y Pola 1992). El líquido obtenido de la decocción de hojas y raíces secas se toma para tratar diarrea, para expulsar la

placenta y bajar la fiebre (Bejar y Malone, 1993). El fruto seco también se utiliza para tratar fiebre (Bejar y Malone, 1993). Los indios Mixe de Oaxaca, México, utilizan la corteza para tratar desórdenes gastrointestinales e infecciones de la piel (Geiss *et al.*, 1995).

En Colombia, la corteza se utiliza para tratar la diarrea dado que contiene taninos (García Barriga, 1992). También se considera un buen astringente y reductor de fiebre. Una decocción de la corteza se utiliza como antídoto contra mordeduras de serpientes. En Brasil, la planta fresca en agua se utiliza para tratar dismenorrea, dolores, debilidad y pérdida de sangre intensa (Elisabetsky y Posey, 1989). En Venezuela, Lewis y Elvin-Lewis (1977) informaron que la corteza se utiliza como veneno para peces.

B



Byrsonima crassifolia (L.) Kunth

Página en Blanco

Caesalpinia pulcherrima (L.) Sw.

NADIA NAVARRETE-TINDALL

Laboratorio de Ciencias Forestales, Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (Facultad de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México)

Familia: Fabaceae/Caesalpinioideae

Poincianella pulcherrima L. (Timyan, 1996) y *Poinciana pulcherrima* L. (Guzmán, 1980)

Flor barbona, flower crest, francillade, gallito, guacamaya, paradise flower, peacock crest, pride of Barbados, red bird of paradise, Spanish carnation, tabachin (Allen y Allen, 1981; Croat, 1978; Guzmán, 1980)

Es nativa de las Antillas y México (Croat, 1978) y se ha naturalizado en El Salvador y Panamá. Dos especies similares son el ave del paraíso mexicana *C. mexicana* y arbusto ave del paraíso *C. gilliesi*.

Es un arbusto o árbol pequeño, glabro, de rápido crecimiento, que alcanza de 6 a 7 m de altura y 20 cm de DN. Tiene hojas bipinadas compuestas, de 9 a 11 pares de hojuelas. Los árboles adultos de *C. pulcherrima* están adaptados a condiciones de semi sequía, y toleran calor extremo. Crece en una amplia gama de suelos, temperaturas y elevaciones desde el nivel del mar hasta 1000 m o más. Se congela a 0°C y se recupera con clima cálido.

C. mexicana puede hibridizarse con *C. pulcherrima*.

Caesalpinia pulcherrima es un árbol ornamental popular en áreas urbanas por sus flores anaranjadas vistosas, rápido crecimiento y tamaño mediano (Timyan, 1996). Comúnmente se utiliza para cercos vivos y como barrera rompevientos en países tropicales y en los Estados Unidos. En la corteza se encuentran taninos y flavonoides en las flores y hojas (Guzmán, 1980). Diferentes partes de la planta son utilizados para tratar varias condiciones tales como fiebre, infecciones del hígado, pequeñas ulceraciones, heridas e irritaciones de los ojos (González Ayala, 1994; Timyan, 1996).

Tiene flores de color rojo-naranja en panículas que florecen y dan fruto 8 meses después de germinar, bajo condiciones húmedas en lugares soleados (Allen y Allen, 1981). Se observan flores y vainas continuamente durante la estación seca y la mayor parte de la estación lluviosa. Las vainas maduran de 30 a 40 días después de la polinización (Croat, 1978; Quintanilla, 1997). Las vainas planas leñosas miden de 10 a 12 cm de largo conteniendo hasta 12 semillas. Las vainas son verdes cuando no han madurado, y de color pardo oscuro cuando maduras. Las vainas maduran primero en la base de la panícula de la flor.

Las vainas maduras se recolectan a mano dado que éstas permanecen en la planta. No se necesitan herramientas especiales para la extracción de semillas. Las semillas extraídas de la vaina indehisciente y colocadas a 5°C en

condiciones secas, en bolsas de plástico cerradas herméticamente, no necesitan limpiarse antes de ser sembradas. Hay un promedio de 6,300 a 6,500 semillas/Kg. No es necesario ningún tratamiento de pregerminación. La germinación de semillas frescas es de 90 a 100% (Navarrete-Tindall, 1996) y en semillas de 3 a 4 años de edad, 85%.

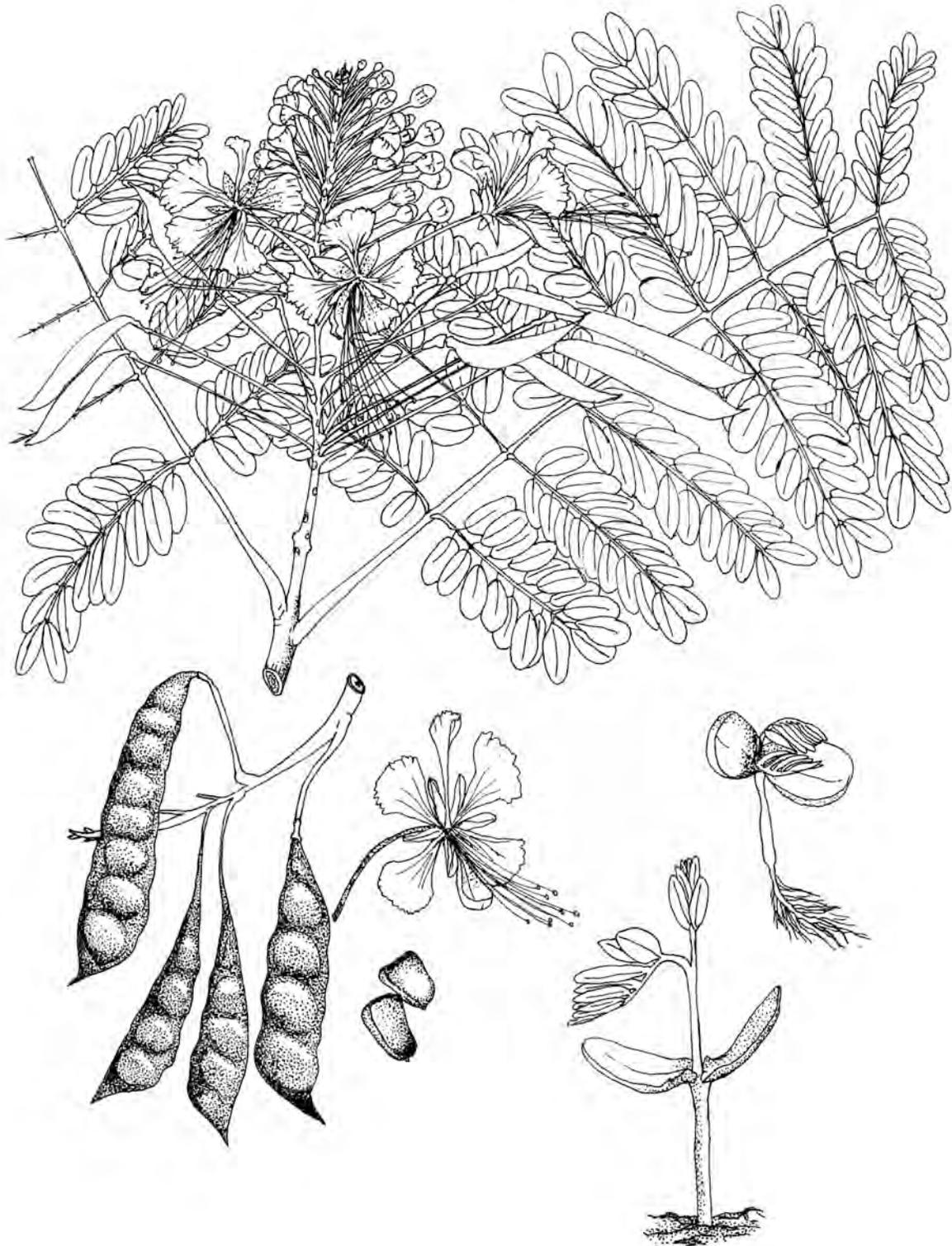
En El Salvador, las semillas se establecen en lugares soleados en bolsas o en macetas con suelos bien drenados, con alto contenido de materia orgánica. En regiones templadas, las semillas pueden germinarse en Promix®, perlita o vermiculita. Las plántulas sembradas en estos dos últimos sustratos deben ser fertilizadas. Las semillas germinan de 4 a 7 días después de ser sembradas y deben regarse diariamente. Las plantas de dos a seis meses de edad pueden establecerse en campo con una distancia entre ellas de 1.5 m. Se necesita riego cuando las plántulas se trasplantan durante la estación seca. En los Estados Unidos, las plantas se podan al final del otoño o al principio del invierno para mantener una forma compacta.

INFORMACION ADICIONAL

En los Estados Unidos, la especie se cultiva en áreas desérticas, en la zona 9, con temperaturas mínimas promedio entre -1.1 y -6.6°C (Cathey, 1990), y en la zona 11 donde no hay heladas. En la zona 9 sólo sobreviven la raíz y parte del tallo para producir nuevo follaje la siguiente primavera.

No se ha observado nodulación en las plántulas (Allen y Allen, 1981), incluyendo plántulas de 90 días de edad, inoculadas con tipos rizobiales de *Gliroidia sepium* (Navarrete-Tindall y Van Sambeek, 1996).

Dos fuentes de semillas son J.L. Hudson Seedman en los Estados Unidos y Setropa en Holanda (Instituto Rodale, 1992).



Caesalpinia pulcherrima (L.) Sw.

Calliandra calothyrsus Meisn.

J. R. CHAMBERLAIN

Colegio Green
Univesidad de Oxford, Reino Unido

Familia: Fabaceae

Calliandra confusa Sprague y L. Riley; *Anneslia confusa* (Sprague y L. Riley) Britton y Rose; *Calliandra similis* Sprague y L. Riley; *Anneslia similis* (Sprague y L. Riley) Britton & Rose; *Anneslia acapulcensis* Britton y Rose; *Calliandra acapulcensis* (Britton y Rose) Standl. (Britton y Rose, 1928; Sprague y Riley, 1923; Standley, 1936)

Barbe jolote, barbe sol, barbillo, cabellito, cabello de angel, calliandra, clavellino, kaliandra, pelo de angel (Macqueen y Hernández, 1997)

Es nativa de la costa del Pacífico de México en Colima (19° 04' LN y 103° 45' LW), con una población distante en Veracruz, México (19° 20' LN y 96° 20' LW), hasta la costa norte del centro de Panamá (9° 20' LN y 79° 50' LW). Se encuentra en cada uno de los países intermedios y sus estados: Belice (Belice, El Cayo, Stann Creek y Toledo); Costa Rica (Alajuela, Cartago, Guanacaste, Heredia, Limón, Puntarenas y San José); El Salvador (Ahuachapán y Santa Ana); Guatemala (Alta Verapaz, El Progreso, Huehuetenango, Izabal, Petén, Quiché, Retalhuleu, Sacatepéquez, Santa Rosa, Sololá y Suchitepéquez); Honduras (Atlántida, Colón, Comayagua, Copán, Cortés, El Paraíso, Francisco Morazán, Intibuca, Ocotepeque, Olancho y Santa Bárbara); Nicaragua (Boaco, Chontales, Estelí, Grenada, Jinotega, Madriz, Managua, Matagalpa, Nueva Segovia y Zelaya) y Panamá (Chiriquí y San Blas) (Macqueen, 1992; Macqueen y Hernández, 1997).

Es un arbusto o árbol pequeño de rápido crecimiento. Los árboles pueden alcanzar una altura de aproximadamente 3 m en el primer año de crecimiento, pudiendo alcanzar alturas de 12 a 15 m, con uno o varios troncos. En ambientes más húmedos la especie se caracteriza por árboles de mayor altura (hasta 15 m), con corteza de pardo-rojo a pardo oscuro y vástagos jóvenes angulares teñidos de rojo. En ambientes más secos, los árboles son generalmente más pequeños (entre 2 y 10 m de altura) y tienen una corteza de color gris pálido a pardo claro. La especie se presenta en bosques primarios, secundarios o perturbados, de tierras bajas a premontanos, secos a húmedos subtropicales, especialmente a lo largo de los bordes de ríos y caminos, y en campos barbechados. Tolera sombra mediana y se presenta en una gama de suelos, con frecuencia ácidos (depósitos aluviales, arcillas, y arcillas arenosas), de diferentes profundidades. No tolera heladas y necesita una temperatura media anual de 22 a 28 °C, y habita áreas con una precipitación anual de 1000 a 4000 mm, en altitudes entre 0 y 1850 m.

Es una de siete especies en un subgrupo del género, serie *Racemosae*, las cuales muestran comunmente distribuciones alopatricas. Existe simpatria entre *C.*

calothyrsus y *C. houstoniana* (Mill.) Standl., *C. houstoniana* y *C. grandiflora* (L'Hér.) Benth., y *C. houstoniana* y *C. juzepczukii* Standl. Sin embargo, la simpatria no siempre lleva a una hibridación y los híbridos putativos han sido documentados solamente entre *C. calothyrsus* y *C. houstoniana*, y entre *C. houstoniana* y *C. juzepczukii* (Chamberlain, 1996; Macqueen y Hernández, 1997). Los híbridos naturales parecen ser relativamente poco comunes, sin embargo y probablemente surgieron más bien a través de la perturbación de hábitats previamente aislados, que a través de un aislamiento reproductivo (Chamberlain y Hubert, 2001). Se han observado híbridos interespecíficos entre *C. calothyrsus* y *C. houstoniana*, que son predominantemente estériles, aunque la estructura floral perfecta de híbridos producidos artificialmente, pone en duda la ocurrencia de esterilidad difundida de los híbridos en la familia *Racemosae*.

Se ha observado una variación ecotípica importante dentro de *C. calothyrsus* (Chamberlain *et al.*, s.f.). El análisis de isozima y de los marcadores moleculares RAPD, ha proporcionado evidencia de la existencia de cuatro subgrupos dentro de la especie (*C. calothyrsus* -1 a -4) (Chamberlain, 1998; Hubert, 1997). Se encontró una distinta variación morfológica en forma paralela, a la variación observada en marcadores moleculares, y las diferencias en el ambiente (ubicación geográfica, altitud, precipitación), a su vez, fueron asociadas con combinaciones particulares de variación molecular y morfológica, apoyando la descripción de ecotipos dentro de la especie (Chamberlain *et al.*, s.f.).

Se cultiva y se usa ampliamente para leña, forraje, abono orgánico, sombra para té y café, y conservación del suelo en muchas partes de los trópicos húmedos (Macqueen, 1992; National Research Council, 1983a). La especie, introducida en Indonesia desde Guatemala en los años 1930's (Verhoef, 1939), es ahora naturalizada en muchas partes de Java. Hasta hace poco, estas poblaciones naturalizadas han sido la fuente principal de semillas para sembrar en el sureste de Asia, Australia, y el este y oeste de Africa. En Indonesia, la especie se ha cultivado

Especies C

principalmente para forestación, conservación del suelo y como forraje para abejas en la producción de miel, aunque con frecuencia los árboles se cortan o se recortan para leña (Kartasubrata, 1996). En otros ambientes exóticos, la especie es una fuente importante de forraje para ganado y cabras, en términos de investigación y de cultivo, esto es, en Queensland, Australia y Embu, Kenia (Palmer e Ibrahim, 1996; Paterson *et al.*, 1996b). Sin embargo, *C. calothyrsus* rara vez se utiliza en su región nativa; posiblemente el resultado combinado de una presión de la población relativamente baja en la tierra, la alta diversidad en la región de otras especies leñosas útiles, y pobre promoción de la especie a través de establecimientos regionales de investigación (Arias y Macqueen, 1996).

Tiene un período de florecimiento que puede extenderse hasta los 12 meses al año, si hay disponible suficiente humedad en el suelo. A través de su región nativa, el florecimiento alcanza un punto máximo durante octubre y noviembre y se detiene cuando llega una estación seca pronunciada (enero a abril). La inflorescencia es un racimo paniculado en el cual se abren las flores acropétalmente durante 60 a 90 días. Las flores se llevan dentro de sub-umbelas y el número de flores abiertas por sub-umbela fluctúa entre 4 to 14 (Macqueen, 1992). Las flores se caracterizan por sus largos filamentos estaminales, rojos o rosados, que forman el despliegue floral como una brocha, típico de muchas leguminosas mimosoideas. Desde la polinización hasta la madurez de la semilla, se necesita un período de entre 90 to 120 días, aunque si se da un florecimiento secuencial, significa que casi siempre habrá una proporción de semillas en un árbol que no están maduras. Los frutos, vainas aplanadas con márgenes engrosados y salientes, cambian de color de verde a dorado o pardo oscuro, conforme las semillas maduran. Cuando están maduras, las vainas se abren del ápice hasta la base, dispersando semillas en distancias cortas (hasta 10 m) de la planta madre (Macqueen, 1992).

Se ha encontrado una variación entre poblaciones en la producción de flores, fenología floral, producción total de vainas, número de semillas por vaina y número de semillas abortadas por vaina (Rajaselvam *et al.*, 1996). Dicha variación inevitablemente tendrá un impacto en el momento oportuno de recolección de semillas y el número de visitas necesarias para adquirir cantidades apropiadas de semillas. La dehiscencia explosiva de vainas significa que se necesita un momento preciso para una recolección eficiente de semillas. Acorde con Macqueen (1992), se deben recolectar las vainas cuando la maduración de frutos es relativamente constante y la mayoría de los árboles dentro del área de recolección han dado semillas. Si hay solo algunos árboles, o si el florecimiento y subsiguiente producción de frutos entre árboles han sido asincrónicos, la recolección de semillas puede continuar por varias semanas.

Se utilizan un número de métodos para recolectar los frutos. Los recolectores utilizan podadoras con un brazo largo para cortar los ejes de inflorescencias que tienen frutos maduros (Macqueen, 1993b), o las ramas se doblan y se quitan las vainas manualmente. En huertos semilleros, se pueden colocar costales en el suelo, debajo de los árboles y se deja que las vainas abran de forma natural. Este método asegura que todas las semillas maduras de

un árbol se recolectan, y el uso de mano de obra es relativamente menor (Hopkinson, comunicación personal). En poblaciones naturales, no más de 75% de las vainas se han recolectado de árboles individuales, para asegurar que quedan suficientes semillas para regenerar el rodal (Macqueen, 1992). Debido a que usualmente se recolectan las vainas al principio de la estación seca, en su región nativa y en ambientes exóticos, el secado al sol de vainas y de semillas es frecuentemente posible. La separación de las semillas de las vainas se logra mejor a través de un secado lento natural. Las vainas pueden colocarse en envases de tela metálica al sol, y la tela metálica atraparé las semillas conforme las vainas se abren. Se ha evitado generalmente el abrir las vainas a mano, dado que las semillas pueden estar inmaduras y podrían ser sometidas a un secado demasiado rápido, y potencialmente dañino al exponerse al aire. Una vez que las vainas están abiertas, las semillas pueden trillarse de los desperdicios de la vaina y limpiarse manual o mecánicamente. En esta etapa, es importante secar las semillas a un contenido de humedad entre 6 y 10%, colocándolas en esteras para el secado en condiciones cálidas, y secas sin exponerlas directamente al sol prolongadamente. Para almacenamiento provisorio, las semillas secas pueden colocarse en bolsas de lona ventiladas con etiquetas.

La depredación de semillas por escarabajos brúcidos (*Stator limbatus*) ha sido virtualmente inexistente en algunas poblaciones de *C. calothyrsus*, pero se ha encontrado que afecta al 85 % de la cosecha total de semillas de otras poblaciones (Johnson y Lewis, 1993; Macqueen, 1993b). El almacenamiento a temperaturas bajas es una manera efectiva de matar a escarabajos que se estén desarrollando.

El contenido de humedad de la semilla y la temperatura son críticos para el almacenamiento exitoso a largo plazo. Las semillas son ortodoxas y pueden almacenarse a 4 °C por períodos de más de 5 años con un porcentaje de germinación de 75 a 90%. Latas de metal herméticamente cerradas protegerán las semillas de cambios externos de humedad y evitarán ataques de insectos y hongos. A veces se han reportado problemas con la viabilidad de las semillas (Roshetko *et al.*, 1996), y Macqueen (1995) hace hincapié en la necesidad de recolectar semillas maduras y acortar el tiempo entre la recolección en el campo y el almacenamiento en condiciones frescas y secas.

C. calothyrsus germina fácilmente sin pretratamientos, especialmente cuando se utilizan semillas frescas. No obstante, el hacer una incisión en el tegumento (corte) puede mejorar la germinación. Verhoef (1939) reportó que la tasa de germinación aumentó de 28 a 48 % (sin tratar) hasta 94 a 97 % (cortando). Halliday y Nakao (1984) también encontraron que la escarificación mejora la germinación. Macqueen (2001) ha indicado que en situaciones donde las restricciones de mano de obra hacen injustificable el cortar las semillas individualmente, un remojo por 10 minutos en agua caliente (70 °C), seguido de un remojo por 12 a 24 horas en agua fría, es el tratamiento de pregerminación preferido.

Calliandra calothyrsus es fijadora de nitrógeno y el crecimiento de la especie se mejora fuertemente inoculando con *Rhizobium* (Lesueur *et al.*, 1996a).

Especies C

Calliandra calothyrsus tuvo presencia mínima o nula de nodulaciones por variedades del género *Bradyrhizobium* (Lesueur *et al.*, 1996a). Por ello, cuando se introduce *C. calothyrsus* en ambientes exóticos por primera vez, se ha recomendado la inoculación con un tipo conocido de *Rhizobium*. Macqueen (1993a) junto con el Centro de Fijación de Nitrógeno para Leguminosas Agrícolas Tropicales (Nif-TAL), en Hawaii, recomendaron y proporcionaron tipos para ser utilizados en la red de ensayos de procedencia de *Calliandra*. Tipos alternativos han sido identificados por Lesueur *et al.* (1996a, 1996b).

El inóculo de *Rhizobium* se almacena en turba seca estéril, y debe mantenerse sellado y refrigerado en un cuarto oscuro, pudiéndose utilizar en los siguientes 6 meses. El inóculo puede aplicarse como un revestimiento a la semilla, utilizando 50 g de inóculo/Kg de semilla. Aplicaciones de 1 ml por 50 g de semilla pueden hacerse utilizando aceite vegetal, en una solución de 40 g de goma arábica, en 100 ml de agua, o 1 parte de azúcar por 2 partes de agua (Centro de Fijación de Nitrógeno para Leguminosas Agrícolas Tropicales, 1984). Alternativamente, una pasta aguada de 5 g de inóculo mezclado con agua puede aplicarse directamente a 1,000 plántulas (Macqueen, 2001).

Otra asociación importante del suelo se da entre las raíces de *C. calothyrsus* y hongos micorrizales vesículo-arbusculares (VAM). Reena y Bagyaraj (1990) encontraron que cuando se inoculaba *C. calothyrsus* con *Glomus velum* y *G. merredum* (hongos VAM), las plantas inoculadas tenían mayor altura, número de hojas, grosor del tallo, biomasa, y contenido de fósforo y zinc, que las plantas no inoculadas. Macqueen (2001) ha recomendado que al preparar la tierra para el cultivo de *C. calothyrsus*, la duración de cualquier cultivo precedente sin asociaciones micorrizales, debe reducirse al mínimo para evitar la reducción en el potencial de inoculación de la tierra con los hongos VAM (Shepherd *et al.*, 1996). La inoculación directa de VAM también puede proveer beneficios.

Esta especie puede propagarse por semillas sembradas directamente en el campo, o cultivadas en el vivero como plantas producidas en envases o a raíz desnuda. La selección de la técnica de propagación dependerá de los objetivos y del ambiente de la siembra (esto es, fertilidad del suelo, precipitación, recursos disponibles, mano de obra y restricciones de transporte). Dado que las técnicas de propagación han sido reportadas detalladamente en otra parte (Macqueen, 1993b; Roshetko *et al.*, 1997), sólo se resumen un método uniforme de propagación en vivero. Después de la inoculación con *Rhizobium* y hongos VAM, se siembran dos semillas en un envase normal de polietileno (bolsa negra) de 10 por 20 cm, y la segunda plántula se extrae después que comienzan a aparecer sus primeras hojas adultas. Las plantas se ponen entonces bajo 50% de sombra, que se reduce gradualmente antes de ser plantadas. Los envases pueden removerse de vez en cuando para realizar la poda de raíz. Cuando las plantas miden 20 a 50 cm de altura y el cuello de la raíz tiene un diámetro de 0.5 a 1 cm, éstas pueden ser plantadas inmediatamente después de las primeras lluvias fuertes. Las plantas jóvenes deben protegerse contra incendio, plagas, competencia de malezas y animales.

INFORMACION ADICIONAL

La antesis floral se da entre 15:30 y 17:00 horas del día, seguida de la dehiscencia de la antera, una vez que las flores están completamente abiertas. Los estigmas se mantienen receptivos a partir de 19:00 horas, pero para las 06:00 horas del día siguiente, se pierde la receptividad y las flores comienzan a marchitarse. La polinización es llevada a cabo por nectívoros (murciélagos) y esfingidos (mariposas nocturnas) (Chamberlain y Rajaselvam, 1996; Hernández, 1991).

El Instituto Forestal de Oxford ha hecho recolecciones de semillas cuya procedencia es toda su región, con el propósito de aumentar al máximo la diversidad genética dentro de la recolección final (Macqueen, 1991; 1993b). Las semillas han sido utilizadas para evaluar la diversidad de la especie dentro de pruebas de campo, repetidas a través de una gama de ambientes, en términos de crecimiento y acumulación de biomasa (Pottinger, 1996). Basándose en la biología de reproducción y en la ecología de la especie, Macqueen (1992) recomendó la recolección de semillas de por lo menos 50 individuos dentro de una procedencia en particular, separados por distancias mayores a 100 m. Recolecciones efectivas actuales fueron de entre 8 y 65 árboles (más comúnmente entre 20 y 50), espaciadas por intervalos de un mínimo de 50m, dependiendo del tamaño y densidad de las poblaciones disponibles, en su región de origen (Macqueen, 1993b). La presencia de ventosas en la raíz en una procedencia de Honduras, permitía reconocer que las plantas contiguas eran idénticas genéticamente, realizando la necesidad de recolectar de individuos más separados. Se prefirió la selección al azar de árboles para recolección de semillas, esto es, que no fueron seleccionados árboles individuales basándose en su forma fenotípica, para asegurar que se incluyera un espectro amplio de genotipos dentro de la recolección de semillas, y el subsiguiente programa de evaluación.

Simpatría en la familia *Racemosae* y la presencia de híbridos putativos de *Calliandra*, tienen importantes implicaciones para la integridad genética de las semillas recolectadas, de las poblaciones de *C. calothyrsus*. Chamberlain *et al.* (s.f.) recomendaron que las semillas de *C. calothyrsus* siempre sean recolectadas de rodales grandes que estén aislados de cualquier otra especie del mismo género. Macqueen (1995) sugiere que se tenga mucho cuidado al recolectar semillas de *C. calothyrsus* de rodales naturalizados en ambientes exóticos. Se debe recolectar la mayor cantidad de información posible sobre el rodal del cual se recolectará la semilla, especialmente si los árboles fueron establecidos con semillas de un solo árbol, o de una gran colección, etc.

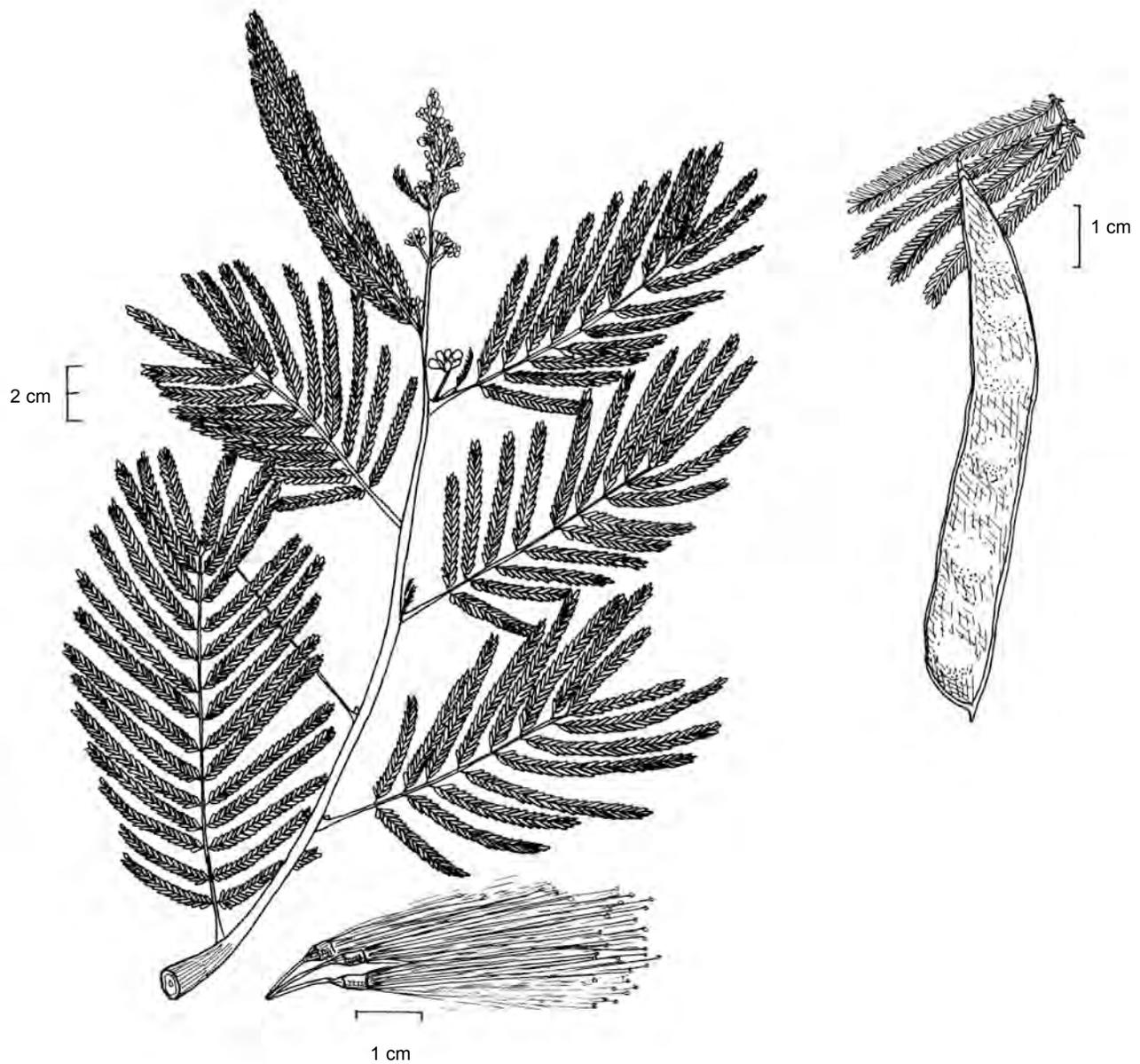
Mediciones tomadas de un número de poblaciones dentro de la región nativa determinaron que la proporción media de semilla-óvulo, fluctúa de 0.83 a 0.65 por vaina, por población (Chamberlain, s.f.; Hernández, 1991; Macqueen, 1993b). El número medio de óvulos fluctuaba desde 9.12 hasta 6.70, y el número medio de semillas por vaina fluctuaba desde 6.65 a 5.59. Las cantidades de semillas por árbol son generalmente bajas (alcanzando un promedio de 100 g/árbol, equivalente a aproximadamente 1,400 a 1,700 semillas; Macqueen, 1993a; National Research



Especies C

Council, 1983a). Bajas cantidades de semillas por árbol son normales para la especie, aunque dichas cifras son frecuentemente más pequeñas que aquellas de árboles agroforestales comparables. Por lo tanto, dichas pequeñas

cantidades de semillas por árbol, no deben interpretarse como un problema de producción de semillas, cuando la especie se introduce a lugares exóticos (Boland y Owour, 1996; Chamberlain y Rajaselvam, 1996).



***Calliandra calothyrsus* Meisn.**

Calophyllum brasiliense Cambess.

E.M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Clusiaceae

Calophyllum lucidum Benth. (Hooker's Journal of Botany and Kew Gardens Miscellany 2:370; 1843);
Calophyllum rekoii Standl. (Contributions of U.S. Natural Herbarium 20: 192; 1919);
Calophyllum antillanum Britton (Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands 5:584; 1924);
Calophyllum brasiliense var. *antillense* (Britton) Standl. Tropical Woods 30:7; 1932);
Calophyllum chiapense Standl. (Contributions of U.S. Natural Herbarium 20:192; 1919);
Calophyllum piroanum A. Castillo & C. Gil (Ernstia (2da. serie) 1[1]: 41, f.1; 1991)

Aca, aceite, aceito, aceito de maria, acuje, alfaró, arary, balsamaria, baré, barí, baría, barillo, Brazil beauty-leaf, cachicamo, calaba, calambuca, cascarillo, cedro cimarrón, cedro de pantano, cedro maria, chagualo, chaqualo, cojón, crabwood, cupia, dalemarié, damage, dame marie, edaballi, galopa, galpa, guanandi, guaya, jacaréuba, korakrie, kurahara, kurahura, lagarto caspi-blanco, lagarto- crespí, lech, leche, leche amarilla, leche maria, lechoso, limoncillo de Córdoba, lorahara, mangue, mani kwaha, manzano, mara, maria, maria blanco, maria colorado, mario, ocu, ocuje, ocuje macho, olandi, palo de maria, palo rey rosado, penoga, santa maria, varilla, wild cabash (Barajas *et al.*, 1979; Flores, 1994b; Pennington y Sarukhán, 1968; Record y Hess, 1949; Salas Estrada, 1993)

Calophyllum L. es un género tropical compuesto por cerca de 100 especies, distribuidas en América, Asia, Madagascar y Australia. *Calophyllum brasiliense* es la más importante de las especies americanas. La distribución natural de la especie se extiende desde México a lo largo de Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica. La especie también crece en las Antillas (Flores, 1994b; Record y Hess, 1949; Standley y Williams, 1961).

Es un árbol que mide de 40 a 50 m de altura y tiene un DN de 1.80 m. El árbol tiene un tronco recto, cilíndrico, a veces con una moderada torsión vertical (en pendientes); los dos tercios de la base no tienen ramas. La copa es redonda y densa con ramas ascendentes, gruesas e irregulares. Las ramas jóvenes son minuciosamente puberulosas. La corteza es de color gris o gris parduzco, áspera, gruesa y fisurada verticalmente con pequeñas placas exfoliantes, de sabor amargo y muchos tubos laticíferos con látex resinoso, amarillo verdoso o amarillo (Cáliz-Pizatti, 1970; López *et al.*, 1987; Standley y Williams, 1961). Las hojas son entrecruzadas, simples, pecioladas, no estipuladas, coriáceas y de tamaño variable (López *et al.*, 1987; Standley y Williams, 1961). Los limbos son dorsiventrales, elípticos, oblongos u obovados, enteros, glabros, verde brillante arriba y verde claro y opaco abajo. Las venas secundarias son estrechamente paralelas. *Calophyllum brasiliense* es un árbol de dosel típico de los bosques húmedos tropicales (tierras bajas perennes a bosques montanos, bosques de galería y orillas de ríos periódicamente inundadas), con una precipitación anual de más de 3000 mm y una temperatura de 24 a 28 °C. Su gama de elevación es desde el nivel del mar hasta 1500 m. La especie crece mejor en áreas ligeramente inclinadas, con suelos aluviales o arcillosos, ricos en sílice, húmedos,

saturados y ácidos (pH 4.5 a 6.0). En Centroamérica, los árboles se encuentran comúnmente en áreas costeras con suelos ricos en hierro y aluminio, pero pobres en fósforo y potasio, y en praderas con ríos, arroyos o pantanos (Chaves y Chinchilla, 1994; Flores, 1994b). La especie se encuentra con frecuencia en tierras inundables del Amazonas. Se ha registrado *Calophyllum brasiliense* var. *rekoii* en Centroamérica.

La madera tiene excelentes características y se utiliza ampliamente. Es de color rojo grisáceo, pesada o moderadamente pesada; la gravedad específica promedio (volumen verde/peso seco) fluctúa entre 0.45 y 0.55 y el peso verde entre 761 y 950 Kg/m³, a lo largo de la región geográfica de la especie (Flores, 1994b; Picado *et al.*, 1983; Simpson y Sagoe, 1991). Tiene un grano entrelazado o a veces recto, textura media y completamente uniforme, con un brillo medio y la figura se caracteriza por franjas anchas en la superficie radial (Creemers y Lemckert, 1981; Longwood, 1962; Record y Hess, 1949). El olor y el sabor no son característicos (Longwood, 1962). Tiene buenas propiedades físicas y mecánicas; es estable y durable y tiene un diseño agradable (Flores, 1994b; Record y Hess, 1949). Es moderadamente estable en uso y puede ser comparado con la Caoba (*Swietenia macrophylla*). El pino Oregón (*Pseudotsuga mezesii* (Mirb) Franco) y el pino albar (*Pinus sylvestris* L.), aunque tiene valores más altos en el módulo de ruptura, carga máxima y dureza (González *et al.*, 1990; Longwood, 1962). El secado al aire es moderadamente rápido y muestra pequeños defectos, principalmente torceduras y rajaduras (Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente, 1993a; Longwood, 1962). Es fácil de aserrar y cortar. Las propiedades de pulido son

Especies C

medianas; 50% de los pedazos pulidos tienen una superficie limpia, 20% tienen grano irregular y 30% muestran un grano rasgado (Flores, 1994b; González *et al.*, 1990). La madera se utiliza comúnmente en construcciones interiores y exteriores, carpintería general, pisos, muebles, postes, ebanistería, pizarras, estructuras para puentes, mastiles, durmientes de ferrocarril, chapas y canoas (Barajas *et al.*, 1979; Flores, 1994b; Herrera y Morales, 1993; Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente, 1993a, 1993b; Kribs, 1968). El factor Runkel es aproximadamente 0.98 (Grupo III), y las fibras pueden utilizarse para hacer papel. La madera es resistente a las termitas (*Captotermes niger*, *Heterotermes convexinotatus*, *H. tenuis* y *Nasutitermes corniger*) y a los hongos durante los dos primeros años (Bultman, 1976). El duramen es difícil de impregnar, la absorción es pobre (58 Kg/m³), y la penetración es nula (Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente, 1993b). El látex se ha utilizado en Centroamérica para reducir fiebres y sanar heridas (Betancourt, 1987; Herrera y Morales, 1993). En la Amazonía de Brasil, se utiliza para controlar la diabetes (Van der Berg, 1993). Las hojas se utilizan como anti-inflamatorio y en infusiones para controlar el asma y problemas digestivos (Herrera y Morales, 1993). En Sudamérica, los frutos se utilizan para alimentar a los cerdos. Las semillas proporcionan aceites. La corteza produce un excelente tinte color pardo (Acuña y Rivera, 1990). Se han encontrado xantones y derivados de cumarina en algunas especies de este género. Se han formado triterpenos y bioflavonoides de la especie (Schultes y Raffauf, 1990). La especie se utiliza como ornamento en parques y a lo largo de bordes de caminos. Su madera de alta calidad y características silviculturales han llevado a su uso en plantaciones monoespecíficas.

El árbol florece principalmente en junio y julio con un florecimiento más pequeño en noviembre y diciembre. Se encuentran variaciones en el patrón de florecimiento a lo largo de la región geográfica de la especie. El florecimiento es usualmente anual. Las flores son andromonoicas, agrupadas en panículas axilares pedunculadas, con una hoja que las abraza a veces indiscernible. El eje principal mide de 3 a 9 cm de largo; las inflorescencias bisexuales y estaminadas tienen de 2 a 20 flores y la distribución de las flores es irregular, opuesta, o agrupada en monocasios o dicasios. Las flores estaminadas y hermafroditas son actinomorfas; el cáliz es tetrámero y verdoso; los sépalos son decusados, redondos y adaxialmente cóncavos; la corola es tetrámera; los pétalos son decusados, ovados, glabros, con un ápice redondo y blancos, cremosos o amarillentos. Las flores estaminadas tienen un olor suave y fragante; el androceo tiene numerosos estambres agrupados centralmente. Los filamentos son filiformes y angostos; la antera es oblonga, basifija y dehiscente longitudinalmente. Las flores bisexuales tienen de 8 a 10 estambres. La flor es epigina; el ovario es ovoide y unilocular. El ovario tiene un solo óvulo seudobasal, anátropo, crasinucelado, con integumento externo hipostasa, macizo, y un integumento interno delgado. El estilo es angosto, corto y hueco; el estigma es tetralobulado, obtuso, papilar; los lóbulos se expanden distalmente.

Los frutos son bayas globulares, apiculadas, amarillo-verdosas o de color rojo marrón, de 2.5 a 3.0 cm en

longitud y diámetro. Los frutos inmaduros son verdes, los maduros son amarillos o pardo-amarillentos. El exocarpo es coriáceo, delgado y opaco, con puntos glandulares. El mesocarpo es carnoso, blanzuzco volviéndose amarillento en la madurez, con una textura granulosa y de sabor astringente. En el fruto maduro el endocarpo es delgado y fragmentado. Los murciélagos, aves, roedores y peces (árboles ribereños o de pantanos) dispersan los frutos y semillas. Las semillas son ovoides o globosas; el tegumento es pardo. La testa es gruesa, dura, leñosa e irregular; el tegmen es delgado y a veces fragmentado en la semilla madura. El tamaño de las semillas (1.8 a 2.3 cm) está correlacionado con el tamaño del fruto (Flores, 1994b).

Los frutos deben recolectarse de los árboles o recogidos del suelo debajo de árboles con un DN que fluctúa entre 40 a 70 cm; los árboles con diámetros mayores pueden tener deterioro fisiológico, y usualmente tienen una médula hueca (Flores, 1994b). El peso de la semilla es de 2.2 a 2.5 g y el promedio de semillas por Kg varía de 415 a 440; 25 a 28% de este peso es humedad. El pericarpo debe quitarse y las semillas deben sembrarse directamente en las camas de crecimiento de invernaderos. Las semillas no toleran desecación o fluctuaciones drásticas de temperatura y pueden ser consideradas recalcitrantes.

La germinación es hipogea y la plántula es criptocotilar (Flores, 1994b). Aunque las semillas no necesitan tratamientos pregerminativos, es conveniente remojarlas por 24 horas para suavizar el tegumento. Este remojo contribuye a una germinación uniforme y disminuye el porcentaje de plántulas con desarrollo de plúmula anómalo. Las semillas establecidas en semilleros de invernadero deben trasplantarse a bolsas de plástico cuando emergen las radículas (Flores, 1994b). Todas las plántulas jóvenes con desarrollo anómalo (epicótilos torcidos, vástagos que se originan de yemas en las axilas cotiledonarias) o de crecimiento lento deben eliminarse. Las raíces deben ser podadas dos veces utilizando una pala o cuchillo (Flores, 1994b). La primera poda debe hacerse cuando las plantas alcanzan una altura de 20 cm; la segunda, un mes antes de que las plantas sean trasladadas al campo (Chaves y Chinchilla, 1994). Las plantas deben trasladarse a campo en adobe, y las hojas extendidas deben cortarse. Esta técnica permite trasplantar las plantas de diferentes edades, incluyendo 9 meses, con una mortandad muy baja. Trasladar las plantas del invernadero genera plantaciones homogéneas y árboles con mejores fustes (Flores, 1994b).

INFORMACION ADICIONAL

El ápice de la hoja es agudo, obtuso o truncado; la base de la hoja es cuneiforme y el margen es grueso. La hoja es hipostomática y los estomas son en su mayoría anomocíticos y a veces, paracíticos. La nervadura de la hoja es pinada craspedódroma; la nervadura central tiene una dirección recta y resalta abaxialmente. Las venas secundarias son finas, con un ángulo de divergencia de 80 a 90 grados.

La polinización es entomófila. Numerosos insectos, pequeños y de tamaño mediano, visitan las flores. No se ha encontrado un agente polinizante específico.

Especies C

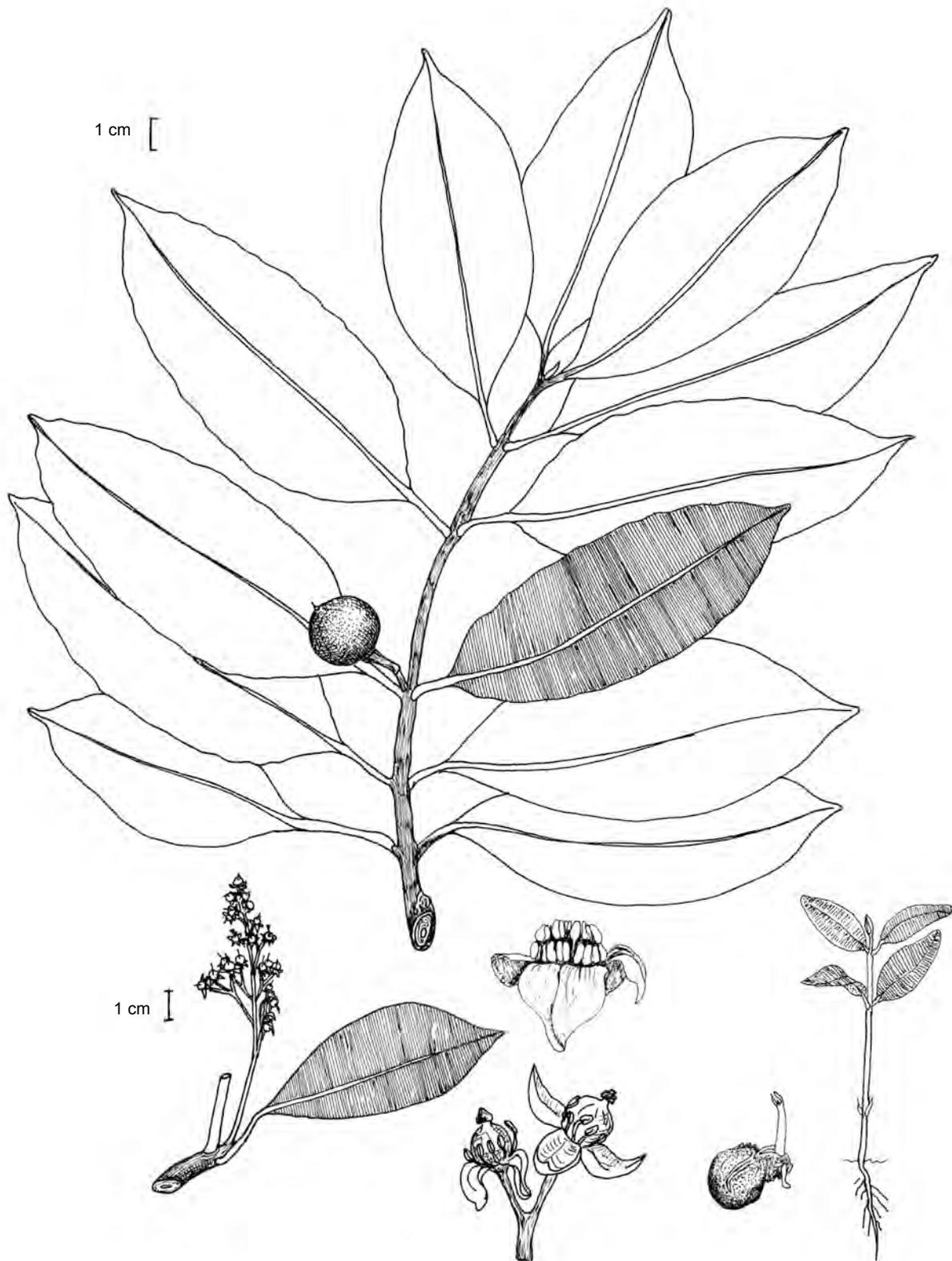
La semilla tiene un hilo pequeño que contiene el micrópilo. El endospermo es nuclear y se consume gradualmente durante el desarrollo de la semilla. La semilla madura carece de endospermo o perispermo. El embrión es recto y masivo, desarrollándose en las últimas etapas del desarrollo de la semilla. Los cotiledones son anchos, carnosos, oleosos, anisocótilos, gamocótilos, en los tres cuartos distales, y cóncavos adaxialmente en los tres cuartos de la base. La plúmula está encerrada en la cavidad formada. El eje del embrión está pobremente desarrollada; la radícula es pequeña y apuntando hacia el hilo; un sistema laticífero se extiende a lo largo de todo el embrión (Flores, 1994b).

Se ha plantado en parcelas monoespecíficas con una distancia de 3 por 3 m. En las parcelas monoespecíficas de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda, Guácimo, Provincia del Limón, en Costa Rica, la especie alcanzó una altura promedio de 1.36 m y un diámetro promedio de 1.62 cm, en el primer año (Russo y Sandi, 1993). En La Selva, Sarapiquí, Costa Rica, los árboles jóvenes de 3 años de edad en plantación alcanzaron un incremento promedio en altura de 1.4 m/año, un incremento promedio en diámetro de 1.3 cm/año, y un incremento promedio basal de 0.8 m²/ha/año (González *et al.*, 1990). Evaluaciones llevadas a cabo en plantaciones de 7 años de edad en Colpachí, La Virgen, Sarapiquí, en Costa Rica, muestran que los árboles jóvenes tenían un incremento promedio en altura de 1.4 m/año, un incremento promedio en diámetro de 1.82 cm/año, y un incremento promedio basal de 1.66 m²/ha/año (Chaves y Chinchilla, 1994). En este sitio, la plantación en una pendiente ligera (45°) presentó una mayor supervivencia (90%), y un mayor crecimiento longitudinal (1.47 m/año). El crecimiento longitudinal de la especie en plantación es adecuado desde el punto de vista económico, y puede aumentarse con un manejo silvicultural apropiado (Chaves y Chinchilla, 1994).

El aplicar 40 g de fertilizante (nitrógeno-fósforo-potasio) al fondo de la cepa antes del establecimiento de las plantas, tiene un efecto positivo, incrementando el crecimiento longitudinal y vigor. Cuando la densidad de plantación es alta (1,100 a 1,200 plantas/ha), la especie debe podarse bien hasta que alcance una altura de 5 m. Se recomienda limpiar el terreno tres a cuatro veces el primer año, dado que la especie tiene un período de adaptación de 2 a 3 años (González *et al.*, 1990).



Especies C



Calophyllum brasiliense Cambes.

Calophyllum inophyllum L.

JAMES A. ALLEN

Paul Smiths College
Paul Smiths, NY

Familia: Clusiaceae

Sin sinónimos

Alexandrian laurel, beauty leaf, kamani (Little y Skolmen, 1989)

Es un género de aproximadamente 110 especies que tienen una distribución pantropical, aunque son más comunes en Asia tropical (Gentry, 1993; Liberty Hyde Bailey Hortorium, 1976; Wagner *et al.*, 1990). Es nativo del este de África hasta Australia y Malasia, se ha establecido mucho a través de los trópicos, incluyendo muchas islas del sur y centro del Pacífico, las islas de Hawaii e islas del Caribe.

Es un árbol perenne, de ramas bajas con una copa ancha, extendida y con ramas irregulares y retorcidas. Alcanza comúnmente de 8 a 20 m de altura y un DN de 0.5 a 1.0 m. Generalmente se le describe como de lento crecimiento. Es un árbol principalmente de litoral y de bosques de tierras bajas contiguas, aunque crece ocasionalmente en mayores elevaciones y se ha establecido con éxito en áreas interiores (Uganda; Streets, 1962). Crece en áreas con una precipitación anual que fluctúa entre los 1000 a 5000 mm. El árbol crece en una gran variedad de suelos, desde arenas costeras casi puras hasta arcilla, y es capaz de crecer en lugares degradados y con drenaje pobre. Se le puede encontrar justo en el borde del mar, donde puede estar expuesto a fuertes vientos, rocío de mar, y tablas de riego salino.

Con frecuencia las descripciones de esta especie enfatizan su valor como ornamental debido a sus hojas agradables, flores fragantes y forma agradable. Definitivamente, es muy probable que se plante más con fines ornamentales que por otros usos. En Hawaii y Puerto Rico la especie se planta comúnmente a lo largo de calles y parques, y en áreas urbanas en toda su región nativa. La madera es dura, fuerte, moderadamente durable y con frecuencia muy decorada, con una gravedad específica de entre 0.60 y 0.64. Se ha utilizado para la construcción en general, para embarcaciones, pisos, muebles, instrumentos musicales, artesanías y para una otros fines diversos (Kraemer, 1951; Little y Skolmen, 1989). El aceite espeso de color verde oscuro que se extrae de las semillas se utiliza en muchos productos, incluyendo aceite para alumbrado, medicamentos, y grasa para el cuerpo y cabello (Little y Skolmen, 1989; Neal, 1965). El árbol es considerado como sagrado en algunos lugares del Pacífico y comúnmente caracterizado en cantos y otro folklore de la región.

Las flores blancas miden aproximadamente 25mm de ancho y se gestan en inflorescencias axilares, racemosas o paniculadas que consisten de 4 a 15 flores. Aunque existe poca floración durante todo el año (Foxworthy, 1927), en la mayoría de las regiones se da en dos períodos distintos—uno al final de la primavera/principio del verano y otro al final del otoño. El fruto (drupa) es verde, redondo y mide comúnmente de 2 a 4 cm de diámetro, incluyendo una capa delgada de pulpa (3 a 5 mm), la cáscara y una sola semilla grande. Los frutos completamente maduros son amarillos o rojos-pardos y rugosos.

Las semillas pueden recolectarse de los árboles recogiendo los frutos individuales o podando las ramas con podaderas con extensiones, pero generalmente es más práctico recolectarlos después que los frutos han caído al suelo. En Hawaii, las semillas están disponibles más fácilmente, desde abril hasta junio y de octubre a diciembre.

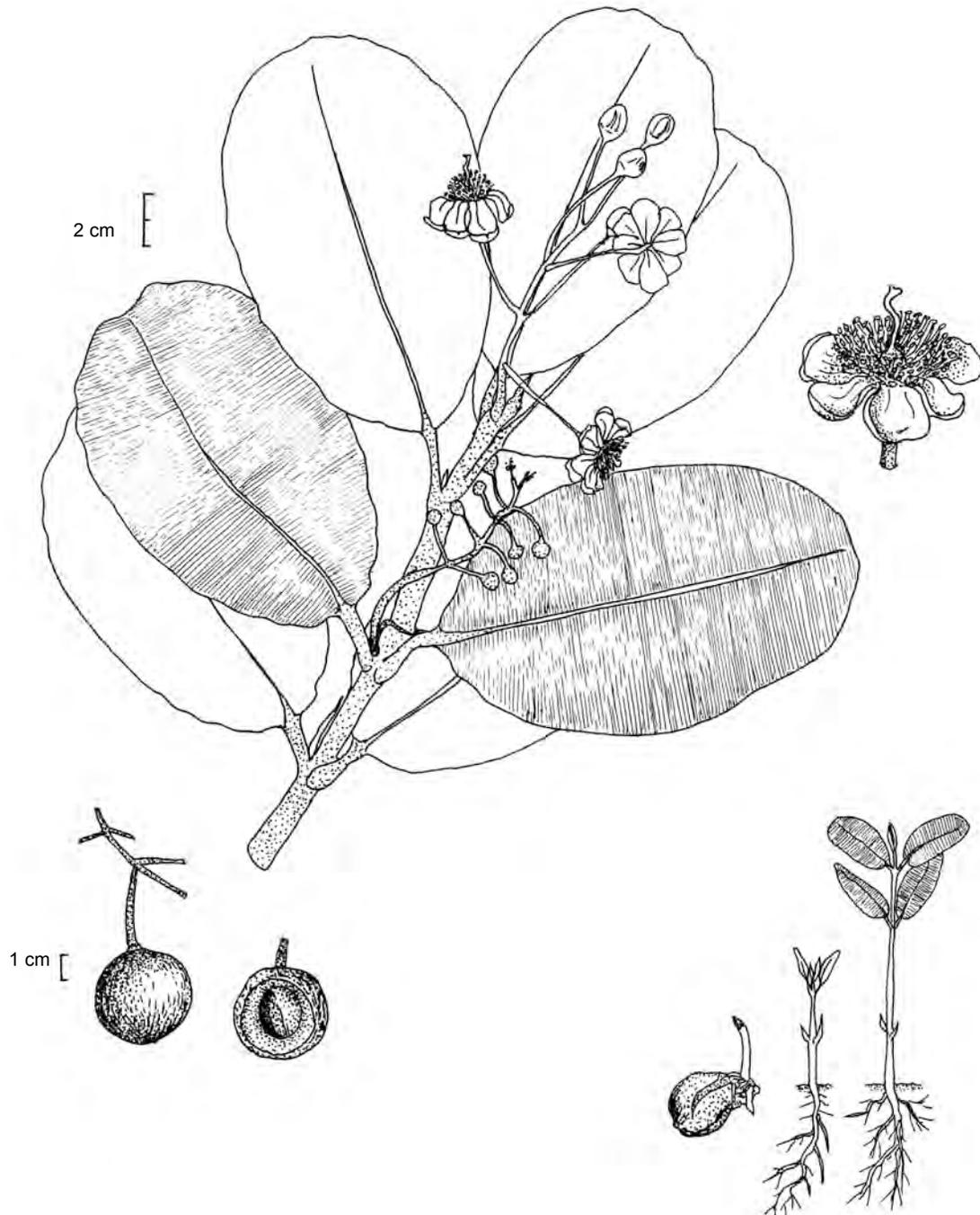
Las cáscaras gruesas y duras (endocarpos) de los frutos pueden causar largos retrasos en la germinación; por lo tanto, se recomienda pelar la semilla antes de la germinación. Las cubiertas son relativamente fáciles de abrir, golpeándolas ligeramente con un pedazo o con un mazo de madera (Parras, 1939) o rompiéndolas con un alicate u otra herramienta similar. En un estudio, las semillas con cubiertas intactas germinaron en un promedio de 57 días, comparado con 38 días para semillas con las cubiertas rotas, y 22 días para semillas con la cáscara totalmente retirada (Parras, 1939). Se reportó que las semillas de una especie relacionada (*C. calaba* L.) mantuvo bien su viabilidad, dando una germinación adecuada después que las semillas se almacenaron en un cuarto seco por 1 año (Weaver, 1990); sin embargo, Foxworthy (1927, p. 134) indica que la semilla de *C. inophyllum* “no mantiene su viabilidad por mucho tiempo.” Hay un promedio de aproximadamente 100 a 210 semillas/Kg (Sastry, 1990).

Las semillas peladas pueden tener una tasa de germinación de más del 90% (Allen, 1997; Parras, 1939); por lo tanto, el sembrar directamente en los envases es el método más eficiente. Se pueden utilizar pequeños tubos plantadores cuando se extrae la semilla de la cáscara; de lo contrario, se recomienda utilizar tubos más grandes

Especies C

(más de 6 cm de diámetro) o macetas pequeñas, o sembrar en semilleros y luego trasplantarlas. Las plantas pueden ser trasladadas sin peligro a plena luz del sol, de 1 a 2 meses después de la germinación. Éstas deben endurecerse a plena luz del sol por 4 meses, antes de ser establecidas en campo (Philippine Council for Agriculture, Forestry and Natural Resources Research and

Development, 1994). Las plantas pueden desarrollarse rápidamente en el vivero y pueden alcanzar una altura de 1 m en su primer año. La siembra directa también es eficaz para establecer esta especie. Las semillas deben colocarse aproximadamente a 2.5 cm de profundidad. Plantar en áreas con una sombra ligera puede aumentar el éxito.



Calophyllum inophyllum L.

Carapa guianensis Aubl.

L.A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Meliaceae

Persoonia guareoides Willdenow, *Amapa guianensis* (Aublet) Steudel, *Xylocarpus carapa* Sprengel, *Carapa latifolia* Willdenow ex C. de Candolle, *Carapa nicaraguensis* C. de Candolle, *Granatum guianensis* (Aublet) O. Kuntze, *Granatum nicaraguensis* C. de Candolle O. Kuntze, *Guarea mucronulata* C. de Candolle, *Carapa macrocarpa* Ducke, *Carapa slateri* Standl.

Acajou, andiroba, andiroba branco, andiroba do igapó, andiroba vermelha, angiroba, bastard mahogany, bateo, bois caille, bois rouge, Brazilian mahogany, British Guiana mahogany, cabirma de Guiana, cachipou, cahoba, cahobilla, camacari, caraba, carapa, carapa blanc, carapa rouge, carapat bogamani, carapote, cedro bateo, cedro cóbano, cedro macho, cóbano, crabbaum, royal mahogany

El rango geográfico se extiende desde Belice, a lo largo de la costa atlántica de Centroamérica (y la vertiente del Pacífico de Costa Rica), hasta Panamá. En Sudamérica, la especie se encuentra en Colombia, Brasil, Perú, Ecuador y los llanos inundados del delta del río Orinoco, en Venezuela. Abunda en los terrenos aluviales del Amazonas, en los estados de Para y Amazonas (Brasil) y las Guyanas. El árbol también se encuentra en las Antillas, desde Cuba hasta Trinidad y Tobago.

Es un árbol perenne o decíduo, que puede alcanzar 60 m de altura y 2 m de DN; el fuste es recto y cilíndrico, con gambas de 1 a 2.5 m. Carece de ramas a la mitad de su base, y en los dos tercios de su longitud en altura, la copa es ancha y densa, con ramas gruesas, curvas, ascendentes y de color pardo, y los vástagos jóvenes están cubiertos de lenticelas conspicuas; la corteza es escamosa y tiene fisuras superficiales. Las hojas son paripinnadas, alternas, sin estípulas, dispuestas en un arreglo helicoidal, y amontonadas en los extremos de los foliolos, usualmente con un foliolo apical latente o glandular, que a veces resulta en una hoja imparipinnada. Los foliolos están en pares opuestos (3 a 10) y elípticas o elíptico-lanceoladas, con margen entero; ápice agudo, obtuso o acuminado; y una base oblicua, asimétrica y ancha. Los limbos son coriáceos, adaxiales de color verde intenso brillante; abaxialmente de color verde opaco, y usualmente rojizo cuando son más viejos. La especie puede crecer en rodales puros en las tierras bajas, prefiriendo bordes de pantanos, bosques pantanosos, orillas aluviales de ríos y llanos inundados periódicamente. Es una especie de dosel en bosques tropicales húmedos y muy húmedos, con una precipitación anual de más de 3000 mm y una escala de temperatura de 20 a 35 °C. Usualmente esta especie no crece por encima de 700 m, pero en algunas áreas de Venezuela, Ecuador y la isla de Guadalupe, se puede encontrar por encima de 1000 m.

La existencia de ecofeno parece evidente (Flores, 1994a) y las poblaciones en las costas del Atlántico y del Pacífico de Costa Rica pudieran ser de distintos ecotipos.

La madera es el producto más valioso de la especie (gravedad específica es 0.42 a 0.52); es estable y tiene múltiples usos. Sin embargo, la madera varía dado que las características morfológicas y físicas difieren entre hábitats (Flores, 1994a). La albura es rosada en condiciones verdes y rojiza en condiciones secas; el duramen es rojizo cuando verde y rojo intenso brillante cuando se encuentra seco. La madera tiene una textura fina o moderada, y un brillo alto; la grano es comunmente recto, ligeramente ondulada y a veces entrecruzado. Es muy decorativa en planos radiales debido a su fulgor de rayo dorado, y a las anchas líneas longitudinales. Se utiliza en ebanistería, carpintería, tornería y construcción en general, pisos, cajas, embalajes, chapas y postes. Los fabricantes de zapatos utilizan la madera para hacer tacones. Parte de la pulpa puede utilizarse para hacer papel. Los taninos de la corteza se utilizan para curar diarrea, disentería, reumatismo, eczema y úlceras. Las semillas proporcionan un aceite que se utiliza para hacer jabones, velas e insecticidas.

El árbol florece principalmente desde enero hasta marzo, aunque en algunas zonas puede continuar hasta abril. También puede florecer en agosto y septiembre. Las inflorescencias son grandes (20 a 80 cm de largo), muy ramificadas y axilares o subterminales. Las flores son unisexuales y los pétalos son blancos o cremas, con un color exterior claro a ligeramente rosado. Las flores tienen una delicada fragancia almizcleña; el pistilo tiene un ovario redondo o cuadrangular, y el estaminado tiene óvulos rudimentarios. El fruto es una cápsula cerrada cuadrangular, de 9 a 16 cm de ancho y casi igual de largo.

Los frutos maduran en 8 meses y se recolectan de mayo a agosto. La dehiscencia da origen a cuatro valvas duras, abriéndose parcial o totalmente. El fruto tiene un pedicelo grueso leñoso que se separa por abscisión en la madurez, y el fruto se cae al suelo. La testa es dura, lisa o áspera y de color rojo-pardo. Las semillas son grandes y angulares, y pueden clasificarse como crecidas en exceso, dado que su desarrollo se determina por el tamaño del fruto y el

Especies C

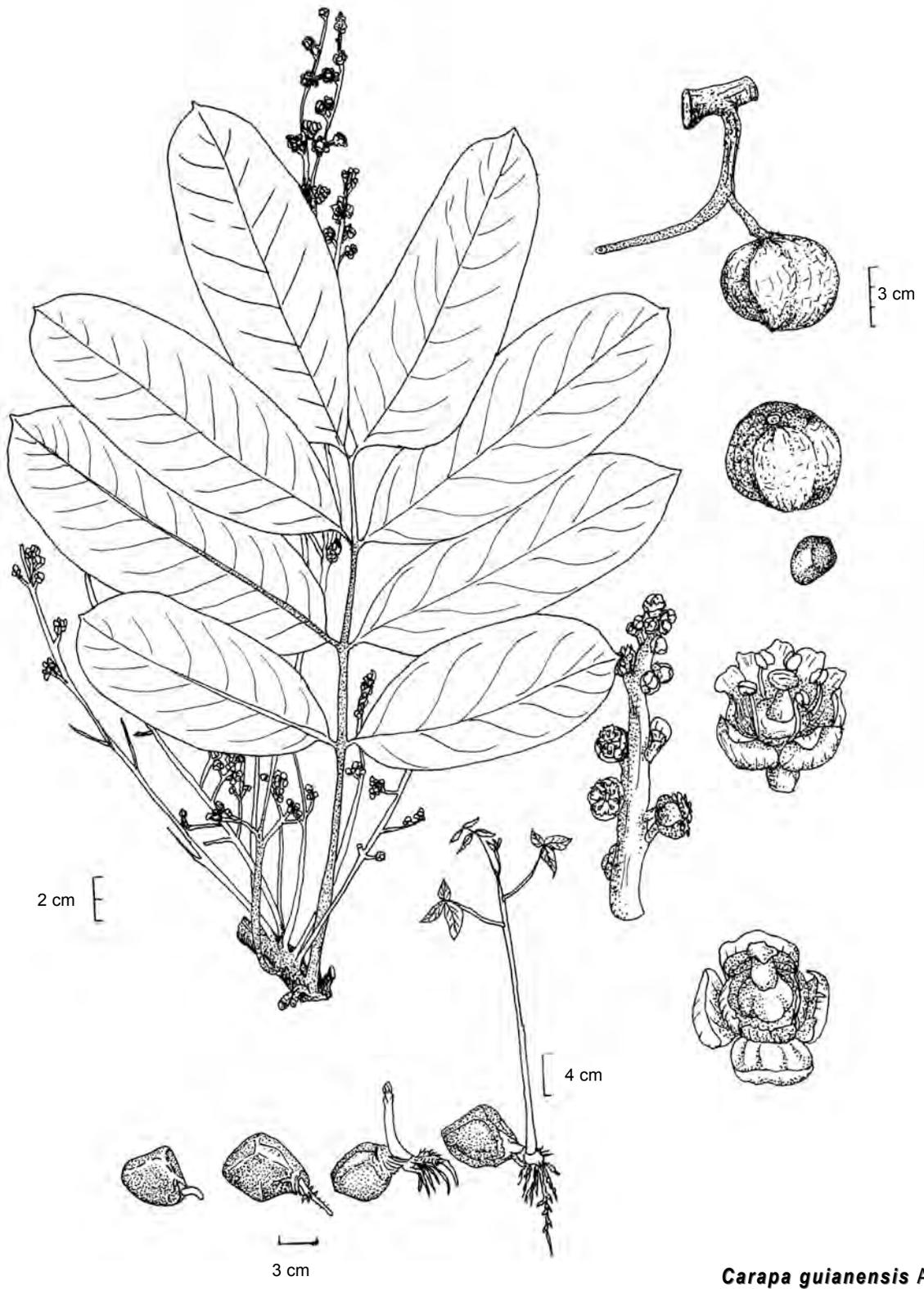
número de semillas. El agua parece ser un agente importante en la dispersión a media o larga distancia, cuando los árboles crecen en pantanos o cerca de arroyos.

Los árboles productores de semillas deben ser seleccionados entre aquéllos que tienen un diámetro mayor a 60 cm y que cuentan con buenas condiciones sanitarias. Las semillas deben recolectarse del suelo y transportarse en bolsas cerradas de plástico, con una pequeña cantidad de agua. Hay un promedio de 30 a 35 semillas/Kg.

En los trópicos, las semillas no pueden almacenarse por más de 2 días bajo condiciones normales (temperaturas de 24 a 30 °C; 90% de humedad). Si las semillas son deshidratadas en 12 a 18%, y si se les proporciona un nivel adecuado de humedad permanente, algunas germinarán varios meses después (30%). Las semillas también son susceptibles a temperaturas por debajo de los 20°C. La germinación de la semilla es hipógea y las plántulas son criptocotilares; bajo condiciones naturales la germinación comienza a las 2 semanas. Las semillas que se transportan desde el campo hasta el invernadero, en bolsas de plástico cerradas y con una humedad adecuada, muestran un 92% de germinación. Una vez en el invernadero, las semillas deben ser sumergidas en un insecticida por 15 minutos, lavadas en agua corriente en dos ocasiones, y guardadas en bolsas de plástico cerradas con una humedad adecuada (no más de ocho semillas por bolsa). Cuando la radícula comienza a emerger, se trasladan a bolsas de plástico con sustrato. También es posible la siembra directa en bolsas de plástico, para acelerar la emergencia de la plúmula. Una mezcla de tierra y arena es un medio adecuado para la germinación de las plántulas, aunque la humedad debe mantenerse constante. Las plantas deben establecerse en el campo a los 6 meses. Bajo condiciones de invernadero, el epicótilo sufre acronecrosis en un 20% de las plántulas; las plántulas toleran la sombra durante las primeras etapas de su crecimiento.

INFORMACION ADICIONAL

Esta especie proporciona alimento y nidos para muchos pájaros, incluyendo especies de *Ara* spp., guacamayos y loros del Amazonas. Pecarís de collar (*Tayassu tajacu*), pecarís de labios blancos (*T. pecari*) y algunos roedores grandes como agutis (*Dasyprocta punctata*) y pacas (*Agouti paca*), son los depredadores y diseminadores de semillas más importantes. Las raíces de las plantas jóvenes son consumidas por la rata acorazada (*Hopломys gymnurus*). El ataque de algunos insectos como la polilla (*Hypsiphya*) es fuerte y tiene un efecto negativo. *Hypsiphya ferrealis* destruye las semillas, *H. grandella* ataca semillas y vástagos jóvenes, y *Rhizopus* sp. produce podredumbre de la semilla (Arguedas *et al.*, 1993).



Carapa guianensis Aubl.

Página en blanco

Caryodendron orinocense H. Karst.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Euphorbiaceae

Dioicia tetrandia L.

Cacay, caquetá, castaño, inchi, meta, putumayo, tacay

Es un árbol de lento crecimiento que alcanza 25 m de altura y 30 cm de DN. El fuste es largo y levemente acanalado; la corteza es delgada y grisácea, verde oscuro o parda. Las hojas son alternas, glabras, de color verde oscuro en el haz y verde claro en el envés, estrechamente elípticas u ovaladas con un margen entero, de 12 a 15 cm de largo y de 4 a 10 cm de ancho. El pecíolo es glabro, acanalado en la superficie del haz, ensanchado en los extremos y de 1.5 a 5 cm de largo. Crece en una topografía inclinada en las cimas y depresiones. El nivel freático no tiene una influencia importante en el crecimiento y rendimiento de esta especie. Se han observado buenos rendimientos en suelos inundados y en tierras bajas fértiles, pero también crece a grandes alturas en las laderas de las montañas. El árbol crece en suelos poco profundos con una textura gruesa a suelos moderadamente profundos. También crece en texturas sueltas arenosas. La especie se encuentra en suelos de terraplenes bajos, con un contenido de mediano a alto, de bases intercambiables y un contenido muy bajo de aluminio. No tolera suelos con deficiencia hídrica. La capacidad de intercambio catiónico (CIC) fluctúa entre 7.5 y 1.9 miliequivalentes por 100 g de suelo (1.9 es muy alto). Además, el árbol crece bien en suelos de terraplenes altos, que son muy limitados debido a la acidez, a su alto contenido de aluminio intercambiable y a un pobre intercambio de bases, saturación y fósforo. La especie se ubica en la transición entre los bosques tropicales húmedos (bh-T) y los bosques tropicales muy húmedos (bmh-T). Generalmente el bosque tropical húmedo tiene una temperatura promedio mayor a los 24°C, y una precipitación promedio anual entre 2000 y 4000 mm. El bosque tropical muy húmedo tiene una temperatura promedio mayor a 24°C, y una precipitación promedio anual entre 4000 y 8000 mm (Martínez, 1996). *Caryodendron orinocense* es muy sensible a incendios y no soporta sequías prolongadas.

La madera se utiliza principalmente para leña y carbón. El aceite se extrae de los frutos o semillas, por lo cual, la especie podría ser catalogada como una sucesora en la producción de aceite de oliva. Las semillas se tuestan y se comen. Aunque la madera no es muy durable y no se pule bien, se utiliza en carpintería de interiores en Putumayo y Meta, Colombia.

El árbol es dioico; las flores masculinas tienen un cáliz trifoliado con sépalos ovalados, puntiagudo y membranoso. Las flores femeninas son sésiles, formando un pequeño ramo bracteadado terminal; después de la fertilización se apoyan sobre un pedicelo algo alargado, con pequeñas brácteas en un triángulo ancho. El fruto es globoso-oblongo, de 5 a 6 cm de largo por 4 a 5 cm de ancho, y dehiscente, con un exocarpo verde y tres carpelos leñosos con un pequeño apéndice apical, y cada uno contiene solo una semilla. Un Kg de frutos contiene de 42 a 46 semillas (sin pericarpo). Las semillas tienen un endosperma grande, blanco, con un embrión central recto. La testa es dura y grisácea o de color pardo-café, cubierta con una capa de cera; el tegumento es membranoso y rugoso. Hay un promedio de 275 a 325 semillas/Kg. El peso de 1,000 semillas es 3 Kg.

La semilla tiene un período de viabilidad muy corto, lo que hace difícil la siembra de la especie en otras regiones del país. Puede ser almacenada a 6°C sin afectar el porcentaje de germinación de manera significativa. Si las semillas se secan durante una semana adicional antes de su refrigeración, el período de viabilidad de la semilla tiende a alargarse.

Las semillas frescas germinan rápidamente; a veces el 75% han germinado para el segundo día y el resto germina en 5 días. Las semillas que se han almacenado por varias semanas y que están normalmente mucho más secas, demoran hasta 15 días para germinar.

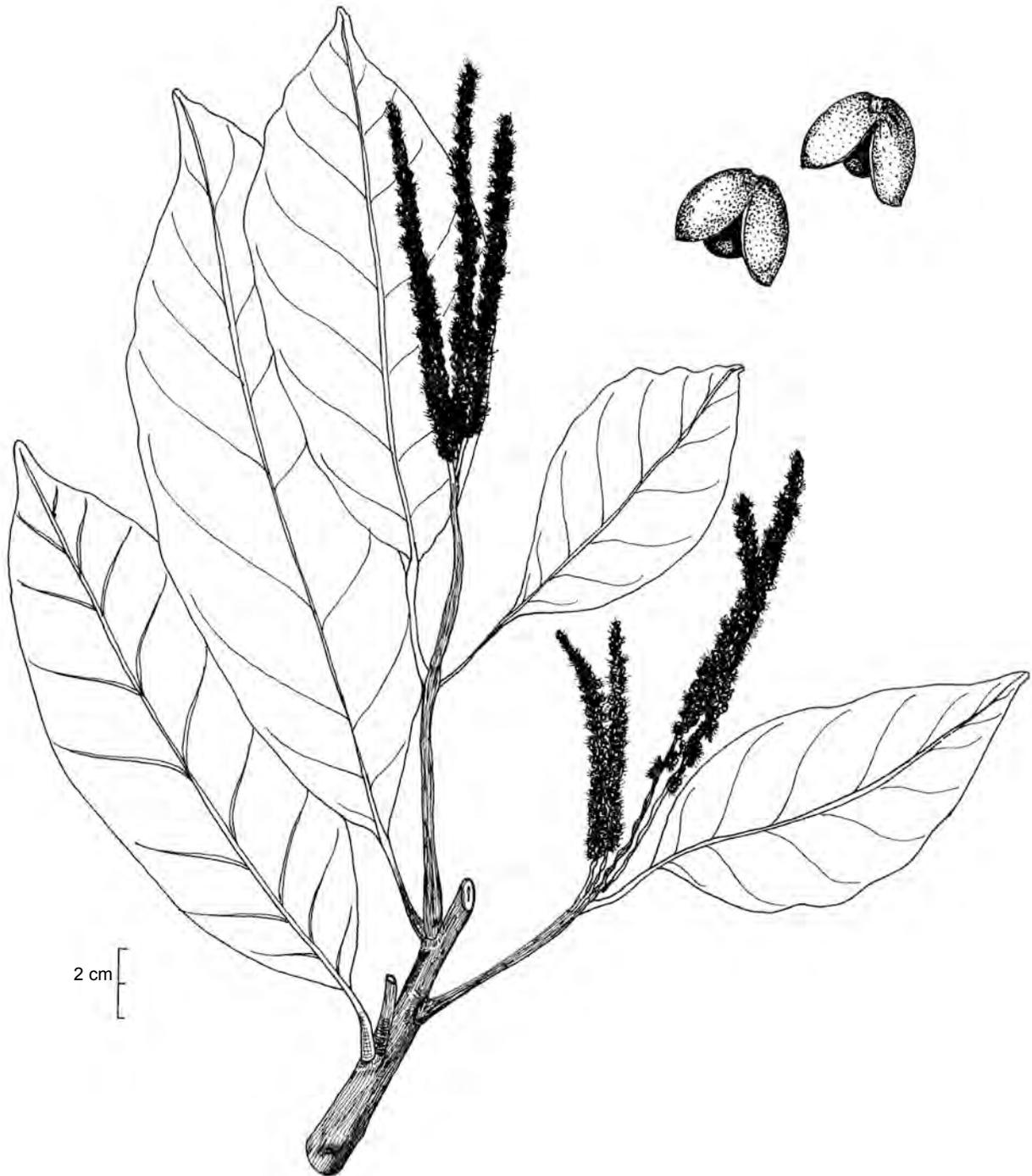
Para la mejor germinación, las semillas deben colocarse en arena húmeda en sombra profunda, dado que el sol seca la radícula saliente y los cotiledones. Las semillas pueden extraerse de su cubierta y sembrarse solas o el hueso que contiene las tres semillas puede sembrarse. Cuando se hace esto último, las tres plántulas deben ser separadas al momento de trasplantarse, lo cual tiene lugar a las 4 semanas aproximadamente, después que las semillas son sembradas. Durante los 6 a 8 meses en el vivero, la sombra se debe disminuir gradualmente (Van Dijk, 1979).

La distancia entre árboles debe proporcionar espacio adecuado para su desarrollo. Los árboles comúnmente se plantan a distancias de 8 por 8 m o 9 por 9 m. Después de cortar los árboles masculinos, las distancias se amplían de

Especies C

12 a 13 m. Los árboles que producen muchas semillas deben ser podados para impedir que las ramas se rompan por el peso. Los ataques de grandes hormigas rojas

pueden provocar la muerte de árboles plantados o en vivero. Los coleópteros se comen la médula de las ramas.



Caryodendron orinocense H. Karst.

Cassia fistula L.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Caña fistula, canafistula, canéficiér, golden shower, lluvia de oro, indian laburnum, pudding pipe tree, purging cassia

Nativa de las regiones tropicales de Asia, está distribuida naturalmente a través de la India, Indochina y Malasia. También se ha introducido en las regiones tropicales de África y América. En África, se encuentra en Kenia. En América, se ha plantado en el sur de Florida, Cuba, Puerto Rico, Jamaica y México, en Centroamérica, Colombia, Venezuela y Brasil. También se encuentra en Hawaii.

Es un árbol decíduo de rápido crecimiento de hasta 15 m de altura y 60 cm de DN. El fuste es recto y la copa abierta, consistente de ramas horizontales y extendidas con escaso follaje. Las hojas son paripinnadas, compuestas de 8 a 16 foliolos ovalados a lanceolados, y de 8 a 20 cm de largo. El árbol crece en suelos pobres y delgados. La temperatura promedio anual donde el árbol crece fluctúa entre 17.2 y 37°C, y la precipitación promedio anual fluctúa entre 500 y 3000 mm. Usualmente la especie crece en áreas abiertas expuestas a condiciones de monzón.

Se utiliza como árbol ornamental y de sombra alrededor de las casas; al borde de caminos; y en las calles, parques, y jardines de los poblados. La pulpa dulce se utiliza como un laxante suave. Una infusión del fruto se utiliza para disolver cálculos renales. La madera se utiliza para leña en áreas rurales. Tiene una gravedad específica de 0.9; es dura, pesada, fuerte y durable; y se utiliza para postes y mangos de herramientas agrícolas, en ebanistería y construcción. La corteza se utiliza para curtir pieles (Little *et al.*, 1967; Lötschert y Beese, 1992; Nicholson y Arzeni, 1993; Rico-Gray *et al.*, 1991).

Las flores pintorescas –amarillo pálido a dorado- están dispuestas en panículas. Florece y da frutos virtualmente durante todo el año, a temprana edad en la mayoría de los lugares donde se la cultiva. En su hábitat natural, los frutos (vainas) maduran durante los meses de abril y mayo. Fuera de su hábitat, la estación de maduración varía. Los frutos permanecen colgando del árbol por 2 ó 3 meses después de madurar. Gradualmente caen al suelo. Las vainas permanecen colgando y son lineales-cilíndricas, de 30 a 50 cm de largo, de 1.5 a 1.7 cm de diámetro, septadas transversalmente, de color pardo oscuro a negro, e indehiscentes cuando maduras; tienen valvas leñosas. Dentro de cada septo, una semilla está rodeada de una pulpa dulce, viscosa, de color pardo oscuro. Cada fruto

contiene numerosas semillas (Holdridge y Poveda, 1975; Irwin y Barneby, 1982; Isely, 1975; Little *et al.*, 1967). Las semillas son obovadas - elipsoides, biconvexas en corte transversal, aplanadas ventralmente, de 7.5 a 10.0 mm de largo, de 6.0 a 7.5 mm de ancho, y de 2.5 a 3.0 mm de grosor. La testa es de color pardo claro, lisa, lustrosa y cartácea, con líneas de fractura.

Los frutos maduros se recolectan de los árboles y del suelo. Se utilizan largos palos con ganchos metálicos para recolectar frutos de los árboles. En el primer paso para extraer semillas, los frutos se muelen en morteros de madera. Uno de tres procesos pueden utilizarse para separar las semillas de los residuos de las vainas. En uno, las semillas, con impurezas y todo, se ponen en envases con agua. Las semillas se hunden; las impurezas flotan y se recogen fácilmente con un colador. Las semillas se sacan del agua y se secan al sol por 1 hora o un poco más, dependiendo de las condiciones de luz. Si las impurezas son pequeñas, pueden quitarse utilizando cernidores. O pueden disiparse con un ventilador de columna vertical. Posteriormente las semillas se lavan vigorosamente con agua corriente para quitar los residuos de pulpa y pericarpo adheridos a ellas. Las semillas limpias se ponen a secar al sol. Hay un promedio de 5,500 semillas/Kg (Food and Agriculture Organization, 1968).

Las semillas pueden almacenarse a temperatura ambiente y permanecer viables por 1 año. Para permanecer viables por más tiempo, las semillas pueden ponerse en envases cerrados de plástico, vidrio o metal, en cámaras frías, a una temperatura de 5 a 6°C. Se ha indicado que después de 1 año, las semillas almacenadas en una cámara fría todavía pueden germinar. Sin embargo, no han habido evaluaciones exactas de esta práctica.

Las semillas muestran una latencia mecánica para germinar ya que el tegumento es duro. Las semillas pueden remojar en agua hirviendo por 5 minutos antes de ser sembradas, para estimular la germinación (Food and Agriculture Organization, 1968).

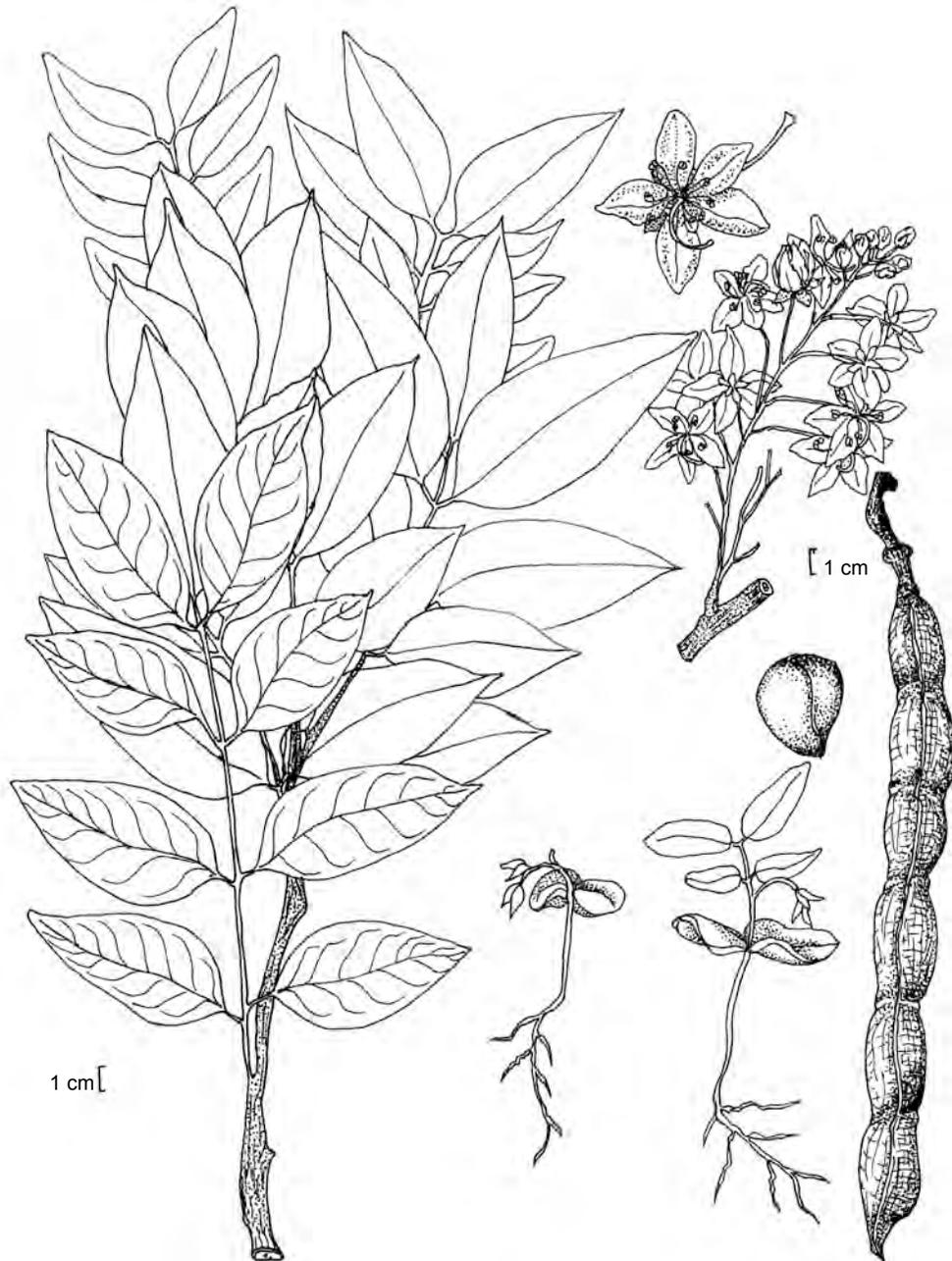
Especies C

INFORMACION ADICIONAL

El género *Cassia* incluye unas 500 especies, algunas de las cuales contienen sustancias con propiedades laxantes. Estas sustancias se encuentran en las hojas y en la pulpa dulce y viscosa de los frutos (Lötschert y Beese, 1992).

El fascículo vascular puede verse como una línea oscura que va longitudinalmente a la semilla, a través de la parte media de sus superficies laterales. El hilo es subbasal, simple, puntiforme, a veces cubierto de residuos de tejido funicular y ubicado en lo hondo de una depresión. El

micrópilo es indiscernible. La lente es subbasal, cerca del hilo, en el lado opuesto del micropilo, lanceolada u ovalada, y ubicada en lo hondo de una depresión. El endosperma es abundante, completo, ubicado principalmente en las superficies laterales del embrión, coriáceo, blanquizco y translúcido. El embrión amarillo tiene un eje recto y es casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones son obovoides, completos, extendidos, aplanados, delgados, torcidos en forma de S, e independientes unos de otros. La plúmula está moderadamente desarrollada en pinas. La radícula es cónica y no está cubierta por los cotiledones (Niembro, 1982; Shyam y Vartak, 1985).



Cassia fistula L.

Cassia grandis L.f.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Bacul, beef-feed, bocot, cañadonga, cañafistola burrero, cañafistula, cañafistula cimarrona, cañafistula de Castilla, carago, caragua, carámano, carao, casse espangnole, chácara, coral shower, gigantón, horse cassia, liquorice tree, macut, marimari, marimari preto, pink shower cassia, quauhuayo, stinking-toe, sandal, sándalo

Es nativa de las regiones tropicales de América. Aparentemente originándose en el Amazonas, la distribución natural de la especie no puede describirse con precisión. El árbol se encuentra en Cuba, Puerto Rico y Jamaica. También se encuentra en Hawaii.

Es un árbol decíduo o semidecíduo, que alcanza hasta 18 m de altura y 50 cm de DN. El fuste es recto y la copa extendida es alta, irregular y consiste de ramas colgantes. Las hojas son paripinnadas y constan de 10 a 20 pares de folíolos que miden de 3 a 6 cm de largo y son redondeadas u obtusas en el ápice y en la base. La especie crece bien en suelos arcillosos y generalmente se establece cerca de las orillas de los ríos. Prospera en lugares con una temperatura media anual de 22 a 26 °C, y una precipitación promedio anual de 1000 a 1300 mm. La especie crece espontáneamente en las orillas de los ríos y arroyos, formando bosques de galería. También crece en estuarios y suelos expuestos a inundaciones periódicas. Es común en claros de bosques semidecíduos tropicales, praderas y sabanas, el árbol crece en elevaciones entre 3 y 1200 m (Hoyos, 1979; Irwin y Barneby, 1982; Little *et al.*, 1974; Little *et al.*, 1988; Witsberger *et al.*, 1982).

Se utiliza como un árbol ornamental para embellecer las calles, avenidas, parques y jardines. La pulpa del fruto, de sabor dulce y de mal olor, es comestible y se utiliza como laxante. La madera es dura y pesada; se utiliza en áreas rurales para construcción de casas, cabañas y estructuras para techos y en ebanistería (Little *et al.*, 1974; Little *et al.*, 1988; Witsberger *et al.*, 1982).

Las flores de rosadas a moradas se vuelven color salmón con el tiempo y están dispuestas en racimos. La especie florece en la primavera, y los frutos (vainas) maduran en el verano (Little *et al.*, 1988). Las vainas de color pardo oscuro a negro, son grandes y pesadas, colgantes, lineales a lineales-oblongas, cilíndricas, de aproximadamente 40 a 60 cm de largo, y de 3 a 5 cm de ancho. A veces lateralmente aplanadas, los extremos de los frutos son cortos y pronunciadamente puntiagudos en ambas terminaciones, rugosos con suturas engrosadas, internamente septados e indehiscentes cuando maduran. Dentro de cada septo una semilla está rodeada de pulpa

de sabor dulce, líquida o viscosa, y de color pardo. Cada fruto contiene numerosas semillas (Holdridge y Poveda, 1975; Irwing y Barneby, 1982; Isely, 1975; Little *et al.*, 1974; Little *et al.*, 1988; Shyam y Vartak, 1985; Standley y Steyermark, 1946a; Witsberger *et al.*, 1982). Las semillas son elípticas, obovadas, obovoide-elipsoides a oblongas-obovadas, con la base ligeramente emarginada, biconvexas en corte transversal, aplanadas ventralmente, de 13.4 a 16.6 mm de largo, 9.2 a 10.2 mm de ancho y de 4.0 a 5.0 mm de grosor. La testa es de color pardo claro, lisa, opaca y cartácea, con líneas de fractura indiscernibles.

Palos con ganchos metálicos se utilizan para recolectar los frutos maduros de los árboles. Los frutos se muelen en morteros de madera como la primera etapa para la extracción de las semillas. Uno de tres procesos puede utilizarse para separar las semillas de los residuos de la vaina. Para quitar impurezas, las semillas se sumergen en envases de agua. Las semillas buenas se hundirán. En la superficie, los pedazos de fruto flotarán y pueden recogerse con colador. Si las impurezas son más pequeñas, pueden separarse utilizando cernidores. También pueden ser eliminados mediante el uso de sopladores de columna vertical. Las semillas se lavan vigorosamente con agua corriente para quitar los residuos de pulpa y pericarpo adheridos a ellas. Las semillas limpias se ponen a secar al sol.

Las semillas secas se guardan en envases de plástico. No se han llevado a cabo muchos estudios sobre el almacenamiento de semillas de esta especie. Con frecuencia, se almacenan en cámaras frías a una temperatura de entre 5 y 6°C. Se ha observado que después de 1 año, las semillas almacenadas en una cámara fría germinarán. Sin embargo, no ha habido evaluaciones precisas de esta práctica.

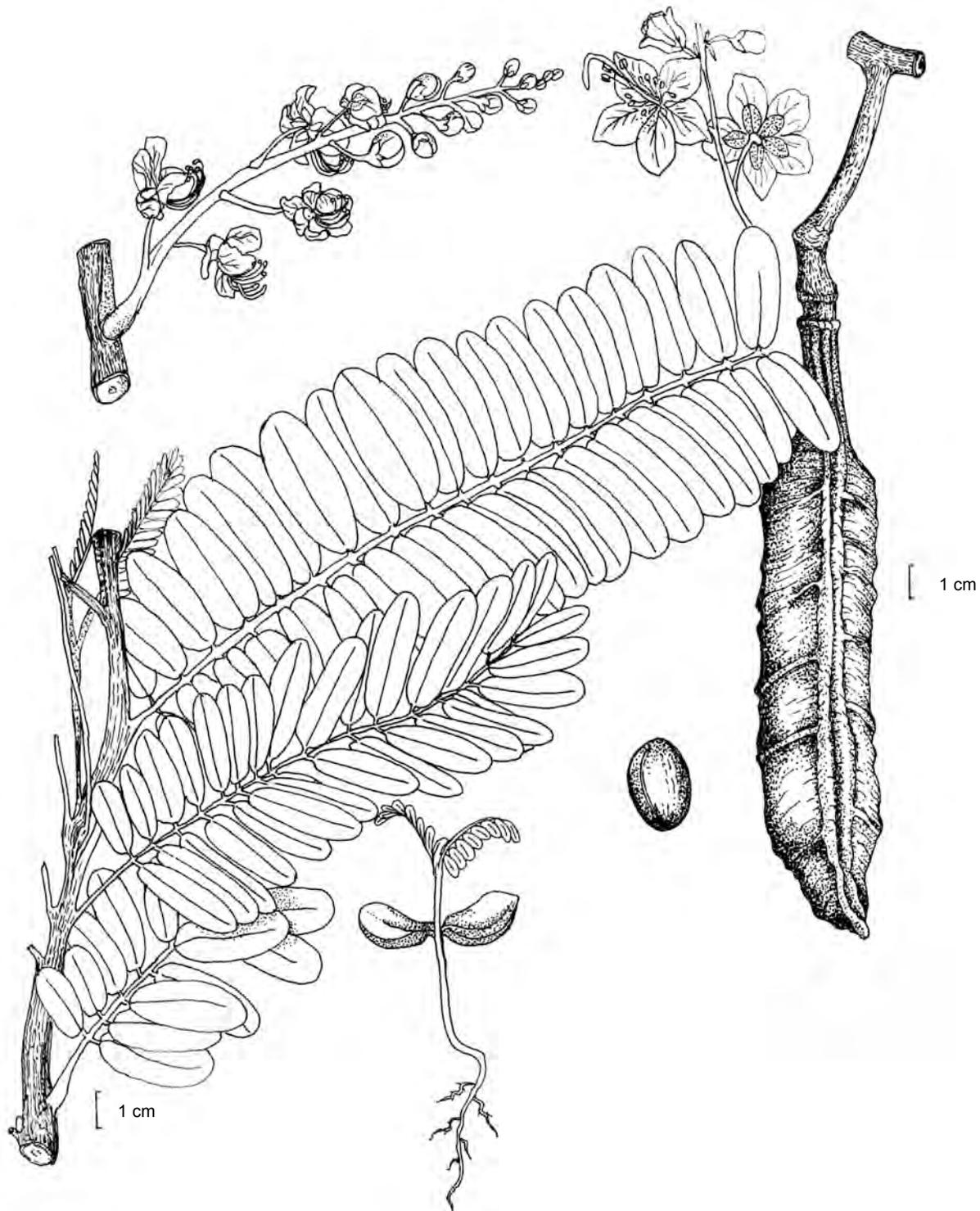
INFORMACIÓN ADICIONAL

El fascículo vascular se puede ver como una línea oscura que corre longitudinalmente a la semilla a través de la parte media de sus superficies laterales. El hilo es subbasal, circular, a veces cubierto de residuos de tejido funicular, y ubicado en lo hondo de una pequeña depresión. El

Especies C

micrópilo es indiscernible. La lente es discernible, en el lado opuesto del micrópilo, subbasal, cerca del hilo, elíptica o lineal, y ubicada en lo hondo de una depresión. El endospermo es abundante, entero, más abundante en las superficies laterales del embrión, cornáceo, blancuzco, translúcido y gelatinoso cuando entra en contacto con agua. El embrión amarillo tiene un eje recto y es casi

simétrico bilateralmente. Los cotiledones tienen la misma forma que la semilla, son extendidos, planos y delgados, torcidos en forma de S, e independientes unos de otros, y tienen una base auriculada. La plúmula está moderadamente desarrollada en pinas. La radícula es cónica y no está cubierta por los cotiledones.



Cassia grandis L.f.

Cassia javanica L.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Acacia rosada, apple-blossom cassia, apple-blossom senna, casia rosada, lluvia de rosas, nodding cassia, pink cassia, pink shower, rainbow shower, white shower

Nativa de las regiones tropicales de Asia, naturalmente distribuida desde la India hasta Malasia, Sumatra, Indonesia, el Sur de China y las Filipinas. En América, la especie también ha sido introducida en el sur de Florida, Puerto Rico, Cuba, México y a través de Centroamérica.

Es un árbol semidecíduo de rápido crecimiento, de hasta 25m de altura y 35cm de DN. La especie florece mejor en lugares con suelos con buen drenaje y profundos. Con frecuencia, el tronco tiene muchas ramificaciones. La copa, que está compuesta de ramas descendientes con follaje escaso, es abierta, arqueada y extendida. Las hojas son paripinnadas, compuestas de 12 pares de folíolos que son elípticas u oblongas y redondeadas en el ápice y la base.

Irwin y Barneby (1982) consideran a esta especie como una serie múltiple de variedades geográficas que se encuentran a través de sus áreas de distribución natural. En estas áreas, la especie varía en la forma de sus hojas, el color y el tamaño de sus flores y su número cromosómico. Las variedades son: *C. javanica* L. var. *javanica*, *C. javanica* L. var. *indochinensis* Gagepain, *C. javanica* L. var. *pubifolia* Merrillk y *C. javanica* L. var. *microcalyx* Irwin y Barneby.

Es cultivada como un árbol de sombra y ornamental a lo largo de calles y en parques y jardines.

Las flores son de un color rosa pálido a carmesí y dispuestas en racimos. Florece durante la primavera y los frutos (vainas) maduran en el otoño. Las vainas son colgantes, delgadas, cilíndricas, de 30 a 40 cm de largo, de 1.5cm de diámetro, color pardo oscuro a negro, septadas transversalmente e indehiscentes cuando maduran, con valvas leñosas y delgadas. Dentro de cada septo una semilla está rodeada de una pulpa viscosa de color pardo. Cada fruto contiene numerosas semillas (Holdridge y Poveda, 1975; Irwin y Barneby, 1982; Isely, 1975; Little *et al.*, 1967). Las semillas son obovadas, biconvexas en corte transversal, aplanadas ventralmente, de 6.5 a 8.9 mm de largo, de 5.6 a 7.0 mm de ancho y de 2.5 a 5.5 mm de grosor. La testa es color pardo oscuro, lisa, lustrosa y catácea y tiene líneas de fractura.

Los frutos se recolectan cuando su pericarpo está de color pardo oscuro o negro, indicando que están maduros. Palos con ganchos metálicos se utilizan para recolectar los frutos maduros de los árboles. Los frutos se muelen en morteros de madera, como el primer paso para extraer las semillas. Uno de tres procesos pueden utilizarse para separar las semillas de los residuos de las vainas. Para quitar impurezas las semillas se sumergen en envases de agua. Las semillas buenas se hundirán. En la superficie, los pedazos de fruto flotarán y pueden recogerse con colador. Si las impurezas son más pequeñas, pueden separarse utilizando cernidores. También pueden ser eliminados mediante el uso de sopladores de columna vertical. Las semillas se lavan vigorosamente con agua corriente para quitar los residuos de pulpa y pericarpio adheridos a ellas. Las semillas limpias se ponen a secar al sol. Hay un promedio de 3,250 semillas/Kg. (Food and Agriculture Organization, 1957).

Las semillas secas se guardan en envases de plástico. Se han llevado a cabo pocos estudios sobre el almacenamiento de semillas de esta especie. Con frecuencia, se almacenan en cámaras frías a una temperatura de entre 5 y 6 °C. Se ha observado que después de 1 año, las semillas almacenadas en cámaras frías todavía germinan. Sin embargo, no ha habido evaluaciones precisas de esta práctica.

Para estimular la germinación, las semillas pueden colocarse en agua hirviendo y remojar en el agua que gradualmente se va enfriando por 1 día (Food and Agriculture Organization, 1957).

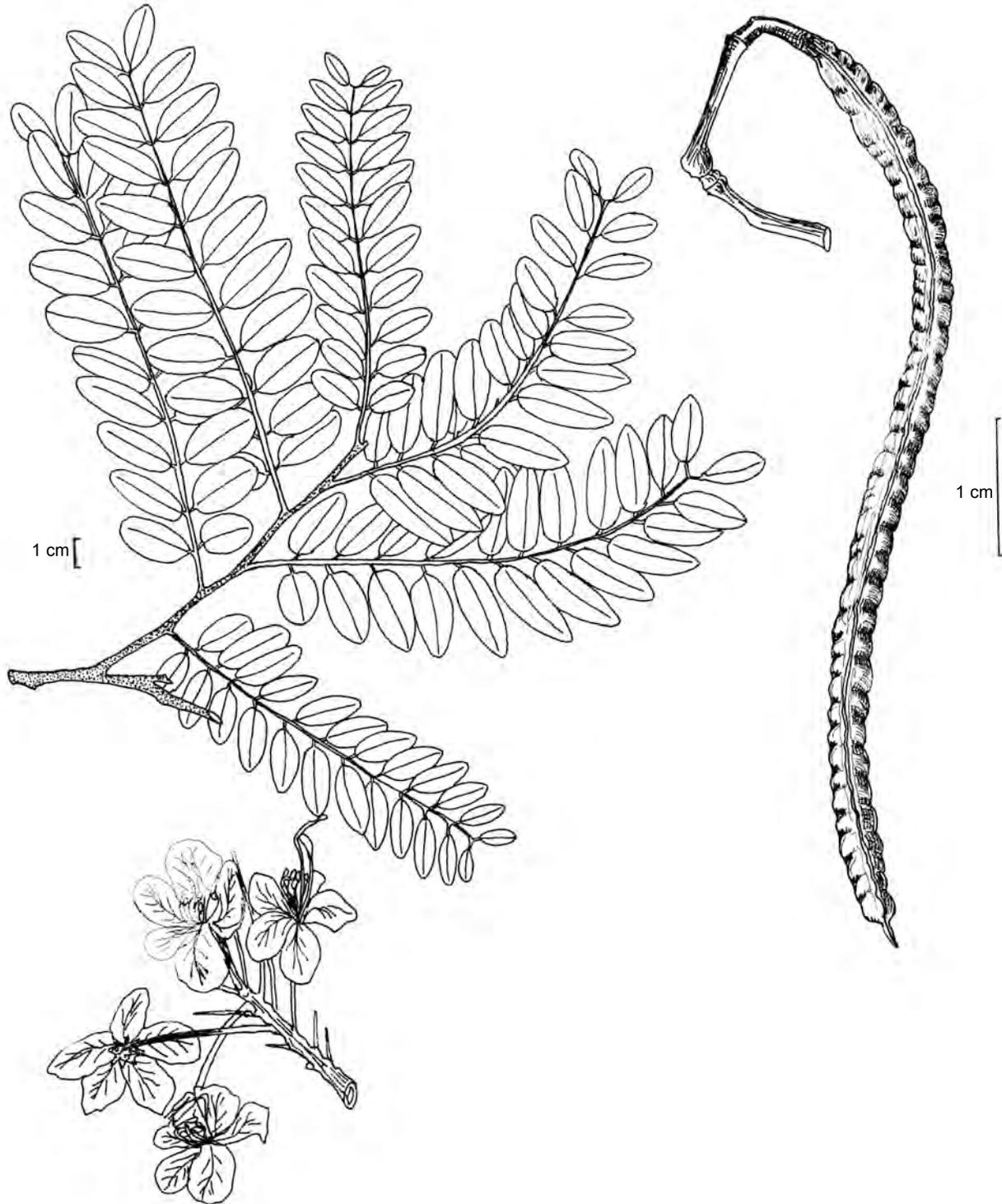
INFORMACIÓN ADICIONAL

El fascículo vascular se puede ver como una línea oscura que corre longitudinalmente a la semilla a través de la parte media de sus superficies laterales. El hilo es subbasal, simple, puntiforme, a veces cubierto de residuos de tejido funicular y ubicado en lo hondo de una pequeña depresión. El micrópilo es indiscernible. La lente es subbasal, cerca del hilo, en el lado opuesto del micrópilo, lineal y ubicada en lo hondo de una depresión. El endospermo es entero, más abundante en las superficies laterales del embrión, cornáceo, blancuzco, translúcido y gelatinoso cuando entra

Especies C

en contacto con agua. El embrión amarillo tiene un eje recto y es casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones son obovoides, enteros, extendidos, planos, delgados, torcidos en forma de S, e independientes unos de otros. La

plúmula está moderadamente desarrollada en pinas. La radícula es cónica y no está cubierta por los cotiledones (Niembro, 1982; Shyam y Vartak, 1985).



Cassia javanica L.

Casuarina cunninghamiana Miq.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Casuarinaceae

Sin sinónimos

Australian pine, casuarina, jan, jangli, kasa, pino australiano, pino de Australia, pino de mar, river oak, river she-oak, saru

Es nativa del noreste de Australia, desde Queensland hasta Nueva Gales del Sur, formando parte de bosques subtropicales cálidos y húmedos. Debido a que puede sobrevivir en condiciones difíciles y adversas, el árbol ha sido introducido como parte de esfuerzos de reforestación en los países tropicales y subtropicales de África, Asia y América. En estos países se ha plantado más frecuentemente en regiones montañosas que en las costas dado que es resistente al frío.

Es un árbol dioico perenne de rápido crecimiento, de hasta 40m de altura y 65 a 100 cm de DN. Tiene un fuste recto, que es ensanchado hacia la base y una copa piramidal compuesta de ramas aciculares con escaso follaje, colgante grisáceo-verde. Las hojas son compactas formadas de 8 a 10 pequeñas escamas. El árbol prospera en una variedad de suelos, desde aquellos ricos en materia orgánica hasta arenosos, pobres y desgastados. En su hábitat natural, la especie se desarrolla en una temperatura promedio anual de 13 a 27 °C y una precipitación media anual de entre 500 y 1500 mm. El árbol crece naturalmente desde el nivel del mar hasta 1000m. Es resistente al frío y la sequía y tolera sombra, salinidad e inundaciones estacionales.

Debido a que la especie es de rápido crecimiento, se utiliza en programas de reforestación para controlar erosión, conservar el suelo, estabilizar cauces de ríos y detener el avance de dunas. Debido a que fija nitrógeno en el aire, el árbol prospera en lugares que son difíciles para otras especies. Ha sido utilizado con éxito como un árbol de sombra y ornamental en las calles, parques y jardines y como un barrera rompevientos alrededor de comunidades rurales. La gravedad específica de la madera es 0.58. Es dura y densa y se utiliza para leña y carbón. También se utiliza en construcción rural y para postes, muebles, tableros de partículas, chapas, parquet, pulpa para papel, artículos torneados y mangos para herramientas. La corteza contiene tanino y se utiliza para curtir pieles. Las hojas y los tallos jóvenes sirven de forraje para el ganado (Little *et al.*, 1988; Nair, 1993; National Academy of Sciences, 1984; von Carlowitz, 1991).

El árbol comienza a florecer y a dar frutos a los 4 ó 5 años de edad. En su hábitat natural, florece desde abril hasta

junio y los frutos maduran desde septiembre hasta diciembre. Fuera de su área de distribución natural, florece y fructifica en diferentes tiempos en el año dependiendo del ambiente. Las flores de color pardo claro están dispuestas en ramos. Los frutos son múltiples, agrupados en un cono ovoide de aproximadamente 15 mm de largo por 10 mm de diámetro, color pardo, dehiscentes cuando maduran, con brácteas acrescentes y persistentes. Dentro de cada bráctea hay una nuez muy pequeña, samaroides, monosperma que es dispersada por el viento (Little, 1983; Little *et al.*, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968). Estas pequeñas nueces son elípticas u obovadas, aplanadas lateralmente, de aproximadamente 3.4 a 4.3 mm de largo, de 1.5 a 1.8 mm de ancho y 0.9 a 1.0 mm de grosor y tienen en el ápice, un ala terminal de color pardo claro. Las semillas están dentro de la nuez, son elípticas, con una testa membranosa unida firmemente al fruto.

Los pequeños conos abundantes se recolectan antes de que maduren, abran sus brácteas y liberen las pequeñas nueces samaroides. Los recolectores se suben a los árboles y utilizan palos con ganchos metálicos para remover los conos. Los pequeños conos son coloados en cajas al sol por 2 ó 3 días para acelerar la apertura de las brácteas. Los conos se sacuden dentro de envases cerrados para liberar las nueces aladas. Las nueces se separan de los pequeños conos con cernidores. Para el mismo fin se utilizan también sopladores de columna vertical, a través de los cuales fluye una corriente de aire. Hay un promedio de hasta 1'970,000 nueces/Kg. Las semillas dentro de las nueces pueden permanecer viables por varios años cuando son almacenadas en envases cerrados en condiciones ambientales (de 24 a 30 °C) (National Academy of Sciences, 1984). A las sámaras que éste árbol produce se les llama comúnmente semillas. Sin embargo, las verdaderas semillas, botánicamente hablando, se encuentran dentro de ellas y no son removidas de ninguna forma. Las sámaras se siembran como si fueran semillas debido a su pequeño tamaño.

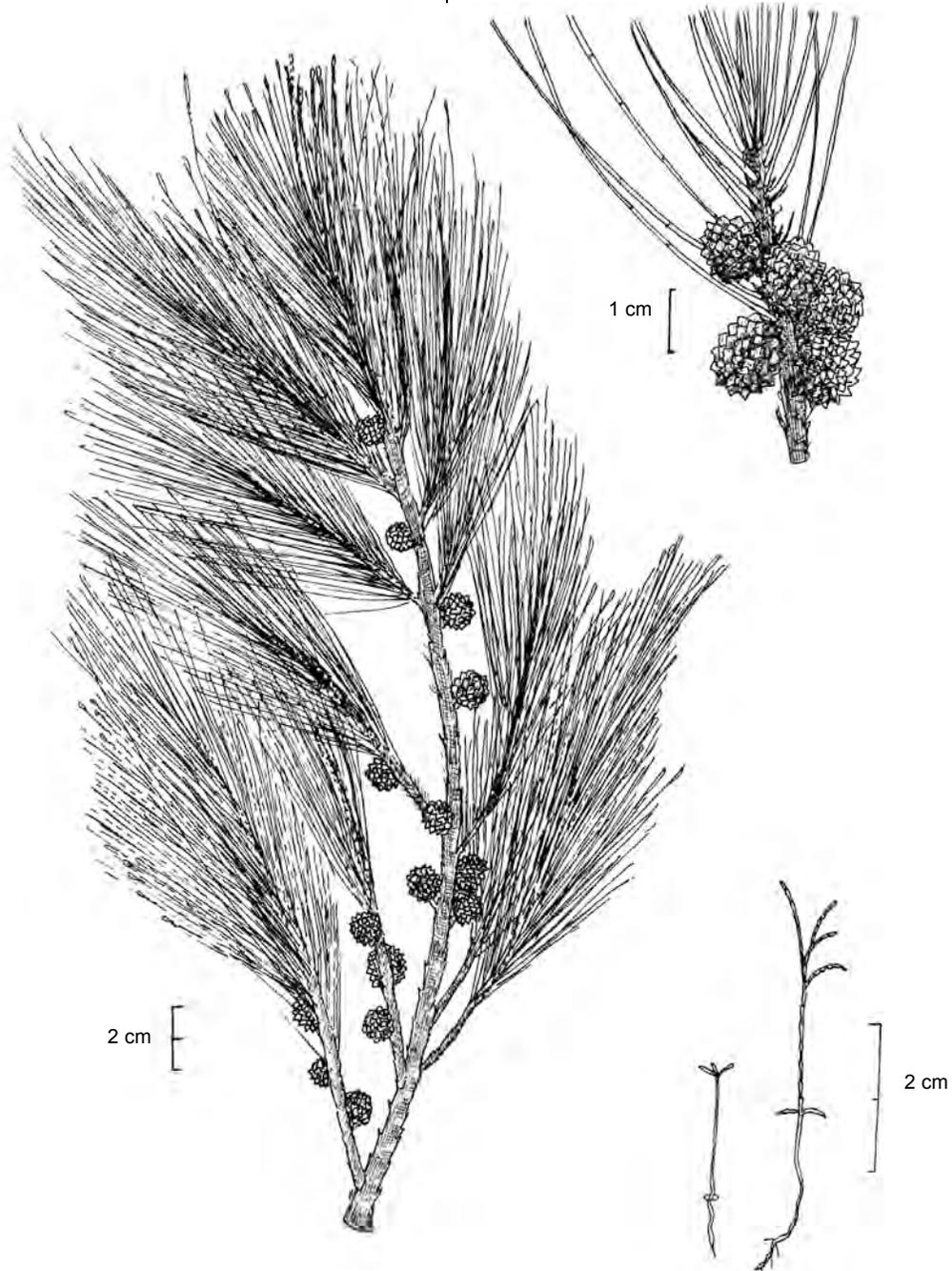
La germinación de las semillas es fanerocotilar. Las semillas frescas germinan tienen un porcentaje de germinación de 55 a 90%, y germinan de 2 a 3 semanas después de que se siembran.

Especies C

En viveros, las semillas se siembran en semilleros. Cuando los vástagos miden de 5 a 6 cm de alto, se trasplantan a contenedores plásticos (polietileno negro). El sustrato utilizado en los contenedores es una mezcla de tierra y arena con proporciones que varían entre los viveros. Las plantas se cultivan en sus contenedores por aproximadamente 4 a 6 meses, y no necesitan ningún tratamiento especial. Cuando han alcanzado una altura de 50cm y tienen un diámetro de 6 a 8 mm en la base del tallo, las plantas son establecidas en campo (National Academy of Sciences, 1984; Olson y Petteys, 1974.; von Carlowitz, 1991).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El embrión tiene un eje recto y es espatulado, casi simétrico bilateralmente, y de color crema. Dos cotiledones que tienen la misma forma que la semilla son enteros, iguales, extendidos, planos, carnosos e independientes uno del otro. La plúmula es rudimentaria. La radícula es corta y superior (Hutchinson, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Reitz, 1984; Rogers, 1982; Standley y Steyermark, 1952; Stoffers, 1980).



Casuarina cunninghamiana Miq

Casuarina equisetifolia L.

THOMAS F. GEARY

Consultor Forestal
Washington, D.C.

Familia: Casuarinaceae

Casuarina equisetifolia L. ex J.R. y G. Forst., *Casuarina equisetifolia* L., *Casuarina litoria* Rumph.,
Casuarina littoralis Salisb.

Australian pine, beach she-oak, beefwood, bois de fer, casuarina, casuarine, casuarina, cipres, coast she-oak, common ironwood, filao, filho, horsetail casuarina, horsetail-tree, pin d'Australie, pino, pino australiano, pino de Australia, sauce, she-oak, shortleaf ironwood, toa, weeping willow, whistling-pine (El-Lakany *et al.*, 1990, Little y Skolmen 1989, Little y Wadsworth 1964, National Research Council 1984a, Woodall y Geary 1985)

Una de un género de 17 especies, es nativa de las costas tropicales y subtropicales de Australia, sudeste de Asia, Malasia, Melanesia y Polinesia y Nueva Caledonia. Se ha vuelto pantropical ya que su región nativa se extendió por medio de introducción y naturalización (El-Lakany *et al.*, 1990; National Research Council, 1984a).

Es un árbol perenne fijador de nitrógeno, de tamaño mediano a grande de 15 a 30 m o más de altura y de hasta 50 cm de DN. Tiene una copa delgada de pequeñas ramas verdes caídas que parecen acículas de pino. Las hojas están representadas como pequeños dientes en verticilos en las ramitas. La copa angosta del árbol llega a ser irregular y extendida con la edad. Es predominantemente una especie costera y tiene la propiedad excepcional de crecer derecha y simétrica en costas azotadas por el viento. En lugares adecuados, es uno de los árboles de mayor crecimiento en el mundo. Las plantas pueden alcanzar 3 m de altura 1 año después de haber sido sembradas y 8 m de altura y 7cm de DN después de 4 años. A la edad de 15 años, los árboles en plantaciones pueden medir 17m de alto y 13cm de DN. En estas plantaciones de rápido crecimiento, Los incrementos medios anuales pueden promediar 4.5 m³/año (National Research Council, 1984a). Presentándose de manera natural en suelos de caliza y volcánicos, ésta especie prospera en arena suelta a unos metros de la marea alta al igual que en laterita infértil, roja, rica en hierro y lixiviada. Se encuentran rodales nativos a lo largo de costas a bajas elevaciones, pero como una especie introducida, crece en los trópicos a elevaciones tan altas como 1500 m. Su rango está limitado por temperaturas de congelación, aunque tolera heladas ligeras de corta duración. En su rango natural, la precipitación anual fluctúa entre 700 y 2000 mm, con frecuencia con una estación seca de 6 a 8 meses. Como un árbol plantado, crece en áreas con una precipitación que fluctúa entre 200 y 5000 mm. En las dunas de arena en áreas de poca precipitación, sobrevive con capas de agua dulce debajo de las dunas (El-Lakany *et al.*, 1990; Midgley *et al.*, 1983; National Research Council, 1984a).

Consiste de dos subespecies, *C. equisetifolia* spp. *equisetifolia* L. Johnson y la más pequeña, *C. equisetifolia* spp. *incana* (Benth) L. Johnson. Las dos subespecies se integran en la costa de Queensland en Australia. Se ha demostrado variación genética debido a la procedencia en pruebas de 2 a 3 años. En China, se han producido híbridos con *C. glauca* Sieb. ex Spreng. y *C. cunninghamiana* Miq. También, en Florida, se sospecha que hay híbridos con *C. glauca* y posiblemente *C. cunninghamiana* en poblaciones plantadas y naturalizadas. Un híbrido con *C. junghuhniana* Miq. se estableció en Tailandia e India (Boland *et al.*, 1984; El-Lakany *et al.*, 1990; Midgley *et al.*, 1983; Midgley *et al.*, 1986; National Research Council, 1984a; Pinyopusarerk *et al.*, 1996; Woodall y Geary, 1985).

La madera de *C. equisetifolia* es muy densa (la gravedad específica básica es 0.83), difícil de aserrar, se parte y se tuerce cuando está seca. Debido a que la madera es fuerte, se utiliza como rollizo para cercas, pilotes, vigas, postes y pares y como madera partida para cercas, pilotes y ripias de techos. Sin embargo, la madera es muy susceptible a ataques de termitas y no es durable en el suelo. Ha sido llamada la mejor leña del mundo debido a su alta calidad dado que produce un gran calor (5000 Kcal/Kg), (Chudnoff, 1984; El-Lakany *et al.*, 1990; Midgley *et al.*, 1983; National Research Council, 1984a). Utilizada ampliamente como cortina rompeviento, especialmente en China, los árboles se plantan en dunas costeras para estabilizarlas. Aunque son atractivas en áreas urbanas, éstas son peligrosas debido a que pueden romperse o caerse en huracanes. En algunas regiones, la especie se considera un fastidio porque su propagación agresiva interrumpe los ecosistemas nativos (El-Lakany *et al.*, 1990; Midgley *et al.*, 1983; National Research Council, 1984a).

Las flores son unisexuales con flores masculinas y femeninas que se diferencian por su apariencia. Usualmente, las flores masculinas y femeninas se encuentran en distintos árboles, pero en algunas regiones fuera de su ambiente natural, ésta especie lleva sus flores masculinas y femeninas de color pardo claro, inconspicuas,

Especies C

en el mismo árbol. La floración se presenta a los 2 años de haber sido sembrado. Las flores polinizadas por el viento pueden producirse durante uno o dos picos estacionales o durante todo el año, dependiendo de la región (Boland *et al.*, 1996; Bonner, 1988; Woodall y Geary, 1985).

Los frutos inmaduros son de color verdoso. Los frutos múltiples maduros son bolas de color pardo claro, leñosas, verrugosas, parecidas a conos, de 13 a 20 mm de diámetro y con frecuencia ligeramente cilíndricas. La madurez de la semilla ocurre normalmente conforme el fruto se vuelve pardo. En la India las semillas maduran a las 18 semanas después de la polinización. En la madurez, usualmente de septiembre a diciembre en el hemisferio norte, los frutos individuales, cada uno con dos valvas con forma de pico, se abren para liberar una sola sámara de color pardo claro con un ala, de 5 a 7 mm de largo. La especie puede sembrar de manera prolífica a los 4 años. En algunas regiones tropicales se producen dos cosechas de semillas cada año (Boland *et al.*, 1996; Bonner, 1988).

Los frutos deben tener un color pardo cuando se les recolecta. Los frutos maduros pueden recogerse a mano o sacudirse sobre cubiertas de lona. En árboles grandes, los escaladores recolectan los frutos cortando las ramas con frutos y sacando los frutos después. Los frutos se secan y se abren fácilmente en bandejas o en rejillas para secado, al sol o en hornos. Los fragmentos de las ramas deben quitarse durante el secado, porque son una fuente principal de infección fungosa. Si se seca al aire libre, se debe poner un paño delgado sobre las bandejas para evitar que el viento disperse las semillas. Tres días de secado es adecuado en la India, donde los frutos pueden necesitar un tratamiento con insecticida para repeler hormigas (Boland *et al.*, 1996; Bonner, 1988; El-Lakany *et al.*, 1990).

Las semillas maduras de color pardo se sacuden fácilmente de los frutos abiertos y se pueden ser cernidas de los desperdicios del fruto. Se puede conseguir una pureza de 90% o más. El número de semillas por Kg varía de 0.5 a 1 millón de semillas limpias. La selección de frutos grandes por tamaño y semillas pesadas por densidad proporciona semillas del más alto vigor. Sin embargo, la falta de información sobre la correlación entre el vigor de la semilla y el desempeño de las plántulas sugiere cautela al seleccionar semillas solamente en base a características físicas. Las temperaturas cercanas o por debajo del punto de congelación (-7 a 3 °C), son apropiadas para su almacenamiento, si el contenido de humedad de las semillas es de 6 a 16 %. A temperaturas ambiente en los trópicos, la viabilidad comienza a disminuir en 2 semanas. Se ha reportado en algunas áreas una baja viabilidad de semillas recién recolectadas (Boland *et al.*, 1996; Bonner, 1988; El-Lakany *et al.*, 1990).

Se pueden hacer pruebas sobre la germinación de las semillas con éxito en medios húmedos sin pretratamiento, pero remojarlas en agua por 24 horas antes de hacer las pruebas, puede estimular la germinación de algunos lotes de semillas. Las semillas expuestas diariamente a 16 horas de luz del sol a 30 °C y a 8 horas de oscuridad a 20 °C, deben completar la germinación en 14 días. Pueden hacerse también pruebas de germinación en arena a una temperatura constante de 32 °C y en papel filtro a 30 °C. Además, remojar las semillas en nitrato de potasio (KNO₃)

al 1.5 % e hipoclorito de calcio (CaOCl₂) al 7.5%, por 36 horas estimula la germinación (Bonner, 1988; El-Lakany *et al.*, 1990; National Research Council, 1984a).

Las plántulas de *Casuarina equisetifolia* pueden producirse en contenedores o en camas de crecimiento a cielo abierto. Plantas a raíz desnuda pueden producirse en camas de crecimiento mediante siembra al voleo durante la primavera y cubriendo las semillas con suelo en una capa de 0.5 cm. Los horarios de riego y fertilización deben establecerse localmente porque éstos dependen del medio de crecimiento y clima local. Las plántulas deben ser entresacadas a densidades de semillero de 215 a 320 plántulas por m². Los semilleros pueden necesitar sombra en algunos climas. La germinación debe ocurrir en 40 días y las plántulas deben alcanzar un tamaño para ser establecidas en campo, de 30 a 50 cm, en 3 a 4 meses (Bonner, 1988; National Research Council, 1984a).

El éxito de *C. equisetifolia* como una especie de plantación productiva depende de que la raíz sea invadida por una variedad de organismos simbióticos. Los suelos esterilizados de los viveros y sustratos artificiales pueden reducir la inoculación natural de raíces por los agentes simbióticos. Con frecuencia se requiere experimentar para iniciar con éxito un nuevo vivero. La supervivencia y el desarrollo en lugares deficientes de elementos nutritivos dependen de la inoculación con bacteria filamentosas simbiótica, *Frankia* sp., que invade los pelos absorbentes de las raíces finas, formando nódulos. Estos nódulos son leñosos y perennes, y pueden formar grandes masas en el sistema radical. El nitrógeno atmosférico que *Frankia* fija en los nódulos, permite que esta especie crezca bien en suelos que, de otra manera, serían demasiado deficientes en nitrógeno para sostener el crecimiento de la planta (El-Lakany *et al.*, 1990; Midgley *et al.*, 1983; National Research Council, 1984a).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La familia Casuarinaceae agrupa 96 especies de árboles y arbustos. Alguna vez todas las especies de la familia se incluyeron en un solo género: *Casuarina*. Hoy se reconocen cuatro géneros: *Allocasuarina*, *Casuarina*, *Cuehostoma* y *Gymnostoma*.

Casuarina equisetifolia con frecuencia se reproduce en rodales densos donde se presenta una abundante autosembración. Sin embargo, en Puerto Rico la regeneración natural es rara porque las hormigas se comen las semillas (Little y Wadsworth, 1964).

Los racimos de flores masculinas se forman en los extremos de los foliolos y parecen espigas o amentos. Son cilindros angostos, de 1 a 2 cm de largo y menos de 3 mm de ancho. Las pequeñas flores masculinas están agrupadas en anillos entre escamas grisáceas y tienen un estambre pardo expuesto de menos de 3 mm de largo, y 2 pequeñas escamas de sépalo de color pardo. Las flores femeninas están en racimos o cabezuelas que parecen bolas con un tallo corto, de menos de 3 mm de diámetro y 8 mm a través de los estigmas. La flor tiene un pistilo de 5 mm de largo, un ovario pequeño, un estilo muy corto y dos estigmas largos, como hilos, de color rojo oscuro (Boland *et al.*, 1984; El-Lakany *et al.*, 1990; Midgley *et al.*, 1983).

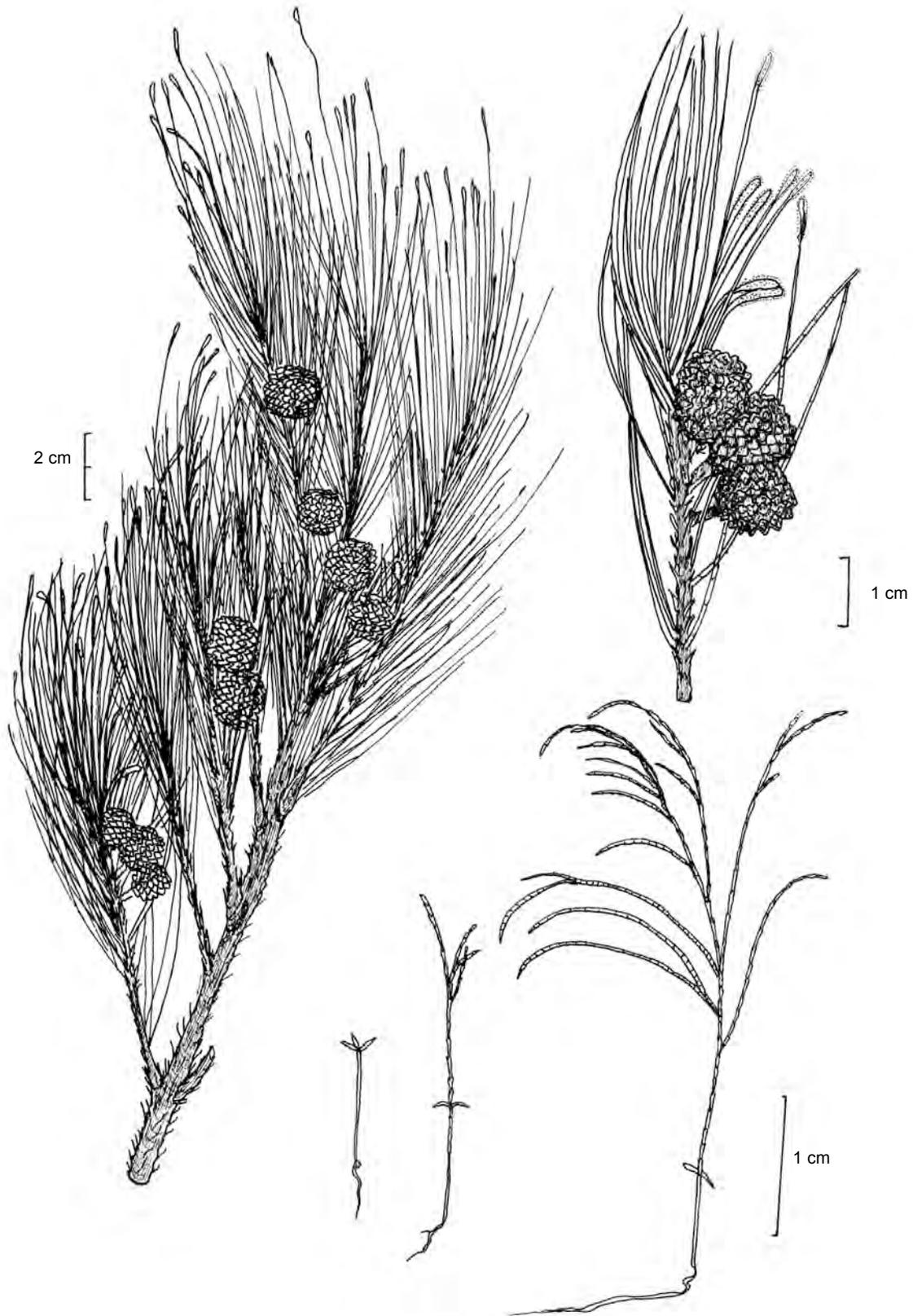
Especies C

La especie *Frankia* que forma una relación simbiótica con especies del género *Casuarina* se encuentra naturalmente en suelos de rodales nativos. Cuando los árboles se establecen fuera de su distribución natural, o cuando se utiliza tierra estéril de vivero, puede faltar la *Frankia* y las plántulas deben ser inoculadas. Se utilizan un buen número de técnicas de inoculación. Una de ellas y práctica, considera mezclar tierra de la superficie debajo de los árboles de *Casuarina*, en almácigos o tierras en envases, o mezclas. En otro procedimiento, los nódulos de la raíz se recolectan de árboles ya establecidos y se remojan en 70% de etanol por pocos segundos, para reducir la posibilidad de contaminación con organismos patogénicos. Los nódulos se lavan y se machacan en agua; las partículas más gruesas se filtran. La suspensión resultante se aplica a las raíces de las plántulas o se inyecta en la tierra de vivero. Nódulos frescos pueden secarse sobre sílice gelatinoso y se almacenan por hasta un año sin que pierdan su capacidad infecciosa. Las suspensiones de nódulos molidos pueden también guardarse en una solución salina o en una solución de polivinilpirrolidona (National Research Council, 1984a).

La inoculación con cultivos puros de *Frankia* puede ser el medio más efectivo de inoculación, pero requiere procedimientos experimentales complicados. La bacteria filamentososa de crecimiento lento se cultiva en medios líquidos. Los cultivos de células completas son infecciosas ya sea que se utilicen como homogenados líquidos, o como polvos secados al aire. Se pueden utilizar perlas de alginato y sílice gelatinosa, como portadores para el inóculo. El método muy práctico de hacer crecer la *Frankia* en turba bien molida imita una técnica exitosa utilizada para inoculación de *Rhizobium*. La turba sirve como un portador protector para *Frankia* y el medio permanece infectado hasta por 2 años, cuando se almacena a 4 °C (El-Lakany *et al.*, 1990; National Research Council, 1984a; Reddell *et al.*, 1996).

Casuarinaceae también forma asociaciones simbióticas con hongos ectomicorrízicos y endomicorrízicos, que son necesarios para el buen crecimiento en el campo. Los hongos endomicorrízicos más comunes asociados con *Casuarina* sp. están en el género *Glomus*.





Casuarina equisetifolia L.

Cecropia obtusifolia Bertol.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Cecropiaceae

Cecropia schiediana Kl., *C. bicolor* Kl., *C. digitata* Ten. Ex Miq., *C. commutata* Schott, ex Miq., *C. mexicana* Hemsl., *C. panamensis* Hemsl., *C. vogeleri* Burret, *C. mexicana* var *macrostachya* Donn. Sm.

Bitâk, chancharro, chupacté, guarumbo, guarumo, hormiguillo, koochlé, trompetillo

El género tiene aproximadamente 60 especies y es uno de los más característicos de los trópicos americanos. *Cecropia obtusifolia* se encuentra normalmente en las etapas colonizadoras de los bosques secundarios, formando a veces rodales puros en ambas costas desde el centro de México, hasta el norte de Sudamérica (Burger, 1977).

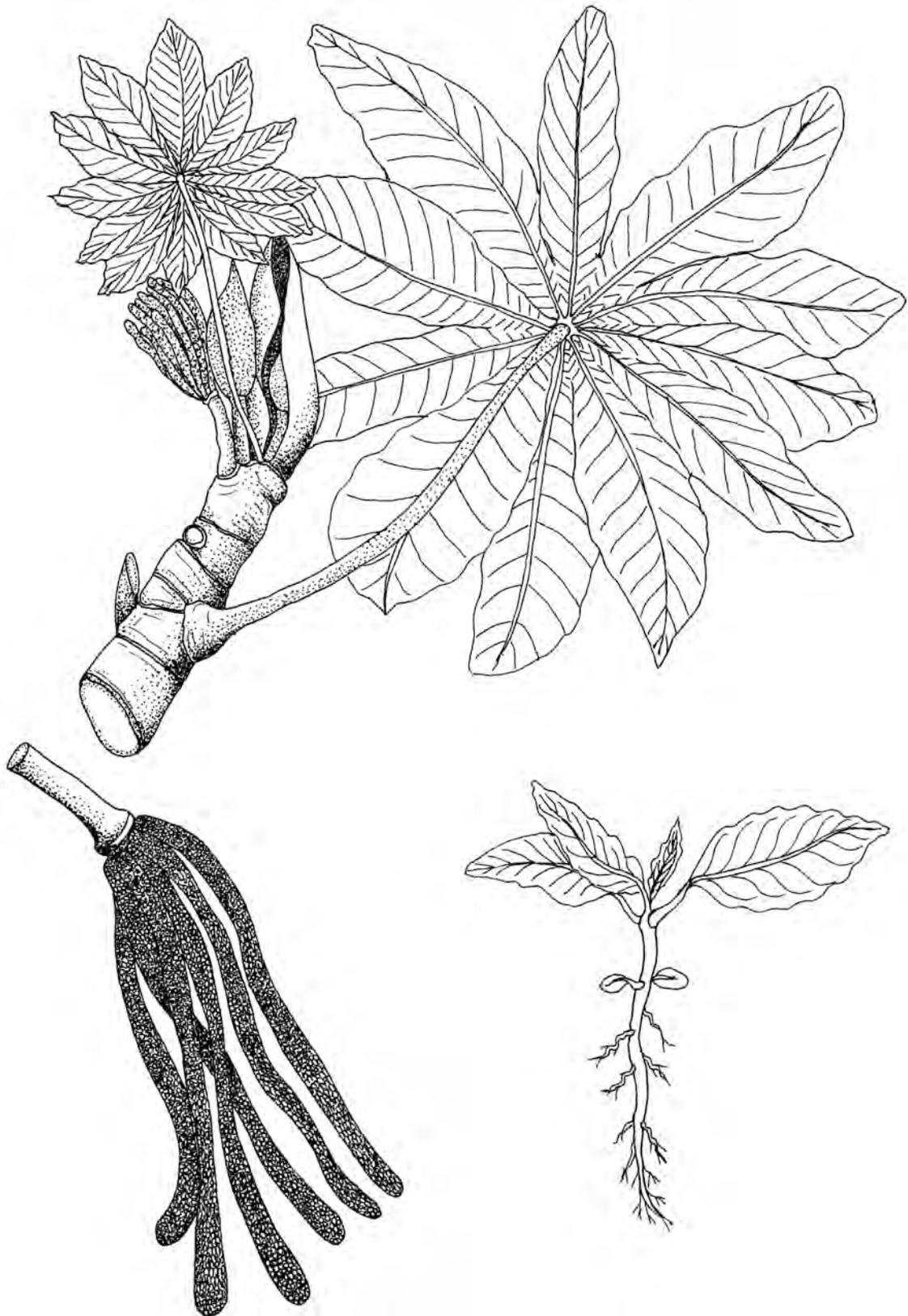
Es un árbol colonizador de rápido crecimiento (2 a 3 m por año). Alcanza de 10 a 20 m de altura y de 25 a 50 cm de DN, de troncos gruesos, rara vez ramificado y con una corteza de color gris a blanca. Tiene pocas ramas principales y las ramas jóvenes son muy gruesas, minuciosamente cinéreas a glabras y huecas, albergando nidos de hormigas Azteca. Las hojas son simples, alternadas, de cuatro hileras, con estípulas grandes cubriendo las hojas jóvenes; los pecíolos son muy largos; y los limbos son excéntricamente peltados. Las hojas maduras miden de 30 a 50 cm de ancho con 9 a 13 lóbulos. Habitado comúnmente por hormigas agresivas que muerden, el hábito alto del árbol, con pocas ramas y con hojas muy grandes parecidas a una sombrilla, producen una silueta impresionante. Crece bien en una amplia gama de suelos, con drenaje pobre o bueno. La especie prospera en áreas con mucha precipitación (2000 a 3600 mm/año) o humedad alta del suelo y temperaturas promedio que fluctúan entre 22 y 24 °C; se encuentra en elevaciones que fluctúan desde tierras bajas hasta aproximadamente 1300 m.

La madera blanda de rápida deterioración a veces se utiliza como pulpa de madera. Los troncos más grandes en ocasiones se seccionan y se utilizan como abrevaderos, la corteza contiene una fibra dura utilizada para hacer sogas gruesas (Allen, 1956). Las hojas se utilizan en Costa Rica para preparar una infusión utilizada para bajar de peso. La especie también se ha utilizado en paneles aglomerados y pulpa para papel, pero el alto contenido de gomas y resinas en la madera complica el uso industrial.

Comienza a florecer y fructificar cuando los árboles tienen de 5 a 6 años. Florece durante la mayor parte del año (Pennington y Sarukhan, 1968). En la región del sur del Pacífico de Costa Rica, la mayor parte del florecimiento se da desde agosto hasta noviembre (Allen, 1956). En la región del centro del Atlántico de Turrialba, Costa Rica, el

floreamiento alcanza su punto máximo desde mediados de noviembre hasta julio, y la producción de frutos se da desde Agosto hasta Octubre y desde Noviembre hasta Julio (San Román, 1987). Las diminutas flores dioicas aparecen en inflorescencias axilares de espigas espadíceas, en racimos digitados. Las espigas productoras de frutos miden 10 mm de grosor y los frutos miden aproximadamente 2 mm de largo y 1.2 mm de ancho, comúnmente aplanados, abruptamente redondeados en la base y el ápice, de superficie lisa, y rodeados de un tejido carnoso del perianto. La dispersión de la especie aumenta con la producción de frutos durante una gran parte del año. Los murciélagos y los pájaros se comen estos frutos y los dispersan. En Chiapas, México, las semillas se dispersan en las excreciones de *Philander opossum* y *Didelphis marsupialis* a distancias de 60 m (Medellin, 1994). Las semillas permanecen viables en el sustrato por 1 año, luego la germinación disminuye drásticamente a 3 %.

Dado que *C. obtusifolia* es dispersada por murciélagos y pájaros que son relativamente abundantes en vegetaciones abiertas, y debido a que la especie crece rápidamente en crecimiento secundario, el árbol debe ser considerado como un buen prospecto para el restablecimiento de bosques en áreas deforestadas (observaciones personales). Sin embargo, no ha sido plantada de manera artificial y todos los árboles se regeneran naturalmente.



Cecropia obtusifolia Bertol.

Cedrela montana Moritz ex Turcz.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Meliaceae

Cedrela bogotensis Triana & Planchón, *C. mexicana* Roem, *C. subandina* Cuatrecasas

Cedro, cedro bogotano, cedro cebolla, cedro clavel, cedro colorado, cedro de montaña, cedro de tierra fría, cedro mondé, cedro negro, cedro rosado

Árbol de lento crecimiento que alcanza de 25 a 30 m de altura y 30 cm de DN. Tiene un tronco recto pardo que es fisurado y blando, con una corteza rosada. Las hojas son alternas, compuestas y paripinnadas con márgenes enteros. La especie crece en suelos con buen drenaje, de textura suelta o arenosa suelta, un pH neutro o alcalino y buena fertilidad. El árbol retarda su crecimiento cuando se siembra en suelos con poca fertilidad y de textura arcillosa; también es susceptible a suelos inundados (Rodríguez, 1988). Crece en elevaciones entre 1600 y 2800 m, con una temperatura promedio anual que fluctúa entre 10 y 20 °C y una precipitación anual de 500 a 2000 mm. Crece en formaciones vegetales de los bosques secos premontanos (bs-PM). Bosques mojados premontanos (bh-PM), bosques secos montanos bajos (bs-MB) y bosques húmedos montanos bajos (bh-MB).

Por lo general, el género *Cedrela* es muy apreciado en carpintería, para exteriores e interiores y especialmente para muebles debido a su color, fibra y practicabilidad. Caracterizada por su dureza y su alta durabilidad, la madera también se utiliza para la fabricación de triplay, cajas para cigarrillos, construcción naval, botes de carrera, instrumentos musicales y como pequeñas piezas para construcción. También se utiliza para hacer esculturas artísticas (Escobar y Rodríguez, 1993).

Las flores son terminales y pequeñas; el cáliz es regular y lobulado. Los frutos son cápsulas leñosas, lenticeladas, dehiscentes y pardas. Contienen semillas aladas.

Los frutos se recolectan del árbol, un poco antes que maduren y se abran. Se secan al sol y se extraen las semillas. Hay un promedio de 26,254 semillas viables por Kg. Las semillas se almacenan a una temperatura de 4 a 5 °C. El tratamiento de pregerminación adecuado incluye sumergir las semillas en agua a temperatura ambiente por 24 horas. Se obtienen aproximadamente 12,000 plántulas de 1 Kg de semillas en viveros. El porcentaje de pureza fluctúa entre 40 y 80 %. El porcentaje de germinación es de 60 a 90 %. La germinación es epigea y las semillas germinan de 5 a 30 días.

Puede propagarse por medio de estacas, vástagos o semillas si se le proporciona luz mediana o alta. Las

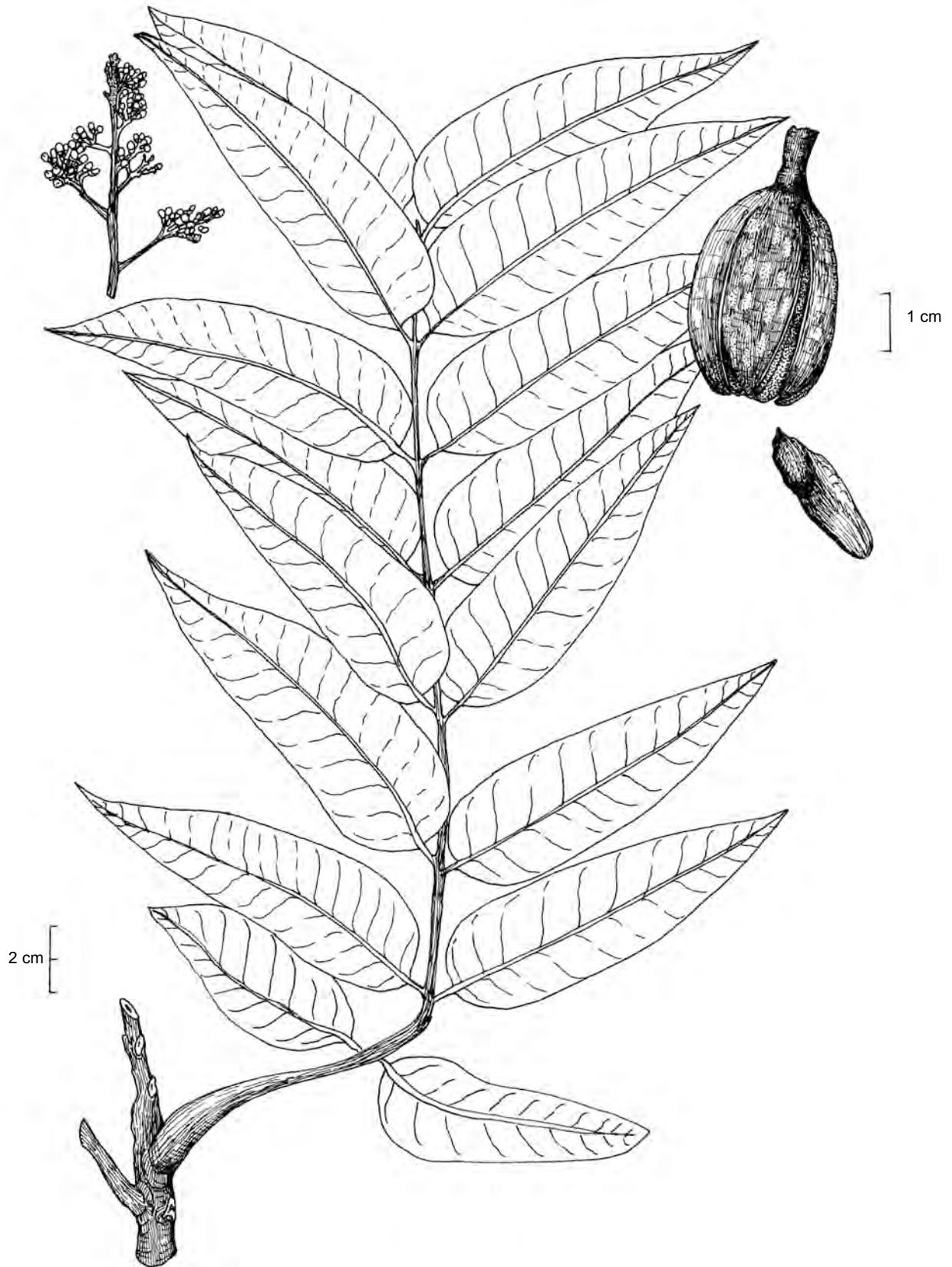
porciones de la base de estacas del tallo de 25 cm de largo, y de 2 a 4 cm de diámetro se sumergen en una solución de ácido indolbutírico (0.2 mg/cc) por 24 horas antes de su siembra. Los brotes de la raíz de *C. montana* pueden utilizarse para reforestación de bosques.

Cuando se utilizan semillas para propagar la especie, el medio recomendado debe consistir de dos partes de arena y una parte de suelo, las cuales deben ser desinfectadas antes de la siembra. Las semillas deben ser establecidas a una profundidad suficiente para impedir que se queden al descubierto cuando se las riegue, pero no deben estar muy enterradas. Las plántulas se extraen cuando miden de 5 a 8 cm de alto. Se necesita sombra al inicio, pero se va eliminando gradualmente hasta que las plántulas se dejan expuestas completamente al sol. Las plantas se establecen en el campo de 4 a 6 meses después del trasplante inicial (Trujillo, 1995).

Se debe quitar parcialmente el rastrojo del lugar de plantación para impedir los ataques de barrenadores. En tierras sobrepastoreadas, la escarificación estimulará el crecimiento de la raíz. La especie necesita buenos suelos; se recomienda una adecuada fertilización y corrección del pH en suelos pobres.

La densidad de plantación de los árboles depende de los objetivos finales. No se recomiendan plantaciones homogéneas porque la especie es susceptible a ataques de barrenadores de yemas. Debe asociarse con plantaciones agrícolas o pastos; de otra manera, se debe dejar suficiente distancia entre árboles para que crezca la maleza y disminuya el ataque de plagas. Para establecer un bosque, se recomiendan distancias de 8 a 15 metros combinadas con otras especies. Como sombra para plantaciones agrícolas, las distancias fluctúan entre 13 y 20 m.

Especies C



Cedrela montana Moritz ex Turcz.

Cedrela odorata L.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A. C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Meliaceae

Sin sinónimos

Acajou amer, acajou pays, acajú, cedre, cedro, cedro amargo, cedro blanco, cedro caoba, cedro colorado, cedro español, cedro hembra, cedro mexicano, cedro oloroso, cedro real, cedro rojo, cedro vermelho, Central American cedar, cóbano, Jamaican cedar, kurana, leli, Mexican cedar, red cedar, West Indies cedar

Nativa de la región tropical de América, está distribuida naturalmente desde el norte de México a través de Centroamérica hasta Argentina en Sudamérica, y por todas las islas del Caribe. La especie ha sido introducida en el sur de Florida, Nigeria, Tanzania, Ghana, Sierra Leona y las islas Fiji (Betancourt, 1983; Little *et al.*, 1967; Webb *et al.*, 1980).

Es un árbol decíduo que puede alcanzar 35 m de altura y 60 cm de DN. En casos excepcionales, pueden encontrarse especímenes de 40 m o más de altura y 2 m de DN. El tronco es recto y cilíndrico, a veces con pequeños ramas. Las hojas son paripinnadas o imparipinnadas, de 15 a 50 cm de largo, formadas por 10 ó 22 folíolos oblongos o lanceolados que son asimétricos, de 4.5 a 14 cm de largo y de 2 a 4.5 cm de ancho, y tienen un margen entero con un ápice acuminado. El árbol prospera en suelos calcáreos, al igual que en suelos ricos en materia orgánica. Crece en áreas con una temperatura media anual de 22 a 32 °C y una precipitación promedio anual de 1600 a 2500 mm. Necesita una estación seca que dure de 3 a 4 meses y crece en elevaciones que fluctúan entre el nivel del mar y los 1200 m.

La madera de este árbol está entre las que tienen mayor demanda en Latinoamérica y en otras partes, principalmente por su valor en la elaboración de chapas y muebles. Su gravedad específica fluctúa entre 0.42 y 0.63. Es resistente a ataques de hongos e insectos, y mantiene una fragancia agradable por muchos años. Se utiliza para rieles de correas, estacas, instrumentos musicales y decoración de interiores. Una infusión de su corteza se utiliza como remedio para la diarrea, fiebre, vómitos, hemorragias, dispepsia, bronquitis e indigestión (Niembro, 1986).

Como árbol monoico, tiene flores de ambos sexos en la misma inflorescencia. Las flores son amarillas-verdes y dispuestas en panículas. Los períodos de florecimiento y fructificación varían a través de la región del árbol. En México, florece desde mayo hasta agosto, y los frutos maduran durante la estación seca desde enero hasta marzo del año siguiente. Conforme el follaje comienza a caer, los frutos se secan y se abren. Los frutos son

capsulares, oblongos o elipsoides; 17.1 a 44.8 mm de largo y 14.0 a 21.1 mm de diámetro; dehiscentes; y de verde-gris a pardo claro con cuatro a cinco valvas y numerosas lenticelas (Little *et al.*, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968). Cada fruto contiene de 13 a 34 semillas desarrolladas (Niembro, 1995a). Las semillas son samaroides, abultadas en su ápice, de 2 a 3 cm de largo y 5 mm de ancho (incluyendo el ala). La parte abultada es oblonga, ligeramente comosa, lateralmente aplanada, de 7 a 8 mm de largo, de 3.5 a 5 mm de ancho y de 1.2 a 1.5 mm de grosor. El tegumento es de color pardo claro a rojo-pardo, rugoso, opaco, cartáceo y extendido en la base en un ala lateral delgada y quebradiza, que resulta de la extensión del rafe-exostoma.

Los frutos cambian de color conforme maduran. Los frutos maduros son de color café oscuro y dehiscentes. Deben recolectarse antes que se abran y liberen las semillas. Los vientos secos y cálidos ayudan a la maduración y la dehiscencia. Los recolectores escalan los árboles y cortan los frutos utilizando palos con ganchos metálicos. Los frutos se transportan en sacos de yute a la planta procesadora, y luego se colocan en cajas de madera con fondos de malla metálica que proporcionan circulación de aire, y evitan el desarrollo de microorganismos. Las cajas se ponen en cobertizos bien ventilados. Los frutos no deben ponerse a secar al sol (una práctica común en muchas áreas), porque esto reduce la viabilidad de las semillas al exponerlas a temperaturas altas, causando un daño irreversible. Conforme los frutos se secan, las valvas se abren y liberan las semillas. Usualmente las valvas comienzan a abrirse para el segundo o tercer día. Las semillas tienen un ala frágil y quebradiza, que se quita frotando las semillas con las manos. Las impurezas resultantes se eliminan utilizando cernidores o un soplador de columna vertical. Las semillas difieren en tamaño y peso pero hay un promedio de 40,000 a 89,047 semillas/Kg (Betancourt, 1983; Patiño y Villagómez, 1976; Vega *et al.*, 1981).

Vega *et al.* (1981) observó que las semillas de este árbol pueden almacenarse a temperatura ambiente por un período de 10 meses sin perder viabilidad de manera significativa. Sin embargo, otros estudios (Centro

Especies C

Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1997b) muestran que la viabilidad de las semillas almacenadas bajo condiciones naturales disminuye rápidamente después de 1 mes. Por lo tanto, se recomienda almacenar semillas en bolsas de polietileno a una temperatura de 5 °C y con un contenido de humedad de 7%. Almacenadas de esta manera, las semillas mantienen una viabilidad de 50 a 60 % por 2 años.

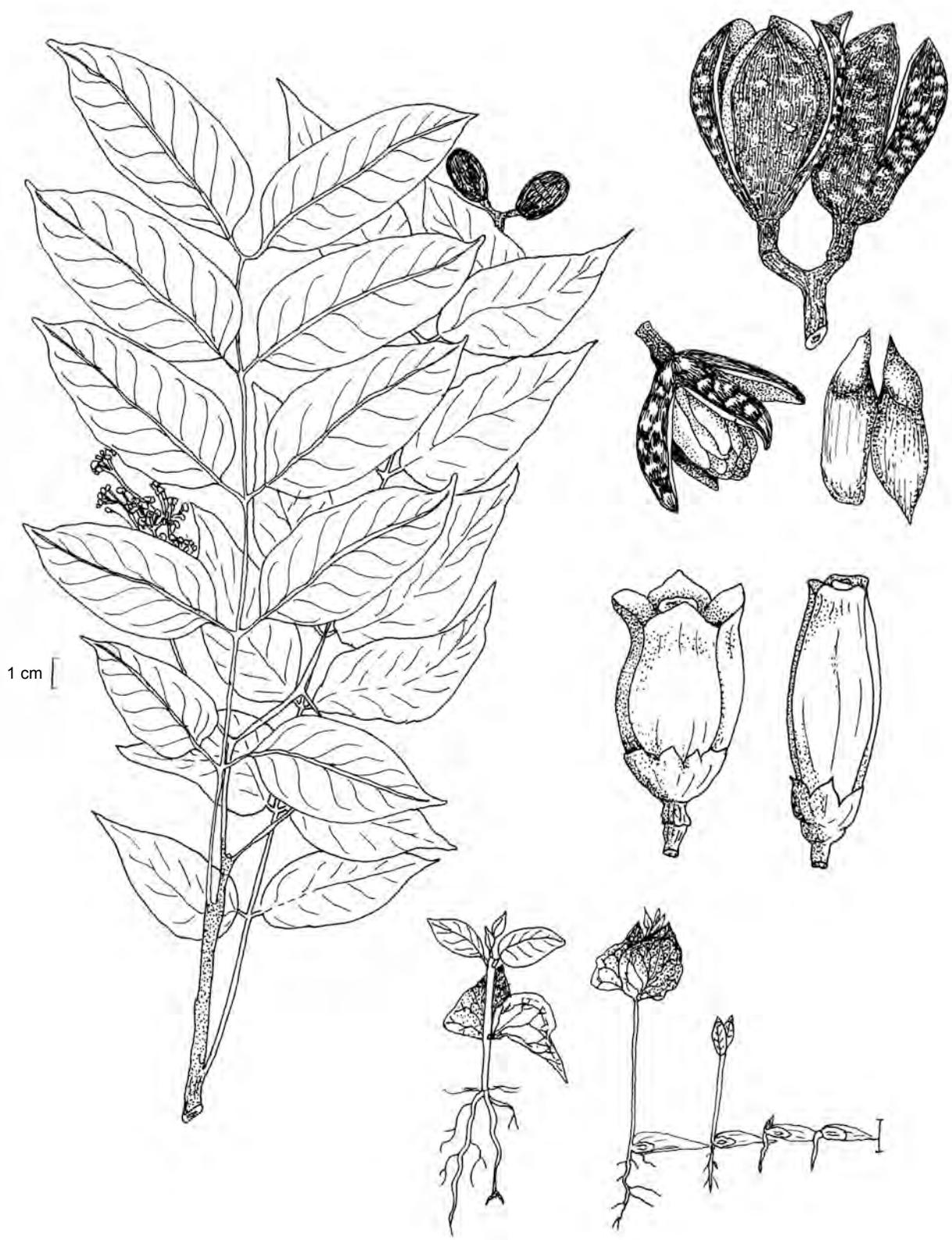
La germinación de las semillas es epigea o fanerocotilar (Duke, 1969). Debido a que las semillas no tienen un período de latencia, no necesitan pretratamiento. En el Laboratorio de Semillas Forestales del Campo Experimental de China, del Instituto Nacional de Investigación Forestal, Agrícola y Pecuaria, ubicado en Campeche, México, las semillas se colocan en germinadores con luz continua y una temperatura constante de 28 °C.

Se utilizan dos métodos para propagar la especie: a raíz desnuda y por semillas. La selección de un método está determinada por el costo. En el sureste de México, la especie se propaga en viveros principalmente por el método menos caro, el método a raíz desnuda. En algunos viveros forestales, la especie se propaga dentro de envases de polietileno. Aquellos que propagan utilizando semillas preparan los semilleros a mano o con máquinas, 4 meses antes de sembrarlas. Las plantas que alcanzan una altura de 30 a 40 cm y un diámetro de 1 cm en el cuello de la raíz durante la estación de lluvias, se plantan (Patiño y *et al.*, 1993b). Durante los primeros años, crece a una tasa anual promedio de 1.3 a 1.8 m de altura y de 1.3 a 1.6 cm de DN.

INFORMACION ADICIONAL

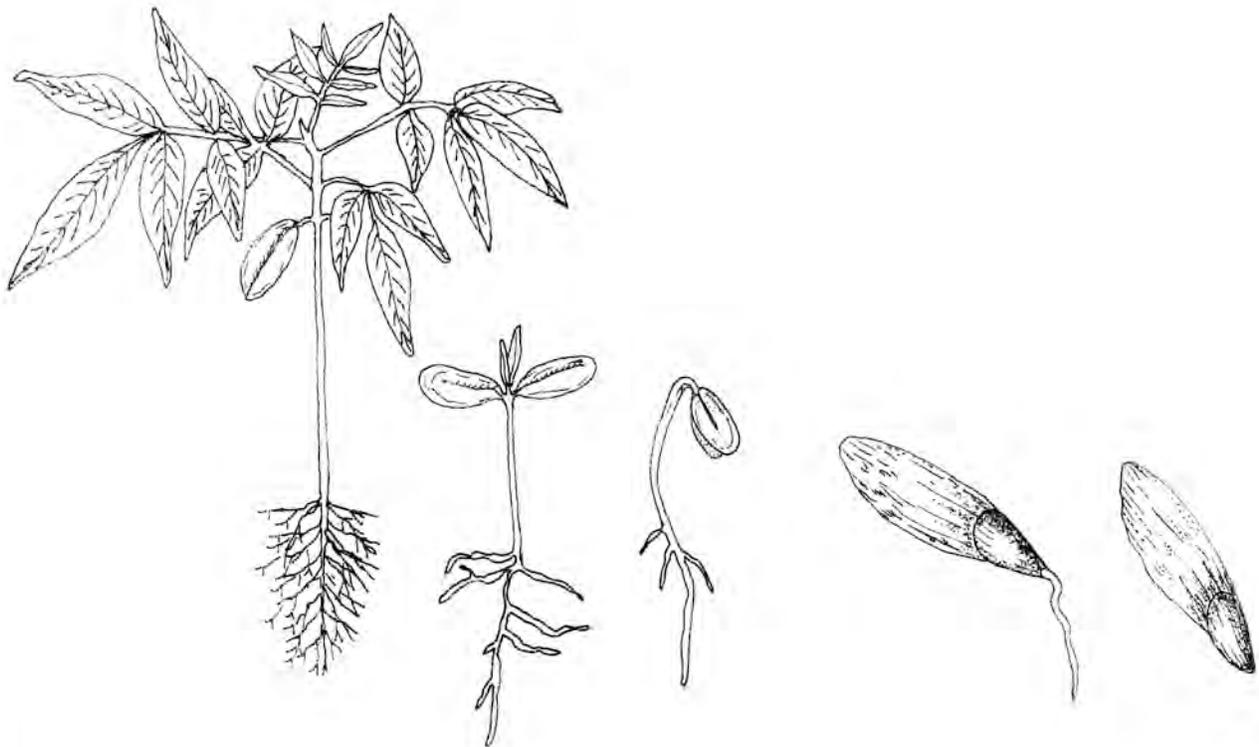
El hilo es subapical, lineal, y ligeramente profundo; a veces tiene residuos de tejido funicular. El micrópilo es indiscernible. El endospermo es delgado, carnoso, uniforme, blancuzco, oleoso y unido firmemente al embrión. El embrión tiene un eje recto y es casi simétrico bilateralmente, blanco, y ubicado en el eje longitudinal de la semilla. Los cotiledones son estrechamente ovoides, oblongos o elípticos; enteros; planos; foliáceos; e independientes unos de otros. La plúmula es indiferenciada. La radícula es corta y sobresale lateralmente (Corner, 1976; Klein, 1984; Niembro, 1982; Pennington y Styles, 1981; Pennington y Görts van Rijn, 1984; Standley y Steyermark, 1946b; Stoffers, 1984; Wilson, 1924).

La germinación comienza conforme el hipocótilo y la radícula se alargan, y los cotiledones se elevan por encima del suelo. Los cotiledones cambian de color amarillo a verde, lo cual indica que la actividad fotosintética ha comenzado en la plántula. Posteriormente, la plúmula se desarrolla. Las plántulas siguen creciendo y desarrollando hojas nuevas que gradualmente proporcionan elementos nutritivos para el árbol.



Cedrela odorata L.

Especies C



***Cedrela odorata* L.**

Cedrela tonduzii C. DC.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Meliaceae

Cedrela pacayana Harms (Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 11: 784. 1983)

Cedar, cedrillo, cedro, cedro cebolla, cedro colorado, cedro dulce, cedro granadino, cedro macho, cedro pochote, West Indian cedar

Está distribuido desde Chiapas, México hasta Panamá en Centroamérica. Es una especie de dosel emergente en los bosques tropicales premontanos y montanos bajos húmedos y muy húmedos. La especie es común en las laderas de la Cordillera Volcánica Central y la Cordillera Talamanca (Breedlove, 1986; Hazlett, 1979; Molina, 1975).

Es un árbol que alcanza de 30 a 45 m de altura y de 80 a 100 cm de DN, aunque a veces puede alcanzar diámetros más grandes (hasta 180 cm). El tronco es recto y simétrico. La copa del árbol es abierta, con ramas gruesas ascendentes, producidas a poca altura. Las ramas tienen pequeñas lenticelas aisladas. La corteza es áspera; fisurada verticalmente; y de color pardo, rojizo-pardo o pardo grisáceo oscuro, dependiendo de la intensidad de la luz a la que esté expuesto. La corteza se exfolia en pequeñas placas irregulares. El grosor medio es de 1.8 a 2.0 cm. Internamente es mucilaginoso y de color rosado o rojizo. Las hojas están dispuestas en espiral, son grandes, compuestas, pinadas, de color verde claro, abaxialmente glaucas; los peciolos son de color pardo verdoso, pubescentes, teretes, lenticelados en el extremo proximal. Crece bien en áreas con declive moderado y puede ser ribereño. La especie crece en suelos fértiles, con drenaje bueno o moderado. Comúnmente, estos suelos tienen un origen volcánico. La gama de elevaciones varía de 1000 a 2800 m. En su área de distribución, la escala de la temperatura es de 6 a 20 °C, y la precipitación anual es de 2400 a 8000 mm.

La albura es de color gris amarillento en condición verde; el duramen es de color anaranjado-rojizo brillante. La albura se vuelve anaranjada grisácea después de secarse al aire, el duramen se vuelve rojo brillante. La madera se oxida y se oscurece cuando se expone a la luz. Los anillos de crecimiento se pueden ver fácilmente y están demarcados por franjas pardas, delgadas y regulares. La madera es liviana y la gravedad específica básica es de 0.36 a 0.41, variando con el origen. El peso verde medio es de 620 Kg/m³, con un contenido de humedad de 67 %. La madera secada en horno pesa 392 Kg/m³. Tiene una fibra recta, alto brillo y textura media. Tiene excelentes propiedades de trabajo; es fácil de aserrar, cepillar, torneear y lijar (Llach, 1971; Richter, 1971). La velocidad del secado es rápida; se seca sin defectos visibles. La relación de contracción es

moderada y los cambios dimensionales son uniformes. Está clasificada como madera estructural tipo C. La durabilidad natural de la madera es baja y su preservación es difícil (Llach, 1971; Richter, 1971). Se recomienda la impregnación química (Richter, 1971). El coeficiente de flexibilidad Peteri es de 42, y el factor Runkel es 0.26; la madera es muy buena para hacer papel (Llach, 1971; Richter, 1971). La especie proporciona la mayor parte de la madera utilizada en bandejas talladas vendidas por los campesinos costaricenses a lo largo de la carretera Interamericana Sur. La madera se utiliza para hacer muebles de alta calidad, armarios, moldes e instrumentos. También se utiliza en carpintería, construcción interior y en general, así como para producir chapas (Llach, 1971; Richter, 1971). La corteza hervida proporciona un tinte rojo oscuro que puede ser utilizado para teñir fibras de algodón (Acuña y Rivera, 1990). La especie también se cultiva como ornamento.

La especie es monoica. El árbol florece en abril, mayo y a veces en junio. El número de flores e inflorescencias varía de un árbol a otro en la misma área. La antesis floral no está sincronizada entre inflorescencias del mismo árbol y la sincronía fenológica es moderada entre individuos de una población. La especie es dicógama. La polinización es entomófila y los vectores de polinización probables son polillas (palaenofilia). Las flores están agrupadas en panículas grandes, ramificadas, terminales o subterminales, de 15 a 30 cm de largo, generalmente más pequeñas que las hojas. Las ramitas terminales son comúnmente dicasios simples, y cada inflorescencia puede tener hasta 1,000 flores. Las flores son unisexuales con vestigios del sexo opuesto, actinomorfas, sinsépalas, apopétalas, pentámeras, de peciolos cortos y pubescentes. Las flores masculinas tienen estambres largos y anteras amarillas, apiculadas y fértiles; las flores femeninas tienen anteras pequeñas, de color pardo y no funcionales. El fruto es una cápsula colgante, pentasepticida, alargada, obovoide con lenticelas conspicuas, de 5 a 10 cm de largo. Es verde durante el desarrollo y pardo cuando está maduro. Los frutos maduran y se abren, liberando las semillas, en junio y julio. La abscisión del fruto se da varias semanas después de la dehiscencia. Hay de 25 a 30 semillas fértiles por fruto. La dispersión de las semillas es anemócora; son movilizadas según la dirección del viento.

Especies C

La semilla es alada, de color pardo o pardo rojizo, y de 3.0 a 5.5 cm de largo incluyendo el ala.

Las semillas se recolectan en el árbol (frutos parcialmente abiertos) o en el suelo. Las semillas dañadas o mal formadas deben desecharse. De las semillas recolectadas, 65 a 70 % presentan daño al embrión. Un porcentaje bajo (5 a 8 %) muestran anomalías de desarrollo. En la mayoría de estos casos, la germinación es nula. Hay un promedio de 84,600 semillas/Kg. El contenido de agua en las semillas frescas es de aproximadamente 32 %. La viabilidad de la semilla se pierde rápidamente. Aunque la especie ha sido estudiada menos que *C. odorata*, las semillas probablemente pueden almacenarse siguiendo el mismo procedimiento: almacenamiento en una atmósfera seca con una temperatura entre 3 y 5 °C.

Las semillas deben remojarse en agua corriente por 24 horas para obtener una imbibición completa. Las semillas germinan de 6 a 7 días. Las semillas frescas seleccionadas tienen una tasa de germinación de 85 a 90 %, la cual varía según la fuente de la semilla. La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar.

Las semillas germinan bien si han sido sembradas en semilleros de arena; 20 días después, las plántulas deben ser trasplantadas a bolsas de plástico. El uso de fertilizantes ricos en potasio mejora el vigor y crecimiento de las plántulas. Crecen bien bajo una luz plena, pero toleran sombra parcial. Las plantas de 3 meses de edad alcanzan una altura de 20 a 25 cm y tienen varias hojas compuestas, con una distribución helicoidal.

El comportamiento de las plántulas y de árboles jóvenes en plantaciones es poco conocido; sin embargo, la especie es muy susceptible a *Hypsipyla*, *Sematoneura atrovenosella* y otras microlepidópteros que atacan las Meliaceae (Becker, 1976). Varios microlepidópteros están asociadas con los géneros *Cedrela*, *Carapa* y *Swietenia*. Sus larvas causan un daño conspicuo a los vástagos y limitan drásticamente el establecimiento de la especie en plantaciones. Los vástagos jóvenes de *Cedrela tonduzii* son huéspedes para larvas de *Hypsipyla grandella* (Pyralidae), *Sematoneura atrovenosella* (Pyralidae) y *Phyllocnistis meliacella* (Gracillariidae). Las larvas de *Hypsipyla grandella* dañan vástagos jóvenes y frutos. Algunos Cerambycidae son depredadores de los vástagos jóvenes causando bifurcación del tallo, y varios Coleópteros en la familia Scotylidae pueden ser depredadores de las plántulas. Esta susceptibilidad limita el uso del árbol en plantaciones monoespecíficas. La mancha foliar (*Cercospora* sp.) y mildiu polvoriento (*Oidium* sp.) pueden ser parásitos en las hojas. *Sclerotium*, *Rhizoctonia* y *Fusarium* pueden atacar las plántulas. En el vivero, durante los primeros 6 meses *C. tonduzii* crece mejor que *C. odorata*. Su comportamiento en plantaciones a más de 1000 m no ha sido documentado.

INFORMACION ADICIONAL

El género *Cedrela* fue descrito hace más de 250 años por Patrick Browne en su tratado sobre en la historia natural de Jamaica (Browne, 1756). La primera especie confirmada apareció poco después en el libro de Linnaeus, *Systema Naturae* (Linnaeus, 1759). El olor aromático de la madera

origen a cedro, un nombre utilizado por los españoles para nombrar el género debido a sus similitudes con los verdaderos cedros del Viejo Mundo. El nombre genérico es un diminutivo de *Cedrus*, que significa pequeño cedro (Pennington y Styles, 1975). El nombre de la especie hace honor al naturalista Adolphe Tonduz (Tipo: Pittier 11945. Costa Rica, El Copey, fl., fr.).

Las hojas tienen cinco a nueve pares de folíolos brevemente pecioladas; las hojas son lanceoladas u oblongo-lanceoladas, con márgenes enteros; acuminadas, ápices agudos u obtusos; y bases oblícuas; los limbos de las hojas son membranáceos o ligeramente coriáceos, abaxialmente tomentosos o pilosos; la superficie superior es glabra o pubescente a lo largo de la vena media, hipostomática, con estomas del tipo paracítico (rubiáceas). La nervadura es eucamptódroma; la vena media es gruesa, recta; las venas secundarias son opuestas, semiopuestas y esporádicamente alternas.

Las flores unisexuales tienen lóbulos en el calix que son deltaicos, puberulentos; la corola es de color crema y los pétalos tienen estivación imbricada, oblonga o elíptico-oblonga, carnosa, adanada al ginóforo por una carina, a lo largo del tercio proximal. El androecio es pentámero; las anteras son libres, los filamentos son adnados basalmente al ginóforo. Las flores femeninas tienen un ovario superior, sincárpico, pentalocular, glabro, globoso u ovoide. La placentación es axilar y el ovario tiene de 8 a 14 óvulos por lóculo; el estilo es corto y el estigma es discoide, con papilas glandulares. Las flores masculinas tienen un ovario angosto con lóculos, pero los óvulos son rudimentarios; el estilo es angosto, el estigma no tiene papilas glandulares. Los óvulos son anátropos, bitégmicos y crasinucelados.

El pericarpo del fruto es leñoso y el exocarpo es pardo, con lenticelas. El mesocarpo es ligeramente conspicuo y leñoso como lo es el endocarpo. Este último forma los septos y rodea la columela central. Hay muchas fibras transversas reforzando la estructura de los septos; a los extremos y alrededor del columela, las fibras son longitudinales. En la cápsula abierta, la columela tiene cinco alas conspicuas (correspondiendo a los septos del ovario). Es leñosa y tiene muchas cicatrices que corresponden a la fijación de los funículos en las áreas placentarias. Las valvas del fruto también son leñosas; se abren de forma basipetálica durante la dehiscencia del fruto.

El funículo de la semilla es corto y subapical. El tegumento está formado por la testa y el tegmen; éstos no están lignificados y no están diferenciados; el tegmen no es especializado. El ala se desarrolla de una protuberancia de la calaza. El endospermo es oleoso. El embrión es recto, carnoso, blando y blancuzco o color crema. Los cotiledones son extendidos y el hipocótilo es conspicuo.

Durante la germinación, la protusión de la radícula tiene lugar por todo el hilo. El hipocótilo completa su emergencia de 8 a 9 días; los cotiledones emergen de 10 a 11 días. Son ovoides, subsésiles, foliáceos, dorsiventrals, con márgenes enteros, ápice agudo u obtuso, base ancha, oblicua. Los eófilos son opuestos, semiopuestos, a veces alternos, supracotiledonarios, en forma pinnada.

Especies C

En el suelo del bosque, los troncos muestran huellas de daño ocasionado por ataques de termitas después de 12 meses; después de 2 años y medio el daño es severo. Cuando la madera permanece sobre el nivel del suelo, el ataque de hongos es leve a los 2 años y medio de edad; si se le pone al nivel del suelo o debajo del suelo, el daño es leve a los 12 meses y grave después de 2 años y medio (Bultman y Southwell, 1976).

Las larvas de *Sematoneura atroviosella* viven adentro de los frutos y destruyen la mayoría de las semillas (Becker, 1976). El pericarpio del fruto muestra orificios circulares; el interior del fruto contiene excremento de insectos, residuos de semillas, y filamentos blancos sedosos. Las hojas jóvenes son atacadas por larvas de *Phyllocnistis meliacella* establecidas en la superficie abaxial (Becker, 1976). Absorben la savia y forman galerías que pueden alcanzar la vena media al igual que las venas secundarias. Antes de convertirse en pupas, las larvas construyen una cámara de pupa, volteando el foliolo abaxialmente y fijando el margen al limbo de la hoja con una goma cremosa y sedosa (Becker, 1976).

Diferentes especies en los Bostrychidae, Cerambycidae, Platypodidae, Curculionidae y Brentidae son barrenadores y descomponedores de la madera. La ovoposición de la hembra adulta se da en la madera de árboles caídos; las larvas se desarrollan adentro de la madera, la descomponen (especialmente la albura) y finalmente la pudren. La escama (*Pinnaspis* sp.) es una enfermedad común, al igual que las hormigas cortadoras de hojas (*Acromyrmex* spp.), que deshojan las plántulas, los árboles jóvenes y adultos (Flores, 1996).

La especie parece ser apropiada para el manejo de bosques naturales (bosques montanos inferiores), plantaciones mixtas y sistemas agroforestales, así como una especie amenazada que merece atención como un elemento de la biodiversidad. En el género *Cedreia*, varias especies tienen compuestos con actividad biológica (*C. odorata* L., *C. fissilis* Vell.) (Taylor, 1981); la química de *C. tonduzii* ha sido explorada sólo parcialmente, pero los extractos de hojas puede reducir el crecimiento de las larvas de pintón (*Ostrinia nubilalis*) (Arnason *et al.*, 1993).





Cedrela tonduzii C. DC.

Ceiba pentandra (L.) Gaertn.

C. R. ALVARADO, C. A. ALVARADO Y O. O. MENDOZA

Jefe del Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerente General Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras

Familia: Bombacaceae

Bombax pentandrum Linn.

Bongo, ceiba, ceibo, fromager, kapok, pochote, silk cotton-tree

Ampliamente distribuida en las regiones intertropicales del mundo; su hábitat son los bosques húmedos, especialmente bosques secundarios (Standley, 1931). En América crece naturalmente desde México, a través de Centroamérica, hasta Colombia, Venezuela y Ecuador; en las Antillas, desde Cuba y Jamaica hasta Trinidad y Tobago (Jiménez, 1997). En Honduras, se encuentra en los departamentos de Francisco Morazán, Comayagua, Yoro, Cortes, Colón, Atlántida y Olancho.

Es un árbol gigantesco de rápido crecimiento, de hasta 50 m de altura. Tiene un tronco recto y cilíndrico, con longitudes comerciales de hasta 20 m y diámetros de hasta 2 m (Benitez y Montesinos, 1988; Salas, 1993). Los árboles jóvenes tienen ramas notablemente verticiladas, con grandes espinas cónicas en el tronco (Standley, 1931). La corteza es amarillenta, granulada y lisa por fuera, y de gris a rosado pálido y fibrosa cerca de la albura. La corteza se vuelve anaranjada y luego parda, y con frecuencia está cubierta de grandes espinas cónicas. Mide hasta 5 cm de grosor. Las hojas son digitadas-compuestas y agrupadas alternadamente en los extremos de las ramitas (Standley, 1931). En Honduras crece en elevaciones de hasta 1000 m, especialmente en áreas húmedas. En regiones secas, se encuentra cerca de aguas permanentes.

En condición seca, la madera fluctúa entre color pardo claro a amarillo pálido; con rayas rosadas-pardas. Es liviana, sin olor o sabor característico; tiene un hilo entrecruzado y a veces recto, textura gruesa, brillo mediano y un veteado pronunciado. No hay una diferencia marcada entre la albura y el duramen. El contenido de sílice es de 0.33 %. La gravedad específica es de 0.24. La contracción radial total es 2.5 %, intermedia de 1.3 %; la contracción tangencial total es de 3.9 %, intermedia de 2.2 %; y la proporción de contracción tangencial-radial es 1.6. La contracción volumétrica total es de 6.9 % (Benitez y Montesinos, 1988). La madera es fácil de aserrar y de satisfactoria a moderadamente difícil de cepillar. Acepta muy bien la pintura. No se tornea, taladra, talla o moldea bien. Resiste rajaduras causadas por tornillos; muestra un grano floso y su pulido es regular. La madera tiene una resistencia extremadamente baja a hongos, y es susceptible a ataques de termitas de madera seca. Se

seca a una velocidad moderada con defectos moderados. Es fácil de preservar (Benitez y Montesinos, 1988). La madera se usa en construcción ligera, canoas, balsas, botes salvavidas, relleno para triplay, chapas, aviones, modelos de aviones, acuplanos, todo tipo de aislantes térmicos, acabados de interiores, artesanías, cajas y embalaje de tablas, juguetes, briquetas, pulpa y papel. El aceite de la semilla se utiliza para alumbrado y en la elaboración de jabones; el algodón de la semilla se utiliza para elaborar boyas, botes salvavidas, almohadas y artículos similares (Aguilar, 1966).

Las flores grandes, blancuzcas y hermafroditas miden de 2 a 5 cm de largo, y están dispuestas en fascículos colgantes que cuelgan en los extremos de ramas. El árbol florece de diciembre a enero. El fruto es una cápsula ovoide, leñosa, verdosa, de hasta 14 cm de largo, con numerosas semillas negras escondidas en una masa de pelos grises sedosos (algodón); se abre en cinco valvas. El árbol da frutos de marzo a abril. Las semillas negras son redondas, lisas e intermedias/recalcitrantes. Hay un promedio de 14,000 a 26,000 semillas/Kg.

Las semillas no pueden almacenarse por un largo período de tiempo (Semillas Tropicales, 1998). Las semillas pueden preservarse hasta por 1 año almacenadas en envases de vidrio o plástico a 4 °C, con 60 % de humedad relativa y de 15 a 20 % de humedad física. Cuando están maduras y frescas, las semillas tienen de 90 a 100 % de viabilidad. Las semillas son pretratadas remojándolas en agua por 24 horas y cortándolas longitudinalmente sin dañar el embrión. La germinación es buena, utilizando un medio de crecimiento a base de arena bajo condiciones de temperatura alternante, de 20 a 30 °C, con 8 horas de luz diariamente (Standley, 1931).

INFORMACION ADICIONAL

El pecíolo mide de 5 a 25 cm de largo, es parcialmente rojizo hacia la base y canalicado, delgado, glabro y pulvinular en ambos extremos, con cinco a nueve foliolos sésiles. La lámina es lanceolada a oblanceolada, de 5 a 20 cm de tamaño, con un ápice acuminado. La base es cuneiforme o atenuada con bordes enteros; el haz es verde

Especies C

oscuro y el envés es verde pálido. Ambas superficies son glabras. La vena principal es prominente en ambos lados y parcialmente rojiza debajo, con 10 a 20 pares de venas secundarias que son ligeramente prominentes en ambos lados; ligeramente acródomas anastomizadas cerca del borde, de color verde amarillento, doblándose hacia los bordes, camptódromas.

Propiedades mecánicas:

Flexión estática (en condición verde y a 12 % de contenido de humedad): tensión al límite proporcional de 123 y 173 Kg/cm², tensión máxima de 181 y 280 Kg/cm², módulo de elasticidad de 27 x 10 (3) Kg/cm², trabajo al límite proporcional (12 %) 0.4 kg-m/cm³, máxima carga de trabajo (12 %) 1.5 kg-m/cm³.

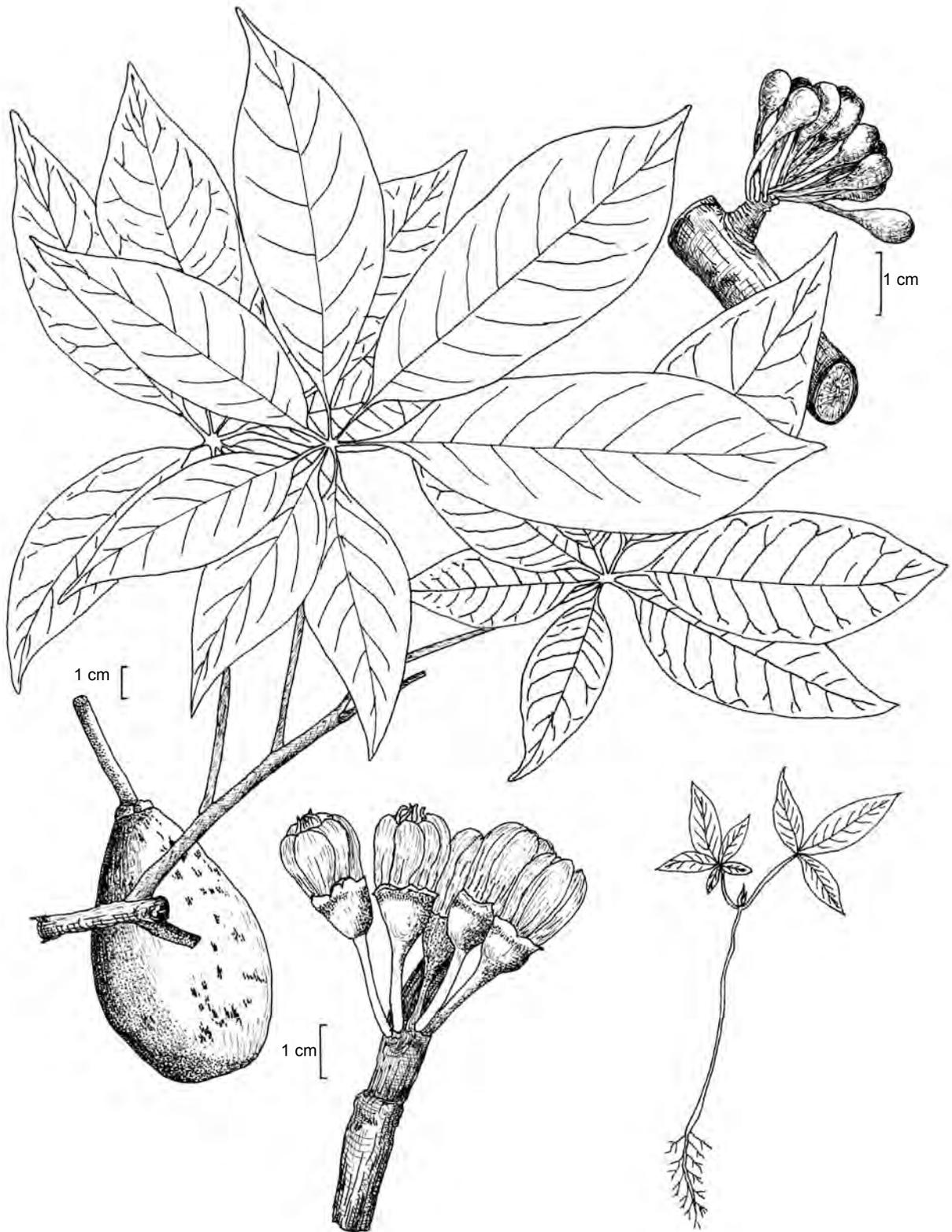
Compresión paralela (en condición verde y seca, respectivamente): tensión al límite proporcional de 55 y 190 Kg/cm², tensión máxima en condición verde de 75 Kg/cm², módulo de elasticidad en condición verde de 32.4 x 10(3) Kg/cm².

Compresión específica (en condición verde y seca, respectivamente): tensión al límite proporcional de 7 y 22 Kg/cm².

Dureza Janka (bajo condición verde y seca, respectivamente): extremos de 101 y 186 Kg; lateral de 74 y 108 Kg.

Corte (en verde y seca, respectivamente): tensión máxima de 25 y 35 Kg/cm².

Clivaje (en condición verde): tensión máxima de 7.75 Kg/cm² (Benitez y Montesinos, 1988).



Ceiba pentandra (L.) Gaertn.

Página en blanco

Coccoloba uvifera (L.) L.

ENRIQUE MAYO M.

Universidad de Panamá

Familia: Polygonaceae

Polygonum uvifera L., *Guaiabara uvifera* House

Dreifi, dreifi di laman, druif, grape, papaturro, raisin bord-de-mer, raisin la mer, raisinier bord-de-mer, seagrape, sea-side grape, uva de playa, uva, uva caleta, uva de mar, uvero, zeedreifi, zeedruif (Little y Wadsworth, 1964)

Esta especie es común en las Antillas, el golfo de México, Centroamérica y el norte de Sudamérica a lo largo de playas y lugares de costa; a veces se encuentra en la costa del Pacífico sembrada como ornamental.

Es de mediano crecimiento y varía desde un arbusto procumbente a un árbol pequeño, un tanto sinuoso, de 18 m de altura y 30 a 60 cm de DN en lugares de buen crecimiento. El tronco a veces es muy corto y se ramifica cerca del suelo con ramas largas, rectas y delgadas, que sostienen una copa ancha pero esparcida.

Esta especie se cruza naturalmente con otras en el género (Liogier, 1983). Los resultados complican la botánica del grupo.

La albura es de color pardo claro con un duramen un poco más oscuro y rojizo. La madera puede trabajarse y pulirse con facilidad, pero el pequeño tamaño de la especie y su susceptibilidad al ataque de termitas de madera seca, limitan su uso para fabricar carbón, postes y palos. Cuando se preserva de manera adecuada, la madera puede utilizarse con éxito para muebles y ebanistería. Las raíces y la corteza astringentes, se han utilizado como medicamentos. Quino de Jamaica o de las Antillas alguna vez se combinó con la savia roja astringente de *C. uvifera*, extraída de cortes superficiales, para curtido y teñido. La cubierta delgada y carnosa de los frutos pequeños tiene un sabor dulce y agrio, se come cruda o se utiliza en la preparación de jaleas y bebidas similares al vino.

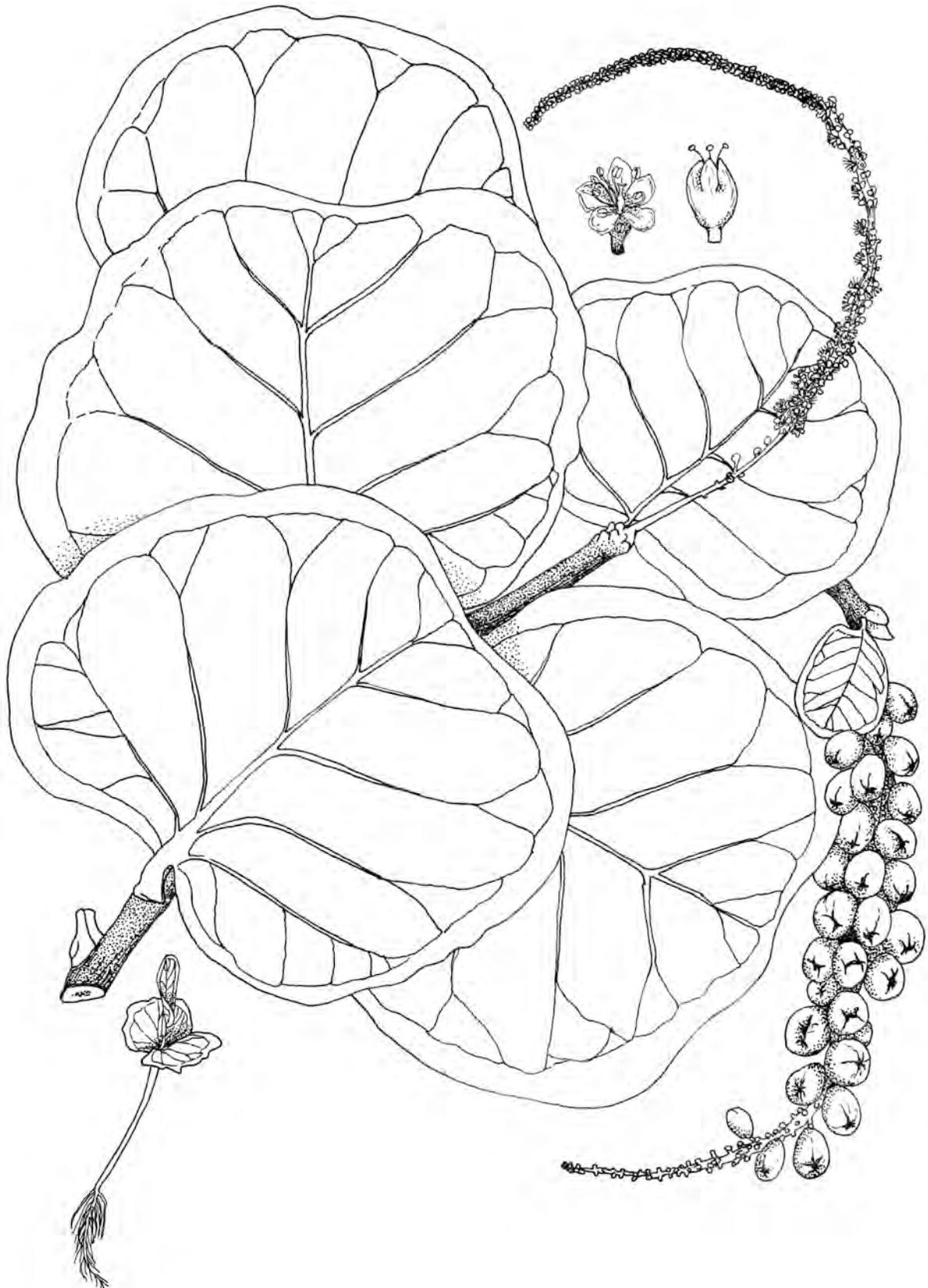
El florecimiento y fructificación se da durante todo el año pero la mejor producción de frutos ocurre en marzo y abril, al final de una corta estación seca. Los frutos cuelgan en racimos de 15 a 25 cm de largo. El hipantio comestible es consumido por animales pequeños o se pudre en el suelo, dejando una semilla elíptica o aquenio que es de color pardo oscuro con un ápice conspicuo puntiagudo. Una descripción botánica muy precisa de esta especie aparece en la Flora de Panamá (Woodson y Schery, 1980), que es citada más adelante bajo Información Adicional.

Las semillas secas recolectadas debajo de un árbol ornamental en un complejo hotelero del Pacífico Panamense, promedio 3,500 semillas por Kg. La semilla se sembró sin pretratamiento en ollas de estaño regulares a

temperatura ambiente con 50 % de sombra. La germinación inició en 25 días cuando 16 % de las semillas mostraron una radícula que se fijaba en el suelo húmedo. El período de observación fue demasiado corto para proporcionar información decisiva.

INFORMACIÓN ADICIONAL

“Árbol de áreas de ribera, de 2 a 15 m de altura; ramas gruesas, papilosas a pilosas; las ocreas rígidas, coriáceas en la base, membranáceas en el ápice, de 3 a 8 mm de largo, papilosas a pilosas; hojas de vástagos normales con pecíolos gruesos, de 7 a 10 mm de largo, puberulentas a pilosas, los limbos orbiculares a reniformes, 10x10, 11x14, 13x18, 20x27 cm de largo y ancho, gruesos y minuciosamente punteados en ambas superficies, el ápice redondeado, truncado o emarginado, la base redondeada a ampliamente acorazonada, un lóbulo extendiéndose alrededor del pecíolo, las venas primarias de 3 a 5 pares usualmente rectas, bifurcadas y débilmente anastomizándose cerca del margen, comúnmente aristadas en las axilas de las venas basales, la nervadura secundaria minuciosamente reticulada u oscura; inflorescencia gruesa, de 15 a 30 cm de largo, racimosa, ocasionalmente ramificada en la base, el raquis puberulento, flores estaminadas en racimos de una a siete, la flor pistilada solitaria en cada lugar, las brácteas ovadas, de 1 a 15 mm de largo, 2 mm de ancho, puberulentas, el ocreolac membranáceo, de 1 mm de largo, puberulento, los pedicelos florecientes de 1 a 2 mm de largo, el hipantio de 2 a 3 mm de largo, los lóbulos del periantio de 4 mm de largo, de 3 a 4 mm de ancho, los estambres fértiles a 4 mm de largo; los pedicelos que dan fruto de 3 a 4 mm de largo, fruto obpiriforme, de 1.2 a 2 cm de largo, de 8 a 10 mm de diámetro, angostado en la base, redondeado truncado en el ápice, el periantio rosa-morado cuando madura; aquenio negro”.



Coccoloba uvifera (L.) L.

Cocos nucifera (L.)

JAMES A. ALLEN

Colegio Paul Smiths
Paul Smiths, Nueva York

Familia: Arecaceae

Palmas cocos Miller

Coco, coco de aqua, coco-palm, coconut, cocotero, niu, palma de coco (Little y Skolmen, 1989)

El género *Cocos* es monotípico. Se cree que *Cocos nucifera* se originó en los trópicos del Viejo Mundo, pero se desconoce la región natural y el origen de la especie es el tema de un considerable debate (Harries, 1978; Parrotta, 1993). La dispersión por el hombre ha jugado un papel importante en la naturalización de la especie en costas tropicales y subtropicales por todo el mundo.

Es una palma de tamaño mediano a grande, comunmente fluctuando entre 10 y 20 m de altura, aunque a veces alcanza los 30 m. Su tronco puede alcanzar de 40 a 50 cm de diámetro en la base expandida y de 20 a 30 cm de DN. El tronco puede ser recto pero con frecuencia curvado, debido probablemente a los efectos de tormentas o exposición casi constante a vientos costeros. El árbol tolera una amplia gama de condiciones de lugar, pero crece mejor en suelos franco-arenosos, profundos, con buen drenaje, con un pH entre 5.5 y 8.0. Aunque con frecuencia crece en arenas deficientes de elementos nutritivos y a veces en lugares húmedos y salinos; con frecuencia no son adecuados los lugares anegados. Aunque puede crecer en elevaciones de hasta 1200 m cerca del ecuador y 900 m en mayores latitudes, es principalmente una especie costera y es más productiva en elevaciones de 600 m o menores (Parrotta, 1993). La temperatura media anual en sus regiones nativas e introducidas es entre 27 y 35 °C, con poca variación diurna (Opeke, 1982; Parrotta, 1993). Crece bien en áreas que reciben entre 1000 y 5000 mm de precipitación, aunque una humedad excesiva puede conducir a una disminución de la producción de frutos y a una mayor incidencia de enfermedades (Parrotta, 1993; Thampan, 1981).

Existen muchas variedades de cocos, incluyendo formas enanas y altas, y variedades con diferentes características de frutos (Thampan, 1981; Woodroof, 1979). Harries (1978) y Buckley y Harries (1984), describen dos tipos primarios de cocos, un tipo silvestre (niu kafa) con un fruto largo y angular y cáscara gruesa, y un tipo derivado por selección (niu vai), que es más esférico, con una cáscara más delgada y mayor cantidad de endospermo. Ambos tipos se cultivan y han surgido tipos intermedios a través de hibridación introgresiva (Buckley y Harries, 1984).

Es uno de los árboles más útiles del mundo (Haas y Wilson, 1985; Parrotta, 1993; Woodroof, 1979). Sus

grandes frutos son utilizados en innumerables formas. El líquido acuoso de frutos tanto verdes como maduros puede consumirse, es nutritivo y refrescante. La parte carnosa de la semilla (el endospermo) puede comerse crudo, desmenuzado y utilizado para cocinar, o seco. Un líquido llamado con frecuencia leche de coco puede extraerse del endospermo rallado (Falanruw, 1997). En forma seca (copra), el endospermo es procesado para la elaboración de jabones, aceite de coco y otros productos. El endocarpio del fruto se ha visto convertido en utensilios, envases, pequeños tambores, artesanías y leña. Los troncos pueden utilizarse para postes de cerca y postes, aunque la madera no tratada no es muy durable. También puede procesarse en productos como pequeñas tablas dimensionales, tableros para pisos, triplay, pulpa o carbón. La calidad de la madera varía considerablemente a lo largo de la longitud del tronco y del interior al exterior. Por lo general, solamente la parte externa de la porción más ancha del tronco es lo suficientemente fuerte para producir maderos. La gravedad específica comunmente fluctúa entre 0.30 y 0.90 en el tercio exterior del radio del tronco, y entre 0.10 y 0.35 para el tercio interior del radio del tronco (Parrotta, 1993). La madera es difícil de aserrar debido a su alto contenido de sílice, pero puede ser procesada fácilmente utilizando sierras con dientes de acero con carburo de tungsteno.

El florecimiento se da durante todo el año. Nuevos racimos de flores (panículas) se desarrollan a una tasa de aproximadamente uno al mes. Los racimos miden aproximadamente de 90 a 120 cm de largo y contienen tanto flores masculinas como femeninas. Las flores femeninas se dan en la base de la inflorescencia y, dependiendo de la variedad, pueden abrirse después o traslaparse con la apertura de las flores masculinas. La polinización cruzada puede ser predominante en las variedades altas (Henderson, 1988), pero la auto polinización es, según se informa, común en variedades enanas (Thampan, 1981). El florecimiento puede iniciar en árboles de tan sólo 4 ó 5 años de edad, en variedades enanas y de 7 u 8 años en variedades altas. El fruto es oviforme o elíptico, con tres ángulos obtusos o casi redondos, y de aproximadamente 20 a 30 cm de largo. Tiene una cáscara de color pardo claro, fibrosa, un fruto interior pardo que contiene una capa blancuzca de alimento almacenado, y una cavidad grande central que

Especies C

contiene un líquido acuoso o lechoso (Little y Skolmen, 1989). El fruto interior o nuez, tiene tres manchas redondas (ojos) en un extremo. Cada año se producen aproximadamente de 30 a 90 nueces por árbol, dependiendo de la variedad y de las condiciones de crecimiento (Thampan, 1981; Timyan, 1996) y rendimientos de hasta 150 nueces no son comunes (Parrotta, 1993).

Aproximadamente 12 meses después de la polinización, las nueces maduras pueden recolectarse a mano desde el árbol o desde el suelo. La recolección también puede hacerse con ganchos de cosecha (Opeke, 1982). Es común la caída de frutos inmaduros y puede alcanzar niveles de 65 a 70 % (Opeke, 1982). Las nueces sólidas, pesadas y casi redondas con cáscaras relativamente delgadas, deben seleccionarse de árboles sanos y muy productivos. Las nueces completamente maduras son comúnmente de color pardo opaco. Cuando se sacuden las nueces maduras, se puede oír el líquido chapotear adentro (Opeke, 1982; Parrotta, 1993). Las nueces recién recolectadas deben almacenarse en la sombra o bajo techo a temperatura ambiente, por 3 ó 4 semanas antes de ser sembradas. Las semillas almacenadas adecuadamente permanecen viables por lo menos 8 meses, aunque se recomienda sembrarlas después de 3 ó 4 semanas.

El pretratamiento de las nueces mediante remojo en agua por 1 a 2 semanas es simple y muy efectivo (Thampan, 1981), aunque las nueces también pueden ser pretratadas por otros medios, como cortando la cáscara del extremo inferior de la nuez (Opeke, 1982).

En la siembra, las nueces se entierran sin cubrirlas completamente, de manera horizontal en semilleros de tierra suelta, friable. Algunas personas recomiendan que los ojos, que están en el lado donde la nuez estaba unida al pedicelo, se eleven hasta cerca de la línea del suelo (Timyan, 1996; Woodroof, 1979). Los semilleros deben mantenerse húmedos y protegidos contra roedores y termitas. De forma común, la germinación toma aproximadamente de 8 a 10 semanas, y las plántulas pueden estar listas para sembrarse en 6 a 8 meses (Parrotta, 1993; Timyan, 1996). Las plántulas deben sembrarse en hoyos por lo menos con 45 cm de profundidad y 45 cm de ancho, e incluso se recomiendan hoyos más grandes para suelos duros o suelos con niveles hidrostáticos profundos (Thampan, 1981). Se recomienda mezclar abono u otra tipo de materia orgánica en los hoyos de cultivo. La distancia entre las plantas en plantaciones de cocoteros es comúnmente de 9 m. Las plantas deben recibir considerable mantenimiento después de la siembra porque son vulnerables a roedores, sequía y competencia de malezas durante los pocos primeros años.



Cocos nucifera (L.)

Página en blanco

Cojoba arborea (L.) Britton y Rose

C. SANDÍ Y E. M. FLORES

Escuela de Agricultura del Trópico Húmedo y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Mimosa arborea L. (Species Plantarum 1: 519; 1753); *Mimosa filicifolia* Lam. (Encyclopédie Méthodique, Botanique 1 [1]: 13; 1783); *Mimosa divaricata* Jacq. (Plantarum Rariorum Horti Caesarei Schoenbrunnensis 3: 76; 1798); *Acacia arborea* (L.) Willd. (Species Plantarum. Editio quarta 4 [2]: 1064; 1806); *Pithecellobium filicifolium* (Lam.) Benth. (London Journal of Botany 3: 205; 1844); *Feuillea filicifolia* (Lam.) Kuntze (Revisio Generum Plantarum 1: 187; 1891); *Pithecellobium arboreum* (L.) Urban (Symbolae Antillarum 2 [2]: 259; 1900); *Samanea arborea* (L.) Ricker (Stand. Cycl. Hort. 6: 3066; 1917); *Pithecellobium austrinum* Standl. y L.O. Williams (Ceiba 3 [2]: 114-115; 1952); *Cojoba austrina* (Standl. y L. O. Williams) L. Rico (Kew Bulletin 46 [3]: 507; 1991)

Agujote, ardilla, ardillo, Bahama sabicú, barba de jolote, barba jolote, black tamarind, cañamazo, cojoba, cojobana, cola de marrano, cola de mico, collier, conchudo, coralillo, frijol de mico, frijolillo, iguano, John crow, John crow bead, lorito, moco de chompipe, moruro rojo, plumillo, poison lasinette, quebracho, quebracho blanco, red tamarind, sabicú, sabicú moruno, tamarindo, turkey gill, wild tamarind, zopilote (Record y Hess, 1949)

La región geográfica de *Cojoba arborea* se extiende desde el sur de México, a lo largo de la costa este de Centroamérica hasta todas las Antillas, excepto las Bahamas (Britton y Rose, 1928; Record y Hess, 1949; Rico-Arce, 1991).

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza más de 40 m de altura y de 50 a 80 cm de DN en bosques naturales, aunque no constituye un elemento común. Es un árbol inerme. El tronco comunmente es corto, grueso, cilíndrico y recto (bosque), o torcido (lugares abiertos), con contrafuertes. La copa es extendida y el follaje es lustroso. En espacios abiertos, usualmente el árbol mide menos de 20 m de altura, con una copa extendida y un tronco grueso, a veces de más de 60 cm de diámetro. La corteza es de color pardo o pardo grisáceo, lisa o áspera, y a veces tiene pequeñas fisuras longitudinales; exfolia escamas pequeñas e irregulares. La corteza interna es de color rosado y tiene un sabor amargo. La corteza cuando se daña, exuda una savia acuosa, pegajosa y anaranjada; se oscurece cuando se expone al aire y a la luz. El grosor promedio es 1.2 cm (escala de 1.0 a 1.8 cm). La filotaxia es espiral. Las hojas en forma de plumas son compuestas y bipinadas, con 10 a 18 pares de pinas, opuestas o semiopuestas, cada uno con 20 a 40 pares de pinulas sésiles, asimétricas, falcadas-lineales, ápice agudo, base asimétrica, margen entero, adaxialmente de color verde oscuro lustroso, y de color verde pálido abaxialmente. El árbol es típico de los bosques tropicales húmedos y muy húmedos de las tierras bajas costeras, con suelos arcillosos o arenosos aluviales, y crece bien en elevaciones de hasta 1200 m.

La albura en condición verde es de color anaranjado claro o anaranjado grisáceo, mientras que el duramen es de

color pardo rojizo con franjas de color pardo rojizo oscuro o anaranjado grisáceo. La albura seca es de color pardo grisáceo claro y el duramen es gris anaranjado o gris anaranjado-rojizo, con franjas conspicuas. Los anillos de crecimiento no están bien demarcados. La grano es recto o entrelazado, de textura media a áspera, brillo medio, diseño agradable radial y tangencialmente debido a las franjas de color más intenso en el duramen (González *et al.*, 1973). La madera no tiene olor ni sabor. Es dura y pesada (su peso verde es 1100 a 1120 Kg/m³, con un contenido de humedad de 86 a 90 %; una gravedad específica básica de 0.58 a 0.62), similar al encino (*Quercus macrocarpa* Michx.) y pino-roble (*Q. palustris* Münchh.), y más pesada que *Samanea saman* (Jacq.) Merr. y *Balizia elegans*. La contracción volumétrica es normal para su densidad; la contracción radial y tangencial son bajas, y la proporción de contracción tangencial-radial es buena. Las propiedades mecánicas son comparables a las de *Quercus* y superiores a las de *Samanea saman* (González *et al.* 1973; Record y Hess, 1949). Las propiedades para el trabajo son buenas. El secado al aire es moderadamente rápido (24 semanas), y puede producir ondulaciones o pequeñas torceduras. Se asierra, se corta y se pule bien. La durabilidad natural es alta; la resistencia a termitas y ataques de hongos es de moderada o alta, dependiendo de la entrada. La preservación de la albura es fácil, completa y uniforme; la impregnación del duramen es difícil, incompleta e irregular (González *et al.*, 1973). Puede utilizarse para pisos, techos, trabajos ornamentales, muebles, centros de ruedas, rodillos, cabezales de cepillos, molinos y durmientes (Record y Hess, 1949). El factor Runkel es de 0.70 (grupo III: bueno para hacer papel), y el coeficiente Peteri de flexibilidad es 50. La especie también se planta como árbol ornamental y para sombra.

Especies C

El florecimiento se da desde octubre hasta junio. Las flores están en cabezuelas axilares pedunculadas, en axilas de hojas superiores. Son de tamaño uniforme y actinomorfas. El cáliz es verdoso, tubular, triangular y dentado distalmente; la corola es blancuzca o color crema y tubular. Los estambres son numerosos. La polinización es entomófila. El cáliz floral se expande apicalmente y tiene cinco lóbulos. Los lóbulos de la corola son triangulares u ovals; valvados y glabros. Los estambres son glabros, fuisonados basalmente formando un tubo; los filamentos libres y las anteras son blancos. El estilo es angosto, más largo que los estambres, el estigma es pequeño (Pennington y Sarukhán, 1968). El ovario es monocarpelar, superior y multiovular. Los óvulos son anátropos, bitégmicos y crasinucelados.

La maduración de los frutos ocurre desde abril hasta octubre. Las vainas son moniliformes sin pulpa, ligeramente curvas, coriáceas, septadas, con márgenes estrechos, redondas a ligeramente ahusadas en el ápice, cortamente ahusadas a estípites y teretes; las valvas se abren a lo largo del margen ventral y se tuercen. El exocarpo es opaco, de color rojo intenso por fuera y glabro; el endocarpo es blancuzco o de color crema en la superficie interior. No hay mesocarpo (Gunn, 1984; Nilsen, 1981). El fruto contiene de 8 a 12 semillas en una serie y mide de 1 a 2 cm de largo.

La semilla es ovoide sin arilo; tiene una testa negra, lustrosa y delgada; no tiene pleurograma y tiene un funículo largo, blancuzco y grueso. Las semillas cuelgan cuando la vaina se abre. La dispersión de las semillas es ornitócora. Loros y pericos son sus comensales y diseminadores; sin embargo, la gravedad hace que la mayoría de las semillas se caigan. La lluvia ayuda a sacar las semillas de la vaina. El comportamiento de las semillas es totalmente recalcitrante. No resisten la deshidratación y deben sembrarse inmediatamente.

La germinación es de 90 a 95 % si las semillas se remojan por 24 horas antes de establecerlas. La germinación es hipógea y las plántulas son criptocotilares (Flores y Mora, 1984). La siembra de la semilla debe ser superficial; las semillas enterradas no germinan bien. La protusión de la raíz inicia de 2 a 3 días después de la siembra.

Pequeñas plantaciones han sido establecido cerca de ríos y arroyos con cierto éxito. La especie puede utilizarse en la regeneración de bosques naturales o establecerse en quebradas y claros de bosques. La competencia con otros árboles intensifica el crecimiento longitudinal y produce un tronco recto más alto.

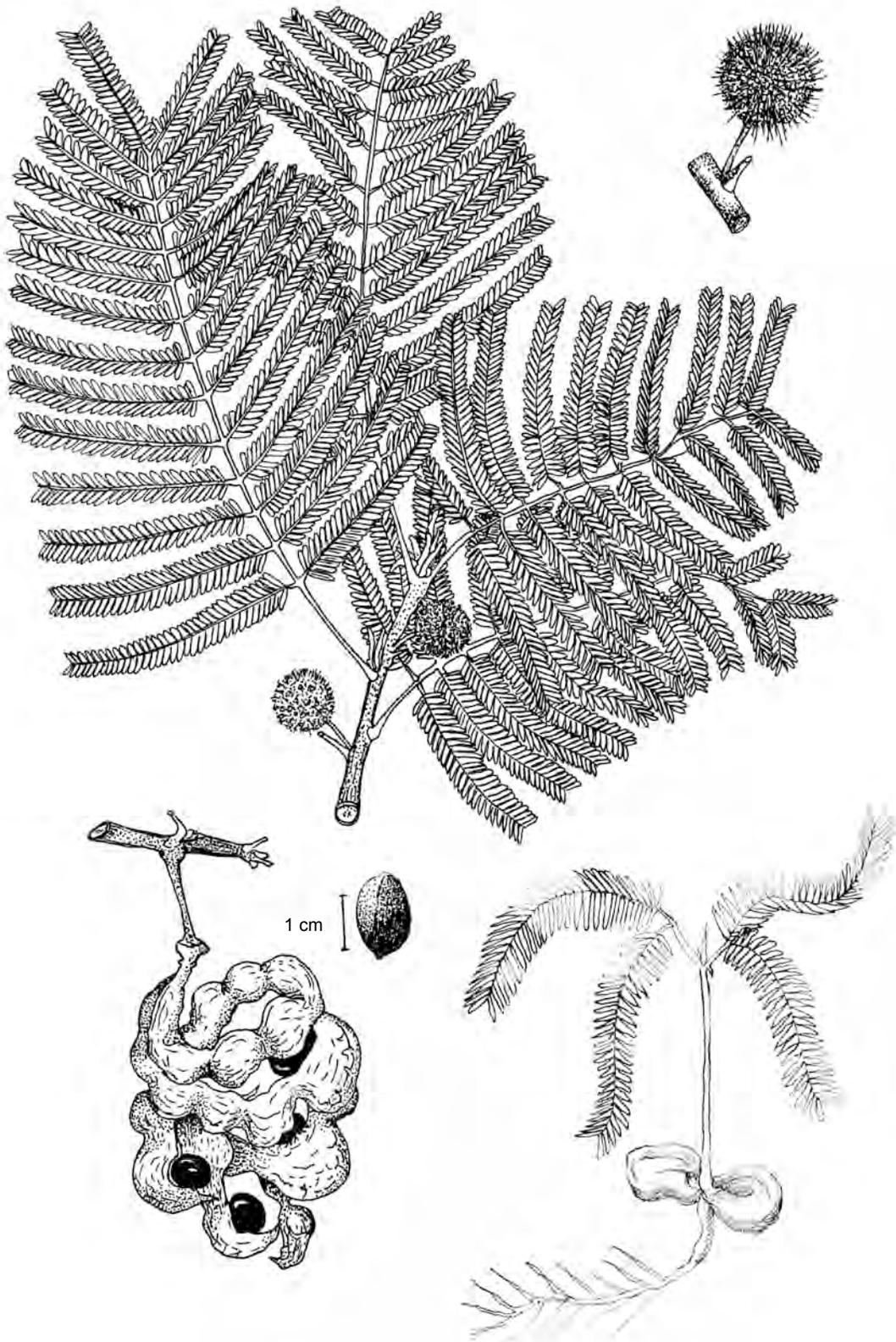
INFORMACION ADICIONAL

El raquis de las hojas es pubescente. Hay una glándula cupuliforme presente entre cada par de pinas; hay un par de protuberancias glandulares en la base de cada pínula. Las yemas foliares están bien desarrolladas.

El hilo es irregular, encubierto por tejidos funiculares; no hay endospermo ni perispermo. Los embriones son sólidos. Los cotiledones son grandes, carnosos, convexos por fuera

y ligeramente cóncavos adaxialmente; una hendidura aristada sobre la radícula la encubre. Los embriones son grandes, verdes, con eje recto y tienen una plúmula bien desarrollada con varias primordios de hojas.

Después de la protusión de la raíz, los cotiledones se abren y retroceden, dividiendo la testa a lo largo de los márgenes de los cotiledones. Los cotiledones crecen después de la germinación y desarrollan pequeños pecíolos que ayudan en la apertura del cotiledón. Las yemas axilares de los cotiledones son bien desarrolladas y pueden reemplazar la plúmula si ésta se daña. El epicótilo es ferruginoso.



Cojoba arborea (L.) Britton y Rose

Página en blanco

Copaifera aromatica Dwyer

W. A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Camíbar, kamibar (Holdridge y Poveda, 1975)

Es una especie endémica en Panamá, Costa Rica y Nicaragua (Holdridge y Poveda, 1975). La especie crece en el dosel de bosques primitivos.

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza 35 m de altura y 90 cm de DN. Tiene un tronco recto y casi cilíndrico que está cubierto con numerosas lenticelas conspicuas. La corteza es de color pardo rojizo y aromática, y se exfolia en capas escamosas muy delgadas (Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Quesada *et al.*, 1997). Las hojas son alternas y paripinnadas, con 8 a 12 folíolos y un pecíolo delgado y glabro. Los folíolos son alternas, ovaladas-oblongas, de 2.5 a 9 cm de largo y de 1.5 a 3.5 cm de ancho, con puntas translúcidas, margen entero, ápice pequeño retuso y base obtusa. Los folíolos comunmente son glandulares pelúcidas-punteadas (al menos cuando son jóvenes), con una vena marginal pronunciada. El margen con frecuencia tiene glándulas o hinchazones como domacio, en el extremo distal y el proximal del limbo. Los folíolos pueden ser subsésiles o peciolumulados; los peciolumulados son rectos o levemente torcidos (Cowan y Polhill, 1981; Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Quesada *et al.*, 1997; Van Roosmalen, 1985). Crece en bosques perennes húmedos y muy húmedos, típicos de las tierras bajas de los neotrópicos. Crece en elevaciones que van desde el nivel del mar a los 350 m, donde la temperatura fluctúa entre 28 y 35 °C, y la precipitación anual es superior a los 3000 mm. La especie se encuentra en llanos planos fértiles; sin embargo, también se le ha observado en áreas parcialmente inundadas.

La madera es moderadamente blanda y pesada, y muestra una marcada diferencia de color entre la albura y el duramen. Cuando está fresca, la albura es de color pardo claro y el duramen es amarillo pardusco oscuro. El duramen se oscurece después que se ha expuesto a la luz y al aire. La madera tiene una textura media, grano recto, brillo bajo o medio, ningún olor característico y un sabor ligeramente amargo (Herrera y Morales, 1993; Richter, 1973). Franjas finas, regulares y de color claro demarcan los anillos de crecimiento. El diseño muestra franjas argénteas en la superficie radial; estas franjas son indiscernibles en el plano tangencial (Richter, 1973). La gravedad específica básica (peso seco al horno/volumen verde) es 0.62. El peso verde es 970 Kg/m³ (contenido de

humedad de 56 %). El secado de la madera es moderadamente lento, y la madera puede tener defectos moderados como torceduras. La contracción radial (verde a seco, al horno) es 4.1 %; contracción tangencial, 7.4 %; y contracción volumétrica, 11.7 % (Llach, 1971). La madera es fácil de trabajar y su superficie pulida es lisa. La madera se utiliza para la construcción en general e interior, carpintería y tornería y para pisos, muebles, cercas, durmientes y mangos para herramientas (Llach, 1971). La resina del árbol tiene valor comercial.

La corteza del árbol proporciona fuertes oleorresinas utilizadas industrialmente en la elaboración de barniz y pintura (Mabberley, 1997). El bálsamo medicinal de copaiba (un líquido aceitoso obtenido haciendo “sangrar” el árbol), tiene sesquiterpenos, diterpenos y triterpenos junto con fenoles; probablemente estos compuestos proporcionan a la hoja resistencia contra hongos. Se han reportado también taninos raros condensados. La química de *C. aromatica* es muy similar a la de *Hymenaea*. Las resinas se utilizan para calmar el dolor de estómago y de riñones (Cowan y Polhill, 1981; Herrera y Morales, 1993; Schultes y Raffauf, 1990).

El florecimiento se da desde agosto hasta noviembre. Las flores están amontonadas en racimos o panículas axilares, con pequeñas brácteas y bractéolas. Las flores son pequeñas, dísticas y apétalas; tienen un hipantio corto. El cáliz tiene cuatro sépalos imbricados; los sépalos son de color pardo pálido y abaxialmente pubescentes. El androceo tiene numerosos estambres libres; las anteras son introrsas y la dehiscencia de las anteras es longitudinal. Los granos de polen son rugulosos-punteados a reticulados. El ovario es estipitado, unilocular, con uno o dos óvulos suspendidos y rodeados en la base por un disco nectarífero. Usualmente el estigma es capitado (Cowan y Polhill, 1981).

El fruto es una vaina, de 1.5 a 4 cm de largo, de 1.5 a 2.5 cm de ancho y de 0.8 a 2.5 cm de grosor. Es oblongo-redondeado a ovalado redondeado, estipitado, lateralmente comprimido y leñoso, con el ápice llevando la base del estilo. Las valvas dehiscentes caen separadamente, pero pueden permanecer unidas a las suturas en el extremo proximal. El exocarpo no-exfoliante es opaco, pardo rojizo

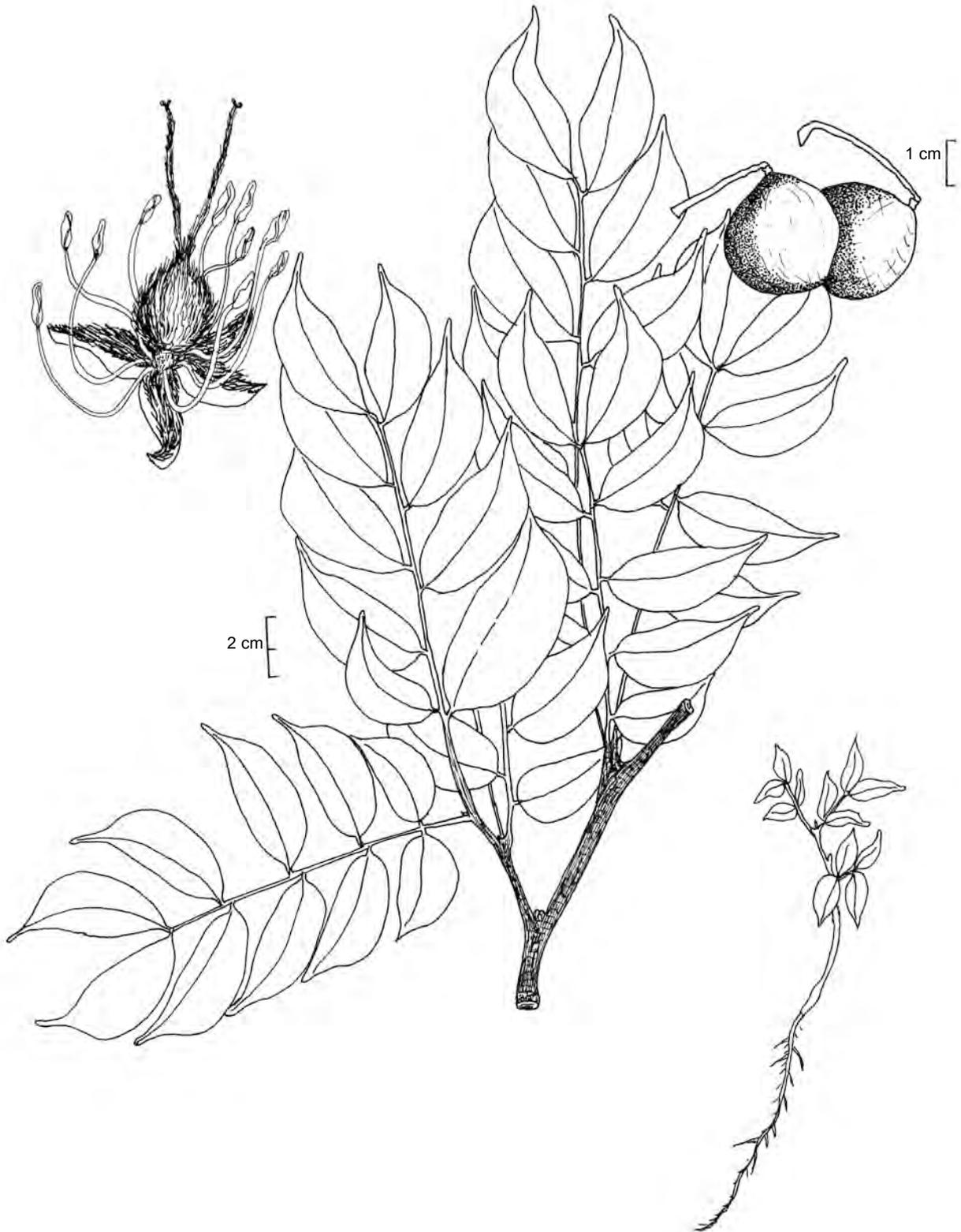
Especies C

a rojizo, glabro y rugoso, con glóbulos de resina. El mesocarpio es firme, fibroso, resinoso y leñoso; el endocarpio es opaco y blancuzco; el área alrededor de las semillas es lisa, no exfoliante y no septada. Si el fruto se daña, el epicarpio puede mostrar glóbulos de resina (Gunn, 1991). Los frutos maduran desde febrero hasta abril y de septiembre a octubre (Quesada *et al.*, 1997).

Las semillas (una o dos) son paralelas a la longitud del fruto y no se traslapan. El funículo es de hasta 5 mm de largo, grueso a filiforme y recto. Las semillas están cubiertas por un arilo rojo incompleto. Miden de 13 a 28 mm de largo, de 9 a 17 mm de ancho, y de 3 a 12 mm de grosor, oblongas y lateralmente comprimidas. La testa (parcialmente cubierta por un arilo delgado) es de color pardo, lisa y dura. El embrión es grande, y una arista basal, encubriendo la radícula divide los cotiledones. El eje embrional es recto y oblicuo con respecto a la longitud de la semilla. La plúmula es rudimentaria. El arilo grande y brillante que rodea a la semilla es dulce y comestible. La dispersión de las semillas es endozoócora, los monos araña son los diseminadores más importantes (Van Roosmalen, 1985). Las semillas se recolectan del suelo desde septiembre hasta febrero.

La especie se reproduce por medio de semillas. Ochenta y cinco % de la germinación se obtuvo en pruebas hechas con semillas frescas recolectadas en la zona norte de Costa Rica, después de remojarlas por 24 horas en agua corriente (Jiménez, 1993). El comportamiento de las semillas es ortodoxo, pero no se han llevado a cabo pruebas de almacenamiento. La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar. Los cotiledones son carnosos; los eófilos son opuestos o alternos, con frecuencia varias veces yugados; los folíolos eófilos son generalmente punteados; y la vena marginal es típica en los metafílos (Cowan y Polhill, 1981).

Las semillas se establecen en semilleros de invernaderos. Se siembran directamente en el suelo o en bolsas de plástico llenas de tierra y arena. La regeneración natural de la especie es muy pobre, como lo demuestra el número bajo de individuos que se encuentran en etapas intermedias; las plántulas y los árboles jóvenes parecen tolerar la sombra (Jiménez, 1993).



Copaifera aromatica Dwyer

Página en blanco

Copaifera camibar Poveda, Zamora y Sánchez

W. A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Camíbar (Poveda *et al.*, 1989)

Fue reportada originalmente como una especie endémica de Costa Rica (Poveda *et al.*, 1989); sin embargo, la especie se ha encontrado recientemente en Venezuela (Berry *et al.*, 1997). Crece en llanos moderadamente planos asociada con otras especies de árboles, entre las que se encuentran *Peltogyne purpurea* Pittier, *Caryocarpus costaricensis* Donn. Sm., *Parkia pendula* (Willd.) Benth. ex Walp., *Caryodaphnopsis burgeri* Zamora y Poveda, *Humiriastrum diguense* (Cuatrec.) Cuatrec., *Uribea tamarindoides* Dugand y Romero, y *Newtonia suaveolens* (Miq.) Brenan (Poveda *et al.*, 1989).

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza 25 m de altura y 75 cm de DN. Tiene un tronco recto y una copa redonda. Los foliolos jóvenes son subcilíndricos, con una pubescencia densa ferruginosa o gris-parduzca. Las ramas viejas son lisas, glabras y de color gris a pardo claro. La corteza externa es lisa, grisácea y aromática. La savia es resinosa y aromática (Jiménez, 1993; Poveda *et al.*, 1989). Las hojas son alternas, paripinnadas y de 3.7 a 8 cm de largo, con 18 a 22 pares de foliolos subsésiles que se vuelven pardas cuando se secan. El limbo de los foliolos es glabro, de color verde olivo lustroso adaxialmente, y verde opaco abaxialmente; los foliolos son coriáceos, alternos, a veces opuestos o subopuestos, y oblongos, con peciólulos de hasta 1 mm de largo. Varían de tamaño: los foliolos basales miden 4 a 9.5 mm de largo y de 2.9 a 4 mm de ancho; los foliolos medios miden de 7.5 a 12.9 mm de largo y de 2.8 a 4 mm de ancho; los foliolos distales miden de 5 a 9.5 mm de largo, y de 1.5 a 3 mm de ancho. El foliolo tiene un margen entero, base asimétrica y un ápice redondeado que es ligeramente emarginado con una glándula color pardo y una vena media prominente que se proyecta abaxialmente. Las venas secundarias y terciarias apenas son visibles. Las venas marginales son paralelas al margen. Las estípulas son verdes, foliáceas y pinadas, a veces tienen tricomas simples en el ápice y una glándula apical. La base estípular es truncada; el ápice es acuminado; y las estípulas tienen puntos translúcidos (Poveda *et al.*, 1989). El árbol crece en bosques primarios perennes húmedos y muy húmedos, en suelos con buen drenaje a elevaciones de 0 a 300 m; el rango de temperatura varía de 28 a 35 °C, y la precipitación anual es de más de 4000 mm (Jiménez, 1993).

La albura es de color pardo pálido y demarcada precisamente del duramen pardo oscuro o dorado. La madera muestra manchas resinosa en el corte tangencial, radial y transversal. La textura de la madera es fina, con alto brillo y grano recto a ligeramente oblicuo. La madera es inodora y tiene un sabor ligeramente agrio y amargo. Los anillos de crecimiento son conspicuos y se pueden ver fácilmente debido a las franjas alternas claras y oscuras, y parénquima anular (marginal). Numerosos ductos resiníferos aparecen como líneas oscuras, particularmente en los planos longitudinales (Canessa, 1989). La madera es fuerte, dura y pesada. La gravedad específica básica de la madera (peso seco al horno/volumen verde) fluctúa entre 0.46 y 0.64. El contenido de humedad de la madera verde es de 12 a 15 %. El módulo de elasticidad fluctúa entre 2,270 y 2,650 a 70.3 Kg/cm². La resistencia a la flexión es de 912.6 a 1490.5 Kg/cm² y la máxima resistencia a la compresión es de 426.8 a 752.3 Kg/cm². El secado de la madera es de lento a moderado; la contracción de la madera (verde a seco al horno) es normal (radial 4.4 %; tangencial 9.2 %; volumétrica 14.6 %). La madera es fácil de trabajar y el pulido es liso. La madera se utiliza para construcción en general, carpintería, tornería, muebles y construcción interior (Chudnoff, 1984). La especie se ha explotado por muchos años, especialmente para la extracción de la resina aromática de la corteza. La resina se utiliza mucho en medicamentos nativos tradicionales (Poveda *et al.*, 1989).

Comienza a florecer después de 5 años. Florece en julio y agosto y los frutos maduran desde noviembre hasta febrero. Las flores están agrupadas en panículas axilares o terminales con muchas ramas, de 1.2 a 2 cm de largo. El pedúnculo es ferruginoso, de 3 a 6 mm de largo y hasta 1 mm de diámetro. Las brácteas miden 1.9 a 3.7 mm de largo y de 1.3 a 1.5 mm de ancho; son imbricadas, deltoides, cóncavas, coriáceas y glabras en ambas superficies. Cuando están presentes, los tricomas son muy pequeños y escasos en el ápice, margen y base. Los pedúnculos florales son pilosos-ferruginosos y miden 0.3 mm de largo. La flor es apétala. El cáliz es pentámero; los sépalos son valvados, ligeramente imbricados en la yema, ovalados-deltoides, cóncavos, de 4.3 a 5.5 mm de largo y de 2 a 2.7 mm de ancho; el ápice es agudo y la base es truncada.

Especies C

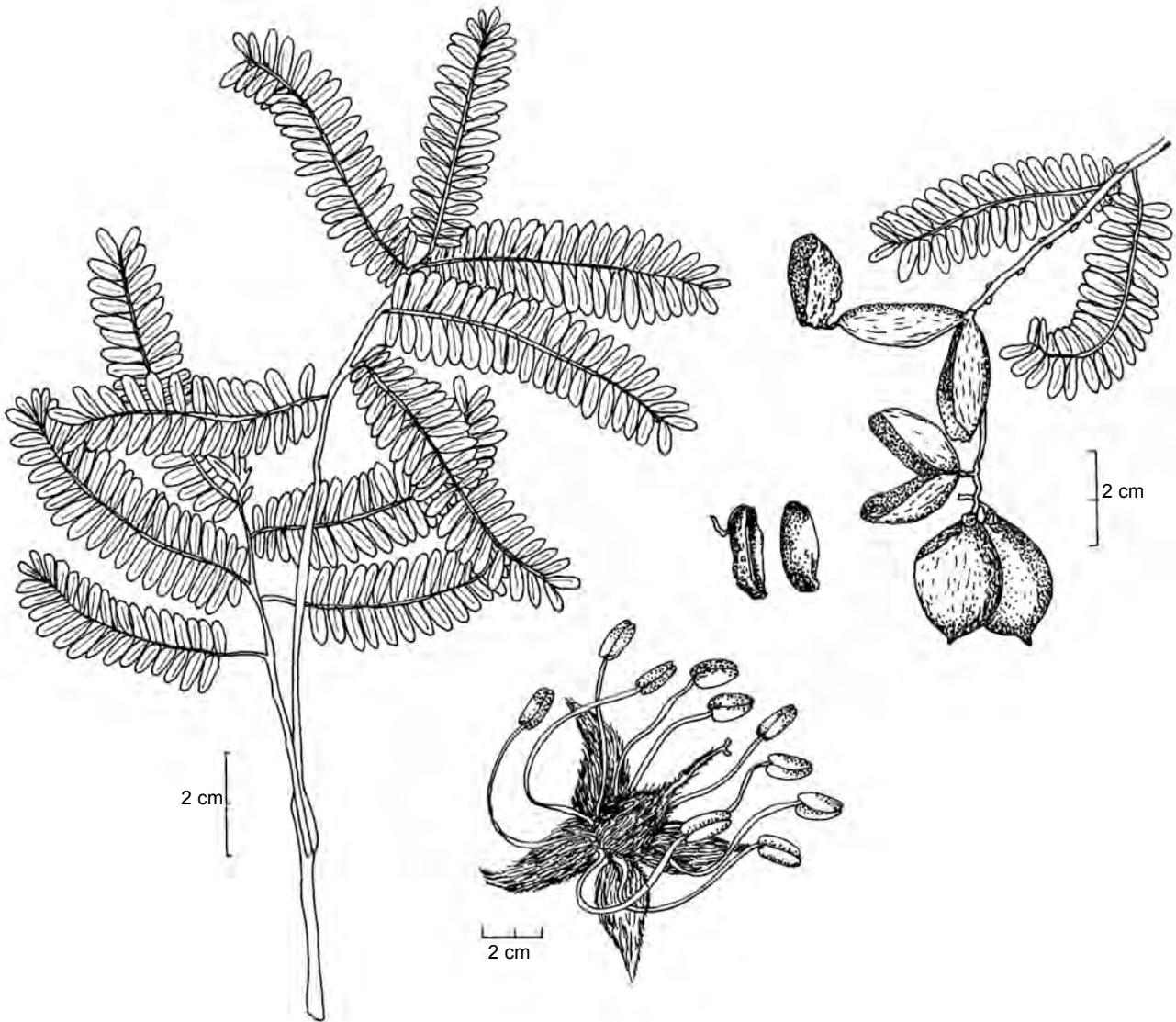
El fruto es una vaina de color pardo-rojizo monosperma, ovoide y comprimida lateralmente. Es ligeramente rugosa, glabra, coriácea, de 3 cm de largo y de 2.3 a 4 cm de ancho. El fruto es estipitado y tiene un ápice y una base redondeados. El pedicelo es glabro de hasta 1.5 mm de largo. El fruto es dehiscente y se abre desde el ápice hacia la base. Los frutos se recolectan directamente del árbol antes que se abran las vainas. El fruto tiene una semilla negra ovoide, cubierta a medias por un arilo anaranjado o amarillo; cuando está seco, el arilo se vuelve rojo opaco. Las semillas miden de 1.4 a 1.5 cm de largo y de 0.7 a 1 cm de ancho (Poveda *et al.*, 1989). Las semillas que yacen en el suelo son dañadas por *Rhinoceros* sp. (Curculionidae) (Jiménez, 1993).

La especie se reproduce por semilla. El comportamiento es ortodoxo; la germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar. Las semillas germinan en 20 a 34 días. La germinación es de aproximadamente 50 a 65 % después de que las semillas han sido remojadas por 24 horas en agua corriente. Las semillas se establecen en semilleros de invernaderos – directamente en la tierra o en bolsas de plástico llenas de tierra y arena.

INFORMACION ADICIONAL

El nombre *Copaifera* proviene de copai y el verbo latín fero (producir). Las tribus de los indios Tupi del Amazonas utilizan el nombre “copai” para identificar la resina del árbol copaiba (Allen y Allen, 1981). En el pasado, a la *Copaifera camibar* se le confundía con *C. trapezifolia* Hayn; sin embargo, la recolección y el estudio de flores y frutos llevaron a su identificación como una nueva especie.

Los sépalos son glabros abaxialmente y pubescentes adaxialmente. El androecio tiene 10 estambres, los que están libres con filamentos glabros de hasta 1.1 cm de largo; las anteras son oblongas, glabras, de 1.6 a 2 mm de largo, de 0.8 a 1.3 mm de ancho y basifijadas, con dehiscencia longitudinal. El estilo mide hasta 3.2 mm de largo, ligeramente curvo y glabro. El estigma es capitado. El ovario es unilocular, estipitado y estrechamente elíptico; con pubescencia ferruginosa en el margen, base y ápice; de 2.4 a 3 mm de largo y de 1.5 a 2.3 mm de ancho. Un disco glabro y nectarífero lo rodea basalmente. La placentación es laminar. Hay dos óvulos que están suspendidos, traslapados, oblongos y comprimidos lateralmente, de 1 mm de largo y de 0.5 mm de ancho. El funículo mide hasta 5 mm de largo.



Copaifera camibar Poveda, Zamora y Sánchez

Página en blanco

Cordia alliodora (Ruiz y Pav.) Oken

D. H. BOSHIER

Instituto Forestal de Oxford, Oxford, Reino Unido

Familia: Boraginaceae

C. gerascanthus Jacq. (no *C. gerascanthus* L.), *C. gerascanthus* var. *domingensis* Cham., *C. velutina* Mart., *C. alliodora* var. *glabra* DC., *C. gerascanthus* var. *subcanescens* DC., *C. gerascanthus* sensu Griseb., *C. gerascanthus* forma *martinicensis* Chodat, *C. gerascanthus* forma *micrantha* Chodat, *C. alliodora* var. *boliviana* Chodat y Vischer., *C. andina* Chodat, *C. chamissoniana* var. *complicata* R. y P. ex Chodat., *C. goudoti* Chodat., *C. macrantha* Chodat., *C. cerdana* (R. y P.) R. y S., *Cerdana alliodora* R. y P., *Varronia tuberosa* S. y M., *Lithocardium gerascanthus* var. *alliodorum* Kuntze, *Lithocardium alliodorum* (R. y P.) Kuntze, y *Lithocardium gerascanthus* var. *domingense* (Cham.) Kuntze

Aguardientillo, ajahatsa (ahahsatsa), amapa, amapa asta (amapa hasta), amapa blanca, amapa bola, anallo caspi, arbol del ajo, asca, auxemma blanca, bohunlanza, bois cypre, bois de Rhodes, bois de roge, bois de rose, bois soumis, bojón, bolaina, botoncillo, brown silver balli, canalete, canalete de humo, capá, capá de olor, capá de sabana, capá prieto, cayly, chaquine, chène caparo, chevel, chullachaqui blanco, cinchado, claraiba parda, corallilo, cyp, cypre, cypress, d'ou lemon, dze-uí, freijo (frejoes, freijorge), guacimilla, guacimo nogal, hochi, hormiguero, lapochillo, laurel, laurel blanco, laurel del monte, laurel de puna, laurel macho, laurel negro, laurel prieto, louro, louro amarelo, mataatiyo, moho, momiguilla, muñeco, nogal, nogal cafetero, pardillo, partago, picana, picana negra, sabanero, salaam, salmwood, smokewood, solera, soleria (solerillo), solerito, Spanish elm, spruce, suchil, tacuraí, tama palo santo, tambor hormiguero, uruazeiro (uraseiro), utaatigo, uurushi numi (murushinim), vara de humo, varía, varía amarilla, varía colorada, varía prieta (Little y Wadsworth, 1964)

Es la más difundida de las 300 especies en el género. Crece naturalmente desde el norte de México, a través de Centroamérica y Sudamérica, hasta Paraguay, el sur de Brasil, y el norte de Argentina (Greaves y McCarter, 1990). También se encuentra en casi todas las islas del Caribe desde Cuba hasta Trinidad pero probablemente no sea nativa en Jamaica (Johnston, 1950). El nombre común utilizado con más frecuencia es laurel.

En regiones de tierras bajas y húmedas tropicales, generalmente es un árbol alto, delgado, con una copa angosta, abierta y muestra mínima bifurcación formando un solo tronco a 15 a 20 m. Los árboles pueden superar los 40 m de altura y más de 1 m de DN en la madurez. Sin embargo, 50 cm de DN es más común en árboles maduros (Somarriba y Beer, 1987). En bosques semidecíduos y deciduos, estacionalmente secos, la especie es más pequeña y pobremente formada, alcanzando rara vez más de 20 m de altura y 30 cm de DN. Su región se extiende desde tierras bajas costeras y planas, con arenas profundas estériles y poca materia orgánica (Entisoles u Oxisoles), hasta tierras altas montañosas seccionadas, con suelos profundos, fértiles, volcánicos, ricos en materia orgánica. Crece bajo una amplia variedad de condiciones ecológicas, que fluctúan de muy húmedas (hasta 6000 mm de precipitación anual), a estacionalmente secas (tan sólo 600 mm de precipitación anual y una estación seca de 7 meses). El árbol crece desde el nivel del mar hasta 1400 m en Centroamérica, y hasta 2000 m a latitudes menores en

Colombia. Crece mejor en suelos de textura media con buen drenaje, donde la precipitación media anual excede los 2,000 mm y la temperatura media anual es aproximadamente de 24°C. La especie no tolera condiciones de pobre drenaje interno o de anegación. Aunque *C. alliodora* puede sobrevivir bajo sombra ligera, plena luz en sitios fértiles produce árboles vigorosos capaces de dar un rápido crecimiento temprano. Una fuerte raíz primaria se produce en etapas tempranas, aunque un también se desarrolla un sistema radical extendido (Schlönvoight, 1993). Algunos sugieren que este sistema radical le permite al árbol resistir condiciones al descubierto (Marshall, 1930).

La madera es muy valorada y utilizada en toda su región nativa. La gravedad específica fluctúa entre 0.38 a 0.73 (Greaves y McCarter, 1990), con densidades altas en lugares estacionalmente secos y en procedencias de zonas estacionalmente secas (Boshier y Henson, 1997). La madera comúnmente tiene una fibra recta, se seca y se trabaja fácilmente. Se utiliza mucho para construcción, muebles, pisos, chapas, tornería y entalladura. Aunque se mancha fácilmente, el duramen es moderada a altamente resistente a termitas y a hongos de pudrición parda y de blanca (Greaves y McCarter, 1990). En México, una decocción de las hojas se utilizaba como tónico y estimulante en casos de catarro e infecciones pulmonares. En las Antillas, las semillas pulverizadas se utilizaban para tratar enfermedades cutáneas (Standley, 1924). Las flores

Especies C

son consideradas como una fuente principal de néctar por apicultores en el Caribe (Crane *et al.*, 1984).

Las flores blancas son hermafroditas, no especializadas, de aproximadamente 1 cm de largo, y se presentan en inflorescencias grandes axilares o terminales, con 50 a 3,000 flores. Puede comenzar a florecer a los 2 años (Greaves y McCarter, 1990), pero los árboles comúnmente alcanzan su madurez sexual a aproximadamente 4 a 5 años, y no producen grandes cantidades de semillas sino hasta años subsiguientes. Un árbol produce muchas flores diariamente, por 8 o 9 semanas. Con un dosel grande puede producir hasta 10 millones de flores y 1 millón de semillas, en 1 año (Boshier y Lamb, 1997). El ovario contiene cuatro óvulos, pero generalmente sólo se desarrolla un embrión por fruto (Miller, 1985). El cáliz no sigue creciendo después de la polinización, y el fruto maduro se desprende entero, con cáliz y corola persistente. Esta última actúa como un paracaídas ayudando a la dispersión por el viento. Se han reportado muchos indicadores de un fruto maduro (semilla madura): 2 ó 3 semanas antes de la caída natural de la semilla; cuando las inflorescencias de flores se vuelven pardas; cuando la semilla, hinchada y saliente se vuelve parda y cuando el embrión es duro.

Las semillas deben recolectarse no menos de 2 semanas después que las últimas flores se han abierto en el árbol. El momento óptimo para la recolección de las semillas es aproximadamente de 7 semanas a partir del período, cuando las flores se han abierto y los pétalos son blancos. En Costa Rica, las semillas recolectadas a principios de marzo arrojaron una germinación de menos de 10 %, aumentando a más de 70 % para fines de abril (Boshier y Lamb, 1997). Las semillas caídas pueden recolectarse del suelo (Marshall, 1939), semillas maduras pueden sacudirse de las ramas para que caigan en cubiertas tendidas en el suelo (Stead, 1980), o se pueden cortar las inflorescencias de los árboles (Boshier y Lamb, 1997). Las semillas recolectadas del suelo tienen una baja viabilidad. La presencia de viento y la ubicación de árboles encima de café o cacao, con frecuencia hacen que no sea práctico sacudir las semillas para que caigan sobre lienzos. Más aun, sacudir las ramas no es más efectivo que cortar inflorescencias para recolectar semillas de alta viabilidad.

La producción de semillas fluctúa entre aproximadamente 0.5 y 2 Kg/árbol (Jara y Valle, 1997; Salazar y Boshier, 1989), aunque en algunos árboles con copa grande puede alcanzar hasta 5 Kg. Los árboles mejor formados tienen copas más pequeñas y por consiguiente, producciones de semillas más bajas. Los costos de recolección de árboles bien formados en rodales naturales son altos, con producciones de 1 a 4 Kg de semillas por hombre/jornada (Cortez, 1990; Jara y Valle, 1997).

El contenido de humedad inicial de semillas maduras es de aproximadamente 40 % (Trino Triviño *et al.*, 1990) y debe reducirse rápidamente a menos de 10 %. El contenido de humedad puede reducirse secándolas en la sombra o en un cuarto de secado. Las semillas secadas al sol se cuecen, lo cual reduce la tasa inicial de germinación (Boshier y Lamb, 1997). El secado en la sombra redujo el contenido de humedad a 6 y 7 % en 4 a 6 días, mientras

que el secado artificial obtuvo las mismas reducciones en 2.5 días (Samaniego *et al.*, 1997a; Trino Triviño *et al.*, 1990). Durante el secado, las alas (corola persistente) pueden quitarse frotando las semillas entre las manos. Después del secado, las semillas pueden limpiarse aventando las semillas a mano o utilizando un aspirador. El aspirador también quita algunas semillas vacías e inmaduras. En promedio hay de 40,000 a 100,000 semillas de por Kg, con altos niveles posibles de pureza (más de 95 %), después del procesamiento (Greaves y McCarter, 1990; Jara y Valle, 1997; Samaniego *et al.*, 1997b; Trino Triviño *et al.*, 1990).

En Costa Rica, el almacenamiento de semillas fue más efectivo a temperaturas bajas (menos de 5 °C) y en envases cerrados herméticamente, que mantienen de manera efectiva el bajo contenido de humedad (Boshier y Lamb, 1997). En Colombia, bolsas de aluminio cerradas herméticamente permitían solo pequeñas fluctuaciones en el contenido de humedad de semillas, almacenadas por más de 15 meses. Bolsas de polietileno permitieron que el contenido de humedad de las semillas subiera de 7 a 13 %, durante el mismo período; la germinación de estas semillas fue relativamente pobre (Trino Triviño *et al.*, 1990). De manera similar, los lotes de semillas recolectados para pruebas de procedencia y almacenados por 7 a 8 años, con un contenido de humedad inicial menor a 10 %, mantuvieron sus altas tasas de germinación iniciales (generalmente más de 50 % y algunos alrededor de 90 %); un lote con un contenido de humedad de aproximadamente 12 % mostró una tasa inicial de germinación (11 %) disminuyendo a 1 % después de 8 años (McCarter, 1986). En pruebas de laboratorio a través de una escala de temperaturas, se encontró que la germinación fue óptima a 28 a 30 °C, pero todos los tratamientos de pregerminación analizados resultaron en una germinación inferior al control no tratado (Samaniego *et al.*, 1997b).

Las semillas pueden sembrarse (aproximadamente 40 a 50 g/m²; Carpanezzi *et al.*, 1982) en semilleros de germinación bajo sombra y cubiertas, a una profundidad aproximada de 0.5 cm. La germinación se presenta en el espacio de 10 a 20 días, y las plántulas se trasplantan cuando aparecen las primeras hojas verdaderas (Boshier, 1984). El stock de plantas es generalmente producido de tocones de plantas cultivadas en semilleros o como plantas producidas en bolsas de polietileno. Las plantas producidas de tocones, deben permanecer más tiempo en el vivero que la producción en bolsas, ya que son más sensibles a condiciones adversas durante el transporte y almacenamiento, y a sequías inmediatamente después de la siembra (Greaves y McCarter, 1990).

INFORMACION ADICIONAL

Con frecuencia la especie ha sido citada como *C. alliodora* (R. y P.) Cham, una combinación hecha por De Candolle en 1845. Oken, sin embargo, hizo la combinación anteriormente y debe ser mencionado como la autoridad (Johnston, 1950).

Existe alguna confusión en cuanto a dos nombres comunes utilizados en varios países: laurel negro y laurel blanco. El autor piensa que los términos se utilizan en dos

Especies C

circunstancias distintas. En algunos casos, se utilizan para distinguir dos diferentes especies de árboles en pie porque el color del duramen, el color de la corteza, o ambos, son diferentes. En otros casos, los términos se refieren a la diferencia en el color del duramen de la madera aserrada de *C. alliodora*. En algunos países como Costa Rica, los términos son utilizados de las dos maneras. Esta confusión ha hecho que algunos se opongan a distinguir los dos tipos como árboles en pie (Greaves y McCarter, 1990).

Aunque con frecuencia se le describe como un árbol recto (Greaves y McCarter, 1990; Stead, 1980), éste es rara vez el caso de la mayor parte de la región de *C. alliodora*, y la regeneración natural muestra una gran variación en las características de la forma (Boshier y Mesén, 1987). La corteza es de color gris/pardo claro y lisa, aunque en regiones más secas tiende a ser más fisurada. Por lo general, los contrafuertes se limitan a árboles más grandes y no son pronunciadas, aunque se pueden extender de 1 a 1.5 m arriba en el tronco, en suelos no profundos. El árbol se auto-poda aun en condiciones abiertas, pero el nivel de poda varía. Algunos árboles tienen protuberancias nodales pronunciadas, donde las ramas se han dejado caer. Los árboles maduros son deciduos, aun en climas estacionales, perdiendo sus hojas por 1 a 2 meses después de la producción de semillas.

Dentro del género, *C. alliodora* es única en que tiene domacios hinchados en las puntas de los nudos de los vástagos (Miller, 1985), que comunmente están ocupados por hormigas.

Es un productor de semillas prolífico y se regenera fácilmente; con frecuencia se encuentra en rodales puros después del desmonte de los bosques. Moderadamente es resistente al fuego, también compite en bosques secos donde la competencia de copas y la diversidad de especies son más limitadas.

Afirmaciones de que las primeras semillas en caer tienen una viabilidad baja (Marshall, 1930) sin duda reflejan el hecho que las caídas iniciales consisten principalmente en flores no fertilizadas. Se han reportado un gran número de indicadores de madurez de semillas. Tschinkel (1967) y Vega (1977), sugieren que las semillas buenas pueden recolectarse de 2 a 3 semanas antes de que caigan de manera natural. Sin embargo, no dieron ninguna indicación de cómo observar este período. Salas y Valencia (1979) describen el momento de recolectar semillas maduras y viables, como el período cuando las inflorescencias de flores cambian de color blanco a pardo, sin parecer quemadas. Debido a que el cambio de color de la corola a pardo se da aproximadamente a los 3 días después de la polinización, parte de una inflorescencia puede ser parda mientras que otras flores en la misma inflorescencia, no han abierto. De manera similar, las inflorescencias en el mismo árbol pueden estar simultáneamente en diferentes etapas de desarrollo. Stead (1980) declara que, en las últimas etapas de desarrollo, la semilla se hincha y resalta del cáliz que la encierra y, al secarse, cambia de verde a pardo. Para examinar el color, se deben recolectar las semillas. Si se recolectan las semillas, la mejor manera de determinar la madurez es quitar el embrión y apretarlas:

está madura si está tan dura como un grano de arroz, pero inmadura si todavía esta blanda y translúcida.

Pueden encontrarse una variedad de anomalías de la semilla, con bajas frecuencias. Estas incluyen semillas con tres cotiledones, cotiledones fusionados, sin radícula, o dos a tres semillas por fruto, cuando más de un óvulo en la flor se ha fertilizado (Boshier, 1992). Las semillas se estropean antes de la dispersión por escarabajos brúcidos (*Amblycerus* spp.), con hasta 50 % de las semillas muertas (Opler y Janzen, 1983). Sin embargo, los niveles de los ataques varían entre árboles y años. La larva come el embrión de la semilla en desarrollo y el escarabajo adulto que emerge, deja un agujero redondo en el cáliz. A pesar de que los escarabajos adultos emergen durante el proceso del secado, una pequeña proporción de adultos vivos y larvas permanecen adentro. Las semillas dañadas y los escarabajos pueden quitarse en el proceso de limpieza. Si el nivel del ataque es alto o si las semillas son para exportar, un insecticida persistente para el almacenamiento de granos puede utilizarse para matar los escarabajos que emergen después.

AGRADECIMIENTO

Esta descripción es el resultado de un proyecto de investigación respaldada por el Departamento para el Desarrollo Internacional del Reino Unido (Proyecto R6516, Programa de Investigación Forestal [Forestry Research Programme]). Sin embargo, el Departamento para el Desarrollo Internacional no puede aceptar ninguna responsabilidad por cualquier información proporcionada o puntos de vista expresados.





Cordia alliodora (Ruiz y Pav.) Oken

Cordia dodecandra A. DC.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Boraginaceae

Sin sinónimos

Anacahuite, chak'opté, ciricote, cópite, cupape, k'an-k'opte, kopté, siricote, trompillo

Es nativa de América. Está distribuida naturalmente en México, Guatemala, Belice, Honduras y Cuba. La planta es un importante componente de bosques tropicales secos y malezas. Ha sido introducida en otras regiones tropicales.

Es un árbol decíduo de hasta 30 m de altura y 70 cm de DN. El tronco es recto y corto, con una copa grande, redondeada o piramidal muy tupida, compuesta de ramas ascendentes. Las hojas son simples, alternas, ovaladas, oblongas a completamente elípticas o suborbiculares, de 5.5 a 15 cm de largo, y de 4 a 9 cm de ancho. En la Península de Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos con afloramiento de rocas, formando parte del bosque tropical. Las regiones donde se encuentra el árbol tienen una temperatura promedio anual de 26 °C, con una temperatura máxima de 36.7 °C y mínima de 14.9 °C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo, y las mínimas a diciembre y enero. La precipitación promedio anual es de aproximadamente 1288 mm, fluctuando entre 900 y 1800 mm. El árbol crece de manera natural desde el nivel del mar hasta los 900 m.

La especie tiene múltiples usos. Su tronco se utiliza para vigas de soporte y columnas en casas campesinas. La corteza y la madera tienen propiedades medicinales; el té que se obtiene de su infusión se utiliza en medicina tradicional para tratar tos, diarrea y disentería. La madera dura y resistente se utiliza para leña. Debido a su color amarillo con franjas de color rojo oscuro, la madera es apreciada en la elaboración de muebles, artesanías, chapas para triplay y artículos torneados. Las hojas se utilizan como papel de lija y como jabón para limpiar utensilios domésticos. Las flores son melíferas y los frutos son comestibles; éstos se utilizan para hacer conservas y confituras. También se utilizan como alimento para cerdos. Con frecuencia el árbol se utiliza en patios traseros y es apreciado como árbol de sombra y ornamental en calles, parques y jardines (Aguilar, 1966; Barrera, 1981; Cabrera *et al.*, 1982; Chavelas y González, 1985; Escalante, 1986; Flores, 1983; Rico-Gray *et al.*, 1991; Ucan, 1983).

El árbol comienza a producir flores y frutos entre 4 y 5 años de edad. Debido a que su distribución geográfica es extensa, florece a en diferentes tiempos. En el sureste de México, florece desde marzo hasta mayo y da frutos desde mayo hasta julio o agosto (Juárez *et al.*, 1989). Las flores

de color anaranjado intenso son infundibuliformes y dispuestas en panículas. Los frutos son drupáceos, cónicos, de 3 a 4 cm de largo y de color anaranjado-amarillo cuando están maduros, y tienen una pulpa carnosa, agri dulce y fragante. Dentro del pireno endurecido de cada fruto hay una o dos semillas (Cabrera *et al.*, 1982; Nash y Moreno, 1981; Pennington y Sarukhan, 1968). Los pirenos son cónicos, lignificados, indehiscentes, rugosos, de color pardo claro, elípticos o teretes en corte transversal, de 2.3 a 2.5 cm de largo y de 1.5 cm de ancho. Las semillas fluctúan entre ovoides a lanceoladas y son aplanadas lateralmente, de 1 a 1.5 cm de largo, de 5 a 8 mm de ancho, y de 3 a 4 mm de grosor.

Los frutos maduran en mayo y permanecen en el árbol hasta julio. Los frutos se recolectan del suelo o subiendo al árbol utilizando palos con ganchos metálicos para removerlos. La pulpa se quita de los frutos maduros manualmente o con un cuchillo dentro de un recipiente de agua. Las impurezas se retiran por flotación y los pirenos buenos se hunden. Los pirenos sin la pulpa se lavan en agua fresca y se secan donde hay buena ventilación. Hay un promedio de 410 pirenos/Kg (Patiño y Villagómez, 1976). Las semillas permanecen viables dentro del pireno por aproximadamente 13 meses, cuando se almacenan bajo condiciones ambientales (24 a 30 °C). Con un almacenamiento más largo, su viabilidad disminuye rápidamente (Vega *et al.*, 1981).

La germinación de las semillas es fanerocotilar. En condiciones húmedas, las semillas frescas germinan a 90 % sin pretratamientos. Una muestra heterogénea de semillas germinaron aproximadamente 15 días después de la siembra (Vega *et al.*, 1981). En un ambiente natural, la especie se propaga por las semillas que produce.

INFORMACION ADICIONAL

El hilo de la semilla y el micropilo son indiscernibles. La testa es blanca, opaca, delicada, crustácea y unida firmemente al embrión, el cual tiene un eje recto, simétrico y blanco. Los dos cotiledones longitudinalmente plegados o corrugados, son mucho más cortos que la radícula. La plúmula no es diferenciada. La radícula es superior y está dirigida hacia el hilo (Johnston, 1966; Nowicke, 1969; Pennington y Sarukhan, 1968; Sprague, 1965).



Cordia dodecandra A. DC.

Cordia subcordata Lam.

JAMES A. ALLEN

Colegio Paul Smiths
Paul Smiths, NY

Familia: Boraginaceae

Sin sinónimos

Kou, sea trumpet, (Corner, 1988; Little y Skolmen, 1989)

El género *Cordia* contiene aproximadamente 250 especies. Se presentan en regiones tropicales a cálidas templadas en todo el mundo, con la mayor diversidad de especies en los neotrópicos (Wagner *et al.*, 1990). Aparentemente es nativa de Malasia pero se ha diseminado por todo el Pacífico y a lo largo de las costas del Océano Indico. La especie puede encontrarse en las costas y tierras bajas adyacentes, desde el este de África a la Polinesia. *C. subcordata* se asemeja a *C. sebestena* L., una especie más conocida, plantada frecuentemente como ornamental a lo largo de costas tropicales y subtropicales (Little y Skolmen, 1989; Wagner *et al.*, 1990).

Es un árbol perenne, pequeño, de crecimiento moderadamente rápido, con una copa amplia y tupida. Crece de 8 a 10 m de altura y puede alcanzar 60 cm de DN. La especie crece en suelos que fluctúan desde arenas costeras hasta arcillas, tolera agua salina y es resistente a sequías. Se presenta generalmente cerca del nivel del mar en lugares secos a moderadamente húmedos (menos de 2000 mm de precipitación anual). El árbol produce fácilmente vástagos de su sistema radical extenso y superficial, y puede formar matorrales (Wagner *et al.*, 1990).

La madera tiene una gravedad específica de aproximadamente 0.45 y frecuentemente tiene una fibra bonita, con líneas y franjas onduladas oscuras y claras (Little y Skolmen, 1989; Neal, 1965). Es blanda, fácil de trabajar y durable. Debido a que la madera no imparte un sabor a los alimentos, es muy apropiada para tazas, vajilla, vasijas de calabaza y utensilios. También se utiliza en artesanías y pequeños artículos de muebles. Con frecuencia se siembra como árbol ornamental y de sombra. En Hawái, donde alguna vez el árbol estuvo más difundido, las flores se utilizaban comúnmente para guirnaldas.

Las flores vistosas se hallan en cimas abiertas o en panículas, con un cáliz de color verde pálido y una corola anaranjada. Florece durante todo el año, pero en mayor escala en la primavera. El florecimiento puede iniciar de los 3 a 5 años de edad. El fruto es drupáceo, casi redondo, verde en etapa juvenil, y pardo y duro cuando madura. Los frutos (cápsulas) miden aproximadamente 2.5 cm de largo,

y contienen hasta cuatro semillas blancas, cada una de ellas aproximadamente de 10 a 13 mm de largo.

Los frutos pueden recolectarse del suelo o recogerse directamente de los árboles a mano, o con una podadora en un palo. No hay recomendaciones específicas para el almacenamiento de semillas de esta especie. Las semillas de otras especies de *Cordia* pueden mantener algo de viabilidad hasta por 1 año, cuando se almacenan en envases herméticamente cerrados (Mandal *et al.*, 1985), pero se recomienda sembrar semillas frescas. Puesto que las semillas son difíciles de extraer sin causar daño, generalmente se siembran las cápsulas enteras.

No se necesita pretratamiento, pero la germinación puede ser acelerada cortando una porción de la cápsula dura y seca.

Las cápsulas se siembran a una profundidad de aproximadamente 1.5 a 2 cm. La germinación inicia en aproximadamente 3 a 4 semanas; la mayoría de las semillas germinarán en un espacio de 6 semanas, pero a algunas les tomará hasta de 3 a 4 meses (Mandal *et al.*, 1985). Si más de una plántula germina de una cápsula, puede ser necesario el entresacado. Cuando la cápsula se descompone lo suficiente, las plántulas deben separarse con cuidado y plantadas en contenedores individuales.

El crecimiento de las plántulas durante la primera estación es lento, con plantas alcanzando comúnmente una altura de aproximadamente 10 a 15 cm. Las plantas pueden establecerse en campo con esta altura, o pueden retenerse en el vivero por una segunda estación de crecimiento durante la cual, pueden alcanzar hasta 1.5 m de altura (Hocking, 1993; Mandal *et al.*, 1985; Singh, 1982). Las plantas más grandes pueden ser podadas en su parte superior o podadas de las ramas inferiores antes de ser establecidas en campo. Las plantas sembradas crecen bien bajo sombra moderada, y pueden necesitar riego suplementario en lugares propensos a sequías, especialmente cuando se plantan en plena luz del sol (Mandal *et al.*, 1985).

Especies C



Cordia subcordata Lam.

Cornus disciflora DC.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Cornaceae

Benthamia disciflora (Moc. y Sessé) Nak., *Cornus capitata* Sessé y Moc., *Cornus floccosa* Wanger, *C. disciflora* var., *floccosa* (Wanger Standl.), *Cornus disciflora* f. *floccosa* (Wanger) Rickett

Lloro, llorón

Aproximadamente 40 especies del género crecen en Norteamérica, Europa, Asia y África tropical, pero solamente una especie, *Cornus disciflora*, crece en las montañas de América tropical, desde México hasta Panamá. Recientemente *C. peruviana* se ha reportado en Costa Rica (Jiménez *et al.*, 1996) y otras dos especies se han reportado en Costa Rica – *C. peruviana* J. F. Macbr. y *Nyssa talamancana* Hammel y N. Zamora – crecen en la cordillera de Talamanca (Kapelle, 1996).

Es un árbol de lento crecimiento, de tamaño medio, que alcanza 25 m de altura y de 50 a 60 cm de DN. Tiene un tronco cónico; copa redondeada; corteza lisa amarilla-gris; y follaje de un color verde claro muy peculiar. Los pequeños foliolos son conspicuamente nudosas y muy finamente apretadas-seríceos cuando están en etapa juvenil. Las hojas son opuestas, sin estípulas y pecioladas; el limbo es oblongo u ovalado-elíptico, acuminado, cuneiforme, aproximadamente de 7 a 14 cm de largo y de 2 a 6 cm de ancho, con 3 a 5 venas ascendentes, por encima opaco y esencialmente glabro, y por debajo, más pálido y minuciosamente seríceo o tomentoso. La especie crece en las etapas tardías de la sucesión de bosques secundarios, en elevaciones de 1500 a 2800 m, principalmente en climas húmedos. Crece bien en suelos volcánicos o aluviales, y con pendientes de 15 a 40 %, donde la precipitación promedio anual fluctúa entre 2000 y 2700 mm, y la temperatura promedio anual es de 14 a 16 °C. Puede adaptarse a una amplia gama de condiciones de luz, creciendo en áreas abiertas o bajo doseles más cerrados.

Con una gravedad específica de 0.53, la madera de esta especie se considera pesada. La diferencia en los colores de la albura y el duramen en condiciones secas es impresionante: la albura es de color rosado claro y el duramen es pardo claro, con líneas negras. Se seca a una velocidad moderada sin defectos, es fácil de trabajar y tiene una superficie lisa con un buen acabado. Aunque es fácil de preservar, la madera tiene muy poca resistencia natural contra el ataque de insectos y hongos. La madera no es considerada de alta calidad y se ha utilizado para cajas de muebles baratos, construcción interior y formas de cemento (Carpio, 1992). También se podría utilizar para durmientes de ferrocarril, leña y hélices de aviones, así

como en la agrosilvicultura. La corteza se ha utilizado en medicamentos caseros como tónico y astringente.

Florece y fructifica la mayor parte del año (Jiménez *et al.*, 1996). Sin embargo, el período máximo de floración se da desde noviembre hasta enero, y los frutos maduran desde septiembre hasta febrero, alcanzando su punto máximo en diciembre (Torres *et al.*, 1992). Las inflorescencias son terminales o subterminales, pedunculadas, capituliformes, involucradas; las cabezuelas florecientes miden aproximadamente 1 cm de diámetro, con muchas flores, abrazadas por dos pares de brácteas deciduas, ampliamente ovaladas, seríceas, de aproximadamente 5 mm de largo. Las flores son muy pequeñas, los pétalos blancos, los estambres algo más cortos que los pétalos y ampliamente exertos. El fruto es una drupa de color rojo a negro purpúreo, ampliamente oblongo-elipsoide, raramente seríceo a glabro, y de hasta 10 mm de largo y 7 mm de ancho. Cuando los frutos están maduros, el pericarpio se vuelve negro purpúreo.

Los frutos maduros se recolectan del árbol o se recogen del suelo y se almacenan en mesas de madera en la sombra. Una vez secos, las semillas están listas para la germinación (observaciones personales). Hay un promedio de 2,128 semillas/Kg. Los porcentajes de germinación rara vez superan el 40 %. Cuando las semillas son pretratadas envolviéndolas en musgo y remojándolas en agua fresca por 24 horas o en agua tibia (70 a 80 °C) por 1 minuto, la germinación se da más pronto, pero el porcentaje de germinación no cambia. Sin embargo, cuando las semillas se secan por 2 días, se remojan en agua por 5 días, se secan a plena luz del sol por 2 días, se lijan para adelgazar el endocarpio y se lavan con una solución de cloruro, la germinación aumentó a 80 % (Torres *et al.*, 1992).

La especie germina en el suelo en 40 a 50 días. Las plantas están completamente desarrolladas y listas para establecerse en campo en 85 días. Las semillas germinan bien en semilleros de surcos de tierra pura, con 3 cm de separación entre ellos, dejando 1 cm entre semillas. Los surcos sembrados deben cubrirse con una capa de 5 mm de tierra cenagosa. Después de 85 días las plantas pueden trasladarse a bolsas de plástico en la sombra. Las plántulas deben regarse con frecuencia, desmalezadas y protegerse contra insectos como hormigas cortadoras de

Especies C

hojas, que se sabe, son atraídas por esta especie. Después de un período de vivero de por lo menos 5 meses, y a una altura aproximada de 20 cm, las plantas pueden establecerse en campo (Torres *et al.*, 1992). Algunas plantaciones han tenido buen éxito estableciendo las plantas naturalmente regeneradas. Técnicas de siembra futuras podrían incluir la siembra de raíces desnudas, plantas, pseudo estacas o estacas.

INFORMACION ADICIONAL

Los norteamericanos se sorprenden cuando reconocen este pariente sureño del cornejo floreciente nortño, *C. florida* L. (Torres *et al.*, 1992; Woodson y Schery, 1959). Sin embargo, las escamas florecientes de *C. disciflora* son más pequeñas y rara vez se ven porque se caen antes de abrirse completamente. En español, el nombre común es llorón, que significa el que llora porque la gente local dice que cuando se acerca la oreja al tronco se oye llanto.



***Cornus disciflora* DC.**

Couratari guianensis Aubl.

W. A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Lecythidaceae

Lecythis couratari Spreng. (Systema Vegetabilium 16.4, Cur. Post. 208; 1827); *Couratari panamensis* Standl. (Publications of the Field Columbian Museum, Botanical Series 4 (8): 239; 1929); *Couratari pulchra* Sandw. (Bulletin of Miscellaneous Information Kew 1932: 217 1932); *Couratari bragancae* R. Kunth (Das Pflanzenreich IV. 219a (Heft 105): 129; 1939)

Balalabouá, balata blanc, bourrac, braka ingie pipa, cachimbo, coco cabuyo, congolo-garapelo, copo hediondo, couratari, couroubara, djoemoe, fine-leaf wadara, ingie pipa, ipipjo, irimariye, irimiyar, kabba matjauw djoemoe, kalienja tamere, kariodan, kiesepolloe joelle malledie, maho cigarre, maho couratari, maho fer, maou, marimari, mori-mori, oelemali, oelemallie, oelemarie, ollemellie, oremerie, oremerivadili, powasa djoemoe, sipoelejoeroe maladi, tabarí, tauarí, tawary, tawekin oromariri, urimari, wadala, wadara, wadara-kakawalli, waranaka, watala, watala, wata dje, zwarte ingie pipa (Aublet, 1775; Chudnoff, 1984; Jiménez, 1993; Polak, 1992; Record y Hess, 1949)

Es una especie muy difundida; su región de distribución se extiende desde Costa Rica a los bosques costeros del este de Brasil (Mori *et al.*, 1990a).

Es un árbol de tamaño medio a muy grande, que puede alcanzar 50 m de altura y hasta 1 m de DN. El tronco es recto, cilíndrico, y con contrafuertes de hasta 7 m; no tiene ramas en los dos tercios desde la base. Las ramas jóvenes son cortas tomentulosas, volviéndose glabras con la edad (Mori *et al.*, 1990a). La copa es ramificada y esférica. La corteza es de color pardo claro, pardo oscuro o pardo rojo (pardo grisáceo en la sombra), y lenticelada (lenticelas son de redondas a alargadas), con rajaduras verticales y ligeras fisuras longitudinales (Polak, 1992). La corteza interior mide de 13 a 15 mm de grosor, de color pardo, laminada y fibrosa debido al alto número de fibras del floema. La filotaxia es espiral. El árbol es decíduo y la mayoría de las hojas se separan por abscisión antes del período de florecimiento. Hojas nuevas aparecen en flujos y su producción está sincronizada con el inicio de la floración. Las hojas son simples, alternas, pecioladas, oblongas, obovadas-oblongas elípticas, con margen entero, adaxialmente glabras, abaxialmente pubescentes, coriáceas, lustrosas e hipostomáticas (estomas anisocíticos). El ápice de la hoja es redondo o retuso; la base de la hoja es redonda. La especie crece bien en suelos aluviales y arenosos, y se encuentra con frecuencia en suelos arcillosos y en pequeñas pendientes con buen drenaje. El rango de elevación de la especie es de 0 a 700 m. Es emergente en el dosel de bosques tropicales muy húmedos, no inundados, donde el rango de temperatura es de 24 a 35 °C y la precipitación anual es superior a los 3500 mm.

La albura fresca es de color pardo claro; el duramen es de color crema o pardo claro, con un matiz semi rosado

(Chudnoff, 1984). La madera es muy fibrosa con un olor a aceite de linaza (Polak, 1992). Los anillos de crecimiento son conspicuos. La fibra es recta o uniformemente entrelazada; la textura es media a áspera y el brillo es alto. El contenido de sílice es de 0.8 % (Chudnoff, 1984). El sabor de la madera no es distintivo. La madera es pesada (peso verde de 840 a 900 Kg/m³, con un contenido de humedad de 90 a 95 %; una gravedad específica de 0.49 a 0.57) y fuerte. La contracción volumétrica es normal para su densidad, y las propiedades mecánicas son altas. La madera secada al aire muestra pequeñas rajaduras en la superficie y torceduras. Es fácil de trabajar y aserrar, y el pulido es liso. Su durabilidad natural está en la escala media y se preserva fácilmente por medio de sistemas de presión o tanque abierto. La madera es excelente para construcciones generales y pesadas, la carpintería, muebles, chapas y triplay, mangos de herramientas agrícolas, ensamblaje, durmientes de ferrocarril (tratados), muebles y tornería (Chudnoff, 1984; Record y Hess, 1949). La corteza puede utilizarse como calafateadura, papel para enrollar cigarros, calafateadura para botes, vestimenta autóctona, yesca y cordelería; también se utiliza en curtido debido a su alto contenido de taninos (Simpson y Sagoe, 1991).

El florecimiento anual se da durante la estación lluviosa, desde julio hasta septiembre, cuando el árbol no tiene hojas. Las inflorescencias son panículas o racimos terminales o axilares, solitarias o agrupadas. El pedúnculo y el raquis son gruesos y tomentulosos; las brácteas son lanceoladas y deciduas. Las flores son semisésiles; los pedicelos son puberulentos y dejan una protuberancia (región subarticular) de 1 mm de largo, después de desarticularse (los pedicelos se dividen durante la abscisión de las flores; la zona de abscisión constituye la articulación). La flor es hermafrodita y zigomorfa. El cáliz

Especies C

tiene seis sépalos; la corola seis pétalos alternando con los sépalos. La capucha se dobla hacia adentro y hacia afuera tomando la forma de S (Tsou, 1994). El anillo estaminal consiste de 10 a 75 estambres fértiles, dispuestos en varios verticilos rodeando el estilo (Tsou, 1994). El estilo es corto y recto. El ovario es inferior con tres lóculos. La polinización es llevada a cabo por abejas medianas y grandes. Estas recolectan el polen de la capucha y el disco estaminal (Tsou, 1994).

Los frutos maduran desde enero hasta mayo. El árbol produce comunmente uno o dos frutos por inflorescencia. La maduración de frutos es bastante uniforme y las cosechas son anuales. El fruto es grande y muestra una variación fuerte en tamaño y forma (20 a 30 cm de largo por 15 a 20 cm de ancho). Es un pixidio seco en forma de taza, cilíndrico y más bien triangular en corte transversal, duro, leñoso, pardo o negro, lenticelado; la columela es triangular (Prance y Mori, 1978, 1979). Hay muchas semillas en cada fruto. Las semillas son aladas, oblongas-elípticas, como papel, pardas, rodeadas de un ala simétrica y dispersadas por el viento. El embrión tiene dos cotiledones foliáceos; la radícula es grande.

Los frutos se recolectan del árbol antes de la apertura del pixidio. Las semillas extraídas deben ser sumergidas en agua corriente por 24 horas antes de sembrarlas. El comportamiento de las semillas es ortodoxo. La viabilidad disminuye conforme la deshidratación aumenta. Las semillas no requieren tratamiento especial. La germinación es 85 a 90 % para semillas remojadas. La germinación es epigea y las plántulas son fanerocotilares (si el par de estructuras pequeñas escumiformes que emergen con la plúmula son morfológicamente los cotiledones). La raíz se desarrolla a los 30 a 40 días; la raíz primaria de la plántula es pequeña.

Las semillas se siembran en semilleros o bolsas de plástico llenas de arena húmeda o una mezcla de tierra y arena. Las plantas crecen bien en invernaderos y viveros, aunque el desarrollo es muy lento. Las plántulas toleran sombra. La especie no ha sido introducida en programas de reforestación, y no hay información sobre su comportamiento en plantaciones. La especie parece apropiada para el manejo de bosques naturales.

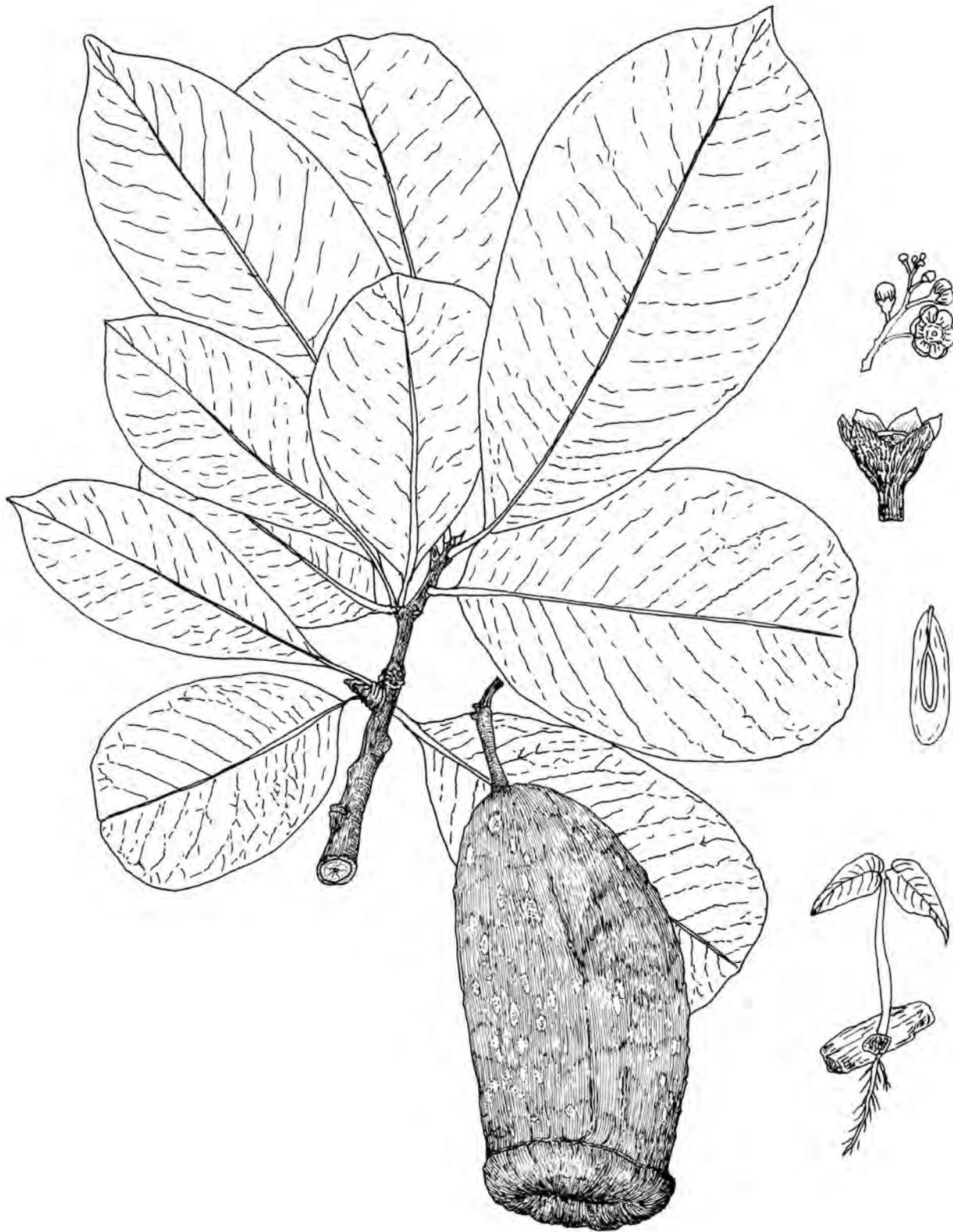
INFORMACION ADICIONAL

El nombre del género proviene del término antillano *couratari* (Aublet, 1775).

El cáliz de la flor tiene seis lóbulos anchos ovalados; la corola tiene seis pétalos anchos elípticos, de color rosado o morado pálido, palideciendo a blanco después de la antesis. El androecio tiene numerosos estambres. Es zigomorfo y altamente especializado. La fusión de filamentos y el grado de especialización producen un órgano complejo formado por un anillo estaminal, una lígula (área sin estambres colocada entre el anillo estaminal y la capucha) y una capucha; este órgano no es morfológicamente equivalente a un andróforo o androginóforo. La capucha es plana, el extremo proximal es anterífero. La capucha es fuertemente comprimida contra el disco estaminal, y el androceo de la flor se

considera cerrado (Mori *et al.*, 1990a; Prance y Mori, 1979; Tsou, 1994). Los óvulos son anátropos, bitégmicos, tenuinucelados, y tienen un funículo conspicuo. El saco embrionario es de tipo polygonum. La placentación es axilar y óvulos se desarrollan en la base del septo del ovario (el extremo proximal). El estilo es delgado y corto, con expansión anular hacia el extremo distal. El androecio es cerrado.

El pericarpio del fruto es grueso, fibroso, opaco y áspero; está constituido por tejidos de ovario, androecio y periantio. Externamente (exocarpio), se definen tres zonas por dos anillos de cicatrices. El anillo proximal que indica la posición del cáliz (posición del sépalo) se llama anillo calicino (zona calicinal o calicina). El anillo distal es la línea de abscisión opercular. Las zonas delineadas por los anillos son las infra calicina (banda basal), la supra calicina (banda interzonal), y el opérculo deciduo. La zona infra calicina se extiende desde la base del fruto al anillo calicino, e incluye la cicatriz del pedicelo; la zona supra calicina se extiende desde el anillo calicino al anillo de dehiscencia opercular. El opérculo tiene un columela interna con cuatro aristas. Las aristas son residuos de los septos del ovario.



Couratari guianensis Aubl.

Página en blanco

Crescentia cujete L.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A. C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Bignoniaceae

Sin sinónimos

Árbol de calabazas, ayale, cirrián, cuaotecomate, güiro, jícara, jícara, luch, morro, taparo, tecomate, totumo

Nativa de las regiones tropicales y subtropicales de América, el lugar de origen se desconoce porque la especie ha sido cultivada en la Península de Yucatán desde tiempos prehispánicos. Puede haber sido cultivada por más de 600 años. Actualmente, se le observa como un árbol de patios traseros en varios países. La especie crece en las islas del Caribe y desde México a través de Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica. Recientemente, el árbol se ha cultivado en las regiones tropicales del Viejo Mundo.

Es un árbol perenne de rápido crecimiento que puede alcanzar 10 m de altura y 25 cm de DN. El tronco corto es recto y la copa abierta consiste de ramas retorcidas, horizontales o ascendentes. Las hojas son simples, agrupadas en haces, obovadas o espatuladas; tienen un ápice obtuso y una base atenuada. El árbol crece en suelos arcillosos con drenaje deficiente, sometidos a frecuentes inundaciones. Crece en elevaciones desde el nivel del mar hasta 800 m, en áreas con una precipitación promedio anual entre 1300 y 1500 mm, y una temperatura media anual de 26 °C.

Se cultiva con frecuencia como árbol ornamental. Los frutos maduros, cuando están secos y limpios por dentro, se utilizan como envases para agua. Cuando los frutos secos y limpios se cortan por la mitad, tienen una variedad de usos domésticos, especialmente como envases para guardar sal y tortillas. Son valorados en la elaboración de artesanías e instrumentos musicales. La pulpa del fruto se utiliza como laxante, emoliente, expectorante y para bajar la fiebre. Las semillas frescas se muelen y se mezclan con agua para hacer una bebida refrescante. La bebida tiene un sabor dulce y agradable. La madera tiene una gravedad específica de 0.6 a 0.8. Es fuerte, flexible, moderadamente dura y pesada. Se utiliza para leña y construcción en áreas rurales y en la elaboración de mangos para herramientas agrícolas (Jarquin y Cervantes, 1980; Little *et al.*, 1967; Martínez, 1959; Niembro, 1986; Rico-Gray *et al.*, 1991).

Florece durante junio. Las flores son aisladas, blancas o de color crema, y a veces moradas con nervadura bardana y un olor fétido. El fruto es una cápsula globosa, esférica u ovoide-elíptica; de 8 a 20 cm de diámetro e indehiscente; con una cubierta dura y lisa, y abundante pulpa carnosa. Los frutos crecen y maduran lentamente, permaneciendo

en el árbol por 6 a 7 meses. Después, caen al suelo y se deterioran con el tiempo. Conforme los frutos maduran, el color cambia de verde a amarillo. Cuando están sobremaduros, su pericarpio se vuelve amarillo rojizo y su pulpa pierde humedad. Cada fruto contiene numerosas semillas (Gentry, 1982; Little *et al.*, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968). Las semillas son obovadas, con un ápice emarginado, lateralmente aplanadas, de 7.0 a 7.5 mm de largo, de 5.4 a 7.0 mm de ancho y de 1.0 a 2.0 mm de grosor. El tegumento es pardo oscuro, surcado con puntos, opaco y coriáceo.

Generalmente los frutos se recolectan cuando su color amarillo comienza a volverse amarillo rojizo. El tiempo de recolección se planifica durante la estación seca (diciembre hasta mayo), cuando los suelos no están inundados y los recolectores pueden llegar a los árboles. Dado que los árboles no son altos, no es necesario con frecuencia, subirse a los árboles para recolectar los frutos. Utilizar un palo con ganchos metálicos mientras están parados en el suelo facilita la recolección de los frutos. Dado que la cáscara del fruto es muy dura, se utiliza un martillo para romper el fruto y extraer las semillas. Cuando los frutos se utilizan para artesanías, la cáscara se rompe delicadamente utilizando un cuchillo afilado o un serrucho de mano o eléctrico. Los frutos no se remojan. La pulpa, conteniendo las semillas, se remoja por 1 hora para hidratar las semillas y facilitar su extracción. Las semillas se quitan a mano apretando la pulpa mientras se lava con agua fresca. El proceso facilita la liberación de las semillas, las cuales se recolectan en un colador. Luego, las semillas se lavan vigorosamente bajo un chorro de agua para eliminar las impurezas. En la última etapa las semillas se secan al sol por 1 hora o más, dependiendo de las condiciones de luz.

Las semillas germinan sin ningún problema de 10 a 15 días después de sembradas. *Crescentia cujete* se propaga fácilmente por semilla y estacas de tallo. Tiene un sistema radicular profundo y es muy resistente a sequías (Hoyos, 1979).

INFORMACION ADICIONAL

El nombre genérico de esta planta conmemora a Pietro de Crescenzi (1230-1321), un agricultor nacido en Bologna.

Especies C

El hilo es basal, se halla en una de las superficies laterales, es elíptico y a veces rodeado de un tejido funicular. El micropilo es indiscernible. El tegmen es pardo claro, membranoso, opaco y liso, y se adhiere firmemente al embrión. No hay endospermo. El embrión blanco o de color crema tiene un eje recto y es casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones tienen la misma forma que la semilla,

ligeramente emarginados en el ápice, enteros, extendidos, plano-convexos en corte transversal, carnosos e independientes unos de otros, con una base auriculada. La plúmula no es diferenciada. La radícula es globosa y parcialmente cubierta por los cotiledones (Niembro, 1982; 1983, 1989).



Crescentia cujete L.

Dalbergia retusa Hemsl.

W.A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Dalbergia hypoleuca Pittier [Journal of the Washington Academy of Sciences 12 (3):62. 1922];
Dalbergia lineata Pittier [Journal of the Washington Academy of Sciences 12 (3):63. 1922]; *Amerimnon retusum* (Hemsl.) Standl. [Journal of the Washington Academy of Sciences 13 (20):442. 1923];
Amerimnon lineatum (Pittier) Standl. (Journal of the Washington Academy of Sciences 13(20):442. 1923]

Cocobola, cocobolo, cocobolo prieto, funera, granadillo, nambar, palo negro (Chudnoff, 1984; Holdridge y Poveda, 1975)

Se distribuye en México y la región mesoamericana del Pacífico, desde Guatemala a Panamá (Berendsohn y Araniva de González, 1989; Chudnoff, 1984; Dwyer, 1965; Holdridge y Poveda, 1975; Janzen y Liesner, 1980). Es heliófita, una especie del subdosel que crece generalmente bien en áreas abiertas. La especie crece asociada con otras especies de árboles, entre ellos *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl., *Astronium graveolens* Jacq., *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl., *Sideroxylon capiri* (A. DC.) Pittier, y *Swietenia macrophylla* (Jiménez, 1993).

Es un árbol de tamaño pequeño a mediano que alcanza de 15 a 20m en altura y 40cm de DN. El tronco tiene crecimiento irregular (retorcido) y ramas a una altura baja. La copa es completamente abierta y tiene pocas ramas delgadas. La corteza es negrusca con fisuras y se exfolia en pequeñas placas (Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993). Las hojas son alternas, pecioladas e imparipinnadas, con 7 a 15 foliolos los cuales son alternados, oblongo y ovado-oblongos, de 2.5 a 12 cm de largo y de 2 a 3.5 cm de ancho. Son correosos y adaxialmente brillantes. La base de los foliolos es obtusa con ápice acuminado, emarginado, el margen es revoluto, la venación de las hojas es reticulada (Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Record y Hess, 1949). La especie crece en suelos con una variedad de pH, textura, drenaje y fertilidad. La fluctuación en elevación de *Dalbergia retusa* es de 50 a 300 m. El árbol se encuentra en tierras bajas o pendientes moderadas en bosques tropicales secos, con una precipitación anual menor a 2000 mm y una fluctuación en temperatura de 24 a 30°C.

La albura es blancuzca y claramente definida, variando en el grosor con la edad. Después de su exposición a la luz y al aire, el duramen usualmente se torna de un color rojo-anaranjado oscuro, con franjas negras o vetas. La textura de la madera es fina, con granos rectos o entrecruzados. El lustre varía de medio a alto. Cuando se le trabaja, la madera no tiene sabor, es ligeramente pungente y fragante. La madera es dura, pesada, fuerte y a veces quebradiza. La gravedad básica específica es de 0.80 a

0.98; la densidad de la madera secada al aire es de 750 a 1000 Kg/m³. La madera tiene excelentes propiedades de secado y no presenta grietas en la superficie o en los extremos. La contracción es usualmente baja, con baja o muy baja absorción de humedad. La madera es fácil de trabajar y el terminado es suave. Sin embargo, el acerrín puede causar dermatitis o alergias respiratorias (Allen y Allen, 1981; Chudnoff, 1984; Record y Hess, 1949). La madera exhibe un buen pulido natural debido a su contenido de aceite. La durabilidad natural es alta y la madera es resistente al ataque de los barrenadores marinos. La especie es una de las maderas más importantes en la producción de mangos para cuchillos, engravados, mango de herramientas, instrumentos musicales y científicos, cajas para joyas, ajedrez y otros objetos especializados (Allen y Allen, 1981; Chudnoff, 1984; Record y Hess, 1949).

La floración se da a los 4 o 5 años, de enero a mayo; sin embargo, otra floración se presenta en agosto y septiembre (Jiménez, 1993; Molina *et al.*, 1996). Las inflorescencias son en panículas axilares o terminales de 4 a 18 cm de largo, apareciendo antes o con las nuevas hojas. Las flores son zigomórficas, con bracteas pequeñas y caducas y pequeñas bractéolas las cuales son persistentes. El cáliz es campanulado, lobulado a una tercera parte de su longitud y ligeramente bilabiado; los cinco lóbulos son desiguales y agudos. La corola es blanca y glabra. El estandarte es emarginado y dentado, la quilla es oblonga, obtusa y fusionada distalmente. Los estambres están fusionados en un tubo simple con una ranura abierta distalmente, conspicuamente curvada distalmente y superados por el estilo.

El ovario es corto, estipitado, con uno o varios óvulos; el estilo es corto y distalmente curvo y el estigma es pequeño.

Los frutos maduros se observan de marzo a mayo. El fruto es una vaina larga y plana, de ovada a orbicular, estipitada, generalmente atenuada en la base, de 6 a 13 cm de largo y de 1.5 a 2.5 cm de ancho. Tiene alas reticulares circulares

Especies D

con exocarpo delgado, mesocarpo fibroso, y endocarpo cartáceo. El fruto es indeshicente, con una a cinco semillas oblongas, planas, lateralmente comprimida, de 1.4 a 2 cm de largo y 0.6 a 1.1 cm de ancho. La semilla es de 4 a 9 mm de largo y 4 a 6 mm de ancho, de color marrón oscura a pardo negruzca. Es ovoide, plana y la cubierta seminal es membranosa (Allen y Allen, 1981; De Lima, 1990; Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Van Roosmalen, 1985). La dispersión de los frutos es anemócora e hidrócora; ésta última se ha observado en bosques riparios y lacustres (De Lima, 1990).

Los frutos son recolectados de los árboles o del suelo, se colocan en el piso y se exponen a luz solar por 1 o 2 días durante 3 o 4 horas para secar el pericarpio y abrir la sámara. Las semillas se extraen manualmente y se limpian. El promedio de semillas es de 4,000 a 20,000/Kg.

El comportamiento de las semillas es ortodoxo. Las semillas se pueden almacenar entre 6 y 8% de contenido de humedad, en envases sellados a 5°C. Bajo estas condiciones las semillas permanecen viables por hasta 5 años, con un 60% de germinación. Las semillas pueden ser atacadas por *Ctenocolum salvini* (Bruchidae, Coleoptera); la larva se desarrolla en los frutos jóvenes y destruye el embrión. Los hongos *Alternaria* y *Aspergillus* también atacan las semillas.

Las semillas pueden sumergirse en agua corriente por entre 12 y 24 horas antes de ser sembradas. Las semillas que han sido almacenadas por algún tiempo deben de ser colocadas en agua caliente (60°C) por un minuto y luego transferidas a agua corriente a 20°C por 24 horas (Molina *et al.*, 1996). Las semillas frescas tienen de 80 a 90% de germinación. La germinación es epígea y las plántulas son fanerocotilares. La protrusión de la raíz inicia entre 5 y 8 días.

Las semillas son colocadas a una profundidad de 1cm en cajas de germinación llenas de arena. Luego se transfieren a bolsas de vivero. Las plantas deben de ser transferidas al campo entre 3 y 5 meses, cuando alcanzan de 25 a 30 cm de altura. Transplante temprano reduce el estrés y garantiza una recuperación rápida de la planta. Las plántulas jóvenes (de 1 a 5 semanas de edad) son sensibles a la sequía y exposición directa al sol. Se recomienda un podado de por lo menos 50% del follaje durante la etapa de vivero. Las plántulas aceptan bien el transplante, pero muestran una decoloración foliar temporal. Las hojas dañadas son remplazadas rápidamente por hojas nuevas (Molina *et al.*, 1996). Esta especie se planta a una distancia de 2 por 2 m (o 3 por 3 m). Debido a la alta tasa de ramificación la especie requiere ser podada para mantener la forma deseable. El podado de árboles jóvenes de 2 años ha producido buenos resultados. Árboles de diecisiete años pueden alcanzar 13 cm de DN y 8 m en altura (Molina *et al.*, 1996).

La regeneración natural de la especie es escasa; sin embargo, árboles jóvenes y juveniles de hasta 4m pueden ser encontrados en áreas periódicamente expuestas al fuego. Algunos de ellos sobreviven y continúan creciendo después del fuego.



1 cm

1 cm

1 cm

Dalbergia retusa Hemsl.

Página en blanco

Decussocarpus rospigliosii (Pilg.) De Laub.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Podocarpaceae

Nageia rospigliosii, *Podocarpus rospigliosii* Pilger, *Retrophyllum rospigliosii* (Pilg) C.N. Page

Pino, pino colombiano, pino de montaña, pino hayuelo, pino romerón

Crece naturalmente en los bosques húmedos de los Andes. La especie predomina en las siguientes zonas de vida: Pre-montañoso bosques húmedos (bh-PM), Bosques Pre-Montañosos muy húmedos (bmh-PM), Bosques Montañosos bajos húmedos (bh-MB), Bosques Bajos Montañosos muy húmedos (bmh-MB) y Bosques Montañosos Pluviales (bp-M).

Es un árbol de lento crecimiento, de 30m de altura y 40cm de DN. El tronco tiene corteza escamosa, y las ramificaciones comienzan a los 3m. La copa tiene forma oval y follaje verde pálido. Las hojas son de 1cm, opuestas con margen completo, aplanadas a lo largo de las ramas, con peciolo casi inexistente. El árbol se desarrolla mejor en terrenos ligeramente inclinados, en las tierras fértiles de las partes bajas de los ríos, mesetas y depresiones pequeñas. Crece en suelos húmedos, arcillosos, areno-arcillosos, profundos, relativamente fértiles con buen o bajo drenaje y pH ácido. Es una especie semi-heliófila que no crece en suelos cenagosos o condiciones edáficas de sequía extrema (Corporación de los Andes, 1974). Crece mejor a elevaciones entre 1500 y 3500 m, donde la temperatura promedio anual es entre 10 y 18 °C, y una precipitación anual entre 1500 y 2500 mm. El árbol necesita constante humedad y nubosidad.

Debido a que la madera es fácil de trabajar, se usa en muebles, triplay, molduras, paneles de madera prensada, cajas, gabinetes en general. También se usa para postes de tendido eléctrico, pulpa de papel y lápices.

Las flores son de color crema, de 1cm y los frutos son verdes, ovoides, de 3cm, con sólo una semilla. Las semillas se recolectan sólo del suelo. Durante la fructificación las semillas se encuentran en grandes cantidades debajo de los árboles padres. Semillas amarillas o semillas con testa completamente descompuesta tienen una mejor probabilidad de germinar. Las semillas se transportan en sacos o cajas grandes. Se limpian cuidadosamente con agua fría y los últimos remanentes de la testa pulposa se remueven completamente. El promedio de semillas es de 250 a 400 por Kg. Las semillas se almacenan en arena bajo condiciones frías.

Las semillas pueden ser plantadas directamente del suelo trillado; sin embargo, se recomienda remojarlas en agua a temperatura ambiente por 1 o 2 días. El porcentaje de pureza es de 99%. El porcentaje de germinación en el laboratorio varía de 50 a 60%. El periodo de germinación es de 20 a 30 días.

Las semillas pueden ser establecidas en cualquier época del año, aunque se recomienda plantar durante la estación lluviosa. Debido a que son grandes, las semillas pueden ser sembradas directamente en bolsas en hoyos pequeños, a 2cm de profundidad y en una densidad de 20 por 20 cm. Las semillas son atacadas por un barrenador cuando están en el suelo o en la tierra. La semilla se cubre con tierra fina, bien compactada, riego abundante y proporcionándole sombra por 6 meses. Los riegos deben realizarse tanto como se requiera, especialmente durante la estación seca. Cada 4 a 6 semanas el suelo es removido para mantener condiciones físicas apropiadas y eliminar la maleza (Lamprecht y Liscano, 1957). La extracción de las plantas en el vivero debe hacerse en dos etapas con un intervalo de 2 a 3 meses. Las plantas son estalecidas en el campo cuando alcanzan de 25 a 40 cm de altura.

La maleza en el sitio de siembra debe removerse para reducir competencia. Sin embargo, una limpieza completa puede causar crecimiento excesivo de malezas bajo el dosel, cubriendo el suelo como alfombra y sofocando la vegetación arbórea. Con sombra parcial, esta condición se elimina.

La distancia de plantación dependerá del uso futuro de los árboles. Para conservación de germoplasma, un espaciamiento semi-regular de 1 por 1 m entre plantas proveerá una reserva rica disponible en caso de emergencias. Para producir un bosque, una distancia entre 3 y 5 m puede ser ideal. Debido a que la especie se desarrolla lentamente durante los primeros meses y las plantas son más pequeñas, la vegetación herbácea debe de ser estrictamente controlada.

Página en blanco

Delonix regia (Bojer ex Hook.) Raf.

J. A. VOZZO

Estación Sureña de Investigación
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Poinciana regia Bojer

Acacia, árbol del fuego, árbol de fuego, clavellino, flamboyán, flamboyán colorado, flamboyán rojo, flamboyant, flamboyant-tree, flame tree, flor de fuego, flor de pavo, framboyán, giant, giant-tree, guacamaya, guacamayo, josefina, July-tree, malinche, poinciana, royal poinciana, tabuchin (Little y Wadsworth, 1964; Salas Estrada, 1993).

Es la especie más cosmopolita de las tres que integran el género. Nativa de Madagascar, actualmente crece en casi todos los países en lugares donde no se presentan heladas, y puede ser que sea el árbol ornamental más reconocido en el mundo (Menninger, 1962).

Es un árbol de tamaño pequeño a mediano, comunmente de 7 a 16 m de alto y hasta 60cm de DN (Little y Wadsworth, 1964). Sin embargo, el árbol campeón puertorriqueño (*D. regia*) es de 32 m de alto y 105cm de DN (Francis, 1994). Este árbol se reconoce fácilmente por sus prominentes contrafuertes y una copa aplanada poco decidua que crece a pleno sol. La especie crece mejor en suelos húmedos derivados de caliza, en donde es común y se reproduce bien; tolera suelos bien drenados y hasta un poco secos (Francis y Liogier, 1991).

La forma atractiva del árbol, sus flores brillantes y llamativas y la sombra que produce lo convierten en un árbol ornamental popular en los trópicos. Las flores predominantemente rojas (con formas cultivadas amarillas o anaranjadas), son usadas comúnmente como flores de corta vida. El árbol permanece con flores por varias semanas. Los árboles son plantados regularmente a lo largo de los caminos para servir como cercos vivos o para proveer sombra. La madera pardo-amarillenta es frágil, quebradiza y suave, con una gravedad específica de cerca de 0.3. Es una fuente pobre de madera. Esta especie es ampliamente producida para leña y la vaina es comestible (Little y Wadsworth, 1964; Menninger, 1962; Webb *et al.*, 1984).

Las flores aparecen después de la estación seca cuando el árbol está casi sin hojas. El cáliz de cinco puntas es peludo y nace en racimos de 15 a 25 cm de largo. Las flores son comúnmente rojas pero también pueden ser blancas, amarillas y naranjas o moteadas, y fluctúan entre 8 y 25 cm de largo. Las flores persisten durante la emergencia de las hojas, resultando en una copa que parece verde y plumosa, con flores coloridas y dominantes. Las vainas son duras, de 35 a 50 cm de largo, 6cm de ancho y 5mm de grosor. Estas cuelgan débilmente en los árboles durante el año. Después de 6 meses, las vainas maduras, de color

pardo oscuro a negro se abren a lo largo en dos partes (Little y Wadsworth, 1964).

Palos podadores se utilizan para colectar las vainas maduras. La vainas que se no se han abierto deben dejarse secar a pleno sol por un mes, luego se abren y se remueven las semillas que están unidas holgadamente en canales laterales. El número de semillas en Puerto Rico alcanzan un promedio de 4,500/Kg (Marrero, 1949); las de Colombia de sólo 2,000 a 3,000/Kg (Navarette, s.f.). Las semillas secas pueden almacenarse en envases abiertos o cerrados y no requieren refrigeración (Francis, 1994). Las semillas almacenadas por 12 meses a 26°C mostraron un 60% de germinación (Marrero, 1949). Webb *et al.*, (1984) reportaron viabilidad después ser almacenadas por 4 años.

Para la germinación se requiere una escarificación con agua caliente, ácido sulfúrico o abrasión. Millat-E-Mustafa (1989) recomienda 90°C por 10 segundos seguido de 24 horas de imbibición. Duarte (1974) considera que remojar las semillas en ácido sulfúrico concentrado durante 0.5 a 5 horas mejora la germinación, mientras que escarificación con un alambre caliente probó ser mejor para Sandiford (1988). Todos los reportes de tratamientos de escarificación indicaron resultados superiores comparados con los de control sin tratamiento. Las semillas germinadas 8 días después de recolectadas presentan un 76% de germinación después de 9 semanas.

Las plantas están listas para su establecimiento en campo después de un período de crecimiento en bolsas de polietileno durante la estación lluviosa, la cual dura de 3 a 4 meses. Árboles jóvenes para ser usados como especies ornamentales en macetas se mantienen hasta los 2m y se embalan en arpilleras. Árboles maduros florecen y fructifican entre 3 y 5 años en sitios buenos (Francis, 1994). Tiene un sistema de raíces poco profundo pero extenso, lo que es una limitante cuando se seleccionan los sitios de plantación. Los árboles son susceptibles a termitas, barrenadores del tallo y pudrición de la raíz (Webb *et al.*, 1984).

Delonix regia (Bojer ex Hook.) Raf.

Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Araliaceae

Sin sinónimos

Angélica, banco, bois négresse, galipee, lengua de vaca, mano de danta, mano de león, mano de oso, palo cucharo, palo de burro, palo de pollo, pingüico, quesito, ramón de costa, vaquero

Nativo de América. Se distribuye desde México, Centroamérica hasta el norte de América del Sur y las Indias Occidentales. Forma parte de los bosques tropicales secos, húmedos y subhúmedos, como parte de la vegetación secundaria.

Árbol perenne de rápido crecimiento, que alcanza hasta 30m de altura y 75cm de DN. Tiene un tronco recto y acanalado, una copa irregular formada por ramas copiosas y erguidas. Las hojas son simples y arregladas en espirales. Cuando éstas son jóvenes, son trilobuladas o con un lóbulo en un lado; en edad adulta son ovadas a completamente ovadas, oblongas-elípticas, elípticas u ovadas-elípticas, de 5 a 26 cm de largo y de 3 a 13 cm de ancho. En la península de Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos con rocas expuestas, formando parte del bosque tropical. Las regiones donde se encuentra, tienen una temperatura media anual de 26°C, con temperaturas máximas de 36.7°C y mínimas de 14.9°C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo y las mínimas, a diciembre y enero. El promedio de precipitación es aproximadamente de 1288 mm, variando entre 900 y 1800 mm. El árbol crece naturalmente a elevaciones entre el nivel del mar y 1700m.

Dado que la madera es blanca o amarillenta, fuerte y flexible, se usa localmente para leña, construcciones rurales y carpintería. La gravedad específica de la madera es de 0.40. En años recientes, la especie ha tenido una gran demanda para la manufactura de aglomerados, triplay, abate lenguas, palillos, cerillos y pulpa para papel. Se ha plantado para proveer sombra en plantaciones de café, en praderas y para requerimientos agroforestales. Las flores producen miel y el té obtenido de la infusión de sus hojas se ha usado como un remedio en la medicina tradicional (Aguilar, 1966; Cabrera *et al.*, 1982; Chudnoff, 1979; Escalante, 1986; Little *et al.*, 1967; Miranda, 1976).

Debido a su extensa distribución geográfica, la especie florece a diferente tiempo, especialmente de mayo a agosto (Sosa, 1979). El árbol comienza a producir flores y frutos entre los 4 y 5 años de edad. En el sureste de México el árbol florece precoz y abundantemente durante julio a septiembre, y los frutos maduran en diciembre (Juárez *et al.*, 1989). Las flores son de color crema o

amarillo-verdoso, fragantes y arregladas en racimos de umbelas. Los frutos abundantes son drupáceas, globosas, de 4 a 8 mm de largo, ligeramente aplanadas, pulposas y resinosas. Cuando maduran cambian de púrpura a rojo-púrpura y negro. Cada fruto contiene entre 5 y 7 pirenos monospermiados (Cabrera *et al.*, 1982; Holdridge y Poveda, 1975, Little *et al.*, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Sosa, 1979). Las semillas están dentro de pirenos, lo cual constituye la unidad de dispersión y propagación sexual de la planta. Los pirenos son plano-convexos, aplanados lateralmente, triangulares en corte seccional, crustáceos, pardos, indehiscentes, suaves, de 5 a 6 mm de largo. Las semillas son subovoides triangulares y lateralmente aplanadas, similar a los gajos de las naranjas.

Los frutos maduros se recolectan escalando los árboles y usando palos con ganchos de metal para removerlos. La pulpa se quita de los frutos a mano dentro de un recipiente con agua. Las impurezas que flotan se recogen con un tamiz. Los pirenos buenos se hunden y posteriormente son secados al sol en áreas bien ventiladas por 1 a 2 horas, dependiendo de las condiciones de luz. Alcanzan un promedio de 25,682/Kg (Patiño y Villagómez, 1976). Las semillas en los pirenos permanecen viables por cerca de 15 meses cuando se almacenan a condiciones ambientales (24 a 30 °C). Con tiempos de almacenamiento más largos, la viabilidad disminuye rápidamente (Vega *et al.*, 1981).

La germinación de las semillas es fanerocotilar. En condiciones de humedad, las semillas frescas germinan en un 70% sin pretratamiento. Una muestra heterogénea de semillas germina aproximadamente en 18 días (Vega *et al.*, 1981). Las plantas se propagan por semillas.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es pequeño y subbasal. El micrópilo es indiscernible. La cubierta seminal es membranosa y está firmemente unida al pireno. El endospermo es abundante, pulposo, entero y translúcido. El embrión tiene un eje recto y pequeño, simétrico, blanco y cerca del hilo. Hay dos cotiledones ovados u oblongos. La plúmula no está diferenciada. La radícula es superior y dirigida hacia el hilo (Marchal, 1967; Smith, 1944; Sosa, 1979; Standley y Williams, 1966).

Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch.

Diphysa americana (Mill.) M. Sousa

E. M. FLORES Y W. A. MARÍN

Academia Nacional de Ciencias, Costa Rica y Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica
Costa Rica

Familia: Fabaceae

Colutea americana Mill. (The Gardeners Dictionary, eighth edition, Colutea 5; 1768); *Diphysa robinoides* Benth. (Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn 1853:11;1853)

Achivare, arate, bolsa de gato, carate, cascabelillo, cuachepil, guachipelí, guachipelín, guiloche, huachipilín, huiloche, macano, macano amarillo, naguapate, negrito, palo amarillo, palo santo, retama, retama de cerro, sikró, singrá, stutzizuk, susuk, tsikrá, tsutsuc, urxk, vivaseca, wild ruda, xbabalché, xsusuc, (Record y Hess, 1949)

Es una especie americana que se extiende de México a Panamá.

Es un árbol de lento crecimiento, deciduo, que alcanza de 6 a 20 m de altura y entre 30 y 50 cm de DN. La copa es extendida, abierta e irregular. El tronco es raramente recto, acanalado basalmente y ramificado; los folíolos jóvenes son verde-grisáceos, con numerosas elevaciones, verrugosas con lenticelas longitudinales. La corteza es pardo o pardo-grisácea, con fisuras y áspera; la corteza interna es fina, blancuzca o amarillenta y exuda un mucílago no pegajoso (Holdridge y Poveda, 1975; Salas, 1993). Las hojas son compuestas, alternadas, imparipinnadas, con 11 a 21 folíolos membranosos, peciolados, oblongos a ovales y glabros; son enteras y eglandulares, brillantes adaxialmente y opacas, casi verde-grisáceas abaxialmente y tiene estípulas pequeñas (Allen y Allen, 1981; Holdridge y Poveda, 1975). La especie crece bien en terrenos bien drenados y fértiles al igual que en áreas periódicamente inundadas, con suelos arcillosos. La especie es común en tierras bajas o laderas moderadas en bosques secos tropicales, a elevaciones entre 5 y 800 m (Salas, 1993). La precipitación anual es menor a los 2500 mm y la temperatura varía entre 24 y 32 °C.

El duramen tiene un aspecto ceroso o aceitoso; es amarillo-verdoso y con el secado se torna olivo o amarillo-pardo; la albura es amarillenta. La madera seca es inolora e insabora. Es muy dura y pesada (gravedad específica básica de 0.62 a 0.72), resistente y fuerte, con textura media, lustre de bajo a medio y grano irregular (Record y Hess, 1949). Las propiedades de trabajabilidad son moderadamente buenas; el terminado de la madera es liso y el pulido es bueno. La madera mantiene su forma y tiene una excelente durabilidad natural (Record y Hess, 1949). Las propiedades de la madera son parecidas a la del algarrobo negro (*Robinia pseudoacacia* L.) y se puede usar con los mismos propósitos; carpintería general, construcción general, pisos, muebles, cercado, postes, durmientes de ferrocarril, estacas, partes de maquinarias, mercancía de madera, cajas, cajones, molinos, clavos de madera y equipo en minas (Allen y Allen, 1981; Record y

Hess, 1949). En Costa Rica, la madera se usa extensamente para esculturas de madera. En varios países se usa como combustible (Mabberley, 1997). El árbol es usado comúnmente como ornamental en parques y a los lados de las calzadas. La madera produce un tinte amarillo (Allen y Allen, 1981; Holdridge y Poveda, 1975).

La floración se da primariamente en la estación seca, de noviembre a febrero. En algunos años una floración menor puede ser observada durante la estación lluviosa. Las flores son vistosas y congestionadas en racimos axilares dispersos. El cáliz es verde, campanulado, pentálobulado, abrazado por dos bractéolas caducas y turbinado en la base (Allen y Allen, 1981). Los lóbulos del cáliz son desiguales: el par superior es disperso y los tres inferiores son estrechos, el central regularmente es largo. La corola es comúnmente papilionácea. Los pétalos son de color amarillo fuerte y desiguales; el estandarte es orbicular, reflejo y dentado; las alas son oblongas, curvas y los pétalos de la quilla son lunados (Allen y Allen, 1981). El androceo tiene 10 estambres diadelfos. El gineceo es monocarpelar y espitado; el ovario es oblongo y aplanado, con muchos óvulos. El estilo es curvado y glabro y el estigma es pequeño (Allen y Allen, 1981). Los frutos se producen de diciembre a mayo. La dispersión de los frutos es anemócora. Los frutos son vainas indeshicentes, sin tallos, aplanadas, ligeras, pardo pálidas. El epicarpo es parecido al papel y se expande lateralmente formando cámaras de aire (vejigas) entre semillas sucesivas.

Los frutos son recolectados del árbol en marzo y abril y las semillas deben de ser extraídas a mano. Las semillas son reniformes, pardo claras o blancuzcas, y alcanzan un promedio de 1,600 a 1650 semillas/Kg (Brenes, 1994). Son ortodoxas y se pueden almacenar por 6 meses a temperatura ambiente en lugares secos y aireados. Las semillas pequeñas, dañadas o mal formadas deben desecharse.

Las semillas no requieren pretratamiento. La protusión de la raíz ocurre entre 8 y 10 días después de sembradas y el

Especies D

porcentaje de germinación es de 80 a 86%. La germinación es epígea y las plántulas son fanerocotilares.

Las semillas pueden ser sembradas en camas en invernaderos o directamente en bolsas plásticas llenas con tierra y arena. En plantaciones experimentales o plantaciones mixtas, plantas de 6 meses se establecen a una densidad de 3 por 3 m. La supervivencia es excelente pero el crecimiento es lento (Brenes, 1994). Las ramificaciones deben de ser corregidas y el podado es recomendado para plantas juveniles de 2 a 3 años.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El nombre *Diphysa* (dos vejigas) se refiere al par de cámaras infladas características a ambos lados del epicarpo de la vaina. El nombre se deriva del griego di (dos) y physa (vejiga) (Allen y Allen, 1981).

La expansión del pericarpio ocurre a ambos lados, entre la sutura dorsal y ventral. En las vainas maduras se encuentran suturas a lo largo del centro del lado plano; internamente una columna central a la cual se unen las semillas y la sutura. Las cámaras se forman en el aerénquima del mesocarpo. Semillas sucesivas son separadas por una septa pequeña, la cual interrumpe las cámaras de aire laterales (vejigas).

1 cm

Diphysa americana (Mill.) M. Sousa

Diphysa robinoides Benth

NADIA NAVARRETE-TINDALL

Laboratorio de Ciencias Forestales, Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Los Estados Unidos de América (Departamento de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México)

Familia: Fabaceae

Diphysa americana (Mill.) M. Sousa (Montero Mata, 1995)

Guachepilí, guachepilín, guachipilín, palo amarillo (Montero Mata, 1995; Witsberger *et al.*, 1982)

Se distribuye desde el sur de México a Panamá y Venezuela (Witsberger *et al.*, 1982).

Es un árbol decíduo de 6 a 22 m de altura y 30 a 50 cm de DN. Usualmente con un tallo doble. Éste árbol tiene una copa escasa e irregular y corteza con profundas ranuras verticales. Las hojas son alternadas, impares, compuestas pinnadas entre 3 y 15 cm de largo. Las hojas tienen de 5 a 27 foliolos suaves con ápices redondeados y un olor intenso cuando se estrujan. En Guatemala, la especie crece desde el nivel del mar hasta los 2500m en diversos suelos y climas.

La madera se usa para leña (Guzmán, 1980) con una gravedad específica de 0.965 y alta propiedad calorífica (18,810 Kj/Kg) (Montero Mata, 1995). Es un árbol ornamental atractivo con flores amarillas brillantes. El duramen produce un tinte amarillo. En algunos países centroamericanos el árbol se usa como poste de cercas vivas o como barrera rompevientos. En Nicaragua, la especie es establecida en plantaciones de café para sombra y madera (Natural Resources Defense Council, 1996). La corteza se usa para remedios caseros (González Ayala, 1994), especialmente para tratar enfermedades gastrointestinales (Caceres *et al.*, 1990). El follaje es una buena fuente de abono verde y después de que se poda emerge fácilmente (Montero Mata, 1995). El ganado y los conejos se alimentan de las hojas jóvenes de árboles adultos. Finalmente, la especie es un árbol fijador de nitrógeno (Allen y Allen, 1981; Halliday, 1984; Navarrete-Tindall *et al.*, 1996) el cual puede ser usado en sistemas agroforestales.

Florece en noviembre y fructifica desde diciembre hasta mayo (Witsberger *et al.*, 1982). Las flores son amarillas, de 1.5 cm de largo y 1cm de ancho naciendo en racimos de 4 a 7 cm de largo (Witsberger *et al.*, 1982). Las frutas indehiscentes son en forma de vainas infladas y oblongas, formando dos vejigas en cada lado de la vaina, hasta con 6 semillas.

Las frutas maduras se recolectan del suelo después de que caen o directamente de los árboles. Las semillas se extraen manualmente de las vainas y se almacenan en lugares secos y fríos (5°C). Las semillas alcanzan un promedio de 50,000/Kg, pero de 20 a 30% de su peso

puede ser de semillas quebradas. La germinación es alta, de 91 a 98%, sin necesidad de tratamientos de escarificación (Montero Mata, 1995; Navarrete-Tindall *et al.*, 1996).

En la producción en viveros, se establecen dos semillas en contenedores de plástico o bolsas de polietileno negro en lugares soleados, se entresacan para dejar una sola plántula y se riegan diariamente. Las plántulas crecen rápido en temperaturas de 20 a 30°C, especialmente cuando está presente en el suelo la bacteria rizobial. Las plantas de 6 meses de edad tienen en promedio una altura de 74cm y 1.4cm de diámetro en el cuello de la raíz, a los 4 meses después de que fueron establecidas en campo (Navarrete-Tindall y Van Sambeek, no publicado). *Diphysa robinoides* se puede propagar vegetativamente.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Estudios futuros de ésta especie deberán incluir aspectos de progenie y podado para producir individuos con menos ramificaciones, para la producción de madera. Estudios en el desarrollo de las raíces ayudarán a determinar el potencial de éste árbol como ornamental en áreas urbanas.

Página en blanco

Dipterocarpus turbinatus Gaertn.

M. K. HOSSAIN Y T. K. NATH

Instituto de Ciencias Forestales y Ambientales
Universidad de Chittagong, Bangladesh

Familia: Dipterocarpaceae

Dipterocarpus laevis Buch. Ham., *Dipterocarpus jourdainii* Pierre., *Dipterocarpus turbinatus* Dyer

Garjan, gurjan, gurjank uroisal, kaligarjan, kanyin, kanyin wettaung, kanyinni, kherjong, kur oil, kural sal, shweta garjan, tekigurjan, telya garjan, tikya gurjan, tilia gurjan, toligarjan (Brandis, 1906; Das, 1980; Gamble, 1922; Joshi, 1980; Regional Office for the Asia and the Pacific, 1985; Troup, 1921)

Se encuentra generalmente en los bosques tropicales semiperennes, tropicales húmedos perennes y tropicales húmedos deciduos de Bangladesh, Myanmar, India y la Península Malaya (Champion, 1936). De las 80 especies del género que crecen primariamente en la región indomalaya (Joshi, 1980), cuatro crecen en los bosques montañosos en Bangladesh (Das, 1980). En Bangladesh, la especie está distribuida en bosques tropicales húmedos perennes y bosques tropicales húmedos semi perennes de Chittagong, los pasajes en las colinas de Chittagong, Cox's Bazar y Sylhet (Champion, 1936; Das, 1980) en asociación con *D. gracilis* Blume, *Chukrassia tabularis* A. Juss, *Hopea odorata*, Roxb., *Salmalia insignis* Schott y Endl., etc. En Myanmar, la especie tiene comparativamente una gran distribución en los bosques tropicales semiperennes y en los bosques tropicales húmedos deciduos (Champion, 1936) en asociación con *D. alatus*, *Mangifera* spp., *Syzygium* spp., *Lagerstroemia* spp., *Amoora* spp., *Sterculia alata*, *Garcinia* spp., *Hopea odorata*, *Artocarpus chaplasha*, *Artocarpus lakoocha* y otros, comúnmente con una vegetación en el dosel inferior de varios tipos de palmas y cañas (Troup, 1921). En la India éste árbol se encuentra principalmente en el bosque tropical perenne de Cochar, en los bosques tropicales semiperennes Cachar, en los bosques tropicales perennes de Andaman y en los bosques semiperennes de Andaman (Champion y Seth, 1968). En Andaman, *D. turbinatus* se encuentra en asociación con otros dipterocarpos, incluyendo *D. griffithii* Miq., *D. alatusi* Roxb. y G. Don, y *Hopea odorata* con *Artocarpus chaplasha* Roxb., *A. gomeziana* Wall., *Calophyllum spectabile* Willd., *Terminalia bialata* F. Villar y otros árboles; y con un denso crecimiento en el dosel inferior de cañas, enredaderas y bambús (Troup, 1921). En Tripura, la especie se presenta esporádicamente, mezclada con *Shorea robusta* Gaertn. o especies perennes diversas y deciduas, y a veces en pequeños grupos puros (Joshi, 1980).

Es un árbol perenne de lento crecimiento, dominante que alcanza 50m de altura y 159cm de DN con un fuste cilíndrico, limpio y copa elevada. La especie crece en suelos que varían desde arcillosos, arcillo-limosos en suelos nivelados, hasta arenosos o areno-limosos o arena gruesa en colinas. El pH puede variar de 4.9 a 5.8. La

especie crece primeramente en las provincias norte y este entre los 15.2 y 457.2 m. En su hábitat natural de ésta especie la temperatura varía de 15.6 a 40.6 °C y la precipitación anual de 1520 a 5080 mm.

Es básicamente un árbol maderable con una gravedad específica de 0.655. La albura es grisácea o pardo-blancuzca; el duramen es rojo-pardo con líneas pardas tangenciales (canales de resina), a intervalos regulares y relativamente cercanos, un grano regularmente derecho o a veces entrelazado y una textura gruesa y pareja (Regional office for the Asia and The Pacific, 1985). La madera es moderadamente fácil de secar al aire, pero su secado es relativamente lento. Para acelerar el proceso de secado, la madera se seca al aire parcialmente y luego se seca en estufa. La madera no es muy durable bajo condiciones expuestas, y con mayor durabilidad bajo condiciones cubiertas o cuando se trata con sustancias preservativas. Es fácil de aserrar, trabajar y acepta buen pulido, pero requiere relleno (Chowdhury y Ghosh, 1958; Gottwald y Parameswaran, 1966; Pearson y Brown, 1932). La madera produce un triplay de grado comercial popular. También se usa para vigas y entablados. En Bangladesh, la madera se usa principalmente para durmientes de ferrocarril y construcción de botes (Das, 1980). En Myanmar, es popular para canoas (Gamble, 1922). Después del tratamiento con preservativos, los postes se consideran aceptables para líneas de transmisión (Joshi, 1980). La oleoresina del árbol (aceite de garjan procesado) se aplica externamente para tratar úlceras, culebrilla y otras infecciones cutáneas. También se usa para estimular superficies mucosas y como diurético (Kirtikar y Basu, 1918; Martindale, 1958).

Las flores aparecen desde enero hasta marzo y ocasionalmente en abril. Son de 3 a 3.5 cm de largo, blancas con rosado y emergen en racimos florales de las axilas de hojas caídas. La fructificación se da en mayo y junio. Los frutos tienen un diámetro de 2.0 a 2.8 cm y una longitud de 2.8 a 3.5 cm, y pueden ser reconocidos fácilmente porque dos de los cinco lóbulos del cáliz están alargados en forma de alas (Gamble, 1922; Troup, 1921). Las frutas maduras caen desde mediados de mayo hasta mediados de junio. Las semillas son higroscópicas,

Especies D

esponjosas, gruesas, en forma de domo y tienen parte del pericarpio localizado justo encima del embrión (Banik, 1980).

La altura del árbol generalmente disuade la recolección manual. Antes de la recolección, el suelo debe de ser limpiado y todas las semillas removidas. Las semillas se recolectan diariamente cuando caen para reducir el ataque de insectos. En Bangladesh, las semillas deben de ser recolectadas entre la última semana de mayo y la primera de junio, y deben ser sembradas dentro de los 10 días posteriores a su recolección (Haque *et al.*, 1984), dado que no son buenas para largos periodos de almacenamiento. El promedio de semillas es de 154/Kg (Chowdhury, 1975; Joshi, 1980).

Las semillas no requieren pretratamiento. La germinación de las semillas es hipógea. El tiempo y la posición de siembran determinan el éxito de la germinación. Plántulas rectas y una germinación del 82.2% resultaron entre 3 y 10 días cuando las semillas se sembraron en posición horizontal, enterradas a la mitad (Banik, 1980). Alta supervivencia en el campo se obtienen cuando las plántulas se producen en envases, tales como bolsas de polietileno.

Dipterocarpus turbinatus se ha cultivado en viveros y plantado en áreas de restauración. Si existe suficiente semilla se recomienda la siembra en línea. El sombreado es innecesario en viveros. Las plántulas de 15cm de altura con una bola de tierra se plantan en las áreas para regeneración durante la estación lluviosa. Para obtener una tasa satisfactoria de supervivencia, las plantas deben ser establecidas en campo inmediatamente después de que fueron extraídas de las camas de crecimiento del vivero. También se propaga por dispersión aérea (Rashid y Serajuddoula, 1984) y propagación clonal (Smits, 1993; Zabala, 1994). Debido a que la especie es extremadamente sensible al fuego, debe considerarse una protección adecuada contra incendios (Blanford, 1915; Homfray, 1935). Algunas larvas, principalmente del orden *Lepidoptera*, atacan las semillas y frutos de *D. turbinatus* (Joshi, 1980).



2 cm

Dipterocarpus turbinatus Gaertn.

Página en blanco

Dipteryx panamensis (Pittier) Record y Mell

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología
Universidad de Costa Rica

Familia: Fabaceae

Coumarouna panamensis Pitt., *Dipteryx oleiforma* Benth., *Oleiocarpon panamensis* (Pittier) Dwyer

Almendra, almendra amarillo, almendra de montaña, almendrón, eboe, tonka bean tree

Endémica de Costa Rica, Panamá y Colombia y crece primariamente en las tierras bajas de las planicies del Atlántico.

Es un árbol de lento crecimiento que alcanza de 15 a 50 m en altura y de 1 a 1.6 m de DN. El árbol tiene un tronco con raíces basales amplias pero sin contrafuertes, corteza suave roja-pardosa con lenticelas verticales, ramas ascendentes y copa semiesférica. Las hojas son alternadas, estipuladas, pinnadas, con 10 a 20 folíolos estipulados, opuestos o subopuestos alternadamente. El último del par de folíolos o último folíolo está en dirección acropétala y localizado entre 3 y 6 cm de la punta del raquis. Los folíolos son ovados, asimétricos, ligeramente sinuados con margen entero, ápice acuminado, base oblicua; los folíolos proximales tienden a ser más pequeños. Las dos superficies de las hojas son casi glabras.

Es un árbol emergente, abundante en bosques tropicales húmedos y muy húmedos donde la temperatura anual varía entre 24 y 30°C y la precipitación anual es de 3500 a 5500 mm. La especie crece en planicies muy húmedas, en suelos aluviales o arenosos y algunas veces en suelos ácidos y arcillosos, a elevaciones entre 20 y 1300 m.

La madera tiene una gravedad específica de 0.83 a 1.09 y se considera extremadamente pesada. La transición entre la albura y el duramen es fina y difícil de detectar. En condición verde la albura es blancuzca y el duramen es amarillo; en condición seca, la albura es pardo-amarillenta y el duramen es amarillo-rojizo. Los anillos de crecimiento no están bien definidos; la madera tiene granos fuertemente entrecruzados y una textura media, cerosa y poros visibles. Los rayos, vasos y fibras contienen abundancia de materiales resinosos de color blanco, rosa o amarillento. La madera es densa, dura, muy durable, de textura media y alto grado en resistencia mecánica. Se seca bien y sin defectos, pero es difícil de aserrar y cortar debido a su peso, densidad y contenido de depósito de cristales. Es difícil de impregnar con preservativos. La madera puede ser usada para pisos industriales, puentes, durmientes, construcción marina en aguas infectadas con perforadores marinos, botes, yuntas, artesanía, artículos deportivos, trampolines o palancas, maquinaria industrial y mangos para implementos agrícolas. En Costa Rica, la

madera es usada para chapa. Las semillas tostadas se consumen en algunas zonas de Panamá (Standley, 1937). Como uno de los árboles más hermosos en el bosque, tiene un gran potencial como árbol ornamental.

El período de floración depende del comienzo de la estación lluviosa y varía entre regiones (Arnáez y Moreira, 1995). Las flores son hermafroditas, zigomórficas, gamosépala, tubulares y pubescentes glandulares. Las flores son rosadas y se agrupan en panículas terminales o laterales, de 30 a 50 cm de largo y con numerosos ejes secundarios. Los árboles comienzan a florecer y formar frutos cuando tienen entre 11 y 12 años. Los frutos se desarrollan en 4 meses, usualmente durante la estación seca. Los frutos son vainas de 6 a 8 cm de largo, de 4 a 5 cm de ancho y de 2 a 3 cm de grosor. Las semillas son cotileospermas y corresponden al tipo con sobrecrecimiento. Las semillas, limitadas en tamaño por las vainas, varían entre 4.5 y 6 cm de largo y de 3 a 3.5 cm de ancho y de 1 a 1.6 cm de grosor.

Los frutos se recogen del suelo y aproximadamente el 10% se desarrollan bien pero no tienen semillas. Los frutos que se recolectan del suelo usualmente tienen cicatrices en el exocarpo causadas por insectos que ovipositan en el fruto inmaduro. *Lepiota* aff. *procera mycelia* se adhiere a la superficie interna del exocarpo y los filamentos micelares del mismo hongo, se encuentran presentes en el mesocarpo carnoso. Los esporocarpos dorados de *Lycogala* y los esporocarpos negros de *Darcula filum* al igual que larvas de varios insectos infectan el fruto.

Las semillas frescas promedian entre 55 y 60 por Kg; semillas secas (38% de humedad) alcanzan 300 por Kg (Muller, 1995). La viabilidad de las semillas es generalmente restringida a un período de 9 a 10 días (Flores y Sánchez, 1992). A pesar de que las semillas son recalcitrantes, éstas pueden soportar cierto nivel de sequedad (Muller, 1995). Los frutos secos se pueden almacenar en aserrín húmedo por lo menos 3 meses y algunas semillas germinan después de este período.

Sin pretratamiento, la germinación se da entre 12 y 20 días con un 80 a 90% (Rodríguez, 1996a). Los frutos pueden ser colocados en bancos de germinación o en arena con los pedúnculos hacia arriba, teniendo en cuenta que deben

Especies D

ser cubiertas medianamente por el sustrato. A veces las frutas se plantan directamente en bolsas plásticas. Después de 3 a 4 meses en el vivero, las plantas pueden ser establecidas en campo. Cuando se usan pseudo cortes

para la reproducción, éstos deben permanecer en el vivero por lo menos 6 meses. Una vez que las plántulas o los pseudo cortes se plantan en campo, deben de ser regados periódicamente.

1 cm

1 cm

1 cm

1 cm

1 cm

Dipteryx panamensis (Pittier) Record y Mell

Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Algarrobo de orejas, árbol de las orejas, caro, costa-mahogany, dormilón, earpod tree, flamboyán extranjero, guancaste, guanacastle, jenízaro, juana, nacaste, nacastle, oreja, oreja de mono, orejón, parota, pich, picho

Nativo de las regiones tropicales de América, está distribuido naturalmente desde el centro de México, a través de Centroamérica, hasta la parte norte de Sudamérica. La especie ha sido introducida y naturalizada en las islas del Caribe, Cuba, Puerto Rico y Haití (Little *et al.*, 1988; Standley y Steyermark, 1946a).

Es un árbol decíduo y sin espinas que puede alcanzar 30 m de altura y 3.5 m de DN. El tronco es corto y recto con pequeños espolones en la base. La corteza tiene numerosas lenticelas. Las ramas gruesas ascendentes producen una copa amplia extendida y hemisférica. Las hojas son bipinadas y miden de 15 a 40 cm de largo, con hojuelas lineales-oblongas, de 8 a 15 mm de largo. Crece en suelos alcalinos, calcáreos, arenosos y arcillosos. Crece en elevaciones desde el nivel del mar hasta 900 m. La especie prospera donde la temperatura promedio anual fluctúa entre 23 y 28 °C, y la precipitación promedio anual fluctúa entre 750 y 2000 mm. El árbol necesita una estación seca que dure de 1 a 6 meses.

Es un árbol con usos múltiples. Se siembra en praderas como un árbol para sombra y como una fuente de forraje para ganado. En Centroamérica, el árbol se utiliza para sombra en las plantaciones de café y para enriquecer el suelo. También se planta como árbol ornamental y para sombra en los bordes de caminos, parques y jardines. Los frutos, las semillas inmaduras hervidas y semillas maduras tostadas son comestibles. Las semillas molidas proporcionan una harina que contiene hasta 35% de proteína. Los frutos maduros y la corteza contienen taninos y se utilizan para curtir pieles. La gravedad específica de la madera fluctúa entre 0.34 y 0.6. La madera es fácil de trabajar utilizando herramientas de mano. Sus usos incluyen muebles y armarios, chapas, construcción, paneles, canoas, postes, leña y carbón. Debido a que es resistente a la humedad, la madera se usa en la construcción de barcos. Una infusión de la corteza se utiliza para bajar la fiebre. La goma que exuda del tronco tiene propiedades similares a las de la goma arábiga (Francis, 1988; National Academy of Sciences, 1979; Niembro, 1986).

Las flores son blancas y dispuestas en capítulos. El árbol florece desde febrero hasta abril. A los frutos les toma 3

meses madurar. Los frutos maduros pueden reconocerse por el cambio de color en el pericarpo, de verde a pardo oscuro y por el ruido que hacen las semillas cuando se sacuden los frutos. Las vainas son curvas o torcidas, aplanadas lateralmente, de color pardo oscuro, brillosas, indehiscentes, leñosas, que a veces forman un círculo de 7 a 12 cm de diámetro. Cada fruto contiene de 8 a 16 semillas (Holdridge y Poveda, 1975; Little *et al.*, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968; Standley y Steyermark, 1946a). Un árbol puede producir varios kilogramos de semilla. Las semillas son ovaladas, aplanadas lateralmente, de 14.5 a 17.5 mm de largo, de 7.8 a 11.2 mm de ancho y de 6.2 a 7.2 mm de grosor. El tegumento es rojo-pardo, liso, opaco, cartáceo, muy duro y marcado en una de sus superficies laterales por un pleurograma cerrado o línea fisural que sigue el contorno de la semilla. Adentro del halo pardo claro del pleurograma, el color del tegumento cambia a un pardo oscuro.

Los frutos son comunmente recolectados del suelo o de los árboles, desde mayo hasta julio. Se usan palos con ganchos metálicos para remover los frutos de los árboles. Debido a que los frutos son indehiscentes, éstos deben romperse a mano o macerarse. Los frutos se muelen en morteros de madera durante el primer paso para extraer las semillas. Las semillas son grandes y pueden separarse fácilmente de forma manual. Las pequeñas impurezas se quitan con tamices o utilizando un ventilador de columna vertical. En promedio hay de 1,100 a 1,170 semillas/kg (Francis, 1988; Patiño y Villagómez, 1976; Vega *et al.*, 1981).

Sin impurezas, las semillas se almacenan en envases de plástico a temperatura ambiente, donde pueden conservar su viabilidad por un período de 13 meses (Vega *et al.*, 1981). Almacenadas en envases herméticamente cerrados en cámaras frías, a una temperatura de 5°C y un contenido de humedad de 6 a 8%, la viabilidad se mantiene hasta por 11 años, con una germinación del 80% (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1997c).

Las semillas tienen tegumentos muy duros, y tienen latencia mecánica. El adelgazamiento de los tegumentos puede hacerse mecánicamente con papel de lija o un

Especies E

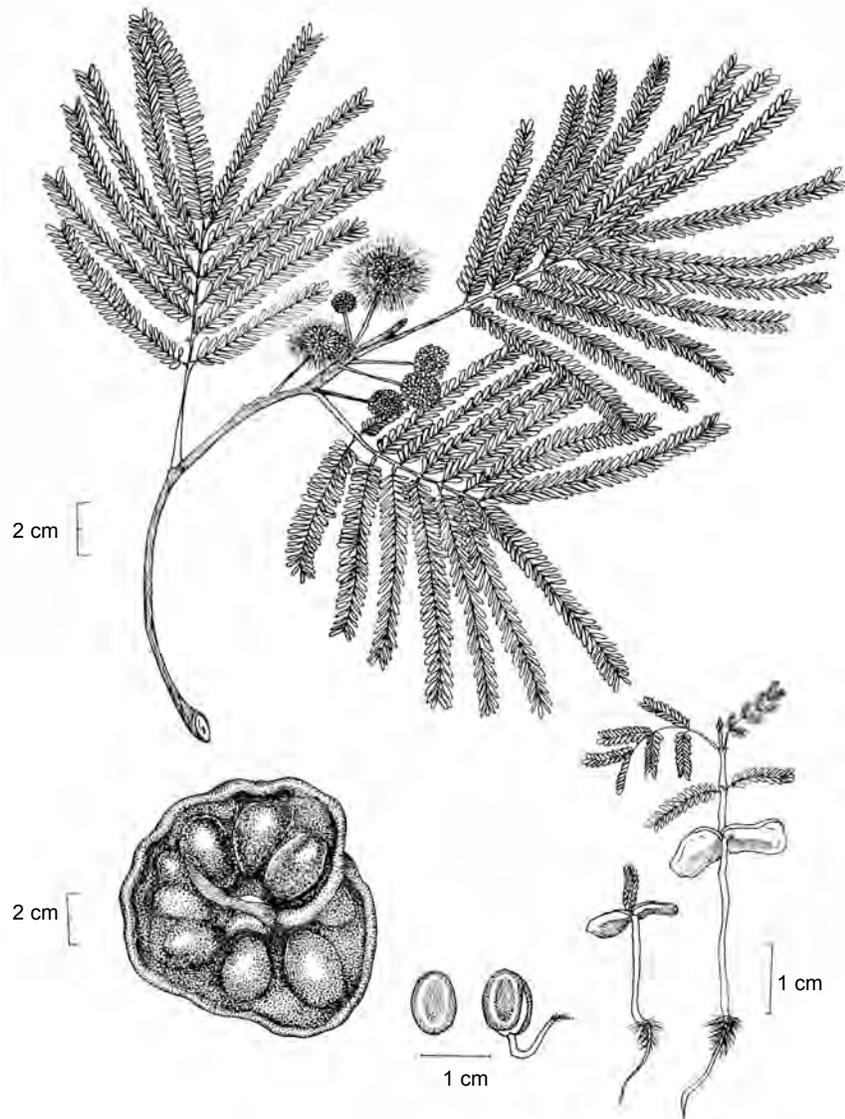
cuchillo. Sin embargo, la germinación también puede estimularse sumergiendo las semillas en agua hirviendo por 15 a 30 segundos. Posteriormente, se las remoja en agua a temperatura ambiente por 6 a 7 horas. Las semillas tratadas se siembran en un almácigo o en bolsas de polietileno, donde comienzan a germinar en 4 a 5 días, con un 80% de germinación. Las plántulas crecen rápidamente y toleran desecación. Francis (1988) indica que los árboles se retiren del vivero cuando tienen 6 meses de edad y miden 50 cm de alto. Sin embargo, el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (1997c) recomienda establecer la plantación cuando los árboles tengan de 2 a 3 meses de edad y su altura fluctúe entre 20 y 25 cm. En general, las plántulas no necesitan cuidado especial durante su cultivo.

INFORMACION ADICIONAL

Pruebas realizadas en Costa Rica mostraron que árboles de 7.5 a 8 años de edad medían de 11 a 16 m de altura, y

de 8 a 11 cm de DN. En el sur de México, árboles de 8 años de edad tienen una altura promedio de 8 m y 12 cm de DN. En Puerto Rico, árboles de 5 años de edad creciendo conjuntamente con otras especies, tenían una altura de 6 m. A los 25 años de edad, los árboles medían 18 m de altura y 42 cm de DN (Francis, 1988).

El hilo es basal, puntiforme, de 3 a 5 mm de largo y a veces tiene un micrópilo fuliforme. El micrópilo es puntiforme y colocado profundamente. La lente está colocada profundamente, en el lado opuesto del micrópilo y en la trayectoria del fascículo vascular. No hay endospermo. El embrión amarillo tiene un eje recto y es casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones tienen la misma forma de la semilla, son enteros, extendidos, planoconvexos, e independientes unos de otros, con una base fisural. La plúmula está bien desarrollada en pinas. La radícula es cónica, ligeramente prominente y cubierta en su mayoría por los cotiledones (Hutchinson, 1964; Niembro 1982, 1983).



Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb.

Erythrina berteroana Urb.

RICARDO O. RUSSO

Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH),
Costa Rica

Familia: Fabaceae

Erythrina neglecta (Dwyer y D'Arcy, 1980)

Elequeme, gallito, machete, pernila de casa, pito, poró de cerca

El género *Erythrina* contiene más de 60 especies (Krukoff y Barneby, 1974) distribuidas por todos los trópicos y subtropicos en una amplia variedad de hábitats (Neill, 1988) tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo; sus especies incluyen *E. berteroana* (Krukoff, 1982). Crece desde el sur de México hasta Colombia y Venezuela en Sudamérica (Dwyer y D'Arcy, 1980; Holdridge y Poveda, 1975).

Es un árbol pequeño, deciduo, que alcanza de 12 a 15 m de altura y 20 cm de DN (Holdridge y Poveda, 1975). Los foliolos son lisos, brillantes y con espinas. Las hojas son trifoliadas con foliolos de 5 a 17 cm de largo, de 5 a 20 cm de ancho; oblicuamente ovaladas a ovaladas redondas, o con foliolos terminales subromboidal, son tan anchas o más anchas que largas, cortamente acuminadas en el ápice, anchamente cuneiformes basalmente, adaxialmente glabras, y minuciosamente puberulentas por debajo, con frecuencia pareciendo glaucas. Los peciolulos miden hasta 1 cm de largo, son glabros y con frecuencia de color diferente al raquis. Los peciolos miden de 4 a 15 cm de largo y son glabros. El árbol crece desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1800 m, en áreas donde la precipitación fluctúa entre 1500 y 4000 mm al año (Budowski, 1997). Crece en suelos ácidos (hasta pH de 4) con una alta saturación de aluminio (más de 50%) y en un amplio rango de temperaturas. También se supone que en elevaciones altas es resistente a las heladas (Kass, 1994).

La madera tiene una gravedad específica cercana a 0.30 y se le reconoce por su abundante parénquima axial y radial, con paredes celulares delgadas (Baretta - Kuippers, 1982). La madera es liviana, áspera, sin atractivo y carece de durabilidad. En Centroamérica el árbol se utiliza con mucha frecuencia como un poste para cercos vivos. Tiene un uso más limitado como forraje para ganado y cabras (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1986b). El contenido de proteína cruda fluctúa entre 21 y 30%, con una media de 25%, y su digestibilidad fluctúa entre 37 y 57% (Kass *et al.*, 1993).

Las inflorescencias son terminales y miden hasta 0.5 m de largo. El árbol florece desde diciembre hasta marzo. Las flores tienen un cáliz que es estrechamente campanulado, 16 mm de largo y 4 mm de ancho, rígidamente carnoso y minuciosamente puberulento. El estandarte es elíptico, 80

mm de largo y 20 mm de ancho, petaloide grueso y glabro. Las alas son oblongas, 10 mm de largo y 2.5 mm de ancho; las quillas son suborbiculares, 8.5 mm de largo y 6.5 mm de ancho. Los estambres son diadelfos con un estambre suelto libre en la base y otros nueve de dos longitudes, unidos al centro de la hoja. El pistilo tiene un ovario delgado y un estilo de 30 mm de largo. El estigma es capitado (Dwyer y D'Arcy, 1980). La especie es polinizada por colibríes (el néctar floral tiene una concentración de azúcar de 25%) (Baker y Baker, 1982). La fructificación comunmente se presenta desde febrero hasta abril, y posterior a estos meses en elevaciones altas. Los frutos son vainas capitadas y moniliformes de hasta 30 cm de largo y 1.5 cm de ancho, con un estípote de 2.5 cm de largo. Los recolectores saben que las vainas están maduras cuando el color se vuelve pardo oscuro. Las semillas son rojas y miden menos de 10 mm de largo con una línea negra desde el hilo (Krukoff, 1982). Tienen un tegumento duro e impermeable.

Las vainas comunmente son recolectadas directamente del árbol entre abril y julio según la elevación. De las semillas recolectadas de Santa María de Dota (1550 m; 2051 mm de precipitación anual) y Laguna Alfaro Ruíz (1800 m; 1921 mm de precipitación anual), en promedio hay de entre 3,100 y 3,900 por Kg (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1986b). Un solo árbol en un cerco vivo que es podado anualmente, puede producir de 30 a 50 vainas, o de 80 a 120 g de semillas por año. Las semillas pueden almacenarse en cámaras frías a 5 °C, con una humedad relativa de 30 a 40%, por más de 1 año (Viquez y Camacho, 1993).

Cuando *E. berteroana* se propaga por semillas, es necesario un tratamiento de pregerminación, ya sea mediante una simple escarificación para permitir que la humedad penetre a la semilla, o por un remojo en agua tibia (40 °C) por 12 horas. Se han obtenido tasas de germinación de 85 a 90% en pruebas de vivero, utilizando semillas recolectadas durante el año anterior y almacenadas en cámaras frías a 5 °C, con una humedad relativa de 30 a 40% (Viquez y Camacho, 1993).

La germinación puede realizarse en cajas llenas de arena lavada, y las plántulas pueden trasplantarse a bolsas de plástico negras llenas con una mezcla de tierra, arena y

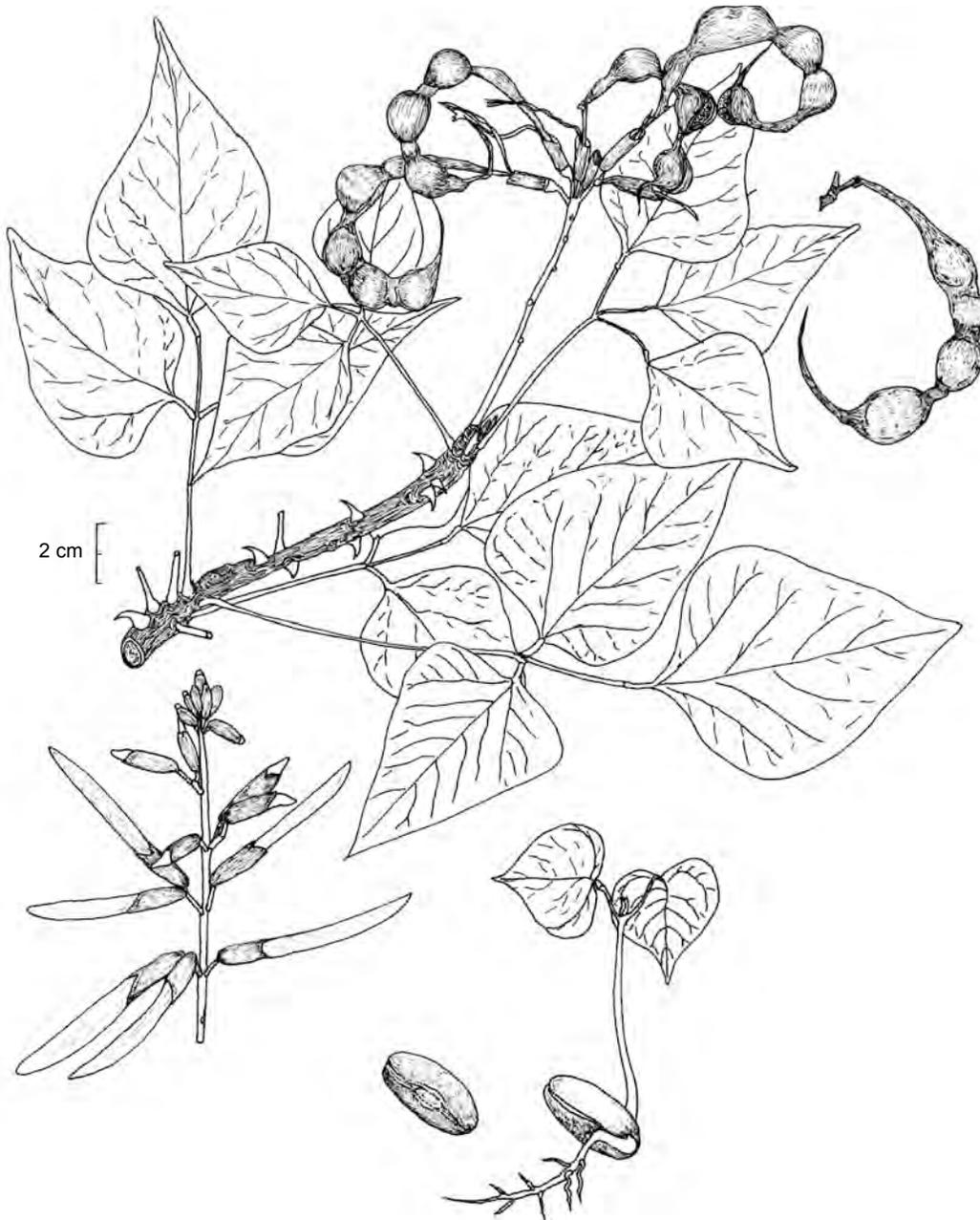
Especies E

composta (2:1:1 en volumen). Las plantas cultivadas en viveros pueden establecerse en el campo cuando alcanzan de 20 a 30 cm de altura. Pueden establecerse ya sea estableciéndose directamente en el campo, o sacando las plántulas de los semilleros del vivero y plantándolas como patrones de raíz desnuda, quitando primero todas las hojas (Viquez y Camacho, 1993).

Cuando se propagan vegetativamente, deben usarse grandes estacas de 1.5 a 2.5 m de largo y de 6 a 10 cm de diámetro, tomadas de ramas de 1 a 2 años de edad, pudiendo sembrarse a una profundidad de hasta 40 cm. Este método se utiliza para establecer cercos vivos. Cuando la especie se cultiva para producir forraje, las

estacas pueden plantarse más cerca, a una densidad de 0.5 por 0.5 m.

La especie responde a podas regulares produciendo un gran volumen de vástagos de hojas grandes en 3 a 4 semanas (Russo, 1993). La producción de biomasa de 1 Km de cerco vivo varió según la frecuencia de la poda: cada 4 meses produjo 2100 Kg/Km/año de hojas, y 1500 de biomasa leñosa; cada 6 meses produjo 1560 Kg/Km/año de hojas y 2100 de biomasa leñosa, y cada 8 meses produjo 1125 Kg/Km/año de hojas y 2100 de biomasa leñosa (Russo, 1990).



Erythrina berteroana Urb.

Erythrina edulis Triana ex Micheli

NANCY BARRERA MARÍN

LUÍS ENRIQUE ACERO

MERCEDES MEJIA LEUDO, I. A.

Universidad Nacional de Colombia en Palmira; Universidad Distrital de Colombia, Santafe de Bogotá y Universidad Nacional de Colombia en Palmira

Familia: Fabaceae

Erythrina edulis Triana ex Micheli (Jour de Bot. 6:145.1892); *Erythrina edulis* Posada-Arango; *Erythrina esculenta* Spague; *Erythrina lorenoi* F. Macbride; *Erythrina megistophylla* Diels (Secretaría Ejecutiva del Convenio Andrés Bello, 1992)

Ante-poroto, balú, baluy, basul, bean tree, bucate, camentsa, Chachafruto, Chachapurutu, frijol de pobre, frijol nopás, frisol, frisol de monte, hijuela, ingano, Juatsembese, nopas, nupo, pajuro, pajurro, pashigua, pashuello, pisonay, poroto, poroton, poruto, sachafruto, sacha-poroto, sachaporuto, sachapuruto, sachapurutu, uswal, zapote de cerro (Acero y Barrera, 1996; Barrera, 1994a, 1994b; Secretaría Ejecutiva del Convenio Andrés Bello, 1992)

Es una de las 117 especies del género *Erythrina* reportadas en el mundo (Neill, 1993). En Colombia, es una de las 13 especies que se reportan actualmente. Es nativa de la región andina y se encuentra en el espolón de la cordillera de los Andes; está distribuida en los bosques subandinos [según Cuatrecasas (1958)] o en bosques húmedos subtropicales (bh-ST) (Holdridge, 1978) desde México, a través de Panamá, hasta Venezuela, Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú.

Árbol frondoso que alcanza hasta 14 m de altura con una copa con un diámetro de hasta 7 m cuando crece libremente. Su tallo principal es leñoso y puede alcanzar hasta 47 cm de DN (árboles de 40 años de edad). El árbol crece expuesto libremente, tolera sombra y requiere mucha agua en las primeras etapas de su desarrollo. Crece bien en asociación con otros árboles, en suelos con textura arenosa suelta, o en suelos pesados con un adecuado drenaje. No crece bien en suelos ácidos con un pH menor a 4.5. Aunque se encuentra entre 1000 y 3000 m sobre el nivel del mar, la elevación óptima para su crecimiento es entre 1600 y 2200 m, con precipitación anual entre 1800 y 2200 mm, y temperaturas entre 15 y 24 °C.

Es considerado un árbol multipropósito, ideal para programas agroalimentarios, para el manejo de suelos y vertientes, y para el acrecentamiento estable de sistemas agrosilvopastoriles. La belleza de las flores promueve su uso como árbol ornamental. Sus flores también pueden utilizarse en ensaladas y dulces, y en infusiones que se toman para problemas de ansiedad y urinarios. Sus flores secas se pueden utilizar en arreglos florales.

Se utiliza en programas agroalimentarios dado que la harina de la semilla tiene un alto contenido proteico. Una base seca de 23%, tiene una proporción de eficacia de la

proteína (PER) de 1.15, la cual es más alta que la del frijol (0.88), o la lenteja (0.91). La harina también tiene un índice de aminoácidos esenciales (IAAE) de 90, el cual es más alto que el del frijol (64) o la arveja (59) (DeSilvestre y Surco, 1996). Sin embargo, debido a que el contenido de metionina y triptófano es bajo, *E. edulis* se vuelve un alimento completo cuando se complementa con harinas ricas en metionina y un triptófano tales como el maíz (*Zea mays*) y dividivi (semilla de ajonjolí). La harina resultante se utiliza en pasteles, dulces, sopas, frituras y cremas. También sirve como un suplemento proteico para animales. Las hojas, que contienen más de 20% de proteínas y tienen una digestibilidad aceptable de 59%, la cual puede mejorarse combinándolas con otros forrajes, se utilizan como un suplemento proteico para rumiantes. El fruto cocido completo se utiliza como forraje para cerdos y pájaros; las semillas cocidas como alimento para aves. Las semillas crudas se les da como alimento a animales monogástricos dado que contienen lectinas.

En programas agroforestales se siembra en hileras a 5 a 6 m de distancia para obtener una productividad de hasta 170 Kg de frutos/árbol/año en árboles de más de 7 años de edad (Barrera, 1992), en hileras alternando con otros cultivos, o como sombra para cultivos. Sus hojas se descomponen fácilmente y sirven como abono vegetal. En programas silvopastorales, la especie se establece en hileras a 2.5 ó 3 m de distancia. También sirve como un banco de proteínas cuando se siembra en hileras a 1.5 por 1.5 m en un cultivo homogéneo, o asociada con otras especies. En Colombia, se ha reportado una producción de hasta 80 toneladas de forraje comestible por ha por año.

Las flores de color rojo carmesí están agrupadas en inflorescencias definidas filum racimos. Si el suelo proporciona niveles apropiados de potasio, el árbol

Especies E

florece y fructificará a los 3 años. Una inflorescencia tiene de 180 a 200 flores completas zigomorfas con pedicelos cortos, agrupadas en tríadas alrededor del eje floral. Solo de un 15 a 20% de las flores producen frutos, aproximadamente de 8 a 18 vainas por racimo. Las vainas carecen de pelos y son cilíndricas. Aquéllas con un diámetro de 3 a 3.5 cm y una longitud de 15 cm tendrán 2 semillas; con una longitud de 36 cm, 6 semillas; y mayores a 55 cm, de 9 a 11 semillas.

La semilla verdosa-blanca es un inmenso grano de 3 a 7 cm de largo y de 2 a 2.5 cm de diámetro. Tiene una configuración cóncava-convexa, compuesta de dos cotiledones unidos por la parte plana. El color de la testa varía con el estado de madurez y el morfotipo, de color castaño a café oscuro o de rosado a rojo oscuro; se han observado morfotipos amarillentos más claros y negros (Acero y Barrera, 1996). Las semillas varían también de tamaño. Las dimensiones están relacionadas a la reserva de alimento almacenado en los cotiledones. Una semilla grande tiene como promedio un diámetro máximo de 2.65 cm, un diámetro mínimo de 2.02, y un peso total de 26.28 g. Una semilla mediana tiene como promedio un diámetro máximo de 2.03 cm, un diámetro mínimo de 1.55 cm, una longitud de 3.98 cm, y un peso total de 11.88 g. Una semilla pequeña tiene como promedio un diámetro máximo de 1.68 cm, un diámetro mínimo de 1.41 cm, una longitud de 3 cm, y un peso total de 6.03 g.

La reproducción sexual por semilla tiene éxito si éstas se siembran rápidamente después de la cosecha, aun sin tratamiento de pregerminación. Pruebas mostraron un 89% de emergencia en semillas sembradas 10 días después de la cosecha, 65% a los 20 días, y 51% a los 30 días (Mejía *et al.*, 1996). La reproducción vegetativa también tiene éxito por vástagos con un 85%, y por estacas del tallo de 3 a 5 cm de diámetro, con un 90%.

Las semillas pueden sembrarse en bolsas de 1 Kg o pueden sembrarse directamente si se mantienen limpias y protegidas con un buen abastecimiento de agua. La estación lluviosa es el mejor momento para sembrar. La semilla se coloca con el hilo hacia abajo, permitiendo que la parte posterior esté protegida por una capa de 1 mm de tierra. La yema emerge en 9 a 15 días. Si se siembra en una bolsa, la planta está lista para plantarse en 20 a 40 días.

La falta de agua durante el primer año limita el crecimiento de la planta. Con suficiente agua, una plántula de 8 meses de edad puede alcanzar una altura de 2 m. Para mantener un banco de proteínas, la plántula no debe podarse hasta los 15 meses después que la planta se establezca.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El tallo cilíndrico tiene tricomas en forma de espinas y tienen un color verde lustroso, comenzando en la inserción de las raíces. En el ápice del tallo principal de la planta, el arreglo de las ramas desde el tercer nudo hacia arriba cambia en 20 a 30 días (Mejía, 1993). Las hojas son simples o compuestas; están insertadas en los nudos del tallo o en las ramas laterales por medio de los pecíolos. Las hojas simples primarias aparecen en el segundo nudo del tallo principal; se desarrollan en la semilla durante embriogénesis. Son opuestas, simples, acuminadas y tienen un color verde lustroso. Las primeras hojas trifolioladas aparecen después del nudo de las hojas primarias. A partir del tercer nudo en adelante se forman hojas trifolioladas para alargar el tallo; se puede observar que en el tallo hay, al nivel de cada nudo, otros órganos como estípulas y ramas.

La semilla está compuesta por la testa y el embrión, que consiste de la plúmula, las dos hojas primarias, el hipocótilo, los dos cotiledones y la radícula. El complejo plúmula-radícula está ubicado entre los cotiledones; ocupa solamente una pequeña parte del espacio vacío entre los cotiledones.

Después que la radícula emerge, el hipocótilo se alarga, formando un arco; los cotiledones permanecen cubiertos (germinación hipógea), y finalmente la yema emerge por encima del suelo con dos hojas verdaderas. Las hojas se desarrollan en la plúmula, continuando el crecimiento de la yema terminal.

Los nemátodos limitan su crecimiento y productividad. Las plantas con nemátodos muestran enanismo, se vuelven amarillas y una baja producción de follaje. En Colombia se han identificado los siguientes nemátodos: *Longidorus* sp. (Orjuela *et al.*, 1996) y *Helicotylenchus* sp., *Hoplotylus* sp., y *Meloidogyne* sp. (Barrera 1994a, 1994b).

La mayoría de los insectos asociados con *E. edulis* se encuentran en el follaje y pertenecen a 29 familias de 7 órdenes de insectos y 4 ácaros, estableciendo diversos tipos de relaciones: Orden Lepidóptera, familia Tortricidae (barrenador del fruto y de la semilla); familia Pyralidae (barrenador del fruto y de la semilla); posiblemente *Terestia meticulosalis*; otro Pyralidae (barrenador del tallo de plántulas en un ambiente de vivero de árboles y en el campo); un insecto del orden Hymenoptera, familia Tenthredinidae (esqueletonizador de hojas); y un Hemipteran de la familia Miridae (chupador de follaje) (Palcios *et al.*, 1997).



Erythrina edulis Triana ex Micheli

Página en blanco

Erythrina fusca Lour.

NANCY BARRERA MARÍN
Universidad Nacional de Colombia en Palmira

Familia: Fabaceae

Erythrina glauca Willd, *Erythrina caffra*, *Erythrina atrosanguinea*

Agua inmortal, aheyote, amasisa, anahuco, bucare, bucare anauro, búcaro, bucayo, cachimbo, canatagallo, galleto, guilique, maté bravo, maté manso, ornoque, palo prieto, piñon francés, pito, poró, poró blanco, saibo, swamp inmortal, water inmortal (Acero, 1985; Russo, 1993; Sánchez *et al.*, 1993)

Es una de las 117 especies en el género. Con semillas que flotan y que pueden dispersarse por corrientes oceánicas, crece tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo. Está ampliamente distribuida a lo largo de costas y ríos en los neotrópicos, Asia, Oceanía, Madagascar, Mascarene y Africa (Neill, 1993; Russo, 1993). Las semillas también son dispersadas en el medio de sabanas por aves grandes y el ganado. Estos animales beben cerca de los árboles durante períodos de lluvia, dispersando las semillas a otras áreas durante períodos de sequía. En América tropical es nativa de Guatemala a Perú, Bolivia, Brasil y Venezuela (Little *et al.*, citados por Sánchez *et al.*, 1993). También se ha reportado en México (Holder y Poveda citados por Russo, 1993).

Es un árbol de crecimiento libre que puede alcanzar 20 m de altura. Los tallos jóvenes tienen espinas puntiagudas que se convierten en verrugas o espinas muy gruesas en árboles adultos. Sus hojas son trifolioladas con folíolos verdes en el haz y folíolos blancuzcos-verdes en el envés, coriáceas o semicoriáceas, ovaladas con un ancho máximo de 10 cm y una longitud máxima de 17 cm. Algunos autores mencionan que el árbol es deciduo. En Colombia se considera como una especie perenne. Durante sequías se puede observar una leve defoliación, pero tan pronto comienza el florecimiento, aparecen nuevas hojas (Sánchez *et al.*, 1993). La especie crece en suelos sometidos a inundaciones o con niveles freáticos superficiales. Parches de esta especie se encuentran en pantanos y en áreas con períodos de lluvias y sequías. Se asocia por lo general con suelos arcillosos, con un pH neutro y con una saturación alta de cationes, pero en algunas áreas crece muy bien en suelos ultisoles con un pH ácido y bastante saturados.

Se utiliza como árbol ornamental en Costa Rica, México, Venezuela y Brasil. En Colombia y Costa Rica el árbol se utiliza como sombra en plantaciones de café y cacao, y para formar postes de cercos vivos. También se utiliza en sistemas agroforestales, especialmente en aquellas áreas con climas extremos, altos niveles freáticos y suelos difíciles. En Colombia la madera, que generalmente es frágil, se utiliza para hacer gavetas (Acero, 1985). Las flores se utilizan como alimento en Guatemala (Blohm citado por Sánchez *et al.*, 1993) y en el noreste de

Colombia. En Latinoamérica las flores se utilizan como un ingrediente en tortillas, sopas y ensaladas. Según Hasting (citado por Sánchez *et al.*, 1993) se utiliza como veneno en la pesca dado que posee por lo menos, tres alcaloides del filum curare. En Costa Rica se utiliza como abono vegetal en parcelas de maíz y frijol, en una proporción de 16 toneladas/ha de materia fresca en el primer año, y la primera mitad del segundo año, arrojando que la productividad del cultivo fue buena cuando se le compara con otros tratamientos (Lebuf, 1993). Además, el mulch de esta especie en el suelo, produjo una disminución en el escurrimiento y pérdida de suelo comparado con otros tratamientos.

Otra prueba en Colombia mostró que la productividad de biomasa seca en monocultivo, con un espaciamiento de 2 por 2 y 2,500 árboles/ha, alcanzó solamente 2.6 toneladas/ha, mientras que *Gliricida sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., bajo las mismas condiciones alcanzó 13.0 toneladas/ha. Aunque el contenido de nitrógeno (27.4 a 31 g por k), es más bajo que aquéllos de otros forrajes (*Erythrina poeppigiana* (Walp.) O.F. Cook: 37.2 g por k, *Gliricidia sepium*: 39.0 g por k), *E. fusca* no pierde sus hojas en la estación seca y así proporciona forraje durante todo el año.

En otra prueba, mostró un 90% de supervivencia en suelos ácidos (pH 4.3) con una saturación de A1 de 80%. Cuando se la compara con otras especies inherentes a la región (*Albregia saman* y *Delonix regia* (Bojer ex Hook.) Raf.), que tienen una supervivencia de 100%, creció mejor y las sobrepasó en tolerancia contra ataques de hormigas. A pesar de estas condiciones adversas, *E. fusca* retuvo sus hojas (Sánchez *et al.*, 1993).

La inflorescencia de color salmón tiene flores completas que se agrupan en racimos colgantes. Cuando las vainas plegadas maduran, se tuercen en sus ejes centrales, liberando las semillas de color café con rayas longitudinales negras. Hay un promedio de 2,250 semillas/Kg.

La mayoría de las especies de *Erythrina* son propagadas fácilmente a través de semillas y estacas. El tegumento blando facilita la germinación y si se sumergen las semillas

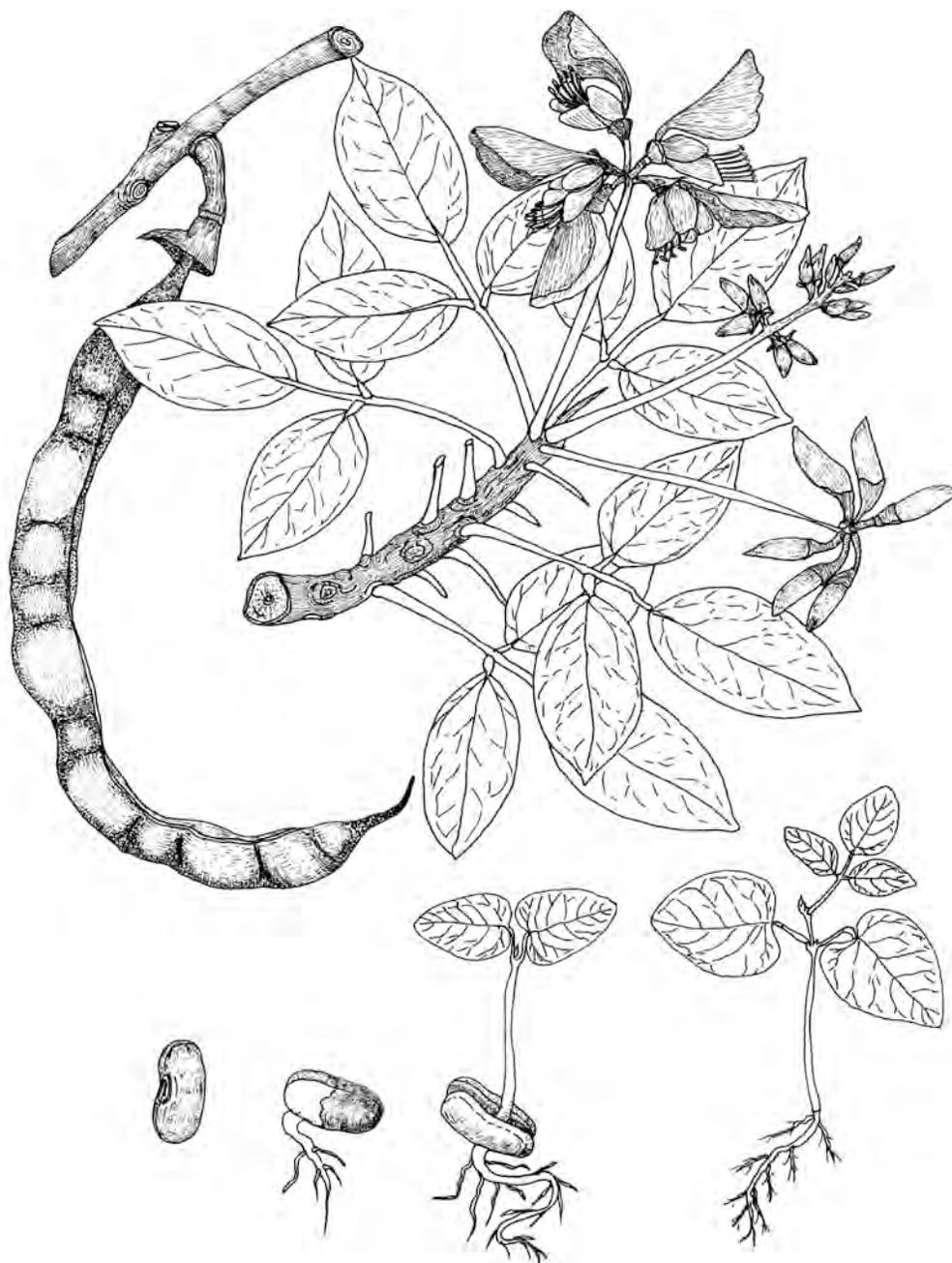
Especies E

por 24 horas en agua a temperatura ambiente, la germinación se acelera. Pruebas en semilleros mostraron tasas de germinación de 95% utilizando semillas almacenadas por 1 año, en una cámara fría a 5 °C, con una humedad relativa de 30 a 40% (Viguez y Camacho, 1993), o para semillas frescas sembradas en un medio formado por 50% de tierra y 50% de arena (Sánchez *et al.*, 1993).

La propagación vegetativa tiene mucho éxito con estacas de 2 años de edad y de 1.5 m de largo. Se ha reportado una tasa de éxito de 90% en el establecimiento de *E. fusca*

cuando se hacen incisiones a 20 ó 40 cm desde el corte más bajo para estimular la producción de la raíz (Viguez y Camacho, 1993). Las estacas de *E. fusca* pueden establecerse inmediatamente o almacenarse por 2 semanas en un cuarto frío o lugar con sombra. El almacenamiento debe ser vertical.

Aunque no se ha hecho un estudio completo sobre las enfermedades, se ha documentado una roya cuyo agente es *Dicheimia binata* (Figueiredo *et al.*, citado por Sánchez *et al.*, 1993).



Erythrina fusca Lour.

Erythrina poeppigiana (Walp.) O.F. Cook

CRISTINA GARIBALDI

Facultad de Botánica, Universidad de Panamá

Familia: Fabaceae

Erythrina micropteryx

Amasisa, elequeme, gallito, helequeme, poró extranjero, poró gigante, (Geilfus, 1994; Gentry, 1993; Holdridge, 1970; Holdridge y Poveda, 1975; León, 1987; Salas, 1993)

Árbol nativo de los trópicos de América (desde Panamá hasta Bolivia), África y Asia, se ha sembrado en muchas partes de Centroamérica y el Caribe (Geilfus, 1994; Holdridge, 1970; Holdridge y Poveda, 1975; León, 1987).

Es un árbol de rápido crecimiento, alcanzando de 30 a 35 m de altura y más de 1 m de DN. La corteza gris tiene espinas cónicas, principalmente en las ramas y en las ramas jóvenes. Las hojas están formadas por tres folíolos anchos agrupados en pecíolos largos, con dos glándulas prominentes entre las hojuelas; el pecíolo de la hoja terminal se ensancha cerca de la lámina. La especie crece bien en zonas tropicales y subtropicales, en bosques húmedos y secos (Gentry, 1993). Esta especie no es exigente con los suelos, creciendo muy bien en suelos pesados deficientes en nutrientes y adaptándose a suelos ácidos. Crece en áreas húmedas y secas, con una precipitación que fluctúa entre 800 y 1880 mm, temperaturas de 22 a 24 °C y en elevaciones desde 300 hasta 1150 m, en Nicaragua (Salas, 1993).

Es una especie con múltiples usos. Se usa mucho como árbol de sombra para plantaciones perennes. Produce una gran cantidad de follaje y cuando se le poda a 4 ó 5 m, proporciona una sombra excelente para plantíos de café y cacao. Por lo general, la especie es muy importante en el desarrollo de sistemas agroforestales. Los árboles crecen muy rápidamente, produciendo una gran cantidad de biomasa. Debido a que las raíces desarrollan abundante nodulación que les permite fijar mejor el nitrógeno, los árboles se utilizan en programas de conservación y restablecimiento de suelos (Russo, 1984). Utilizado como abono vegetal, producen abundante follaje (Nygren, 1995; Nygren y Ramírez, 1995). La especie también se utiliza con frecuencia para drenar suelos muy húmedos (Geilfus, 1994). En Costa Rica se han recolectado hasta 20 toneladas de hojas y tallos por ha por año, lo cual es aproximadamente 450 Kg de nitrógeno (aproximadamente 60 sacos de nitrógeno, fósforo y potasio a 15%). Las producciones de plantíos perennes y pastos pueden aumentarse notablemente en asociación con esta especie. También se utiliza como postes para cercos vivos, cortinas rompevientos, soportes para vegetales y forraje (Geilfus, 1994; León, 1987). Debido a que la madera es liviana y carece de durabilidad, su uso está limitado a la carpintería general y a la elaboración de herramientas, sillas, juguetes,

objetos decorativos y utensilios de cocina. La corteza, semillas y raíces tienen propiedades medicinales porque contienen algunos alcaloides. También se utiliza como insecticida. Las raíces y partes del árbol se maceran y se utilizan para aturdir a peces para poderlos pescar fácilmente. Los árboles se plantan como ornato y las semillas se utilizan en collares y adornos. Las flores se utilizan en apicultura y como condimento (Gentry, 1993; Salas, 1993).

Las flores cubren la copa durante la estación seca en febrero y marzo, antes de que el árbol eche hojas. Las flores rojas o anaranjadas se encuentran en racimos erectos y el pétalo superior es ancho y abierto. Los frutos son vainas de 10 a 25 cm de largo, generalmente torcidos, con semillas de color gris anaranjado a café (Geilfus, 1994; Gentry, 1993; Holdridge, 1970; Holdridge y Poveda, 1975; León, 1987; Salas, 1993).

Se propaga comúnmente a través de estacas de tallos del manejo de poda en sistemas agroforestales. Las estacas de tallos deben venir de ramas de no menos de 2 años de edad, en árboles de 5 a 8 años de edad. Afortunadamente, los árboles pueden soportar podas periódicas, retoñan rápidamente y desarrollan vástagos vigorosos. Se utilizan estacas de tallos de 0.5 a 2 m de largo, y se prefieren ramas que crecen verticalmente o el ápice del tallo principal. Cuando se propaga por medio de semillas, las cuales pueden ser almacenadas por un tiempo largo, la especie germina fácilmente sin pretratamiento; las semillas pueden sembrarse directamente en el campo (Geilfus, 1994; Russo, 1984). Hay de 200 a 7000 semillas/Kg.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El género *Erythrina* ha sido localizado en la subtribu *Erythrininae* de la tribu Phaseolaceae (Fabaceae – Faboideae), junto con otros ocho géneros: *Strongylodon*, *Mucuna*, *Butea*, *Spatholobus*, *Apios*, *Cochliantus*, *Rhodopis* y *Neorudolphia* (Lackey, 1981).

Su valor como planta fijadora de nitrógeno, su crecimiento rápido, su capacidad para retoñar y su adaptabilidad a suelos relativamente ácidos, hacen de ésta una alternativa útil en áreas tropicales húmedas. Esnaola y Ríos (1994) obtuvieron aumentos de peso de 326 a 820 g por animal

Especies E

por día, conforme aumentaron la cantidad de *E. poeppigiana* en la dieta de cabras criadas en establos. Ellos concluyen que las hojas de *E. poeppigiana* son un recurso valioso en la alimentación de cabras lactantes. Los estudios mostraron buenos aumentos en el peso de cabras lecheras, cabritos y de cabritos en crecimiento, sin que los animales muestren ninguna señal de toxicidad. Rodríguez *et al.* (1984) recomiendan pruebas comparativas en diferentes lugares para establecer posibles tendencias de consumo. El follaje tiene un contenido de proteína cruda de más de 100% comparado con los pastos comúnmente utilizados en Centroamérica (Benavides, 1994; Benavides y Alarcón, 1990). Se obtuvieron excelentes resultados cuando el follaje se combina con alimentos de alta energía, como plátanos, porque aumenta el peso del animal más rápidamente cuando se combina con fuentes de almidón, en lugar de combinarlo con azúcares simples.

Cuando está bien nodulada con *Bradyrhizobium spp.* es una de las fijadoras más eficientes de nitrógeno de todas las especies utilizadas en agrosilvicultura (Nygren, 1995; Nygren y Ramírez, 1995). Sus nódulos se restauran podándola y aparentemente podar las ramas influye sobre la economía del nitrógeno en todo el sistema. Una reserva grande de carbohidratos estimula un retoñar vigoroso después de la poda. Si el intervalo entre cada poda es muy corto para restaurar esta reserva, los árboles pierden vigor.

La dependencia de *E. poeppigiana* del nitrógeno mineral del suelo durante las semanas después de la poda, indica que la competencia por el nitrógeno es una desventaja posible de la especie. Nygren (1995) encontró que *E. poeppigiana* y el frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) compiten por nitrógeno al comienzo del ciclo del cultivo. Sin embargo, la producción del frijol ha sido excelente durante 10 años de pruebas. La competencia inicial puede favorecer la nodulación del frijol, resultando en un buen abastecimiento de nitrógeno en la etapa de llenado de vainas, cuando se le requiere más. La aparente intolerancia de la especie para una poda frecuente justifica la tradición de podar solamente dos veces al año en plantaciones de café.

Se ha reportado que una biomasa más pequeña de maleza crece bajo la sombra de *E. poeppigiana* en contraste con otras especies, como *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. Esta biomasa más pequeña puede atribuirse a la tasa de descomposición de las hojas de *E. poeppigiana* que es más baja que la de *Gliricidia*.

El usar *E. poeppigiana* para dar sombra a plantas de café y cacao es cuestionable por tres razones. Primero, los árboles pierden sus hojas durante la estación seca; segundo, el sistema de raíces superficiales del árbol no resiste vientos fuertes; y tercero, las ramas son quebradizas (Geilfus, 1994; Salas, 1993). Si se utiliza para dar sombra a plantaciones, los árboles podados deben estar a una distancia de 6 por 6 m; si se les permite crecer sin podarlos, la distancia debe ser de 12 por 12 m.



Erythrina poeppigiana (Walp.) O.F. Cook

Página en blanco

Eucalyptus brassiana S.T. Blake

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Myrtaceae

Sin sinónimos

Eucalipto

Se localiza en el noreste de la Península de Cape York, Queensland, hacia el sur hasta Helenvale, Australia, donde crece en llanuras y depresiones estacionalmente inundadas, laderas rocosas con buen drenaje y llanos ligeramente ondulados, en montes y bosques abiertos en suelos pobres. También se encuentra en el sudoeste de Papua, Nueva Guinea (Flora de Australia, 1988).

Es un árbol de rápido crecimiento que puede alcanzar 30 m de altura. En general, su forma es pobre. La corteza blancuzca o grisácea es lisa, y se desprende en tiras angostas o franjas. Las ramas jóvenes están colgando y con frecuencia son rojizas. Las hojas jóvenes son opuestas o alternas, pecioladas, anchamente ovaladas, enteras y glabras. Las hojas adultas son lanceoladas, a veces curvas, colgantes, coriáceas, acuminadas, de 7 a 20 cm de largo, con una vena media amarillenta o rojiza. El árbol muestra un crecimiento prometedor en suelos arenosos sueltos. Crece en suelos moderadamente profundos con una fertilidad media a baja. Los suelos calcáreos demoran su crecimiento. Crece en elevaciones desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1000 m, con una temperatura promedio anual de 25 °C, y una precipitación anual de 600 a 1400 mm. La especie se encuentra en formaciones vegetales del bosque tropical seco (bs-T) (Florence, 1996).

La madera se usa para pulpa, triplay y para tableros aglomerados, vigas transversales, postes de larga duración y recalzos con pilotes y en construcción, ebanistería y carpintería en general. Finalmente, se utiliza como un árbol de sombra y en apicultura.

Las flores son blancas, pediceladas, medianas y dispuestas en umbelas axilares que están aisladas. Cada umbela tiene muchas flores con pedicelos o pedúnculos cilíndricos. El fruto hemisférico mide de 6 a 10 mm de largo, con un vástago convexo y tres valvas.

Debido a que el conocimiento sobre *E. brassiana* es limitado, la siguiente información es acerca del género *Eucalyptus*.

Los frutos se retiran de las ramas manualmente o con tijeras, y se ponen en bolsas de papel. Deben mantenerse bien ventilados para prevenir ataques de hongos y no deben exponerse a temperaturas altas. Los frutos pueden

secarse al aire libre o en un horno. Cuando están secos, los frutos comienzan rápidamente su dehiscencia.

Los eucaliptos, en general, producen una gran cantidad de semillas, que varían mucho en tamaño, forma y color. Las semillas maduras pueden mantenerse viables por 5 a 30 años si se almacenan en envases cerrados, a un contenido de humedad bajo (8 a 10 %), y una temperatura de 3 a 5 °C. Antes de almacenarlas, las semillas deben tratarse para protegerlas contra insectos y hongos.

La mayoría de las semillas germinan bien sin tratamiento de pregerminación, pero algunas especies necesitan estratificación fría y húmeda para romper la latencia. Este tratamiento consiste en humedecer las semillas y ponerlas en un cámara fría (3 a 5 °C), por 2 a 10 semanas. La temperatura apropiada para la germinación es de 20 °C. La germinación completa se da en 10 a 21 días, dependiendo de la especie.

El medio de siembra puede ser arena, vermiculita o tierra vegetal cernida. El medio debe ser cuidadosamente esterilizado antes de la siembra. Un método simple de esterilización consiste en utilizar una solución de 3% de ácido sulfúrico en agua, en una proporción de 3 L por m².

Después que las semillas se siembran, la superficie se comprime moderadamente, se cubre con una capa delgada de arena o tierra fina, y se riega. Hasta que las plántulas terminen de emerger (10 a 20 días) los semilleros deben mantenerse en la sombra, luego pueden ser descubiertas durante las horas más frescas. Conforme se fortalecen, se les puede dejar bajo luz directa y se preparan para plantarlas. Se deben aplicar plaguicidas de 30 a 45 días.

Debido a que *Eucalyptus* es muy susceptible a la competencia, especialmente con el pasto, el lugar debe limpiarse. Quemar después de limpiar es una práctica común; quitar el material leñoso facilita la siembra, proporciona un buen control de la competencia y libera una gran cantidad de elementos nutritivos. Sin embargo, el quemar daña los microorganismos en el suelo. Si el suelo es pobre o con sobrepastoreo, es necesario el arado, subsolado y una fertilización (Prado y Barros, 1991).

Página en blanco

Eucalyptus camaldulensis Dehnh.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Myrtaceae

Eucalyptus rostrata

Eucalipto

Es nativo de Australia. Aquellos especímenes que se originaron en Peford y el río Gibb, Australia, mostraron el mejor crecimiento cuando se establecieron en algunas áreas de Centroamérica y el sudoeste de América (Lamprecht, 1990).

Árbol de rápido crecimiento, de 25 a 30 m de altura y 1 m de DN. La copa es generalmente muy rala. La corteza se desprende en la forma de escamas redondeadas, produciendo un tronco grisáceo argénteo y rojizo-pardo. Las hojas de color verde mate son lanceoladas, alternas y miden de 15 a 22 cm de largo. La especie se adapta a una amplia gama de suelos, desde muy pobres hasta los periódicamente inundados. También crece en suelos que están compactados por contar con sobrepastoreo o por humedad anual baja; sin embargo, el crecimiento allí no es óptimo. Cambios en el tipo de suelo dentro de distancias cortas generan cambios muy extremos en crecimiento. En suelos muy poco profundos o compactados, el crecimiento radicular es obstaculizado. Los árboles crecen en temperaturas que fluctúan de 20 a 28 °C y en elevaciones que van desde el nivel del mar hasta 1000 m. En Colombia, la especie se ha establecido donde la precipitación es de 600 a 2900 mm, y puede tolerar sequías de 4 a 8 meses de duración. También tolera vientos moderadamente fuertes. Crece en formaciones vegetales de bosques tropicales secos a húmedos (bs/bh-T).

Tradicionalmente, esta madera fuerte se ha utilizado en construcciones pesadas y para construir interiores, rodillos de madera, pulpa de fibra corta, papel, triplay y tableros aglomerados. Se utiliza en ebanistería y carpintería, y para vigas transversales, postes de transmisión, leña y carbón. También se siembra para dar sombra y proteger, y para producir miel de excelente calidad.

El fruto mide aproximadamente de 4 a 6 mm. Las semillas se recolectan directamente del árbol y se secan al sol. Hay en promedio de 348,000 semillas viables/Kg. Las semillas pueden almacenarse hasta por 9 años si se ponen en envases herméticos, a una temperatura de 3 a 5 °C y un contenido de humedad de 5.5 a 10%.

Normalmente las semillas de esta especie presentan altos porcentajes de germinación (mayores de 90%), sin

tratamiento de pregerminación. La germinación en el laboratorio ocurre en 5 a 16 días (Trujillo, 1983).

Se obtienen aproximadamente 60,000 plántulas de 1 kg de semillas en viveros. El sustrato recomendado consiste en dos partes de arena y una parte de tierra, el cual debe ser desinfectado antes de la siembra. Las semillas deben sembrarse a una profundidad suficiente para prevenir que queden al descubierto cuando se rieguen, pero no deben estar muy enterradas. Las plántulas se trasplantan cuando miden de 5 a 7 cm de alto.

Para todos los *Eucalyptos*, la textura del sustrato de germinación debe ser fina. Se debe utilizar una mezcla fértil de tierras con arena en una proporción de 1:1. Las semillas también pueden sembrarse directamente en bolsas utilizando dispositivos especiales, como jeringas, para colocar de dos a cuatro semillas en cada bolsa. El período de germinación para este método fluctúa entre 4 y 5 días. Las plantas crecen rápidamente y alcanzan una altura de 40 a 50 cm en 16 a 18 semanas. Sin embargo, los tallos deben podarse para generar más lignificación. Las plantas necesitan riegos periódicos en las primeras etapas de desarrollo y para prevenir la enfermedad de los almácigos (*Dampiiing off*), se deben aplicar fungicidas cúpricos.

Se recomienda desmalezar y quemar la maleza antes de sembrar. En las primeras etapas de establecimiento, la presencia de maleza, suelos vertisoles, calcáreos o arenosos con baja retención de humedad, limitan el crecimiento. Las densidades de siembra recomendadas para leña son 2,500 y 1,600 árboles/ha; para otros usos se recomiendan distancias entre árboles de 4 por 4 m (Martínez, 1991). Ataques de hormigas defoliadoras, hongos y cáncer demoran el crecimiento cuando los árboles se siembran en suelos muy compactados o poco profundos. Cigarras e insectos pueden cortar árboles de hasta 3 cm de diámetro. Los árboles jóvenes son atacados por muchas larvas Lepidopteras, termitas y barrenadores, incluyendo el escarabajo *Gonipterus sp.*



Eucalyptus camaldulensis Dehnh.

Eucalyptus saligna Sm.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Myrtaceae

Sin sinónimos

Eucalipto

Es un árbol de crecimiento rápido, con tronco recto que puede alcanzar 35 a 55 m de altura y 120 a 150 cm de DN. La corteza lisa tiene un tono claro, frecuentemente con un brillo azulado y se desprende en tiras largas hasta abajo en la base del tronco. Las hojas jóvenes miden de 3 a 6 cm de largo y de 2 a 3 cm de ancho, y tienen pecíolos cortos y opuestos. Las hojas de los árboles viejos son angostas y lanceoladas (de 10 a 20 cm de largo y de 1.5 a 3 cm de ancho); tienen una nervadura fina y uniforme y son alternas. La especie necesita suelos profundos con buen drenaje y de textura arcillosa, arcillosa suelta, arenosa suelta o arenosa; tolera un pH ligeramente ácido con una tendencia a la neutralidad. Crece bien en áreas planas a ligeramente onduladas. Se desarrolla mejor en suelos sueltos, aluviales fangosos-arenosos, con buen drenaje y de origen volcánico. En Colombia, crece en elevaciones entre el nivel del mar y 2100 m, con temperaturas que fluctúan entre 2 y 35 °C y un promedio anual de 22 °C. La precipitación anual debe ser de 800 a 4000 mm, con 4 a 5 meses de déficit hídrico. Necesita luz pero tolera períodos de sequía. La especie es moderadamente resistente a heladas. Crece en formaciones de bosques tropicales húmedos (bh-T), bosques tropicales húmedos y muy húmedos (bh/bmh-T), y bosques premontanos húmedos (bh-PM) (Lamprecht, 1990; Pereira, 1989).

La madera se utiliza en construcciones pesadas y ligeras y para muebles, cajas y moldeado de tablas. Es principalmente utilizada para pulpa, triplay y tableros aglomerados; en ebanistería y carpintería; y como vigas transversales, postes de larga duración y recalzos con pilotes. Como rollizo se utiliza como postes de transmisión (con una duración aproximada de 5 a 10 años), leña y carbón.

Las inflorescencias se desarrollan con aproximadamente 7 a 11 flores en las axilas de las hojas. Los frutos son ovoides a cilíndricos con un tamaño promedio de 7 por 5 mm. Una valva en la parte superior del fruto se abre cuando el fruto madura.

Debido a que los árboles son altos, la recolección de semillas es difícil. Hay un promedio de 275,150 semillas viables/Kg (Flora de Australia, 1988; Lama, 1986). Las semillas pueden almacenarse hasta por 8 años si se

colocan en envases herméticos y se mantienen a 4 °C con un contenido de humedad de 4.3 %.

La germinación en el laboratorio se da en 4 a 16 días. Se obtienen aproximadamente 60,000 plántulas de 1 Kg de semillas en viveros (Trujillo, 1983). El sustrato recomendado consiste en dos partes de arena y una parte de tierra, el cual debe ser desinfectado antes de la siembra. Las semillas deben establecerse a una profundidad suficiente para impedir que queden al descubierto cuando se rieguen, pero no deben estar muy enterradas. Las plántulas se sacan cuando miden de 5 a 7 cm de alto.

La especie también puede propagarse asexualmente utilizando espigas de árboles superiores, enraizados en envases individuales.

El suelo en el lugar de la siembra debe ser fértil y la maleza debe controlarse durante las primeras etapas de crecimiento. Deben evitarse suelos muy compactados o suelos con problemas de drenaje. Las densidades de plantación fluctúan entre 1,600 y 2,500 árboles/Ha (Lamprecht, 1990; Pereira, 1989). La especie es susceptible a ataques de hormigas y de hongos *Diaphorte cubensis* (Pinzón, 1997).

Species E



Eucalyptus saligna Sm.

Eucalyptus tereticornis Sm.

C. R. ALVARADO, C. A. ALVARADO, Y O. O. MENDOZA

Jefe Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerente General Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras

Familia: Myrtaceae

Eucalyptus umbrellata (Gaertn) Domin.

Blue gum, eucalipto tereticornis, forest red gum, mountain gum, my sore gum, red iron gum

Se localiza de forma natural en dos áreas. En Nueva Guinea, la especie crece entre 6 y 10° de latitud S, en elevaciones de 0 a 800 m. En Australia, crece entre 15 y 38° latitud S, desde Victoria hasta Nueva Gales del Sur, y en el norte de Queensland, en elevaciones de 30 a 1000 m. Ha sido introducida en muchos países tropicales y subtropicales en África, Asia y Sudamérica (Aguilar, 1966).

Es un árbol de rápido crecimiento que puede alcanzar de 30 a 45 m de altura, y de 1 a 2 m de diámetro. Tiene un tronco recto con una copa grande que es moderadamente densa. El tronco tiene una base recta y un fuste cilíndrico. La corteza lisa y blanquizca se desprende en láminas delgadas o tiras largas, produciendo manchas blanquizcas, grises, o azuladas en pedazos, y dejando una acumulación de corteza vieja (gris oscura, rugosa) en la base. Las hojas al principio son alternas, pecioladas, estrechas y lanceoladas, con frecuencia curvas, un ápice puntiagudo, angostas en la base, ligeramente gruesas, verde lustroso en el haz y en el envés, glabras, con numerosas venas finas a un ángulo agudo con la vena central. La especie crece en bosques abiertos o como árboles dispersos en llanos aluviales y a lo largo de arroyos, incluyendo aguas salinas. Crece mejor en suelos profundos, con buen drenaje, de textura ligera, neutros, o ligeramente ácidos. Fuera de su región natural, el árbol se ha establecido en una gran variedad de lugares, incluyendo suelos aluviales, fangosos y arcillo arenosos (Aguilar, 1966; Benitez y Montesinos, 1988). Tolerancia inundaciones estacionales por cortos períodos y puede tolerar hasta 15 heladas por año en la parte sur de su región natural. En el sur de China y Pakistán, la especie sobrevive a temperaturas de -7 °C. El árbol se planta ampliamente en áreas con lluvias de verano y estaciones secas moderadas a severas, aunque no tolera largos períodos de sequía. Prospera donde la precipitación anual es de 800 mm a 1500 mm, pero se han plantado árboles en áreas con menos precipitación (400 mm en India, 550 mm en Israel y 580 mm en Zimbawe), y en áreas con una considerable mayor precipitación (2180 mm en Colombia y 3500 mm en Papua, Nueva Guinea). Se encuentra en elevaciones entre 0 y 1000 m.

La madera rojiza tiene una textura uniforme, una fibra entrecruzada y es difícil de trabajar. Con una calorificidad de 22,100 KJ por Kg (5,280 Kcal/Kg), hace una excelente leña

y carbón. Debido a que es dura y pesada (0.75 a 1.0), la madera se utiliza en construcción, puntales y postes, gavetas, tableros de partículas de madera, tablas de fibra, durmientes y pulpa para papel. La madera es inmune a termitas y podredumbre seca y es, por lo tanto, una de las maderas más durables y valiosas para construcción, especialmente subterránea. Los árboles también se utilizan en la restauración e inmovilización de dunas, para controlar la erosión por viento y como setos vivos. La especie también se ha utilizado para la extracción de taninos y aceites. Las hojas se utilizan para obtener aceites esenciales, y las flores, para la producción de polen y miel. En agrosilvicultura se ha utilizado en combinación con cultivos. En Pakistán se ha utilizado en combinación con maíz, especialmente durante los primeros 6 a 12 meses, y en India, con tapioca (yuca) durante los primeros 2 años. La especie se utiliza mucho en forestación y reforestación en India, desde los llanos costeros hasta las montañas de los Himalayas, y en África occidental, especialmente en Zaire.

Cada año el árbol produce pequeños racimos de flores blancas, pero solamente cada tercer o cuarto año en la primavera y el verano produce abundantes florescencias. Tiene flores simples en la base de las hojas. Cada umbela tiene de 5 a 12 flores blancas, dispersas sobre un número igual de pedicelos. Las yemas florales tienen una base semiredonda y una cubierta delgada, alargada, de forma cónica, similar a un cuerno. Se le reconoce por el opérculo cónico y alargado que encierra los frutos antes de que maduren. Los frutos están en numerosas cápsulas de semillas, proyectándose y doblándose hacia adentro. Cada fruto contiene numerosas semillas pequeñas y delgadas que miden aproximadamente 1 mm de diámetro y son de color pardo oscuro lustroso a negras. Hay un promedio de 285,000 a 800,000 semillas/Kg, con más de 70 a 80% de viabilidad (Jimenez, 1997).

Las semillas pueden almacenarse por varios años a una temperatura aproximada de 4 °C y una humedad relativa de 60%. Las semillas se colocan en bolsas de plástico, las cuales se ponen luego en latas o envases de fibra de vidrio, que estén bien cerrados o que sean herméticos.

Especies E

Las semillas no necesitan pretratamiento para germinar; sin embargo, semillas naturales, en Australia y en Papua Nueva Guinea, pueden necesitar estratificación fría y húmeda para germinar bien (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984b). El sustrato utilizado comúnmente para germinación es arena de río, esterilizada y fina. En condiciones controladas, las semillas germinan bien con temperaturas alternantes de 20 a 30 °C, con 8 horas de luz. La humedad excesiva en el medio debe evitarse para prevenir ataques de hongos y bacterias durante la germinación. La regeneración por rebrote se ha utilizado y puede hacerse tres o cuatro veces en turnos de 10 años (Aguilar, 1966).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La producción depende de la humedad. Las mayores producciones se han reportado en los bordes de canales y bajo condiciones de irrigación. En plantaciones irrigadas en África bajo buenas condiciones, el árbol producirá de 20 a 25 m³/ha/año, durante los primeros 15 años; la producción entonces disminuye de 10 a 15 m³/ha/año, a menos que los árboles se corten para retoñar.



Eucalyptus tereticornis Sm.

Eucalyptus urophylla S.T. Blake

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Myrtaceae

Sin sinónimos

Eucalipto

Es muy parecido a *Eucalyptus alba*. Es un árbol de crecimiento rápido que puede alcanzar de 15 a 20 m de altura y 40 cm de DN. El tronco está bien formado. La corteza es lisa, con manchas color crema o rosadas; la superficie está cubierta por una sustancia harinosa. Las hojas jóvenes son pecioladas, ovoides-redondas a alargadas, y alternas. En árboles adultos, las hojas son más bien lanceoladas. Aunque la especie tolera suelos químicamente pobres, debe ser sembrada en suelos que tengan una textura media. No tolera suelos muy arcillosos con una capa freática superficial. Crece mejor en suelos que permanecen húmedos durante la estación seca (Lama, 1986). Crece en elevaciones desde el nivel del mar hasta 1200 m, con una temperatura media anual de 24 a 28 °C, y una precipitación anual de 2000 a 3000 mm. Crece en las formaciones vegetales de los bosques tropicales secos (bs-T) y bosques tropicales húmedos (bh-T) (Endo, 1992).

La madera es dura y no se parte fácilmente. Se utiliza principalmente para pulpa y tableros. También se utiliza en postes para transmisión eléctrica, postes de larga duración, y recalzos con pilotes, en construcción liviana y pesada, ebanistería y carpintería; en triplay y tableros aglomerados. Es útil para proteger orillas de ríos y proporcionar sombra. También es una especie productora de miel con buenas propiedades. Debido a que la especie no tiene grandes necesidades edáficas, es adecuada para reforestación, tanto en suelos inundados como en suelos secos de tierras bajas tropicales.

Los frutos se encuentran en rosetas de cinco a siete. Se separan de las ramas a mano o con tijeras, y se ponen en bolsas de papel. Deben mantenerse bien ventilados para prevenir ataques de hongos y no se deben exponer a temperaturas altas.

El peso de 1,000 semillas viables fluctúa entre 1.4 y 2.5 g. En promedio hay de 210 a 650 semillas viables/Kg. Las semillas maduras pueden mantenerse viables de 5 a 20 años, si se almacenan en envases cerrados con un contenido de humedad bajo (8 a 10%), y a una temperatura de 3 a 5 °C. Antes de almacenarlas, las semillas deben ser tratadas para protegerlas contra insectos y hongos.

La mayoría de las semillas de *Eucalyptus* germinan bien sin tratamiento de pregerminación, pero algunas especies

necesitan estratificación fría y húmeda para romper la latencia. Este tratamiento consiste en humedecer la semilla y colocarla en un cuarto frío (3 a 5°C), por 2 a 10 semanas. La temperatura apropiada para germinación es de 20 °C. La germinación completa ocurre en 10 a 21 días, dependiendo de la especie. Se obtienen aproximadamente 108 a 240 plántulas de 1 g de semillas en viveros.

Las semillas pueden dispersarse o sembrarse en surcos en semilleros preparados con un sustrato normal (tierra y arena 1:1), previamente humedecido y habiendo recibido sombra al principio de su desarrollo. Las plántulas se trasplantan cuando alcanzan aproximadamente 3 cm de altura. Puesto que las raíces deben contar con terrones, la planta se coloca de forma inmediata en las bolsas. Al principio, el material de siembra debe mantenerse bajo sombra y húmedo; la sombra y el riego se reducen gradualmente para preparar la plántula para ser establecida en el campo. Las plantas se establecen en campo cuando miden aproximadamente 25 cm de alto a los 100 ó 150 días.

La maleza debe quitarse del lugar de plantación. El suelo debe tratarse mediante ripeo completo o haciendo grandes cepas (50 X 50 X 50 cm). Generalmente, el espaciamiento es de 2 X 2 m o 3 X 3 m; ocasionalmente, es más grande. La protección contra insectos es necesaria durante todo el período de crecimiento. En plantaciones, el crecimiento es obstaculizado por ataques de hormigas (Lama, 1986).

Página en blanco

Fraxinus uhdei (Wenz.) Lingelsh.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Oleaceae

Fraxinus americana var. *uhdei* Wenzig, *F. chiapensis* Luncell

Evergreen ash, fresno, shamel ash, tropical ash

Es nativo del oeste y el sur de México, Guatemala y Honduras. Se ha establecido como árbol ornamental en otros países, incluyendo Costa Rica, Puerto Rico y Hawaii.

Es un árbol deciduo de rápido crecimiento. Puede alcanzar de 10 a 20 m de altura y de 40 a 50 cm de DN, aunque hay árboles muy viejos que pueden ser más grandes. La corteza es parda, áspera y surcada, y la copa es piramidal. La corteza interior es blanquizca y amarga. Las ramas pequeñas son verdes, y cuando son más viejas se tornan pardas y sin pelos, excepto cuando son jóvenes, con cicatrices foliares apareadas semi redondas; el follaje es verde pálido. Las hojas son opuestas, imparipinnadas, sin estípulas, de 15 a 30 cm de largo, y compuestas de 5 a 7 hojuelas apareadas a lo largo de un tallo delgado. Las hojuelas son serruladas, de 5 a 10 cm de largo, de 2 a 5 cm de ancho, agudas en el ápice, obtusas en la base, finamente aserradas en los bordes, y ligeramente engrosadas; la superficie superior es verde y sin pelos; la superficie inferior es de color verde claro con pelos pequeños a lo largo de la vena media. La especie crece naturalmente en bosques húmedos y en buenos suelos volcánicos, en elevaciones que fluctúan entre 500 y 1500 m, con una precipitación promedio anual de 1800 a 3000 mm y temperatura media de 18 a 23 °C.

El duramen es pardo y es adecuado para la producción de madera. Se utiliza para bates de béisbol, paletas y mangos de herramientas.

Las flores son muy pequeñas, verdosas, en panículas axilares, y dioicas; las panículas están ubicadas a los lados de las pequeñas ramas, muy bifurcadas y de 12 a 20 cm. El fruto es una sámara con un cuerpo pequeño, casi cilíndrico, pardo oscuro, de 0.75 cm de largo en la base, con un ala de color pardo claro, de 2.5 a 3 cm de largo, y de 5 mm de ancho, extendiéndose hasta el centro del cuerpo y ligeramente cortada en el ápice.

Trujillo (1996a) reportó que las semillas pueden almacenarse por varios meses en envases de vidrio bajo condiciones herméticas, a 4 °C, con un contenido de humedad de 7 a 10 %.

Los árboles plantados de manera artificial se obtienen de plántulas de regeneración natural. Algunos de los árboles establecidos en Puerto Rico fueron atacados fuertemente por la cochinilla blanca del durazno (*Aulacaspis pentagona*)

(Little y Wadsworth, 1974). El insecto *Phassus triangularis* (Lep., Hepiolidae) ha sido observado barrenando las médulas de este árbol (Arguedas *et al.*, 1993).

Especies F



Fraxinus uhdei (Wenz.) Lingelsh.

Gmelina arborea Roxb.

SOMYOS KIJKAR

Asociación de Naciones del Sudeste Asiático (ASEAN)
Centro de Semillas Forestales, Tailandia

Familia: Verbenaceae

Sin sinónimos

Gamar, gmelina, gumhar, sor, yemane

Es nativa de India, Bangladesh, Sri Lanka, Myanmar, Tailandia, sur de China, Laos, Cambodia y Sumatra en Indonesia. La especie fue introducida en muchos países tropicales, incluyendo Filipinas, Malasia, Brasil, Gambia, Costa Rica, Burkina Faso, Costa de Marfil, Nigeria y Malawi (National Academy of Sciences, 1980; Soerianegara y Lammens, 1994).

Es un árbol deciduo de rápido crecimiento que puede crecer hasta 30 m de altura y más de 80 cm de DN. El árbol crece comunmente hasta 20 m, con un tronco limpio, de 6 a 9 m y un alto ahusamiento. La especie se adapta moderadamente y sobrevive bien en una amplia gama de tipos de suelos: suelos ácidos, arcillas calcáreas y suelos lateríticos. Crece mejor en suelos fértiles, jóvenes y con buen drenaje, donde la precipitación anual fluctúa entre 1200 y 4500 mm, la temperatura fluctúa entre 12 y 45 °C, y las elevaciones fluctúan entre el nivel del mar y 1000 m (Lamb, 1968; National Academy of Sciences, 1980; Smitinand *et al.*, 1975; Soerianegara y Lammens, 1994).

La madera es relativamente liviana, con una densidad de 420 a 640 Kg/m³ y un valor calorífico de aproximadamente 4800 Kcal/Kg (National Academy of Science, 1980). La madera de color paja es una de las maderas de mejor utilidad en los trópicos, donde se utiliza en construcciones livianas, carpintería en general, empaques, muebles, tableros de partículas de madera, triplay y fósforos. La madera es buena productora de papel, con propiedades superiores a aquéllas de la mayoría de pulpas de madera dura. Sus hojas pueden utilizarse como forraje y sus flores producen abundante néctar del cual se produce miel de alta calidad (National Academy of Sciences, 1980; Smitinand *et al.*, 1975; Troup, 1921).

Florece y da frutos cuando tiene de 6 a 8 años de edad. Racimos de flores amarillentas-pardas aparecen cuando los árboles generalmente no tienen hojas, en enero hasta marzo, pero algunos florecen y dan fruto en todo el año. La panicula mide cerca de 30 cm de largo y aparece en vástagos terminales y laterales; la bráctea mide cerca de 0.5 cm. La flor mide aproximadamente 2.5 cm de diámetro. Los frutos maduran durante los últimos días de abril hasta fines de mayo. El fruto es una drupa carnosa, oblonga, de 2 a 3 cm de largo. Los frutos verdes inmaduros se vuelven amarillos con un pericarpio brillante como cuero, pulpa algo dulce y una semilla dura y huesuda cuando maduran. La

semilla mide de 1.5 a 2.0 cm de largo, puntiagudo en un extremo y con 2 o 3 cavidades, con dos o tres semillas.

Los frutos pueden ser recolectados del dosel de la copa o del suelo. Debido a que los frutos frescos son consumidos afanosamente por el ganado, las semillas también pueden recolectarse de sus excretas. Sin embargo, se recomienda recolectar frutos que se están poniendo amarillos en los árboles. La fermentación de frutos caídos en el suelo puede inducir un ataque de hongos que daña las semillas. Recolectar frutos maduros de los árboles asegura buena calidad de semillas provenientes de fuentes conocidas. Encerados o sábanas de plástico se ponen bajo los árboles para recolectar los frutos maduros que caen cuando se sacuden las ramas. Los frutos se remojan en agua fría para facilitar la extracción de semillas a mano o con un despulpador. El escarificador Dybvig extrae exitosamente las semillas sin remojarlas previamente. Hay un promedio de 1,250 semillas/Kg (Yap y Wong, 1983) a 2,750 semillas/Kg (Hor y Pukittayacamee, 1993). Las semillas frescas pueden almacenarse en bolsas, en un lugar fresco y seco, por cerca de 3 meses sin perder mucha viabilidad. Las semillas frescas muestran una tasa de germinación de 90% (Hor y Pukittayacamee, 1993).

Las semillas se remojan en agua por 1 día antes de ser sembradas. Las semillas que flotan deben ser desechadas porque no son viables. Las semillas se siembran en tierra suelta y se cubren escasamente (0.5 a 1.0 cm) con tierra. Las semillas también pueden plantarse directamente en envases preparados con sustratos apropiados. La germinación se da de 7 a 21 días después de la siembra.

Las plantas jóvenes crecen rápidamente y alcanzan un tamaño apropiado para llevarse a campo en 2 a 3 meses, cuando miden de 40 a 45 cm de altura. También se usa el establecimiento de tocones (Troup, 1921). La especie retoña bien después de talarse. Los vástagos que retoñan están listos para producción por esqueje enraizado cuando tienen 60 días de edad. Comúnmente se utiliza una sección de un solo nudo de mitad de hoja para enraizamiento, con o sin aplicación de fitohormonas. Sin embargo, el tratamiento con fitohormonas puede inducir un enraizamiento más temprano y vigoroso, que sin tratamiento (Hijoyo, 1993). Estacas de *Gmelina arborea* se establecen bien cuando la humedad relativa es de más de 80% y la temperatura es menor a 30 °C.



Gmelina arborea Roxb.

Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret

I. MOREIRA Y E. ARNÁEZ

Instituto Tecnológico de Costa Rica,
Cartago, Costa Rica

Familia: Tiliaceae

Luehea meiantha, *Goethalsia isthmica*

Guácimo blanco

Nativa de las islas Filipinas (Carpio, 1992), crece ahora desde Nicaragua hasta Colombia (Rojas, 1983). En Costa Rica la especie es común en el Golfo Dulce y en la región de Huetar Norte.

Es un árbol de tamaño mediano con tronco recto y corteza lisa que puede alcanzar una altura de 15 a 45 m, y 35 a 250 cm de DN (Rojas, 1983; Standley, 1937). El árbol crece en suelos arcillosos en elevaciones desde 270 hasta 900 m en áreas donde la precipitación anual es 4000 mm y la temperatura promedio es 26 °C.

Cuando esta verde la madera es blanca, clasificada como liviana (su gravedad específica es de 0.35) y blanda, y se seca rápidamente sin que aparezcan grandes defectos. Es fácil de trabajar y conservar, y tiene un buen pulido; sin embargo, tiene poca resistencia contra organismos biodegradantes. Se utiliza para postes de cerca, mangos para herramientas livianas, cajas, cajones, palos de escoba, tablas para techo y en construcciones interiores y exteriores (Carpio, 1992). La especie tiene el segundo lugar de demanda en la industria de fósforos dado que es muy abundante y crece rápido (Rojas, 1983).

Las flores aparecen en agosto. Muestran inflorescencia axilar o terminal, tipo cima; las flores son hermafroditas, amarillas y pequeñas. Los frutos de color verde oscuro están unidos en grupos de tres, son indehiscentes y alados. Cada fruto mide aproximadamente 10 cm de largo y 6 cm de ancho, con dos lóculos, y desarrolla una o dos semillas carnosas piriformes. Pocas semillas son viables porque solamente uno de los tres frutos unidos tiene un embrión (Moreira y Arnáez, 1992, 1994).

El fruto se recolecta en febrero, abril y octubre. Los frutos deben recolectarse directamente del árbol cuando comienzan a ponerse de color pardo oscuro. Los frutos se esparcen en el suelo para secarlos y luego sembrarlos.



Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret

Grevillea robusta A. Cunn. ex R. Br.

R. ALVARADO, C. A. ALVARADO, Y O. O. MENDOZA

Jefe Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerente General Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras

Familia: Proteaceae

Sin sinónimos

Gravilea, grevilea, pino rojo, roble australiano, roble de pelota, roble sedoso, silky oak

Está naturalmente distribuida en Australia, entre las latitudes 25 y 39° S en Queensland y Nueva Gales del Sur. También puede encontrarse entre las latitudes 13 y 21° S. Se ha plantado en países tropicales y subtropicales como Guatemala, Costa Rica (comenzando a 1000 m), el este de África (1200 a 1800 m), Sri Lanka (600 a 2000 m), India (300 a 1800 m), Java (50 a 2000 m), Israel, Chipre y Sudáfrica. Crece naturalmente en bosques lluviosos costeros junto con *Eucalyptus* spp. o con frecuencia, en pequeños rodales puros.

Es un árbol perenne que alcanza alturas de 30 a 35 m y diámetros de 50 a 60 cm. El tallo es comunmente recto y muy cilíndrico, aunque tiende a bifurcarse. La copa es generalmente larga, angosta, y bastante rala. Los vástagos son profundamente lobulados en el haz, con lóbulos agudos, a veces alcanzando la vena principal, angostos y enteros en el envés; la parte posterior es pilosa y blancuzca; el haz es glabro. El árbol tiene un olor fuerte. La corteza es gris oscura, profundamente agrietada y quebradiza (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a). Las hojas son compuestas bipinnadamente y alternas, brotando de 15 a 20 folíolos que son angostos y lanceolados, midiendo 2.5 cm de largo; el haz es liso, y el envés es grisáceo- argénteo (Standley, 1931). El árbol desarrolla un sistema radical profundo. Tolerancia suelos arenosos y ácidos; puede crecer en suelos poco profundos e inundados, aunque allí no crece mucho y la forma del tallo es pobre; pero los suelos arcillosos y pesados no son favorables. Crece bien en suelos arenosos sueltos, de frescos a húmedos, con un pH entre 5 y 7. Prefiere suelos con un alto contenido de grava (Benitez y Montesinos, 1988; U.S. Department of Agriculture, 1974). Puede crecer a temperaturas bajas y altas. La especie se considera relativamente resistente a heladas. Crece en elevaciones entre 600 y 2000 m. En Australia crece donde la precipitación anual fluctúa entre 1200 y 1500 mm.

La madera es parda rojiza y tiene un lindo veteado, especialmente en las partes nudosas. Es dura, moderadamente pesada (gravedad específica de 0.56) y flexible, con durabilidad natural limitada. Es muy difícil de secar; tiende a rajarse y torcerse. La madera se utiliza en carpintería, ebanistería, chapas, moldeados, cajas, acabados de interiores, muebles, láminas, pisos de parquet

y triplay. Mezclada con madera de fibra larga, se utiliza en la industria de la celulosa. Es especialmente importante como leña de alto valor, especialmente en regiones semiáridas. En Australia y en vastas áreas de otras regiones donde se cultiva, también es valorada como un árbol ornamental para jardines, alamedas, bordes de calles y parques (Standley, 1931).

Las flores son anaranjadas, dispuestas en vástagos axilares y miden hasta 2 cm de largo. Un fruto pequeño, lignificado folicular crece desde los pedúnculos florales. Los frutos son dehiscentes, con una maduración muy irregular. El período de fructificación ocurre desde mayo hasta octubre, presentándose principalmente en mayo y junio. El fruto contiene una o dos semillas delgadas con una consistencia parecida a la del papel. Hay un promedio de 50,000 a 150,000 semillas por Kg, con 60 a 80% de viabilidad.

Bajo condiciones normales de almacenamiento, las semillas permanecen viables solamente de 2 a 3 meses, después de haber sido recolectadas, y la germinación disminuye muy rápidamente. Con una humedad física de 7 a 8%, las semillas pueden almacenarse hasta por 2 años a una temperatura de aproximadamente 4 °C y 60% de humedad relativa. Las semillas se colocan en bolsas de plástico que luego se ponen en envases cerrados. Las semillas son recalcitrantes; germinan fácilmente en un medio de arena.



Grevillea robusta A. Cunn. ex R. Br.

Guaiacum officinale L.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Zygophyllaceae

Sin sinónimos

Bois de gaoac, bois saint, common lignumvitae, gaïac, gaïac franc, gaïc mâle, guayacán, guayacán colombiano, guayacán de playa, guayacán negro, guayaco, lignumvitae, palo santo, pau santo, pokhout, wayacá (Little y Wadsworth, 1964)

La región nativa de *Guaiacum officinale* incluye los cayos del Sur en las Bahamas, las Antillas Mayores, la mayoría de las Antillas Menores, costas de Venezuela, Colombia y Panamá. La especie también es nativa de Aruba, Bonaire, Curacao y Tobago. Aunque está presente en Trinidad y Guyana, quizás no es nativa de allí. Sin embargo, debido al crecimiento, cosechas e incendios, está extinta o cerca de la extinción en varias islas del Caribe. El árbol se planta como ornato en Bermuda, Florida, y otras áreas tropicales (Francis, 1993).

Es un árbol de lento crecimiento, de tamaño pequeño a mediano, que alcanza de 3 a 10 m de altura. Se han reportado árboles muy viejos de casi 1 m de DN (Francis, 1993). El tronco, que es corto y rara vez recto, está cubierto por una corteza lisa, moteada, de color gris-verde y coronado con una copa densa de hojas de color verde oscuro. El árbol es muy robusto en lugares secos y de mediana precipitación, especialmente en áreas costeras. Áreas rocosas calizas con 635 a 1570 mm de precipitación anual y una estación seca de 2 o más meses, comúnmente dan los mejores resultados. Si se le proporciona protección contra árboles que compiten, el árbol crecerá más rápidamente en suelos profundos, ricos y de textura mediana. Crece desde cerca del nivel del mar hasta los 300 ó 400 m de elevación (Francis, 1993).

G. officinale a veces crece en asociación con una especie hermana (*G. sanctum* L.), pero se sabe que no se cruzan.

La madera es fuerte, dura, auto lubricante y resistente al agua de mar. Tiene una densidad de 1.20 a 1.36 g/cm³ secada al aire (Longwood, 1962) y 1.05 g/cm³ secada en horno (Chudnoff, 1984). La madera se usaba históricamente para casquillos, cojinetes y poleas para barcos de vapor y vela; hoy se utiliza principalmente para esculturas, tablas para cortar, morteros y carbón. También se ha utilizado para hacer un tinte. Extractos de esta madera se han utilizado por cientos de años en medicina herbal, aunque es peligroso en dosis grandes. Debido a sus flores bonitas, frutos y follaje, la especie se planta mucho como ornato, especialmente en el área del Caribe.

El florecimiento dura cerca de 1 mes y en Puerto Rico puede darse desde el inicio de la primavera hasta el otoño (Little y Wadsworth, 1964), y en Cuba, desde marzo hasta mayo (Betancourt Barroso, 1987). No todos los árboles en un rodal florecen al mismo tiempo. Los árboles en una plantación comenzaron a florecer y a dar fruto aproximadamente a los 25 años, después de haber sido sembrados (Francis, 1993). Las flores azules de 2 cm de ancho crecen en racimos en los extremos de las pequeñas ramas. Los frutos anaranjados a naranja-pardos son cápsulas aplanadas con 2 cavidades. En la madurez, se abren para exponer 2 semillas que están cubiertas por un arilo rojo carnosos (Little y Wadsworth, 1964). La producción de semillas y frutos es comúnmente abundante. Los frutos en una recolección en Puerto Rico pesaban en promedio de 0.39 ± 0.11 g cada uno (Francis y Rodríguez, 1993).

Los frutos que están comenzando a abrirse pueden recogerse del suelo, recolectados a mano de árboles bajos, o cortados con tijeras podadoras con extensores. Usualmente se deben quitar las semillas de los frutos. Pueden quitarse a mano, o los frutos pueden secarse en la sombra, remojados para ablandarlos y luego tamizados en húmedo para quitar la pulpa (Betancourt Barroso, 1987). Las semillas se secan y se almacenan a una temperatura de 5 a 8 °C. Sin embargo, las semillas almacenadas comienzan a perder su viabilidad después de 1 mes (Betancourt Barroso, 1987). Una estrategia alternativa es germinar las semillas inmediatamente y mantener las plántulas con un crecimiento lento en el vivero, hasta que sea necesario. Había un promedio de 3,550 semillas/Kg secadas al aire recolectadas en Puerto Rico (Francis y Rodríguez, 1993).

La germinación es epigea y comienza de los 10 a 12 días después de la siembra. En Cuba, hasta 60% de semillas frescas germinan (Betancourt Barroso, 1987). Una prueba utilizando semillas de Puerto Rico resultó en 9% de germinación de semillas frescas, 5% con semillas almacenadas por 1 mes a 5°C, 20% con semillas almacenadas por 1 mes a 26 °C y 10% con semillas almacenadas por 2 meses a 26 °C (Marrero, 1949). Otra prueba con semillas de Puerto Rico obtuvo solamente 7% de germinación en el primer mes, con un 41% adicional

Especies G

germinando durante los siguientes 9 meses (Francis, 1993). En una prueba de varios pretratamientos de semillas, ciclos de remojo y secado diarios por 1 semana, dieron el único aumento en la germinación comparado con semillas no tratadas (Cooper, 1986).

Las semillas comunmente se germinan en bandejas o semilleros y se trasplantan cuando miden de 2 a 4 cm de altura. Las plantas para plantaciones u para fines ornamentales, se cultivan en contenedores o bolsas de

vivero. La mezcla de tierra para sembrar debe tener buen drenaje y contener un poco de limo. Las plantas alcanzan de 20 a 30 cm de altura en 18 a 24 meses, cuando se pueden establecer en campo. Desmalezar a largo plazo estimulará plantaciones exitosas. Debido a que animales que pastan y que pacen cuidadosamente, eluden las plantas y los árboles jóvenes, por lo que el sembrar en áreas sobrepastoreadas podría ser una sabia estrategia de establecimiento. Se deben excluir totalmente los incendios.



Guaiacum officinale L.

Guaiacum sanctum L.

W. A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Zygothylaceae

Guajacum sanctum (variación ortográfica, Missouri Botanical Garden, 1999)

Bastard lignum-vitae, guayacán real, palo santo (Chudnoff, 1984; Holdridge y Poveda, 1975; Record y Hess, 1949)

La región de *Guajacum sanctum* se extiende desde el sur de Florida, este de México a través de las Antillas, a lo largo de la costa oeste de Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica (Burger, 1991; Chudnoff, 1984; Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Longwood, 1962; Record y Hess, 1949; Standley y Steyermark, 1946). Generalmente es una especie de dosel, heliófita que crece bien en áreas abiertas. En Costa Rica, la especie crece en asociación con otros árboles, entre ellas: *Astronium graveolens* Jacq., *Tabebuia ochracea*, *Sideroxylon capiri* (Jiménez, 1993). En Nicaragua, está asociada con *Phyllostylon brasiliense* Capan. ex Benth. y Hook f., *Haematoxylum brasiletto* H. Karst., y *Caesalpinia coriaria* (Jacq.) Willd. en áreas muy calientes y secas (Salas, 1993).

Es un árbol de lento crecimiento, de tamaño pequeño a mediano que alcanza de 4 a 25 m de altura y hasta 60 cm de DN. La copa es densa y redonda, a veces con ramas descendentes distalmente. La corteza exterior es grisácea y rugosa con fisuras longitudinales, y a veces se exfolia en placas. La corteza interior es de color pardo claro y ligeramente amargo (Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Salas, 1993). Las hojas son opuestas, paripinnadas, de 3 a 9 cm de largo con dos a seis pares de hojuelas; el peciolo mide de 3 a 8 mm de largo, y el peciolo y el raquis miden hasta 5 cm de largo. El raquis es diminutamente puberulento o glabrescente, y con canales profundos por encima. Las estípulas miden de 2 a 4 mm de largo, de forma triangular y agudas, comprimidas, puberulentas distalmente, gruesas y persistentes. Las hojas son opuestas, elípticas y estrechamente oblongas a oblongo-ovaladas; las pequeñas hojas del medio son las más largas en cada hoja y son bruscamente obtusas o redondeadas a agudas en el ápice. Las hojas son anchas, asimétricas, sésiles o subsésiles y desiguales en el peciolo grueso; las hojuelas son enteras, glabras, de 2 a 3.5 cm de largo y de 1 a 1.5 cm de ancho (Burger, 1991; Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Salas, 1993).

El árbol está mayormente limitado a lugares secos, expuestos, donde por lo general es la especie predominante, y donde el suelo es muy seco, por lo menos durante parte del año. Crece bien en suelos no profundos, particularmente en áreas calizas, bajas y con buen drenaje, colinas bajas expuestas a vientos secos calientes, y regiones rocosas calizas (Longwood, 1962). Crece en elevaciones de 10 a 200 m en Costa Rica, y hasta de 700

m en Nicaragua. Está limitado a formaciones de bosques tropicales secos, deciduos, de tierras bajas, con una precipitación anual menor de 1500 mm y temperaturas que fluctúan entre 28 y 35 °C.

El duramen es de color pardo oscuro verdoso a casi negro y se le distingue fácilmente de la albura angosta, de color amarillo pálido o crema. El duramen se vuelve aún más oscuro después de que se expone al aire y a la luz. La madera tiene una textura muy fina y uniforme con una fibra excesivamente entrelazada. Es oleosa debido al contenido de resina (resina guaiaci), que constituye cerca de un cuarto del peso seco. Un ligero olor es evidente cuando la madera se calienta o se frota. De vez en cuando se presentan cambios de color o una fibra fina óndula irregular entrelazada (Longwood, 1962).

La madera es extremadamente dura y pesada. La gravedad específica (peso seco al horno/volumen verde) fluctúa entre 1.05 y 1.24. La madera secada en horno tiene una gravedad específica de 1.2 a 1.36. La madera es difícil de secar y se necesita tener mucho cuidado para evitar grietas y rajaduras en los extremos. La madera es muy difícil de trabajar ya sea con herramientas manuales o maquinaria, y para el cepillado se recomienda un ángulo de corte de 15° o menos. La madera se tornea y se le da forma bien y adquiere un alto pulido. Debido a sus resinas oleosas, requiere tratamientos especiales de su superficie para que pueda pegarse de manera satisfactoria. El duramen es muy resistente a ataques de hongos pudridores, termitas y barrenadores marinos. La madera no requiere preservación debido a su alto contenido de resina guaiaci y a la alta densidad de la madera. La madera se utiliza en cojinetes, bloques de casquillos, rondanas de poleas, cabezas de mazos y tornería. Su uso más notable es en cojinetes y bloques de casquillos para ejes de hélices de barcos, debido a su auto-lubricación y su dureza (Chudnoff, 1984; Herrera y Morales, 1993; Longwood, 1962; Record y Hess, 1949). El árbol es una fuente de resinas, especialmente de la madera y de la corteza, que tienen ácido guayácico y benzoico. Las resinas obtenidas de la madera, corteza, hojas y flores también se utilizan en algunas preparaciones farmacéuticas (Herrera y Morales, 1993; Salas, 1993). Sin embargo, según el Decreto 25700 MINAE, del Ministerio del Ambiente de Costa Rica, la tala de *Guajacum sanctum* está prohibida (Ministerio del Ambiente y Energía, 1997).

Especies G

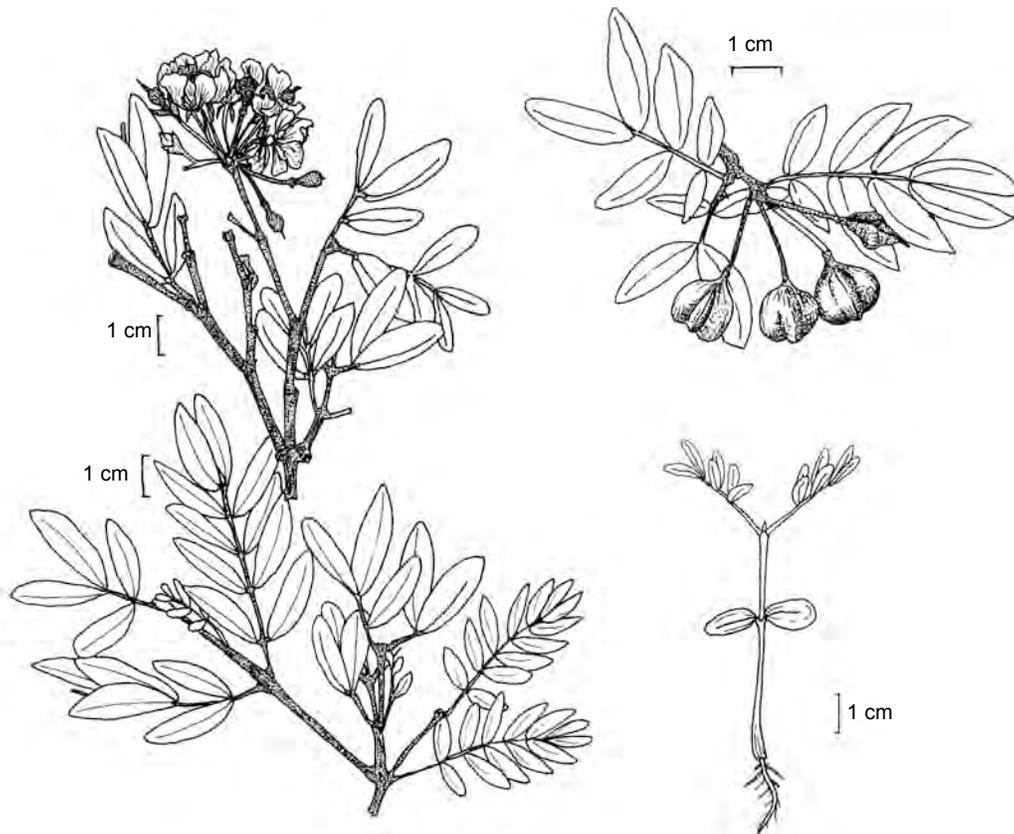
La floración se presenta durante la estación seca, desde febrero hasta mayo, y un segundo brote se da en noviembre. El árbol comienza a florecer después de 6 a 8 años. Las inflorescencias son fascículos de cuatro a ocho flores, en nudos distales con pedúnculos escasos y diminutamente puberulentos. Las flores tienen cinco pétalos de color azul brillante, anchamente obovadas, con forma de uña en la base, de 8 a 10 mm de largo, y de 6 a 8 mm de ancho. Usualmente hay un disco presente, frecuentemente con glándulas extraestaminales o intraestaminales. El androceo tiene 10 estambres libres, cada uno de 6 mm de largo; los estambres externos están opuestos a los sépalos; las anteras son bitecas y se abren de modo introrso con hendiduras longitudinales. El pistilo mide aproximadamente 10 mm de largo y es solitario, con cuatro a cinco carpelos unidos, un estípite corto y un estilo delgado; el ovario es obovoide. Se han observado frutos en marzo, abril, junio, julio y octubre (Burger, 1991; Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993). El fruto es una cápsula obovoide con dos a cinco lóbulos o acanalada, de 14 a 16 mm de largo y de 12 a 18 mm de ancho. El fruto es carnoso o húmedo en la madurez, pero cuando se seca tiene una superficie dura amarillenta y brillante. Las semillas son elipsoides, de aproximadamente 1 mm de largo, y pardas a negras con un arilo rojo (Burger, 1991; Holdridge y Poveda, 1975; Jiménez, 1993; Salas, 1993).

Los frutos deben ser recolectados del suelo muy temprano por la mañana para evitar depredación de semillas por roedores. Los frutos se colocan en el suelo por 7 días en la

sombra; luego el pericarpio del fruto se quita con agua corriente para extraer las semillas. Entonces, las semillas se secan en la sombra y se almacenan en envases cerrados herméticamente. Hay un promedio de 20,000 semillas por Kg.

Las semillas frescas tienen un 40 a 60% de germinación en viveros. Las semillas pueden almacenarse por 1 mes a una temperatura de 5 a 8 °C. Pierden viabilidad en menos de 1 mes si se almacenan a temperatura y humedad ambiente. Las semillas pueden sumergirse en agua corriente (a 20 °C) por 24 horas antes de sembrarlas. La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar. La germinación comienza a los 6 a 8 días después de la siembra y termina en 16 a 20 días.

Las semillas se siembran a 1 cm de profundidad en cajas de germinación llenas de arena; cuando miden 6 cm de alto, se trasladan a bolsas de vivero. Las plantas están listas para establecerse 1 año después de la siembra, cuando alcanzan una altura de 30 a 40 cm. Al igual que *Guajacum officinale*, el problema principal en el vivero son los insectos come-hojas: *Kricogonia castalia* (Fabr.), *Iridopsis* sp. y *Gnorimoschema* sp. (Timyam, 1996). La regeneración es muy buena dentro del bosque, con cientos de plántulas y árboles jóvenes; sin embargo, muy pocos de ellos logran sobrevivir hasta alcanzar la madurez (Jiménez, 1993).



***Guajacum sanctum* L.**

Guarea glabra Vahl

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Meliaceae

Carapa trijuga Willd. Ex C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:564; 1878); *Guarea brachystachya* Sessé & Mociño ex DC. (Prodromus systematis Naturalis Regni Vegetabilis 1:624; 1824); *Guarea humilis* Bertero ex DC. (Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 1:624; 1824); *Guarea swartzii* C. DC. (Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 1:624; 1824); *Guarea excelsa* Kunth (Nova Genera et Species Plantarum 7:227; 1825); *Guarea vahliana* A. Juss. (Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle 19:240, 282; 1830); *Sapindus glabrescens* Hook. & Arn. (The Botany of Capitan Beechey's Voyage 281; 1838); *Guarea kegelii* Turczaninow (Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou 36 [1]:589; 1863); *Guarea fulva* Triana & Planch. (Annales des Sciences Naturelles, Botanique ser. 5 15:371; 1872); *Guarea fulva* var *mexicana* C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:575; 1878); *Guarea bijuga* C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:567; 1878); *Guarea filliformis* var *cinerascens* C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:567; 1878); *Guarea filliformis* var *pallida* C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:566; 1878); *Guarea filliformis* Ruiz & Pav. Ex C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:566; 1878); *Guarea purpurea* C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:564; 1878); *Guarea schomburgkii* C. DC. (Monographiae Phanerogamarum 1:565; 1878); *Guarea lherminieri* C. DC. (Bulletin de l'Herbier Boissier ser. 2:571; 1894); *Guarea luxii* C. DC. (Botanical Gazette 19 [1]:2; 1894); *Guarea palmeri* N.E. Rose ex C. DC. (Botanical Gazette 19:39; 1894); *Guarea pauciflora* Sessé & Moc. (flora Mexicana 100; 1894); *Guarea tuerckheimii* C. DC. (Botanical Gazette 33 [4]:250; 1902); *Guarea bullata* Radlk. (Bulletin de l'Herbier Boissier ser. 25:192; 1905); *Guarea donnell-smithii* C. DC. (Bulletin de l'Herbier Boissier ser. 25:419; 1905); *Guarea erythrocarpa* C. DC. (Bulletin de l'Herbier Boissier ser. 25:420; 1905); *Guarea microcarpa* C. DC. (Bulletin de l'Herbier Boissier ser. 25:420; 1905); *Guarea syringoides* C.H. Wright (Bulletin of Miscellaneous Information Kew 3; 1906); *Guarea rovirosae* C. DC. (Annuaire du Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève 10:145; 1907); *Guarea virescens* C. DC. (Annuaire du Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève 10:140; 1907); *Guarea brevipanthera* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68[6]:1; 1917); *Guarea cook-griggsii* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68[6]:2; 1917); *Guarea ternifoliola* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68[6]:2; 1917); *Guarea tonduzii* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68[6]:4; 1917); *Guarea makrinii* Blake (Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University n.s. 53:57; 1918); *Guarea obtusata* Blake (Proceedings of the Biological Society of Washington 33:118; 1920); *Guarea chiapensis* Blake (Proceedings of the Biological Society of Washington 34:116; 1921); *Guarea excelsa* var. *dubia* Blake (Proceedings of the Biological Society of Washington 34:116; 1921); *Guarea heterophylla* Blake (Proceedings of the Biological Society of Washington 34:116; 1921); *Guarea polyantha* Blake (Proceedings of the Biological Society of Washington 34:117; 1921); *Guarea glabrescens* (Hooker & Arn.) Blake (Contributions from the U.S. National Herbarium 23:559; 1923); *Guarea microcalyx* Harms (Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 9:429; 1925); *Guarea chiricana* Standl. (Publications of the Field Colombian Museum, Botanical Series 4 [8]:215; 1929); *Guarea matudai* Lundell (Lloydia 2 [2]:93; 1939)

Alligator wood, azote, bejuco colorado, cacahuatillo, cagaste, carapillo, carbón, carbonero, carimbo, cedrillo, cedrillo blanco, cedro macho, cichipate, cola de pavo, coquimbo, cramantree, dorita, duraznillo, guaraguao macho, guaraguillo, hoja blanca, huesillo, mamecillo blanco, pico de oro, pronto alivio, quitacalzón, small redwood, trompillo, wild orange, zapotillo (Pennington y Styles, 1975, 1981; Record y Hess, 1949; Standley, 1938).

Es una especie neotropical. Su región geográfica se extiende desde Sinaloa y Veracruz en México, a lo largo de las cuencas del Atlántico y Pacífico de Centroamérica, en

Colombia y Venezuela, hasta Amapa en el noreste de Brasil (Croat, 1978; Pennington y Styles, 1981). También se encuentra a lo largo de las cuencas del Pacífico y del

Especies G

Amazonas, de los Andes bajando a Perú y el área suroeste del Amazonas brasileño, así como en las Antillas Menores, Puerto Rico y Jamaica.

Es un árbol que alcanza 25 a 30 m de altura y más de 1 m de DN. El árbol es perenne. El tronco es recto con pequeños contrafuertes; la copa es densa y redondeada. La corteza es blanda y fisurada verticalmente o escamosa. Es parda o parda grisácea. Internamente, la corteza es de color crema y aromática. La corteza fresca exuda un suave olor aromático. El grosor medio es de 1.3 a 1.6 cm. Las ramas jóvenes son pubescentes, volviéndose glabras y de color pardo grisáceo pálido o blanco grisáceo, con algunas lenticelas (Pennington y Styles, 1981). Las hojas son compuestas, pinadas y pueden alcanzar 60 cm de largo; la yema terminal con crecimiento intermitente es típica de las especies del género. Algunas razas crecen bien en colinas de bauxita. Con frecuencia la especie es ribereña. La elevación fluctúa entre 0 a 2000 m, aunque crece mejor en tierras bajas que son periódicamente inundadas. La temperatura fluctúa entre 18 y 35°C y la precipitación anual es de 1500 a 7000 mm.

Es la especie más variable del género y tiene varias razas a lo largo de su región de distribución natural.

La madera es parda o parda rojiza, aromática, fina o de textura media, con fibra recta, a veces entrecruzada y de brillo moderado. La gravedad específica de la madera es de 0.49 a 0.52, variando de acuerdo a la procedencia. El contenido de humedad inicial (110 a 119 %) es demasiado alto para su densidad; el peso verde es de 980 a 1040 Kg por m³. La contracción volumétrica y la proporción de contracción tangencial / radial son similares a aquéllas de *G. grandifolia* DC. Las propiedades mecánicas son bajas o medianas. El secado al aire es moderadamente rápido. La madera se seca con pocos defectos (fisuras y enrollamiento), es fácil de trabajar y tiene un acabado liso; el cepillado es fácil y las superficies obtenidas son lisas. El duramen es durable y difícil de preservar. La madera es equivalente a la de la caoba real (*Carapa guianensis* Aubl.), apamate (*Tabebuia rosea* (Bertol.) DC.), fresno verde (*Fraxinus pennsylvanica* Marshall) y arce rojo (*Acer rubrum* L.) y puede utilizarse con éxito como sustituto para la caoba (*Swietenia macrophylla* King). La madera se mezcla y con frecuencia se le confunde con maderas de otras especies del mismo género y con la caoba real. La madera se utiliza en construcción general, carpintería, muebles, marcos de ventanas y puertas, armarios, chapas, moldeados, pisos y objetos torneados (Anónimo, 1946; Llach, 1971).

Debido a que el patrón de florecimiento es subanual, la especie tiene flores y frutos por varios meses. Es dioica y las flores son unisexuales. Las inflorescencias son panículas axilares o ramifloras seudoespigadas. Las ramas laterales secundarias son cimbras o racimos. El cáliz es rotado, pateliforme o ciatiforme, con cuatro dientes o lóbulos agudos, a veces redondeados. La corola tiene de cuatro a cinco pétalos generalmente valvados, a veces imbricados, de color crema blancuzca o verdosos. Las flores son fragantes y entomófilas. La maduración del fruto dura 3 meses y la producción de frutos está correlacionada con su florecimiento episódico. La cosecha principal se da desde enero hasta mayo. El fruto es una cápsula

dehiscente, globosa, plana en el ápice, lisa o áspera con un pericarpio duro y espeso. La dehiscencia ocurre de forma basipetálica, a lo largo de ranuras longitudinales, usualmente produciendo cuatro a cinco valvas (Van Roosmalen, 1985, Wheelwright *et al.*, 1984). El endocarpio es dulce. Hay una a dos semillas por lóculo, con la forma del gajo de una naranja (Pennington y Styles, 1981). La forma y el tamaño varían de un fruto a otro, la longitud de la semilla usualmente fluctúa entre 1.5 y 3 cm.

Los frutos se recolectan directamente del árbol o del suelo. Los frutos y semillas pequeños, mal formados o dañados deben ser desechados. Las semillas deben mantenerse húmedas hasta que se remojen y luego se siembran. El contenido de agua de la semilla es 38 a 41%. El comportamiento de la semilla es recalcitrante y la viabilidad se pierde en 6 a 8 días, dependiendo de la pérdida del contenido de humedad. La germinación es hipógea y la plántula es criptocotilar. En el suelo del bosque, muchos frutos y semillas son atacados por insectos, guan (pájaros grandes) y roedores (Van Roosmalen, 1985). Las semillas dañadas no germinan. En condiciones de invernadero, la germinación es buena (80 a 82 %) si las semillas sanas y frescas se remojan en agua corriente por 24 horas antes de sembrarlas. La primera evidencia de germinación se observa a los 65 a 70 días después de la siembra.

Las semillas se cultivan en cámaras de germinación o semilleros de arena. El sustrato debe mantenerse húmedo y aireado. Las plántulas pueden trasplantarse a bolsas de plástico cuando la plúmula mide de 2 a 3 cm de largo. Los períodos de invernadero y vivero pueden durar aproximadamente 6 meses. Las plántulas son pequeñas, pero son fuertes y resistentes. El crecimiento es lento a plena luz solar y demuestra poca capacidad para competir con enredaderas y hierbas. Puesto que la especie tolera la sombra, debe sembrarse bajo sombra moderada o controlada con técnicas silviculturales, y no es adecuada para usarse en plantaciones monoespecíficas. *Hypsipyla grandella* y otros depredadores no conocidos atacan los vástagos jóvenes y aumentan la mortandad de las plantas.

INFORMACION ADICIONAL

El pecíolo y el raquis son teretes, a veces adaxialmente acanalado y pubescente. Las hojuelas son opuestas, (1-)2-7 (-13) pares, subcoriáceas, glabras y esporádicamente tienen puntos glandulares (Pennington y Styles, 1981). El limbo foliar es elíptico u oblanceolado, a veces oblongo; el ápice es acuminado, agudo o redondeado, y la base atenuada o aguda, a veces cuneiforme, obtusa o redondeada. La nervadura es eucamptódroma, en algunos casos broquidódroma, la nervadura central es plana o hundida, las venas secundarias ascendentes, arqueadas, usualmente convergentes, las venas terciarias son prominentes (Pennington y Styles, 1981).

En la flor femenina el tubo estaminal es ancho, con márgenes ondulados o dentados, glabro, con 7 a 10 estambres funcionales pero usualmente 8. La flor masculina tiene anteroides pequeños e indehiscentes. No tienen polen y el nectario abrazando el ovario forma un anillo debajo de él; tiene un estípite angosto. Las flores pistiladas tienen un disco nectarífero reducido. El gineceo es de tri a pentalocular, pero comúnmente tiene cuatro

Especies G

lóculos. Cada lóculo tiene dos óvulos sobrepuestos, anátropos, bitégmicos y crasinucelados. Algunos óvulos son rudimentarios. El estilo es corto y glabro (Pennington y Styles, 1981).

El embrión de la semilla es grueso y planoconvexo con cotiledones sobrepuestos u oblicuos. La radícula es muy pequeña, dorsal o lateral y a veces incluida. La sarcotesta y el embrión son ricos en lípidos.

La germinación es gradual y puede durar de 1 a 2 meses. La radícula emerge a través del micrópilo. Cuando la raíz mide 2.0 a 2.5 cm de largo (65 a 67 días), los pecíolos cotiledonarios comienzan su extensión. Son pequeños, gruesos, duros y adaxialmente cóncavos; la plúmula emerge después. Los eófilos son opuestos. Las yemas cotiledonarias pueden crecer cuando el vástago principal está dañado.

Como todas las especies del género, *G. glabra* es rica bioquímicamente; el limonoide glabretal se ha encontrado en hojas y frutos (Taylor, 1981).



Especies G



Guarea glabra Vahl

Guarea grandifolia DC.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Meliaceae

Guarea borisii Harms (Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 13: 503; 1937); *Guarea chichon* C. DC. (Annuaire du Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève 10: 147; 1907); *Guarea culebrana* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68 [6]: 5; 1917); *Guarea gigantea* Triana & Planch. (Annales des Sciences Naturelles, Botanique ser. 5[15]: 370; 1872); *Guarea longipetiola* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68 [6]: 5; 1917); *Guarea mancharra* Cuatrec. (Fieldiana, Botany 27 [1]: 71; 1950); *Guarea megalantha* Roem. (Familiarum Naturalium Regni Vegetabilis Monographicae 1: 120; 1846); *Guarea megantha* A. Juss. (Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle 19: 241, 292; 1830); *Guarea pittieri* C. DC. (Smithsonian Miscellaneous Collections 68 [6]: 6; 1917); *Guarea trompillo* C. DC. (Annuaire du Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève 10: 147; 1907) (W3 Tropicos 1999)

Apae, aycoy, azote, barafa, cabimbo, carapa, carbón, cedriho, cedrillo, cedrillo blanco, cedrillo cimarrón, cedro macho, chichón de montaña, chohalate, cocora, cramantree, cuaimire, cuamo blanco, cuamo cimarrón, jatauba, javin, kusimsakis, kusipkakis, latapi, latapi de hoja menuda, mancharro, no-choc-che, ocora, piton, pocora, pronto alivio, requia de altura, sabino, trompillo, trompillo de monte, turubuk, wildake, (Croat, 1978; Pennington y Styles, 1975, 1981; van Roosmalen, 1985; Smith, 1965; Standley, 1938)

La distribución natural se extiende desde Veracruz, México, por todo Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica, alcanzando la cuenca central y occidental del río Amazonas (Pennington y Styles, 1975, 1981; Standley y Steyermark, 1946b). La especie es un dosel emergente en el bosque tropical húmedo y muy húmedo.

Puede alcanzar 50 m de altura y más de 180 cm de diámetro. Tiene contrafuertes de 3 a 4 m de largo en la selva amazónica. La copa es densa, ancha y redondeada, con numerosas ramas. La corteza es de color pardo claro, pardo oscuro o gris (en bosques de galería o praderas), y lisa o con fisuras verticales de color pardo claro. Se exfolia en escamas o placas irregulares. Internamente es de color crema o pardo amarillento. Se oxida rápidamente, volviéndose parda si se expone al aire y a la luz. La corteza fresca se caracteriza por su suave olor aromático. El grosor medio es de 1.2 a 1.5 cm. Las hojas están apiñadas en espirales en el extremo distal de las ramas. Son compuestas y pinadas, pudiendo alcanzar 1.5 m de largo. La característica más importante es la yema terminal con crecimiento intermitente. La hoja tiene de 8 a 34 pares de hojuelas, cartáceas o coriáceas, elípticas o elípticas-oblongas, a veces oblanceoladas, con margen entero, con forma del ápice variado (agudo, acuminado, obtuso o truncado) y una base truncada, redonda, cuneiforme o atenuada. Es una especie ribereña, bastante común cerca de riachuelos, arroyos y ríos, especialmente en áreas con suelos rojos arcillosos o bauxíticos. También crece con frecuencia en bancos aluviales. La elevación fluctúa entre 0 y 800 m; la temperatura en estos bosques fluctúa entre 22 y 32 °C y la precipitación anual es de 3500 a 8000 mm. La especie tolera la sombra.

En condición verde, la albura es parda amarillenta; el duramen es pardo claro. Después de secarse al aire, la albura es de color pardo claro y el duramen pardo, pardo tirando a rosado, o pardo anaranjado. La madera tiene una textura fina o media, fibra recta a veces entrecruzada y un brillo mediano; no tiene olor ni sabor. La gravedad específica básica es 0.50, con variaciones dependiendo del origen de la madera. El peso verde promedio es de 1132 Kg/m³. La contracción volumétrica es moderada (11.2) y la proporción de contracción tangencial/radial es favorable (1:5). Las propiedades mecánicas son bajas o medianas. El secado al aire de la madera es moderadamente rápido con pocos defectos (rajaduras y torceduras). La madera se trabaja fácilmente y tiene un pulido suave, liso y sin defectos de cepillado. Es fuerte en relación a su peso con una durabilidad natural buena. Debido a que el coeficiente Peteri de flexibilidad es 67, y el factor Runkel es 0.84 (grupo III), las fibras son buenas para hacer papel. En América, la madera tiene los mismos usos que la Caoba (*Swietenia macrophylla*), Caoba Real (*Carapa guianensis* Aubl.), Arce Rojo (*Acer rubrum*) o Fresno Verde (*Fraxinus pennsylvanica*). La madera se utiliza para hacer muebles, armarios, gabinetes, puertas, marcos de puertas, ventanas, moldeados, chapas, pisos y objetos torneados. La madera está clasificada como una madera estructural tipo B, utilizable en construcción diseñada para sostener una carga mediana o pesada (Llach, 1971). Extractos de la corteza se utilizan como un ingrediente en el veneno de la flecha hecho por las tribus Jarawara y Jamamadi que viven en el área del Amazonas de Brasil (Prance, 1978).

La especie es dioica. La floración comienza en el lado de la copa expuesto a plena luz del sol. El patrón de floración es

Especies G

irregular, subanual o episódico, y dentro de una población es asincrónico. El número de árboles adultos que florecen en cada episodio varía, resultando en una variedad genética significativa. Además, el florecimiento es escalonado y el mismo árbol puede tener flores y frutos en distintas etapas de desarrollo. La polinización es entomófila. La antesis floral ocurre por la noche y los vectores de polinización son polillas (palaenofilia). Las inflorescencias son axilares o ramifloras, a veces caulifloras, ramificadas, delgadas o formando tirso piramidales delgados. Los tirso pueden medir 50 cm de largo. Las flores son seríceas y cortamente pediceladas. El cáliz tiene lóbulos redondeados, internamente glabros y comprimidos puberulosos por fuera. Los pétalos son oblongos o lanceolados; se abren como una taza durante la antesis. El tubo estaminal es truncado u ondulado en el margen, glabro o ralmente pubescente, usualmente más corto que la corola. Las flores tienen un cáliz ciatiforme verde con tres a siete lóbulos. La corola tiene cuatro a siete pétalos, usualmente cinco, blancos o de color crema, valvados o ligeramente imbricados, rojizos cuando envejecen. El androecio tiene un tubo estaminal carnoso; tiene 8 a 12 anteras, generalmente 10, insertadas dentro de un cuello.

La producción de frutos está correlacionada con florecimiento episódico. La cosecha principal ocurre de febrero a mayo. Los frutos tienen pedicelos gruesos. Son cápsulas dehiscentes con pericarpio carnoso. Miden de 3.0 a 3.5 cm en diámetro y son tomentosos o glabros, con ranuras oscuras longitudinales y ápices retusos. La dehiscencia ocurre de forma basipetálica, a lo largo de ranuras longitudinales, produciendo usualmente de cuatro a ocho valvas, usualmente cinco. El pericarpio es verdoso en las etapas tempranas del desarrollo, tomando un color rojizo cuando se acerca a la madurez. El mesocarpo y el endocarpo son muy carnosos. El pericarpio tiene un alto contenido de azúcar (aproximadamente 20%); los azúcares están concentrados principalmente en los tejidos del endocarpo.

Hay una a dos semillas por lóculo, que puede alcanzar una longitud de 2 cm. La forma y el tamaño de la semilla varían. Son elipsoides o truncadas en el ápice. El tegumento es de color anaranjado subido o rojo subido, y está formado por una sarcotesta, un tegmen fibroso y tejido paquicalazal. La mayor parte de la dispersión de la semilla es endozoócora y los dispersadores habituales son aves (Wheelerwright *et al.*, 1984). Algunos monos y roedores son comensales de frutos y semillas. Se presume que algunos peces son posibles diseminadores de aquellas semillas que caen a los arroyos.

Los frutos parcialmente abiertos se recolectan directamente del árbol y debe hacerse una cuidadosa selección del fruto y la semilla. Frutos y semillas pequeños, mal formados o dañados deben desecharse. Las semillas frescas también pueden recolectarse del suelo.

Las semillas deben mantenerse húmedas antes de remojarlas y sembrarlas para mantener su viabilidad. Hay un promedio de 720 semillas por kilogramo. El contenido de humedad de la semilla es de aproximadamente 40%. Las semillas son muy recalcitrantes y la viabilidad se pierde en 7 u 8 días, dependiendo del nivel de deshidratación de

la semilla. La germinación es hipógea y la plántula es criptocotilar. La germinación es escalonada y puede durar varios meses. La radícula resalta por todo el micrópilo, causando la ruptura de tejidos circundantes. Las yemas cotiledonares pueden crecer si el vástago principal ha sido dañado.

Las semillas se siembran en cámaras de germinación o semilleros de arena. Las plántulas pueden trasplantarse a bolsas de plástico cuando la plúmula mide de 2 a 3 cm de largo. El período de invernadero/vivero dura cerca de 6 meses. Las plántulas son pequeñas pero fuertes y resistentes.

Debido a que el crecimiento es lento bajo plena luz del sol y la planta muestra poca capacidad para competir con enredaderas y hierbas, la especie no es apropiada para ser utilizada en plantaciones monoespecíficas. Debe sembrarse bajo sombra moderada o controlada con técnicas silviculturales.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Guarea deriva de *guara*, un nombre nativo utilizado en Cuba para nombrar la especie tipo del género. Allamand rectificó el original *Guara* utilizado por Linnaeus (Pennington y Styles, 1975, 1981). El nombre de la especie también hace referencia al tamaño grande de la hoja.

Entre las Meliaceae, *Guarea* es uno de los géneros que tiene el mayor número de especies. Los meliacinas, tetranortriterpenoides o limonoides (característicos compuestos químicos de la familia), también están presentes en este género (Taylor, 1981). Aunque muchas especies de la familia tienen compuestos biológicamente activos, los limonoides de *Guarea*, como obacunona, muestran una baja actividad biológica contra muchos insectos, y no pueden inhibir el crecimiento y la actividad de éstos.

La flor estaminada tiene estambres fértiles; la flor pistilada tiene anteroides indehiscentes estériles. El gineceo de la flor pistilada está abrazado por un estípite nectarífero anular; en la flor estaminada, el estípite es más largo y más angosto. El ovario en la flor femenina tiene 5 canales, con 4 a 8 lóculos, a veces 10. Cada lóculo tiene dos óvulos. El estilo es corto y grueso, pubescente en la base; el estigma es discoide. Los óvulos son anátropos, bitégmicos, crasinucelados y sobrepuestos. En la flor masculina, el gineceo es más angosto; los óvulos están bien desarrollados pero no son funcionales.

El embrión de la semilla es carnoso, grueso, planoconvexo, con cotiledones bien desarrollados, sobrepuestos u oblicuos. La radícula es corta, dorsal o lateral, a veces incluida; la plúmula es muy pequeña. La semilla es endospermica; es nuclear y oleosa y es absorbida durante el desarrollo de la semilla. La sarcotesta y el embrión son ricos en contenido de lípidos.

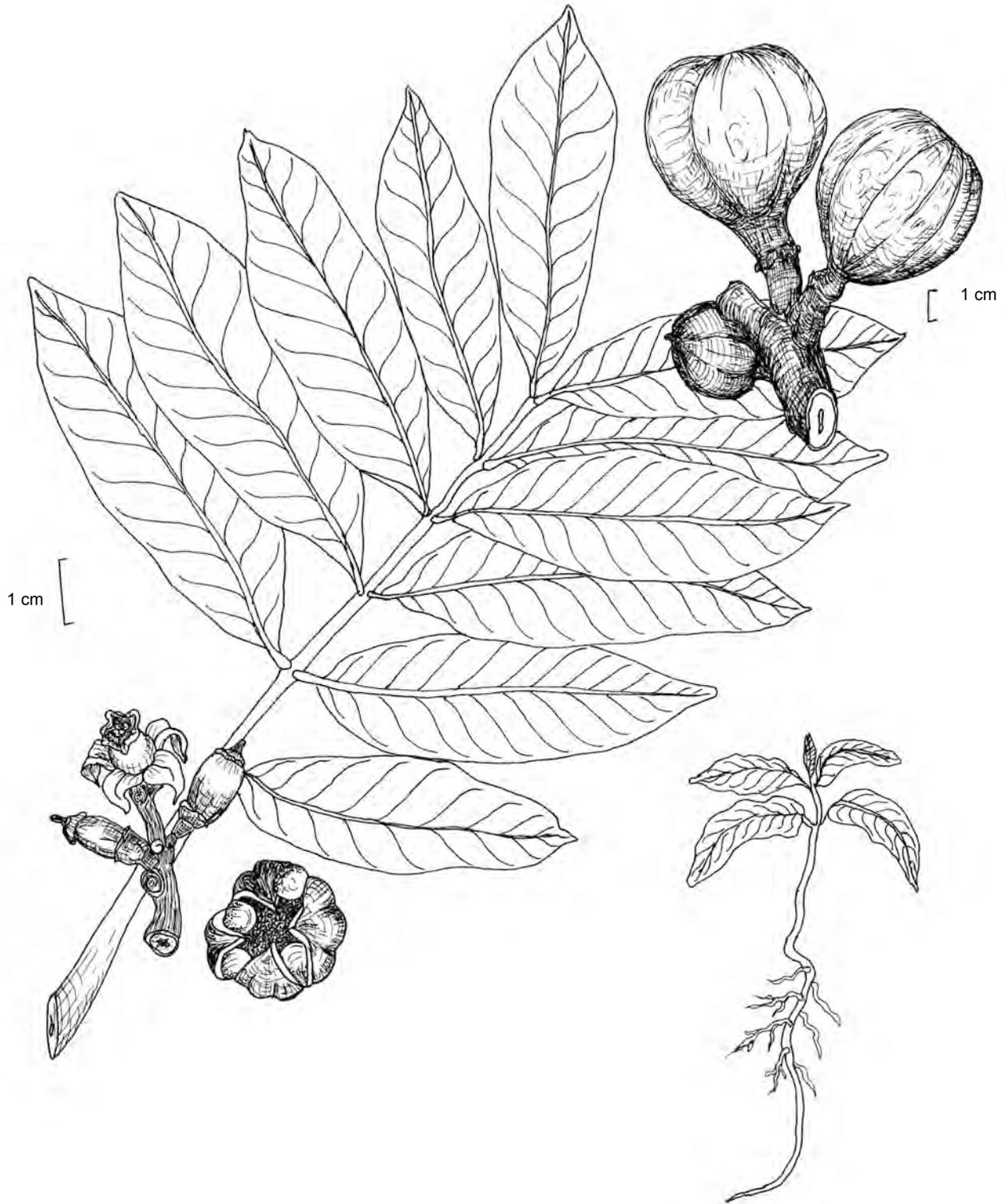
En el suelo del bosque, larvas de insectos atacan muchos frutos y semillas; al ras del suelo, Guan (pájaros grandes) o roedores pueden dañar las semillas. Las larvas de *Hypsipyla ferrealis* y larvas de otros insectos crecen dentro de los frutos inmaduros, causando un grave daño a las

Especies G

semillas en desarrollo. Comúnmente, estas semillas dañadas no germinan. Las plántulas toleran la sombra y crecen bien en el suelo del bosque, pero el nivel de mortandad en las primeras etapas es alto, debido a la depredación. Las plantas que crecen bajo plena luz del sol muestran un crecimiento más lento y las hojas son de un color verde más claro.



Species G



Guarea grandifolia DC.

Haematoxylum campechianum L.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Bois campeche, Campeche, Campeche wood, ek, logwood, palo de Campeche, palo de tinta, palo de tinte, palo negro, tinto

Nativa de las regiones tropicales de América, se distribuye naturalmente en la península de Yucatán en México, Guatemala y Belize. En esta área de distribución, la especie forma grupos densos llamados tintales, los cuales crecen en suelos sujetos a inundaciones periódicas, con deficiente drenaje (Standley y Steyermark, 1946b). La especie se ha introducido y naturalizado a través de Centro América, las Islas del Caribe y la parte norte del Sur de América (Stoffers, 1973).

Es un árbol perenne, con espinas, que alcanza 15 m de altura y 60 cm de DN. Crece a elevaciones desde el nivel del mar hasta los 50 m. El tronco tiene muchos vástagos ramificándose desde cerca de la base. La copa esparcida y redonda está formada de numerosas ramas elevadas y entrecruzadas. Las hojas son paripinnadas, de 3 a 10 cm de largo, con cuatro a ocho folíolos cuneados-obovados, de 1 a 3 cm de largo. En la península de Yucatán, el árbol crece primariamente en terreno plano con suelos arcillosos, drenaje deficiente e inundaciones periódicas, comúnmente conocido como tierras bajas. Las regiones donde el árbol crece tienen temperatura promedio anual de 26 °C, con una temperatura media máxima de 36.7 °C y mínima de 14.9 °C. Las temperaturas máximas ocurren en abril y mayo; las mínimas en diciembre y enero. La precipitación promedio es de aproximadamente 1288 mm, fluctuando entre 900 y 1800 mm.

La madera se usa para extraer la sustancia colorante conocida como hematoxilina. También se usa para leña y para postes. Las hojas y las ramas jóvenes se usan como forraje. Las flores producen miel. Debido a sus flores coloridas, frecuentemente este árbol se planta alrededor de las casas como ornamento (Niembro, 1986; Rico-Gray *et al.*, 1991). La madera también tiene propiedades medicinales. Dado que la infusión obtenida cuando se hierve en agua es un astringente, ésta se usa como remedio para la diarrea y la disentería.

Las flores amarillo pálidas se arreglan en racimos. Florece en septiembre y abril y los frutos (vainas) maduran de marzo a mayo. Las vainas son oblongas – lanceoladas, de 2 a 6 cm de largo y de 6 a 15 mm de ancho, lateralmente aplanadas, redondeadas u obtusas en el ápice, agudas en la base, membranosas, amarillo-grisáceas y finamente

reticuladas. Los frutos son dehiscentes, pero el pericarpio se puede romper fácilmente cuando está maduro. Cada fruta contiene de una a dos semillas (Little *et al.*, 1988; Pennington y Sarukhan, 1968; Standley y Steyermark, 1946b). Las semillas son transversalmente oblongas, lateralmente planas, de 10 a 12 mm de largo, de 3.8 a 3.9 mm de ancho y 0.8 a 1 mm de grosor. La cubierta seminal es ligeramente parda, suave, opaca, coriácea, y marcada en su superficie lateral por una línea verde-grisácea o depresión longitudinal sinuosa y profunda.

Los frutos se recojen de mayo a julio cuando el pericarpio cambia de verde a pardo y el fruto cambia en consistencia. Las frutas inmaduras son flexibles, y las maduras frágiles y quebradizas. Las frutas se recolectan de los árboles usando palos con ganchos de metal. Las semillas se extraen rompiendo las frutas con las manos. Pequeñas impurezas se remueven con tamices o usando una columna vertical con soplador. Las semillas limpias alcanzan un promedio de 35,200 a 41,000/Kg (Patiño y Villagómez, 1976; Vega *et al.*, 1981).

Las semillas permanecen viables naturalmente por 8 meses. Germinan 19 días después de haberse sembrado a una tasa de 48% (Vega *et al.*, 1981).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es basal y a veces cubierto de tejido funicular remanente. El micropililo es indiscernible. El lente es prominente, elevado y localizado en el lado opuesto al micropililo. El endoespermo es escaso y limitado a una capa colocada en la superficie lateral del embrión. El embrión tiene ejes erectos, es casi bilateralmente simétrico y es de color amarillo a café. Los cotiledones tienen la forma de la semilla, son enteros expandidos y bilobulados, planos, foliáceos e independientes el uno del otro. La plúmula está parcialmente desarrollada en pinna. La radícula es prominente, oblonga y completamente saliente (Hutchinson, 1964; Niembro, 1982, 1983).

Species G



Haematoxylum campechianum L.

Heritiera fomes Buch.-Ham

M. K. HOSSAIN Y M. Z. U. NIZAM

Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales
Universidad de Chittagong, Bangladesh

Familia: Sterculiaceae

Heritiera minor Roxb

Jekanazo, pinlekanazo, sunder, sundri (Troup, 1921; Gamble, 1922)

Se encuentra en casi todas las zonas pantanosas del mundo (Zabala, 1990b). El árbol crece en los bosques en Sunderban, en el delta del Ganges-Brahmaputra en Bangladesh y Arakan (provincia de Myamar), ascendiendo en ríos entre límites de mareas (Troup, 1921). En áreas bajas, la densidad bajo la copa varía, siendo a veces casi impenetrable con *Nipa fructicans* Thunb., *Phoenix paludosa* L., *Hibiscus tiliaceus* L., *Pandanus odoratissimus* L.f., *Acanthus iliciformis* L., *Derris sinuate* Benth. ex Thwaites y *Acrostichum aureum* L. (Troup, 1921).

Es de moderado tamaño en las Sunderbans, obteniendo largas dimensiones en Myamar (Troup, 1921; Zabala, 1990b). En tiempos pasados, algunos árboles en Sunderbans alcanzaron una circunferencia de 2 m, pero debido a que los árboles grandes fueron talados, los árboles con diámetro de tronco mayor a 1 m son poco comunes. La altura varía de 15 a 25 m, y una DN de 2.5 a 38 cm dependiendo de la calidad del sitio (Curtis, 1993). Es un árbol perenne, gregario, que tiene contrafuertes en el tronco, con corteza gris y agrietada longitudinalmente. Las hojas verde oscuro tienen peciolo cortos y se agrupan al final de las ramas. La especie empieza a producir neumatóforos a los 3 años de edad. Crece en regiones con clima cálido de 7.22 a 37.78°C y precipitación anual de 1600mm a 5334 mm (Troup, 1921; Zabala, 1990b).

Crece en suelos arcillosos y en áreas situadas entre los bancos de ríos y depresiones en islas en forma de platos (Alim, 1979). En las Sauderbans, es la especie climax en nuevas islas formadas entre agua dulce, salobre y salina (Zabala, 1990b), y prospera bien en suelos bien drenados inundados por mareas con bajo nivel de salinidad (Khan, 1977).

La madera es muy dura y de grano cerrado; la albura es pálida; el duramen es rojo oscuro y los poros son moderadamente grandes en tamaño, regularmente ovales y subdivididos en compartimientos (Gamble, 1922). La madera puede ser usada para la construcción de puentes y casas, botes, postes de líneas eléctricas y teléfonos, estructuras de camiones y autobuses, pilotes de ancladeros, andamios, pilotes, postes en casas, mangos de herramientas, madera para combustible y horneado de ladrillos, pisos y paneles.

Florece en marzo y abril (Rahman, 1982). Las flores son unisexuales y arregladas en panículas (Zabala, 1990b). Los carpelos de los frutos son de 3.81 a 5.08 cm de largo y de 2.54 a 3.81 cm de ancho; estos se caen en el suelo cuando maduran en julio y agosto (Troup, 1921). Las semillas maduran en junio y julio (Alim, 1979; Das, 1979; Hasan y Howlader, 1979; Rahman, 1982). El árbol semilla bien y no se ha observado periodicidad (Hasan y Howlander, 1970). Las semillas deben de ser recolectadas en Julio y sembradas directamente. Las semillas limpias alcanzan un promedio de 44 a 53/Kg (Choudhury, 1979).

La germinación es hipógea y se da rápidamente después de que los carpelos caen. Las semillas germinan entre 7 y 10 días con germinación más lenta durante la estación seca (Alim, 1979). Las semillas se remueven de las camas de pregerminación cuando aparecen el hipocótilo y numerosas raíces. Las semillas pregerminadas se colocan en el sustrato mediante un punzón, manteniendo el epicótilo encima del suelo (Das, 1979). Las plántulas pueden ser establecidas en áreas donde el suelo es considerado maduro, de nivel intermedio, que se inundan entre 8 y 9 días al mes durante las mareas de primavera. Las plántulas se desarrollan vigorosamente en vivero y permanecen sumergidas por 100 a 200 minutos durante un periodo de 24 horas.

La siembra directa produce mejores resultados (Das, 1979; Hasan y Howlader, 1979). El desarrollo inicial de las plantas es muy rápido, pudiendo alcanzar cerca de 0.7 m en un mes; sin embargo, la tasa de crecimiento se torna muy lenta y numerosas plántulas mueren antes de su completo establecimiento (Das y Siddiqi, 1985). La raíz principal puede penetrar al suelo hasta una profundidad de 18 a 20 cm. Las plantas de un año de edad, establecidas en áreas donde la tasa de cieno es muy alto, deben tener un espaciamiento de 1.22 por 1.22 m.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Crece mejor lejos de franjas altas a lo largo de canales (Troup, 1921). Crece pobremente en zonas de alta salinidad, donde rápidamente se deteriora y muere (Zabala, 1990b). La especie no prefiere inundaciones regulares (Troup, 1921) y se clasifica con una tolerancia a la subinmersión, de media a alta (Hasan y Howlander,

Especies G

1979). Prefiere terrenos más altos, inundados sólo de 4 a 5 días durante la marea de primavera. El árbol no debe ser plantado en lugares donde el agua está estancada o en tierras altas donde nunca hay inundaciones (Alim, 1979). Demanda luz moderada, siendo más tolerante a la sombra en su etapa juvenil (Alim, 1979; Troup, 1921). En bosques densos, casi no hay crecimiento bajo el dosel. La regeneración natural parece ser más exitosa debajo de una cubierta moderada y donde el dosel no es muy abierto. Una cubierta muy cerrada, especialmente con viñas, enredaderas o malezas, así como la sombra, dificultan la regeneración natural (Das y Siddiqi, 1985; Zabala, 1990b).

Los cotiledones, carnosos y gruesos, permanecen entre las paredes fibrosas del carpelo. La radícula robusta aparece primero y los peciolos de los cotiledones se alargan para permitir que la plúmula emerja. La plúmula aparece luego, el brote nuevo se alarga y estrecha hasta quedar libre cuando se endereza (Troup, 1921).

Las raíces no penetran profundamente, extendiéndose lateralmente de manera superficial, generando numerosos retoños ciegos o neumatóforos (Zabala, 1990b). La reproducción de vástagos es pobre donde el árbol muestra su desarrollo más vigoroso, al igual que en bosques de agua dulce. Cuando el desarrollo y crecimiento del árbol es pobre en agua salina o bosques de agua salina o en suelo seco, el crecimiento de los retoños es vigoroso, posiblemente porque el árbol gasta menos energía, produciendo neumatóforos en áreas secas (Troup, 1921). Das y Siddiqi (1985) reportaron que un entresacado sensato incrementa la tasa de crecimiento: 12 cm de diámetro en la mejor parcela en agua dulce, versus 5.3 cm diámetro en la peor, en áreas de agua salada.

La muerte de la punta de la copa se reportó en el plan de trabajo de las Sunderbans (Curtis, 1993). Aún antes, se

observaron casos esporádicos o en parches de muerte de la punta de la copa (Troup, 1921). La muerte de la copa aparece como una declinación, seguido por la consecutiva muerte del follaje y ramillas en algunas partes de la copa. En árboles viejos, una o más de las ramas principales puede secarse al principio y posteriormente morir. El fracturado perenne del chancro está normalmente asociado con las ramas muertas. Estos árboles con muerte en la punta, son también atacados por perforadores y hongos que causan descomposición de la madera. Los chancros son normalmente más pronunciados en árboles maduros, pero han sido observados en árboles jóvenes (Rahman, 1988). Las causas posibles de muerte de la copa son complejas e incluyen: (1) reducción de la descarga de agua dulce en las Sunderbans como resultado de retención de agua en la parte alta del río, provocado por represas o usos para agricultura e industria; (2) reducción en la producción de nutrientes en las Sunderbans (Chowdhury, 1984; Imam, 1982; Snedaker *et al.*, 1977); (3) incrementos en la salinidad debido a la reducción del flujo de agua fresca (Hannan, 1981); (4) a una moratoria en el talado en las Sunderbans (Rahman, 1988); (5) patógenos en las raíces; y (6) un cambio en la profundidad y duración de las inundaciones (Rahman, 1988). Gibson (1975) recomendó que todos los árboles mostrando signos tempranos de muerte en la copa, deberían ser talados para limpiar el área y utilizar al máximo los árboles afectados antes de que fueran destruidos por insectos y hongos de la putrefacción.

En esta especie, los sistemas silviculturales producen una circunferencia límite del tronco de 1.07 m y el ciclo de aprovechamiento es de 20 años. El volumen de producción es de aproximadamente de 3 a 5 m³/ha/año (Zabala, 1990b).



***Heritiera fomes* Buch.-Ham**

Hernandia sonora L.

C. R. ALVARADO, C. A. ALVARADO Y O. O. MENDOZA

Jefe del Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe del Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerente General de Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras

Familia: Hernandiaceae

Sin sinónimos

Aguacatillo, cuajada, guaco, maga, mago, mano de León, tambor, volador

Se distribuye en bosques húmedos y semidescuidos de América tropical. Se encuentra desde México y a través de América Central hasta Costa Rica, Colombia y Ecuador y en las Indias Occidentales. Crece en los departamentos de Santa Barbara, Atlántida, Colón, Comayagua y Cortes (Benitez y Montesinos, 1988; Standley, 1931).

Es un árbol de hasta 28 m de altura y 80 cm de diámetro. Las raíces son tabulares al comienzo del tallo principal, la cual es recta, cilíndrica y libre de ramas, hasta los dos tercios de altura. La base es cónica o ligeramente elongada; la copa es umbelada o multiflabelada y perenne. El árbol tiene follaje claro y abierto, con ramas ascendentes oblicuamente. La corteza es amarillo-grisácea a pardo-grisácea y moderadamente suave, usualmente con prominentes y redondeados lenticelos longitudinales. Se puede reconocer por sus hojas ovadas con largos peciolo pulvinados, o por su corteza lenticelada con estrías amarillentas. Las hojas son simples, enteras, completas y agrupadas libremente al final del brote. Se encuentra con frecuencia a lo largo de los ríos, en los bancos y en áreas muy húmedas en tierras bajas. La especie crece a elevaciones desde el nivel del mar hasta los 500 m. En Honduras crece en bosques húmedos cerca de manantiales, hasta los 500 m.

Cuando la madera se seca es de color grisáceo blancusco y no tiene olor o sabor característicos. La madera tiene un hilo recto, textura gruesa, bajo brillo y grano suave (Standley, 1931). Su gravedad específica es de 0.28 (muy ligera). La madera tiene una estabilidad dimensional media. Es fácil de aserrar y se trabaja bien con maquinas de carpintería, aunque no se cepilla, lija, moldea, perfora, dobla o cincela bien. La madera resiste el quiebre cuando se usan tornillos y es fácil de trabajar con herramientas afiladas, pero se aserra con un terminado fibroso. No es muy durable al biodeterioro y es susceptible a la mancha causada por hongos. La madera seca rápidamente al aire libre, mostrando ligeros defectos. Si se descuida el proceso, se pueden presentar daños considerables. Es fácil de preservar mediante sistemas de baños alternando frío y calor, y presión al vacío. La madera se usa para terminado de interiores, carpintería en general, relleno de

tripay, cajas y cajones, canastas, travesaños, astillas para briquetas, pulpa y papel (Aguilar, 1966).

Las flores son pequeñas, en cimas axilares y blanco verdosas. La especie florece y frutifica casi todo el año. Los frutos son drupas elipsoidales, de ovoides a globulares, aproximadamente de 2 a 4 cm en diámetro y con ocho aristas longitudinales, duras y amarillentas o negras cuando están maduras. Cada fruta contiene una semilla.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El piñon es de 0.5 a 1 cm de grueso, amarilloso o amarillo pálido, con un área de bandas de color café, debajo del ritidomo, convirtiéndose a un color oscuro con la edad, fibroso, compacto y de suave a moderadamente duro. El peciolo es de 5 a 24 cm de largo, cilíndrico, fino, glabro y ligeramente entrelazado en el ápice; ambos lados son pulvinosos (Benitez y Montesinos, 1988; Standley, 1931). La lámina oval es de 10 a 25 cm, con ápice acuminado, de obtuso a redondeado; la base es coriácea. El lado derecho es brillante y de color azul-verdoso, y la parte de posterior es azul-verdosa y opaca; ambas superficies son glabras. La vena principal es fuertemente prominente en la parte inferior; un par de venas basales se extienden hacia el medio de la lámina; de cuatro a cinco pares de venas secundarias derechas son prominentes en la parte inferior y camptódromas.



Hernandia sonora L.

Hevea brasiliensis Müll. Arg.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Euphorbiaceae

Sin sinónimos

Caucho, hevea, hule, jebe, seringueira

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza los 40 m de altura y 35 cm de DN. El árbol tiene tronco recto en forma de columna y grueso en la base; la corteza es de color grisácea a verdosa y las ramificaciones son regulares. Las hojas son compuestas, trifoliadas, alternadas, verde obscuro en la parte superior y verde claro en la parte inferior, con marcadas nervaciones a lo largo del peciolo y un par de glándulas nectarías. La forma y composición de las hojas es una característica de la variedad. Pierde su follaje cada año y la refoliación tiene un tono cobre atractivo. El sistema radical del árbol esta formado por una raíz pivotante y dos coronas de raíces laterales. La especie crece bien en suelos de por lo menos 1 m de profundidad con un pH de 4.0 a 6.5. El suelo debe ser bien drenado y aerado. El árbol crece en laderas cuya pendiente varia de 0 a 70%, a elevaciones desde el nivel del mar hasta 1200 m. La temperatura óptima para esta especie se encuentra entre 22 y 30 °C con un ideal de 25 °C, y temperaturas mínimas de 15 °C. La humedad relativa no debe exceder de 70 a 80 % (Bustamante y Reyes, 1994). La precipitación anual debe ser entre 1500 y 3000 mm; su distribución debe ser regular y marcada por un período seco bien definido (preferentemente de una duración entre 3 y 4 meses al año), con un déficit hídrico de aproximadamente 300 mm que coincide con el ciclo de defoliación/refoliación. No son deseables las áreas con alto índice de nubosidad y frecuente rocío, y la especie requiere de 1,500 a 1,800 horas de luz solar anualmente. Vientos de más de 8 m/segundo pueden dañar o derribar este árbol (Rincón, 1996).

Se usa principalmente por su latex. La madera se usa para tableros pequeños, fósfores, cajas de empaque, madera comprimida, arcos y combustible. En el Pacífico colombiano se usa para vigas de soporte en los pisos en área rurales, a pesar de que no tiene resistencia al ataque de insectos y hongos.

Las flores son monoicas, pequeñas, amarillo pálido y agrupadas en racimos; la inflorescencia es axilar y lateral en forma de panículos. Las flores masculinas son de 8 a 10 mm de largo; las flores femeninas son más grandes, entre 10 y 12 mm de largo. La fruta es una cápsula trilobular y contiene sólo una semilla, raramente con cuatro a seis lóbulos y de 3 a 6 cm de diámetro. Las semillas son largas, cuadrangulares-ovoides, aplanadas en uno o dos lados,

brillantes, grisáceas o de color pálido con marchas de color café en forma ovalada, y de 2 a 3.5 cm en diámetro. Tienen un tejido esponjoso que permite que floten, lo que contribuye a la diseminación de la especie. Los frutos se recolectan cuando cambian de color verde a pardo, tiempo en el que las semillas tienen un mayor poder germinativo. Las semillas alcanzan 180 por Kg (Rincón, 1996).

Debido que la especie tiene un alto contenido de aceites, la semilla rápidamente pierde su poder germinativo; por ello, el sembrado debe hacerse entre los primeros 8 días después de la recolección. Quince días después de ser recolectadas, el poder de germinación de las semillas se reduce considerablemente. Como semillas recalcitrantes, éstas no toleran el secado y mueren cuando el contenido de humedad alcanza menos de 25 % de su peso fresco. Debido a que las semillas tienen un gran contenido de agua, las semillas mueren con temperaturas menores a 5°C. Si no se secan, las semillas pueden sobrevivir desde varias semanas hasta algunos meses. La ventilación no debe limitarse porque las semillas tienen alta respiración.

La pregerminación de las semillas debe hacerse en una cama con aserrín. Las semillas germinan rápidamente después de haberse desprendido del árbol madre y 8 días después de sembradas. El promedio de germinación es de 60%. La cama de germinación debe ser de 10 cm de altura con longitud variable. Se prepara con tierra fangosa la cual se cubre con una capa de aserrín. Las semillas se colocan con la superficie ventral en el aserrín, 1 cm de separación. Mil semillas caben en 1 m² de la cama de germinación. Un piso trillado de 1.7 m² producirá 1,700 semillas, las cuales proveeran 500 plantas, lo necesario para plantar una ha. La germinación se presenta de 8 a 10 días después del sembrado y las plántulas se transplantan cuando alcanzan un nivel apropiado de desarrollo. El suelo trillado se riega de manera abundante para mantener la humedad y facilitar la germinación.

Generalmente, 1 m² de la cama de germinación produce suficientes plántulas para establecer 133.33 m² de vivero o para sembrar 430 m² en bolsas de vivero. El vivero está compuesto de dos partes: el huerto clonal y el área de crecimiento (el vivero propiamente dicho) (Bustamante y Reyes, 1994; Rincón, 1996).

Especies G

En el huerto clonal, se producen pequeñas ramas con brotes. Cuando los brotes, producidos a partir de clones, los cuales son altamente productivos y resistentes a enfermedades, son injertados en las plantas reproducidas sexualmente (patrón), produciendo patrones de injertos. En el campo, cuando los clones se multiplican, se establecen a través de tocones (el patrón injertado con el brote de crecimiento se saca del suelo con la raíz desnuda).

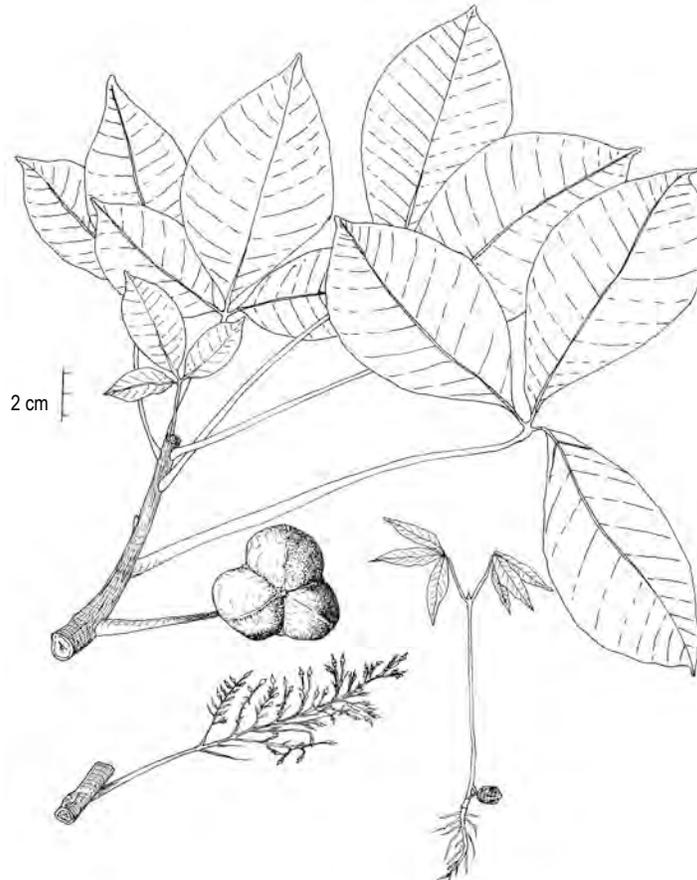
La densidad de plantación es de 1 por 1 m. Un año después de plantado, los tallos pueden ser usados como ramas productoras de brotes. Dependiendo de la fortaleza de la planta, se pueden obtener de una a tres ramas. La distancia de plantado se ha cambiado recientemente a 2 por 2 m, reduciéndose de esta manera la cantidad de brotes necesarios para el establecimiento. En el método tradicional, dos ramitas fueron dejadas en cada lugar; con el nuevo método se dejan cuatro ramitas. El huerto clonal produce material para injerto de entre 5 y 6 ha de vivero por año, en 10 años (Barrero, 1984; Bustamante y Reyes, 1994; Rincón, 1996).

Los peciolos se cortan dos días después de remover las ramitas con hojas; las ramitas con brotes deben de usarse tan pronto como sea posible, y deben siempre protegerse del sol. Después de 1 año, las plantas injertadas de huertos clonales producen 2 m de madera utilizable y cada metro contiene aproximadamente 10 brotes viables.

INFORMACIÓN ADICIONAL

La plaga de la hoja sur americana (*Microcyclus ulei*) continua siendo un obstáculo insuperable para el establecimiento de cultivos de *Hevea* en la cuenca central del Amazonas, y constituye un peligro potencialmente grave en el sur de Asia y oeste de África. Clones resistentes de *H. brasiliensis*, *H. pauciflora* (Spruce ex Benth.) Müll. Arg., y *H. benthamiana* Müll. Arg., se han usado como fuentes resistentes.

Dado que *H. brasiliensis* es muy susceptible a ataques del hongo *M. ulei*, áreas de escape se discuten aquí. La posibilidad de evitar la infección del hongo ocurre cuando el período de refoliación natural del árbol se hace coincidir con la humedad relativa más baja de la estación seca, hasta que las hojas se vuelven más resistentes a las 2 o 3 semanas de edad, dependiendo del clon y la raza del hongo. El concepto de escape tiene completa validez. Las áreas de escape se caracterizan por tener períodos de sequías pronunciados de por lo menos 4 meses, con un mínimo de 2 meses en los cuales la humedad relativa es de 65%, con un límite máximo de deficiencia hídrica anual de 300 mm, acorde con el Método Thorwaithe, y un promedio anual de temperatura de 20 °C. La necesidad de escape no se aplica a plantas jóvenes, las cuales producen hojas nuevas durante los meses lluviosos; en este caso, es factible el control químico (Barrero, 1984; Bustamante y Reyes, 1994; Rincón, 1996; Valderrama, 1984).



***Hevea brasiliensis* Müll. Arg.**

Hibiscus tiliaceus L.

JAMES A. ALLEN

Paul Smiths College,
Paul Smiths, NY

Familia: Malvaceae

H. tiliaceus f. *albiflorus* (Degener & Greenwell) St. John; *H. tiliaceus* f. *immaculatus* (Degener & Greenwell) St. John; *Paritium liliaceum* (L.) Juss. Ex St. Hill.; *Pariti tiliaceum* (L.) Britton. (Little y Skolmen, 1989; Wagner *et al.*, 1990)

Emajagua, hau, linden hibiscus, mahoe, majagua de playa, seaside hibiscus (Little y Skolmen, 1989; National Academy of Sciences, 1983)

El genero *Hibiscus* incluye cerca de 200 especies distribuidas principalmente en las regiones tropicales y subtropicales del mundo. Es un genero altamente variable, con relativamente pocas características en común (Wagner *et al.*, 1990). *Hibiscus tiliaceus* es una de las especies más ampliamente distribuidas en este género, con una distribución pantropical, principalmente en la zona costera. Sin embargo, el que su distribución natural se de principalmete a través de dispersión natural o intervención humana es desconocido. Las cápsulas con las semillas están adaptadas para ser dispersadas por agua a largas distancias. Sin embargo, la especie ha sido usada históricamente para una variedad de usos, lo que ha llevado a sugerir que ha sido distribuida por navegantes primitivos.

De rápido crecimiento, es un árbol pequeño, perenne y polimórfico, que típicamente alcanza de 4 a 12 m de altura y de 15 a 20 cm de DN. El árbol usualmente tiene un tronco corto y retorcido con amplia copa, ramas amplias, extendidas y retorcidas. Puede crecer en forma procumbente o extendida, o raramente en forma erecta y alto, que puede alcanzar 20 m de altura (Little y Skolmen, 1989; Wagner *et al.*, 1990). Se encuentra regularmente en áreas húmedas a lo largo de la costa, como serían la boca de ríos o en zonas más salinas en los bosques de manglares. Exhibe un amplio grado de plásticidad ecofisiológica, sin embargo, puede ser encontrado en tierras altas en bosques de mesetas, cerca de 500 m y a lo largo de costas relativamente secas, donde está sujeto a altos niveles salinidad, productos del rocío salino como del sustrato (Alpha, 1994; Little y Skolmen, 1989; Whitesell *et al.*, 1986). El árbol puede crecer bien en fango, margares, arena y arcilla. Alcanza mejores crecimientos en sitios bien drenados de las tierra interiores. En áreas húmedas, las ramas bajas usualmente se doblan y forman raíces, geenrando conglomerados esencialmente impenetrables.

La madera es moderadamente suave y porosa, pero también moderadamente pesada (gravedad específica de 0.6), y fuerte. La madera es durable en agua salina y ha sido usada ampliamente en la construcción de botes,

balsas, flotadores para la pesca, tablonos y pilotes. La corteza proporciona una fibra que ha sido utilizada históricamente para muchos usos, desde cordones hasta tamices. Las flores, raíces y corteza tienen una gran variedad de usos medicinales y ambas, las raíces y las hojas han sido reportadas como comestibles, especialmente en tiempos de hambruna (Little y Skolmen, 1989; Neal, 1965). La especie ha sido ampliamente plantada en algunos lugares para el control de la erosión, estabilización de dunas y como planta ornamental (Academia Nacional de Ciencias, 1983).

Las flores nacen en terminales o agrupaciones de ramas (panículas) o lateralmente, cerca de la terminación de la ramilla. Las flores, que son vistosas, tienen pétalos amarillos de 6 a 9 cm de largo. La floración se da en todo el año (Little y Salomon, 1989; Little y Wadsworth, 1964). El fruto es una cápsula elíptica y de punta alargada, conteniendo comunmente de 5 a 15 semillas, parduscas, aproximadamente de 0.3 a 0.5 cm de largo (Nakasone y Rauch, 1973; Little y Skolmen, 1989). Las cápsulas maduran cerca de 5 a 7 semanas después de la polinización (Nakasone y Rauch, 1973); cuando maduran se abren y se separan el cáliz e involucro, el cual permanece unido. La producción de semillas parece ser baja, pero no se encontró información publicada referente a la producción de semillas.

Las cápsulas deben de ser recolectadas antes de que se abran y deben ser secadas al aire en bolsas de papel u otro tipo de envases que puedan minimizar la perdida de las semillas, una vez que las cápsulas abren. Usualmente, las cápsulas pueden ser recolectadas a mano fácilmente. Semillas de otras especies de *Hibiscus* almacenadas bajo refrigeración por un período de por lo menos 2 años, mostraron una considerable pérdida de la viabilidad (Nakasone y Rauch, 1973). Por esta razón, se recomienda sembrar de manera inmediata las semillas removidas de las cápsulas.

La escarificación de la testa es recomendado para asegurar una rápida germinación. Alpha (1994) reportó

Especies G

entre un 50 a 70 % de germinación en 4 semanas para semillas escarificadas con un lijado ligero, usando papel de lija con un grano de 400, comparado con 0 % de germinación para semillas no tratadas. Nakasone y Rauch (1973) sugieren hacer cortes de la cubierta seminal con un cuchillo.

Alpha (1994) reportó una adecuada germinación en una variedad de sustratos, incluyendo suelos margos, basalto triturado y arena. Nakasone y Rauch (1973) recomendaron transplantar las plántulas de las camas de germinación cuando éstas alcanzan de 5 a 7.5 cm de altura. Las plántulas pueden ser transplantadas en pequeños contenedores o macetas. Las plántulas transplantadas

deben de ser mantenidas en sombra parcial por varias semanas, antes de ser movidas gradualmente a pleno sol. Las plantas están listas para establecerse en campo cuando alcanzan de 25 a 40 cm de altura.

Esta especie se ha propagado fácilmente y tal vez más ampliamente por propagación vegetativa. Se pueden usar cortes de madera suave (Dirr, 1983) o madera dura (Nakasone y Rauch, 1973). El tratamiento de los cortes con ácido indolbutírico ha sido reportado para mejorar la producción de raíces de otras especies de *Hibiscus*, sin embargo, se han obtenido buenos resultados sin necesidad de tratamiento (Cole, 1997).



Hibiscus tiliaceus L.

Hura crepitans L.

C. SANDÍ Y E. M. FLORES

Escuela de Agricultura del Trópico Húmedo y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica

Familia: Euphorbiaceae

Sin sinónimos

Acuapa, acuapar, árbol de diablo, arenillo, arenillero, assacú, betsur, bois du diable, castañeto, catahua, cataua, ceiba amarilla, ceiba blanca, ceiba de leche, ceiba habillo, ceiba lechosa, ceibo, cuatatachi, haba, haba de indio, habilla, habillo, hura wood, igún, jabillo, javarillo, javillo, mil pesos, milinillo, monkey's dinner bell, nune, ochohó, oville, pet du diable, possentrie, possum wood, postentrie, rakuda, sablier, salvadera, sandbox tree, seda blanca, trovador, uassacú, úi, wa-cheé-va, (Burger y Huft, 1995; Record y Hess, 1949; Schultes y Raffauf, 1990; Standley y Steyemark, 1946)

Su distribución geográfica se extiende desde América central hasta el norte de Brasil, Bolivia y las Indias Occidentales (Brako y Zarucchi, 1993; Burger y Huft, 1995; Foster, 1958; Jorgensen y León-Yáñez, 1999; Longwood, 1871; Macbride, 1951; Molina, 1975, Renner *et al.*, 1990). Se encuentra en bosques bajos perennes y deciduos de las costas del Caribe y Pacífico (Burger y Huft, 1995).

Es un árbol grande que alcanza 45 m de altitud y 3 cm de DN. En el bosque, el árbol desarrolla un tronco recto; en espacios abiertos, su crecimiento es más rápido pero el tronco es corto, ramificado y a veces torcido. El tronco recto es cilíndrico, sin ramas en la mitad basal, con contrafuertes grandes en el primer tercio basal. Tiene médula hueca. La copa es ancha y abierta, con ramas horizontales y ramitas colgantes. La corteza es suave, gris pálido a pardo claro y densamente cubierta con agujones gruesos, puntiagudos, cónicos y de base ancha. La fitotaxia es espiral. Las hojas son simples, con peciolo largos; las láminas son ovadas u ovadas-orbiculares, gruesas, cartáceas, verdosas, glabras, con márgenes aserrados, o redondo crenados, con 9 a 20 dientes glandulares en cada lado, ápice cuspidado acuminado, base redonda, cordada o subcordada, con un par de glándulas y estípulas lanceoladas o triangulares y deciduas. La venación es pinnada con 7 a 20 venas secundarias por semilimbo, y venas terciarias subparalelas (Burger y Huft, 1995). El árbol alcanza su mejor crecimiento en suelos arenosos, sin embargo tolera suelos ácidos y de textura media a pesada con drenaje pobre. El rango de elevación varía de 0 a 800 m.

La madera es moderadamente ligera, suave y a veces lanuda (Longwood, 1971). Cuando está verde, la albura es amarillo-grisácea y se torna amarillo clara después del secado. El duramen verde es crema, tornándose a un color amarillo pardo cuando se seca. La parte más interior del duramen puede ser de color más oscuro. Los anillos de crecimiento están marcados por bandas oscuras y regulares. El grano es recto y a veces entrecruzado; el

lustre es alto y la textura fina; la madera es inodora e incolora (Longwood, 1971). La madera es ligera (peso verde de 620 a 630 Kg/m³) con un promedio del contenido de humedad de 67%; el promedio de gravedad básica específica es de 0.38 (variando de 0.34 a 0.40) (Bezerra-Márquez *et al.*, 1997; Llach, 1971; Longwood, 1971). El secado es moderadamente difícil; el secado al aire previene el desarrollo de manchas causadas por hongos pero produce algunas torceduras y fisuras ligeras. Los maderos aserrados se pueden sumergir en una solución fungicida antes de secarlos al aire para prevenir estos resultados. La contracción volumétrica es de 7.3 a 7.4 (baja y similar a la caoba = 7.7); la tasa radial/tangencial es de 4.5% (moderada), y la contracción longitudinal es de 0.48 (con una variación esperada para este tipo de madera) (Longwood, 1971). La madera es superior al promedio de todas la maderas con densidades similares, y en condición verde, en todas las propiedades de doblado estático con excepción de la elasticidad. Después del secado al aire, la madera incrementa moderadamente en todas las propiedades, excepto en el resquebrajamiento y la tensión perpendicular al grano; sin embargo, esta mejoría es menor que la experimentada en maderas de los Estados Unidos (Longwood, 1971). La madera verde es moderadamente difícil de trabajar y por ello debe ser inmediatamente maquinada. Granos astillados y vellosos son comunes en maderas con los granos entrecruzados conspicuos. La madera se tiñe bien, sostiene clavos satisfactoriamente y se pega bien (Longwood, 1971). La durabilidad natural es moderadamente resistente a hongos (hongos de la pudrición parada y blanca), y muy susceptible al ataque de termitas (Llach, 1971; Longwood, 1971). La impregnación es fácil; la madera absorbe cerca de 20 lbs por pie cúbico en tratamientos calientes y fríos (Longwood, 1971). La madera se usa para carpintería en general, construcción de interiores, cajas, cajones, triplay, enchapado, muebles y juntas. Es adecuada como relleno y cubierta de triplay y para usos generales en manufactura de muebles y juntas que requieran de madera ligera, y de fácil trabajabilidad (Longwood, 1971).

Especies G

La especie es rica en lectinas y contiene un compuesto piscicida (Schultes y Raffauf, 1990). El látex es inflamatorio para pieles sensibles, y las semillas son venenosas y se usan como purgante (Standley y Steyemark, 1946). El látex lechoso es extremadamente irritante a los ojos y produce ceguera temporal (Hartshorn, 1983a; Pittier, 1957; Standley y Steyemark, 1946). Ha sido usada por los nativos como un remedio para la elefantiasis, lepra y como una toxina menor para peces; puede causar ceguera y es capaz de matar anacondas (Longwood, 1971; Schultes y Raffauf, 1990).

El árbol florece a través del año, primariamente de mayo hasta diciembre, sin embargo a veces sólo florece en octubre o noviembre. La inflorescencia es unisexual. Las inflorescencias estaminadas son estrechas, en forma de espiga, cónicas, terminales, con pedúnculos largos y de 2 a 6 cm de largo. Tienen raquis carnosos con espirales de 60 a 80 flores muy aglomeradas y subtendidas por brácteas rojas. Las flores masculinas son de 3 a 5 cm de largo, rojizas y apétalas. El androceo tiene de dos a tres verticilios; con entre 2 y 15 estambres por verticilio. Las anteras y el polen son amarillos. La inflorescencia pistilada tiene una flor roja oscura y solitaria, de 4 a 6 cm de largo y glabra. El cáliz es en forma de tubo y distal. El gineceo tiene una columna parda y estilar de 3 a 5 cm de largo, y con ramas estilares carnosas formando un ápice truncado y digitado, irradiando ramas estilares (Burger y Huft, 1995). El ovario tiene tres lóculos con placentación axilar; hay un óvulo simple, suspendido, solitario, bitégmico y crassinocelaceo. La polinización es entomófila.

La maduración de las frutas se da de enero hasta abril. La fruta es una cápsula leñosa deshiciente explosiva, de 3 a 6 cm de largo y de 6 a 12 cm de ancho, redonda ovada, deprimida en el centro alrededor del ápice (similar a una calabaza), y con costillas longitudinales. El fruto maduro se separa en segmentos en forma de media luna (cocci), cada uno conteniendo una semilla simple; la columna es amplia y leñosa (Burger y Huft, 1995; Hartshorn, 1983a). Las semillas son suborbiculares con los lados comprimidos, suaves, cremosas o amarillo-pálidas, y de 3 a 4 cm de largo; el pericarpio es duro.

Los frutos deben de ser recolectados de árboles sanos antes de la dehiscencia. Las semillas recolectadas de árboles o del suelo deben de sumergirse en agua por 24 horas. Las semillas son ortodoxas.

La germinación es epigea y las plántulas son criptocotilares. La protusión de la radícula ocurre entre 10 y 12 días. Los cotiledones están encerrados en la testa elevada del suelo, debido a una elongación del hipocótilo.

Las semillas no requieren de tratamiento especial y pueden ser sembradas en viveros o en bolsas plásticas, llenas con arena húmeda o una mezcla de suelo y arena. La especie es apropiada para regeneración de bosques. Las plántulas y árboles jóvenes son tolerantes a la sombra; sin embargo, para un buen crecimiento necesitan de espacios abiertos para continuar su crecimiento longitudinal.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El endospermo de las semillas es nuclear, y se convierte en celular y de pared fina. El embrión es grande, erecto y lateralmente comprimido; los cotiledones son orbiculares, finos y planos; la radícula es corta.

La elongación de los peciolos cotiledonales ocurre en la segunda y tercera semana después de la protusión de la raíz. Los cotiledones encierran la plúmula. Cuando se extienden longitudinalmente y se doblan hacia atrás, formando una apertura a través de la cual la plúmula emerge. Los peciolos de los cotiledones absisan un mes después y la semilla conteniendo las láminas cotiledonales se caen. El crecimiento de las plántulas se hace más lento cuando inicia la producción de hojas.



Hura crepitans L.

Hoja en Blanco

Hyeronima alchorneoides Allemão

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Euphorbiaceae

Stilaginella laxiflora Tul. (Annales des Sciences Naturelles, Botanique service 3, 15:244; 1851); *Stilaginella amazonica* Tul. (Annales de Sciences Naturelles, Botanique service 3, 15:244; 1851); *Stilaginella ferruginea* Tul. (Annales des Sciences Naturelles, Botanique service 3, 15:244; 1851); *Hyeronima ferruginea* (Tul.) Tul. (Flora Brasiliensis 4 [1]:334; 1861); *Hyeronima laxiflora* (Tul.) Müll-Arg. (Linnaea 34:66; 1865); *Hyeronima mollis* Müll-Arg. (Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 15 [2]: 269; 1986); *Hyeronima caribaea* Urban (Repertoriumm Specierum Novarum Regni Vegetabilis 16: 139, 1919) *Hyeronima mattogrossensis* Pax & Hoff. (Planzengreich 81:39; 1922); *Hyeronima heterotrichia* Pax & Hoff. (Panzenreich 81:39, 1922); *Hyeronima chochoensis* Cuatrec. (Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales 7 [25-26]: 52; 1946); *Hyeronima tectissima* L.A. Standl. & L.O. Williams (The Rain Forests of Golfo Dulce 222, t.29; 1956); *Hyeronima alchorneoides* var. *stipulosa* P. Franco (Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 111 [3]:321-323, f. 10; 1990); *Hyeronima ovatifolia* Lundell (Wrightia 4[4]: 134; 1970)

Aguacatillo, ajo-ajo, ajono, ajowo, amapaia, anoniwana, apamate, aricurqua, bois d'amande, bois de vin, bois divin, bully tree, cachete toro, cajuela, calun calun, cartan, cartancillo, catatú, cedro macho, chac-te-cook, colorado, coral, curtidor, dalina, dionkoimata, florecillo morado, horseflesh mahogany, itahuba blanca, itahuba colorada, katoelienja, licurana, makoeroerian, malangazote, mapique, mará-gonçalo, maragonçalo, mascarey, minua, muiracongalo, nance, nancito, nancitón, okotjo, orocurana, palo chanco, palo curtidor, palo rosa, pantana, piento bolletrie, pilón, plátano, quina, quindú canela, rosa, sagua, scotch ebo, serdani, soeladan, soeradán, sorodon, suradán, suradanni, surdina, tapana, tapanare, tapierín, tarroema, teloko-enoeroe, finto morado, tokadie-ballie, torito, troko-enoro, trompillo, urucurana, urucurana de leite, urucurana miri, waikwabia, win oudou, zapatero (Flores, 1993; Franco, 1990; Longwood, 1971)

Es una taxa importante de los bosques neotropicales, cuyo centro de distribución está localizado en los Andes (América del Sur). Se encuentra desde Belize hasta la región del Amazonas y las Indias Occidentales (Brako y Zarucchi, 1993; Burger y Huft, 1995; Jorgesen y León-Yañez, 1999; Jorgesen y Ulloa, 1994; Macbride, 1951; Molina, 1975; Renner *et al.*, 1990). Es un árbol de dosel de los bosques, abundante en bosques tropicales húmedos y muy húmedos.

Es un árbol perenne, alto, con tronco recto y expandido, con contrafuertes en el tercio inferior. Este árbol puede alcanzar hasta 50 m de altura y de 100 a 120 cm de DN. La copa es amplia y extendida. Las ramas son subcilíndricas y angulosas. La corteza tiene fisuras, es dura, quebradiza y es de color pardo pálido a pardo-rojizo; es 0.75 a 0.80 cm de grosor. La parte interior es rosada o roja y contiene grandes cantidades de taninos. Tiene un sabor amargo (Burger y Huft, 1995; Flores, 1993; Longwood, 1971; Macbride, 1951). Las hojas son alternadas, enteras, pecioladas (peciolo axialmente canaliculado con indumento lepidotado) y estipuladas. La lámina de la hoja es ancha ovada, ancha elíptica o abovada; el ápice de la hoja es redondo, obtuso o acuminado; la base de la hoja es atenuada, redonda, cordada, obtusa o cuneada. Crece bien

en planicies muy húmedas que se inundan estacionalmente durante la época lluviosa. La especie crece en suelos aluviales o arcillosos y ácidos, donde la precipitación anual es de 3500 a 5000 mm y la temperatura de 24 a 30 °C. La variación de elevación de esta especie es de 20 a 900 m (Flores, 1993; Franco, 1990; Woodson y Schery, 1967).

Cuando la madera está verde, la albura es de color pardo rojizo o rosada, mientras que el duramen es rojo oscuro, rojo pardo o pardo oscuro, similar en apariencia al nogal negro (*Juglans nigra*) (Flores, 1993; Longwood, 1971). Los anillos de crecimiento están delimitados por bandas terminales formadas de fibras de paredes gruesas. Tiene grano recto o entrecruzado dependiente del sitio de origen; la madera con grano entrelazado tiene una apariencia de bandas o cintas. La textura es moderadamente áspera y tiene lustre bajo; la madera seca es inodora e insabora. La madera es fuerte y pesada (peso verde de 1,100 a 1,150 Kg/m³; con 85 a 90 % de contenido de humedad; gravedad específica básica es de 0.60 a 0.65), lo cual es comparable al nogal americano (pignut hickory) (*Carya oata* [Mill.] K. Koch) y el roble blanco (*Quercus alba* L.) (Llach, 1971; Longwood, 1971; Van der Slooten *et al.*, 1971). La madera tiene contracción moderadamente alta, comparada con

Especies G

maderas de similar densidad y es comparable al roble blanco en contrucción direccional y volumétrica (5.1 a 5.3 % radialmente, 9.2 a 9.4 % tangencialmente y 13.3 a 14.5 volumétricamente, cuando pasa de estado verde a secado en horno). Las propiedades de resistencia son normales en estado verde y secada al horno, excepto por deficiencias en los valores de trabajo a carga máxima, compresión y tensión a través del grano (dureza y resistencia a compresión), y resquebrajamiento (astillamiento). Se dobla moderadamente bien excepto en resistencia al choque, comparable con al Abedul blanco (*Betula lenta* L.) (Longwood, 1971). El scado al aire es fácil y rápido; sin embargo, de 38 a 40% de la madera desarrolla torceduras y 30% de ésta se colapsa. Tiene excelentes propiedades de púlido, taladrado y pegado; muy buenas propiedades de doblado, aunque pobre aserrado y cepillado. Con excepción del cepillado, la trabajabilidad a máquina está por encima del promedio para 25 de las maderas domésticas de los Estados Unidos (Davis, 1949; Longwood, 1971). La madera es moderadamente difícil de trabajar debido a su pobre cepillado; el astillado superficial del grano durante el cepillado es común y la madera debe de ser raspada bien para adquirir una terminación suave (Longwood, 1971). Durante el cepillado un 30 % de las piezas desarrollan apariencia fibrilar y grano aspero; 40 % desarrollan una superficie suave y sin defectos (Llach, 1971). La madera es durable y resistente al ataque de termitas y a los hongos que producen la pudrición parda y blanca a nivel del suelo, pero es susceptible a los hongos que producen la descomposición a nivel del suelo (Llach, 1971; Longwood, 1971; Wangaard *et al.*, 1955). La madera puede ser usada en pilotes marinos, construcción pesada en general (interior y exterior), muebles, gabinetes, triplay decorativo, marcos, balsas, apuntalamiento, construcción de botes, estructuras para puentes y cercas, estacas, construcción de barriles, y como travesaño en durmientes de ferrocarril (Llach, 1971; Longwood, 1971). El Coeficiente de Flexibilidad de Peteri es de 65 y El Factor de Runkel es de 0.91 [grupo III: bueno para producción de papel (Llach, 1971)].

La especie es dicidua, y las flores son unisexuales; florece dos veces al año, con el primer período de floración entre mayo y julio, con un máximo en junio. La floración puede variar con los patrones de lluvia y distribución geográfica. A veces, la especie florece en noviembre, diciembre o enero. Las flores inconspicuas y amarillas verdosas, se agrupan en panículas axilares en ramas laterales con variado número y tamaño. La polinización cruzada es obligada; el antesis floral se presenta temprano por la mañana, y muchos insectos contribuyen a la polinización de las flores pistiladas. La producción de frutos ocurre de enero a marzo, y a veces en abril. La fruta es drupácea y se torna roja o púrpura oscura cuando madura. La superficie es brillante y casi glabra. El exocarpio es delgado y membranoso, y el mesocarpio es carnoso, suave y dulce. El endocarpio es duro y esclerentomatoso, y está rodeado de una sola semilla que se desarrolla en el fruto (Flores, 1993). La fruta madura cae por gravedad, sola o en grupos. Aves y monos son los principales comensales y dispersores. Es posible que el pasaje de las semillas por el sistema digestivo de los monos y aves promueva la germinación debido a la escarificación del endocarpio. Las semillas son pequeñas.

Las semillas alcanzan un promedio de 26,400 a 26,500 (semillas + endocarpio) por Kg, con 67% de contenido de humedad (peso fresco). El porcentaje de germinación varía, pero depende grandemente del origen de las semillas. Las semillas son viables por 10 o 15 días si es adecuado el contenido de humedad.

El comportamiento de las semillas parece ser recalcitrante y no existe información relacionada con el almacenaje de semillas. La especie germina y crece en terrenos desmontados bien iluminados. Las plantas jóvenes no son comunes bajo el dosel del bosque. Las hormigas rojas (*Atta cephalotes*), la larva de *Hylesia alinda* y otros herbívoros - venados, cabras de montañas y conejos - atacan las plantas y jóvenes. La germinación es epigea y las plántulas son fanerocotilares. En condiciones de vivero, la germinación se gesta entre 25 y 30 días; es gradual. Inicialmente los cotiledones se encuentran encerrados en la cubierta seminal (60 % de las plántulas), pero esta última se remueve a los 45 o 50 días (Arias, 1992; Flores, 1993).

La especie crece bien en plantaciones y se ha plantado en plantaciones monoespecíficas, con una distancia de plantado de 3 X 3 m. Las cepas deben ser de 15 cm de profundidad, y las semillas deben ser transplantadas con adobe (manteniendo el suelo alrededor). Las plantaciones deben ser limpiadas tres o cuatro veces duante el primer año. La mortalidad de las plántulas en plantaciones es baja, y la especie tiene un sistema de auto podado eficiente; sin embargo, las ramas deben de ser recortadas entre 9 y 12 meses (Arias, 1992; Flores, 1993; González, 1991). En la zona de Sarapiquí (Costa Rica), el incremento anual en altura es de 1.6 m durante los primeros 3 años; el diámetro se incrementa 2.2 cm anualmente. Cerca del 80% de los árboles tienen un tronco recto y vigoroso (Arias, 1992; González, 1991).

La especie no es susceptible a plagas y enfermedades, aunque varios animales depredan los árboles jóvenes y las plántulas. Daños en el crecimiento terminal inducen a la bifurcación (Flores, 1993).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Hyeronima alchorneoides es la especie tipo para el género. Fue nombrada *Hyeronima* en homenaje a Jeronimo Serpa, un botánico brasileño (Flores, 1993; Franco, 1990).

La superficie adaxial de la hoja tiene cierta pubescencia (pelos multicelulares); la superficie abaxial tiene un denso indumento lepidotado. La venación es pinnada broquidrodroma, con entre 6 y 12 venas secundarias. El eje medio es acho, recto y se proyecta hacia la superficie abaxial. Las venas secundarias son paralelas y espaciadas uniformemente con un ángulo de divergencia moderadamente uniforme; se ramifican hacia el margen. Las venas terciarias son percurrentes, ramificadas y se proyectan abaxialmente. La hoja es hipostomática y los estomas son paracíticos. Las estípulas son variables en su forma, pero siempre conspicuas, pecioladas o sésiles, a menudo permanentes, basalmente anchas, carnosas y comunmente habitadas por hormigas (Flores, 1993).

Especies G

Las brácteas de las flores que subtienden las ramas de la inflorescencia, tienden a ser morfológicamente diferentes de la de los ejes vegetativos; los proximales son largos y foliáceos mientras que los distales son cortos, triangulares y deltoideos. Las panículas estaminadas son en forma de corimbos y pedunculadas, con ramas curvas o rectas. El pedúnculo es terete, de 2 a 4 cm de largo. Las brácteas florales son trulado-cocleadas. Las flores masculinas tienen cáliz tetrámero, cupoliforme, gamosépalo en el tercio basal y con dientes en la parte distal, y densamente lepidotado. El disco es anular y masivo, con margen veloso; los estambres se encuentran dentro del disco y el androceo consta de cuatro estambres fértiles, a veces cinco; los lóbulos de la antera son pedunculados y divergentes durante la anthesis, la dehiscencia es poricidal. El conectivo es glandular. Los granos de polen son tricolporado y perprolado (Flores, 1993). Las flores pistiladas tienen un pedúnculo corto y el cáliz similar al de las flores estaminadas, pero con un disco anular y más pequeño. El ovario es ovoide, bicarpelar y cubierto de escamas peltadas; cada lóculo contiene dos óvulos, sólo uno se desarrolla en semilla. El septo interlocular usualmente se mueve hacia la cavidad con el óvulo abortivo. El estilo es vestigial y el estigma es puntiforme y bifido. Los óvulos son anátropos, bitégmicos, crasinucelados y tienen un obturador (Flores, 1993).

El funículo de la semilla es vestigial, la testa es fina y el tegmen esclerótico. El tamaño de la semilla se correlaciona con el tamaño del fruto. La semilla es endospermica; el endospermo es nuclear, tornándose posteriormente celular y aceitoso. El embrión es grande con respecto al tamaño de la semilla; es recto, de radícula pequeña y fina, y cotiledones extendidos. Las semillas son ricas en lípidos (Flores, 1993).



Especies G



Hyeronima alchorneoides Allemão

Hymenaea courbaril L.

J. A. VOZZO

Estación Sureña de Investigación
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Algarrobo, algarrobo de las Antillas, caguairan, copal, copinol, corobore, courbaril, cuapinol, curbaril, guapinal, guapinol, jatoba, jutaby, jutahy, locus, locust, loksi, nazareno, rode locus, simiri, stinking-toe, West-Indian-locust (Little y Wadsworth, 1964)

De las 17 especies en el género, 16 se encuentran en América neotropical y una es africana. *H. curbaril* es la más distribuida de las especies. *Hymenaea courbaril* es parte de las asociaciones en bosques semidecíduos secundarios, húmedos, subtropicales (Rzedowski 1981). La especie se encuentra normalmente en sitios abiertos en el sur de México, América Central, las Indias Occidentales y la parte norte de América del Sur y es común en el sur de la Florida. Específicamente se distribuye desde Cuba y Jamaica hasta Trinidad y Tobago en las Indias Occidentales; y desde México hasta Perú, Bolivia, Brasil y la Guyana Francesa (Little y Wadsworth 1964). Se ha reportado en rodales casi puros en México (Weaver 1987).

Hymenaea courbaril es un árbol de lento crecimiento, bien formado y con tronco limpio. Crece alrededor de 1 m por año hasta alcanzar los 45 m de altura. Se desarrolla mejor en suelos arenosos, lomas drenadas y aunque se encuentra en la rivera de los ríos, no crece bien en áreas pantanosas. Este árbol crece en una variedad de suelos, desde arcillosos a arenosos, pero es predominante en oxisuelos con un pH de entre 4.8 y 6.8. Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 900 m y crece mejor en áreas con una precipitación anual de 1,900 a 2,150 mm.

Básicamente un árbol maderero, el duramen de *H. courbaril* tiene una gravedad específica de cerca de 0.70. La madera es fuerte, dura, resistente y difícil de cortar, trabajar con maquinaria o tallar. La madera no se dobla bien después de sometida al vapor. Se usa comercialmente para pisos, equipo deportivo, muebles, y travesaños de vías de ferrocarril (Chudnoff 1984). Los indios usan la corteza para canoas, cortandola en una sola pieza de un árbol grande (Little y Wadsworth 1964). A pesar de ser dietéticamente desagradable, la pulpa de las semillas es una buena fuente de azúcares y es alta en fibras. En medicina casera, la corteza se usa con laxante y la pulpa de las semillas como remedio para la diarrea (Liogier 1978). Es resistente al hongo blanco de la pudrición (es menos resistente al hongo pardo de la pudrición) y termitas, *H. courbaril* es poco resistente a perforadores marinos. La madera no se conserva bien a la interperie y requiere pintura (Francis 1990b, Longwood

1962). Como árbol ornamental tiene uso limitado a árbol de sombra en parques y calles, debido a que las vainas emiten un olor ofensivo al secarse y pueden causar daños o lesiones cuando se caen.

Las flores aparecen en la primavera y el verano en árboles grandes con crecimiento completo y suficiente luz en la copa. Los racimos terminal llevan la flores las cuales miden cerca de 4 cm de ancho. Las vainas maduras tienen entre 5 y 10 cm de largo, de 2 a 3.5 cm de ancho y 2.5 cm de grosor y se caen el siguiente otoño o primavera. Las vainas duras y gruesas protegen tres o cuatro semillas grandes recubiertas por una pulpa coloreada en crema que no se abre naturalmente (Liogier 1978). Animales pequeños (acutí y pecarí) abren las vainas para comerse las semillas y la pulpa. Las semillas también tienen una goma protectora que retrasa la pudrición por varios meses, permitiendo a las semillas absorber humedad en preparación para la germinación (Jansen 1983). Un árbol de *H. courbaril* puede producir 100 vainas en un año, pero no necesariamente cada año.

Debido a que la altura del árbol no favorece la recolecta manual, las semillas se recolectan de vainas frescas cuando caen en el otoño y la primavera (Jansen 1983). Sobremaduración favorece la germinación durante los primeros 4 meses después de la recolecta, lo cual explica el porque muchas de las vainas permanecen en el árbol hasta 9 meses antes de caerse. Semillas de *Hymenaea courbaril* colectadas en Puerto Rico alcanzan un promedio de 253 por kg (Francis 1990), mientras que las de Brasil produjeron 475 por kg (Pereira 1982). Las semillas pueden ser infectadas por escarabajos [*Pygiopachymerus sp* (Decelle 1979)], gorgojos [*Rhinocherus sp.* (Jansen 1975)] y hormigas [*Atta sp.* (Jansen 1983)].

Las semillas de *Hymenaea courbaril* almacenadas más de un año producen un promedio de germinación aceptable. Sin embargo, las condiciones de almacenaje cambian con la duración. En el primer año las semillas deben de ser almacenadas en envases sellados a temperatura ambiental (24 a 30 °C). Debido a que la humedad se convierte en excesiva en el envase, las semillas deben de ser

Especies G

refrigeradas o mantenidas en bolsas abiertas si se almacenan más de 1 año (Marrero 1943).

Escarificación simple o inmersión en ácido sulfúrico por 1 hora es necesario como pre-tratamiento de germinación (Marshall 1939). Después de la inbibición, las semillas pueden ser plantadas en mezcla de suelo y se obtiene hasta un 90 por ciento de germinación en 14 a 21 día (Marrero 1949, Francis y Rodriguez 1993). Las semillas pueden germinar a temperatura ambiental en mezcla de suelo o en arena colocada en bandejas no profundas, o en papel de filtro húmedo colocado en discos de Petri.

Las cepas en envases pueden ser cultivadas a pleno sol o en un 50 por ciento de sombra. Sin embargo, las plántulas que crecen a pleno sol están listas para ser transplantadas 2 semanas antes que las que crecen en sombra (Pereira 1982, Francis 1990). A pesar de que *H. courbaril* puede ser plantada directamente, plantar las semillas en envases permite una mejor protección, obteniéndose más éxito. Esta especie forma una raíz principal grande con una red fibrosa bien desarrollada que crece profundamente y puede tener asociación con nodulos fijadores de nitrógeno (Allen y Allen 1981).

Inga jinicuil Schtdl. & Cham. Ex G. Don

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Chalahuite, chalahuite de monte, coctzán, cuajinicuil, jinicuil, paterno

Nativo de las regiones tropicales de México, se distribuye en los estados de Puebla, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Guerrero, Michoacán y Jalisco. La especie es parte de los bosques mesófilos de las montaña y de galería, que crece a largo de los ríos.

Es un árbol perenne que alcanza 20 m de altura y 50 cm de DN. El tronco es recto y la copa extendida y redonda consiste de ramas erectas con denso follaje. Las hojas son pinnadas, formadas por seis pinnas elípticas o lanceoladas, de 8 a 11 cm de largo. El árbol se encuentra en áreas con suelos profundos que son ricos en materia orgánica. El clima en el cual prospera es húmedo con un promedio de precipitación anual de 1490 mm, con una estación seca que dura 1 mes y temperatura media anual de 18 °C. Crece a elevaciones de 900 a 1500 m.

El árbol se usa primordialmente para sombra en plantaciones de café y naranja, y en los bordes entre plantaciones para demarcar propiedades rurales. Resistente a heladas, esta especie fija nitrógeno atmosférico a una tasa de 35 a 40 Kg/ha/año, una tasa que comunmente excede la de los fertilizantes aplicados (Nair, 1993; Roskoski, 1981). Se cultiva también como árbol ornamental. Los frutos se recojen en grandes cantidades y se venden en el mercado debido a su cubierta seminal blanca comestible, grande y pulposa. La madera se usa como combustible y construcción en área rurales. La especie tiene un gran potencial en sistemas agroforestales, situados en regiones tropicales y tierras altas tropicales húmedas y semi húmedas, con precipitaciones de 500 a 3000 mm por año, y una estación seca de 5 a 6 meses.

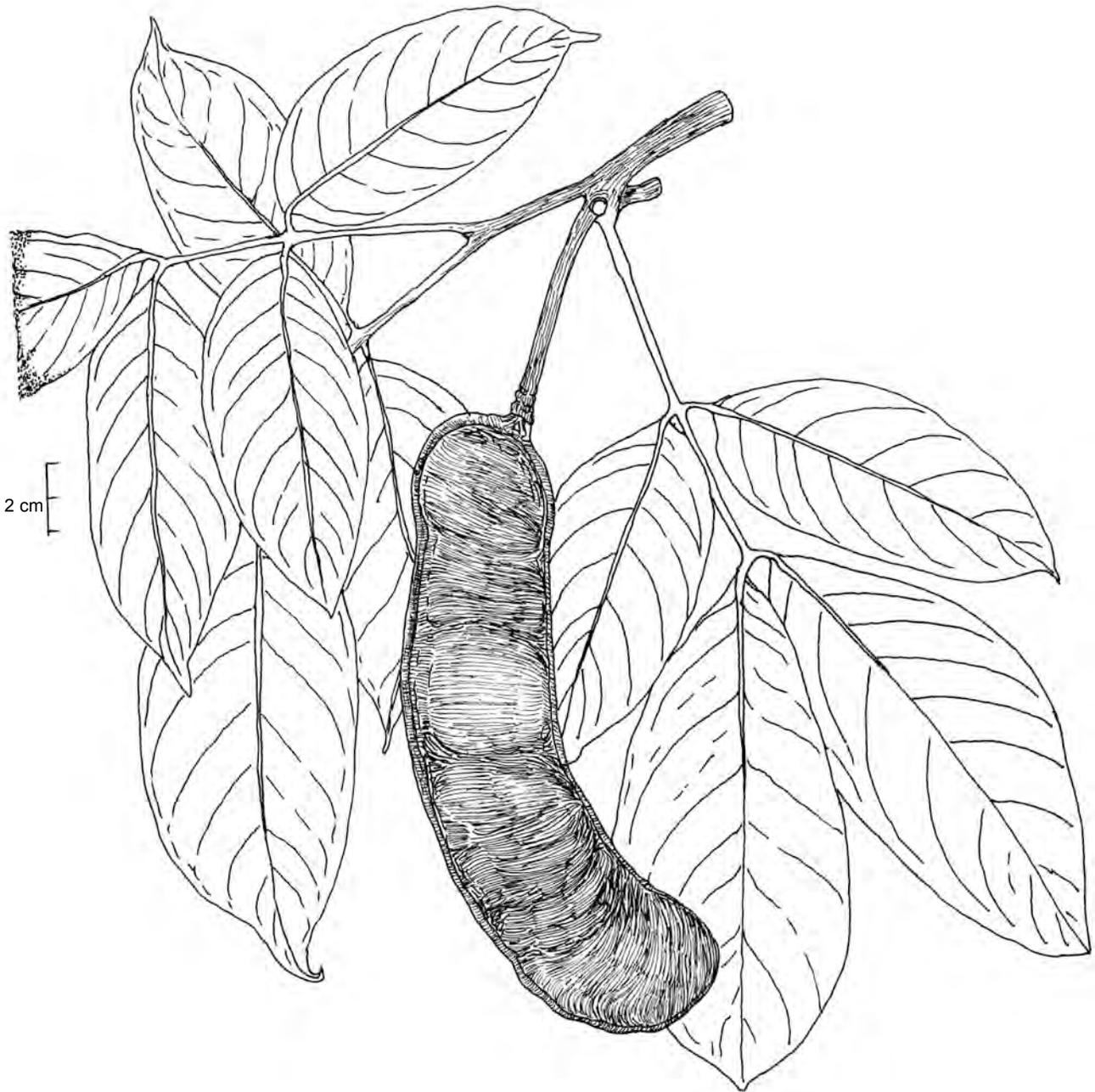
Las flores son fragantes, blancas o crema y arregladas en una capítula colorida. Florece durante la primavera y fructifica en el otoño del mismo año. Los frutos (vainas) son oblongos, arqueados, de 15 a 20 cm de largo, aplanados lateralmente, gruesos, verdes y dehiscentes cuando maduran. Cada fruto contiene de 12 a 18 semillas (Martínez, 1987; Standley, 1922). Las semillas son oblongas, aplanadas lateralmente, de 24 a 32 mm de largo, de 12 a 18 mm de ancho y de 8 a 11 mm de grosor. La cubierta seminal es blanca, algodonosa, pulposa, dulce, succulenta y fácilmente se desprende del embrión.

Los frutos son verdes y cuando maduran se tornan amarillo-verdosos. Cuando están sobremaduros no se recojen debido a que la semilla adquiere un sabor desagradable. Para recolectar los frutos se utilizan palos con ganchos de metal. Los niños tiran piedras o jalan las ramas con cuerdas para derribar los frutos. Los frutos se doblan para separar las valvas y extraer las semillas. Debido a que las semillas que se remueven del fruto mueren rápidamente por desecación, éstas deben ser plantadas inmediatamente en una cama con musgo humedecido.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es basal y los funículos se adhieren a éste. El micrópilo es indiscernible. El endospermo está ausente. El embrión verde tiene eje recto y es casi simétrico bilateralmente. Los cotiledones son ovados o elípticos, enteros, expandidos, plano convexos en sección transversal, pulposos, independientes y ligeramente sinuosos en la superficie de contacto, con bases fisuradas. La radícula es cónica o piramidal y totalmente cubierta por los cotiledones (Niembro, 1992).

Species I



Inga jinicuil Schltld. & Cham. Ex G. Don

Inga paterno Harms

NADIA NAVARRETE-TINDALL Y HUGO ARAGÓN

Laboratorio de Ciencias Forestales. Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, (Departamento de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México) y Dirección de Urbanismo y Arquitectura (DUA), El Salvador

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Paterno

Es nativa del sur de México y América Central (Zarucchi, 1986). Es un árbol de crecimiento rápido que alcanza de 10 a 20 m en altura y 44 cm de DN. Tiene hojas compuestas y pinnadas con cuatro a cinco pinnas elongadas y enteras (Guzmán, 1980). Cuando son jóvenes las hojas son de color cobre rojizo y suaves, y verde oscuras y rígidas en árboles maduros. En El Salvador crece desde el nivel del mar hasta los 2000 m, en suelos húmedos y bien drenados. Se encuentra a lo largo de los ríos y en zonas riparias.

En El Salvador tanto los arilos frescos como las semillas cocinadas son populares para consumo humano. Las semillas se usan como vegetales en platos locales y se venden frescas o preservadas. Comúnmente se usa en América Central para sombra y en plantaciones de café, al igual que otras especies como *Inga punctata* Willd., *I. oerstidiana* Benth., *I. edulis* Mart. e *I. vera* Willd. (Quintanilla, 1997; Witsberger *et al.*, 1982). Las ramas se usan para leña. Té hecho de la corteza fresca se le da a las mujeres para acelerar el parto, y los arilos frescos ayudan a curar la constipación (González Ayala, 1994). Los animales pequeños se alimentan de las semillas, especialmente el arilo. Las flores son una buena fuente de néctar para las abejas y otros insectos, aves y murciélagos (Arroyo, 1981; Elias, 1966). Las ramas sirven de soporte para bromelias, orquideas silvestres y helechos.

En El Salvador las flores se producen durante la estación seca. Son densamente agrupadas en espigas o cabezas y tienen estambres blancos y conspicuos. Los frutos maduros se observan en abril, al final de la estación seca. Los árboles producen frutos a los tres años. Los frutos maduros son una vaina verde indehisciente, de 15 a 30 cm de largo, con 6 a 12 semillas. La semilla verde y suave está cubierta por un arilo blanco, algodónoso y dulce, de 3 a 5 cm de largo. Las semillas vivíparas obligan a la fruta a abrirse cuando maduran (Allen y Allen, 1981). Las semillas alcanzan un promedio de 1,200 a 1,400 por Kg. Las semillas mantenidas dentro de las vainas, en condiciones de humedad y frescas pueden ser viables por hasta 2 meses. Sin la protección de las vainas, las semillas son viables por sólo 1 o 2 semanas (Croat, 1978; Lawrence, 1993).

En la producción de viveros, las semillas se plantan inmediatamente después de la extracción de las vainas maduras. Se planta una semilla por bolsa de polietileno conteniendo tierra, con un alto contenido de nitrógeno y buen drenaje. Sólo la parte baja de la semilla incluyendo la raíz se inserta en el suelo; la parte superior con el embrión germinado se deja descubierta. Las plantas de un año, de 50 cm o mayores, deben ser establecidas en campo durante el mes de mayo, al inicio de la estación lluviosa (Navarrete-Tindall, observación personal). Se requiere deshierbe manual alrededor de las plántulas, durante la primera estación de crecimiento. No se recomienda el uso de herbicidas químicos.

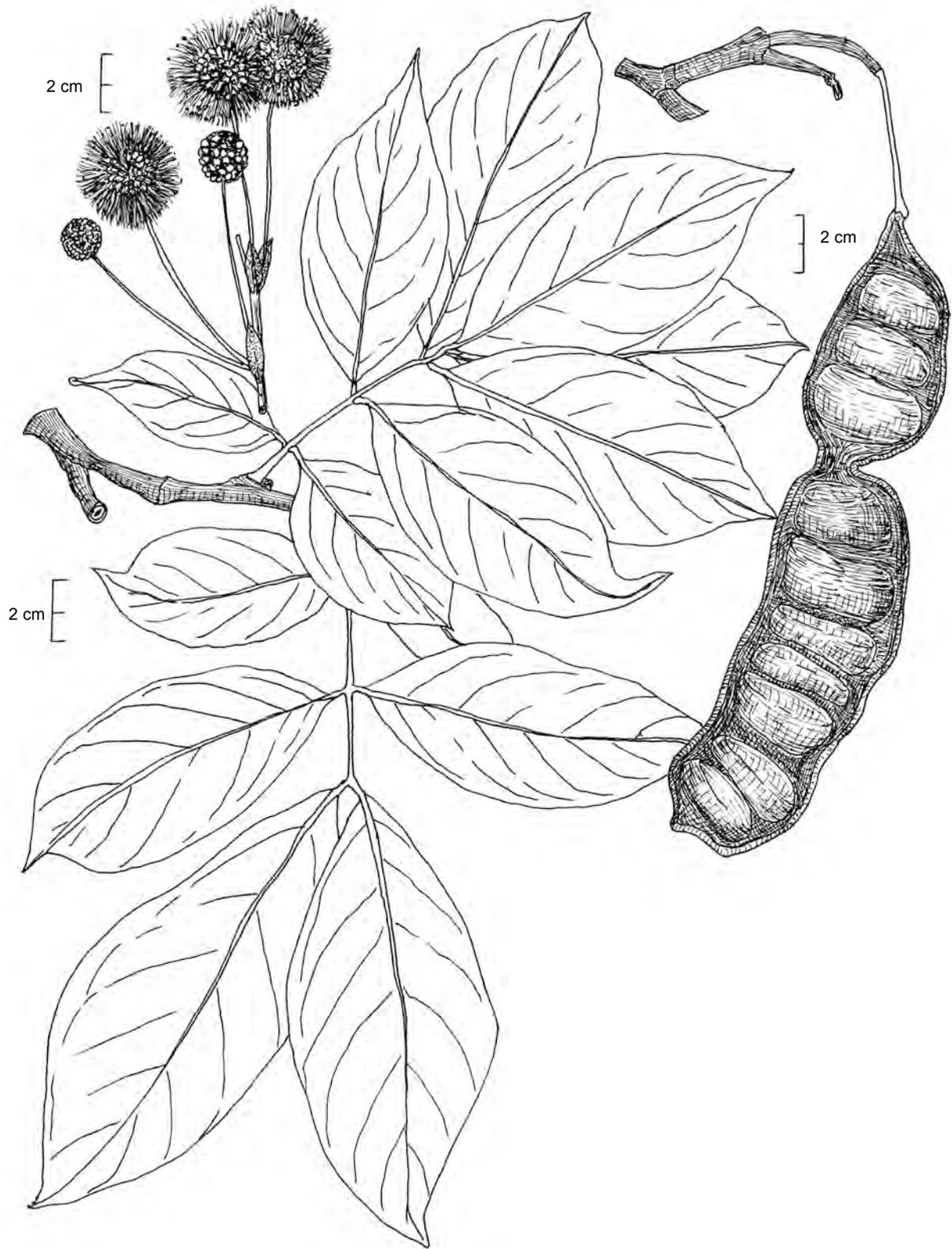
INFORMACIÓN ADICIONAL

Al igual que otras especies de *Inga*, la propagación se hace por semilla y poco se sabe de otros métodos de propagación. Los árboles parecen tener una expectativa de vida de 20 a 25 años. Esta corta expectativa puede ser el resultado de enfermedades o envejecimiento normal. La falta de información sobre la diversidad genética para la resistencia a enfermedades ha limitado su uso en plantaciones de café y sistemas agroforestales.

A pesar de que la nodulación no ha sido documentada (Halliday, 1984; Powell, 1997), se observaron nódulos en las raíces de plántulas de 1 año creciendo en el vivero de la Dirección de Urbanización y Arquitectura en El Salvador. Una microfotografía electrónica de los nódulos mostraron bacterias rizobiales (Navarrete-Tindall y Aragón, 1997), similares a los observados en *Gliricidia sepium* (Navarrete-Tindall, 1996). Esta información preliminar sugiere que es un árbol fijador de nitrógeno al igual que otras especies de *Inga* (Allen y Allen, 1981; Halliday, 1984; Roskoski, 1981).

Estudios futuros sobre el contenido de nutrientes de las semillas, métodos de preservación, disponibilidad en el mercado y de plantaciones, podrían mejorar la comercialización de las semillas.

Species I



Inga paterno Harms

Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Bignoniaceae

Bignonia copaia (Aubl.), *Jacaranda copaia* var. *paraensis* Huber

Cedro blanco, chingale, gualanday, pavito, vainillo

Árbol de rápido crecimiento, de 30 m de altura y 20 cm de DN; sus hojas crecen en un haz terminal erecto en la punta de la copa. El árbol crece sin mucha demanda de nutrientes en suelos planos y colinas, con un drenaje de moderado a bueno. La especie tolera suelos con inundaciones temporales, de textura areno-arcillosos o ligeramente fangosa, y pH ácido a ligeramente ácido. Su crecimiento es retardado en suelos poco profundos. Se adapta a múltiples condiciones ambientales, creciendo naturalmente en áreas con una marcada estación seca y en regiones, como la del Pacífico Sur, donde no hay desbalance hídrico. En Colombia, se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1000 m. Crece en áreas con una temperatura promedio de 25 °C y una precipitación anual fluctuando entre 600 y 3000 mm. Crece en formaciones en bosques tropicales húmedos y muy húmedos (bh/mh-T) (Venegas, 1978). Es una especie pionera y colonizadora.

Debido a que la madera es fácil trabajar, con buenos terminados y tiene buen grano, se usa para tableros decorativos, contrachapados, vigas, muebles, arcos, pulpa, ataúdes, lápices, fósforos, cajones, instrumentos musicales, juguetes y cabos de escoba (Escobar y Rodríguez, 1993). Cuando se preserva, se puede usar como poste para cercos. La savia se usa como adhesivo, laca y repelente de insectos. Debido a que el árbol es resistente a ataques de termitas y al fuego, se puede usar para mejorar el suelo.

Las flores de color púrpura pálido aparecen al inicio del verano; la fruta se madura antes del invierno y las semillas se dispersan por el viento.

Las semillas pueden ser almacenadas hasta por 2 meses en bolsas plásticas con un contenido de humedad de 8 %, y una temperatura de 4 °C. Un fungicida debe ser aplicado a las semillas antes de su almacenaje. El tratamiento de pregerminación consiste en sumergir las semillas en agua corriente por un día. Las semillas germinan entre 5 y 20 días.

Cerca de 25,000 plántulas se obtienen de 1 Kg de semillas en viveros. El substrato recomendado consiste de dos partes de arena y una parte de tierra, el cual debe ser desinfectado antes de plantar las semillas. Un substrato de humus de textura media es usado en las camas de

crecimiento para facilitar la germinación. Una vez que las camas son desinfectadas con formol o agua caliente, las semillas se plantan a una profundidad no mayor de 1 cm y se cubren con suelo muy fino.

Cuando el primer par de hojas verdaderas está completamente desarrollado (1 mes después de germinar), la plántula se transplanta a bolsas de café. El sustrato de la bolsa debe ser rico en nutrientes y tener textura media. Tres meses después, las plantas de aproximadamente 30 cm de altura están listas para ser establecidas en campo. El terreno debe estar completamente limpio para permitir el trazado y hacer las cepas. Suelos compactados deben ser arados o rastreados (Trujillo, 1993; Universidad Nacional de Colombia, 1988). La distancia de plantación recomendada es de 3 X 4 m, dependiendo del tipo de suelo y del producto comercial que se ha propuesto obtener por entresacado.



Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don

Juglans neotropica Diels

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Juglandaceae

Juglans andina, Triana & Cortés, *Juglans colombiensis* Dode, *Juglans honorei* Dode

Cedro negro, cedro nogal, nogal, nogal bogotano

Es un árbol de lento crecimiento que alcanza 25 m de altura y 40 cm de DN. El tronco tiene una corteza con grietas. La copa es oval con follaje verde pálido. Las hojas compuestas tienen 40 cm de largo, están agrupadas al final de las ramas y son alternadas con borde serrado. Crece en suelo de textura media, fangosos o franco-arenosos (suelos sueltos), con un pH neutro a ligeramento ácido. No tolera pH con valores bajos, o suelos calcáreos, y necesita suelos profundos y fértiles. Tiene un lento crecimiento en suelos pobres, poco profundos e inundados. Se desarrolla bien a una altitud de 1600 a 2500 m, con temperatura promedio con variaciones entre 14 y 22 °C, y una precipitación anual de 1000 to 3000 mm distribuida a través del año (Acero, 1985; Venegas, 1978). La especie tiene una amplia gama de distribución ecológica; crece en bosques húmedos pre-montañosos (bh-PM), bosques muy húmedos pre-montañosos (bmh-PM), bosques secos montañosos bajos (bs-MB), bosques húmedos montañosos bajos (bh-MB) y bosques muy húmedos montañosos bajos (bmh-MB) (Venegas, 1978).

La madera se usa para chapa decorativa, gabinetes finos, carpintería de interiores, utensilios torneados y decoración. También se usa para la construcción, cajas de empaque y triplay. Es una especie medicinal. Las semillas son comestibles y la corteza es usada para tintes, la fruta inmadura produce un tinte negro muy fino (Escobar y Rodríguez, 1993).

Las flores cremas masculinas (1 cm) y femeninas (2 cm) crecen separadamente en el mismo árbol. La fruta es verde y se torna amarillo-verdosa cuando madura. Es pulposa, con semillas tipo almendra y ricas en aceites.

Los frutos son recolectados del suelo o de la copa de los árboles cuando se tornan amarillos. Se deben usar guantes para prevenir que las manos se manchen. Los frutos se sumergen en agua por 24 a 48 horas, pero no debe permitirse que se fermenten, la pulpa suelta se remueve manualmente. Las semillas alcanzan un promedio de 50 a 2000 por Kg. Éstas se almacenan a temperaturas de 4 a 6 °C.

El tratamiento de pregerminación recomendado consiste de escarificación de las semillas con papel de lija o colocando

éstas en arena húmeda, por 4 meses, a temperaturas de 4 a 6 °C. El porcentaje de pureza es de 100 %. El porcentaje de germinación es de 40 a 80 %. La germinación es hipógea. Las semillas no tratadas germinan entre 1 y 3 meses.

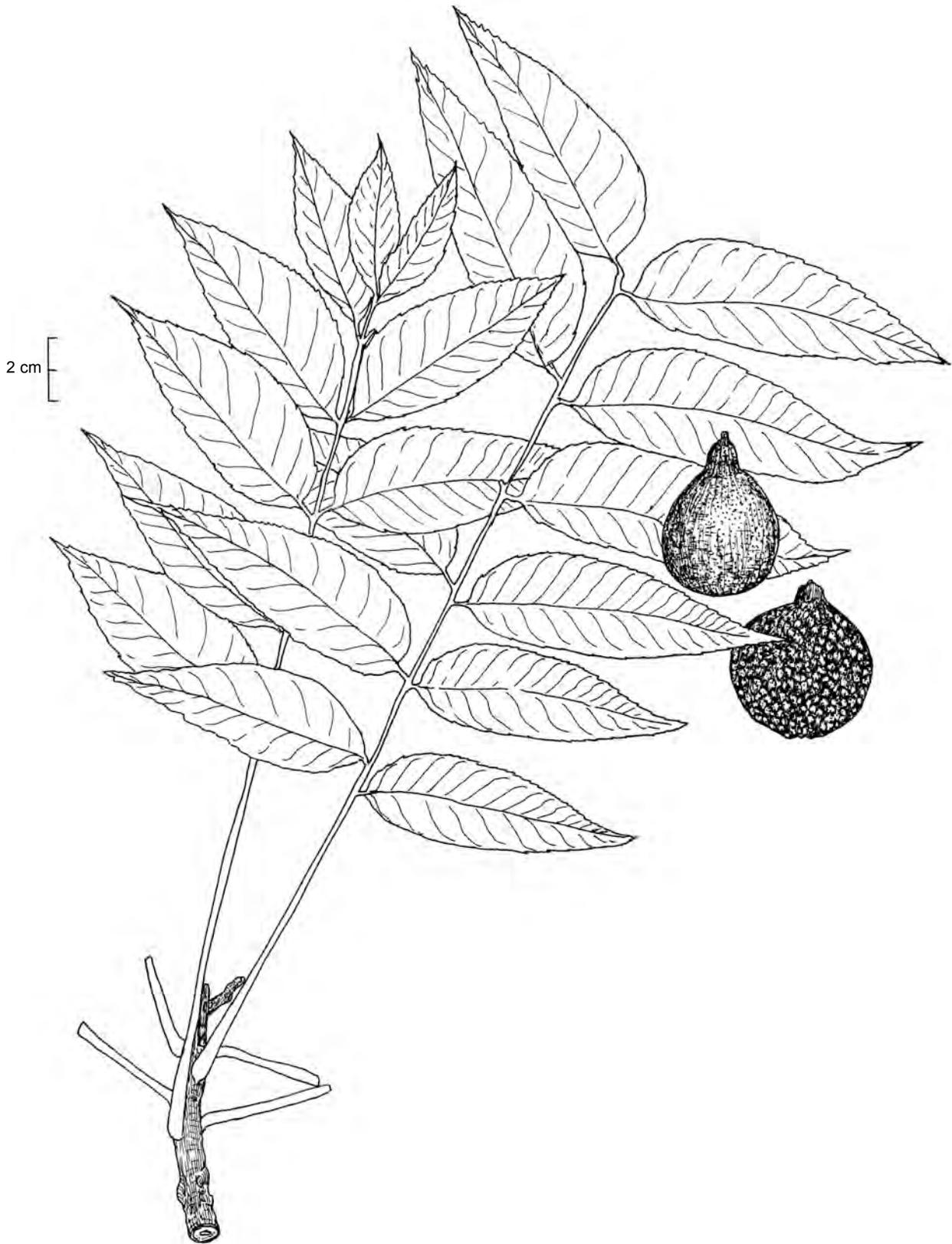
Las semillas pueden ser plantadas directamente en bolsas. Si se usa un germinador, las semillas deben colocarse a una distancia de 1 cm; la semilla debe ser sembrada profundamente y cubierta con 2 a 3 cm de suelo y arena. El período de germinación es de 36 días. La especie requiere luz media para su germinación (Barreto *et al.*, 1990; Montero y Estevez, 1983).

En el suelo de crecimiento, se usan bolsas de 20 X 30 cm de dimensiones aplanadas; cuando las plantas alcanzan de 20 a 40 cm de altura se establecen en campo. El sustrato para el suelo de crecimiento debe tener una textura arenosa y fértil. Puede necesitarse de sustancias orgánicas y fertilizantes químicos. Las semillas pueden ser plantadas directamente en el lugar de crecimiento, colocando dos semillas en cada cepa. Los árboles también pueden ser plantados en la forma de brotes pequeños y defoliados, las hojas y raíces se cortan a los 25 cm.

El sitio de plantación debe contar con condiciones edafoclimáticas óptimas y agua disponible. Las malezas y espesura deben de ser completamente removidas. Si los árboles se plantan a distancia, el área debajo de la copa debe ser limpiada. Si los árboles se plantan en líneas continuas, una franja de 1 m de ancho debe ser limpiada de malezas. Para producir bosques, las distancias de plantación deben ser de 3 X 3 m ó 5 X 5 m (Barreto *et al.*, 1990).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Esta especie es muy susceptible al fuego. Es huesped del perforador de los cedros y su uso es restringido en algunas combinaciones de agrobosques debido a peligro aleopático.



Juglans neotropica Diels

Junglans olanchana Standl. & L.O. Williams

C. R. ALVARADO, C. A. ALVARADO Y O. O. MENDOZA

Jefe del Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe del Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerenta General de Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras.

Familia: **Juglandaceae**

No sinónimos

Cedro negro, nogal, walnut

Se distribuye en los bosques húmedos de América tropical, desde el sureste de México, a través de Centro América, hasta las zonas montañosas de Colombia, Ecuador y Perú. También crece en las regiones montañosas de Argentina. En Honduras crece en los departamentos de Atlántida, Colón, Yoro, Olancho, Francisco Morazán y Comayagua (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1997a).

Es un árbol semideciduo de hasta 40 m de altura y 150 cm o más, de diámetro. Tiene un tronco cilíndrico y recto el cual está libre de ramas hasta los 5 m. Ocasionalmente el tronco está libre de ramas hasta los 10 o 15 m. Tiene una base elongada o una simple con contrafuertes erectos. La copa es densa, umbelada o multiflabelada. La corteza es gris oscura o pardo grisácea, áspera, con fisuras longitudinales profundas y a veces tiene anatomosas cuarteadas, las cuales se sueltan en forma de grandes y gruesas escamas. Tiene ramas largas con grupos foliares al final de los brotes. El follaje es verde oscuro y denso. En Honduras crece en bosques húmedos y muy húmedos, preferiblemente en suelos fangosos, arenosos o rocosos, y más frecuentemente en bancos de ríos y riachuelos, desde el nivel del mar hasta los 700 m (Aguilar, 1966).

En condición verde, el duramen es de color café oscuro y la albura es amarillo-dorada. En condición seca, el duramen es de color oscuro y la albura es pardo-dorada y pardo grisácea. Tiene olor débil y un sabor ligeramente astringente. La madera tiene un hilo recto, textura media, poco lustre y líneas suaves. Tiene una gravedad específica de 0.49 (moderadamente pesada), ocasionalmente entre 0.42 y 0.50. La reducción tangencial total es de 5.5%; la reducción radial total es de 2.8%; la tasa de reducción radial/tengencial es de 1.96. Es fácil de aserrar y tiene buena trabajabilidad con maquinaria de carpintería y equipo manual, produciendo un excelente terminado. También es fácil de tornejar para enchapado y de cortar en láminas finas. El duramen tiene durabilidad moderada, pero la albura es susceptible al ataque de insectos y barrenadores marinos. Al aire libre, la madera se seca bien aunque lentamente, por lo que requiere buena ventilación. Una vez seca la madera es dimensionalmente estable. Se considera de moderada a difícil de preservar por métodos

de presión. La madera se usa para enchapado decorativo, muebles finos gabinetes, construcción ligera, paneles, pisos de parquet, accesorios especiales y tornado. Las nueces del fruto son comestibles y la cascara se usa para teñir cuero (Aguilar, 1966).

Las flores amarillas y pequeñas son monoicas. Las flores femeninas están en brotes y las masculinas en racimos. El árbol florece de marzo a mayo. El número de semillas es de 35 a 65/Kg, con un 50 a 60% de viabilidad.

Las semillas pueden almacenarse por aproximadamente 4 años sin experimentar una pérdida significativa de viabilidad. El contenido de humedad física para el almacenaje varía entre 80 y 90% (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1977a).

Las semillas han sido clasificadas como ortodoxas. Tienen una testa dura y requiere tratamientos de pregerminación para romper su dormancia natural. Tres tratamientos de pregerminación se dan a continuación. Las semillas pueden ser estratificadas de 31 a 40 °C. Estas pueden ser estratificadas en arena húmeda y cubiertas con suelo y estropajo de fibras de lino. O, las semillas pueden ser cortadas y sumergidas en agua y, las semillas germinan en arena y substrato en cerca de 4 semanas.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El bevel es de 1 a 2 cm de grosor; pardo rojizo y rojo oscuro, fibroso y duro. El árbol tiene un olor agradable y libera un latex lechoso de la parte interior de la corteza.

El peciolo y raquis son de 40 a 50 cm de largo. El peciolo sólo es de 7 a 10 cm de largo, cilíndrico, lenticelado, glabro y fuertemente pulvinado en la base. El raquis es cilíndrico, ligeramente grueso en los nudos y glabro. El peciolo es aproximadamente de 1 cm de largo, excepto el terminal, el cual es de 2.5 a 3.5 cm de largo, canaliculado, pulvinado y rosáceo en la base. Tiene de 4 a 6 pares de pinnas opuestas y una terminal. La lámina es de elíptica-oblonga a elíptica lanceolada, de 12 a 22 cm y de 6 a 7.5 cm, respectivamente, con un ápice acuminado, base de cuneada a obtusa con bordes enteros. La parte de arriba

Especies J

es verde oscuro y brillante, la parte de abajo es verde pálido y ambas superficies son glabras. La vena principal es prominente por debajo; tiene de 10 a 12 pares de venas secundarias que son ligeramente pulvinadas por debajo y casi branquidodromas (Aguilar, 1966).

Khaya nyasica Stapf ex Baker f.

H.G. SCHABEL

Escuela de Recursos Naturales, Universidad de Wisconsin
Stevens Point, WI

Familia: Meliaceae

K. anthotheca (Welw.) (Makuwila, 1997)

Acajou, banket, East African Mahogany, mkangazi, Mozambique mahogany, muovava, Nysaland mahogany, red mahogany, Rhodesian mahogany, umbaua

De las 10 especies de este género, 9 crecen en África y 1 en Madagascar y el Comoros. Crece en el centro, este y sur de África incluyendo Malawi, Mozambique, Sudáfrica, Tanzania, Zaire, Zambia y Zimbabwe, donde se encuentra en asociación con otras especies arbóreas (Exell *et al.*, 1963; Francis, 1989a; Storrs, 1979). Plantaciones de esta especie se trataron en Cuba, Puerto Rico, Florida y Nicaragua (Exell *et al.*, 1963; Francis, 1989a).

Es un árbol perenne y deciduo que ocasionalmente alcanza 60 m de altura y 4.5 m de DN (Greenway, 1947). Es un árbol de rápido crecimiento que ha alcanzado 36 m de altura y 65 cm de DN en 50 años, en Sudáfrica (Bussche, 1982). Su copa pesada y redondeada está al tope de un tronco recto y libre de ramas, elevándose de un ensanchamiento basal, ocasionalmente con contrafuertes. Primordialmente es una especie riparia que se encuentra en suelos aluviales bien drenados y laderas coaluviales (Rendle *et al.*, 1911). Suelos apropiados incluyen arcilla y arena limosos, con un pH desde 7 a menos de 4 (Francis, 1989a). La especie crece desde cerca del nivel del mar hasta los 1400 m, con una elevación óptima entre los 700 y 1000 m. Es tolerante a sequías estacionales y crece mejor en lugares con una precipitación anual que excede los 1000 mm.

La madera es casi rosada cuando está fresca, cambiando a un rojo-pardo lustroso cuando se seca (Greenway, 1947). Moderadamente dura y durable, con gravedad específica de cerca de 0.5 a 0.65 g/cm³ y grano recto a ondulado, la cual se seca rápidamente sin mucha distorsión. La madera es de fácil aserrado y cepillado, y la terminación produce un pulido rico, característico de las caobas americanas (*Swietenia* spp.). Se usa para gabinetes, muebles, juntas, torneado, paneles y botes. En su distribución nativa, preparaciones de la corteza se considera un remedio para la gripe (Greenway, 1947) y el aceite de sus semillas es usado para combatir los piojos. Crece como un árbol ornamental y de sombra en las plantaciones de café.

Sus flores muy pequeñas, blancas y fragantes aparecen al final de la estación seca y comienzo de la estación lluviosa (Coates *et al.*, 1957; Exell *et al.*, 1963; Hack, 1950). Se arreglan en racimos florales y en panículas. Los sépalos son redondos y se sobrecubren y los pétalos son curvados

(Greenway, 1947). En Puerto Rico, árboles de 24 años de edad pueden producir flores unisexuales de 4 o 5 partes (Francis, 1989a). Las frutas en forma de globo y gris-pardosas son cápsulas septifragales erectas y leñosas de hasta 8 cm de diámetro. Cuando los frutos maduran en la primavera (de 9 a 11 meses después de florecer), éstas liberan entre 20 y 60 semillas. La cápsula de cuatro o cinco válvulas se abre a partir del tope y suelta las semillas aladas, rojo-pardoso pálido y estrechas, con medidas de 2 a 2.5 cm por 2.5 a 5 cm.

Las cápsulas se cortan de los árboles cuando comienzan a abrirse. Considerando el tamaño y altura de los árboles maduros, sus frutos deben recolectarse disparando a los árboles, escalándolos o con la tala sincronizada de árboles con cápsulas maduras. Las cápsulas se secan al sol hasta que abren, y las semillas se remueven manualmente (Francis, 1989a; Makuwila, 1997). Las semillas se secan al aire en la sombra por cinco días más, cuando el contenido de humedad alcanza de 5 a 10% (Makuwila, 1997). El promedio de semillas es de 1000 a 3800/Kg.

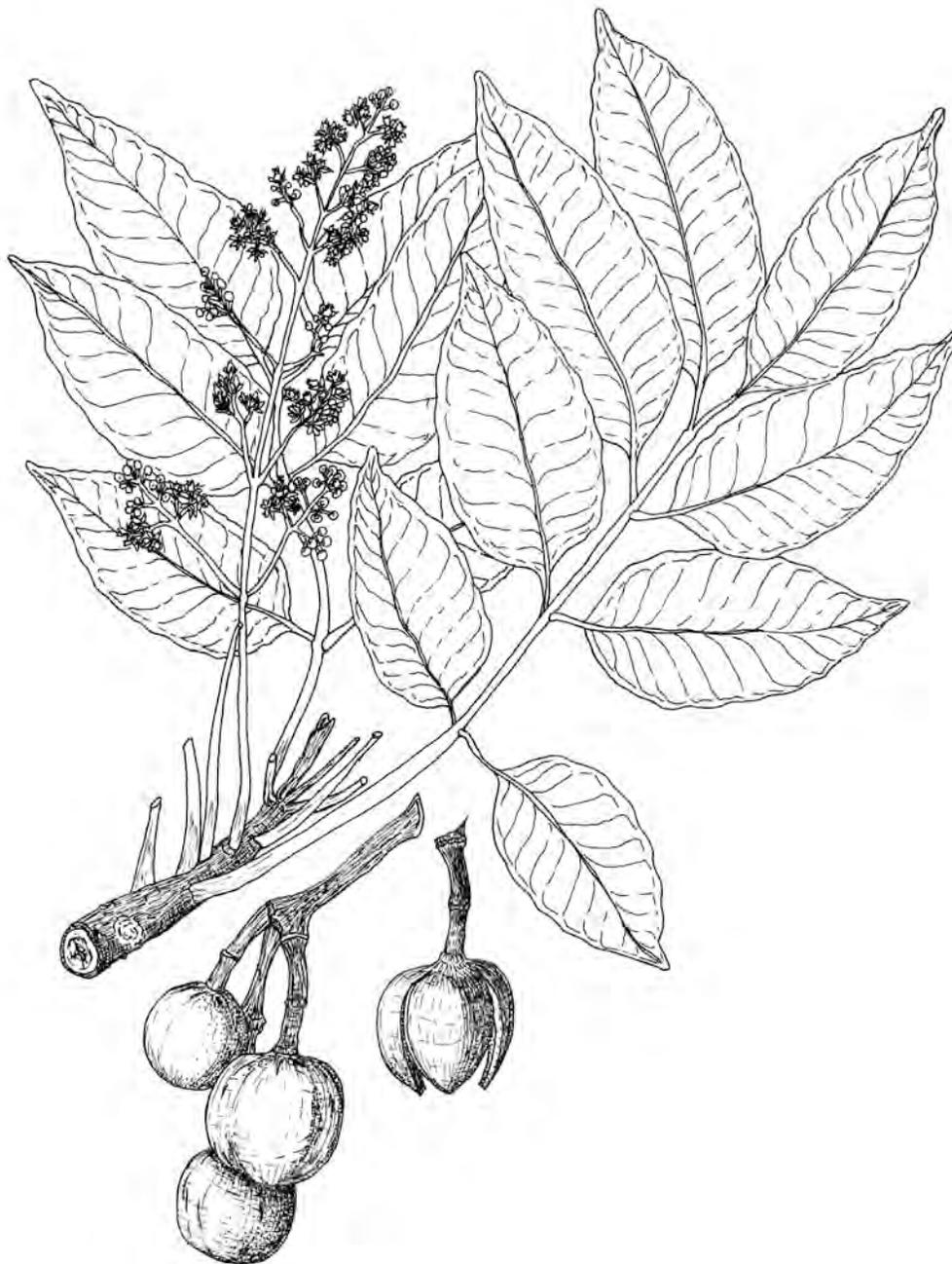
Debido a que las semillas son viables por menos de tres meses y son atacadas por insectos (Mugasha, 1978), éstas deben almacenarse en envases sellados en el refrigerador o sembradas frescas. La germinación es criptocotilar y se lleva a cabo en 1 a 4 semanas, con un promedio de germinación de 30 a 70% y a veces casi el 100% (Bussche, 1982; Makuwila, 1997). Las semillas grandes germinan más rápidamente, a una tasa más alta y producen plántulas más vigorosas. Las semillas pueden ser establecidas directamente en camas descubiertas en sombra ligera, en cubiertas de polietileno negro (10 por 30 cm), con suelo con un contenido de arena de 50% (Mugasha, 1978) o en mezcla de composta no muy húmeda y corteza de pino semi descompuesto (o un sustituto apropiado), y suelo arenoso (Bussche, 1982). El plantado debe ser a una profundidad de 0.6 a 1.2 cm y el hilo de la semilla debe estar dirigido hacia abajo para prevenir el enrollamiento del tallo durante la germinación.

Durante los primeros 3 meses, son necesarias mallas media sombra al 70%. Cuando las plántulas tienen cerca de 5 cm de altura, éstas se transplantan a bolsas de polietileno grandes. Después de cinco meses en las camas

Especies K

de crecimiento, las plantas se recortan mensualmente con alambre de piano. En Sudáfrica, las plantas alcanzan 30 a 50 cm y están listas para ser plantadas en campo en un año (Bussche, 1982). Las plántulas deben plantarse con un mínimo de disturbio de las raíces, a una distancia de 5 X 5 m, en cepas bien preparados rodeados de un círculo arado con 1 m de diámetro, inmediatamente después que la segunda lluvia sature el suelo (Bussche, 1982). Para evitar problemas con perforadores de los brotes y quemaduras de sol, este árbol tolerante a la sombra, debe ser plantado

en pequeños claros o interplantado con otras especies de rápido crecimiento. Greenway (1947) estableció plantas de 3 a 4 meses y de 7.5 cm de altura. Sin embargo, encontró que el plantado de retoños es más exitoso. En este procedimiento, las plantas son espaciadas ampliamente y crecen comunmente en camas, por 18 meses a 2 años. Cuando éstas alcanzan 1.2 a 1.5 m (Mugasha, 1978), los retoños de cerca de 30 cm de fuste y 23 cm de raíz principal se plantan a una distancia de 2.4 X 2.4 m (Mugasha, 1978).



Khaya nyasica Stapf ex Baker f.

Lafoensia speciosa (Kunth) DC.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Lythraceae

Lafoensia acuminata

Guayacán Amarillo, guayacán de manizales

Es un árbol que crece a una tasa media, alcanzando 15 m de altura y 20 cm de DN. Tiene una copa oval y follaje verde brillante. Las hojas tienen 10 cm y son rojas cuando se resecan, opuestas, con márgenes enteros, peciolo cortos y nervación ligeramente marcada. La especie crece a elevaciones entre los 1300 y 2900 m, con un promedio en temperatura de 12 a 24 °C y precipitación anual de 500 a 2000 mm. Demanda suelos fértiles, húmedos y bien drenados. Crece en las zonas de bosque tropical seco (bs-T), bosques húmedos pre-montañosos (bh-PM) y bosques húmedos de bajas montañas (bh-BM) (Rodríguez, 1988).

Se usa primariamente como árbol ornamental. También se planta para proteger márgenes hídricas. La madera se usa escasamente para postes, muebles y construcción en general (Escobar y Rodríguez, 1993).

Las flores de largos pétalos blancos están agrupadas. Los frutos son cápsulas rojizas y redondas, de 4 cm de diámetro, con múltiples semillas aladas. Las semillas han sido objeto de muy pocos estudios.

Después que la semilla se deja remojar en agua por 24 horas, se planta en camas a 2 cm de profundidad y 5 cm de separación, en líneas de 10 cm aparte. Las plantas se trasplantan cuando alcanzan 20 cm y requieren sombra durante el desarrollo inicial (Trujillo, 1984; Universidad Nacional de Colombia, 1988).

Cuando las plantas son usadas como ornamentales, el suelo debe ser limpiado y mejorado con fertilizantes y rastrojos. Cuando se usan como cerca, los árboles se plantan de 2 a 3 m de distancia. El lugar se limpia y escarifica hasta 15 cm. Sitios pobres deben ser fertilizados. En etapa juvenil, el árbol no sobrevive heladas; en la estación seca, los árboles jóvenes pierden las hojas. Es un árbol de alta demanda en zona urbana y sufre del ataque de ácaros (*Acarus*), los cuales succionan la savia (Rodríguez, 1988).



Lafoensia speciosa (Kunth) DC.

Laguncularia racemosa (L.) C.F. Gaertn.

JAMES A. ALLEN

Paul Smiths College
Paul Smiths, NY

Familia: Combretaceae

Sin sinónimos

Akira, cinchuite, green turtle-bough, mangel, mangle, mangle amarillo, mangle blanco, mangle bobo, mangle marequita, mangle prieto, manglier blanc, mangue branco, palétuvier, palo de sal, patabán, white mangrove (Bohorquez, 1996; Little y Wadsworth, 1964)

Languncularia es un género monotípico en una familia moderadamente grande, tropical, de familia leñosa consistente de cerca de 20 géneros y 500 especies (Tomlinson, 1986). Los otros únicos mangles o asociados de mangles en la familia Combretaceae son dos especies de viejo mundo del género *Lumnitzera* y del nuevo mundo, *Conocarpus erectus*. El rango de distribución incluye la costa centro y sur de Florida, Bermuda y la mayoría de las Indias occidentales, en ambas costas del continente americano, desde México hasta el sur de Brasil, el norte de Perú y la costa de África Oriental, desde Senegal hasta Angola (Chapman, 1976; Graham, 1964; Little y Wadsworth, 1964).

Es una especie perenne, de rápido a moderado crecimiento y usualmente con múltiples tallos. Usualmente es más bajo de los 15 m de altura y tiene menos de 30 cm de DN; el árbol puede alcanzar hasta 25 m y 70 cm de DN o más (Jiménez, 1985; Nellis, 1994). La especie está restringida a zonas costeras muy cerca del nivel del mar. Típicamente se encuentra en los márgenes externos opuestos al mar de comunidades de mangle, pero ocasionalmente crece a mayores elevaciones, más frecuentemente áreas inundadas. Esta especie también coloniza rápidamente áreas afectadas por disturbios, en donde puede formar rodales puros (Tomlinson, 1986). Crece en una gran variedad de tipos de suelos, incluyendo cieno, arcilla, arena y marga (Jiménez, 1985). La especie crece en áreas con un promedio anual de lluvia entre 800 y 7000 mm/año y parece estar limitada a áreas donde la temperatura fría tiene un promedio sobre los 15.5°C (Jiménez, 1985). La especie está considerada en cierto modo una maleza en su forma natural y frecuentemente invade áreas plantadas con *R. mangle* o *Avicennia germinans* (L.) L. (Padrón, 1996).

La madera es moderadamente pesada (gravedad específica de 0.6 a 0.8), dura y fuerte pero no muy durable (Little y Wadsworth, 1964; Southwell y Bultman, 1971). La albura es ligeramente parda y el duramen es amarillo-pardoso. La madera se usa para una gran variedad de propósitos, incluyendo postes cortos, postes de cerca, mangos de herramientas, combustibles y carbón (Little y

Wadsworth, 1964). La corteza contiene una cantidad significativa de taninos adecuados para usos comerciales (Walsh, 1977). Se ha considerado también como una planta productora de miel (Nellis, 1994, p.111).

Las flores verde-blancuzcas y fragantes se encuentran en agrupaciones holgadas terminales (panículas). Alguna floración se da a través del año, pero en Florida y El Caribe alcanza una valor máximo de mayo a junio. Puede florecer y producir frutos en menos de 2 años, a una altura de 1.5m (Holdridge, 1940a; Little y Wadsworth, 1964). Ha sido descrita como funcionalmente decidua, con árboles teniendo la forma masculina solamente o ambas flores, masculinas y perfectas (Tomlinson, 1980). Ambos tipos de flores son similares en apariencia. Sin embargo, la diferencia entre árboles con sólo flores masculinas (no productoras de frutos) y flores perfectas (con frutos), es rápidamente aparente a finales del verano (Tomlinson, 1980).

El fruto es ligeramente carnoso y con una semilla (drupa); es de color gris-verdoso o verde musgo cuando esta inmadura y parduzca al madurar (Little y Wadsworth, 1964; Rabinowitz, 1978a). Los frutos son aplanados-obovoide-elipsoide (en forma de lentes), de alrededor de 2 cm de longitud. El peso promedio de frutos recolectados en Panamá fue de 0.41 g (2,440/Kg) con pericarpio y 0.21 g (4,760/Kg) sin pericarpio (Rabinowitz, 1978b). Los frutos comunmente maduran en 2 o 3 meses después de la floración, con la mayoría disponibles de julio a octubre, en Florida y El Caribe (Jimenez, 1985; Padrón, 1996; Tomlinson, 1986), desde la mitad de agosto hasta el final de noviembre en Panama (Rabinowitz, 1978a). Rabinowitz (1978a) reportó no haber visto semillas frescas caídas entre diciembre y julio. Los frutos, los cuales ocasionalmente han sido llamadas propágulos, flotan y se dispersan ampliamente a través del agua. Las semillas algunas veces germinan mientras están aun en el árbol o flotando en el agua, y son comunes los propágulos flotantes con raíces (Little y Wadsworth, 1964; Rabinowitz, 1978a).

Especies L

Los propágulos pueden ser recolectados directamente de los árboles, de la superficie del suelo, o mientras están flotando en aguas abiertas (Padrón, 1996; Snedaker y Biber, 1996). Una técnica usada es dispersar redes o tarpas bajo los árboles madre para recoger los propágulos cuando éstos caen. Los propágulos deben estar maduros (con abscisión fresca o casi abscisos) y libres de insectos o daño físico. Existe poca información sobre el almacenaje de los propágulos (Snedaker y Biber, 1996), aunque no se recomienda un almacenaje por más de 10 días. Rabinowitz (1978a) encontró que la capacidad de los propágulos de echar raíces disminuye después de 8 días de dispersión simulada y el número establecido de plántulas se reduce rápidamente después de 10 días.

Los propágulos típicamente echan raíces entre 5 y 10 días sin tratamiento. Los propágulos también pueden ser sumergidos hasta que la radícula emerge cerca de 1 cm, y luego sembradas cuidadosamente insertando la radícula en el suelo (Crewz, 1988). Si los propágulos se sumergen en agua antes de ser sembrados, el agua debe ser cambiada frecuentemente, idealmente de forma diaria.

En el vivero, los propágulos generalmente se siembran en tubos o pequeños contenedores y se dejan crecer bajo condiciones ambientales. Manteniendo las contenedores con agua hasta la mitad, se prepara a las plántulas para ser establecidos en sustratos anaeróbicos, y regados periódicamente con agua salina lo cual reducirá el choque al ser plantadas en sitios salinos. A pesar de su facilidad de crecimiento en vivero, las plántulas son ocasionalmente dañadas o muertas por escamas, áfidos u orugas, barrenadores de la madera e infecciones por hongos.

Las plantas alcanzan una altura promedio de 60 a 90 cm después de un año en el vivero, y pueden ser establecidas en campo. Las plantas mayores se pueden vender en envases de 4, 12, 28 y ocasionalmente 40 litros (especialmente en Florida). Para asegurar el balance deseado entre las raíces y el tallo, algunas personas cortan el tallo a una altura de 1 m (Crewz, 1988).

El establecimiento por siembra directa o dispersión de propágulos ha sido exitoso en Cuba (Padrón, 1996). El éxito con estas técnicas puede ser más limitado en Florida, donde se presentan altas pérdidas cuando los propágulos son arrastrados antes de que se establezcan (Lewis y Haines, 1981). El éxito incrementa en áreas bien protegidas y de baja energía, y sitios con niveles bajos de depredación de semillas. Las plantas grandes con sistemas radicales bien desarrollados o pequeñas en protectores, como serían tuberías de PVC, deben ser plantadas en áreas expuestas. En general, sin embargo, *L. racemosa* no es apropiada para lugares expuestos y comúnmente asociados a *Rizophora mangle* y *Avicennia germinans*.

Con excepción de la parte más al norte de su zona de distribución, las plántulas o propágulos pueden ser establecidos en cualquier estación del año, pero deben ser evitados períodos fríos y secos (Snedaker y Biber, 1996). El mejor tiempo para establecer plántulas producidas en vivero con agua corriente y sin aclimatación a la sal, puede ser cuando son adaptadas y plantadas en la estación lluviosa, lo cual puede reducir el choque provocado por la exposición súbita a altas salinidades (Barnett y Crewz, 1989). Las plantas transplantadas pueden crecer alrededor de 60 a 75 cm por año (Barnett y Crewz, 1989).



***Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn.**

Lecythis ampla Miers

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Lecythidaceae

Lecythis ampullaria Miers (Transactions of the Linnean Society of London 30[2]:201, t.38, f.1-2; 1874);
Lecythis bogotensis Miers (Transactions of the Linnean Society of London 30[2]:203-204, t.41; 1874);
Lecythis costaricensis Pittier (Contributions from the U.S. National Herbarium 12:99, t.6-8, f.3-4; 1908);
Lecythis curranii Pittier (Contributions from the U.S. National Herbarium 20[3]:130; 1918); *Lecythis armiliensis* Pittier (Contributions from the U.S. National Herbarium 26[1]:9, t.8; 1927); *Lecythis boyacensis* R. Kunth (Das Pflanzenreich IV. 2190 [Heft 105]:55-56; 1939)

Coco de mono, coco salero, jícaro, monkey pot, olla de mono, pansuba, sapucaia (Flores, 1994d; Mori *et al.*, 1978), 1990a; Pittier, 1910; Prance y Mori, 1978)

Es una especie endémica y su distribución se extiende a través de América Central a lo largo de las cuencas en la costa atlántica, desde el sur de Nicaragua hasta Darien, Panamá. En América del Sur se encuentra en el valle del Río Magdalena y la zona del Choco en Colombia, al igual que en la costa norte de Ecuador.

Es un árbol grande de 45 m de altura y 1.0 a 1.6 m de DN. El tronco es recto y cilíndrico y libre de ramas en las dos terceras partes basales. Carece de refuerzos pero tiene contrafuertes cortos y gruesos. La corona es ramificada y esférica. La corteza es gris (grisáceo-parda en áreas de sombra) y tiene muchas fisuras verticales. La corteza interna es de 13 a 15 mm, gruesa, parda, laminada y fribosa debido al alto número de fibras del floema. La filotaxis es espiral. El árbol es decídúo y la mayoría de las hojas aparecen antes del período de floración. Las hojas nuevas aparecen en flujos y su producción está sincronizada con el comienzo de la floración. Las hojas son simples, alternas, pecioladas, elípticas angostas o elípticas anchas, glabras, cartáceas, brillantes e hipostomáticas (estomata anisocístico) y tienen papilas cuticulares abaxiales. La especie crece bien en suelos aluviales y arenosos, y frecuentemente se encuentra en suelos arcillosos. No crece bien en zonas con inundación periódica o con drenaje pobre (Flores, 1994d; Mori *et al.*, 1990a). La variación en altitud de áreas preferidas por esta especie es de 0 a 800 m (Flores, 1994d; Mori *et al.*, 1990a). La especie es emergente en el dosel de bosques muy húmedos tropicales, donde la temperatura varía de 24 a 35 °C y la precipitación anual es más de 3500mm.

La albura y el duramen son notablemente diferentes. La albura es cremosa en condición verde y pardo claro cuando se seca; el duramen es pardo en condición verde y pardo-rojiza una vez seca. Los anillos de crecimiento son inconspicuos. La madera tiene granos rectos, a veces entrelazados, textura regular y carece de lustre; la superficie radial es finamente bandeada. Es insabora e

inodora. La madera es pesada (peso verde 1200 a 13000 Kg/m³, con 93 a 96 % de humedad; la gravedad específica básica es de 0.70 a 0.74). La contracción volumétrica es normal para su densidad, y las propiedades mecánicas son altas. La madera secada al aire muestra pequeñas fisuras y torceduras. Es moderadamente difícil de trabajar, aserrar y pulir. El contenido de sílice es de 0.32 %. Su durabilidad natural es alta y difícil su preservación. El coeficiente de Peteri de flexibilidad es 1.03 y el Factor de Runkel es 4.6 (grupo V: no útil para hacer papel). La madera es excelente para la construcción de barcos, mangos para herramientas agrícolas, marcos, durmientes de líneas de ferrocarril, muebles, gabinetes, torneado, construcción pesada en general, puentes y construcción marina (especialmente en agua con barrenadores marinos), pilares, postes y estacas (Flores, 1994d; Herrera y Morales, 1993; Llach, 1971). La corteza se puede usar para papel de cigarrillos, calafatear botes, vestimentas nativas, mechas, cordelería y también se usa en el curtido de pieles por su alto contenido de taninos (Flores, 1994d).

La floración es anual y se da durante la estación lluviosa, de mayo a julio. Las inflorescencias son terminales o racimos terminales, solitarias o en grupos (Flores, 1994d). El pedúnculo y el raquis son gruesos y lenticelados. Las flores son semisésiles; los pedicelos son pulverulentos y dejan una protuberancia (en la región subarticular), de 1 mm de largo cuando se desarticulan (el pedicelo se parte durante la abscisión de las flores; la zona de abscisión constituye la articulación). La flor es hermafrodita y zigomórfica. El cáliz de las flores tiene seis lóbulos amplios y ovados; la corola tiene seis pétalos anchos y elípticos, rosados o púpura pálidos, los cuales se tornan blancuzcos después de la antesis. El androceo es altamente especializado, zigomórfico y tiene numerosos estambres. La fusión de los filamentos al igual que el grado de especialización produce un órgano complejo, formado por un anillo estaminal, una lígula (área sin estambres colocada entre el anillo estaminal y la capucha), y una

Especies L

capucha; este órgano no es morfológicamente equivalente a un adróforo o androginóforo. El anillo estaminal tiene 130 a 170 estambres, siendo los de la zona basal fértiles; los filamentos son de 1 a 2 mm de largo y dilatados en el extremo distal. Las anteras son basifijas y de 0.5 a 0.6 mm de largo. La capucha es plana, rosácea y púrpura pálido, con apéndices bien desarrollados, siendo los proximales anteríferos. La capucha está fuertemente comprimida contra el disco estaminal, y el androceo floral está considerado como cerrado (Flores, 1994d; Mori *et al.*, 1990; Prance y Mori, 1977, 1979; Tsou, 1994). El hipantio es pueruloso. El ovario es inferior, tetracarpelar y tetralocular, con 4 a 10 óvulos desarrollados por lóculo.

El período de desarrollo de las flores es de 10 meses y termina cuando la fruta madura entre marzo y mayo. Usualmente, el árbol produce uno o dos frutos por inflorescencia. La maduración de los frutos es considerablemente uniforme y la cosecha es anual. El fruto es grande, pero muestra fuerte variación en tamaño y forma (de 20 a 30 cm de largo por 15 a 20 cm de ancho) (Flores, 1994d). El fruto es un pixidio seco o cápsula circumsisa, leñosa y ovoide u oblonga. El fruto cuelga hacia abajo y cuando el opérculo se abre y cae al suelo, las semillas quedan expuestas. Luego, la gravedad o actividades causadas por monos provocan que los frutos caigan (Flores, 1994d; Prance y Mori, 1978, 1979).

El número promedio de semillas por fruto es 36. De éstas, 25 % son abortivas o de menor tamaño. Las semillas bien desarrolladas son grandes (5.0 a 5.5 cm de largo por 2.5 a 3.0 cm de diámetro) y ovoides, con cubierta seminal pardo oscura o negras, gruesa y con surcos longitudinales; el tegumento se colapsa en las semillas maduras (Corner, 1976; Flores, 1994d). El micrópilo está formado por el exostoma. La semilla tiene un arilo prominente, funicular en origen, en el extremo proximal; es blancuzca o cremosa, ancha, carnosa y aceitosa (Flores, 1994d). Las semillas alcanzan un promedio de 150 a 160 por Kg, con un contenido de humedad de 46 a 48 % (Flores, 1994d).

El remover la cubierta seminal para provocar el desarrollo de la plúmula no ha sido exitoso. La aplicación de ácido giberélico a semillas intactas, parece provocar el desarrollo de la plúmula (Flores, 1994d).

El comportamiento de las semillas es recalcitrante. La viabilidad disminuye con aumento en la deshidratación. Las semillas recolectadas del suelo deben ser separadas por tamaño y forma, y sumergidas en agua corriente por 24 horas antes de sembrarlas. La germinación es de 95 a 96% para las semillas remojadas. La primera raíz es usualmente adventicia y se desarrolla a los 45 o 50 días y muestra rápido crecimiento; la raíz principal emerge después. La germinación es hipógea y las plántulas son fanerocotiliares (si un par de estructuras minutas emergen con la plúmulas son morfológicamente cotiledones).

En invernadero, las plantas de 11 meses alcanzan una altura de 25 cm y son tolerantes a la sombra (Flores, 1994d).

La especie no ha sido introducida en programas de reforestación y se carece de información sobre su

comportamiento en plantaciones. En invernadero y vivero, el comportamiento es muy bueno, a pesar de que su desarrollo es muy lento. La especie parece ser adecuada para su manejo en bosques naturales (Flores, 1994d).

INFORMACION ADICIONAL

El nombre del género se deriva del griego *leklythos* y significa jarra de aceite. Se refiere a frutos en forma de urna típicos de este género (Flores, 1994d). La especie es una de cuatro, pertenecientes a *Sectio Pisonis* Mori. El grupo es conocido colectivamente como panza de monos o sapacaias. El tipo para el grupo es *Lecythis pisonis* Cambessèdes (Prance y Mori, 1979).

Las hojas se oxidisan y adquieren un color verde-azulado cuando sufren daños. El ápice es acuminado, el margen crenado, base obtusa o redonda, decurrente estrechando al peciolo. La venaciones son pinnadas, broquidódromas, con 10 a 15 pares de venas secundarias formando un ángulo agudo cuando divergen de la vena media. Se arquean hacia arriba y se fusionan distalmente (Flores, 1994d).

Los óvulos son anatóros, bitégmicos, tenuinucelados y tienen funículos conspicuos. El saco embrionario es del tipo polígono. Está rodeado por el endotelio, desde la capa interna hasta el tegumento interno. El endotelio juega un papel activo en el transporte de nutrientes de los integumentos hasta el saco embrionario, y desaparecen durante el desarrollo seminal. La placentación es axilar y los óvulos se desarrollan en el ovario a la base del septum (terminación proximal). El estilo es delgado y corto, con expansión anular hacia la parte distal. El androceo es cerrado. La polinización ocurre a través de abejas euglosinas. Éstas recolectan pólen de la capucha y del disco estaminal (Flores, 1994d; Tsou, 1994).

El pericarpio del fruto es grueso (2.5 a 3.0 cm), fibroso y pardo-rojizo, opaco y áspero; está construido del ovario, androceo y tejidos del perianto. Externamente (exocarpio), se distinguen tres zonas separadas por dos anillos de cicatrices. El anillo proximal indica la posición del cáliz (posición de los sépalos), y se llama anillo calicino (calicario, calicinal, o zona calicina). El anillo distal es la línea de abscisión opercular. Las zonas delimitando esos anillos son la infracalicina (banda basal), la supracalicina (banda interzonal) y el opérculo descuido. La zona infracalicina se extiende desde la base del fruto hacia arriba, hasta arriba del anillo de deshicencia opercular. El opérculo tiene cuatro columnelas acanaladas. Los canales son remanentes de la septa ovárica.

Las semillas inmaduras tienen un endosperma nuclear el cual es consumido por el embrión en desarrollo. Éste último es grande, fusiforme, masivo, indiferenciado y macropodial, y está formado por un hipocótilo carnoso con pared epidermal gruesa. Los cotiledones, la plúmula y la radícula no están bien desarrollados. El hipocótilo almacena principalmente lípidos como material de reserva. El promedio de longitud del embrión es de 4.0 cm y el promedio de diámetro es de 1.5 cm. El desarrollo de la plúmula comienza cuando las plantas tienen 7 meses. Un par de órganos escamosos diminutos (1.0 a 2.0 mm de

Especies L

largo), opuestos, verde, con órganos escumiformes que aparecen entre el hipocótilo y la plúmula, los cuales probablemente corresponden a los cotiledones. Los protófilos se producen después. La producción de metáfilos inicia a los 8 meses.

Hoyos producidos por el ataque de insectos se observan frecuentemente y el daño se extiende hasta el duramen (Flores, 1994d).



Species L



Lecythis ampla Miers

Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit

JOHN A. PARROTTA

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Acacia biceps DC., *A. caringa* Ham., *A. frondosa* Willd., *A. glauca* DC., *A. leucocephala* DC., *Leucaena blancii* Goyena, *L. glabrata* Rose, *L. glauca* (L.) Benth., *L. greggii* Watson, *L. latisiliqua* (L.) W.T. Gillis, *L. salvadorensis* Standl., *Mimosa glauca* L. (Brewbaker et al., 1972; Dessanayake, 1980; Hooker, 1879; National Research Council, 1984; Parrotta, 1992b)

Acacia, acacia pálida, aroma blanca, aroma boba, aroma mansa, barba de león, bois-lolo, cowbush, grains de lin pays, granadillo bobo, granadino, guaje, hediondilla, jimbay, jumbie-bean, koa haole, leatree, leucaena, lino, lino criollo, macata, macata blanca, mimosa, monval, panelo, shack-shack, tamarindillo, tantan, tumarababu, uaxim, West Indies mimosa, white popinac, wild mimosa, wild taman, wild tamarind (Little y Wadsworth, 1964; Van den Beldt y Brewbaker, 1985)

El género *Leucaena* consiste de alrededor de 50 especies de árboles y arbustos, nativos de la región tropical y subtropical de América del Norte y América del Sur, África, y El Pacífico Sur; 13 especies son endémicas de México (Allen y Allen, 1981; Brewbaker et al., 1972). Esta especie es originaria de las tierras centrales de Guatemala, Honduras, El Salvador y el sur de México, y fue dispersada por las civilizaciones precolombinas a través de las tierras bajas costeras de centroamérica, desde México hasta Nicaragua. Durante la época colonial española, fue introducida y naturalizada en una área mucho mayor de los trópicos. Hoy, la especie es cultivada y naturalizada en muchos países, entre las latitudes 25°N y 25°S (National Research Council, 1984; Van den Beldt y Brewbaker, 1985).

Es una especie decidua de rápido crecimiento y que varía en forma, desde las especies de arbustos (común de los tipos en Hawaii) de 5 m de altura, hasta árboles de tamaño medio (tipos gigantes de El Salvador), que alcanzan de 8 a 10 m de altura y 50 cm de DN (National Research Council, 1984; Parrotta, 1992b), y que tienen una corona extendida y corteza suave, gris o pardo-grisácea. Tolerancia a una gran variedad de condiciones del suelo, desde suelos pobres y pedregosos hasta arcillas pesadas, sin embargo, el mejor crecimiento se da en suelos bien drenados, con pH de 6.0 a 7.5 (National Research Council, 1984; Parrotta, 1992b). A pesar de que puede sobrevivir en sitios con menos de 600 mm y más de 2000 mm anuales de lluvia, crece mejor en sitios con una precipitación promedio anual de 1500 mm, y una estación seca con una duración de aproximadamente 4 meses. Crece bien en áreas con temperatura anual de entre 20 y 30°C, con un promedio mensual, mínimo y máximo de temperatura de 16 y 32°C, respectivamente (Allen y Allen, 1981; Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1991b; MacDicken, 1988; National Research Council, 1984; Van den Beldt y Brewbaker, 1985; Webb et al., 1984). En principio, una

especie de tierras bajas no crece bien a altitudes mayores de 500 m, entre latitudes 10° y 25°, tampoco sobre los 1000 m, entre 10° y el Ecuador (Van den Beldt y Brewbaker, 1985).

Una gran variabilidad genética se encuentra entre las especies, y se han identificado más de 800 variedades (Brewbaker et al., 1972; Hutton y Gray, 1959). La tasa de crecimiento varía grandemente entre variedades, y están fuertemente influenciadas por las condiciones del lugar. Entre las grandes variedades en buenos sitios, el diámetro anual del tronco e incremento en altura, generalmente varía de 2.0 a 3.5 cm y de 2.6 a 4.0 m, respectivamente, durante los primeros 5 años. Después de los primeros 5 años, el crecimiento en diámetro tiende a declinar a menos de 2.0 cm por año, y el crecimiento en altura a 2.0 m por año (Parrotta, 1992b).

Se cultiva a través de los trópicos en plantaciones en bloques y sistemas agroforestales, principalmente para combustible, alimento de ganado, para mejorar la fertilidad del suelo y para el control de la erosión en suelos degradados (National Research Council, 1984; Parrotta, 1992b). La especie tiene un valor limitado como fuente de madera, sin embargo, es adecuada para la construcción ligera, construcción de cajas, postes de cercas, tabloncillos de partículas prensados y pulpa. La albura es amarillo pálida y el duramen es ligeramente rojizo, con gravedad específica de 0.50 a 0.59 (Hu, 1986; National Research Council, 1984; Parrotta, 1992b; Tang, 1986).

La fenología de las flores varía considerablemente entre variedades y sitios. El tipo en forma de arbusto florece a lo largo del año, a menudo comenzando entre los 4 y 6 meses de edad, mientras que las variedades grandes florece estacionalmente, comúnmente de una a dos veces por año, iniciando el primer o segundo año (Little y Wadsworth, 1964; National Research Council, 1984; Van

Especies L

den Beldt y Brewbaker, 1985). Las cabezas florales esféricas y blancas, de 2.0 a 2.5 cm de diámetro a través de los estambres en forma de hilos, nacen en pedúnculos de 2 a 3 cm de largo, y de 1.5 a 2.0 cm de ancho, y tienen entre 15 y 20 semillas. Las semillas son brillantes de color pardo oscuro y pequeñas, aplanadas y en forma de lagrima, de 8 mm de largo y con una cubierta seminal fina y durable. Las semillas se liberan de las vainas maduras y dehiscentes, mientras permanecen en el árbol, sin embargo, las vainas cerradas o parcialmente cerradas pueden ser transportadas a largas distancias por el viento.

Las vainas maduras de color pardo oscuro pueden ser recolectadas antes de la dehiscencia usando podadores con extensiones. Estas pueden ser secadas al sol y luego sacudidas dentro de un saco de tela para liberar las semillas (Van den Beldt y Brewbaker, 1985). Las semillas alcanzan un promedio de 17,000 a 21,000 por Kg (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1991b; Dijkman, 1950; Von Carlowitz, 1986). Las semillas sin escaificar almacenadas en condiciones secas permanecen viables por más de 1 año, a temperatura ambiente; a temperaturas entre 2 y 6 °C permanecen viables por hasta 5 años (Daguma *et al.*, 1988; Van den Beldt y Brewbaker, 1985).

Aunque las semillas pueden sembrarse sin tratamientos de pregerminación, los siguientes tratamientos se usan para asegurar una germinación más rápida e uniforme: (a) inmersión en agua caliente (80°C) por 3 a 4 minutos, seguidos de remojo en agua a temperatura ambiente, por un período de hasta 12 horas; (b) remojo en ácido sulfúrico concentrado, por 15 a 30 minutos; o (c) escarificación mecánica por abrasión con papel de lija y cortando la cubierta seminal (Daguma *et al.*, 1988; National Research Council, 1984). Estos tratamientos de pregerminación pueden ser seguidos de una inoculación con bacterias fijadoras de nitrógeno *Rhizobium* (mezclada con musgo finamente triturado), después de recubrir las semillas con goma arábiga o una solución concentrada de azúcar. La inoculación antes de la siembra facilita un buen establecimiento en suelos pobres de *Rhizobium* (National Research Council, 1984). La germinación de un 50 a 98 % de semillas frescas es común (Daguma *et al.*, 1988; von Carlowitz, 1986). Semillas escarificadas germinan de 6 a 10 días después de la siembra (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1991b; Dijkman, 1950; von Carlowitz, 1986); semillas no escarificadas germinan entre 6 y 60 días después de sembradas (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1991b; Dijkman, 1950; von Carlowitz, 1986). La germinación es épigea.

Las semillas germinan en o cerca de la superficie del suelo y no deben ser plantadas a una profundidad mayor de 1 a 2 cm (National Research Council, 1984). El sustrato en el vivero debe drenar bien, con buena capacidad de absorción y nutrientes, y un pH entre 5.5 y 7.5 (Van den Beldt y Brewbaker, 1985). Se recomienda una sombra ligera (Centro Agronómico Trópical de Investigación y Enseñanza, 1991b; Van den Beldt y Brewbaker, 1985). La raíz primaria se desarrolla rápidamente en plántulas jóvenes. Las plantas alcanzar generalmente el tamaño apropiado para ser establecidas en campo (20 cm de

altura), en 10 semanas (Van den Beldt y Brewbaker, 1985; Westwood, 1987). Las plantas crecen lentamente durante los primeros meses después de haberse establecido en campo, y son susceptibles a la competencia de la vegetación. El deshierbe en plantaciones se recomienda hasta que las plantas sobrepasan la altura de las hierbas y malezas competidoras (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1991b; Van den Beldt y Brewbaker, 1985).



Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit

Página en Blanco

Lonchocarpus hondurensis Benth.

C. R. ALVARADO, C. A. ALVARADO Y O. O. MENDOZA

Jefe del Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe del Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; y Gerenta General de Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Chaperno, cincho, pellejo de vieja

Crece en México, Centroamérica y Sudamérica. También crece en el Caribe. En Honduras se encuentra en los departamentos de Cortés, Atlántida, Colón, Olancho y Yoro (Jiménez, 1995).

Es un árbol grande y semidecuido que alcanza de 18 a 30 m de altura y de 30 a 100 cm en diámetro. Tiene una copa umbelada o multíflabelada, con follaje verde oscuro y moderadamente denso. Las ramas ascienden oblicuamente o se estiran, doblándose comunmente hacia abajo, en la parte terminal. El tronco es recto, ligeramente irregular y cilíndrico; la base es elongada o muy pequeña, con contrafuertes aliformes. La corteza es verde-grisácea y de un color café pálido, suave, horizontal, densa con lenticelas que se desprenden en pedazos irregulares y finos. El árbol se reconoce por sus hojas imparipinnadas y alternadas, y la exudación rojo sangre producida por la corteza interna. La especie crece en bosques húmedos y pantanosos, comunmente a lo largo de los bancos de los ríos y zonas bajas inundadas periódicamente.

La albura es amarilla y el duramen es pardo oscuro. La madera no tiene olor o sabor característicos. Tiene un hilo entrecruzado, textura media, brillo medio y fajas bien marcadas. No contiene sílice pero se considera una madera dura. La madera es moderadamente fácil de trabajar con maquinaria y equipo manual. El cepillado es difícil debido a que los granos son entrecruzados. El equipo debe ser filoso. Es resistente al biodeterioro y susceptible al ataque de insectos. El secado al aire libre es satisfactorio, sin excesivo resquebrajamiento si la madera se seca lentamente. Es difícil de preservar con sistemas de aspiración y presión. La madera se usa para la construcción pesada, pisos, parquet, muebles, gabinetes, vagones, ruedas, mangos de herramientas, travesaños, marcos, paredes interiores, triplay, pilares, botes, artículos torneados, crusetas para líneas de transmisión y postes en construcción rural (Benitez y Montesinos, 1988).

Las flores aparecen en panículas axilares, las flores son rojo-púrpuras, pequeñas y muy bonitas. El árbol florece de mayo hasta junio y fructifica de junio a agosto. Los frutos dehiscentes se forman en vainas pequeñas que tienen de 4

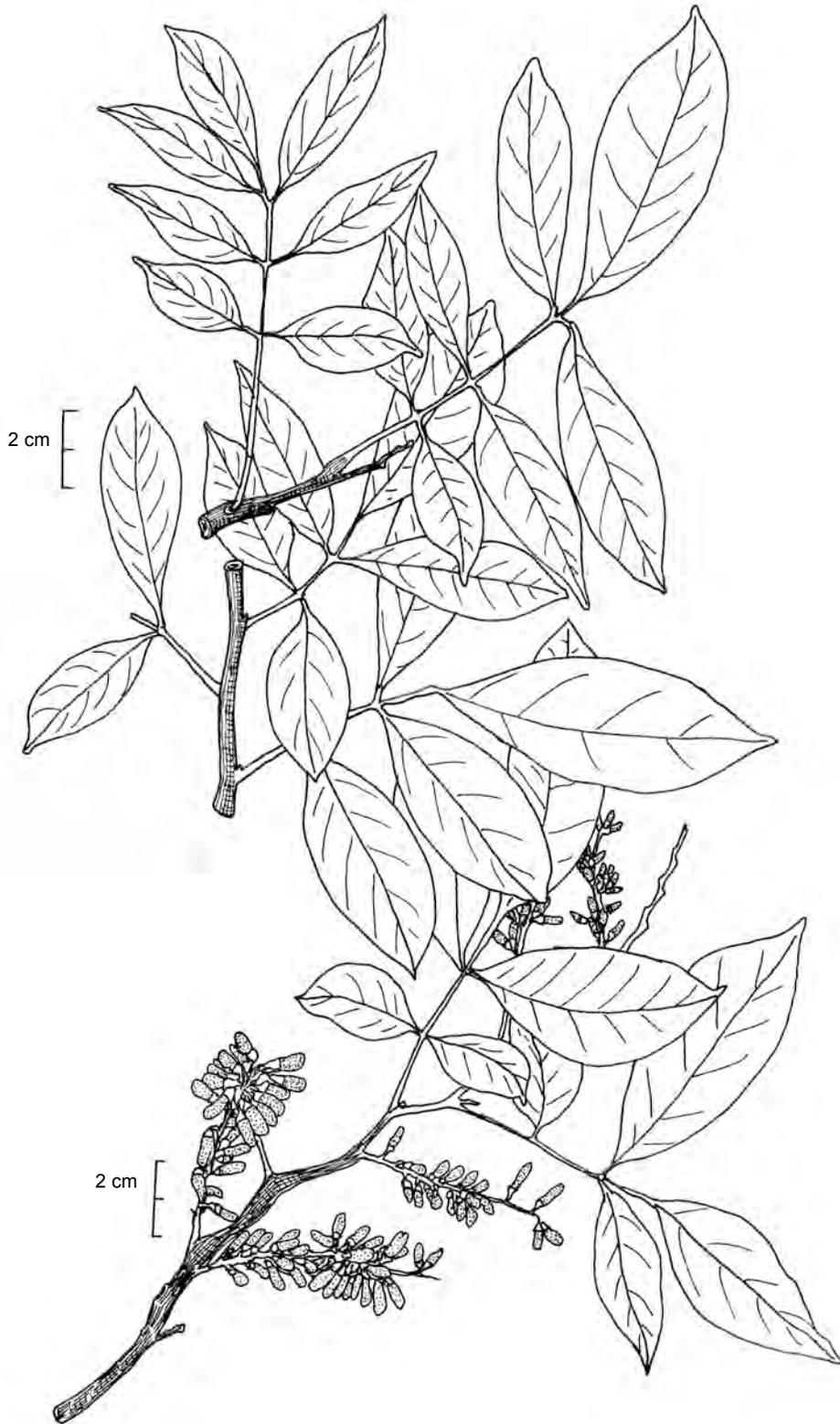
a 6 cm de largo, y de 1.5 a 2 cm de ancho, con cuspidos redondeadas en el ápice, suave al tacto, frecuentemente contraídas entre las semillas, con bordes gruesos. Cada vaina contiene una o dos semillas de color rojo oscuro. Las semillas son ortodoxas, fáciles de manejar y tienen forma de una C mayúscula o media luna. Las semillas son corrugadas al toque y alcanzan un promedio de 10,000 a 20,000 por Kg, con una viabilidad de 80 a 90 % (Benitez y Montesinos, 1988; Standley, 1931).

No se requieren tratamientos pregerminativos y las semillas germinan en 8 a 10 días.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El bisel es de 1.5 a 2.0 cm de grosor, de color amarillo pálido, con bandas pardo-rojizas y una zona de bandas verdes debajo del ritidoma, fibrogranular y moderadamente dura. Tiene un olor ligeramente aceitoso y exuda lentamente una savia rojo sangre, traslúcida, viniendo del interior de la corteza aunque no es abundante.

El peciolo y el raquis tienen entre 6 y 10 cm de largo. El peciolo sólo es de 1.5 a 2.5 cm de largo, cilíndrico, glabro y grueso, con base pulvinada. El raquis es cilíndrico y glabro. El peciolo es de aproximadamente 1 cm de largo, canaliculado, grueso y glabro. Hay de 3 a 4 pares de pinnas opuestas con una terminal que usualmente es la mayor. La lámina es oblonga a oblonga-ovada, de 6 a 12.5 cm por 3 a 6 cm; el ápice es acuminado, mucronado; la base es redonda truncada, con bordes enteros y coriácea; el lado superior es opaco y verde, y ambas superficies son glabras. La vena principal es prominente por debajo; de 6 a 8 pares de venas secundarias son finamente prominentes debajo y camptódromas. El retículo de las venas no es muy distintivo (Benitez y Montesinos, 1988).



Lonchocarpus hondurensis Benth.

Lonchocarpus longistylus Pittier

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, AC
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Balché, bal-ché, palo gusano, saayab, sakiab, xbal-ché

Es nativo de América. La especie crece en el sureste de México, particularmente en la península de Yucatán y en Chiapas, sur de la región de Petén en Guatemala formando parte de bosques deciduos tropicales. Crece en asociación con *Brosimum alicastrum* Sw., *Bursera simaruba*, *Vitex gaumeri* Greenm., *Lysiloma bahamensis* Benth., y *Caesalpinia guameri* Greenm., entre otras (Martínez, 1987; Rzedowski, 1978).

Es un árbol perenne o deciduo, dependiendo de la disponibilidad de agua. Puede alcanzar hasta los 18 m de altitud y de 20 a 25 cm de DN. El tronco es recto y corto, y la copa grande y extendida está formada por ramas ascendentes con follaje denso. Las hojas son compuestas, imparipinnadas, y tienen 15 pinnas oblongas u ovadas, de 3.5 a 8.5 cm de largo. En la península de Yucatán, el árbol crece en suelo calcáreo con rocas salientes, formando parte del bosque tropical. La región donde este árbol se encuentra tiene una temperatura media anual de 26°C, con una máxima de 36.7°C y una mínima de 14.9°C. La temperatura máxima corresponde a los meses de abril y mayo, y la mínima a diciembre y enero. El promedio de precipitación anual es de aproximadamente 1288 mm variando entre 900 y 1800 mm.

Desde los tiempos prehispánicos, la corteza esta especie y otras de este género se han usado para preparar una bebida alcohólica, con propiedades psicotrópicas conocida como balché. La corteza se remoja en agua azucarada o agua con miel. Una vez fermentada, se consume durante celebraciones religiosas. La corteza contiene un alcaloide tóxico llamado rotenona, el cual tiene propiedades insecticidas. El té que se obtiene de la infusión de las hojas se usa en medicina tradicional para tratar la tos y para limpiar heridas infectadas. Se planta como árbol ornamental en calles, parques y jardines (Mendieta y del Amo, 1981; Miranda, 1975; Standley, 1930).

Florece durante septiembre y octubre y fructifica de manera abundante el siguiente abril hasta junio. Las flores son papilionáceas, de color púrpura a violeta, arregladas en racimos. Los frutos son en forma de vainas oblongas y aplanadas, indehiscentes y cuando maduran, de color pardo claro. Cada vaina contiene dos semillas (Martínez, 1987; Standley, 1930). Las semillas son reniformes,

aplanadas lateralmente, de 12 a 14.5 mm de largo, de 6.8 a 7.0 mm de ancho y de 4.5 a 6.0 mm de grosor. La cubierta seminal es pardo rojiza a pardo oscura, opaca y coriácea.

Los frutos maduros de color pardo se recolectan de los árboles usando palos con ganchos metálicos, o se recogen del suelo. Los frutos son frágiles y la extracción de las semillas se hace estrujando los frutos de forma manual. Las impurezas se remueven usando tamices con un soplador de columna vertical. El promedio de semillas alcanza 3,943 por Kg. Las semillas permanecen viables por aproximadamente 6 meses, cuando se almacenan en condiciones ambientales (24 a 30 °C). Con un almacenamiento más largo, la viabilidad disminuye rápidamente (Vega *et al.*, 1981).

En condiciones de humedad, las semillas frescas germinan en un 65 % sin tratamientos. Una muestra heterogénea de semillas germinó en aproximadamente 10 días después de haberse plantado (Vega *et al.*, 1981).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es lateral, oblongo o elíptico, rodeado de remanentes funiculares y una areola oscura, que tiene una abertura. El micrópilo es puntiforme y muy cerca de los lóbulos radiculares. El lente es opuesto al micrópilo, oblongo y oscuro. El embrión amarillo oscuro tiene un eje curvado y es asimétrico. Los dos cotiledones son planos convexos en corte diagonal, pulposos y aceitosos. La plúmula es ligeramente desarrollada. La raíz es curvada y elongada.

Página en Blanco

Lonchocarpus rugosus Benth.

NADIA NAVARRETTE-TINDALL Y HUGO ARAGÓN

Laboratorio de Ciencias Forestales

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

(Departamento de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México)

Dirección de Urbanismo y Arquitectura (DUA), El Salvador

Familia: Fabaceae

Sin Sinónimos

Arripin, black cabbage bark, canansin, canasin, catzin, chaperno, chapulatalpa, masicarán, masicarón, matabuy y matachalpul (Lagos, 1977; Witsberger *et al.*, 1982)

Es nativo del sur de México y Centroamérica. Otras especies de *Lonchocarpus* que se han reportado para El Salvador son *L. atropurpureus* Benth., *L. minimiflorus* Donn. Smith, *L. peninsularis* (Donn. Smith) Pittier, *L. phaseolifolius* Benth., y *L. salvadorensis* Pittier (Berendshon, 1989; Witsberger *et al.*, 1982).

Es un árbol de tamaño medio que puede alcanzar 15 m de altura. El árbol con una copa ancha y densa alcanza su madurez cuando tiene solamente 2 m de alto. Crece desde el nivel del mar hasta los 1400 m y se adapta a condiciones secas. En El Salvador se encuentra solamente en bosques secos e inclinados, especialmente en bosques secos tropicales y bosques húmedos (Witsberger *et al.*, 1982).

Produce madera de alta calidad que se puede usar en construcción y vagones de madera (Witsberger *et al.*, 1982). En Guatemala, se usa un tinte de color púrpura para teñir telas, el cual se extrae de la corteza. Esta especie crece lentamente, pero su copa amplia y densa, puede ser usada en sistemas silvopastoriles, parques y zonas urbanas.

Florece en junio y julio. Las flores púrpuro-rojizas miden de 1.1 a 1.3 cm en racimos, de 7 a 13 cm de largo, y los frutos son vainas aplanadas de 5 a 14 cm de largo, con una a tres semillas (Witsberger *et al.*, 1982). Las vainas con las semillas dehiscentes maduran de octubre a diciembre y son muy abundantes en árboles maduros.

Las vainas se recolectan a mano directamente del árbol. Las semillas de las vainas recolectadas del suelo generalmente están infectadas con gorgojos. Las semillas se extraen a mano y alcanzan un promedio de 6,000 por Kg. Las semillas secas almacenadas a temperatura de 5°C son viables por lo menos 3 años.

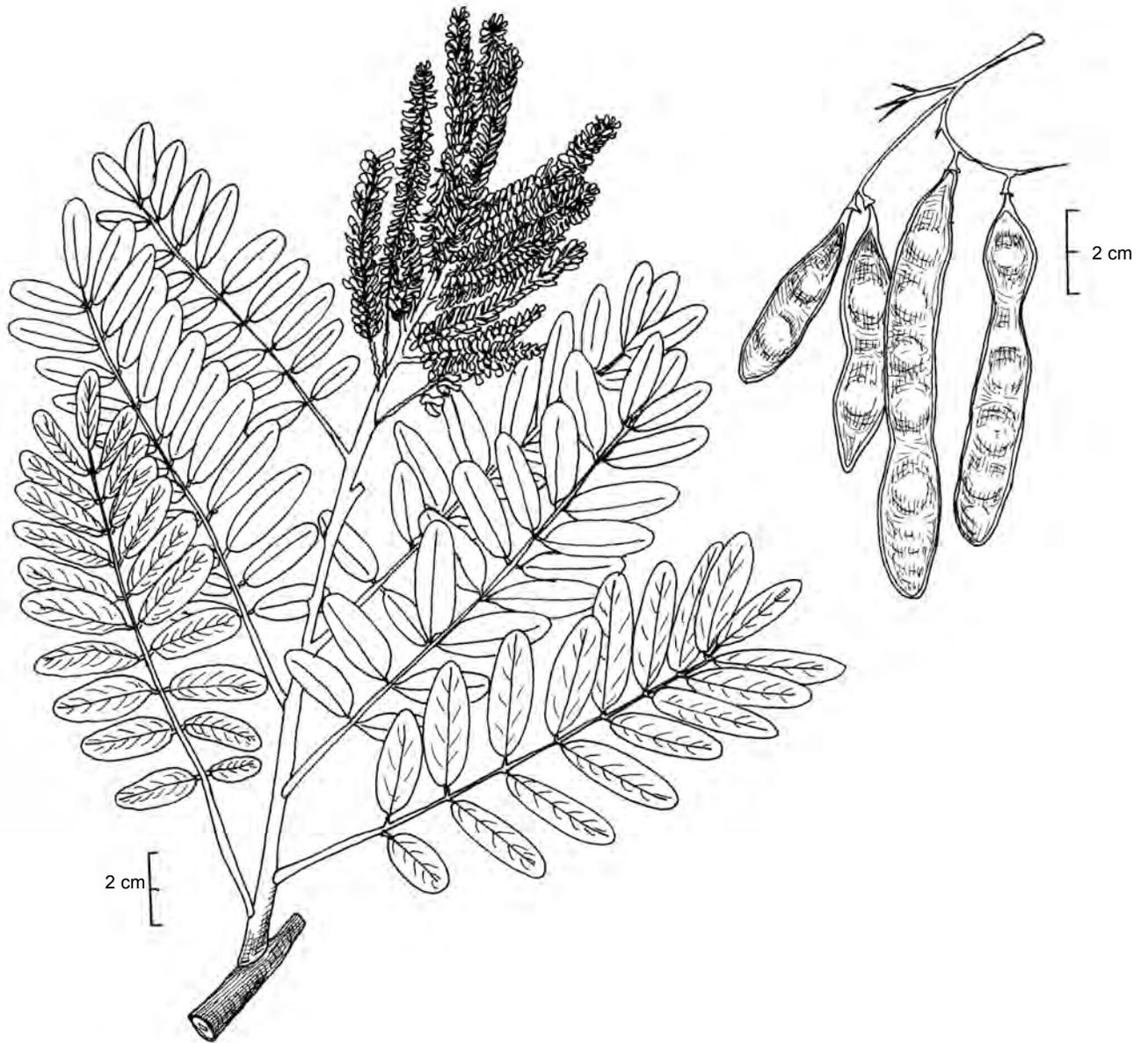
Tratamientos de pregerminación pueden ser necesarios para una germinación rápida. Sólo un 17% de semillas no escarificadas y de 6 meses de edad germinaron 30 días después de haberse sembrado, mientras que más de un 30% de semillas frescas no escarificadas, germinaron entre

10 y 15 días (Navarrete-Tindall y Aragón, dato no publicado). El colocar las semillas en agua hirviendo por 1 a 5 segundos no mejoró la germinación de las semillas, y las semillas expuestas por más de 10 a 15 segundos murieron. La germinación fue mayor en suelos arcillosos que en arena, perlita y basalto rojo. Las investigaciones futuras deben enfocar otros tratamientos de escarificación incluyendo el uso de temperaturas del agua más bajas.

En la producción en viveros, una semilla se planta en una bolsa de polietileno conteniendo suelo, con un 10 a 15 % de materia orgánica. Las plantas varían en crecimiento; plantas de 5 meses de edad de un solo árbol, alcanzaron de 8 a 40 cm de altura después de 3 meses de ser establecidas en campo. Las hojas más grandes alcanzaron 32 cm y tenían de 9 a 13 folíolos (Navarrete-Tindall y Van Sambeck, dato no publicado). Para la replantación se usan plantas de seis meses a un año de edad, y esto debe hacerse durante la estación lluviosa. Se requiere un control mecánico de las malas hierbas durante los dos primeros años.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Se observó nodulación recientemente en plantas de 3 meses de edad de *L. rugosus* (Navarrete-Tindall y Van Sambeck, dato no publicado), sugiriendo que al igual que otras especies de *Lonchocarpus*, este árbol es fijador de nitrógeno (Allen y Allen, 1981). Investigaciones adicionales determinarán la eficiencia de la fijación de nitrógeno de las bacterias rizobiales simbióticas de esta especie.



Lonchocarpus rugosus Benth.

Luehea seemannii Triana y Planch.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Tiliaceae

Sin sinónimos

Caulote, cotonron, guácimo, guácimo colorado, guácimo de montaña, guácimo macho, guácimo molinero, guacimón, guacimón llayo, molinillo, tapasquit, yayo

Una de las tres especies del género, crece desde Guatemala hasta Colombia.

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza comúnmente más de 30 m de altura y 2 m de DN. El tronco generalmente tiene contrafuertes (de hasta 2 metros de altura), y las ramas son tomentosas. El tronco es irregular y acanalado o entrecruzado, con una corteza amarillo rojiza con numerosas lenticelas. Las hojas son alternas, estipuladas, simples y con un peciolo grueso. La lámina es oblonga u oblonga elíptica, a veces ligeramente oblonga abovada, redondeada y asimétrica en la base, acuminada en el ápice y con margen aserrado, de 7 a 40 cm de largo y de 3 a 16 cm de ancho. El haz es verde a glabrescente; el envés es pardo, aracnoide, palminerve y con nervaciones prominentes. Las plantas jóvenes en praderas son un poco más que arbustos y tienen hojas juveniles mucho más grandes, las cuales pueden alcanzar cerca de 30 cm de largo (Allen, 1956). Los árboles grandes a menudo crecen en bosques de galería, en zonas húmedas y tierras bajas, pero la especie crece en áreas de colinas de hasta 600 m. Crece en un amplio rango de suelos y climas con precipitación anual de 2000 hasta 4000 mm, y una temperatura media anual de 23 a 25 °C.

La madera es blancuzca, suave, ligera y débil, y su uso principal es para leña. Los vástagos jóvenes se maceran y secretan una sustancia densa, pardo rojiza y mucilaginosa en agua. Esta sustancia se usa en ingenios azucareros pequeños para aglomerar los desperdicios del jugo de la caña, cuando ésta se encuentra hirviendo. Los restos y desperdicios recojidos de la superficie del jugo se usan como alimento de cerdos o fertilizante.

La inflorescencia son axilares o terminales, las flores blancas o amarillentas son de 1 a 3 cm, y aparecen comúnmente de enero a febrero (Allen, 1956). Los frutos maduran comúnmente de marzo a abril y son cápsulas lignas, angostas-elípticas, contraídas en ambos extremos. Con cinco surcos profundos, angostos y elípticos, y con cinco prominetes ángulos, de 2 a 2.5 cm de largo y 1 cm de diámetro, cortos, pardos, tomentosos e imperfectos. Las semillas son numerosas y oblongas, de 2.5 a 3 mm de largo y 1 mm de ancho, con alas. El ala tiene 8 mm de

largo y 3 mm de ancho, la testa es crustácea y expandida en una ala membranosa. El embrión es recto y carnoso.

Especies L



Luehea seemanii Triana y Planch.

Magnolia hondurensis A. Molina R.

C. R. ALVARADO, C. A. ALVARADO Y O. O. MENDOZA

Jefe del Programa Nacional de Viveros Forestales, Administración Forestal del Estado, Tegucigalpa, Honduras; Jefe del Departamento de Investigación Forestal, Escuela Nacional de Ciencias Forestales, Siguatepeque, Honduras; Gerente General de Semillas Tropicales, Siguatepeque, Honduras.

Familia: Magnoliaceae

Sin sinónimos

Jagua, magnolia

Es una especie perenne de los bosques húmedos tropicales en Centroamérica; crece comunmente en regiones con elevaciones mayores de los 1000 m (Aguilar, 1966).

Es un árbol que alcanza 20 m de altura y 60 cm en diámetro, tiene una copa umbelada redonda o angosta, el follaje es muy denso y las ramas se estrechan oblicuamente. El tronco es recto y algunas veces ligeramente irregular y cilíndrico, con base cónica o ligeramente elongada. La corteza es pardo grisácea o gris oscura, moderadamente rugosa, con prominentes lenticelas que se tornan en piezas sueltas, irregulares y escamosas, de color pardos en la corteza nueva. Las hojas son simples, enteras, alternadas, brillantes, verde oscuras y ferruginosas o pubescentes en la parte inferior.

La madera tiene albura blanca. El duramen es verde olivo y se torna de color amarillo-café o verde-café, con bandas púrpura-café o negruzcas y grano fino. La madera se usa para la construcción en general, terminado de interiores, muebles, gabinetes, puertas, ventanas, triplay, enchapado, plataformas y estructuras para barcos, torneado, madera aserrada, parquet para piso e interiores de vehículos pesados.

Las flores son aisladas, axilares, grandes y muy hermosas, con pétalos blancos, estambres verde-amarillentos y olor fragante. El árbol florece de marzo a abril y fructifica de marzo a junio. Los frutos son folículos dehiscentes, con semillas largas suspendidas por estructuras filiformes. Las semillas amarillo-blancas son recalcitrantes, cubiertas de un tejido suave y membranoso, incrustadas en el arilo. Las semillas se limpian por maceración y lavado continuo con agua. El promedio de semillas es de 5,000 a 10,000 por Kg, con 60 a 70 % de viabilidad.

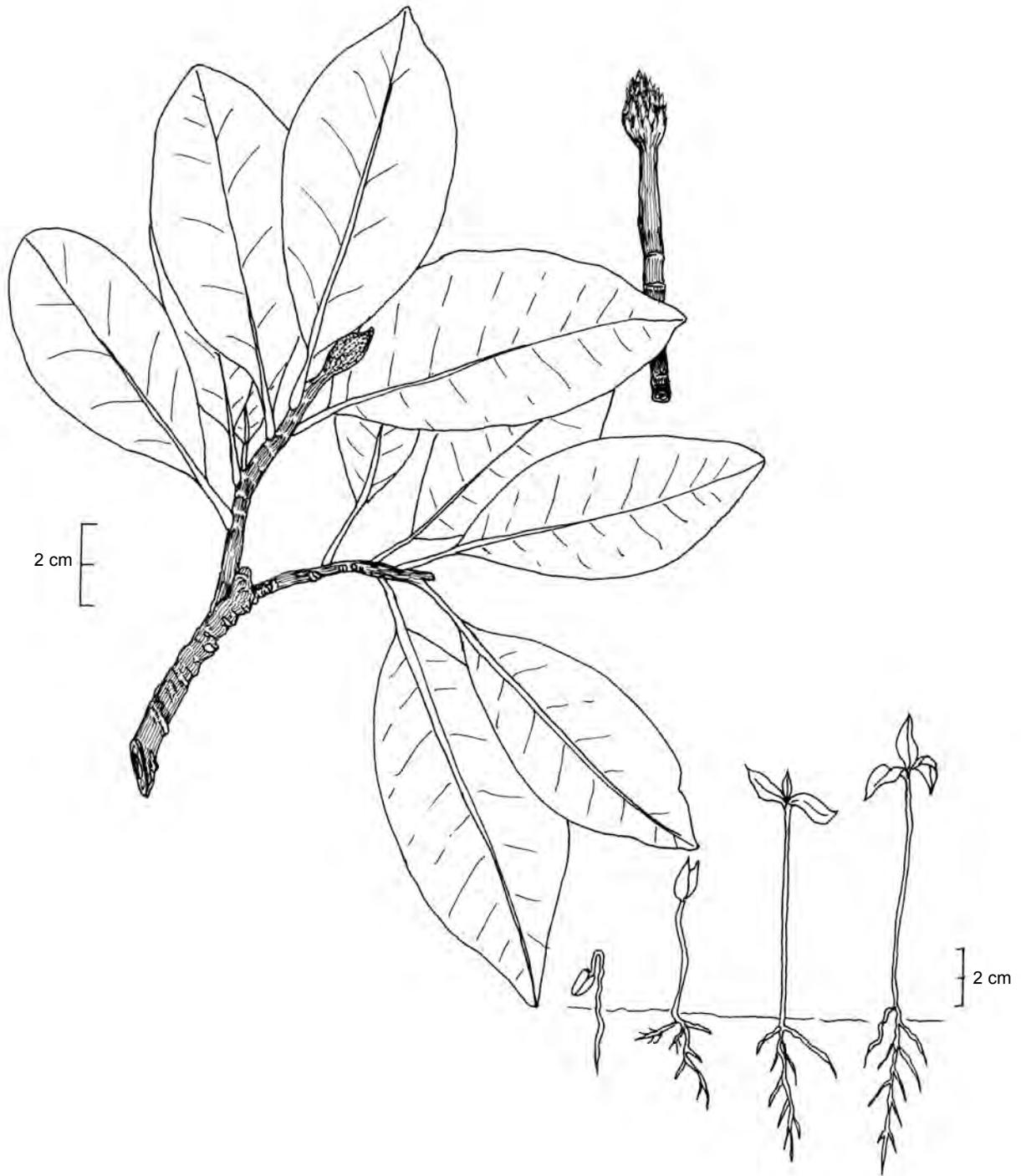
Una vez limpias y secas, las semillas pueden almacenarse por varios años reduciéndose el nivel de humedad entre 7 y 9 % y controlando las condiciones de almacenamiento (Aguilar, 1966).

Los tratamientos de pregerminación incluyen el cortando de semillas longitudinalmente, sumergiéndolas en agua por 48 horas o estratificándolas en arena.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El bisel es de 1.5 a 2 cm de grosor, opaco, amarillo a naranja claro y se torna oscuro, granular, moderadamente duro y quebradizo. Tiene un olor ligeramente agradable y dulzón.

El peciolo es de 1 a 1.5 cm de largo, ligeramente canaliculado en la parte superior, grueso y ferroso-pubescente. Las estípulas son caducas. La lámina es oblongo-elíptica u oblongo ovalada, de 10 a 18 cm por 4.4 a 8 cm, con un ápice ligeramente acuminada a obtusa. La base es obtusa, cuneada y coriácea, con los bordes frecuentemente revolutos. El lado superior es brillante y verde-grisáceo oscuro, la parte inferior es ferruginosa y pubescente. La vena principal es fuertemente prominente por debajo; de 12 a 14 pares de venas paralelas, secundarias y rectas, ligeramente prominentes y camptódromas. El retículo de las venas no es distintivo.



Magnolia hondurensis A. Molina R.

Mammea americana L.

NADIA NAVARRETTE-TINDAL Y MARIO A. ORELLANA NUÑEZ

USDA Servicio Forestal (Departamento de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México) y
Facultad de Agronomía, Universidad de El Salvador.

Familia: Clusiaceae

Mammea emarginata Moc. & Sesse ex DC

Abrico do para, abricotier d' Amerique, abricotier des Antilles, mamey, mammee apple, mammy fruit, Saint Domingo apricot (California Rare Fruit Growers, 1995; Guzmán, 1980)

Es nativa de las Indias occidentales, pero es ampliamente cultivada en los trópicos de Centroamérica y el Caribe (National Germoplasm Repository, 1995). Se encuentra en zonas de vida tropicales y subtropicales, en bosques secos y húmedos.

Es un árbol de lento crecimiento que alcanza de 6 a 20 m en altura (Schubert, 1985) y 50 cm de DN. La copa tiene forma piramidal. Este árbol tiene hojas verdes, coriáceas, brillantes y con glándulas. A pesar de que crece en suelos pobres (Schubert, 1985), se desarrolla mejor en suelos ricos, bien drenados y arenos-arcillosos (California Rare Fruit Growers, 1995). Requiere de 109 a 203 mm de lluvia por año y temperaturas óptimas de 19 a 27 °C. Crece a elevaciones de 70 a 1500 m.

La pulpa carnosa del fruto se come fresca o se usa para preparar bebidas, mermeladas, conservas o sorbetes. Las flores se usan para preparar el licor de Eau de Créole en Santo Domingo. Una solución acuosa con semillas maceradas es útil para matar larvas de moscas, y piojos en humanos (Aguilar Márquez *et al.*, 1996; González Ayala, 1994; Guzmán, 1980). Un macerado de las semillas se usa para tratar heridas. La madera tiene un peso específico de 0.878 y puede ser usada para hacer muebles (Guzmán, 1980). Es una planta atractiva para sombra y ornamental en áreas urbanas (Schubert, 1985). Es un árbol frutal con gran potencial para exportación. Son requeridos estudios para el almacenaje después de la cosecha a fin de incrementar el número de plantaciones comerciales.

Las flores son blancas con 4 cuatro pétalos carnosos, muchos estambres y un ovario simple. Las flores fragantes atraen abejas y colibríes. El árbol puede frutificar en 6 o 7 años (California Rare Fruit Growers, 1995). En Puerto Rico, florece de mayo a octubre y frutos se observan la mayor parte del año. Los frutos son redondos con pulpa naranja-amarillenta. Los frutos maduros son de color pardo, de 7 a 15 cm en diámetro y con 2 a 3 semillas, que son de 2.5 a 4 cm de largo y de 2 a 2.5 cm de diámetro.

Las semillas se recolectan manualmente del fruto indehiscente, se limpian de la pulpa carnosa, se secan al sol por 1 o 2 días, y se mantienen a 5 °C en condiciones

secas, o se plantan inmediatamente. Las semillas alcanzan de 10 a 20 por Kg.

Se propaga principalmente por semillas o por injertos (California Rare Fruit Growers, 1995). Se establece una semilla en una bolsa de polietileno de 15 X 15, con un sustrato arcilloso y se coloca en un lugar soleado. Para evitar crecimiento de hongos, la mitad de la semilla se entierra en el suelo y la otra mitad se deja descubierta. Las semillas germinan de 1 a 2 meses después de establecidas. Las plantas crecen rápidamente. En un año alcanzan 50 cm de altura (California Rare Fruit Growers, 1995). Las plantas de 1 a 2 años pueden ser establecidas en campo, al comienzo de la estación lluviosa, en Mayo o Junio. Se recomienda el deshierbe manual durante el primer año para prevenir competencia por luz y nutrientes. Los plaguicidas químicos no son recomendados (Navarrete-Tindall, 1998).

Página en Blanco

Manihot dichotoma Ule

C. GUEVARA Y J. A. OSPINA

Centro Tropical de Agricultura Tropical, Colombia

Familia: Euphorbiaceae

Sin sinónimos

Sin nombre común

Es nativa del noreste de Brasil, en los Estados de Pernambuco y Minas Gerais. Es un árbol que prospera en condiciones secas, crece más frecuentemente en el "Sertao" (partes áridas y semi-áridas de Brasil Catingo). La especie se ha introducido en Colombia y Miami, FL (Allem, 1997).

Es un árbol neotropical que alcanza de 3 a 12 m de altura y 25 cm de DN. Se ramifica en un patrón dicotómico o tricotómico y sus ramas suaves se tornan ligeramente escamosas con la edad (Rogers y Appan, 1973).

No se han podido documentar nuevas variaciones que surgen de mutaciones naturales o reorganización de genoma, y se puede solo asumir que es parte de un largo proceso evolutivo, al igual que en otros géneros (Hershey, 1992). Se ha usado para formar híbridos interespecíficos con *Manihot esculenta*, como fuente de resistencia al mosaico de la mosca africana y otros virus (Jennings, 1976; Storey y Doughty, 1951).

Desde 1897 hasta 1916, fue una fuente barata de caucho en el noreste brasileño. Durante ese tiempo, la especie proveía la manera de vida de 10,000 familias en Bahia Central, Piaui, Pernambuco y Ceara, especialmente de 1903 hasta 1913. Durante la Segunda Guerra mundial, se recuperó el interés en la especie como productor de latex. Sin embargo, no se usa en gran escala como fuente de latex para caucho (Allem, 1997).

La inflorescencia es monoica y racemosa, corta, terminal y con 4 cm de largo; cada parte excepto la superficie interior de los tépalos son glabros. Las brácteas septáceas tienen menos de 0.5 cm de largo, menos de 0.2 cm de ancho y son glabros con márgenes serrados. Las flores pistiladas (femeninas) están restringidas a la base de la inflorescencia; los tépalos son de 1.7 cm de largo, amarillo-verdosos externamente, y purpúreos en el interior. El ovario tiene alas prominentes. Los brotes estaminados son cónicos con tépalos de 1.7 cm de largo. El color de los tépalos es el mismo que el de los tépalos de las flores pistiladas, con 10 estambres formando dos grupos de 5 estambres cada uno. Los frutos son cápsulas triloculares de 1 a 1.5 cm de diámetro, con una semilla cada uno. El fruto tiene un epicarpio y un mesocarpio carnoso el cual se seca en su madurez, y un endocarpio duro, el cual se abre

para liberar la semilla. Después de la floración, los frutos se desarrollan y la semilla se tiene de 3 a 5 meses (Ospina, 1996; Toledo, 1963). Las semillas obovadas son de aproximadamente 1.8 cm de largo, de 1.1 cm de ancho y 0.8 cm de grosor. Las semillas son de color pardo y suave, con parte dorsal convexa, con manchas pequeñas pardo claro y pardo oscuras, con rafe visible y un carúnculo pequeño pardo claro (0.2 por 1 cm), y localizado en la región micropilar (Roger y Appan, 1973). Las hojas son glabras y alternadas, con estípulas caducas y márgenes serrados, de menos de 1 cm de largo. Los peciolos no son peltados, aproximadamente de 8 cm de largo, erectos y glabros, con la unión basal de peciolo a la lámina de 1 cm. La lámina es ligeramente coriácea a membranosa, con un patrón reticulado ceroso en la superficie abaxial, venación camptódroma y venas glabras. La lámina es palmada con cinco lóbulos, tres mayores y dos menores; los lóbulos medios son obovados, frecuentemente pandurada, aproximadamente de 8 cm de largo y 3.5 cm de ancho, con una base angosta de cerca de 1 cm de ancho. La longitud de los lóbulos inferiores es la mitad que la de los lóbulos medios, con ápice agudo (Rogers y Appan, 1973).

Al igual que otras especies del mismo género, las semillas pueden ser recolectadas en el suelo alrededor del árbol. Para prevenir el daño ocasionado por la mosca de la fruta y la dispersión, las semillas se pueden recolectar colocando bolsas de mallas alrededor del pedúnculo de la inflorescencia (Ospina, 1996).

No existe información sobre la longevidad en almacenaje; datos de otras especies del mismo género es reportada como información adicional.

Un estudio de 14 meses sugirió que la conducta de las semillas sexuales es similar a la convencional de semillas ortodoxas. Con un contenido de humedad entre 4 y 6 % (en condición húmeda), las semillas se pueden almacenar en envases sellados bajo condiciones frías (5 °C), sin perder viabilidad (Ospina, 1996). Por otra parte, Hong *et al.* (1996) reportaron que las semillas no pierden viabilidad después de 14 años, en paquetes sellados herméticamente a -20°C, con 6.1% de humedad. En este género las semillas difieren en grado de latencia y se han probado diferentes experimentos buscando mejorar la germinación. Por ejemplo, el tratamiento con ácido sulfúrico a 2, 5 y

Especies M

10%, resultaron negativos para las semillas de *Manihot. esculenta* (Institut National pour L'Etude Agronomique du Congo Belge, 1952), mientras que la evaluación constante de variaciones alternas de temperatura revelan que durante 21 días, de 30 a 38 °C; 8 y 16 horas es la condición más recomienda para la germinación (Ellis *et al.*, 1982).

Se propaga a través de plántula y propagación vegetativa.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Las etapas de germinación de *Manihot esculenta* Crantz, *M. aesculifolia* (Kunth) Pohl, *M. carthaginensis* (Jacq) Müll. Arg., *M. chlorosticta* Standl. y Goldman, y *M. pseudoglazioii* Pax y K. Hoffm. (Ospina, 1996) son:

Días 3 a 5: la testa se rompe longitudinalmente y emerge la raíz principal.

Día 7: la raíz principal se alarga, algunas raíces secundarias aparecen y comienzan a mostrarse los cotiledones.

Día 10: aparecen raíces secundarias y la parte basal y larga de los hipocotiledones se incrementa.

Días 10 y 12: Las raíces continúan creciendo, aparece el epicótilo corto (elongación pequeña de la plúmula), y los cotiledones se liberan parcial o totalmente de la testa.

Día 15: los cotiledones se separan y fotosintetizan, y en algunos casos, el epicótilo puede crecer (crecimiento primario de hojas).



Manihot dichotoma Ule

Página en Blanco

Manihot grahami Hook.

C. GUEVARA Y J. A. OSPINA

Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombia

Familia: Euphorbiaceae

Janipha loeflingii var *multifida*, *Manihot tweediana*, *Manihot tweediana* var *lobata*, *Manihot tweediana* f. *nana*, *Manihot lobata*, *Manihot enneaphylla* (Rogers y Appan, 1973)

Guazu mandioca, mandiõ guazu, mandiõ quazu, mandioca brava, mandioca do matto, mandioca guazu, manidioca de veado, sacha mandioca

Se reproduce naturalmente en el sureste de Brasil, norte de Argentina, Paraguay y Uruguay. Fue introducida en el sureste de los Estados Unidos y aunque algunas veces se confunde con *Manihot esculenta*, puede encontrarse desde el este de Louisiana hasta la Florida (Allem, 1997).

Es un árbol con copa densa, en forma de sombrilla. La especie puede alcanzar 7 m de altura, 30 cm en la base y 25 cm de DN. El tronco tiene un patrón de ramificación dicotómica y tricotómica (Rogers y Appan, 1973). Tiene raíces no tuberosas, epidermis de coloración oscura y subepidermis blanca. La corteza es rojiza, suave y aproximadamente de 0.6 cm de grosor, y se desprende fácilmente del tronco, produciendo pequeñas cantidades de un latex amarillo-blancuzco (Rogers y Appan, 1973). Los tallos jóvenes son de color verde oliva y glabros, en forma de ángulo obtuso. Las hojas son alternas con estípulas elongadas, filiformes, glabras y caduceas.

No se han documentado nuevas variaciones producidas de mutaciones naturales por reorganización del genoma para este género, y se puede asumir que es parte del proceso evolutivo a largo plazo como en otras especies (Hershey, 1992).

Esta especie es ocasionalmente usada como ornamental en jardines botánicos.

La inflorescencia es una panícula, monoica y profusamente ramificada, frecuentemente de 30 cm de largo; cada parte es glabra y posee brácteas septáceas y bracteolas. Las flores pistiladas (femeninas) están restringidas a la primera tercera parte de la inflorescencia. Los pedicelos son de 2 cm de largo y los sépalos de 1.25 cm de largo, con un corte hacia la base en los cinco lóbulos; el ovario subgloboso es glabro, rojo-anaranjado en forma de disco. Las flores masculinas son amarillo brillantes, con puntos pardos internos y un disco naranja brillante, un disco globoso en la base. Los frutos (cápsula), las cuales son redondas en la base del ápice; miden de 1.8 cm de largo y 1.9 cm de ancho, y poseen dehiscencia septicidal. No hay información en desarrollo del fruto y la semilla para esta especie, pero al igual que otras especies del género, su frutificación puede darse de 3 a 5 meses después de la

floración (Ospina, 1996; Toledo, 1963). Las semillas son ovadas, aproximadamente de 0.1 cm de largo, 0.8 cm de ancho y 0.5 cm de grosor. Las semillas suaves tienen un rafe visible y pequeño, claro, con una curúncula parda localizada en la región micropilar (Roger y Appan, 1973).

Al igual que otros especímenes del mismo género, las semillas pueden ser recolectadas del suelo alrededor del árbol. Para prevenir daños ocasionados por la mosca del fruto y la dispersión, las semillas se pueden recolectar colocando bolsas de mallas alrededor del pedúnculo de la inflorescencia (Ospina, 1996).

Un estudio de 14 meses sugirió que la conducta de las semillas es similar a los tipos convencionales de semillas ortodoxas. Con un contenido de humedad entre 4 y 6 % (en condición húmeda), las semillas se pueden almacenar en paquetes sellados en condiciones frías (5 °C) sin perder viabilidad (Ospina, 1996). Por otra parte, Hong *et al.*, (1996) reportaron que semillas de *Manihot esculenta* no pierden viabilidad después de 14 años, en paquetes sellados herméticamente a -20°C, con 6.1 % de contenido de humedad. En este género las semillas difieren en su grado de latencia, por lo que diferentes experimentos han sido establecidos con el fin de mejorar la germinación. Por ejemplo, un tratamiento con ácido sulfúrico a 2, 5 y 10 % resultaron negativos para las semillas de *M. esculenta* (Institut National pour L'Etude Agronomique du Congo Belge, 1952), mientras que la evaluación constante de variaciones alternas de temperatura revelan que durante 21 días, la condición más recomendada para la germinación es una temperatura de 30 a 38°C de 8 a 16 horas (Ellis *et al.*, 1982).

Se propaga por semilla. No hay información en como deben establecerse las semillas, tipos de sustratos o cuidado especial de las plántulas.

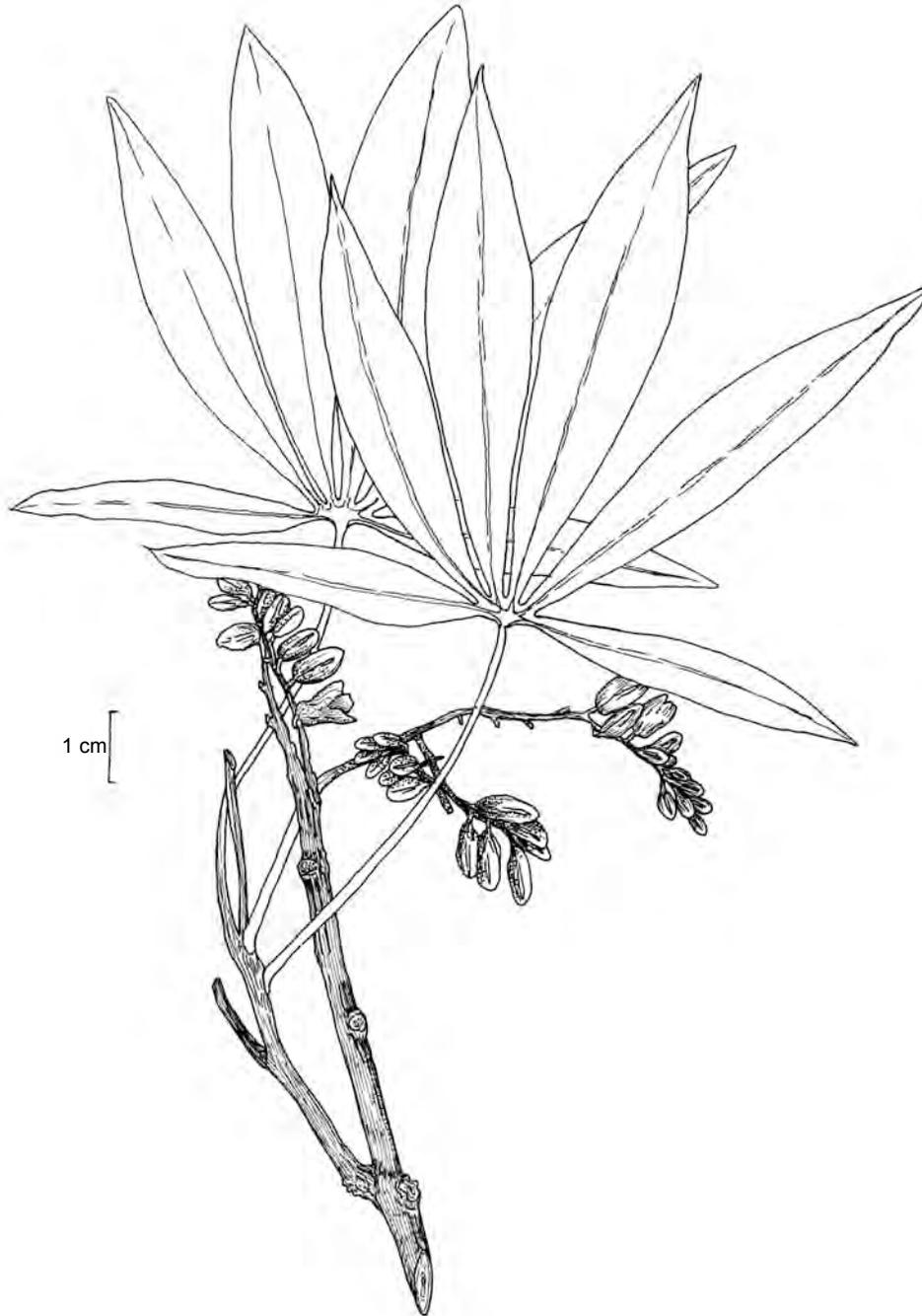
INFORMACIÓN ADICIONAL

Los peciolos de las hojas son comunmente largos (aproximadamente 20 cm), rectos, glabros, de color verde-amarillento y brillantes. La unión del peciolo a la lámina de la hoja es basal; la lámina es verde con un patrón suave y

Especies M

ceroso en la superficie abaxial, con una venación camptódroma. Las venas prominentes en la superficie adaxial de la lámina son amarillo brillantes y glabras. La hoja es palmada y tiene de 7 a 11 lóbulos, medios, oblongos y con apertura gradual desde la base estrecha hasta un ápice, reduciéndose abruptamente a un angosto ápice. Los lóbulos son de 15 a 20 cm de largo y aproximadamente de 0.5 cm de ancho en la base de los lóbulos, pero son pequeñas en tamaño (Rogers y Appan, 1973).

Al igual que en muchas otras especies del mismo género, la planta es cianófora y cuando se sus tejidos se estrujan desprenden varios niveles de cianido de hidrógeno. Análisis indican que a pesar que la cianogénesis está genéticamente determinada, también es influenciada por varios factores intrínsecos y extrínsecos como son la humedad del suelo, clima, la tasa de síntesis, transporte y degradación del material citogenético (Nartey, 1978).



***Manihot grahami* Hook.**

Manilkara zapota (L.) P. Royen

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México

Familia: Sapotaceae

Sin sinónimos

Chakya, chicle, chico, chicozapote, chictsápotl, mispel, mispu, naseberry, níspero, sak-ya, sapodilla, sapote, sapote blanco, sapote colorado, sapote chico, sapotí, xicontsapotl, ya', zapote, zapotillo

Nativa de América. Se distribuye naturalmente desde México, Centroamérica hasta el sur de Costa Rica, a veces formando extensas agrupaciones. La planta es un componente importante de los bosques húmedos cálidos y sub húmedos. La especie ha sido introducida en diferentes regiones tropicales y subtropicales del nuevo y viejo mundo.

Es un árbol perenne que alcanza 40 m de altura y 150 cm de DN. El tronco es recto, cilíndrico y acanalado en la parte baja. La copa baja, irregular y densa está compuesta de numerosas ramas gruesas y horizontales, con follaje verde brillante. Las hojas son simples y agrupadas en la terminación de las ramas, de elípticas a oblongas, con 5.5 a 18 cm de largo y de 2 a 7 cm de ancho. En la península del Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos con rocas sobresalientes, formando parte del bosque tropical. La región donde se encuentra este árbol tiene una temperatura media anual de 26°C, una temperatura máxima de 36.7°C y mínima de 14.9°C. La temperatura máxima corresponde a los meses de abril y mayo, y las mínimas a los meses de diciembre y enero. La precipitación promedio anual es de aproximadamente 1288 mm, variando entre 900 mm y 1800 mm. El árbol crece desde el nivel del mar hasta los 900 m.

Por sus múltiples usos fue muy importante en el desarrollo de la cultura maya. Se cultiva promordialmente por su fruto comestible, el cual es considerado como uno de los más sabrosos en las regiones tropicales. El latex coagulado que la especie produce se denomina chicle, una substancia que los mayas masticaban para mitigar la sed. Por muchos años, esta substancia fue la materia prima para la manufactura de la goma de mascar por lo que el árbol fue intensamente explotado en su hábitat natural. Debido a que la madera es muy dura, pesada (gravedad específica de 0.86) y muy duradera en condiciones adversas, se usa en construcciones rurales y como durmientes en líneas de ferrocarril y mango de herramientas. Se ha usado en la manufactura de muebles y partes de carruajes como son las ruedas de carretas. El árbol se cultiva extensamente en patios traseros que tienen suelos cálidos. También es apreciado como árbol ornamental en calles, parques y jardines. La corteza contiene taninos y se usa para teñir pieles. Las flores son productoras de miel (Aguilar, 1966;

Barreta, 1981; Cabrera *et al.*, 1982; Chavelas y González, 1985; Flores, 1993; Hoyos, 1979; Little *et al.*, 1967; Miranda, 1975; Rico-Gray *et al.*, 1991; Schubert, 1979; von Carlowitz, 1991).

El árbol comienza a producir flores y frutos entre 4 y 5 años de edad. Debido a que su distribución geográfica es extensa, empieza a florecer a diferentes épocas del año, generalmente de junio a octubre y frutifica de enero a abril (Pennington y Sarukan, 1968). En el sur de México, la planta florece de mayo a septiembre y frutifica de diciembre a abril (Juárez *et al.*, 1989). Las flores son blancas, en forma de campana y aisladas. Los frutos se producen a una tasa anual de 3 a 4 mil frutas por árbol (Flores, 1983). Los frutos son redondos, ovalados y globosos, dulces y jugosos con una savia lechosa. La pulpa es amarillo-pardosa y cada fruta contiene de una a cinco semillas (Cabrera *et al.*, 1982; Little *et al.*, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968). Las semillas son de elípticas a obovadas, aplanadas lateralmente, de 16 a 24 mm de largo y de 8 a 16 mm de ancho, y de 4 a 6 mm de grosor. La cubierta seminal varía de pardo ligero hasta negruzca, suave, brillante y crustácea, con una cicatriz en el hilo que es angosta y blanco-cremosa, de 9 a 17 mm de largo y de 2 mm de ancho.

Los frutos maduros se recolectan del suelo en marzo y abril o subiéndose al árbol y usando palos con ganchos metálicos. La pulpa se remueve de los frutos manualmente dentro de un balde de agua. Las impurezas resultantes flotan y se recojen con un colador. Las semillas en buenas condiciones se hunden. Subsecuentemente, las semillas se secan al sol y se ventilan, de 1 a 2 horas dependiendo de las condiciones de luz. El promedio de semillas alcanza de 2,400 a 7,890/Kg (Patiño y Villagómez, 1976). Las semillas permanecen viables hasta 7 meses cuando se almacenan en condiciones ambientales (24 a 30 °C). En periodos más largos de almacenamiento, su viabilidad rápidamente disminuye (Vega *et al.*, 1981).

En condición húmeda, las semillas frescas germinan en un 11% sin pretratamiento. Una muestra heterogénea de semillas germinaron en 12 días a 5 semanas, después de haberse sembrado (Kennard y Winters, 1960; Vega *et al.*, 1981).

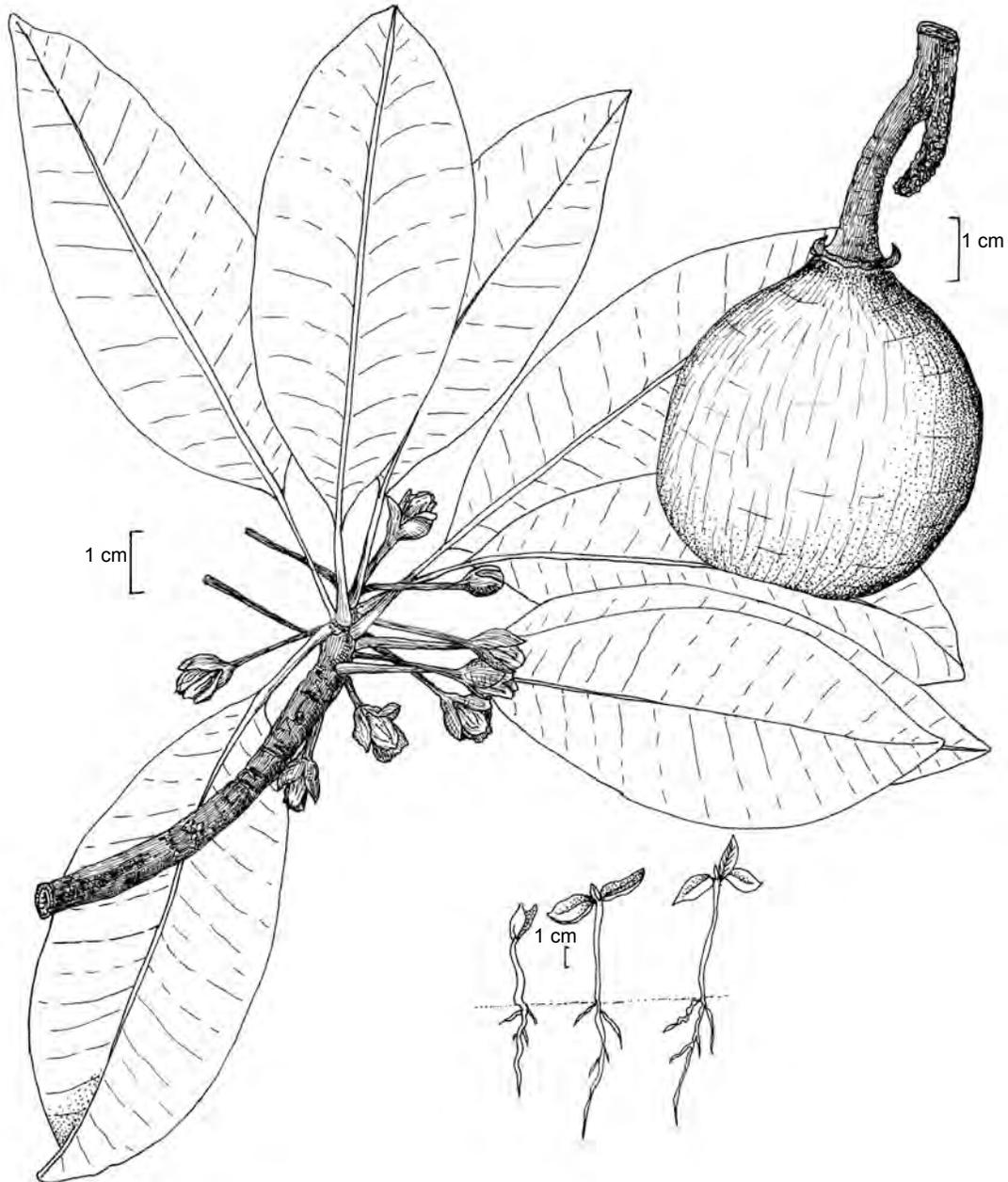
Especies M

Se propaga naturalmente por semilla. Sin embargo la especie es propagada de forma comercial por injertos, vástagos o injertos (von Carlowitz, 1991). Modelos germinados de semillas se usan para el injerto (Food and Agriculture Organization, 1982).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es sub-basal. El micrópilo es indiscernible. El endospermo es abundante y pulposo, entero y blancuzco y

recubre el cuerpo del embrión. El embrión tiene un eje recto y asimétrico, espatulado y blanco. Hay dos cotiledones independientes con latex, expandidos, ovados, delgados y foliáceos. La plúmula es indiferenciada. La radícula es corta, obtusa, cilíndrica y bien desarrollada (Blackwell, 1968; Cronquist, 1946; Eyma, 1966; Guil, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Pilz, 1981; Reitz, 1968; Standley y Williams, 1967; Wood y Channel, 1960).



***Manilkara zapota* (L.) P. Royen**

Melaleuca quinquenervia (Cav.) S.T. Blake

THOMAS F. GEARY

Consultor Forestal
Washington, DC

Familia: Myrtaceae

Melaleuca leucodendron (L.) L.

Aceite de cayeput, bálsamo de cayeput, belbowie, bottlebrush tree, broad-leaved paperbark, broadleaved tea-tree, cajeput – tree, capeputi, corcho, five-veined paperbark, melaleuca, numbah, paperbark, paperbark tree, punk-tree, tea-tree, white bottlebrush

Hasta 1968 se agrupó con otras 9 especies bajo el nombre de *M. leucodendron*. Sin embargo, la información precisa de la especie era limitada hasta antes de 1968. El hábitat nativo varía desde la latitud 8 a 34 °S en la costa este de Australia, Papua Nueva Guinea, Jaya Iraian y Nueva Caledonia. En América del norte se ha naturalizado en una escala significativa en el sur de Florida. Dado que la especie puede ser agresivamente invasora del ambiente similar a su hábitat natural, debe ser evaluado el riesgo de diseminación antes de introducir la especie a nuevos sitios (Geary, 1998).

Es un árbol perenne con una altura de 8 a 12 m. Sin embargo, en buenos sitios, las plantaciones tienen árboles con un promedio de 18 m de altura y 50 cm de DN, y los árboles mayores han alcanzado hasta 24 m y 90 cm de DN. En sitios secos, pueden existir rodales en forma de arbustos. El tallo es de moderadamente recto a torcido. La corteza blanca es gruesa y esponja, y se pela en capas. Las hojas son enteras, elípticas y estrechas, de 4 a 9 cm de largo, de 2 a 3.5 cm de ancho y pungentemente aromáticas, con cinco venas débiles y casi paralelas. El árbol es tolerante al fuego y prospera en sitios periódicamente inundados (Geary, 1998).

En Australia crece en una topografía ligeramente ondulada a lo largo de estuarios, riachuelos y en pantanos, a veces formando rodales puros. La especie puede crecer en una gran variedad de suelos. En Australia se presenta con mayor frecuencia en suelos derivados de arenisca, en Papua, Nueva Guinea en suelos altamente orgánicos, aluviales y en Nueva Caledonia, en laderas con buen drenaje y en tierras altas. En Florida, los rodales naturalizados se encuentran en suelos "Psammaquents", "Aquods" y "Saprist", los cuales son pocos profundos y delimitados por una capa de piedra caliza. Árboles plantados en Hawaii crecieron bien en arena calcárea de la playa y en suelos derivados de ceniza basáltica y rocas de lava, con un pH de 4.5 a 5.5 (Geary, 1998). En su hábitat natural, se encuentra principalmente desde el nivel del mar hasta los 100 m, pero en Nueva Caledonia existen extensos rodales en tierras altas, a una elevación de 1000 m. El promedio anual de lluvia, la cual es máxima en

verano a lo largo de su habitat, varía de 900 a 1250 mm. Promedio mensual de temperatura varía de 5 a 32 °C. En la parte más al sur de su rango de distribución, se presentan pocas heladas por año. Como árbol exótico, este árbol crece exitosamente en plantaciones donde el promedio de lluvia es de 5000 mm y la mayor parte de la lluvia se presenta en invierno (Geary, 1998).

Existe poca información sobre la variación racial de las especies, aunque la existencia de nueve especies relacionadas sugiere una gran variación que podría ser explotada mediante cruzamientos. La variación en aceites volátiles es digno de mencionarse (Geary, 1998).

La madera de densidad media es difícil de secarse por lo que tiende a doblarse, aunque tiene buen terminado como madera para gabinetes. Sin tratamientos de preservación, es pobre para el uso de postes en cercos. El mayor problema con su uso es la alta relación corteza/madera. El abundante aceite en sus hojas se ha usado extensamente como aceite medicinal en los países nativos. La corteza es utilizada por sus propiedades aislantes y "mulch". La copa pequeña y corteza distintiva hacen de este árbol un ornamento popular. En Florida, la cantidad abundante de flores que produce es importante en la industria apícola como fuente de miel para mantener colonias de abejas. Debido a su naturaleza invasiva en zonas húmedas, el árbol ha sido considerado una plaga en Florida y se ha hecho un gran esfuerzo para erradicarlo (Geary, 1998).

Florece prolificamente y en Florida esto se da a los 3 años de edad. Plantas de menos de 1 m de alto pueden florecer. En Florida, algunos árboles florecen todos los meses con excepción de febrero, marzo y abril. Los árboles individuales florecen de dos a cinco meses al año, y la abundante floración se presenta regionalmente por lo menos dos veces al año. Las flores polinizadas por insectos son vistosas, blanco-cremosas en espigas, de 3 a 8 cm de largo y de 2.5 a 4 cm de ancho en forma de cepillos para limpiar botellas. Las semillas se producen en cápsulas pequeñas, duras, cilíndricas y sésiles, las cuales se aglomeran en líneas a lo largo de las ramas. Varias secciones productoras de semillas pueden alternarse con

Especies M

follaje a lo largo del eje de las ramas. La producción de semillas es enorme. En promedio, 30 cápsulas se producen por una espiga de flores. Una rama puede producir de 8 a 12 de esta secciones productoras de semillas, y la cápsula puede mantener las semillas por hasta 10 años sin dispersarlas. Una sola cápsula puede contener hasta 350 semillas. Las semillas son pequeñas y pueden alcanzar un promedio de 30 millones/Kg. Las capsulas liberan las semillas sólo cuando se someten a la acción del viento, fuego, heladas y poda natural u otros daños que interrumpen el sistema vascular de las semillas, causando que éstas se abran (Geary, 1998).

No hay publicaciones disponibles (o se desconoce si existen), sobre la recolección de semillas, almacenaje, tratamientos de germinación, manejo en viveros y cuidado de plántulas. Sin embargo, procedimientos para otro de los generos de la familia Myrtaceae, *Eucalyptus*, el cual tiene semillas en cápsulas similares, han sido usados por el actor de manera exitosa en Florida, para *Melaleuca quinquenervia* (Geary *et al.*, 1983). La recolección de semillas se puede hacer en cualquier época del año, debido a que los árboles tienen una tasa alta de retención de semillas, al mismo tiempo que florece de manera múltiple durante el año. Agregados de cápsulas con semillas se cortan del árbol y se colocan en bolsas de papel (tipo kraft) para secarlas. Esto se puede hacer mejor en una habitación seca y caliente con baja humedad. Después que las cápsulas se abren, las semillas se sacuden de las cápsulas. Un método eficiente para hacer esto es poner las cápsulas en un cilindro de estufa que se ajusta bien en cedazo estandarizado en los Estados Unidos (el tamaño de la apertura del cedazo se determina tratando varias veces hasta conseguir el adecuado) que se coloca en el suelo. Un recipiente se coloca en la parte inferior del cedazo y una tapa en la parte superior, y luego se sacude. Las semillas muy pequeñas se recolectan en el recipiente inferior, las cuales están libre de desperdicios. No es necesaria una limpieza adicional de las semillas antes de dispersarlas al voleo. La estratificación no es necesaria ya que las semillas frescas germinan bien.

Las semillas almacenadas en recipientes sellados a 7°C permanecen viables por varios años. En una prueba de germinación, una cantidad pequeña y conocida de semillas se distribuyó en un papel azul húmedo, el cual se colocó en cajas plásticas cerradas y alineadas, y en la base con papel absorbente para una humedad extra. Los resultados de germinación se expresaron en plántula geminada por gr de semillas. Estos resultados se usaron para determinar la cantidad de semillas necesarias para sembrado por voleo.

Las plántulas son fáciles de desarrollar en recipientes con un volumen de 47 a 78 cc, llenos con una mezcla de vermiculita y turba. Una mínima cantidad de semillas se siembran en los contenedores, los cuales se cubren con una ligera capa de de vermiculita. Los recipientes sembrados se colocan a la sombra protegidos con un plástico o redes de protección solar, lo que también proporciona protección contra lluvia y fuertes vientos. Una vez que las plántulas alcanzan un tamaño de 3 a 5 cm, la protección puede ser removida y las plántulas se trasplantan de una por cada contenedor. El riego depende del clima local. La clave del éxito depende de mantener el

suelo húmedo todo el tiempo. Una fertilización líquida con fórmula 20-20-20 frecuentemente se aplica para acelerar el crecimiento de las plántulas. Después de la germinación, las plantas resultantes de semillas producidas a mediados de marzo en el sur de Florida, les tomó 20 semanas para alcanzar una altura de 30 cm. El crecimiento de plántulas producidas a raíz desnuda en camas a cielo abierto no fue evaluado, aunque la probabilidad de que esto pueda ser exitosa es alta, ya que la probabilidad natural de regeneración de la especie en suelos húmedos es fácil.

Al momento de plantar, las plantas se sacan de los contenedores y se empacan en cajas de cartón enceradas para su transporte al campo. Las raíces de las plantas y la mezcla del sustrato forman un aglomerado que permanece comunmente intacto en las plantas, a lo largo de la temporada de plantación.

Metrosideros polymorpha Gaudich.

JAMES A. ALLEN

Paul Smiths College,
Paul Smiths, NY

Familia: Myrtaceae

Metrosideros collina (J.R. y G. Forst.) A. Gray subsp. *Polymorpha* (Gaud.) Rock.
(Little y Skolmen 1989). Ver también la lista extensiva de sinónimos en Wagner y otros (1990)

Lehua, 'ohi'a

Es un género de 50 especies. Con excepción de una especie encontrada en Sudáfrica, todas crecen en el Pacífico de Filipinas, a través de Papua Nueva Guinea hasta Nueva Zelandia y en las Islas Volcánicas Altas (Wagner *et al.*, 1990). Cinco especies se presentan en las Islas de Hawaii (Wagner *et al.*, 1990). Es nativa de Hawaii, donde crece en todas las principales islas con excepción de Niihau y Kahoolawe. Es la especie nativa, más abundante y distribuida de Hawaii (Adee y Conrad, 1990), y crece en asociación con numerosas especies en condiciones de bosques húmedos y relativamente secos.

Es una especie perenne, capaz de alcanzar de 24 a 30 m de altura y cerca de 1 m de DN. Es altamente variable en forma, sin embargo, en zonas de pobre drenaje o laderas expuestas con suelos poco profundos y pobremente drenados, puede crecer en forma de un pequeño árbol (Adee y Conrad, 1990; Corn, 1979). El tronco puede variar en forma desde erecto hasta enredado y doblado. Debido a que la especie puede germinar en troncos de helechos arborescentes y formar numerosas raíces que alcanzan el suelo, también puede tener un tronco bajo consistente de raíces en forma de zancos. Crece en una gran variedad de suelos, con variaciones en precipitación de 500 a 11400 mm y a elevaciones variando desde el nivel del mar hasta los 2600 m. Es la primera especie de árbol que se establece en áreas afectadas por flujos de lava en Hawaii, y también es un componente común de los bosques muy viejos, con suelos profundos. Alcanza su mejor desarrollo en suelos relativamente bien drenados.

En la actualidad se trata como a una especie individual a pesar de su gran variación morfológica y ecológica (Wagner *et al.*, 1990). Wagner *et al.* (1990), sin embargo, reconocen ocho variedades con una distribución geográfica variable, y otras diferentes variedades han sido descritas en trabajos previos (Rock, 1917; St. John, 1979). La extensión de hibridación y polimorfismo genético es desconocida (Wagner *et al.*, 1990).

El duramen es pardo-rojizo, pesado (gravedad específica de 0.70), de textura fina, muy dura y fuerte. Los nativos de Hawaii usan la madera ampliamente para la construcción de implementos agrícolas y tallado. Sus principales usos

actuales incluyen pisos, construcciones marinas, tarimas, postes de cerca y combustible. Las limitantes de la madera incluyen una reducción extensiva durante el secado, densidad, y dificultad y costos para su aprovechamiento en rodales de poco volumen (Adee y Conrad, 1990; Little y Skolmen, 1989). Actualmente es quizás la especie más valorada en Hawaii por su uso en la protección de superficies en cuencas, estética y como hábitat para aves nativas, incluyendo varias especies en peligro de extinción. Esta especie se menciona en varias canciones de Hawaii, leyendas, y sus flores atractivas se usan para confeccionar collares (Neal, 1965).

Las flores nacen en un corimbo denso y terminal; son en su mayoría rojas, pero a veces pueden ser de color salmón, naranja, rosadas o amarillas. La inflorescencia normalmente tiene de 18 a 24 flores en diferentes etapas de desarrollo. La floración generalmente alcanza su máximo en otoño o invierno, aunque algunas variedades de poblaciones tienen un pico en otoño o invierno, y los árboles individuales o ramas pueden florecer en cualquier momento durante el año (Adee y Conrad, 1990). La floración comúnmente inicia primero a bajas elevaciones, usualmente en marzo o comienzos de abril y no hace alcanza su máximo hasta julio a mayores elevaciones.

Los frutos maduran aproximadamente en 70 a 90 días después de la floración (Goo, 1997). Los frutos son cápsulas de 6 a 10 mm de largo, conteniendo numerosas semillas (peso fresco de 57 mg), muchas de las cuales son infértiles (Dawson, 1970; Drake, 1993). Las semillas pueden recolectarse después de madurar, pero antes de que las cápsulas se abran. Las cápsulas maduras tienen una notable apariencia hinchada y líneas de dehiscencia son evidentes donde la cápsula se abrirá. Aunque algunas semillas se dispersan a lo largo del año, en la isla de Hawaii (700 m de altitud), el 75 % de las semillas se dispersan en diciembre y enero (Drake, 1992a).

Las cápsulas son generalmente recolectadas directamente de los árboles, ya sea de forma manual o con palos podadores. Las cápsulas recolectadas se deben secar al aire hasta que empiecen a abrirse, lo cual comúnmente toma desde varios días hasta cuatro semanas. Las

Especies M

cápsulas se deben secar en lugares protegidos como lo son cajas de cartón o bolsas de papel, con el fin de prevenir la pérdida de las semillas diminutas. Las semillas alcanzan un promedio de 1,754,400/Kg. Las semillas se desprenden fácilmente de las cápsulas después de que éstas se secan. Pierden rápidamente su viabilidad y es mejor sembrarlas antes del primer mes después de que las cápsulas abrieron. Las semillas pueden almacenarse en un lugar seco y frío o bajo refrigeración, sin embargo, el porcentaje de germinación puede reducirse de 50 a 60 % de su tasa normal, típico de semillas frescas, hasta menos de un 10% al cabo del primer año (Goo, 1997), y casi a 0 % en tres años (Corn, 1979). No es necesario un pretratamiento a las semillas.

Las semillas se esparcen en charolas de germinación llenas con sustrato comercial, composta esteril y se dejan descubiertas, o cubiertas solamente con una capa fina de sustrato. La germinación toma aproximadamente de 5 a 10 días si las semillas son frescas, pero pueden tomarse de 4 a 6 semanas cuando las semillas tienen 1 año de edad (Corn, 1979). El desarrollo de las plántulas es lento y pueden pasar varios meses antes de que puedan ser transplantadas en envases. Las plantas alcanzan un altura de 25 a 30 cm en 1 año, cuando pueden ser establecidas en campo. Una fuente reportó plantas que alcanzaron un crecimiento de 60 cm en un año (Bornhorst, 1966).

Las plantas establecidas en campo son inicialmente vulnerables a la sequía y requieren frecuente riego (Bornhorst, 1996; Corn, 1979). Las plantas crecen mejor en suelos arcillosos, bien drenados y a menudo su éxito es bajo en lugares con pobre drenaje, debido a que son altamente susceptibles al hongo de la humedad (Corn, 1979). Debido a que su variación ecotípica es grande entre especies, las fuentes de semillas deben ser similares en clima y tipo de suelo al lugar en el que se van a plantar.



Metrosideros polymorpha Gaudich.

Página en Blanco

Michelia champaca L.

M. K. HOSSAIN Y M. Z. U. NIZAM

Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales
Universidad de Chittagong, Bangladesh

Familia: Magnoliaceae

Michelia aurantiaca Wall. Champak. Ver.

Champ, champa, champaca, champagam, champaka, chapakam, champakamu, champige, chapa, chempaka, Rac-champo, sampige, sempangan, shamba, shembuga, tita-sopa (Balfour, 1983; Bradis, 1921; Gamble, 1922; Troup, 1921).

Se presenta de forma natural en la región este del sur del Himalaya (Zabala, 1990c). Es un miembro de un género con por lo menos una docena de representantes en India y Myanmar (Burma) (Bor, 1953). La especie es relativamente común en Bangladesh, Assam (una provincia de la India), Myanmar y el sur de la India. Se ha encontrado al este de Nepal, incluyendo el oeste de Bengala (una provincia de la India) en Assam. Se ha encontrado también en el oeste de la costa de Karnataka hasta Kerala (provincias de la India) (Negi y Gupta, 1987). En Bangladesh esta especie se presenta de forma natural en bosques perennes tropicales y semi perennes de la región de Chittagong y Sylhet.

Es un árbol grande, perenne, con un tronco recto y largo (Negi y Gupta, 1987) de 18 a 21 m de altura, con una copa piramidal compuesta de ramas ascendentes. Es un árbol de crecimiento medio, que alcanza en su hábitat natural una altura de 33 m o más, y una circunferencia de 2.4 a 3.7 m o superior. La corteza es gris clara, suave y cerca de 2 cm de grosor. Las hojas son generalmente de 13 a 25 cm de largo, de 5 a 9 cm de ancho, lanceoladas, algunas veces ovadas y finamente acuminadas, glabras y más o menos brillantes en la parte superior, glabrescente en la parte inferior; el peciolo es de 1.8 a 3.0 cm de largo, ligeramente acanalado y comunmente pubescente; las hojas viejas son amarillas (Troup, 1921). En general crece en suelos húmedos, bien drenados y de buena calidad. Crece en valles profundos y a veces se desarrolla mejor en el pie de las colinas (Zabala, 1990c). En la división de Kilimpong, se mezcla con otras especies en gneis y pizarras, los cuales maduran a suelos ricos tipo areno-arcillosos (Troup, 1921). En su hábitat natural crece en áreas donde las temperaturas son de 0 a 47.5°C y una precipitación anual de 2250 a 5000 mm o superior. Prospera en un clima húmedo.

Es básicamente un árbol maderero. La madera es suave y de granos parejos. La albura es blanca; el duramen es amarillo-pardo claro a verde pardo, y en cierta manera lustrosa, sin olor o color característico (Anónimo, 1976). El duramen de esta especie es fuerte, durable y capaz de adquirir un buen púlido (Bor, 1953). La madera es ligera (gravedad específica de 0.53) y de granos rectos, de

textura media y pareja, con anillos de crecimientos distinguibles, delimitados por líneas claras del parénquima terminal (Troup, 1921). La madera es moderadamente refractaria, pero puede ser curada al aire o estufa sin dificultad o degradación si se maneja propiamente. Sin embargo, la madera se decolora ligeramente y tiene cierta inclinación a opacarse. También tiene a astillarse si no se cuida de manera apropiada (Troup, 1921). Esta especie en general no es una madera muy durable, sin embargo, se sabe que han durado largos períodos de manera considerable, en usos como postes o debajo del agua. El duramen es refractorio a tratamientos; penetración terminal o lateral es casi nulo (Indian Standards Institution, 1955). La especie se usa para cajones, cajas de empaque, artículos torneados, juguetes, bobinas, separadores de baterías, lápices, cajas para té, contrachapados y en construcción de botes y barcos (Anónimo, 1980b). En la India, la especie se usa como ornamento y las hojas, flores, semillas y frutos se usan para obtener aceites esenciales y medicina (Nalawadi *et al.*, 1988). Las flores de suave fragancia se usan en la India para adorno del pelo y para la extracción de aceites esenciales.

La variedad de flores amarillas produce nuevas hojas en marzo; la variedad de flores blancas florece más tarde durante la estación cálida (Troup, 1921). Las flores amarillas, largas y fragantes, crecen individualmente cada una desde la base de la hoja. En el oeste de Bengala, los árboles de 6 a 12 años producen flores con semillas viables, especialmente en las regiones húmedas del bosque (Troup 1921). El fruto madura en agosto o después. Las semillas son pardo oscuras, angulares y cubiertas de un anillo rosáceo y carnoso (Zabala, 1990c). Las estadísticas de producción anual de semillas desde Kurseog y la división de Tista en Bengala del oeste (India) muestra una producción de semillas al menos de forma anual (Troup, 1921).

Los frutos deben de recolectarse a principio de septiembre. Los frutos deben secarse en la sombra hasta que las semillas se desprenden. Si las semillas requieren ser transportadas, los frutos maduros deben de ser empacados en polvo de carbón para ayudar a mantenerlas frescas

Especies M

(Troup, 1921). La pulpa se lava de las semillas con agua; las semillas que flotan no son viables y se descartan, las semillas viables se siembran durante las dos primeras semanas después de la recolecta (Troup, 1921; Zabala, 1990c).

Las semillas son aceitosas y rápidamente pierden su viabilidad. La regeneración es pobre debido a que el número de semillas que germina es bajo (Zabala, 1990c). En Dehra Dun, India, los frutos se recolectan en septiembre y se dejan en el sol para secarse. Las semillas se desprenden en 3 días y después se despulpan y secan a temperatura ambiente por 1 día. La germinación inicial del lote de semillas fue de 68 % y el contenido de humedad fue de 21.2 % (Bahuguna *et al.*, 1987). El porcentaje de germinación en almacenaje se redujó ampliamente a 5°C.

La germinación toma de 4 semanas a 5 meses. Las plántulas se trasplantan en tubos plásticos, con un medio formado de tierra y excremento de ganado (3:1), cuando alcanzan de 2 a 4 cm de altura, dejándose crecer por 1 año en el vivero. Las plantas pueden ser transplantadas cuando tienen de 30 a 40 cm de altura (Zabala, 1990c).

En la propagación vegetativa el Método Forkert produce 46.5% de éxito, el Método-T 44.4% y el Método Patch 37%, mientras que el Método de enchapado lateral no tuvo éxito (Rashid *et al.*, 1986). Cuando las plantas de 8 a 10 meses fueron podadas a una altura de 25 a 30 cm del suelo y y los renuevos previamente defoliadas fueron injertados a principios de agosto, se obtuvo un 40 % de éxito (Nalawadi *et al.*, 1988). Los extractos de los brotes anulares descoloridos contienen un nivel alto de sustancias promotoras para la formación de raíces, que los vástagos que fueron sólamente cinchados u obtenidos de vástagos frescos (Gowdan y Jayanthi, 1988). También se puede propagar tratando vástagos frescos o cinchados, con capas decoloradas con ácido indol butírico. La mejor promoción de raíces (93.3 %) y de supervivencia de capas enraizadas (92.1 %) se obtienen con ácido indol butírico a 5000 ppm (Channaveerappa y Gowda, 1984). Raíces de 1 año de edad exhibieron micorrizas vesículo-arbusculares (Thapar *et al.*, 1992).

La enfermedad causada por *Rhizoctonia solani* aparece a finales de julio (después de la lluvia de los monsoones) y el daño puede ser de 70 a 100 %. El control de esta enfermedad usando los métodos sanitarios de cultivo y culturales apropiados es recomendable. Las plantas pueden producirse en contenedores múltiples en lugar de camas de crecimiento; las plántulas enfermas pueden ser segregadas; las hojas infectadas deben ser removidas y las plantaciones deben ser deshierbadas durante los meses húmedos.

INFORMACIÓN ADICIONAL

En Lawachara, Bangladesh, crece bien en plantaciones con *Hopea odorata*, *Xylia dolabriformis* Benth. y *Artocarpus chaplasha* (Zabala, 1990). En Bengala del Oeste, India, la especie se mezcla con *Bischofia javanica* Blume y con plantaciones debajo de la especie decidua *Chukrasia velutina* Roem. son exitosas; en Assam, India, plantaciones debajo de *Terminalia myriocarpa* Van Heurok

& Müll. Arg. en plantaciones más viejas también son exitosas (Troup, 1921).

En el círculo norte de Bengala del oeste, el cual incluye las divisiones de Kurseong, Darjeeling, Buxa, Jalpaiguri, Cooch Behar y divisiones Baihunthapur, *Michelia champaca* creció en plantaciones mixtas de taungya (Troup, 1921). En plantaciones de *Shorea robusta* (Sal en nombre común), comunmente nueve líneas (1.9 m de separación) de Sal alternada con *Michelia champaca*, *Chikrassia tabularis*, *Schima* y otras especies. *Michelia champaca* y sus asociadas, como son *Exbucklandia populnea*, *Acer campbellii*, *Schima*, *Machilus* spp., y *Cryptomeria* D. Don, las cuales también fueron usadas en trabajos de forestación en las colinas de la División de Kurseong (Troup, 1921).

De acuerdo con Homfray (1936) y De (1940), no soporta inundaciones; prefiere suelos bien drenados. Sin embargo, en la división Hugaon, Assam (India), en áreas muy inundadas para plantaciones de *Shorea robusta*, las plantaciones de *Michelia champaca* han crecido bien (Troup, 1921). De acuerdo a Homfray (1936) esta especie es sensible al fuego; los incendios severos pueden matarla completamente. Aún árboles grandes mueren después de ser expuestos a fuegos del suelo (Bor, 1953). *Phomosis micheliae* provoca la enfermedad de manchas de la hoja en esta especie (Sankaram *et al.*, 1987). *Urotylis punctigera*, la plaga de *Michelia champaca* provoca daños importantes en plantaciones puras. El desarrollar *Michelia champaca* con otras especies no susceptibles previene la intrusión y facilita medidas terapéuticas. Si es necesario, una mezcla adecuada como es 1 parte de sulfato de nicotina y 1.8 Kg de jabón en 450L de agua puede ser asperjada; también pueden ser fumigadas con emulsiones de Dieldrin y DDT en concentraciones bajas (Troup, 1921). Otra plaga identificada es *Rynchothrips champakae* la cual ataca las hojas de *Michelia champaca*, resultando en que las hojas y pequeñas ramas se tornen marrón y mueran. El daño, sin embargo, es solamente ligero y las plantas usualmente se recuperan (Mathur y Sing, 1957).



Michelia champaca L.

Hoja en blanco

Minquartia guianensis Aubl.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Olacaceae

Secretania loranthaceae Mull-Arg. (Podromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 15[2]:228; 1866); *Endusa punctata* Radlk. (Sitzungsberichte der Mathematisch-Physikalischen Classe [Klasse] der Konigl. Bayer akademie der Wissenschaften zu München 16: 311; 1886); *Eganthus poeppigii* van Teighem (Journal de Botanique [Morot] 13:77; 1899); *Minquartia macrophylla* Ducke (Archivos do Instituto Biologico [Sao Paulo] 2:33; 1935); *Minquartia parvifolia* A.C. Sm. (Brittonia 2: 149; 1936); *Minquartia punctata* (Radlk.) Sleumer (Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 39:282; 1936)

Acaiquara, acaicara da varzea, acapd, acari, acaricoara, acariguara, acaiquara roxa, acariuba, acary, alata-oedoe, alata-udu, alara-weri, arata o aratta, aratahoehoe, arataweri, arrataweri, baggie-baggie, black manwood, bois agouti, bois incorruptible, camaroncillo, cricramola, criollo, huacapd, huambula, jewalidanni, kobakedive, konthout, kontoe, kontoe-hoedoe, maka, makka, mand, mand negro, manwood, mekwa, mincoa, mincouart, minquar, paini yayo, palo criollo, palo de piedra, paramaka, pechiche, pechiche barbasco, plátano, senia'mba, quini'cco, tomopio, urana-u-yek, urari, urodibe, wananía, wananin, yuwartu (Aublet, 1775; Burger, 1983; Sleumer, 1984)

Es un genero monotípico. En Centroamérica crece desde el sur de Nicaragua hasta Panamá; en Sudamérica se encuentra en el Amazonas Colombiano, Ecuatoriano, Brasileño, Peruano, Venezolano y Boliviano, y en Las Guineas. La especie también habita los bosques en varias islas caribeñas (Brako y Zarucchi, 1993; Burger, 1983; Hiepko, 1993; Jorgensen y León-Yañez, 1999; Renner *et al.*, 1990; Sleumer, 1984; Spichiger *et al.*, 1989). Es un árbol emergente, común en tierras bajas, premontañas y montañosas de los bosques tropicales de las cuencas en el Pacífico y Atlántico. Crece comunmente asociado con la Caoba Real (*Carapa guianensis* Aubl.) Vainillo (*Stryphnodendron microstachyum* Poepp.), Palo de Aceite (*Pentaclethra macroloba*) [Willd] Kuntze, Olla de Mono (*Lecythis ampla* Miers) y Cedrillo (*Virola* Aubl.).

Es un árbol grande que puede alcanzar 73 m de altura y 180 cm de DN. Aunque los árboles sudamericanos son pequeños o medianos, respecto de los del bosque húmedo tropical en El Corcovado (Osa Península, Costa Rica) pueden alcanzar una altura mayor de 70 m. El tronco es recto y angular y tiene frecuentemente contrafuertes y surcos profundos en el primer tercio basal. Árboles con un DN mayor de 60 a 80 cm, tienen comunmente una corteza con perforaciones en la madera y médula hueca, colonizada por hormigas y hongos. Las ramas jóvenes están cubiertas por un indumento grisáceo, puberulento; los tricomas son ramificados. La corteza externa es pardo grisácea y pardo oscura. Se exfolia en pequeñas escamas oblongas con fisuras verticales, las cuales pueden mostrar un latex amarillo-blancuzco si se corta o daña. Internamente, la corteza es blancuzca o amarillo pálida y azucarada. Tiene muchos laticíferos llenos con un latex blanco y cavidades secretoras esquizógenas con

abundante resina. El latex se oxida si se expone al aire y la luz. El grosor de la corteza varía de 1.5 a 2.5 cm (Flores, 1994e). Las hojas son alternas, simples, estipuladas, cartáceas o coriáceas, elípticas, lanceoladas u oblongo-elípticas, con margen entero, ápice cuspidado o abruptamente corto acuminado o corto agudo, la base es redondo-truncada u obtusa, cortas y pecioladas; los peciolos son acanalados adaxialmente. La especie se puede encontrar en bosques primarios, secundarios y de galería, con suelos aluviales, arcillosos o arenosos. Crece bien en áreas periódicamente inundadas, al igual que en las laderas. El árbol crece a temperaturas oscilando entre 22 y 35 °C y una precipitación anual que varía de 2500 a 6500 mm. La elevación oscila de 0 a 1000 m.

En condición verde y seca, la albura es ligeramente parda con vetas oscuras. En condición verde el duramen es pardo y se torna pardo grisáceo cuando se seca. La transición entre albura y duramen es abrupta; éstas están separadas por una línea clara y estrecha de 1.5 a 2.0 mm de grosor. Ha sido explotada intensivamente debido a la alta calidad de la madera. Tiene un grano recto y a veces entrecruzado u ondulado, dependiendo de su origen. Tiene textura fina y carece de lustre. Sin embargo, en el ángulo apropiado de incidencia, la superficie longitudinal refleja la luz. La madera es insabora e incolora. La madera es muy pesada (peso verde de 1200 a 1300 Kg/m³, con 62 a 68 % de contenido de humedad; la gravedad específica básica es de 0.75). El Coeficiente de Peteri sobre la flexibilidad es 88 y el Factor Runkel es 2.57 (grupo V: no es útil para hacer papel). El secado rápido puede provocar torceduras y grietas. La madera es difícil de trabajar debido a su alta densidad, pero presenta buena terminación; la superficie con grano recto es suave después del cepillado. Pueden

Especies M

observarse diferencias en la contracción radial, dependiendo del origen de la madera. Cuando se usa, la madera muestra una excelente durabilidad natural y es resistente a termitas y pudrición causada por hongos. La preservación de la madera es difícil. Se puede usar en construcción general, durmientes de ferrocarril, pilotes y otras construcciones marinas (en aguas sin el perforador *Taredo*), puentes, postes para cercas, casas, torneado, incrustaciones e instrumentos agrícolas (Flores, 1994e; Llach, 1971).

La inflorescencia se presenta de octubre a enero y a veces se extiende a febrero; sin embargo su desarrollo se retarda durante el período de maduración de la cosecha de frutos del año anterior. Las flores se agrupan en espigas; las espigas son solitarias en las axilas de las hojas distales en pequeñas ramas. La inflorescencia tiene un pedúnculo corto con un raquis grueso y pubescente. La floración es irregular o episódica, y la floración dentro de las poblaciones es asincrónica (Flores, 1994e). El número de árboles floreciendo en cada episodio es variable. La polinización es llevada a cabo por escarabajos, abejas y en algunas ocasiones por aves. Hay muchas flores por inflorescencia, pero se producen pocos frutos. Las flores son pequeñas, perfectas, epihipóginas, subsésiles, subtendidas por una bráctea ovada la cual es pequeña y decidua; las flores son de color crema y fragantes. El cáliz es pentámero, gamosépalo, cupuliforme, dentado distal y cubierto internamente por tricomas erectos. El androceo tiene dos verticilos, cada uno con cinco estambres epipétalos; el verticilo alternipétalo se separa de la corola a nivel superior del verticilio antipétalo. El ovario es globoso, con dos a cinco lóculos, con tomento ferruginoso y fusionado con el androceo, perianto e hipantio en la base; el estilo es corto y el estigma es pentalobulado.

La maduración de los frutos se da de enero a marzo o abril; sin embargo, los frutos se pueden encontrar en otros meses, especialmente noviembre y diciembre. El fruto es una drupa monospérmica, ovoide, alcanzando de 3.0 a 4.5 cm de largo y de 2.0 a 2.8 cm de ancho (Flores, 1994e; Hiepko, 1993). Los frutos se dispersan por omnívoros, aves, murciélagos y pequeños roedores; algunas frutas caen por la gravedad. Los murciélagos son atraídos por el color púrpura - pardo o negro de los frutos y por el olor rancio que producen las sustancias fermentándose en el pericarpo (ácido butírico) (Flores, 1994e). Las semillas son ovoides o globosas, y tienen una cubierta seminal parda formada de testa y tegmen.

Los frutos deben ser recolectados de árboles saludables. Las semillas alcanzan un promedio de 220 a 240/Kg (semillas más endocarpo), con 48 % de contenido de agua. La mayoría del agua se encuentra en el endospermo. Las semillas rodeadas por el endocarpo mantienen su viabilidad bajo condiciones naturales (aquellas que prevalecen en el suelo de un bosque húmedo tropical, de 24 a 30°C y 95 % o más de humedad), aunque la viabilidad se pierde de forma gradual con la deshidratación. El número de frutos promedio es de 190 a 200/Kg.

Las semillas frescas (semillas más endocarpo) deben de sumergirse en agua por 24 horas antes de sembrarse. El

comportamiento de las semillas es recalcitrante. La germinación es epigéa y las plántulas son criptocotilares. La germinación de semillas frescas (frutos), remojadas por 24 horas es de 85 %. La remoción del endocarpo produce incrementos en la deshidratación, lo que produce la muerte del embrión (Flores, 1994e).

Las semillas no requieren tratamiento especial y pueden sembrarse en camas o bolsas plásticas en arena húmeda o una mezcla de suelo y arena. La germinación se da en la sombra o a pleno sol, si se mantiene estable la humedad. En condiciones de invernadero o vivero, la protusión de la raíz inicia a los 4 meses después de la siembra. El primer signo observado son cuatro fisuras longitudinales y equidistantes en la terminación distal del endocarpo (Flores, 1994e). El crecimiento de las plantas es lento; las plantas de 12 meses tienen un promedio de 40 cm de altura (Flores, 1994e).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La Guyana Francesa estuvo habitada por los Creoles, descendientes de esclavos africanos llevados a estas tierras por los colonizadores. Ellos llamaban a estas plantas por los colonizadores. Ellos llamaban a *Minquartia guianensis* "le minquar de la Guiane". Este nombre nativo evolucionó a Minquartia, término usado por Aublet (1775) para nombrar este género en su libro *Histoire des Plantes de la Guiane Françoise* (Flores, 1994e). El nombre de la especie se refiere a su lugar de origen.

La superficie adaxial de la hoja es verde oliva y a veces grisácea, opaca y finamente pubescente en hojas jóvenes; las hojas maduras tienen una superficie brillante y glabra. La superficie abaxial es opaca, verrucosa, de color gris claro y pubescente; los tricomas son dendríticos. La lámina de las hojas es anfiestomática; los estomas son paracíticos. La venación es pinnada eucamptódroma; la vena media es gruesa, recta y abaxialmente prominente. Las venas secundarias son subparalelas con un ángulo agudo a moderado (45 a 65°) de divergencia, con respecto a la vena media. Las venas terciarias son transversas y subparalelas, con pocas ramas. La longitud de las venas y el ancho son variables (Flores, 1994e).

Los filamentos son glabros, distalmente filiformes y adnatos a la corolla en el tercio basal; las anteras son globosas, diminutas y longitudinalmente dehiscentes. El polen es tricolpado, finamente acanalado cerca de los poros, angular en vista polar y aplanado elipsoidal en vista ecuatorial, con un diámetro de 23 a 25 mm. La exina es suave (Burger, 1983; Hiepko, 1993; Sleumer, 1984). Hay un óvulo anátropo, bitégmico, crasulenáceo por lóculo; un óvulo simple completa su desarrollo (Flores, 1994e).

El ovario y tejido del androceo, perianto e hipantio forman la estructura basal en forma de copa de la pared del fruto. El exocarpo es fino, membranoso y brillante, con puntos granulares en la superficie de frutos inmaduros. El mesocarpo es carnoso y ligeramente duro; tiene abundante latex y un sabor astringente. Cuando el fruto madura, el mesocarpo se suaviza y adquiere un sabor dulzón. Los frutos caen al suelo y sufren una rápida fermentación, adquiriendo una coloración negruzca, la cual precede la fermentación del mesocarpo y la pudrición. El endocarpo

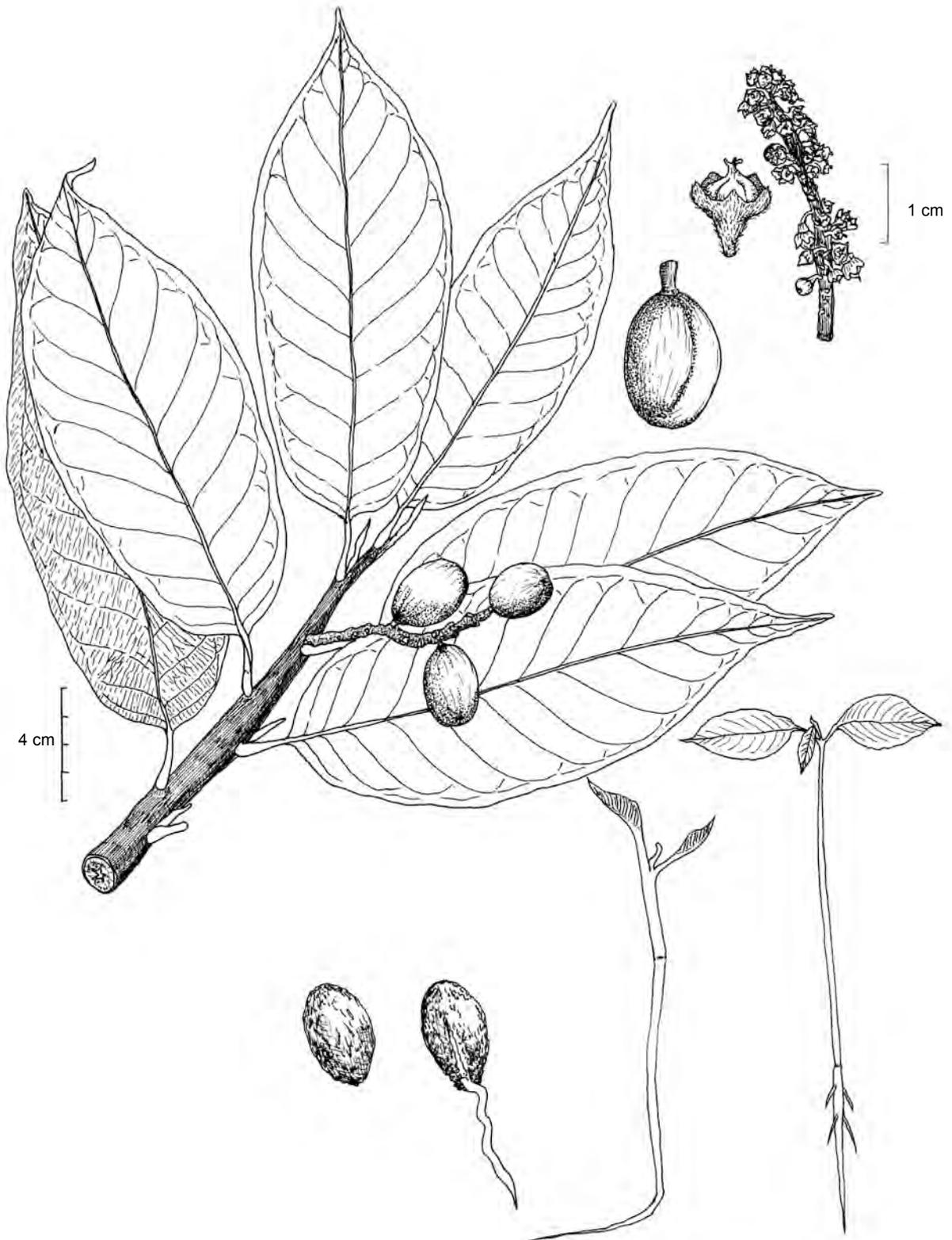
Especies M

es grueso, duro, amarillento, leñoso y tiene un sistema vascular bien desarrollado; la superficie externa es irregular.

La semilla tiene una testa delgada que se abre cuando inicia la protusión de la raíz. El tegumento es fino pero desarrolla pequeñas invaginaciones ruminadas, que penetran hasta el endospermo. Se hidrata y reduce de forma gradual durante la maduración de la semilla, alcanzando una textura papirácea. El endospermo es celular, másivo, duro, blanquizco y ligeramente ruminado; tiene un alto contenido de almidón y lípidos. El embrión es diminuto (1.6 a 2.0 mm de largo), rudimentario, piriforme, blanquizco, con una terminación basal violacea y rodado por el endospermo (Flores, 1994e).

En un período de cuatro meses después de la siembra hasta la formación de la fisura y emergencia de las raíces, el embrión rudimentario se desarrolla dentro de la semilla y alcanza de 1.2 a 1.3 cm de longitud. Éste incrementa a 10 veces su tamaño inicial y comienza el desarrollo del hipocótilo y epicótilio. A los 5 meses, el embrión inicia el desarrollo de las raíces, la raíz emerge a través de la apertura distal en el endocarpo, producida por la formación de la fisura; por lo menos la mitad de las raíces permanece dentro de las semillas por varios meses. El desarrollo de los cotiledones se incrementa dentro de las semillas; las láminas cotiledonares están fusionadas distalmente y tienen una función haustorial. Las plántulas de seis meses tienen de 3.0 a 3.2 cm de altura, exhibiendo un extenso desarrollo de raíces, hipocótilo y cotiledones. Las láminas de los cotiledones se elongan y amplían, desarrollando un complejo sistema vascular dentro de las semillas. Las láminas, inicialmente blanquizcas, cambian con la edad a un rosado claro, rosado oscuro y púrpura rosáceo; las venas son de color púrpura oscuro (Flores, 1994e). En plántulas de 7 meses de edad, el hipocótilo incrementa su desarrollo; las semilla rodadas del endocarpo con los cotiledones encerrados, se eleva del suelo. La elongación del peciolo cotiledonar se presenta a los 8 meses. Éstos encierran la plúmula. Cuando se extienden longitudinalmente y se doblan hacia atrás, forman una apertura interna a través de la cual la plúmula emerge. El peciolo cotiledonar abscisa aproximadamente al mes, después de que las semillas que contienen los remanentes de las láminas cotiledonares y del endocarpo, se caen (Flores, 1994e).





Miquartia guianensis Aubl.

Moringa oleifera Lam.

H. G. SCHABEL

Escuela de Recursos Naturales
Universidad de Wisconsin
Stevens Point, WI

Familia: Moringaceae

Moringa pterygosperma Gaertn, *M. moringa* (L.) Millsp., *M. nux-ben* Perr., *Hyperanthera moringa* Willd.,
Guilandina moringa Lam.

Acacia blanc, árbol de las perlas, árbol de los aspárgos, ben ailé, ben tree, benzolive tree, drumstick tree, horseradish tree, marango, moringa pea tree, moringue aptére, mother's best friend, mrongo, neverdie, oil of bean tree, palo blanco, paraíso francés, pois quenique, resedá, sohnja, water purifying tree y muchos otros nombre locales comunes (Jahn, 1986; Little y Wadsworth, 1964; Morton, 1991; Palada, 1996)

Una de las 14 especies en el género (Verdecourt, 1985), Originaria del oeste de los Himalayas y del este de Punjab (Brandis, 1906) y ahora crece pantropicalmente; sea de forma domesticada o semi-silvestre.

Es un arbusto o árbol pequeño, deciduo a semiperenne, que raramente alcanza los 15 m de altura y comunmente con menos de 25 cm de DN. Inicialmente es una especie de rápido crecimiento alcanzando 4.5 m de altura en 9 meses, este árbol raramente alcanza más de 20 años de edad (von Maydell, 1986). Se presenta en suelos aluviales en regiones semi áridas, prosperando a elevaciones de 800 a 1200 m, pero se presenta desde tierras bajas hasta elevaciones de 1500 m. Cuando crece a 1,660 m éste no produce flores (Jahn, 1991). La especie tolera un pH de 4.5 a 8 y crece bien en una gran variedad de suelos, excepto en aquellos con condiciones salinas y arcilla dura. Crece mejor en suelos bien drenados areno-arcillosos. Crece bien en lugares con precipitación de 760 a 2,150 mm y donde puede tener acceso a agua subteranea; puede tolerar niveles de precipitación menores de 300 mm (Troup, 1921).

Exhibe una considerable variabilidad en el peso de los cotiledones, tamaño de las semillas o producción, y fenología, especialmente en la longitud, apariencia y calidad de las vainas (Duke, 1987; Jahn, 1989; Morton, 1991). Alguna de esta variabilidad es inherente o controlada por el ambiente, y algunos son el resultado de la reproducción vegetativa a largo plazo, como es normal cuando se reproducen plantas anuales (Jahn, 1989). Las vainas pueden ser dulces o amargas. Unos de los mejores cultivos de la India tiene frutos risados. Otros se caracterizan por sus vainas largas (Chavakacheri Murunga), frutos tiernos (Jaffna) y vainas con el extremo rojizo (Chem Murunga).

Es altamente valorada como un árbol multipropósito y en algunas partes del trópico se cultiva como un árbol vegetativo anual (Jahn, 1989). Se usa en jardines caseros o en un contexto agroforestal (Dade y Greenway, 1961;

Folkart y Sutherland, 1996; Keay, 1989; Palada, 1996), como especie entre cultivos y como cercos delimitantes, barreras rompevientos, estacas vivas y cercos vivos. La madera es muy suave, no genera humo en la combustión y produce un tinte azul. En la India, la pulpa ha sido utilizada para hacer papel. La mayor parte del árbol es comestible; el interior del tubérculo de la raíz se puede usar como sustituto del rábano picante; la corteza (goma ben) puede usarse como sazoador y las hojas, retoños jóvenes y los frutos, frescos o enlatados, se usan como vegetales o pepinillos en sopas o salsas ricas en proteínas (hasta 27 %), calcio, fósforo, vitaminas A y C, caroteno y los aminoácidos metionina y cistina (Price, 1993). Las flores con un sabor similar al nabo, se comen o se usan para hacer té. También producen una miel de buena calidad. Las semillas se consumen frescas como frijol o se machacan, tuestan y comprimen para extraer un aceite no disecado, dulzón (aceite ben) de alta calidad. Este aceite se usa en arte, ensaladas, jabón, combustible para lámparas que no producen humo, tratamiento para el pelo, lubricante fino, o purgante; también se usa para fijar sustancias volátiles fragantes en perfumería. La propiedad más característica de este árbol es la habilidad de sus semillas secas, o prensadas, las cuales contienen polipéptidos, de servir como coagulante natural para tratamientos de agua (Folkard y Sutherland, 1996; Jahn, 1989, 1991). Con tan poco como 0.5 a 1.5 semillas por litro de agua, el agua turbia y contaminada se torna clara y potable. El nivel de purificación es comparable al obtenido usando métodos tradicionales con purificadores químicos como el alumbre. Otras aplicaciones (Morton, 1991) incluyen el uso de las hojas como forraje (aves, ganado, cerdos y camellos) y para mezcla protectora de suelos (mulch); usando el macerado de semillas como fertilizante/acondicionador de suelos; la corteza se usa para esteras, fibras para sogas y curtido, y se usa a las raíces y flores (Eilert *et al.*, 1981) como un plaguicida natural contra la enfermedad de los almácigos (Damping-off). Virtualmente cada parte de la especie se usa en algún tipo de medicina nativa, como diurético, tratamiento para la

Especies M

piel y cura para el escorbuto y varias enfermedades de la próstata y vejiga (Duke, 1987; Irvine, 1961; von Maydell, 1986; Morton, 1991). En Cuba el árbol se considera un antídoto contra el envenenamiento causado por *Hippomane mancinella* (Bureau of Plant Industry, 1915).

Las flores blancas, cremas, rosadas, púrpura o amarillentas, nacen de panículas axilares descendentes, de 10 a 25 cm de largo. Cada flor tiene de 2 a 2.5 cm de diámetro y muestra cinco pétalos desiguales y ligeramente más largos que los sépalos reflejos (Keary, 1989; von Maydell, 1986). Las plantas productoras de semillas comienzan a florecer en 8 meses. El primer período de floración en la India es de enero a abril, y muchos árboles florecen a partir de septiembre (Cowen, 1965). En Cuba, Florida y Nigeria, florece durante todo el año (Keay, 1989; Meninger, 1962; Morton, 1991). Las flores usualmente preceden o coinciden con las nuevas hojas en árboles deciduos (Brandis, 1906). Los frutos pedunculados (vainas, palillos), nacen individuales o en pares. Varían entre 15 a 120 cm, pero oscilan comúnmente entre 30 y 50 cm de largo y cerca de 2 cm de grosor. Son de color verde a púrpura y con una punta triangular y casi cilíndricos en corte transversal, exhiben nueve costillas y se reducen en la punta.

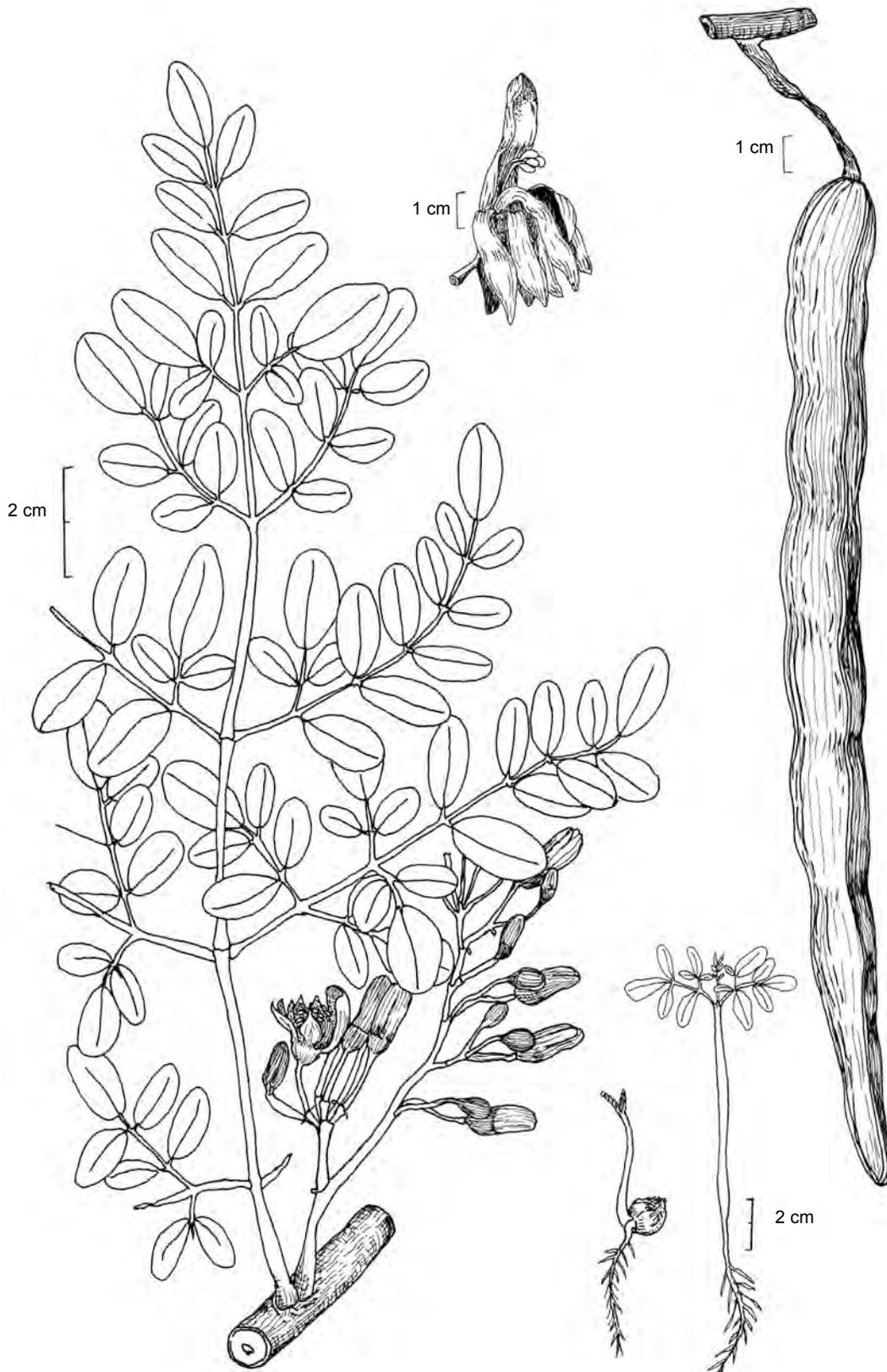
En cultivos intensivos, las vainas verdes se pueden cosechar de forma rápida, a los 6 o 7 meses después de establecida la plantación, pero en la India, las vainas pueden sufrir el ataque de una mosca de la fruta (*Gitonia* ssp.) (Jahn, 1989). Las vainas maduran en 6 semanas, y se abren a lo largo de tres valvas, mostrando de 20 a 25 semillas incrustadas en una médula sedosa y arregladas en una línea. Las semillas son de redondas a triangulares, pardo a negras y tienen comúnmente tres alas papiráceas. Tiene menos de 2 cm incluyendo las alas.

Cuando se secan, las vainas de color pardo-grisáceo se recolectan del árbol y se abren fácilmente con las manos. La cubierta pegajosa rodeando las semillas se remueve lavandolas en un cedazo. El número promedio de semillas por kilogramo es de 3,000 a 9,000 (Food and Agriculture Organization, 1975; Francis y Rodríguez, 1993). Un sólo árbol puede producir anualmente de 1,500 a 24,000 semillas (Jahn, 1989). El porcentaje de germinación puede ser tan alto como el 100 %, pero decae a un porcentaje de 10 a 52 % después de un mes de almacenamiento. Algunos lotes muestran una germinación de 25 a 60 % después de 1 año, pero las semillas no sobreviven 2 años en almacenamiento (Verma, 1973). Sin embargo, acorde a Jahn (1986), las semillas en botes sellados permanecen viables por varios años y no requieren pretratamiento.

La siembra directa y la producción de vivero son fáciles (Jahn, 1989). Las semillas se siembran de 1 a 2.5 cm de profundidad en condiciones de media sombra, y se riegan una o dos veces al día (Verma, 1973). Se recomienda una mezcla de partes iguales de tierra negra, roja y arena y estiércol de ganado y, si se encuentran disponibles, huesos de animales triturados (Jahn, 1989). Las semillas pueden germinar en 2 o 3 días, aunque toman comúnmente de 1 a 2 semanas (Francis y Rodríguez, 1993; Morton, 1991; Price, 1993), obteniendo mejores resultados durante los meses húmedos y cálidos (Jahn, 1986).

Las plantas alcanzan un promedio de 25 a 30 cm en dos meses. Con 40 cm o más, altura que se alcanza en 3 meses, las plantas se pueden establecer en campo (Jahn, 1989; Price, 1993). La plantación debe coincidir con la época de lluvias. Las plantas se establecen a una densidad de 2 por 2 m, para una producción anual, y de 4 por 5 m, para una producción a largo tiempo. El tamaño recomendado de la cepa es de 0.5 X 0.5 X 0.5 m, para cultivos intensos como la producción anual, debiéndose aplicar 10 Kg de estiércol y 100 gr de urea.

En la mayoría de los casos, ciertas selecciones se propagan vegetativamente. El árbol forma buenos vástagos y es fácil la reproducción a partir de cortes.



Moringa oleifera Lam.

Página en Blanco

Myroxylon balsamum (L.) Harms

W. A. MARÍN Y E. M. FLORES

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica

Familia: Fabaceae

Myroxylon balsamum var. *runctatum* (Klotzch) Harms (Notizblatt des Königlichen Botanischen Gartens und Museums zu Berlin 43:97. 1908). *Myroxylon punctatum* Klotzsch (Getreue Darstellung und Beschreibung der in der Arzneykunde Gebraüchlichen Gewächse 14: 12. 1843). *Myroxylon toluiferum* Kunth (Nova Genera et Species Plantarum 6: 375. 1824). *Myroxylon toluiferum* A. Rich. (Annales des Sciences Naturelles (Paris) 2: 171-172. 1824). *Myrospermum toluiferum* (A. Rich.) DC. (Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 2:95. 1825) *Toluifera balsamum* L. (Species Plantarum 1: 384. 1753).

Bálsamo, bálsamo de San Salvador, bálsamo de tolú, bálsamo del Perú, chirraca, chucte, estoraque, nabá, palo de bálsamo, quina, sándalo, yaga-guiente (Chudnoff, 1984; Holdridge y Poveda, 1975; Record y Hess, 1949)

Se encuentra desde el sur de México hasta la región amazónica de Perú y Brasil (Berendsdohn y Aranica de González, 1989; Chudnoff, 1984; Ducke, 1949; Holdridge y Poveda, 1975; Macbride, 1943; McVaugh, 1987; Standley y Steryermark, 1946). El árbol has sido plantado para la producción de bálsamo en el Oeste de África, India y Sri Lanka. Es un árbol emergente, típico del dosel de bosques prístinos primarios.

Es un árbol grande, de lento crecimiento, que alcanza una altura de hasta 45 m y 1 m de DN. La copa es redonda, a veces extensa, con denso follaje. El tronco es recto, con ramas delgadas y ascendentes, y corteza suave, de color pardo grisácea y con abundantes leticelos. La corteza interna es amarillenta y fragante con olor pungente y desagradable (Croat, 1978; Holdridge y Poveda, 1975). Las hojas son alternas, pecioladas, imparipinnadas, de 8 a 20 cm de largo incluyendo el peciolo. El peciolo es de 1 a 4 cm de largo y el raquis de 5 a 15 cm de largo. El raquis y los peciolos son pubescentes y teretes. Las hojas tienen de cinco a diez pares de folíolos, que son de 3 a 11 cm de largo, 11 cm de largo y de 1.8 a 4 cm de ancho, lanceoladas o elípticas y alternas en la rachilla. Los folíolos tienen un ápice de agudo a acuminado, base obtusa y margen entero; son glabras, con puntos o líneas de aceites glandulares escasos y transparentes (Croat, 1978; Holdridge y Poveda, 1975). La especie se encuentra en bosques perennes húmedos, en elevaciones bajas a medias, desde 100 a 600 m. Crece bien en colinas o áreas bien drenadas, con pendientes moderadas y precipitación anual sobre los 2500 mm, y temperatura variando de 24 a 30°C (Croat, 1978; Holdridge y Poveda, 1975).

El duramen fresco es rojizo pardo con tonos amarillentos; se torna rojo oscuro o púrpura cuando es expuesto a la luz. Es relativamente uniforme con bandas de albura blanca claramente demarcadas. La madera es insabora pero tiene

un aroma agradable y picante, como a cedro. Es muy dura, pesada, áspera y fuerte. La gravedad específica básica (peso seco al horno/volumen verde) es de 0.74 a 0.81. El lustre es de medio a alto y dorado; la textura es media y el grano es comunmente entrecruzado. La madera es moderadamente difícil de trabajar, pero se puede obtener una terminación suave con un pulido natural. La reducción radial (de verde a secada al horno) es de 3.8 %; la reducción tangencial es de 6.2 % y la reducción volumétrica es de 10 %. Estos valores se consideran muy bajos para madera con esta densidad (Record y Hess, 1949). Ambos, la albura y el duramen son difíciles de preservar. La madera se usa para pisos, muebles, acabado interior y durmientes de ferrocarril (Chudnoff, 1984; Records y Hess, 1949; Salas, 1993). Se usa a menudo para dar sombra a cafetales, en donde alcanza una altura de 10 m en 10 y 12 años, y 20 m en 25 años. La resina con olor a vainilla, conocida como bálsamo del Perú, tiene valor comercial, particularmente para enfermedades de la piel y los pulmones, el bálsamo se usa principalmente en perfumería, ungentos y medicinas patentadas (García, 1974; Records y Hess, 1949).

La floración comienza después de 5 años y se da de febrero a junio. Las flores son blancuzcas, pubescentes, de tamaño medio, entomófilas y agrupadas en racimos simples y terminales, de 20 cm de largo. Las flores tienen brácteas pequeñas y caducas, bracteolas y un cáliz campanulado de 3.5 a 4.5 mm de largo, con costillas finas. Las flores muestran estivoración simple, lo cual es característico de los pétalos de flores papilionáceas (Polhill y Raven, 1978). Hay cinco lóbulos irregulares; el estándar es en forma de garra, ancho y orbicular. Las alas y la quilla de los pétalos son casi iguales, libres, angostos y espatulados. Las flores tienen 10 estambres, son libres o ligeramente unidos en la base, las cuales se caen con los pétalos. Las anteras son uniformes,

Especies M

acuminadas y más largas que los filamentos. El ovario es estipitado, ligeramente veloso y con uno o dos óvulos suspendidos. El estilo es corto, filiforme y curvado hacia adentro con estigma terminal bien definido.

El fruto es aplanado, indehiscente, samaroide, vainas aladas, estipitado, angostamente abovado, de 7 a 11 cm de largo y 2 cm de ancho; se hace más angosto hacia la base. Las alas de las vainas simulan semillas; son hasta 8 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho, con muchas venas submedias y agrupadas; el ala inferior es más angosta que el ala superior. Cuando se seca, el fruto es monocromo pardo amarillento. La dispersión del fruto es anemócora. Los frutos maduros se encuentran en el suelo desde noviembre hasta enero. El área apical seminífera es turgente y tiene una semilla subreniforme que es de 15 a 18 mm de largo. La cubierta seminal es membranosa y comprimida por el pericarpo. La semilla carece de pleurograma y línea de fractura (Allen y Allen, 1981; Croat, 1978; Gunn, 1981; Holdridge y Poveda, 1975; Polhill y Raven, 1978).

Los frutos deben remojarse en agua corriente por 24 horas para ablandar el pericarpo y facilitar la extracción de las semillas. La especie se reproduce por semilla. El comportamiento de las semillas es ortodoxo. La germinación es hipógea y las plántulas criptocotilares. En condiciones de invernadero, la germinación es de 60 a 75%. La protusión de la raíz comienza entre 8 y 10 días después de la siembra.

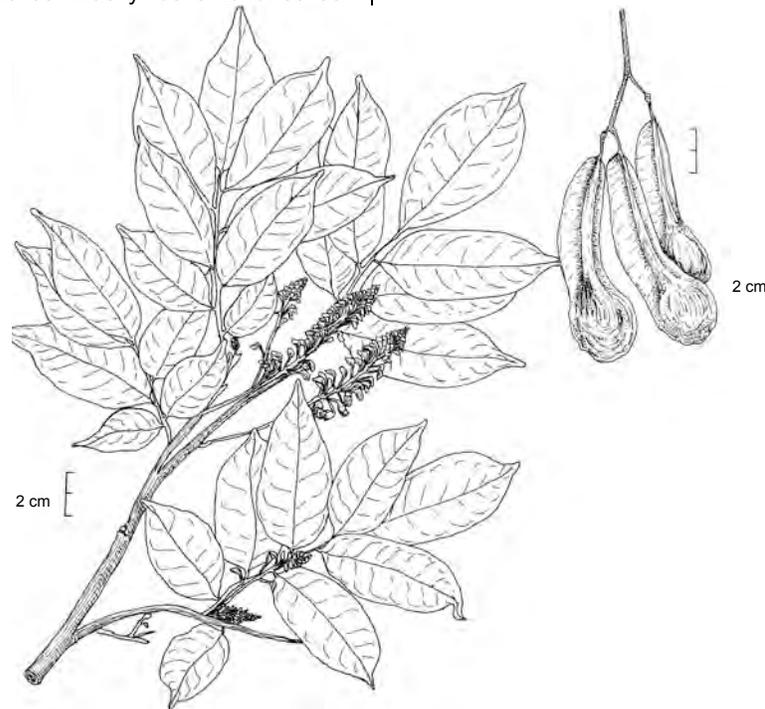
La regeneración natural es abundante, principalmente debajo de la copa de los árboles parentales, donde las semillas alcanzan un 80% de germinación. Sin embargo, hongos, insectos, larvas y otros patógenos pueden provocar que los frutos, las semillas y los embriones se

podran. Las pocas plántulas se enfrentan a bajas condiciones de luz, lo que reduce su posibilidad de supervivencia; pocas alcanzan edad intermedia en el bosque.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Los españoles introdujeron el bálsamo producido por *Myroxylon balsamum* en Europa, en el siglo XVI. El Salvador es el principal productor del bálsamo; sin embargo, durante la época colonial el producto se enviaba regularmente al Perú para ser embarcado a España. La recolecta del bálsamo se da durante todo el año, particularmente en la estación seca, de diciembre a abril. El método consiste en hacer numerosos cortes en forma de V en la corteza, y el bálsamo que fluye a través de las incisiones se recolecta en recipientes. Otro método consiste en remover de 15 a 25 cm de corteza, a una altura de 30 cm sobre el nivel del suelo, y el corte se cubre con una pieza de tela de algodón, la cual absorbe el bálsamo. Si el flujo natural se detiene, se puede estimular con marcas. Las piezas de tela impregnadas se hieven en agua y se presionan. Los mejores árboles producen de 1.5 a 2.5 Kg de bálsamo por año, durante cerca de 30 años, pero muchos árboles mueren como resultado de su explotación (García, 1974; Record y Hess, 1949).

El bálsamo es pardo amarillento, transparente y un poco viscoso. Usualmente se solidifica en piezas pequeñas y cristalinas, las cuales tienen un olor pronunciado y aromático. En adición a resinas, el bálsamo contiene ácido benzoico libre, ésteres benzoicos y un poco de vanillina. Los componentes activos del bálsamo son los éteres benzolbenzoico y bencil cinámico (75 %), ácidos cianimico y benzoico (12 a 15%), y vanillina (0.08) (García, 1974).



***Myroxylon balsamum* (L.) Harms**

Ochroma lagopus Sw.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Bombacaceae

Ochroma bicolor, *O. grandifolia*, *O. pyramidale*

Balsa, balso, lana

Es un árbol de muy rápido crecimiento que alcanza 20 m de altura y 20 cm de DN. El tronco tiene una corteza lisa y el árbol tiene una copa umbelada. Las hojas de color verde opaco son anchas, alternas y vellosas, con pecíolos largos, gruesos y una nervadura similar a la de la palma de una mano. Los requisitos edáficos son altos; su crecimiento óptimo se presenta en suelos de origen aluvial con buena ventilación y sin inundaciones, o en suelos arenosos resultantes de la meteorización de rocas. La especie requiere mucha luz, creciendo como especie pionera en bosques secundarios, con grandes claros, áreas quemados, o suelos recientes aluviales. Generalmente, necesita una precipitación anual de 1500 a 3000 mm, temperaturas entre 22 y 27 °C, y altitudes entre el nivel del mar y 2000 m. La especie puede tolerar periodos de sequías de hasta 4 meses, cuando la humedad atmosférica no es menor a 75 %. Esta especie, una pionera por excelencia, muestra abundante regeneración natural (Lamprecht, 1990; Venegas, 1978).

La madera es difícil de cepillar y no retiene clavos o tornillos. Sin embargo, puede ser fácilmente pegada o saturada. Tiene una resistencia mecánica relativamente alta, la cual aumenta a medida que baja la temperatura. Por esta razón, es un buen material aislante y de empaque; fue utilizada como material aislante en naves espaciales de los Estados Unidos. Es moderadamente fácil de secar al aire libre con moderadas torceduras y rajaduras. En cámaras de secado, la madera tiende a rajarse y torcerse, o endurecerse superficialmente. La madera se utiliza también en tableros, juguetes, artículos deportivos, modelos de aviones, embalaje, flotadores de redes, botes salvavidas, canoas y boyas indicadoras. Su fibra es muy larga y produce una pulpa muy valiosa, de alto rendimiento. La celulosa es fácil de blanquear, y las fibras lanosas y sedosas de la semilla se utilizan en sombreros y para relleno de colchones. La corteza se utiliza para hacer sogas (Lamprecht, 1990; Escobar y Rodríguez, 1993).

Fructifica entre los 3 y 5 años de edad. Las flores blancas miden 10 cm de largo. Los frutos son cápsulas pardas y alargadas, de 18 cm de largo, con semillas que muestran pilosidad (Camargo, 1970).

Las semillas no pueden almacenarse y se necesitan tratamientos de pregerminación para asegurar tasas de

germinación mayores al 10 %. Las fibras deben quitarse a mano o quemándolas. Las semillas se ponen luego en agua hirviendo y la fuente de calor se retira. Después de remojarlas en el agua por 15 minutos, las semillas deben sembrarse inmediatamente. En viveros, la germinación se presenta a los 10 días.

Debido a que las raíces de las plantas jóvenes pueden dañarse fácilmente, con frecuencia las semillas se siembran directamente en el campo (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1998a; Palacios, 1979). El lugar de la siembra debe estar bien preparado y libre de malezas. La distancia de plantación es de 3 m, y la densidad es de 3 X 3 m. Para la siembra directa, se colocan 15 semillas en cada cepa. Posteriormente, las plantas germinadas en cada cepa se entresacan. Durante la fase inicial de desarrollo de las plántulas, el lugar debe mantenerse libre de malezas.

En viveros, las semillas se siembran en contenedores con tierra arcillo-arenosa y cubiertas ligeramente. Cuando las plantas miden de 20 a 25 cm de altura, a aproximadamente de 3 meses, éstas pueden establecerse en campo (Camargo, 1970).

Página en Blanco

Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.

C. SANDÍ Y E. M. FLORES

Escuela de Agricultura del Trópico Húmedo y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Bombacaceae

Bombax pyramidale Cav. ex Lam. (Encyclopédie Méthodique, Botanique 2: 552; 1788); *Ochroma lagopus* Sw. (Nova Genera et Species Plantarum seu Prodromus 98; 1788); *Ochroma tomentosa* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Enum. Pl. Hort. Reg. Bot. Berol 695; 1809); *Bombax angulata* Sessé & Moc. (Flora Mexicana 169: 1895); *Ochroma concolor* Rowlee (Journal of the Washington Academy of Sciences 9: 161; 1919); *Ochroma grandifolia* Rowlee (Journal of the Washington Academy of Sciences 9: 163; 1919); *Ochroma limonensis* Rowlee (Journal of the Washington Academy of Sciences 9: 163; 1919); *Ochroma velutina* Rowlee (Journal of the Washington Academy of Sciences 9: 164; 1919); *Ochroma bicolor* Rowlee (Journal of the Washington Academy of Sciences 9: 165; 1919); *Ochroma boliviana* Rowlee (Journal of the Washington Academy of Sciences 9: 166; 1919); *Ochroma peruviana* L.M. Johnst. (Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 81: 95; 1928); *Ochroma pyramidale* var. *concolor* (Rowlee) R. Schultes (Botanical Museum Leaflets 9: 177; 1941); *Ochroma tomentosa* var. *ibarrensis* Benoist (Bulletin de la Société Botanique de France 88: 439; 1941); *Ochroma lagopus* var. *bicolor* (Rowlee) Standl. & Steyerl. (Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 23: 62; 1944); *Ochroma lagopus* var. *occigranatensis* Cuatrec. (Phytologia 4: 480; 1954); *Ochroma pyramidale* var. *bicolor* (Rowlee) Brizicky (Tropical Woods 109: 63; 1958)

Algodón, árbol de algodón, balsa, balsa real, balsa wood, balso, bois flot, bombast mahoe, burillo, ceibón botija, ceibón lanero, corkwood, down tree, dum, enea, gafillo, gonote real, guano, jonote real, jopi, jubiguy, lana, lanero, lanilla, mahaudème, maho, mo-hó, mo-ma-há, palo de balsa, pata de liebre, patte de lièvre, pau de balsa, pepe balsa, piú, polak, pomoy, puh, pung, tacarigua, tambor, tami, topa, urú (Pennington y Sarukhán, 1968; Record y Hess, 1949)

Común en las tierras bajas de América, tiene una región geográfica que se extiende desde el sur de México hasta Bolivia y las Antillas (Record y Hess, 1949; Whitmore y Hartshorn, 1969). La especie es un indicador de bosques secundarios dado que se presenta en claros y aperturas de bosques.

Es un árbol perenne de rápido crecimiento que puede alcanzar 30 m de altura y 1.8 m de DN. Con frecuencia el árbol tiene contrafuertes. La copa es grande, ancha, extendida y ligeramente ramificada; los folíolos son gruesos, con cicatrices foliares y estipulares, verdes o pardo verdosas, lenticeladas, con un indumento ferruginoso y exudan una goma pegajosa (Pennington y Sarukhán, 1968). La corteza es lisa, con algunas cicatrices lineales protuberantes, y es grisácea, pardo grisácea o parda; tiene pequeñas lenticelas protuberantes. La corteza interior es fibrosa, crema amarillenta, crema o rosada, volviéndose parda rosada con los años o cuando se expone al aire y a la luz. El grosor promedio es de 8 a 14 mm. La filotaxia es espiral. Las hojas son simples y estipuladas; las estipulas son anchamente ovaladas y deciduas. Crece bien en suelos volcánicos o de caliza, que son ricos y tienen buen drenaje. La elevación fluctúa entre 0 a 1200 m.

La albura es casi blanca, de color crema, amarillenta o rosada. El duramen es pardo pálido o pardo rojizo. La madera tiene una fibra recta (a veces ligeramente entrelazada), alto brillo y textura media. No tiene olor ni sabor. La madera es extremadamente liviana y tiene variaciones grandes en el peso (gravedad específica básica es 0.10 a 0.20). La madera verde pesa de dos a tres veces más que la madera seca. La contracción volumétrica es baja (6.1 a 10.3), con una proporción de contracción desfavorable (2:3). Durante el secado, la madera se contrae considerablemente. La resistencia de la madera en una compresión longitudinal y flexión estática, es aproximadamente la mitad de la del abeto de la mejor calidad (*Picea*), que tiene una densidad de cuatro a cinco veces mayor que *Ochroma pyramidale*. Hay maderas más livianas pero no tienen su fortaleza (Record y Hess, 1949). La madera es estable en uso, y los cambios en condiciones atmosféricas provocan sólo una contracción o hinchazón pequeña (Longwood, 1971). La durabilidad natural es baja; la madera es susceptible a ataques de termitas y hongos. Se descompone muy rápidamente en contacto con el suelo y está sometida a mancha de savia si no se seca rápidamente. La madera es tan difícil de secar al aire que se recomienda hacerlo en estufa (Longwood, 1971). Aun este método puede ocasionar hendiduras, torceduras,

Especies O

endurecimiento y una tendencia a tostar la madera (Longwood, 1971). La madera seca absorbe fácilmente agua cuando se le sumerge, pero esto puede prevenirse con tratamientos. El duramen es resistente a la preservación, sin embargo sólo puede inyectársele una cantidad limitada de preservadores.

Esta especie tiene una buena reputación y es la madera comercial más liviana en uso para diferentes finalidades (Longwood, 1971). Según Longwood (1971), la madera se utiliza en aislamiento del calor (cajas de embalaje para alimentos perecederos, cuartos fríos de almacenamiento, cabinas de aeronaves, aislamiento para techos, carros de ferrocarril para almacenamiento, refrigeradoras, enfriadores de agua, revestimiento interior de salacots y embalaje para planchas blindadas en buques de guerra); flotabilidad (balsas, cinturones salvavidas, flotadores para redes de pescar y minas, equipo para deportes de agua, boyas y flotadores para hidroplanos); aislamiento para sonido y vibración (revestimiento interior para cabinas de teléfono, estudios de grabación, aeronaves, cabinas de fonógrafo y subsuelos y cojinetes para maquinaria pesada y otro equipo con partes en movimiento); liviandad (aeronaves aerodinámicas, modelos de aviones, juguetes, modelos para exhibición, tablillas quirúrgicas, escenarios de teatro, cine y accesorios); y resiliencia (embalaje protector para vidrio, cerámica, instrumentos delicados y muebles). Los tricomas sedosos del fruto se utilizan para hacer almohadas, colchones y cojines; la corteza interior proporciona excelentes fibras y la corteza exterior contiene taninos (Record y Hess, 1949).

La floración se presenta desde diciembre hasta marzo. Las inflorescencias son axilares con una sola flor y agrupadas hacia el extremo terminal de la rama. Las flores con aroma suave son hermafroditas, actinomorfas, pediceladas, pubescentes y con tres bractéolas; las bractéolas son deciduas. El cáliz es infundibuliforme, coriáceo, rojo o purpúreo, con cinco lóbulos imbricados. La corola tiene cinco pétalos blancos y es rojiza en el margen. Es obovada-espatulada, ancha, carnosa y adnada basalmente a la columna estaminal. El androceo tiene muchos estambres. El ovario es superior, sésil y cónico, y tiene cinco lóculos. Hay muchos óvulos por lóculo; los óvulos son anátropos, bitégmicos y crasinucelados.

La maduración del fruto se da desde marzo hasta junio. El fruto es una cápsula, subleñosa, oblongo-fusiforme, con cinco ángulos, de 14 a 28 cm de largo, de 2 a 3 cm de diámetro, loculicidamente dehiscente y con pentavalvado; las valvas son negras, glabras por fuera, y densamente lanosas por dentro (Pennington y Sarukhán, 1968; Whitmore y Hartshorn, 1969).

Las semillas son dispersadas por el viento. Son numerosas, pequeñas, aproximadamente de 5 mm de largo, piriformes, oleosas e incrustadas en los tricomas de color pardo pálido de la cápsula. El embrión es recto y pequeño; los cotiledones son delgados, con márgenes involutos. Hay en promedio 100,000 semillas/Kg. Deben sacarse de la masa pubescente dentro del fruto. El comportamiento de la semilla es ortodoxo.

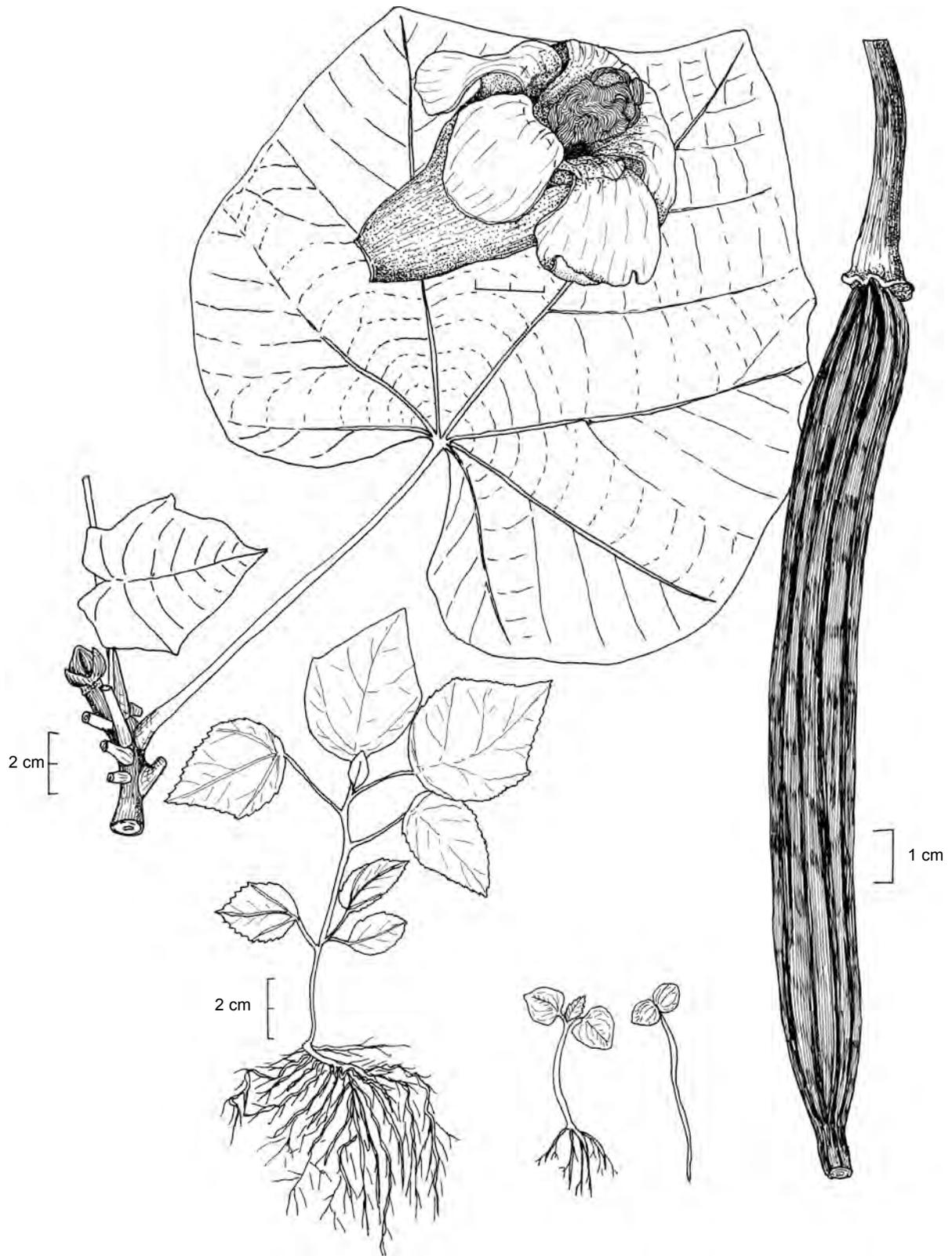
La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar. Las semillas deben colocarse superficialmente en arena o en una mezcla porosa de sustrato, y mantenerse bajo luz directa del sol porque son sensibles a la luz. Se requieren humedad y temperaturas apropiadas. La germinación es de 70 a 80 %. La protrusión de la raíz se presenta de 15 a 22 días. Deben colocarse en bolsas de plástico cuando se siembran ya que son muy sensibles a ser transplantadas. Mientras tanto las plantas no alcancen los 6 meses de edad, éstas se rompen o dañan fácilmente. En plantaciones se dañan fácilmente durante los primeros 7 años. Antes de que el árbol joven alcance esta edad, el sistema radical es fibroso; después de esta edad, la raíz primaria se desarrolla, causando problemas en la madera, la cual se vuelve roja y gradualmente se vuelve punteada. El tronco por arriba de la primera rama no producirá fustes valiosos (Record y Hess, 1949). El insecto *Dysdercus* sp. (F. Pyrrhocoridae) se come las yemas, frutos y semillas.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El nombre más común que se le da a esta especie es balsa. El nombre quiere decir balsa y se utilizó por los españoles dado que observaron que los indios utilizaban la madera para construir balsas (Longwood, 1971).

Los limbos de las hojas son ovalados, ancho-ovalados, ovalados-angulados, o trilobulados a pentalobulados y cartáceos. El margen de la hoja es entero y ondulado; el ápice o el lóbulo central es obtuso, agudo o acuminado. La base de la hoja es profundamente acorazonada y a veces truncada; la superficie es tomentulosa o glabra; y la superficie abaxial, tomentulosa con pelos formando un copete (Pennington y Sarukhán, 1968; Whitmore y Hartshorn, 1969). La nervadura es basal actinódroma, teniendo de tres a cinco venas divergiendo radialmente desde la base, y algunas divergiendo desde puntos a niveles más altos; las venas son prominentes por debajo. Los pecíolos son largos y densamente cubiertos por tricomas estrellados.

Dos lóbulos de la corola son triangulares y agudos, y tres son flabeliformes. Los filamentos de estambres forman una columna estaminal, cilíndrica, blanca, alargada en la base y rodeando el estilo; es cortamente pentalobulada; las anteras son sésiles, alargadas y torcidas en una espiral, y extrorsas con dehiscencia longitudinal. El gineceo tiene un estilo filiforme y un estigma ligeramente excediendo la columna estaminal; es espiral y penta-sulcado (Pennington y Sarukhán, 1968; Whitmore y Hartshorn, 1969).



Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.

Página en Blanco

Ocotea austinii C.K. Allen

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Lauraceae

Ocotea irazuensis Lundell (Wrightia 5 [9]: 339/1977)

Bambito rosado, ira colorado, ira rosa

Es endémico de Costa Rica y Panamá. La distribución geográfica de la especie incluye la cordillera volcánica central desde Palmira (Alajuela) en el Norte, por toda la cordillera de Talamanca, hasta las colinas en el noreste de Panamá (Burger, 1990). Es una especie de dosel y frecuentemente emergente. La mayor abundancia de la especie se encuentra en bosques tropicales (húmedos) de las montañas bajas, caracterizados por *Quercus* spp. En esos bosques, la especie tiene una densidad de cinco a seis árboles por hectárea, cuyos troncos tienen diámetros mayores a 30 cm.

Es un árbol alto o de tamaño medio. Puede alcanzar 40 m de altura y más de 1 m de DN. El tronco es ovalado o cilíndrico y la base es ancha, a veces con pequeños contrafuertes. La copa es ancha y densa con ramas gruesas de color pardo rojizo. La corteza es de color pardo rojizo intenso, o pardo grisáceo bajo luz directa y con textura irregular. La corteza interior es mucilaginoso, quebradiza, de color rosado o rojizo, y aromática con un olor a aguacate (palta). Se exfolia en pequeñas placas. El grosor promedio de la corteza es 1.0 a 1.2 cm. La filotaxia es espiral. Las hojas están apiñadas en los extremos distales de las ramas. Las hojas son subcoriáceas, oblongas o elíptico-oblongas, angostándose abruptamente en el ápice corto-agudo, acuminado u obtuso. La base de la hoja es decurrente, con márgenes revolutos. La especie crece en mesetas con buen drenaje o tierras planas de origen volcánico, con pequeñas pendientes en una escala de elevaciones variando de 1700 a 3000 m, temperaturas entre 6 y 20°C, y una precipitación anual entre 3500 y 8000 mm.

En condición verde la albura es de color rojo claro, y rojo en condición seca. El duramen es rojo intenso en las capas externas y rojo pálido amarillento hacia la médula. Cuando es secado al aire, el duramen adquiere un color pardo rojizo el cual cambia ligeramente a rojo amarillento hacia la médula. Los anillos de crecimiento se ven fácilmente a primera vista y están definidos por rayas divisorias de color más intenso. La madera tiene una fibra recta, a veces entrecruzada, y una textura media uniforme. El brillo es moderado, con fulgor plateado. La madera no tiene vista; no tiene olor ni sabor. La madera parda-rojiza tiene buen aspecto, durabilidad y peso moderado. La gravedad específica básica es 0.48, con pequeñas variaciones

correlacionadas con la zona de origen. En Costa Rica, el peso promedio de la madera verde es de 710 Kg/m³, con un contenido de humedad de 73%; en Panamá el peso promedio es de 920 Kg/m³ (57.5 libras/pie³), con un contenido de humedad de 94%. En sus propiedades físicas y mecánicas, la madera es equivalente a las de *Ulmus americana* L. (Olmo americano) y *Acer nigrum* Michx. (Arce negro), siendo la madera de Costa Rica superior a la de Panamá en propiedades mecánicas. La madera es buena para hacer papel. Es fácil de trabajar, tiene buen pulido, y tiene un tiempo de secado moderado. Su resistencia a ataques de hongos e insectos varía. La preservación de la madera es difícil. La madera es excelente para hacer muebles, armarios, puertas y marcos de puertas. También se utiliza en tornería, construcción interior y exterior, carpintería, triplay, botes y barcos (Record y Hess, 1949; Van der Slooten, 1968).

Comunmente muchos árboles florecen en febrero y marzo o desde agosto hasta noviembre. Con frecuencia, los árboles florecen y fructifican al mismo tiempo. Las flores están agrupadas en inflorescencias axilares, en las axilas de hojas distales de ramitas secundarias. Las inflorescencias son determinadas, comunmente pseudoterminal, dibotrioides, de 6 a 25 cm de largo, pedunculadas, con pedúnculos de 3 a 12 cm de largo y finamente puberulentos. El raquis, las ramas laterales, los pedúnculos y pedicelos son rosados o de color rojizo. Las flores son actinomorfas y bisexuales. Usualmente forman umbelas de cuatro flores en el extremo de ramas laterales de la inflorescencia. Las flores son pequeñas, densa y diminutamente puberulentas por fuera (cáliz y pedicelos). El perianto tiene dos verticilos tri-tepaloide-cupuliformes; los tépalos son imbricados, carnosos, de color crema o amarillentos. El hipantio es obcónico y rojizo o rosado. El androceo tiene nueve estambres funcionales distribuidos en tres verticilos. El gineceo es monocarpelar, monospermo, glabro y de color crema o verde claro. El ovario es ovoide y globoso; el estilo angosto; y el estigma, discoide. Los vectores de polinización son escarabajos (cantarofilia).

La mayoría de los frutos se producen desde abril hasta junio. A veces hay una cosecha menor en agosto y setiembre. La dispersión de los frutos se lleva a cabo principalmente por pájaros, mamíferos (quiropterocoria,

Especies O

diszoocoria), y gravedad. Para distancias largas, los murciélagos son diseminadores más eficientes de los frutos y semillas que los pájaros. El fruto es drupáceo. Un receptáculo carnosos, obcónico y rojizo rodea la base del fruto. Hay un promedio de 702 frutos/Kg. La semilla es grande y ovoide. El tegumento es pardo, delgado y formado por una testa, con un tegmen en las primeras etapas; el tegmen es destruido y reabsorbido durante el desarrollo de la semilla.

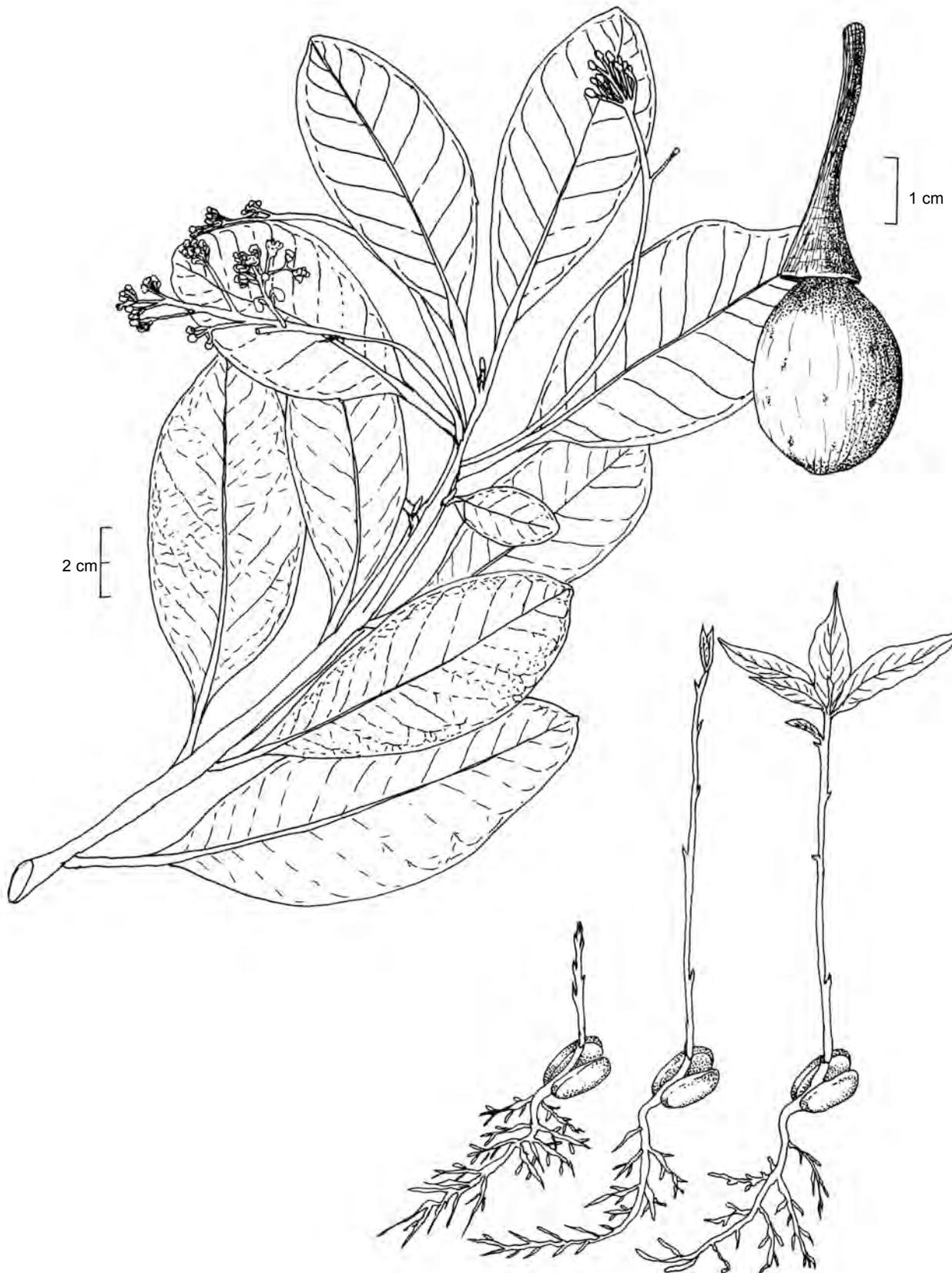
Los frutos pueden recolectarse del suelo o de los árboles. El mesocarpo carnosos debe removerse antes de sembrar las semillas. Hay un promedio de 1,428 a 1,430 semillas/Kg. El contenido de agua de la semilla es de aproximadamente 49%, ubicada principalmente en los cotiledones. El comportamiento de la semilla es recalcitrante y la viabilidad disminuye con la deshidratación. No son necesarios los tratamientos de pregerminación.

La germinación es hipogea y las plántulas son criptocotilares. En condiciones naturales, la germinación es buena, pero la mortandad de las plántulas es alta. En condiciones de invernadero, la protusión de la raíz comienza a los 50 días después de la siembra. Las plantas deben establecerse en campo cuando tienen de 4 ó 5 meses de edad. La supervivencia de la plántula y del árbol joven es satisfactoria en plantaciones experimentales si se establecen a elevaciones de más de 1700 m. La aplicación de fertilizante foliar a plantas de 1 a 4 meses de edad dió buenos resultados.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Las especies *Ocotea*, incluyendo *O. austinii*, almacenan alcaloides aporfinoideos de origen biosintético complejo y neolignanos derivados, que son estructuralmente variados (Bradbury *et al.*, 1983; Castro, 1993).

La polinización cruzada es obligatoria. Las flores son protóginas y el mecanismo floral en la familia es una dicogamia sincronizada (Kubitzki y Kurz, 1984). Las especies de la familia tienen dos tipos de floración en diferentes individuos. Algunos tienen flores que abren la fase femenina durante la mañana, cerrándola al mediodía. En la tarde del mismo día o al día siguiente, las mismas flores abren la fase masculina, cerrándola en la noche. En otros individuos, las flores abren la fase femenina en la tarde, cerrándola en la noche. En la mañana siguiente, abren la fase masculina. Este mecanismo impide la autopolinización. Si este ritmo se altera por condiciones climáticas, se puede presentar la geitonogamia aunque los frutos jóvenes muestran una abscisión temprana. Se ha sugerido muy enfáticamente un mecanismo postcigótico de incompatibilidad.



Ocotea austinii C.K. Allen

Página en Blanco

Otoba novogranatensis Moldenke

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Myristicaceae

Dialyanthera otoba Humb. & Bonpl.) Warb. (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 13: 89; 1895); *Myristica otoba* Humb. & Bonpl. (Plantae Aequinoctiales 2: 78; 1808-1809); *Otoba otoba* (Humb. & Bonpl.) H. Karst. (Deutsche Flora, Pharmaceutisch-medicinische Botanik 578; 1880-1883)

Aguanillo, bogamani verde, chispiador, coco, fruta dorada, hoja dorada, miguelario, otivo, otoba, otobo, otova, roble, saba, sangre de drago, sebo, white cedar, wine wood, zapatero (García, 1974)

La distribución geográfica incluye los bosques tropicales húmedos y muy húmedos de las tierras bajas costeras y bosques premontanos en Costa Rica, Panamá y Colombia (Gentry, 1979, 1993). La especie es dominante en los bosques amazónicos de Colombia con suelos fértiles. En Costa Rica y Panamá, es abundante en los bosques primarios y secundarios de las tierras bajas del Atlántico y el Pacífico.

Es un árbol alto que alcanza 40 m de altura y más de 1 m de DN (Duke, 1962a, 1962b; Gentry, 1993; Standley y Steyermark, 1949). El tronco es recto y cilíndrico en los dos tercios distales. Tiene contrafuertes conspicuos, especialmente en áreas pantanosas. Las ramas se extienden horizontalmente en un eje monopodial. Las ramas jóvenes son rugosas, estrigosas, glabrescentes y pubescentes. La corteza es gris, gris negruzca, o gris rojiza (en lugares parcialmente sombreados), casi lisa o con fisuras verticales, escamosa y se exfolia en placas irregulares. Es rosada en el interior, pero se vuelve roja cuando entra en contacto con la luz del sol y el aire. Exuda látex rojo y astringente. El grosor medio es de 3.0 mm. Las hojas son simples, enteras, pecioladas, exestipuladas, cartáceas o subcoriáceas, y distribuidas en espiral. El limbo de las hojas es ancho, elíptico u obovado, el ápice acuminado o cuspidado, la base es simétrica, atenuada; es de color subido, glabro, verde adaxialmente y glauco. La especie crece bien en llanos o áreas ligeramente onduladas, a veces con pendientes moderadas. Crece bien en suelos aluviales fértiles que tienen buen drenaje, moderadamente drenados o inundados por cortos periodos. Estas áreas inundadas están cercanas de arroyos o ríos. La elevación fluctúa desde el nivel del mar y los 1100 m, y la temperatura entre 22 y 32 °C. La precipitación anual fluctúa entre 3500 y 8000 mm.

En condición verde, la albura y el duramen son rojizos con pequeñas rayas más oscuras. La madera secada al aire es de color rojo vivo, o pardo rojizo. Los anillos de crecimiento no están bien definidos. La fibra de la madera es recta, a veces entrelazada, la textura es áspera, el brillo es alto y la figura tiene un fulgor argénteo en la superficie radial. La madera no tiene sabor ni olor. Es liviana o moderadamente

liviana, con una gravedad específica básica de 0.41, que varía según el origen del árbol. El peso verde promedio es de 740 a 750 Kg/m³, con un contenido de agua de 81 %; la madera secada al aire pesa 490 a 500 Kg/m³. La madera tiene una densidad, contracción volumétrica, y proporción de contracción tangencial/radial similares a las de la nuez moscada silvestre (*Virola koschnyi* Warb.), aile (*Alnus acuminata* Kunth), y caoba real (*Carapa guianensis* Aubl.). La proporción de contracción es desfavorable, pero es mejor que la de la nuez moscada silvestre (Llach, 1971; Record y Hess, 1949). El secado al aire es bueno; la madera se seca con pequeñas fisuras y torceduras. Se trabaja fácilmente y la superficie obtenida es lisa. El factor Runkel es 0.48 (grupo II: muy buena para fabricar papel) y el coeficiente de flexibilidad Peteri es de 0.61. La madera tiene una baja durabilidad natural y es susceptible a ataques de insectos. Termitas subterráneas causan un daño grave en un periodo de 1 año. Hongos cromógenos y xylófagos producen podredumbre en varios meses. La madera se conserva fácilmente y la penetración química es uniforme. La madera puede utilizarse para hacer cajas y embalajes de tablas. También se usa en carpintería, construcción interior, ebanistería, postes tratados, chapas, triplay, objetos torneados y mesas (Llach, 1971). Se utiliza en la elaboración de perfumes, velas y jabón, y como medicamento y fuente de narcóticos. Varias tribus de indios sudamericanas utilizan su resina en sus ceremonias religiosas, como parte de un rapé alucinógeno. La resina contiene derivados triptamínicos.

La especie es dioica. El patrón de floración es irregular, subanual o episódico. Se han encontrado flores en enero y febrero, de mayo hasta octubre y en diciembre. El florecimiento y el número de árboles fisiológicamente maduros produciendo flores en los diferentes episodios varían en años consecutivos. Las flores son pequeñas, actinomorfas, pediceladas y unisexuales. Están agrupadas en panículas o racimos subespigados. Las inflorescencias estaminadas son racimos subespigados (una a tres por axila), y tienen longitudes variables (promedio de 10 a 12 cm, en un rango de 3 a 20 cm). Tienen muchas flores en fascículos o pseudoverticilos (distribución subespigada), en el eje de la inflorescencia; hay un pseudoverticilo terminal.

Especies O

Cada pseudoverticilo puede tener de 9 a 15 flores, comúnmente 12. Las flores son pediceladas y de color pardo verdoso. En las flores masculinas y femeninas, el periantio se reduce a un cáliz trimero, inconspicuo, tepaloide, carnoso, de color verde amarillento y usualmente pubescente. Las flores masculinas tienen un androceo con tres estambres monadelfos; los filamentos están fusionados, formando una columna gruesa. La inflorescencia pistilada tiene de dos a cinco flores por fascículo, comúnmente cuatro. La flor femenina es hipógina, y el cáliz es trimero y tepaloide. El ovario es monocarpelar y el estigma es inconspicuo, bilobulado y subsésil; el estilo es muy corto y curvo. La polinización es entomófila y los vectores de polinización son pequeños coleópteros (cantarofilia, escarabajos). En las flores estaminadas y pistiladas, el pedicelo floral es corto (1 a 6 mm), verdoso, glabro o pubescente. Una bráctea orbicular, precozmente decidua, abraza cada fascículo. Los óvulos son anátropos, casi sésiles, bitégmicos y crasinucelados.

El principal cultivo de frutos se gesta desde diciembre hasta febrero, pero se pueden encontrar frutos en otros meses. Los períodos de fructificación pueden variar en años consecutivos. Hay de dos a cuatro frutos por inflorescencia. El fruto es monocarpelar, subgloboso o elipsoide, con un pericarpo carnoso, casi glabro. Los frutos se abren longitudinalmente en dos valvas, a lo largo de las suturas carpelar ventral y dorsal. Es difícil clasificar el fruto, pero puede considerarse una vaina carnosa. Aunque los frutos y las semillas caen por la gravedad (barocoria), la mayor parte de la dispersión es ornitocoria y mamaliocoria. El color del fruto atrae las aves fructívoras nativas. El contraste entre el arilo rojo-anaranjado, la semilla pardo-negra y la superficie interna blanca del fruto, es impresionante. Los arroyos y peces juegan un papel secundario en la dispersión de las semillas. Los pájaros son los diseminadores más importantes. Las semillas son ariladas, elipsoides u ovoides, con extremos distales agudos, puntiagudos. El arilo es anaranjado intenso o rojo y oleoso, con sabor astringente. Comúnmente las semillas miden de 18 a 24 mm de largo y de 16 a 21 mm de diámetro, excluyendo el arilo.

Las semillas se recolectan directamente del árbol o del suelo. Una selección cuidadosa de las semillas que permita eliminar semillas pequeñas, dañadas o mal formadas aumenta el porcentaje de germinación. Hay un promedio de 575 a 580 semillas frescas/Kg. El comportamiento de la semilla es recalcitrante y en condiciones naturales (temperatura de 26 a 30°C; humedad ambiental no menor a 85 %), las semillas pueden almacenarse sólo por unos cuantos días. Durante este período, el proceso de germinación continúa y el crecimiento del embrión no se detiene. El porcentaje de germinación es de 85 % y las semillas son viables por un período de 10 a 12 días. Rápidamente se deshidratan y mueren cuando el contenido de agua disminuye a menos del 30 %.

Las semillas no necesitan tratamientos pregerminativos y germinan bien en semilleros de arena. La germinación es epigea y la plántula es criptocotilar. La radícula resalta por toda el área micropilar de 10 a 12 días después de la siembra. En condiciones naturales, la mortandad de las plántulas es alta. En invernadero, las plántulas crecen más

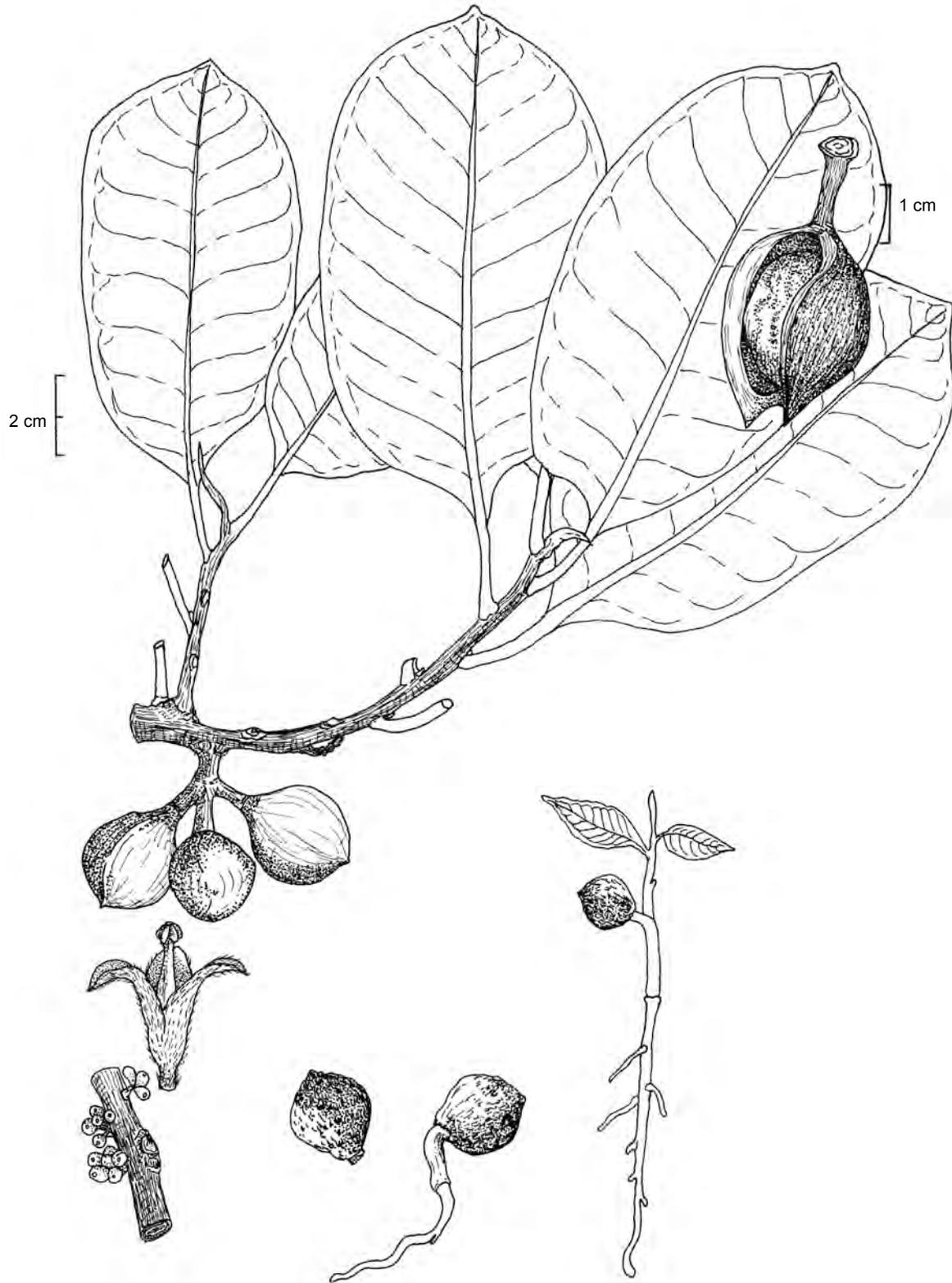
rápidamente que aquéllas de *Virola koschnyi*. Las plántulas deben trasplantarse a bolsas de plástico antes del desarrollo del eófilo.

La especie puede utilizarse probablemente en plantaciones monoespecíficas o mixtas; es adecuada para programas de manejo de bosques naturales.

INFORMACIÓN ADICIONAL

La testa y el tegmen forman el tegumento. El tegmen es delgado en la semilla madura y tiene numerosas invaginaciones vascularizadas, penetrando el endospermo. El endospermo es blancuzco, sólido, ruminado, blando y muy oleoso. La semilla no tiene perispermo. El embrión es microscópico. Los cotiledones haustoriales permanecen unidos a la planta por varios meses; la capa de abscisión se forma en el extremo proximal, cuando la planta tiene de 5 a 7 meses de edad.

Los gorgojos (*Conotrachelus* sp., Curculionidae) atacan muchas semillas en el suelo, debajo de la copa del árbol; también atacan las semillas de *Virola* sp. Las larvas del insecto crecen en el endospermo y dañan el embrión microscópico, evitando la germinación.



Otoba novogranatensis Moldenke

Página en Blanco

Pachira aquatica Aubl.

J. A. OSPINA

Centro Internacional de Agricultura Tropical
Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia

Familia: Bombacaceae

Sin sinónimos

Cacao de monte, castaño del chocó, ceiba, ceibón de agua, chila blanca, noli, pumpunjuche, saba, sunzapote, zapote bobo, zapote de agua, zapotolongo, zapotón (Pérez, 1956)

Es nativo de los trópicos de América (Sanchez *et al.*, 1985). Es un árbol decíduo de tamaño pequeño a mediano que puede alcanzar 17 m de altura y 90 cm de DN (Encarnación, 1983). Tiene un tronco grueso, cilíndrico y una ramificación monopodial verticilada en árboles jóvenes, que se vuelve simpodial en árboles adultos. La parte externa de la corteza gris es ligeramente agrietada longitudinalmente, sin lenticelas, espinas, áreas verdes o ritidoma. La parte interna de la corteza mide hasta 1.5 cm de grosor y es de color crema-blancuzco, con una textura heterogénea laminar junto a la albura, seguido de una capa exterior de haces de fibras que alternan con zonas parenquimatosas, cruzado por numerosas inclusiones de color anaranjado. A los 25 años, los árboles son cónicos y tienen una altura promedio de 11 m y 9.2 m en diámetro de copa. El árbol tiene aletas bien desarrolladas en especímenes descritos en México (Pennington, 1968). Muestra hojas digitadas, alternas, generalmente con 4 a 7 folíolos de hasta 22 por 6 cm, de forma elíptica, y peciolulos articulados de hasta 15 cm de largo. El árbol crece bien en suelos fértiles (Tokura *et al.*, 1996). Crece desde el nivel del mar hasta 1300 m, con temperaturas promedio de 24 °C o superiores, y una precipitación anual entre 1000 y 2000 mm.

Se utiliza en setos vivos; es una excelente especie ornamental que florece, aun como un arbusto. Teniendo un sabor similar al de castañas europeas (Pérez, 1956), las semillas tostadas se comen (Tokura *et al.*, 1996). Las semillas tostadas también pueden molerse y prepararse como chocolate, que tiene buen sabor pero un olor repulsivo. La bebida es nutritiva y se utiliza como tónico. También contiene un aceite comestible. Las hojas jóvenes son comestibles y se las remoja en agua para producir un líquido utilizado para protección contra envenenamiento, y como un antídoto para mordeduras de animales venenosos (Ophidia) (García, 1992).

Los árboles pueden florecer por primera vez a los 3.5 años de edad, y los frutos pueden cosecharse cuando los árboles tienen aproximadamente 4 años de edad. Las flores aparecen en marzo y abril y de septiembre a diciembre (Sanchez *et al.*, 1985). Las llamativas flores de color verde olivo miden hasta 31 cm de largo, con cinco pétalos, y son exquisitamente aterciopeladas; la columna

estaminal está subdividida en numerosos estambres que parecen un cepillo. El fruto de color amarillo olivo es elíptico a subgloboso y mide hasta 21 por 12 cm, con cinco valvas que tienen una consistencia carnosa y no tienen fibras internas. Robyns (1963) describe el fruto que tiene semillas envueltas en fibras (kapok). Sin embargo, Cuatrecasas (1954) y Kroll y Ríos (1992), indican que la parte interior de las valvas (incluyendo el tegumento) tiene una consistencia carnosa. El fruto capsular es similar al del grano de cacao (Tokura *et al.*, 1996). Las semillas de 2.5 por 2 cm tienen una forma subglobosa y son de color pardo obscuro (Kroll y Ríos, 1992).

Los frutos se recolectan desde enero hasta marzo y desde julio hasta septiembre (Sanchez *et al.*, 1985). A los 8 años de edad, el árbol producirá 127 frutos; a los 25 años, 250 frutos (Sanchez *et al.*, 1985). Los frutos dehiscentes liberan las semillas en la madurez, y las semillas se recolectan directamente del suelo. Hay un promedio de 1,900 semillas/Kg.

Después de 25 días y con una pureza de 100%, hay un 52% de germinación (Tokura *et al.*, 1996). Sin embargo, se ha reportado germinación precoz a los 11 días, sin pretratamientos (Sanchez *et al.*, 1985).

Las semillas se germinan en viveros y se trasplantan manualmente a bolsas. Las plantas alcanzan de 30 a 40 cm en aproximadamente 53 días, y se siembran a distancias de 7 por 7 m (Sanchez *et al.*, 1985). Las plantas deben establecerse en la tierra que ha sido arada y rastreada. Las plantas necesitan cuidados básicos como un riego adecuado, tierra fértil y la remoción de la vegetación exuberante. Los árboles maduros no necesitan tratamiento especial y muestran una buena producción después de 25 años (Sanchez *et al.*, 1985).



Pachira aquatica Aubl.

Parkinsonia aculeata L.

L.A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fabaceae

Parkinsonia thornberi M. E. Jones

Acacia, acacia de agüijote, acacia de mesones, arrete-boeuf, boonchi strena, cambrón, cina-cina, cují extranjero, espino del cairo, espino negro, flor de mayo, goajiro, horsebean, Jerusalem, Jerusalem-thorn, Junco marino, lluvia de oro, madam raíz, madam yass, mataburro, palo de rayo, palo verde, paují, retama, retamola siempre-viva, sauce, sauce espino, sulfatillo, sulfato, wonder tree, yabo, yass

Nativo de Texas, Arizona, México y posiblemente de otros sitios, está distribuida ampliamente en los trópicos de América. Una vez cultivada, los árboles se extendieron y naturalizaron por todo el sur de los Estados Unidos, el sur de Argentina y los trópicos del Viejo Mundo. La especie también crece por todas las Antillas, donde probablemente se introdujo en las Bermudas.

Es un árbol de lento crecimiento que comunmente tiene un tronco relativamente corto. Este pequeño árbol espinoso alcanza de 3 a 6 m de altura y de 5 a 8 cm de DN. La corteza es lisa y amarilla-verde o azul-verde, y las ramas y foliolos con frecuencia son del mismo color. Las ramas inician cerca del suelo con una copa muy abierta de ramas extendidas. Los foliolos tienen espinas cortas en pares (estípulas) que pueden permanecer en las ramas y el tronco, en grupos de tres o de forma individual. Las hojas alternas son doblemente pinadas (bipinadas), y consisten de un eje principal muy corto terminando en una espina, y uno o dos pares de ejes inclinados. Los ejes miden de 10 a 30 cm de largo, 0.35 cm de ancho, son planos y ligeramente engrosados. Cada tira o faja inclinada tiene 20 a 30 pares de hojuelas deciduas, delgadas, oblongas y verdes, y funciona como una hoja después que las hojuelas se caen. El follaje es verde todo el año, aunque el árbol parece no tener hojas después de que las hojuelas se caen. En Guanacaste, Costa Rica, crece en grandes rodales naturales en áreas que son pantanosas durante la estación lluviosa, y muy secas durante la estación seca.

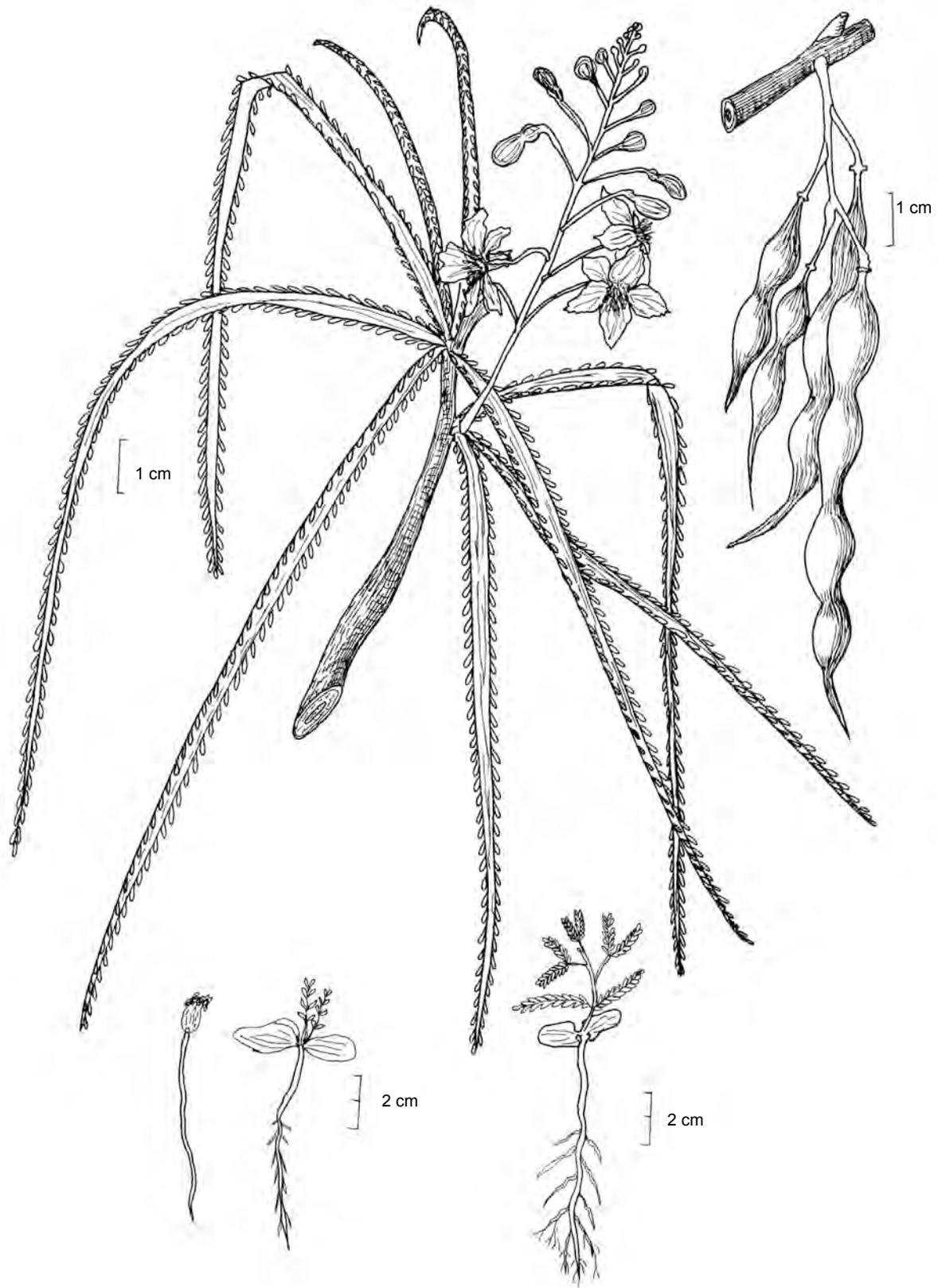
La madera se considera moderadamente dura, pesada (gravedad específica es 0.60), quebradiza y se utiliza principalmente como leña. La albura de esta especie es amarillenta y gruesa; el duramen es de color pardo claro o pardo rojo.

Los árboles también se cultivan como setos vivos espinosos que funcionan como cercos, y el ganado come el follaje y las vainas (Little y Wadsworth, 1974). Una infusión de las hojas se utiliza en medicamentos caseros. Debido a que el árbol tiene un follaje característico, las ramas dobladas, y abundantes y atractivas flores amarillas, también se plantan como ornamentales en muchas ciudades tropicales y subtropicales.

Comienza a florecer y fructificar a los 5 y 6 años, después de la siembra. Muchas flores fragantes y amarillas, poco parecidas a un frijól, se llevan en panículas de tallos delgados todo el año. Las vainas son lineales, torulosas, estriadas y dehiscentes, de 5 a 15 cm de largo, y apretadas entre las semillas oblongas de color pardo oscuro, que miden 0.90 cm de largo.

Cuando las vainas se vuelven de color pardo oscuro, se recolectan de los árboles y se colocan en mantas a la sombra, hasta que se secan lo suficiente para ser abiertas manualmente. Las semillas mantienen su viabilidad por lo menos 9 años, cuando se guardan en envases herméticamente cerrados a 4 °C, y con un contenido de agua de 5.7 % (Trujillo, 1996a).

La germinación de las semillas se aumenta cuando las éstas se sumergen en agua hirviendo (100 °C), por 5 segundos, luego se trasladan a agua de grifo y se remojan por 24 horas (Trujillo, 1996b). Las semillas comunmente se germinan en cajas planas llenas de tierra esterilizada. Las plántulas se trasladan a bancos de viveros o a bolsas de polietileno. Las plantas pueden establecerse en el campo en aproximadamente 10 a 12 meses (observaciones personales).



Parkinsonia aculeata L.

Peltogyne purpurea Pittier

L.A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Aromo, morado, nazareno, nene, purple Herat

Crece en el Pacífico sur de Costa Rica y Panamá. Es un árbol decíduo de muy lento crecimiento, que alcanza de 35 a 40 m de altura y 1 m de DN. El tronco tiene contrafuertes moderados, y la corteza es lisa, de color gris en la superficie y rosada en la capa interior. Las hojas son alternas, estipuladas, pinadas y compuestas, de un solo par de hojuelas (de vez en cuando tres). El limbo es elíptico-lanceolado, largamente acuminado, correoso, de 5 a 8 cm de largo y de 3 a 4 cm de ancho; el raquis no tiene crecimiento terminal. Los árboles son brevemente deciduos a fines de diciembre o a principios de enero, las hojas pardas son algo conspicuas antes de caerse. El nuevo follaje aparece casi inmediatamente, y el árbol en esta condición puede verse por varios kilómetros (Allen, 1956). Encontrándose en climas muy húmedos, el árbol crece mejor en las colinas o en áreas con suelos con buen drenaje, en elevaciones que fluctúan entre 50 a 500 m. El árbol crece en climas con una precipitación anual de 3500 a 5000 mm y temperaturas promedio de 23 a 27 °C.

La madera es pesada (gravedad específica de 0.83), difícil de secar, con una torcedura moderada y algunas fisuras, y difícil de trabajar y conservar. Sin embargo, tiene una alta durabilidad. Cuando está seca, la albura es gris-amarillo-parda, y el duramen es de un color morado brillante cuando se expone a la luz (Carpio, 1992). La fibra es entrecruzada, la textura es de media a fina; y las tiras de color oscuro alternan e irradian en las superficie. La madera se utiliza para herramientas agrícolas, botes, carpintería en general, construcción interior y exterior, durmientes de ferrocarril, muebles, ebanistería, paneles, incrustaciones, pisos, guardabarros de muelle, chapas y platos ornamentales (Allen, 1956; Carpio, 1992). Algunas puertas del Museo Nacional de Costa Rica están hechas de esta madera fina.

Produce flores pequeñas, blancas, fragantes en panículas subterminales, muchas veces desde principios de agosto hasta septiembre; cada cosecha de flores dura tres días (Allen, 1956). El fruto es una vaina parda, plana, oblicuamente obovoide a oblonga, con una semilla de aproximadamente 5 cm de largo, que madura muy abundantemente a principios de febrero. Vilchez (1997) estudió la fenología de esta especie en un bosque explotado de la Península de Osa, Costa Rica, en una de las regiones donde este árbol es relativamente abundante. Encontró que los brotes de las hojas se presentan principalmente en marzo y abril, después de un período de

intensa caída de hojas (enero y febrero). El árbol florece desde mayo hasta agosto, con un pico en junio. Se observaron frutos maduros desde noviembre hasta enero.

Es uno de los árboles maderables más valiosos en el sur de Costa Rica, no se regenera artificialmente. Debido a que la madera se cosecha solamente en bosques primarios, no existe información sobre prácticas de viveros y el cuidado de las plántulas (Nichols y González, 1991a, 1991b).

Especies P



Peltogyne purpurea Pittier

Pentaclethra macroloba (Willd.) Kuntze

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Acacia macroloba Willd. (Species Plantarum. Editio quarta 4[2]: 1054; 1806); *Mimosa macroloba* (Willd.) Poir. (Encyclopedie Methodique Botanique...Supplement 2 [1]: 66; 1811); *Acacia aspidioides* G. Meyer (Primitiae Florae Essequiboensis...165; 1818); *Pentaclethra filamentosa* Benth. (Journal of Botany; second series of the Botanical Miscellany 2 [11]: 127-128; 1840); *Pentaclethra brevipila* Benth. (Journal of Botany; second series of the Botanical Miscellany 2 [11]: 128; 1840); *Cailliea macrostachya* Steud. (Flora 26: 759; 1843); *Entada werbaeana* J. Presl. (Epimeliae Botanicae 206; 1849)

Bois mulatre, carbonero, fine-leaf, gavilán, koeroebahara, koeroballi, koorooballi, koroballi, kroebara, mulato, oil bean of tree, palo de aceite, palo mulato, paracachy, paraná-cachy, paroa-caxy, pracaxy, quebracho, sangredo, sangredo falso trysil, wild tamarind (Flores, 1994f; Record y Hess, 1949; Standley, 1937)

Crece naturalmente desde Nicaragua hasta el Amazonas, incluyendo las Guayanas y las Antillas (Brako y Zarucchi, 1993; Ducke, 1949; Schery, 1950). Es abundante en tierras bajas costeras con una pendiente moderada. Está formado por tres poblaciones neotropicales disyuntivas (Hartshorn, 1983b). La más grande se encuentra en tierras bajas del Amazonas de la costa del Atlántico, desde el noreste de Venezuela hasta las Guayanas, incluyendo las islas de Trinidad y Tobago. Una segunda población habita el oeste de Colombia (Departamento de Chocó), y las tierras bajas húmedas de la Provincia Darien, en Panamá. El último grupo está ubicado en las tierras bajas del Atlántico del sudeste de Nicaragua, Costa Rica y el oeste de Panamá (Hartshorn, 1983b). En el bosque, la especie crece en asociación con *Carapa guianensis* (subdominante en el dosel), *Pterocarpus officinalis* Jacq., *Stryphnodendron microstachyum* Poepp., y las palmeras *Astrocaryum alatum* H. F. Loomis y *Iriartea gigantea* H. Wendland ex Burret (Flores, 1994; Hartshorn, 1983).

Es un árbol bonito, emergente de rápido crecimiento, que es dominante en el dosel de los bosques tropicales húmedos. Alcanza de 30 a 35 m de altura y 130 cm de DN. El tronco es cilíndrico y acanalado en la base; en lugares estacionalmente inundados, el árbol desarrolla pequeños contrafuertes. Los árboles con un tronco de más de 70 cm de DN usualmente tienen médulas huecas. Las ramas son ásperas y fuertes, y el follaje es emplumado. Los vástagos jóvenes son ferruginosos (Flores, 1994f; Schery, 1950). La corteza es lisa y pardo-grisácea, con lenticelas horizontales. Interiormente es granular y algo rosada. Su grosor promedio es 2 a 3 mm. La filotaxia es espiral. Las hojas son largas, lustrosas, biparipinnadas, estipuladas, con una pequeña estructura en el extremo distal. La densidad de la especie en el bosque es de casi 50 %, pero disminuye con la pendiente; es común cerca de ríos, arroyos y zonas estacionalmente inundadas. La especie crece bien en suelos aluviales o residuales derivados de basaltos. Se encuentra en áreas pantanosas o con mal

drenaje con suelos ácidos. En algunas zonas, el árbol crece en rocas volcánicas cubiertas por una capa delgada de suelo volcánico. La escala de elevación de la especie fluctúa entre 0 a 600 m; la temperatura fluctúa entre 24 y 35 °C, y la precipitación anual promedio es más de 3500 mm.

La mayoría de la actividad cambial y producción de madera en el árbol se presenta en la estación seca (desde diciembre hasta abril), cuando no se producen flores (Hazlett, 1987). Los anillos anuales son esbozados por zonas oscuras y fibrosas. El duramen y la albura son notablemente diferentes. La albura verde es blanquizca mientras que el duramen es pardo rojizo. La madera secada al aire tiene albura rosada y un duramen pardo rojizo. La madera tiene fibra recta o entrelazada, textura media, brillo moderado y no tiene veteado; sin embargo, tiene una apariencia atractiva. La madera es de alta calidad; es pesada (peso verde de 1090 a 1230 Kg/m³, con 120 a 124 % de contenido de humedad; la gravedad específica básica es de 0.51 a 0.65). La contracción volumétrica es moderada, y la proporción de contracción tangencial/radial es normal. La madera corresponde al tipo estructural B (Herrera y Morales, 1993; Record y Hess, 1949). El contenido de humedad es de 12 %. La flexión estática es mediana: compresión paralela de las fibras es baja; compresión perpendicular es media. El corte es mediano y la dureza Janka (fuerza lateral y extrema) es casi mediana. Es fácil de aserrar y se pule bien. El secado al aire es fácil y moderadamente rápido (Herrera y Morales, 1993). La madera más pesada corresponde a individuos de la población existente en las tierras bajas del Atlántico de Nicaragua, Costa Rica y Panamá. En las tierras bajas del Atlántico de Costa Rica, se ha encontrado un subtipo: los árboles son más altos, el tronco no tiene ramas en el tercio de la base, la madera es oscura y la calidad de la madera es más alta. La durabilidad natural de la madera es moderada y la preservación es fácil. Resiste el ataque de termitas subterráneas desde los 6 ó 7 años, pero después

Especies P

se descompone. Es susceptible a ataque de hongos al nivel del suelo o por debajo de éste, al año posterior a ser cortado. Sobre el nivel del suelo, la pudrición se presenta 2 años después (Bultman y Southwell, 1976).

Es una madera bonita con múltiples usos. Hace varios años, los países centroamericanos exportaban grandes cantidades de esta madera a Cuba y a otros países, donde se utilizaba para hacer postes de teléfonos. Actualmente, la madera se utiliza como un sustituto de la Caoba (*Swietenia macrophylla*), Cedro macho, Carapa o Caoba real (*Carapa guianensis*) y Anaconda o Guaquin (*Cordia alliodora* [Ruiz y Pav.] Oken), para hacer muebles, armarios, puertas y marcos para ventanas. También se utiliza para hacer pilares, vigas, pisos, peldaños de escaleras, durmientes de ferrocarril, formas torneadas y parquet. En comunidades rurales, la madera se utiliza para pisos de puentes. La corteza es una fuente potencial de taninos para curtido de pieles. Un alcaloide que se encuentra en la corteza y en la semilla, debe ser estudiada para verificar su toxicidad así como las propiedades medicinales que se le atribuyen por grupos de indios sudamericanos y centroamericanos (Allen y Allen, 1981; Flores, 1994f). Las ramas o troncos que no son apropiadas para uso industrial se han utilizado para leña (Flores, 1994f; Record y Hess, 1949).

Puede iniciar a florecer y fructificar de 1 a 2 años de edad. La especie florece principalmente desde abril hasta mayo y desde julio hasta agosto, aunque se observan flores durante toda la estación lluviosa. Los racimos tienen numerosas flores (aproximadamente 200 flores por racimo), aunque se desarrollan pocos frutos (Flores, 1994f). Las flores son bisexuales y monomorfas. Están agrupadas en racimos densos con un raquis carnoso y espadiciforme. Las inflorescencias miden de 2 a 4 cm de largo. La maduración de la flor es mayormente acropétala. La flor es pequeña, sésil, pentámera y algo coriácea. La especie tiene polinización cruzada y varios insectos pequeños son los probables agentes polinizantes. De una a cinco flores por inflorescencia establecen un fruto. El principal cultivo de frutos aparece en agosto y septiembre; un cultivo secundario aparece en noviembre y diciembre; sin embargo, se pueden observar frutos en otros meses.

El fruto es una vaina dehiscente, pedicelada, lineal, comprimida lateralmente, obtusa en el ápice, leñosa, de 20 a 50 cm de largo, de 4 a 6 cm de ancho y de 1 a 3 cm de grosor. El exocarpo es delgado, opaco, pardo obscuro, glabro y moderadamente exfoliante; el mesocarpo es grueso, fibroso, leñoso y bien vascularizado por las ramas de las venas dorsales y ventrales. El endocarpo es ligeramente septado, opaco y pardo rojizo claro. El pedicelo es grueso, leñoso y de 1 a 3 cm de largo. La vaina tiene de tres a ocho semillas. La dehiscencia de la vaina es explosiva y la dispersión de la semilla es autocórica; comienza en el extremo distal y progresa de forma basipetálica a lo largo de las suturas ventrales y dorsales. Conforme las valvas se mueven hacia atrás, las semillas se expelen a una distancia de 30 a 40 m (Flores, 1994f; Flores y Rivera, 1989b).

La semilla es ovalada u obovada, y comprimida lateralmente; las caras son asimétricas. El tegumento es pardo, coriáceo opaco y unitégmico; no hay tegmen. La semilla está clasificada como sobrecrecida (Corner, 1951),

porque su crecimiento está limitado por el tamaño de la vaina. Hay un promedio de 280 a 300 semillas/Kg. Las semillas contienen un alto contenido de lípidos con potencial industrial. Las semillas frescas tienen aproximadamente de 42 a 45 % de contenido de humedad. El comportamiento de la semilla es recalcitrante. Las semillas no toleran la desecación o fluctuaciones drásticas de temperatura. Pueden almacenarse de 4 a 6 días bajo temperatura ambiente (24 a 30 °C) y humedad ambiental (más de 90 % de humedad del aire).

El promedio de germinación es 90 %, y puede aumentarse si se desechan las semillas dañadas o descoloridas. La germinación es hipógea y las plántulas son criptocotilares (parcialmente). La protrusión de la radícula se presenta de 8 a 10 días después de la siembra. Con frecuencia, de 10 a 11 larvas de insectos emergen a través de pequeños agujeros en la superficie adaxial de los cotiledones, lo cual disminuye el vigor de la semilla. Si la plúmula se daña, el desarrollo de los vástagos no se presenta (Flores, 1994f).

Las semillas pueden establecerse en semilleros de invernaderos o en bolsas de plástico. La siembra debe ser superficial, con semillas en posición vertical y el extremo agudo colocado dentro del substrato. No deben enterrarse. Germinan bien bajo diferentes regímenes de luz y toleran la sombra. Las plántulas que crecen en el sotobosque pueden ser trasplantadas con éxito a semilleros de germinación, bolsas de plástico o en áreas abiertas en el campo (Flores, 1994f).

La especie ha sido sembrada esporádicamente en parcelas experimentales. Se ha utilizado una distancia de plantación de 3 X 3 m. El crecimiento y la supervivencia de los árboles jóvenes no han sido evaluados cuidadosamente. En el bosque, las semillas germinan bien. Las plántulas, los árboles jóvenes y juveniles de todas las edades, sobreviven debajo del dosel, aunque su crecimiento es lento, especialmente durante los primeros dos años. La depredación por insectos es intensa. La especie es pionera en la regeneración de áreas perturbadas; bajo la regeneración natural, forma rodales mono-específicos. Tres factores pueden explicar su capacidad colonizadora: fijación de nitrógeno por los nódulos de la raíz (Allen y Allen, 1981), sexualidad precoz, y una serie de yemas secundarias capaces de reemplazar el vástago principal dañado (Flores, 1994f). La especie parece apropiada para regeneración natural y para el manejo natural de los bosques.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El nombre del género se deriva de las raíces griegas *penta* (cinco) y *kleithron* (tornillo). Se refiere a la estivación valvada de los lóbulos del cáliz y a la concrecencia del pétalo en el tercio basal. El nombre de la especie se refiere a los lóbulos grandes y gruesos del cáliz (Allen y Allen, 1981; Flores, 1994f).

El peciolo de la hoja mide de 1 a 7 cm de largo, pulvinulado, semiterete y sulcado adaxialmente. El limbo de la hoja tiene de 15 a 20 pares de pinas opuestas, pulvinular, y mide de 2 a 10 cm de largo. El raquis puede alcanzar una longitud de 30 cm; es pubescente y acanalado adaxialmente. Los numerosos foliolulos por pina

Especies P

son opuestos, semisésiles, pequeños, lineal-subfalcados, de 6 a 9 mm de largo, y de 1 a 2 mm de ancho. Los foliolulos son enteros, con semilimbos asimétricos y tienen márgenes pubescentes, ápice agudo-acuminado, y una base asimétrica que es oblicua, redonda, truncada o auriculada. Las pínulas son hipostomáticas, y los estomas son paracíticos (Flores, 1994f).

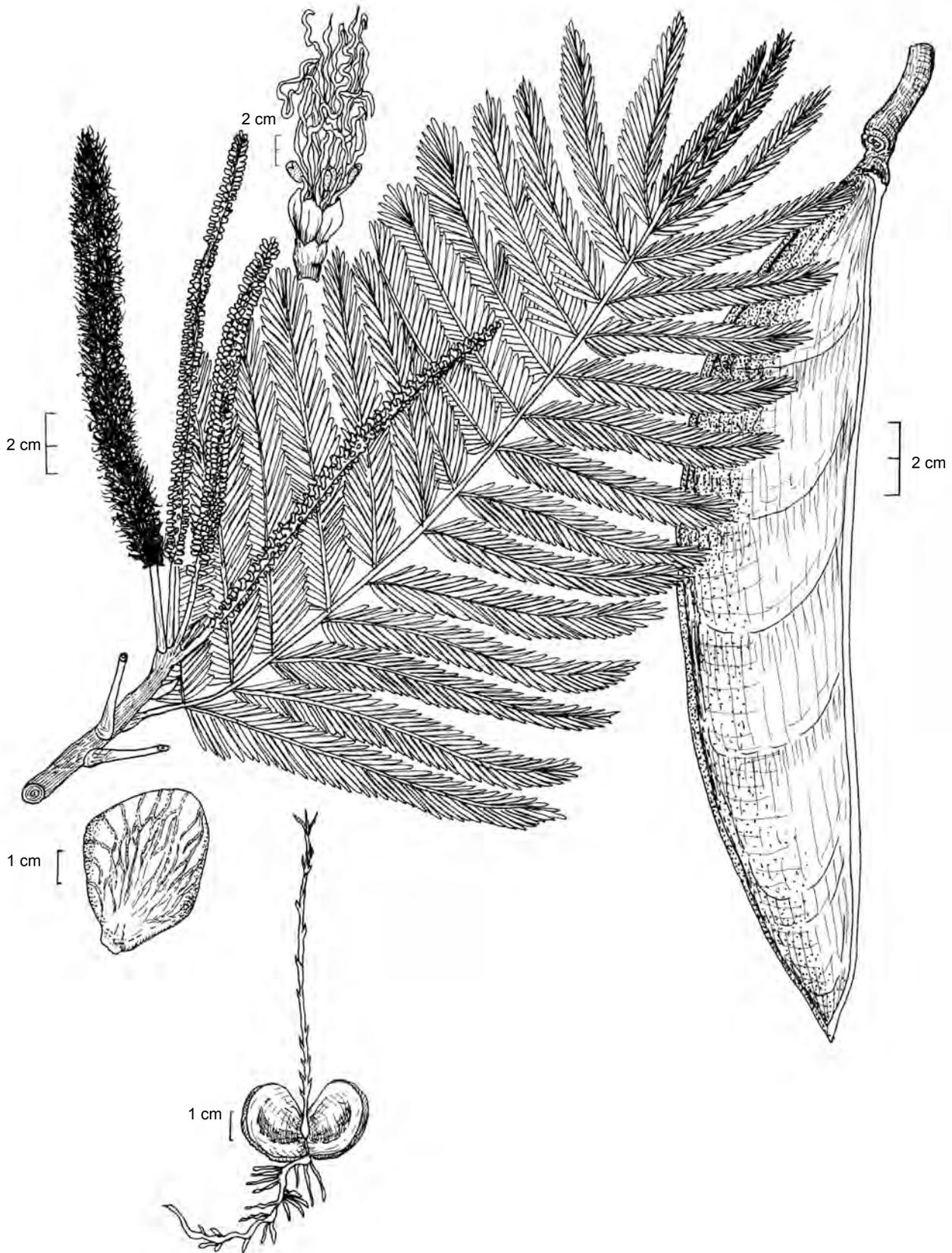
El cáliz es cupuliforme y morado, y los lóbulos del cáliz son pubescentes, gruesos, anchos, redondos distalmente, con estivación imbricada y de 1 a 2 mm de largo. Los pétalos son elípticos, 4 a 5 mm de largo, coherente en el tercio de la base, pubescentes, valvados y morados, aunque verdosos distalmente. Los estambres alternan con los sépalos y cinco estaminodios blancos. Los estambres son extrorsos, blancos o amarillentos, y fusionados basalmente a los estaminodios. Los filamentos son filiformes y miden de 5 a 7 mm de largo; las anteras miden 1 mm de largo y son blancuzcas, con una prominente glándula distal. La dehiscencia de la antera es longitudinal. Los granos de polen son liberados en mónadas; son triporados (con un diámetro de 40 a 45 μm), la exina es lisa y sin retículo (Guinet, 1978). El gineceo tiene un solo estilo conspicuo, más largo que los estambres; el estigma es ancho y truncado. El ovario es subsésil, pubescente, libre y monocarpelar, con placentación laminar. Tiene varios óvulos bitégmicos, anátropos. El funículo es corto (2 a 3 mm de largo), grueso y restringido cerca de la placenta (Flores, 1994f).

Las semillas no tienen endospermo ni perispermo. El embrión es sobrecrecido. Los cotiledones son carnosos, gruesos, parenquimáticos, oleosos y ligeramente cóncavos adaxialmente; mantienen la asimetría demostrada externamente por la semilla. El eje del embrión es recto; la plúmula rojiza está bien desarrollada y tiene muchos primordios de hojas (Flores, 1994f; Flores y Rivera, 1989b). La base auriculada de los cotiledones encierra la pequeña radícula.

El hipocótilo es rudimentario. El desarrollo de la plúmula es rápido y muchas alcanzan una longitud de 25 a 35 cm en 45 días (Flores, 1994f). La plántula produce una espiral de 14 a 17 escamas antes de dar origen a la primera hoja bipirapinnada. La axila de cada escama tiene dos yemas secundarias en una serie descendente. La escama distal y las subsiguientes hojas biparipinnadas tienen una serie de tres yemas secundarias. La serie de yemas secundarias aumenta la supervivencia de plántulas y árboles jóvenes (Flores, 1994f).



Especies P



Pentaclethra macroloba (Willd.) Kuntze

Persea americana Mill.

J. A. OSPINA

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia

Familia: Lauraceae

Laurus indica Siebmann, *Persea gratissima* Gaerthner, *P. praecox* Poep. (Pérez, 1956)

Aguacate, aguacatillo, alligator, curo, palto, pear (Pérez, 1956)

Originaria de América, crece desde Chile hasta México y en las islas del Caribe. Aunque está concentrada en los países latinoamericanos, el árbol se cultiva ahora en las Filipinas, Nueva Zelandia, Australia, Sudáfrica, Kenia, Costa de Marfil, Marruecos, Israel, las islas Canarias y España.

Es una planta de crecimiento periódico donde las tasas de crecimiento están afectadas por condiciones locales. En áreas de humedad constante, crece todo el año. En regiones más secas o frías, el árbol puede pasar por cuatro etapas de crecimiento anuales y durante ciertos períodos puede perder mucho follaje; la etapa principal usualmente coincide con florecimiento. El nuevo crecimiento de vástagos o pequeñas ramas se presenta solamente en ciertas partes del árbol. En años con mayor crecimiento, el cultivo de frutos se reducirá, y en varios cultivares la producción es pronunciadamente bianual. Los vástagos o pequeñas ramas son cilíndricos o prismáticos, o tienen hojas alternas que tienen yemas axilares. La forma de las hojas varía considerablemente dependiendo de la posición. Las especies silvestres pueden alcanzar una altura de 20 m. Crece bien en suelos que son sueltos, con buen drenaje, ligeramente ácidos y ricos en materia orgánica (Tokura *et al.*, 1996). El árbol crece en elevaciones desde el nivel del mar hasta los 2400 m, con temperaturas promedio de 16 a 24°C, y una precipitación anual de 800 a 1700 mm. Los árboles silvestres tienen una copa esférica, mientras que los árboles cultivados, que se originan de injertos y sometidos a podas, tienen una apariencia muy diferente.

Es una especie muy polimorfa. Algunas características clonales, como la forma y el color del follaje, contribuyen a crear una gama muy extensa de tipos, y los tipos cultivados pueden separarse en tres grupos o razas: mexicana, guatemalteca y antillana (León, 1987). Información adicional sobre estas razas se presenta en la última sección de esta descripción.

Es importante comercialmente como una especie de fruto. El fruto tiene cualidades nutritivas muy altas; su índice calórico es similar al del plátano. Contiene entre 5 y 35 % de grasa, fundamentalmente ácido oleico, con un índice similar al del olivo. El coeficiente de digestibilidad de la grasa es similar al de la grasa de vaca. La semilla tiene un

alto contenido de taninos y la corteza tiene propiedades vermífugas (Gózman, 1989).

Las flores emergen en panículas que retoñan a partir del nuevo crecimiento en el ápice de las pequeñas ramas o de la axila de las hojas. El eje de la panícula es fuerte y pubescente y tiene varias brácteas deciduas. Produce varios miles de flores por planta. Las panículas se abren por largos períodos de semanas o meses. Sin embargo, el número de flores que producen frutos es de 5 % o más. Las características del fruto varían mucho dependiendo de la raza y variedad. Predominan los frutos en forma de pera, pero también existen frutos esféricos y ovoides. Comúnmente son asimétricos, y el lado con más fibras o fascículos vasculares es más grueso. El pericarpo está compuesto de una corteza cuyo grosor y color varía de verde amarillento a morado o casi negro; la superficie varía de lisa y lustrosa a acanalada y opaca. El mesocarpo es carnoso, de masa blanda, de color amarillento-verdoso-blanco, con pigmentación verde cerca de la corteza. La semilla ovoide ocupa una gran parte del fruto; está formado por dos cotiledones carnosos y un embrión pequeño; no contiene endospermo. La cubierta está formada por una a cinco capas exteriores de esclerénquima, y varias capas de parénquima. La capa más externa del parénquima, junto a la del esclerénquima, está llena de taninos, que le dan el característico color oscuro. Los cotiledones consisten principalmente de parénquima que contiene almidón y taninos (León, 1987).

El tiempo entre el florecimiento y la cosecha de frutos depende de la raza: para la raza antillana es entre 5 y 6 meses, para la raza guatemalteca entre 8 y 10 meses, y para la raza mexicana entre 7 y 10 meses (Gózman, 1989). Los frutos se recolectan manualmente utilizando escaleras y tijeras o cuchillos. Arrancar el fruto puede dañarlo. Dado que los frutos son delicados, no deben ponerse en el suelo sin protección. El tallo debe cortarse cerca del fruto para prevenir daño a otros frutos cuando se empaacan. Los frutos recién cosechados deben colocarse en la oscuridad y refrigerarse.

El contenido de humedad en las semillas con madurez de cosecha es de aproximadamente 65 %. Las semillas son recalcitrantes y pierden su viabilidad de 2 a 3 semanas después de sacarse del fruto. Sin embargo, los frutos pueden almacenarse por períodos de más de 8 meses en

Especies P

un cuarto seco a 5 °C (Halma y Frolich, 1949; Spalding *et al.*, 1976). La viabilidad también puede mantenerse por varios meses cubriendo las semillas, con un fungicida en polvo y almacenándolas en aserrín mojado o turba, en bolsas de polietileno, a una temperatura de 4 a 5 °C (Verheij y Coronel, 1991). El contenido de humedad crítico (el punto en el cual la humedad de la semilla puede bajarse sin que pierda su viabilidad) es de 57.6 % para un secado lento, y de 57.4 %, para secado rápido (Boyce, 1989; Grabe, 1989).

Las semillas deben pretratarse sumergiéndolas en agua a temperatura ambiente por un lapso de 24 horas (Trujillo, 1986). Aproximadamente el 70 % de las semillas germinan bajo tierra en un promedio de 21 días (Tokura *et al.*, 1996).

Puede propagarse por plántulas o injertos. Los injertos se recomiendan para plantaciones comerciales ya que los frutos de árboles injertados tienen características uniformes en tamaño y forma. El injerto de la yema terminal es el más fácil y exitoso. Para producir árboles sanos y vigorosos, las semillas deben seleccionarse de frutos de buen tamaño. Estas semillas deben tener un coeficiente de germinación más alto y las plántulas subsiguientes deben crecer más rápido. Para prevenir la deshidratación, las semillas deben sembrarse inmediatamente después de extraerlas de los frutos. Las semillas pueden preservarse en cajas de madera con arena húmeda entre 5 y 7 °C. Para prevenir enfermedades, las semillas deben ser desinfectadas en agua caliente (49 °C por 15 minutos); el suelo debe ser tratado con vapor de agua (90 °C por 4 horas o 60 °C por 6 horas), y todas las herramientas deben ser tratadas, posiblemente con hipoclorito de sodio (Gózman, 1989). Se cultiva con frecuencia en laderas porque las temperaturas mínimas son más altas que aquellas del suelo (Gustafson, 1997).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Las hojas en la parte superior, centradas alrededor del punto apical de crecimiento, tienen formas bracteales. Más abajo, en las pequeñas ramas, los entrenudos son más largos y las hojas son más desarrolladas. El alargamiento del vástago inicia después de un periodo de descanso. Las brácteas que cubren el ápice del crecimiento se sueltan y el vástago se alarga formando primero hojas en la forma de brácteas, separadas por entrenudos cortos, luego formando hojas normales y entrenudos más largos, y finalmente formando hojas pequeñas y entrenudos más cortos. En las axilas de las hojas basales, yemas laterales pueden desarrollarse. En éstas, el primer entrenudo es excesivamente largo. La forma, el color y la pubescencia de las hojas varía según la plantación. La lámina es ovalada-oblonga a obovada-oblonga, de 5 a 20 cm de largo por 3 a 12 cm de ancho; la pubescencia cambia según la edad de la hoja. El follaje y las nuevas ramas son densamente pubescentes; las hojas viejas son lisas y lustrosas por encima y pubescentes por debajo. El color de la hoja varía según la raza, de oscuro a verde-amarillo. La especie tiene un poderoso sistema radical que no tiene pelos absorbentes.

Las flores son hermafroditas, actinomorfas, verdosas-blancuzcas, con pedicelos cortos y pubescentes. El perianto está compuesto de un involucro, que se ha

interpretado a sí mismo como un cáliz que consiste en seis partes que son agudas, amarillas, pubescentes en ambas superficies, y dispuestas en dos grupos de tres. Las partes exteriores son las más grandes. Son, en realidad, tres sépalos y tres pétalos de apariencia muy similar. Hay doce estambres en cuatro ciclos; los dos primeros son filamentos externos y simples, cuyas anteras se abren a través de cuatro poros ubicados hacia el centro de la flor. El tercer ciclo consiste en tres estambres con los poros abiertos hacia afuera; sus filamentos tienen, en la base, una glándula anaranjada o nectario. El cuarto ciclo, el más interior, está compuesto de estaminodios. El pistilo está compuesto de un ovario ovoide, monocárpico, superior, monospermo, unilocular, blanco y pubescente, que termina en un estilo corto con un estigma globoso.

La baja producción de frutos se presenta dado que los estigmas reciben unos cuantos granos de polen fecundador cuando los estambres y los pistilos en cada flor no maduran uniformemente. La polinización cruzada es esencial para la reproducción.

Es una planta perenne que puede producir frutos por 18 a 25 años cuando es bien manejada. El ciclo de vida de la especie está dividido en cuatro periodos. Durante el periodo juvenil, de 18 a 24 meses, la planta permanece en el vivero. Cuando se planta, la especie entra en el período donde el crecimiento se acelera y las flores comienzan a aparecer. Durante el cuarto y quinto año, la planta alcanza el periodo de producción completa, caracterizado por una alta producción de flores y frutos. En el cuarto y último período, la producción de frutos se estabiliza y los encargados de las plantaciones deben trabajar para prevenir mortandad ocasionada por enfermedades, como *Phytophthora cinnamomi* Rand (Gózman, 1989).

Los frutos permanecen duros en el árbol y se ablandan solamente después de su recolección. Los frutos maduros se ablandan uniformemente mientras que los frutos inmaduros se encogen, se arrugan, y no se ablandan adecuadamente. Diferentes variedades maduran a diferentes tasas. El contenido de aceite se utiliza para determinar la madurez del fruto para las variedades mexicana y guatemalteca; el tamaño y el peso se utilizan para las variedades antillanas. A veces, la apariencia de los frutos mientras están en el árbol, representa el grado de madurez. Para las variedades con cáscara verde, un color amarillo en la cáscara y en el tallo, y la pérdida de brillo indican madurez. La condición del tegumento es otra guía útil para determinar el grado de madurez. Si el tegumento es blando y de color pardo claro, el fruto está maduro. Para determinar cuándo el fruto está lo suficientemente blando para comer, el botón del tallo puede quitarse y se puede meter un palo en la apertura. Si la pulpa está blanda, el fruto está listo para ser consumido. La prueba es especialmente útil para determinar la blandura de las variedades con cáscara dura y correosa (Gustafson, 1997).

Las tres razas cultivadas son la antillana, la guatemalteca y la mexicana. La raza antillana es nativa de Centroamérica, y crece en elevaciones entre 0 y 550 m. Está difundida desde Florida hasta Brasil. La raza es muy sensible al frío. Cuando las hojas se frotan, no despiden olor a anís. Los frutos maduran de 5 a 6 meses después de la floración. Son de color verde oscuro, varían en tamaño según la

Especies P

variedad, tienen una forma ovalada, pesan de 150 g a 1 Kg, y miden entre 8 y 30 cm de largo. El pedúnculo es corto y cónico. La cáscara es delgada pero fuerte, con un grosor de 1.5 a 2 mm, y la superficie es lustrosa y viscosa. La pulpa varía de un color verde suave a amarillo rojizo, y tiene un contenido de grasa de aproximadamente 5 a 16%. Debido a que la semilla se desprende de la pulpa cuando el fruto madura, el consumo debe darse pronto después de la cosecha.

Las variedades comerciales más importantes de la raza antillana incluyen la Pollock, la Walden y la Fuchsia. La Pollock es la variedad más cultivada en Venezuela. Se desarrolló en los Estados Unidos (Florida) con semillas de Cuba. El fruto puede cosecharse de 5 a 6 meses después de la floración. La variedad produce frutos en forma de pera, con una cáscara lisa y delgada. El fruto pesa entre 858 y 1400 g, tiene una pulpa amarillenta sin fibras y un contenido de grasa de 2.5 a 5%. La semilla tiene una forma cónica. La Pollock es adaptable a climas inclementes y templados, y a elevaciones que fluctúan entre 400 y 1300 m. La variedad Walden produce frutos de tamaño mediano con una cáscara lisa, delgada, de color verde pálido, una pulpa amarillenta con un contenido de grasa de 5 a 10 %, y pesos que fluctúan entre 250 y 850 g. Las plantas de las variedades Walden y Fuchsia dan una alta producción de frutos. La variedad Fuchsia tiene frutos de color verde brillante, con cáscaras lisas y pesos que fluctúan entre 350 y 550 g.

La raza guatemalteca viene de Centroamérica, México y Nicaragua, en elevaciones desde 500 hasta 1000 m. Es sensible a climas templados porque sus hojas grandes, de color verde intenso no tienen glándulas esenciales; las hojas tampoco despiden el olor a anís cuando se las frota. Los frutos maduran de 8 a 10 meses después del florecimiento. Pesan entre 100 y 130 g, son generalmente redondos y están unidos a la rama por un pedúnculo muy largo. El grosor de la cáscara fluctúa entre 3 y 10 mm; tiene una consistencia viscosa y leñosa, y cuando madura, el color fluctúa entre verde y púrpura, a colores oscuros. La pulpa tiene un contenido de grasa de aproximadamente 15 a 20 %. La semilla es muy grande y redonda y no se desprende de su cavidad, haciendo posible que el fruto se preserve por un tiempo relativamente largo entre la cosecha y su consumo.

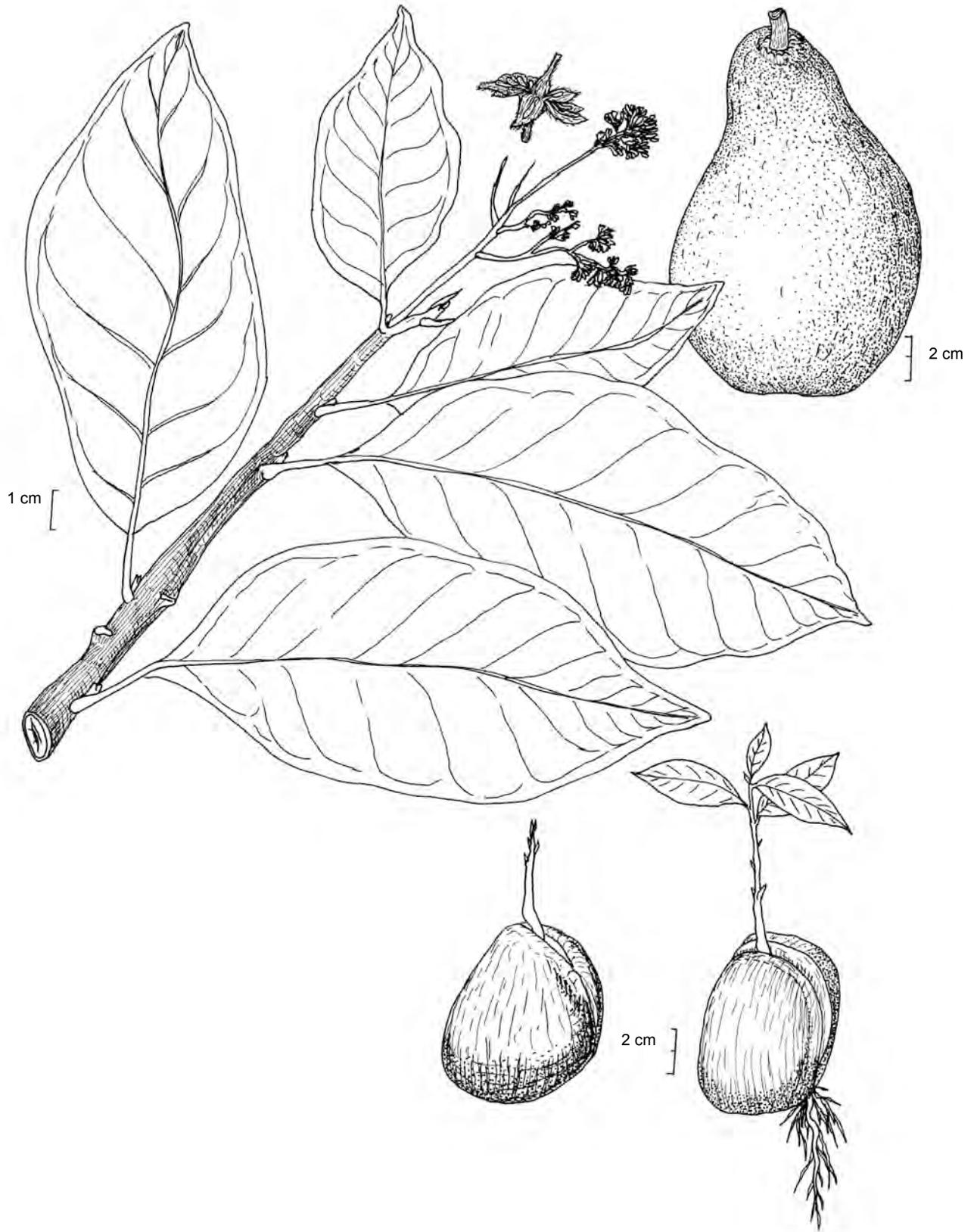
Las variedades comerciales importantes de la raza guatemalteca incluyen la Chouette y la Lola. La Chouette es un híbrido obtenido cruzando las razas antillana y guatemalteca; crece bien en las condiciones agroecológicas de Venezuela, en altitudes que fluctúan entre 500 y 1500 m. Las plantas producen frutos ovalados con una cáscara áspera y arrugada. El fruto puede cosecharse de 8 a 11 meses después de la floración. La variedad Lola se adapta bien a climas inclementes y produce frutos que pesan de 250 y 550 g, con una cáscara lisa y un contenido de grasa de aproximadamente 18 a 20%. Otras variedades en esta raza incluyen la Hass, la Trap, la Hickson y la Macarthur.

La raza mexicana viene de las ciudades de Atlixo y Puebla, a altitudes que fluctúan entre 1100 y 1950 m. Muestra una resistencia notable a climas templados. Las hojas, más pequeñas que las de las otras razas, tienen glándulas que

despiden un olor fuerte a anís cuando se frota las hojas. Generalmente, el florecimiento ocurre durante los últimos meses del año. Los frutos maduran de 7 a 8 meses después del florecimiento, y son relativamente pequeños, con un peso de 200 a 250 g y una longitud de 40 a 90 mm. En flores pubescentes, el pedúnculo es delgado, con un diámetro uniforme a lo largo de su longitud. La cáscara es delgada, 0.9 a 1.5 mm, con una superficie externa lisa. La cáscara, normalmente de color verde claro, tiene tonalidades oscuras dependiendo de la variedad. La pulpa es poco fibrosa y tiene un contenido de grasa que fluctúa entre 22 y 25 %. Dados los rasgos característicos múltiples de esta raza, muchos botánicos la consideran una variedad distinta de *Persea americana* (*Drimifolia*).

En México, la Fuerte, la Puebla y la Gottfriel son importantes variedades comerciales de *P. americana*. La Fuerte es un híbrido de las razas guatemalteca y mexicana; produce frutos de tamaño medio con un contenido de grasa de 25 a 35 %. Se adapta bien a climas templados, con altitudes de más de 1500 m. La variedad Puebla produce frutos de tamaño medio, con una forma ovoide, cáscara lisa y brillante y un contenido de grasa de 18 a 20 %. La variedad Gottfriel produce frutos con forma de pera, alargados con una cáscara morada y una consistencia rala; crece bien en elevaciones que fluctúan entre 500 y 1500 m.

Especies P



Persea americana Mill.

Pinus caribaea Morelet

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Pinaceae

Sin sinónimos

Pino caribea, pino cubano

Es un árbol de mediano crecimiento que alcanza 45 m de altura y más de 1 m de DN. Los tallos son generalmente rectos y sin ramas. La corteza es gruesa con fisuras anchas y es de color pardo rojizo a pardo cenizo. Esta variedad tiene fascículos de tres, y en árboles jóvenes estos fascículos tienen cuatro a seis hojas aciculares. Las hojas aciculares miden de 15 a 25 cm de largo y 1.5 mm de ancho; son rígidas y finamente aserradas, verde oscuro a verde amarillento, y cubiertas con rayas blancas de estomas. El árbol tiene una raíz pivotante en suelos profundos, y raíces superficiales en suelos ligeramente profundos. Se adapta muy bien a una amplia variedad de ambientes, incluyendo suelos degradados, pobres, lixiviados, más bien bajos con buen drenaje. La especie crece bien en suelos ácidos y arenosos (pH de 4.3 a 6.5), y en menor grado, en suelos arcillo arenosos. Generalmente, la humedad del suelo determina el desarrollo más que la disponibilidad de elementos nutritivos. El árbol crece bien en suelos oxisoles que no son muy profundos, que están saturados con agua durante la estación lluviosa, y que son muy secos en la estación no lluviosa. En climas húmedos de los trópicos, la especie tiende a formar cola de zorra. Puede tolerar sequías por hasta 6 meses e inundaciones esporádicas. Sin embargo, la sequía también puede causar grandes pérdidas en rodales jóvenes (Lamprecht, 1990). Crece bien donde las temperaturas fluctúan entre los 20 y 27°C, y la precipitación anual es entre 1000 y 1800 mm. Algunos árboles crecen donde la precipitación es entre 600 y 3900 mm. En su región nativa, el árbol crece desde el nivel del mar hasta 850 m; de manera ocasional se encuentra a 1000 m.

La madera dura es apropiada para pisos y todo tipo de construcción. Tratada con preservativos, la madera se utiliza en minas, recalzos con pilotes y durmientes de ferrocarril. Principalmente es utilizada para la construcción y carpintería; también se seca y se tornea (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1994; SEFORVEN, 1993). En Villanueva, Casanare, Colombia, la madera obtenida por entresacamiento precomercial a los 8 ó 10 años de edad, se utiliza en tabletas de lengüeta y ranura, y en ebanistería (embalaje de tablas portantes, puertas, ventanas, escritorios y estantes para libros) (Koenig y Venegas, 1978; Venegas, 1982). Se utiliza para pulpa a pesar de que su contenido de resina es alto. Tradicionalmente se utiliza como leña y en la elaboración

de carbón. Los árboles se utilizan como barrera rompevientos y para controlar la erosión y recuperar suelos. Las resinas también pueden extraerse para producir colofonia y trementina. Las semillas de esta especie tienen un alto valor comercial.

Los conos miden de 6 a 14 cm de largo. Las semillas de color grisáceo oscuro son ovoides y aladas, a veces tienen manchas de color pardo claro. La mayoría de las semillas pierden sus alas. Los incendios son esenciales para la regeneración natural; sin embargo, las plantas jóvenes son dañadas o destruidas por estos incendios. Fuera de su área nativa, rara vez la especie se regenera naturalmente.

Las semillas pueden almacenarse por hasta 10 años si se colocan en envases herméticamente cerrados a una temperatura de 3 a 4 °C, y de 6 a 9 % de contenido de humedad. No se requiere de un tratamiento de pregerminación; sin embargo, las semillas sumergidas en agua por 12 horas germinarán más uniformemente. El porcentaje de germinación alcanza el 80 % (Trujillo, 1984; Wong, 1983).

La especie puede propagarse en viveros por semillas o raíz desnuda. Las semillas se siembran en camas de germinación y después se trasladan a bolsas; las semillas con un alto porcentaje de germinación pueden sembrarse directamente en bolsas. Se siembran 200 semillas por m² para asegurar que se produzcan 100 plantas por m². Las semillas germinan en el espacio de 17 días. Un mes después de la siembra, la tierra debe retirarse de alrededor de la plántula. Las plántulas deben fertilizarse con nitrógeno, fósforo y potasio.

Se debe aplicar un hongo micorrízico para mejorar el desarrollo de la planta; se recomienda una aplicación de 20g/ha de esporas de hongos de las especies *Pisolithus tinctorius* o *Telephora terrestris*. Además, se deben aplicar abonos periódicamente. Las raíces también deben ser podadas habitualmente y las plantas deben endurecerse. Las plantas se establecen en campo cuando alcanzan una altura de 20 a 30 cm.

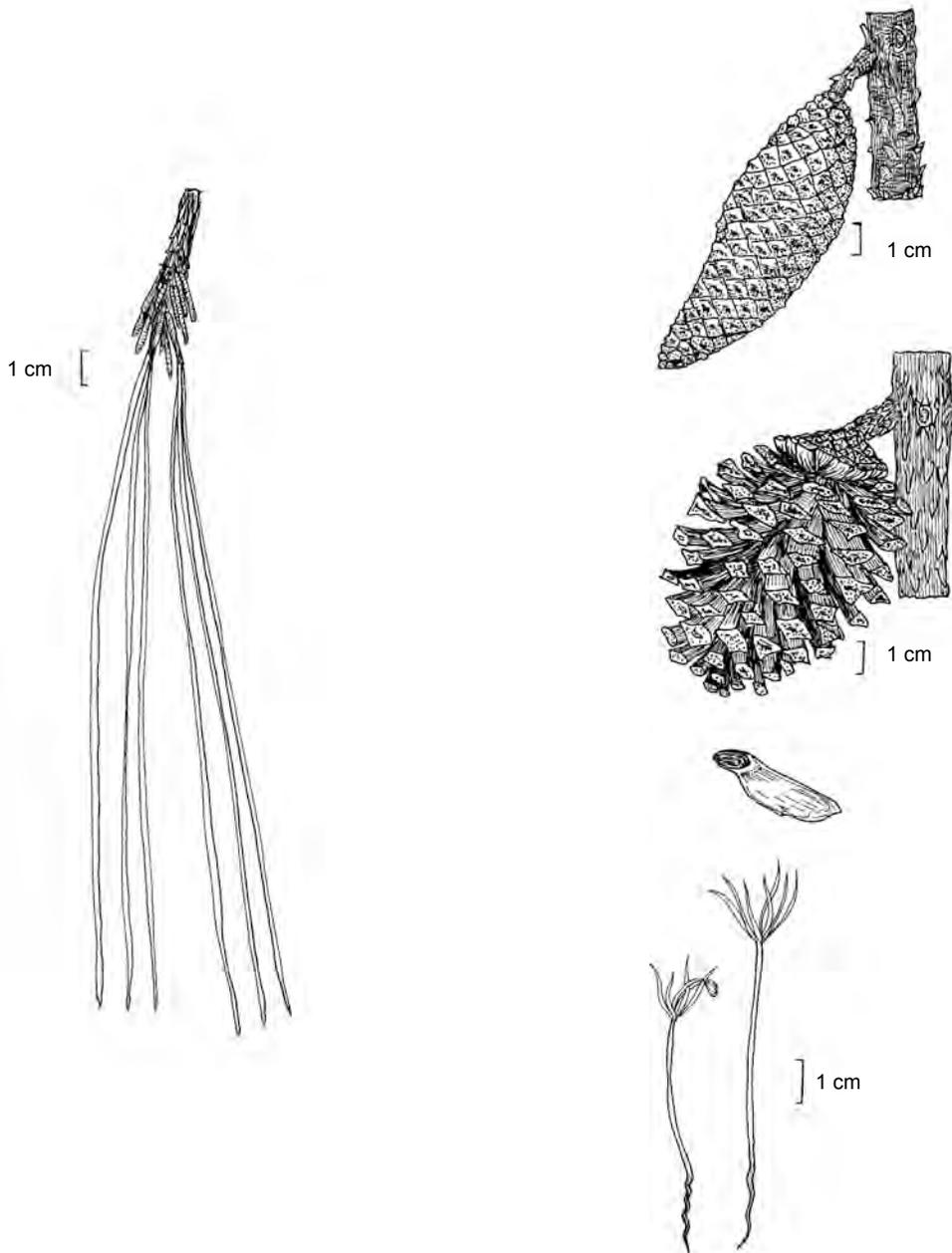
El lugar de plantación debe ser completamente despejado; quemar el sitio produce los mejores resultados. En suelos profundos, las cepas deben tener una profundidad de 20

Especies P

cm y un diámetro de 20 cm. En suelos poco profundos y compactados, las cepas deben tener una profundidad y un diámetro de 30 cm. Hasta un 80% de las raíces permanecerán en el cepellón cuando las plantas se extraen con terrones de tierra en las raíces.

Los tratamientos silviculturales durante los dos primeros años de la reforestación de sabanas proporcionan una protección contra incendios. Quitar la maleza pisoteándola también es esencial. La reforestación de praderas debe hacerse en un espacio de 6 meses después de la formación de la llanura, para impedir la competencia de especies arbóreas y del ganado. En plantaciones intensivas, deben sembrarse especies de la familia Gramineae, como *Brachiaria*.

En la producción de árboles para pulpa, leña o pequeños postes, se siembran con una densidad de 1600 plantas por hectárea, a una distancia inicial de 2.5 X 2.5 m. Los árboles se cosechan a la edad de 8 a 12 años, sin aclareos. En plantaciones para producir madera para aserrio, chapas y postes grandes, se establecen 1100 árboles por hectárea, a una densidad de 3.0 X 3.0 m. Los mejores árboles se podan durante los primeros años; un aclareo inicial se hace cuando las copas se cierran; y el entresacado continúa hasta que quedan de 250 a 400 árboles/ha. Estos árboles pueden cosecharse a la edad de 15 y 25 años (Koenig y Venegas, 1978).



Pinus caribaea Morelet

Pinus chiapensis (Martínez) Andresen

JAVIER LÓPEZ-UPTON Y JEFFREY K. DONAHUE

Colegio de Postgraduados, México y
Corporación Boise Cascade, Louisiana

Familia: Pinaceae

P. strobus var. *chiapensis* Martínez (Andresen, 1964)

Cuctoj, ocote, palo-pique, pinabete, pinabeto, pino blanco, tonatzin (Donahue *et al.*, 1991; Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991)

Tiene una distribución natural fluctuando principalmente desde el suroeste de México hasta el norte de Guatemala; desde una latitud de 15 a 20° N, y una longitud de 91 a 101° Oeste. En México, es más abundante en los estados de Oaxaca y Chiapas; se han presentado especímenes aislados también en Puebla, Guerrero y Veracruz. En Guatemala crece en los Departamentos de El Quiché y Huehuetenango (Donahue *et al.*, 1991; Martínez, 1948; Perry, 1991). Es considerada una especie rara y en peligro de extinción. Actualmente, consiste de manera general de pequeñas poblaciones remanentes de 5 a 20 hectáreas por la mayor parte de su región, con poca o ninguna regeneración natural (Donahue, 1985). Forma rodales puros o puede crecer en rodales de especies mixtas en asociación con *Pinus maximinoi* H. E. Moore, *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl, *P. pseudostrobus* Lindl, *P. michoacana* Martínez y *P. pringlei* Shaw, en lugares en elevaciones bajas a medianas, y con *P. ayacahuite*, *P. patula* var *longipedunculata*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii* (Schw.) Eguiluz y J. P. Perry, *P. teocote* Schiede ex Schltdl. y Cham. y *Abies guatemalensis* Rehder en elevaciones más altas. Asociaciones con árboles de madera dura incluyen a *Liquidambar styraciflua* L., *Ulmus mexicana* (Liebm.) Planch., *Carpinus caroliniana* Walter, *Fagus mexicana* Martínez, *Cyathaea mexicana* Schltdl. y Cham., y también especies de los géneros *Quercus*, *Ostrya*, *Platanus*, *Cedrela*, *Populus*, *Podocarpus*, *Clethra* y *Fraxinus* (Donahue *et al.*, 1991; Farjon y Styles, 1997; Rzedowski y Vela, 1966; Zamora-Serrano y Velasco-Fiscal, 1978).

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza generalmente de 30 a 40 m de altura y de 80 a 100 cm de DN (Donahue *et al.*, 1991; Martínez, 1948; Perry, 1991). La especie se encuentra en elevaciones de 150 a 2300 m, más abundantemente entre los 1200 y 1800 m. El árbol, comúnmente limitado a laderas más bajas y colinas al pie de las montañas, también se encuentra con frecuencia en cañadas aisladas (Donahue *et al.*, 1991). Crece principalmente en suelos con buen drenaje franco-arenosos, franco arcillo arenosos y franco arcillosos, con valores de pH de 4.5 a 5.5. Estos mantillos tienen generalmente más de 1 m de profundidad y buena fertilidad. La especie crece en áreas donde el clima es subtropical a templado cálido, y usualmente de alta

humedad. Estas áreas reciben una precipitación anual de 1300 a 2300 mm, que se presenta principalmente desde mayo hasta octubre (Dvorak y Donahue, 1992; Eguiluz-Piedra, 1978). Las temperaturas medias anuales son de 20 a 22°C, las temperaturas máximas son de 40 a 42°C y las temperaturas mínimas son de 4 a 6°C (Donahue *et al.*, 1991). No se ha reportado que esta especie se presente en zonas con heladas.

La madera es blanda y liviana, la albura es de color blanco crema, y el duramen ligeramente más oscuro (Perry, 1991), con una gravedad específica de 0.34 a 0.38 (Centro Técnico de Evaluación Forestal, 1972; Yáñez-Márquez y Caballero-Deloya, 1982). Se utiliza para madera aserrada, muebles, puertas, marcos de ventanas e interiores (Donahue *et al.*, 1991; Eguiluz-Piedra, 1978).

Florece durante marzo y abril (Farjon y Styles, 1997; Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Los conos son subcilíndricos, ahusándose hacia el ápice, mayormente rectos, con frecuencia resinosos, y de 10 a 15 cm de largo. Su color permanece verde hasta el momento de abrirse (dispersión de semillas). Se dan solos o en grupos de dos y tres, en pedúnculos oblicuos y delgados, de 25 a 50 mm de largo, los cuales se caen con el cono (Hernández-González, 1986; Martínez, 1948; Perry, 1991). Las escamas del cono son delgadas, flexibles, de 31 mm de largo, y de 15 a 34 mm de ancho (Hernández-González, 1986). La apófisis de la escama del cono es prolongada, con el ápice ligeramente curvo hacia adentro. El umbo es terminal, sin una espina (Martínez, 1948; Perry, 1991). Los conos pueden iniciar a madurar desde julio hasta octubre, dependiendo de la ubicación geográfica. La maduración está indicada cuando cambian de color verde a pardo. Pueden abrirse de 1 a 2 semanas después de volverse pardos y pronto son deciduos; las semillas se dejan caer inmediatamente. En rodales naturales en Chiapas, México, 160 Kg de conos producen aproximadamente 1 Kg de semillas saludables (Zamora-Serrano y Velasco-Fiscal, 1977). Como planta exótica establecida en pruebas en Colombia, los conos producían un promedio de 0.2 a 3.5 semillas saludables (Wright *et al.*, 1996). Las semillas son de color pardo oscuro, de vez en cuando moteadas, de 4 a 8 mm de largo, y de 3 a 7 mm de ancho. Las alas de las semillas son adanadas, unidas fuertemente a las semillas,

Especies P

y de 20 a 26 mm de largo (Hernández-González, 1986; Martínez, 1948; Perry, 1991).

Se necesita una cuidadosa planeación para una recolección de semillas exitosa, porque el período entre la maduración de conos y la dispersión de semillas es corto. Los conos se recolectan en la mayoría de los rodales desde mediados de agosto hasta mediados de septiembre, utilizando podadoras en palos y tijeras. Los conos se secan exponiéndolos al sol por 1 a 2 semanas; sin embargo, deben ser protegidos contra la lluvia durante el proceso de secado. Las semillas se sacan de los conos sacudiéndolos en un agitador o sacudidor mecánico grande, o en un sacudidor manual pequeño para lotes pequeños. Las semillas se desalan frotándolas o agitándolas, y se las limpia mediante un tamiz con aire, o haciéndolas flotar en agua, y deben secarse antes de almacenarlas. Se debe tener mucho cuidado al procesarlas para evitar dañar las semillas dado que los tegumentos son delgados. Hay un promedio 52,000 semillas/Kg en Guatemala y 80,000/Kg en Chiapas, México (Perry, 1991; Zamora-Serrano y Velasco-Fiscal, 1977).

Las semillas deben almacenarse en condiciones secas a temperaturas cercanas a los 4°C. Donahue *et al.* (1991) encontró que secar la semilla a un contenido de humedad de 8 a 10 % hace posible la viabilidad en un almacenamiento a largo plazo. La germinación de la semilla fluctúa entre 17 y 85 % (Carrillo *et al.*, 1980; Donahue *et al.*, 1991; Zamora-Serrano *et al.*, 1993), y la viabilidad de la semilla almacenada por más de 2 años, ha mostrado una germinación reducida (Lambeth *et al.*, 1990; Wright *et al.*, 1996).

Las tasas de germinación aumentan con un período de estratificación fría de 40 días a 2 °C antes de la siembra (Moreno, 1985). Si no es posible hacer pretratamientos prolongados, las semillas deben remojarse toda la noche en agua antes de sembrarlas. Si la germinación es de 85%, las semillas se establecen en semilleros con densidades de 300 g/m²; si el porcentaje de germinación es menor, las semillas se deben sembrar a 400 g/m². Temperaturas

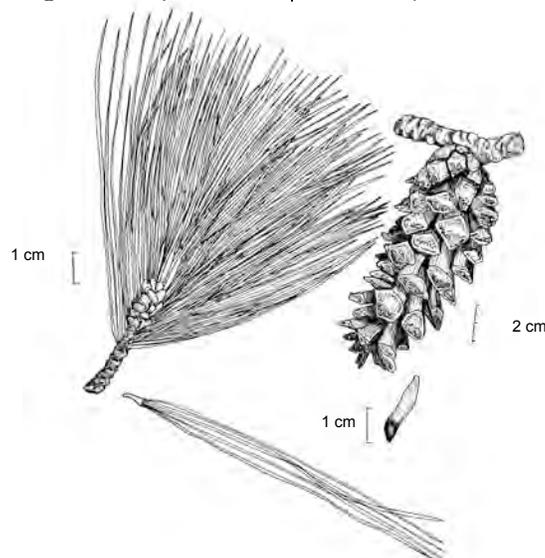
alternantes entre 22 y 30°C proporcionarán resultados aceptables de germinación (Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Las semillas deben sembrarse a una profundidad de 1 cm en un medio ligero y estéril, que proporcione buena aireación y humedad. Las plántulas son susceptibles a la enfermedad de los almácigos (*Damping off*). Por esto, los substratos deben ser estériles o puede ser necesario regar con un plaguicida. Como planta exótica en Colombia, se ha encontrado que la especie necesita de 10 a 12 meses en el vivero para alcanzar un tamaño de adecuado de trasplante (Wright *et al.*, 1996). En México, la producción en vivero debe hacerse entre 1000 y 2000 m de elevación, dado que la especie no tolera heladas (Donahue *et al.*, 1991).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La producción de madera a los 8 años de edad en parcelas experimentales de especies exóticas fluctuó entre 12 y 25 m³/ha/año (Dvorak *et al.*, 1996a). En rodales naturales, la longitud traqueidal promedio fue de 2.82 mm, y la gravedad específica de la madera de 0.34 a 0.38 (Centro Técnico de Evaluación Forestal, 1972; Yáñez-Márquez y Caballero-Deloya, 1982). En plantaciones exóticas a la edad de 10 años, la gravedad específica varió de 0.34 a 0.35 (Dvorak y Brouard, 1987).

Se ha reportado que los conos y pedúnculos del extremo oeste de la distribución de la especie en Guerrero, son más largos que en poblaciones más hacia el sur, tendiendo más a una similitud morfológica con *Pinus monticola* Douglas ex D. Don (Rzedowski y Vela, 1966). Cultivos de conos pueden ser consistentemente grandes, produciendo comúnmente varios kilogramos de semilla por árbol (Donahue *et al.*, 1991; Zamora-Serrano *et al.*, 1993).

Las principales plagas de insectos de semillas incluyen a la polilla *Dioryctria erythropasa* y varios calcídidos de semillas del género *Megastigmus*. La aplicación de insecticidas al principio de la primavera han mostrado controlar a *D. erythropasa*. También la polilla *Apolychrosis candidus* puede ser una plaga importante de conos (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995).



***Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen**

Pinus greggii Engelm. ex Parl.

W. S. DVORAK

Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE)
Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Estatal de Carolina del Norte

Familia: Pinaceae

Sin sinónimos

Ocote, ocote chino, pino garabatlillo, pino garabato, pino prieto (Flores, 1996; López-Upton, 1996; Perry, 1991)

Es un pino de conos cerrados que se presenta en dos distintas regiones geográficas de México: los estados de Coahuila y Nuevo León (24° a 25° N de latitud) en la parte norte del país (población norteña), y en los estados de Puebla, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro y Veracruz (20° a 21° N) en la región central (población sureña). La razón de la separación de 360 Km en la distribución de la especie entre los árboles del norte y del sur, no es fácilmente entendible, porque otros pinos, como aquéllos estrechamente relacionados como *Pinus patula* Schiede y Schltdl. y Cham., se encuentran en el área de transición (Donahue y López-Upton, 1996).

Los árboles de las poblaciones norteña y sureña difieren en la morfología de la aguja externa y del cono, patrones de floración, tamaño de la semilla y porcentaje de monoterpeno en su ambiente natural (Donahue y López-Upton, 1996; Donahue *et al.*, 1995; López-Upton y Donahue, 1995). Diferencias morfológicas y en sus tasas de crecimiento entre los árboles de las poblaciones del norte y del sur, son aún más pronunciadas cuando los árboles se cultivan como exóticos (Dvorak *et al.*, 1996b; Kietzka *et al.*, 1996).

Los árboles de las poblaciones norteñas se presentan en pequeños rodales degradados (20 hectáreas), en suelos calcáreos poco profundos, con pH de 6.8 a 7.7 (Donahue y López-Upton, 1996). Estas poblaciones existen en elevaciones de 1900 a 2600 m, con una precipitación anual entre 650 y 750 mm, y los árboles toleran el frío y la sequía. Los árboles miden en promedio de 6 a 15 m de altura y de 22 a 40 cm de DN en la madurez, y con frecuencia son ramificados y pobremente formados. Las tasas de crecimiento en este ambiente adverso probablemente son en promedio, de 1 a 2 m³/ha/año. Los árboles de las poblaciones norteñas, rara vez encontrados con otros pinos, están asociadas con mayor frecuencia con *Abies* spp., *Quercus* spp. y *Pseudotsuga flahaultii* Flous.

Las poblaciones sureñas se presentan en rodales de 20 a 5,000 hectáreas en suelos predominantemente ácidos, con un pH de 4.2 a 6.1 (Donahue, 1990; Perry, 1991). Los árboles en estas poblaciones se encuentran en elevaciones de 1250 a 2380 m, y reciben una precipitación anual entre 1465 y 2380 mm. La especie de las poblaciones sureñas toleran el frío, y probablemente

toleran mejor la sequía que *Pinus patula*, pero parecen menos robustos que las especies de las poblaciones norteñas, cuando se establecen como exóticos, acorde a resultados recientes de pruebas de progenie (Kietzka *et al.*, 1996). Los árboles de las poblaciones sureñas fluctúan entre 9 y 20 m de altura, entre 25 y 40 cm de DN y tienen una calidad fenotípica de regular a excelente. Son comunes las tasas de crecimiento de 3 a 6 m³/ha/año. Las poblaciones sureñas se encuentran en una cercana proximidad a *Pinus patula*, *P. teocote* Schiede ex Schlechtendal y Chamisso, y un número de *Quercus* spp. (Donahue *et al.*, 1995).

Se piensa que *Pinus greggii* se cruza naturalmente con *P. patula* en Jalameco y Carrizal Chico, Hidalgo (Donahue y López-Upton, 1996). Se han logrado exitosamente híbridos artificiales entre las dos especies (Fielding, 1960).

En su ambiente natural, la madera es de color blancuzco a amarillo pálido, y de densidad moderada (0.450 g/cm³ a 0.550 g/cm³), según los resultados de árboles evaluados entre 25 y 30 años de edad (Murillo, 1988). La madera se utiliza localmente para leña, postes para cercas y construcción.

Pinus greggii fue puesto a prueba en ensayos de especies, de aproximadamente 10 países en los subtrópicos, entre los años de 1960 a 1980 (Dvorak *et al.*, 1996b). Estas introducciones aparentemente incluyeron sólo material genético de las poblaciones sureñas. Las pruebas de procedencia de toda la región, y pruebas de progenie de las poblaciones norteñas y sureñas, se llevaron a cabo en Brasil, Colombia, Nueva Zelandia y Zimbabwe, a fines de los años 1980 (Dvorak *et al.*, 1996b; Kietzka *et al.*, 1996). Los resultados preliminares indican que la procedencia de la especie norteña puede establecerse en lugares que para *P. patula* resultan ser demasiado fríos y secos; las fuentes sureñas pueden establecerse en lugares demasiado secos para *P. patula* (Dvorak *et al.*, 1996b; Kietzka *et al.*, 1996).

Las fuentes norteñas y sureñas se plantan en una escala comercial limitada en Sudáfrica (1000 hectáreas/año), y está creciendo la popularidad del árbol como una especie para plantaciones (Kietzka, 1997). En Sudáfrica, la madera de árboles de 16 años de edad de fuentes sureñas tenía propiedades muy similares a *P. patula*, en cuanto a

Especies P

densidad (0.480 g/cm³) y porcentaje de sustancias extraíbles, encontrándose ser aceptable para pulpa mecánica (Dommissie, 1994). Los árboles de fuentes sureñas también tuvieron una calidad estructural excelente para madera aserrada, pero la forma pobre del tallo y altas concentraciones de nudos, redujeron la calidad de las tablas (Malan, 1994).

En su ambiente nativo, la producción de flores y conos inicia aproximadamente de los 4 a 5 años de edad. Los árboles de las poblaciones norteñas florecen en mayo o junio; aquéllos de poblaciones sureñas en abril y mayo (López-Upton y Donahue, 1995). Cuando se establecieron en Brasil y Sudáfrica como especies exóticas, los árboles de poblaciones norteñas produjeron un cultivo considerable de flores femeninas, 18 meses después de ser plantados. Las flores femeninas en los árboles de poblaciones norteñas son comúnmente más grandes y más rojizas que aquéllas de las poblaciones sureñas. Los árboles de poblaciones sureñas pueden florecer a los 18 meses, pero es más frecuente un cultivo de ligero a moderado de flores femeninas, emerge aproximadamente a los 24 meses después de su establecimiento en campo. En el sur de Brasil, a una floración inicial considerable de aproximadamente 2 años de edad, le siguió un florecimiento relativamente pequeño, en un lapso de 4 años. Una floración considerable comenzó nuevamente a aproximadamente 6 años de edad. En Sudáfrica, *P. greggii* florece dos veces al año. Las fuentes norteñas florecen desde noviembre hasta enero; en la actualidad no hay información disponible sobre un segundo brote. El tiempo principal de floración para las poblaciones sureñas es desde septiembre hasta noviembre, y un segundo brote de estróbilos predominantemente femenino, ocurre en febrero y marzo (Kietzka, 1997). En el Instituto de Genética Forestal, en Placerville, California, *P. greggii* florece dos veces: una vez en noviembre y nuevamente en junio (Critchfield, 1967).

En México, los conos maduran en diciembre y enero, aproximadamente 21 meses después de la polinización. La producción de conos es prolífica con grupos de 8 a 10 conos, siendo común en muchas partes de la copa (Donahue y López-Upton, 1996). Debido a que la especie es un pino serótino, los conos maduros pueden permanecer cerrados en el árbol por varios años. En estudios llevados a cabo en rodales naturales en México, se encontró que árboles de las poblaciones norteñas tienen conos ligeramente más largos que aquéllos de poblaciones sureñas (115 mm vs. 105 mm), pero tienen un potencial de semillas más bajo (92 vs. 116) (López-Upton y Donahue, 1995).

El número promedio de semillas llenas por cono era menor para los árboles en poblaciones norteñas que en las sureñas (46 vs. 74). Los árboles de poblaciones norteñas parecen ser mucho más infestados con insectos de conos y de semillas en rodales naturales, que aquéllos de las poblaciones sureñas, lo cual puede explicar producciones más bajas de semillas (López-Upton y Donahue, 1995). En Sudáfrica, los conos usualmente maduran en agosto. Conos de un cruce de *P. patula* x *P. greggii* maduraron 33 meses después de que las flores fueron polinizadas (Kietzka, 1997). Estudios futuros determinarán

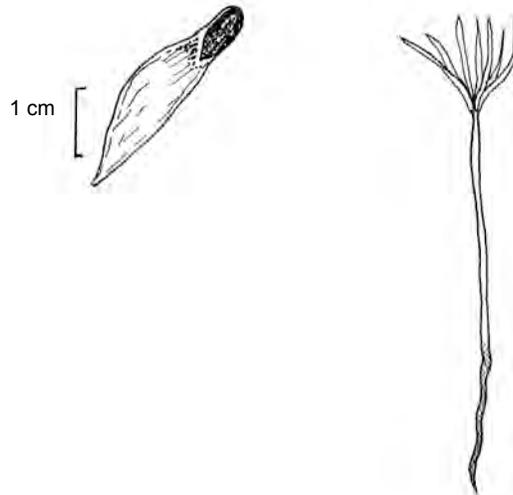
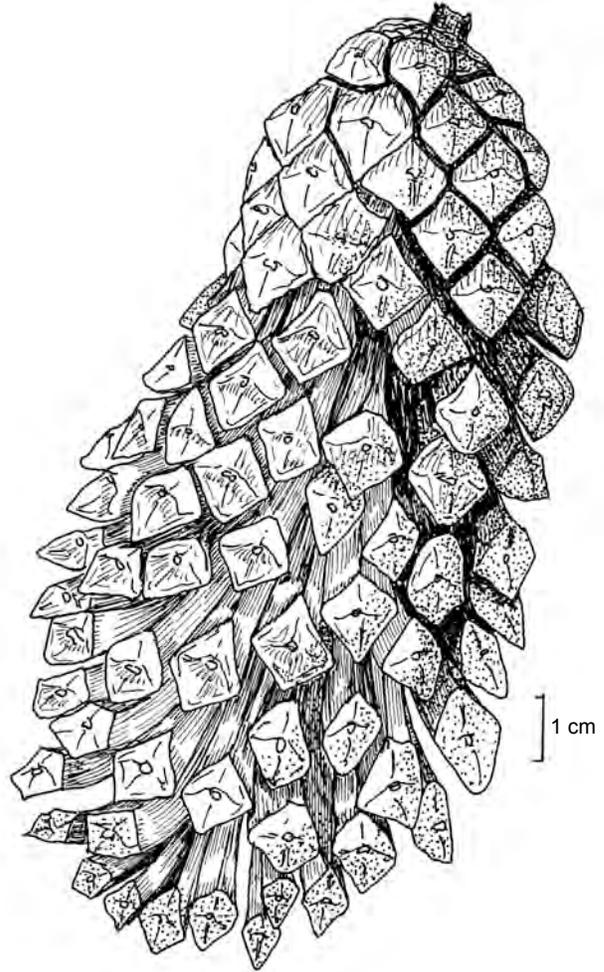
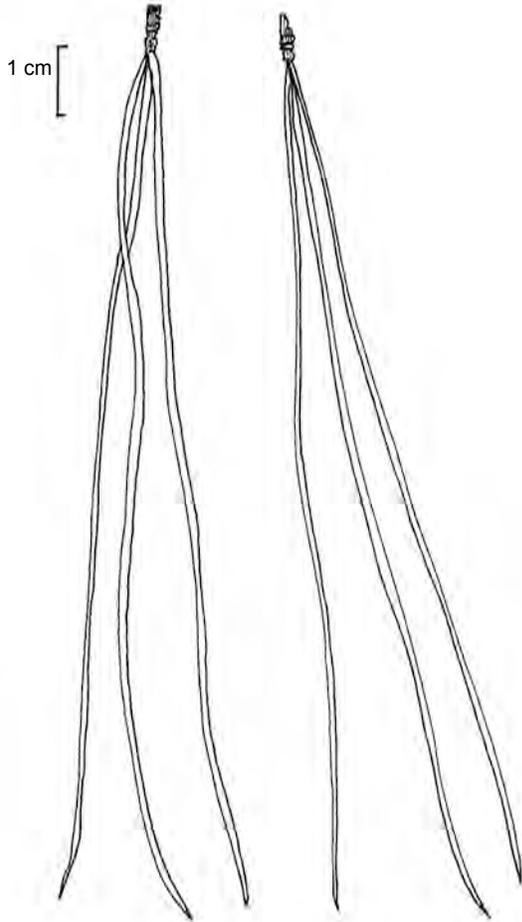
precisamente los ciclos reproductivos de *P. greggii* a través de sus muchos y nuevos ambientes.

Los conos deben recolectarse cuando están de color pardo claro, y aquellos conos viejos que presenten un color gris no deben cosecharse. Los conos están fuertemente adheridos a las ramas, por lo que hay que tener cuidado cuando se retiran de los árboles para evitar dañar los futuros cultivos de conos. En México los conos se remueven de los árboles por personas que escalan los árboles. Los conos que se pueden alcanzar se arrancan de las ramas manualmente. Los conos en los extremos de largas ramas se cortan con la ayuda de palos de madera o aluminio. El palo tiene una cuchilla curva en el extremo y arranca o corta los conos de las ramas.

Los conos pueden secarse al aire, dejándolos expuestos al sol por varios días o colocándolos en un horno a una temperatura de 45 a 48 °C por 24 a 48 horas. Las semillas de árboles provenientes de las poblaciones del norte son significativamente más grandes que aquellas de las del sur. La producción promedio de semillas para árboles en rodales naturales de poblaciones del norte fue de 55,500 semillas/Kg; de las del sur de 67,100 semillas/Kg. En un huerto semillero de clones de fuentes sureñas de Sudáfrica se obtuvieron 68,000 semillas/Kg. No existe información sobre el número de semillas de fuentes norteñas, cuando se han establecido como exóticas.

Las semillas de *P. greggii* germinan bien en arena húmeda o substratos similares. Aunque no es necesaria la estratificación en frío para una buena germinación, los estudios hechos por Donahue (1990) indican que una estratificación en frío por 30 días aumentó la tasa de germinación para semillas de poblaciones del sur, pero no tuvo ningún efecto en árboles de poblaciones del norte. Se han encontrado tasas de germinación de 30 a 70 % para semillas recolectadas de rodales naturales en México. En grandes viveros comerciales de Sudáfrica, la semilla de *P. greggii* se coloca en una bolsa de tela porosa en un baño de agua, con un pH de 5.6, a 28 °C, y se burbujea aire comprimido por 24 horas (Kietzka, 1997). El exceso de humedad se seca con una toalla y la semilla se siembra.

Las plántulas de *P. greggii* tanto de poblaciones del sur como del norte para ser establecidas en campo cuya altura es de 10 cm, se pueden producir en la mayoría de viveros en 5 a 6 meses. El establecer las plántulas a esta altura tiene éxito en ambientes difíciles en Sudáfrica, y disminuye la oportunidad de subsiguientes problemas de raíz en forma de "J". Las plántulas de fuentes del sur pueden alcanzar alturas del tallo de 20 a 25 cm, en 7 a 8 meses, especialmente en ambientes tropicales y subtropicales en Brasil y Colombia. A las plántulas de fuentes del norte les puede tomar dos estaciones de crecimiento en el vivero para alcanzar estas alturas, porque las plantas fijan una yema latente más pronto que aquéllas de procedencias sureñas.



Pinus greggii Engelm. ex Parl.

Página en Blanco

Pinus jaliscana Pérez de la Rosa

JAVIER LÓPEZ-UPTON

Programa Forestal del Colegio de Postgraduados
México

Familia: Pinaceae

P. patula var. *jaliscana* (Pérez de la Rosa) Silba., *P. macvaughii* Carbajal (Carbajal y McVaugh, 1992; Silba, 1985)

Jalisco pine, ocote, pino de Jalisco (Perry, 1991)

Crece solamente en el oeste de Jalisco, México (Carbajal y McVaugh, 1992; Pérez de la Rosa, 1983). Las especies asociadas son *P. oocarpa*, *P. maximinoi* y *P. douglasiana* Martínez (Perry, 1991).

Es un pino bien formado, de rápido crecimiento, de 20 a 30 m de altura (a veces 35 m) y de 50 a 80 cm de DN (Carbajal y McVaugh, 1992; Perry, 1991). Crece en elevaciones desde 850 a 1650 m en climas semitropicales a tropicales, con precipitaciones anuales desde 1000 a 1500 mm y temperaturas medias anuales de 22 a 26 °C (Pérez de la Rosa, 1983). Los mejores árboles crecen en suelos profundos con buen drenaje de origen granítico (Perry, 1991).

La madera es dura, fuerte y resinosa. Se utiliza para construcción general y leña (Perry, 1991).

Los conos de *Pinus jaliscana* son oblicuos (a veces pronunciadamente oblicuos), casi simétricos, pendientes, y ahusados hacia la base. Los conos miden de 3 a 9 cm de largo, de 2.3 a 2.8 cm de diámetro cuando están cerrados (4 a 6 cm cuando están abiertos), y de 35 a 60 g de peso. Se producen de forma individual, en pares, o a veces en grupos de tres, en pedúnculos delgados y fuertes de 10 a 15 mm de largo que están torcidos hacia abajo. Los conos son seróticos y persistentes. La maduración es indicada cuando cambian de color de verde a pardo. Los conos maduran en el segundo año y comienzan a aparecer en noviembre, aunque algunos conos pueden permanecer cerrados por algunos años (Carbajal y McVaugh, 1992; Pérez de la Rosa, 1983; Perry, 1991). Las semillas son de color pardo oscuro, de 4 a 6 mm de largo, y aproximadamente de 4 mm de ancho. Las alas de las semillas son de color pardo pálido, articuladas, de 10 a 17 mm de largo, y de 5 a 8 mm de ancho (Pérez de la Rosa, 1983; Perry, 1991).

Los conos se recolectan del árbol utilizando podadoras montadas en palos y máquinas cortadoras. Los conos se secan exponiéndolos al sol por una a dos semanas; sin embargo, deben protegerse de la lluvia durante el proceso del secado. Cuando los conos permanecen cerrados en el árbol por un año o más, su color cambia a gris. Cuando esto ocurre, uno de los siguientes métodos puede ser

necesario para acelerar la apertura de los conos y la recolección de semillas: poner los conos en agua hirviendo por 10 a 30 segundos, o colocarlos en un horno para secar conos por 1 día, a una temperatura de 50 °C o menor. Las semillas se sacan de los conos sacudiéndolos en un agitador o sacudidor mecánico grande, o en un sacudidor manual pequeño para lotes pequeños. Las semillas se desalan frotándolas o agitándolas, y se limpian mediante tamices con aire o haciéndolas flotar en agua, y deben secarse antes de almacenarlas. Se debe tener cuidado al procesar con desaladores mecánicos para evitar dañar las semillas. Hay un promedio de 120,000 semillas/Kg (Perry 1991).

Las semillas deben almacenarse en condiciones secas, frescas (4 °C) y herméticas. El pretratamiento de las semillas incluye remojo en agua toda la noche antes de sembrarlas. Las semillas deben sembrarse a una profundidad de 0.9 cm en un sustrato ligero, estéril y ácido, que proporcione buena aireación y humedad. Una temperatura de 20 a 30 °C proporcionará una germinación aceptable. Como muchas otras especies de pinos, las plántulas son susceptibles a la enfermedad de los almácigos (*Damping off*), por ello, los sustratos deben ser estériles o puede ser necesario regar con un fungicida.

Página en Blanco

Pinus leiophylla Schiede ex Schldl. & Cham.

JAVIER LÓPEZ-UPTON

Programa Forestal del Colegio de Postgraduados
México

Familia: Pinaceae

P. leiophylla Schiede and Dieppe; *P. gracilis* Roetzl (Farjon 1984)

Ocote, ocote prieto, pino chino, smooth-leaved pine (Perry, 1991; Martínez, 1948)

Es nativo de México, extendiéndose desde Chihuahua en el noroeste de México, hacia el sur a lo largo de la Sierra Madre Occidental entrando en Oaxaca y a lo largo del eje Volcánico en el centro de México (Martínez, 1948; Perry, 1991). Rara vez forma rodales puros; las especies asociadas son *Pinus engelmannii* Carrière, *P. arizonica* Engelm., *P. teocote*, *P. lumholtzii* B. L. Rob. y Fernald, *Juniperus* sp., y *Quercus* sp. en el norte de México, y *Pinus montezumae* Lamb., *P. ayacahuite*, *P. pseudostrobus*, *P. michoacana*, *P. patula* Schiede y Deppe ex Schldl. y Cham., *P. oaxacana* Mirov, *Abies religiosa*, *A. guatemalensis*, *Quercus* sp., *Arbutus* sp., y varias especies de árboles de madera dura en el centro de México (Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991)

Pinus leiophylla crece a una tasa moderada hasta los 20 a 30 m de altura, de vez en cuando alcanzando 35 m, y 35 a 80 cm de DN (Perry, 1991). Crece en sitios marginales o áreas cubiertas con roca volcánica, aunque los mejores árboles crecen en suelos profundos con buen drenaje, de origen volcánico (Martínez, 1948). El árbol crece en elevaciones desde 1600 hasta 3000 m pero se encuentra con más frecuencia entre 2200 y 2750 m. La especie crece en climas templados a templado cálidos, donde las temperaturas bajan hasta el punto de congelación durante los meses más fríos del invierno (Perry, 1991). Se encuentra donde las temperaturas fluctúan entre -15 y 38 °C y la precipitación anual de mayo a octubre es de 700 a 1500 mm (Eguiluz-Piedra, 1978).

La madera es relativamente densa, pesada, dura y muy resinosa, con un duramen de color pardo pálido. La gravedad específica de la madera es de 0.44 a 0.51 (Echenique-Manrique y Díaz-Gómez, 1969; Murillo, 1988; Zobel, 1965). Se utiliza para construcción en general, duermientes de ferrocarril y leña (Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991).

Comienza a reproducirse a la edad de 5 a 6 años y florece desde febrero hasta abril (Jasso-Mata y Jiménez-Casas, 1994; Jasso-Mata *et al.*, 1995; Patiño-Valera, 1973). Los conos son ovoides a cónico ovoides, simétricos y refléxos. Cuando están frescos son lustrosos y pardo amarillentos, de 4 a 8 cm, y de 3.5 cm de grosor cuando están cerrados. Los conos se dan solos o, con más frecuencia, en grupos de dos, tres y cuatro, en pedúnculos gruesos de 5 a 15 mm

de largo (Carbajal y McVaugh, 1992; Martínez, 1948; Perry, 1991). Los conos maduran en el tercer año y son persistentes por 2 a 3 años (Martínez, 1948). Las escamas de los conos miden de 5 a 8 mm de ancho, delgadas, rígidas, fuertes e inflexibles; la apófisis es plana, pero algo engrosada a lo largo del margen apical; el umbo es dorsal, y generalmente plano a hundido (Perry, 1991). Las semillas se dispersan desde diciembre hasta febrero cuando los conos pardos purpúreos están maduros. El número de semillas viables por cono es de 11 a 18, con un promedio de 13. El porcentaje de semillas sanas (por cono) es de 15 a 20 %, mientras que el de semillas vacías es de 17 a 43 % (Aldrete y López-Upton, 1993). En un rodal natural – aunque no puro –, en el este de México, Delgado (1994) encontró 9 semillas sanas de entre 53 semillas potenciales por cono; una eficiencia de semillas de 17 % y una germinación del 95 %. Las semillas son grisáceas a negras, de 3 a 4.5 mm de largo y aproximadamente 3 mm de ancho; el ala de la semilla es amarillenta, articulada, de 10 a 17 mm de largo y de 5 a 8 mm de ancho (Carbajal y McVaugh, 1992; Martínez, 1948; Perry, 1991).

Para lograr una germinación del 95 %, los conos deben recolectarse desde mediados de diciembre hasta mediados de febrero (Aldrete y López-Upton, 1993). Los conos se recolectan del árbol usando podadoras en palos y cuchillas. Los conos se secan exponiéndolos al sol por una a dos semanas; sin embargo, deben ser protegidos contra la lluvia durante el proceso de secado. Las semillas se sacan de los conos sacudiéndolos en un agitador o un sacudidor mecánico grande, o con un sacudidor manual pequeño para lotes pequeños. A las semillas se les quita las alas frotándolas o agitándolas y se las limpia con un tamiz con aire, o haciéndolas flotar en agua, debiéndose secar antes de almacenarlas. Se debe tener cuidado al procesar con desaladores mecánicos para evitar dañar las semillas. Hay un promedio de 85,000 semillas/Kg (Perry, 1991). Las semillas deben almacenarse en condiciones secas, frescas (4 °C) y herméticas.

El pretratamiento de las semillas incluye remojo en agua durante toda la noche antes de sembrarlas. Las semillas deben sembrarse a una profundidad de 1 cm en un substrato ligero y estéril, que proporcione buena aireación y humedad. El mejor momento para la siembra es de mayo a julio, con un 65 a 72 % de emergencia (Catalán-Sánchez,

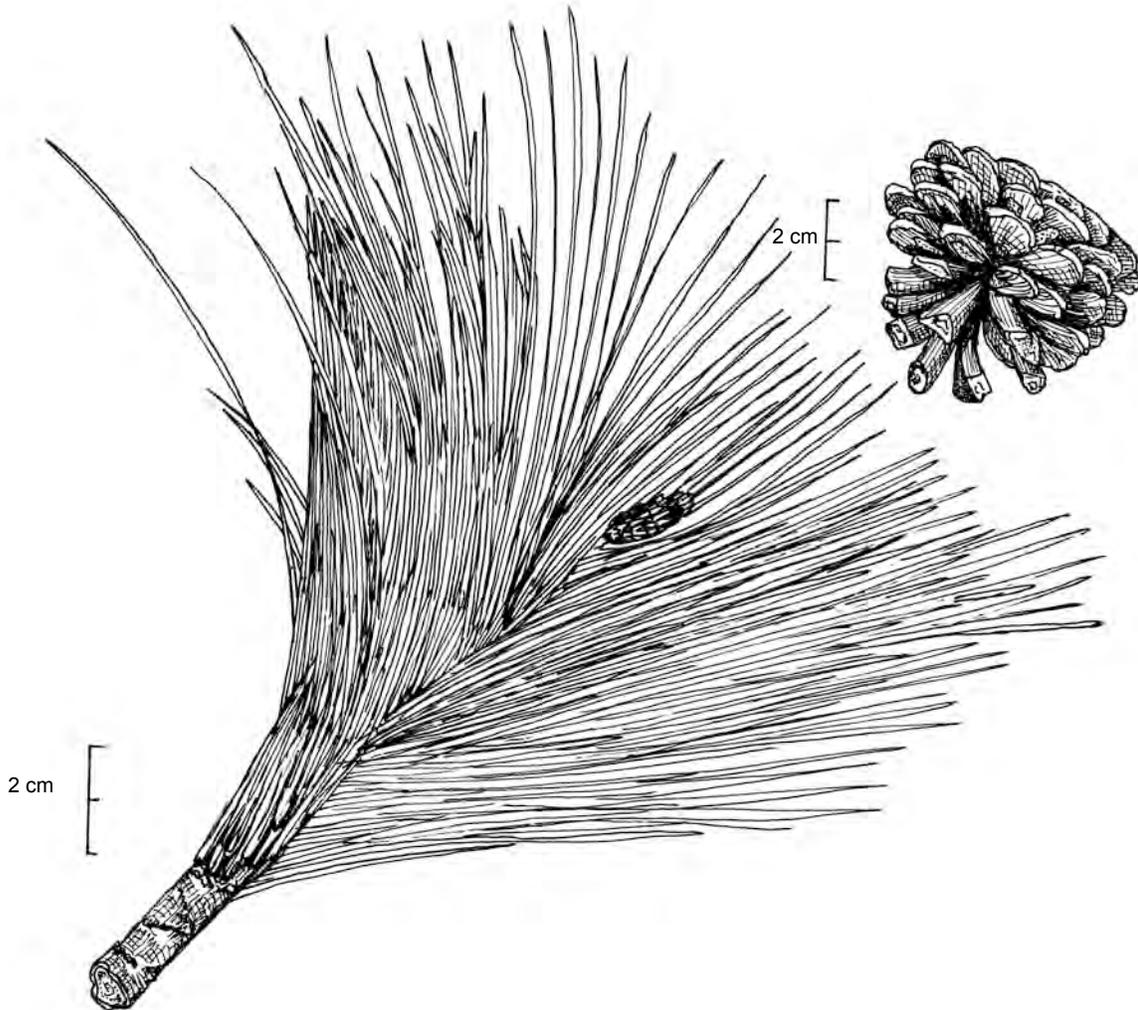
Especies P

1987). La germinación es de 62 % (Patiño-Valera, 1973) y aumenta a 95 % cuando las semillas se limpian. Las semillas se establecen en semilleros a densidades de 12,000 a 15,000 por m² o 300 g por m² (Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Una temperatura de 20 a 30 °C proporcionará resultados aceptables en la germinación. Las plántulas son susceptibles a la enfermedad de los almácigos (*Damping off*). Por esto, los substratos deben ser estériles o puede ser necesario regar con fungicidas. Los hongos ectomicorrízicos *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch mejora el comportamiento de las plántulas en el campo (Marx, 1975).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Esta especie produce vástagos epicórmicos en el tronco y es capaz de retoñar desde el cuello de la raíz (Perry, 1991).

Consistentemente produce un cultivo anual moderado de conos, aunque el intervalo entre grandes cultivos de conos es de 3 a 5 años (Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Los conos son susceptibles al hongo *Caeoma conigenum* Heds. et Hunt (Martínez, 1948; Perry, 1991). Plagas importantes de insectos son *Conophthorus conicolens* Wood, que puede destruir de 16 a 60 % de conitos, conos y semillas, y *Leptoglossus occidentalis* Heidemann. Otras plagas de conos incluyen *Conotrachelus neomexicanus* Fall, *Dioryctria erythropasa* (Dyar), *D. pinicolella* Amsel, *Apolychrosis synchysis* Pogue, *A. ambogonium* Pogue y *Megastigmus* sp. (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Delgado, 1994).



Pinus leiophylla Schiede ex Schldl. & Cham.

Pinus maximinoi H.E. Moore

JAVIER LÓPEZ-UPTON Y JEFFREY K. DONAHUE

Colegio de Postgraduados, México
Corporación Boise Cascade, Louisiana

Familia: Pinaceae

Pinus tenuifolia Benth., *P. pseudostrobus* var. *tenuifolia* Shaw., *P. douglasiana* var. *maximinoi* (H.E. Moore) Silba. (Carbajal y McVaugh, 1992; Farjon y Styles, 1997; Martínez, 1948; Stead y Styles, 1984)

Cantaj, ocote, pino candelillo, pino canis, pino llorón, tzin (Carbajal y McVaugh, 1992; Dvorak y Donahue, 1988; Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991)

Se distribuye ampliamente en los estados de la costa del Pacífico de México y Centroamérica; desde Sinaloa, México hasta el norte de Nicaragua (Dvorak y Donahue, 1992; Martínez, 1948; Perry, 1991). La especie crece en rodales puros o en asociación con *Pinus oocarpa*, *P. douglasiana*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii*, *P. michoacana*, *P. leiophylla* Schiede y Deppe, *P. montezumae*, *P. patula* var. *longipedunculata*, *P. ayacahuite*, *Abies hickelii*, *Quercus* spp., *Liquidambar styraciflua*, *Juniperus* spp. y *Arbutus* spp. (Dvorak y Donahue, 1988; Eguiluz-Piedra, 1978; Farjon y Styles, 1997; Perry, 1991).

Es un pino de rápido crecimiento, alcanzando de 20 a 40 m de altura y de 40 a 100 cm de DN. El tronco es usualmente recto y sin ramas (Carbajal y McVaugh, 1992; Perry, 1991). Crece en elevaciones de 600 a 2400 m. Sin embargo, en cuanto a crecimiento y calidad fenotípica, los mejores rodales se encuentran de 800 a 1500 m, en pendientes orientadas hacia el mar, con suelos profundos y fértiles, con buen drenaje. Los valores de pH del mantillo típicamente fluctúan entre 4.2 y 6.5, mientras que los subsuelos pueden alcanzar un pH de 8.0. Las texturas son normalmente arcillo arenosas a arcillosas para horizontes de suelo superficial, y arcillas para horizontes de subsuelos (Dvorak y Donahue, 1988). La especie crece en climas que fluctúan entre templado cálidos a húmedos subtropicales (Carbajal y McVaugh, 1992); la precipitación anual en estos lugares fluctúa aproximadamente entre 1000 y 2100 mm (Dvorak y Donahue, 1988). Las temperaturas anuales medias fluctúan entre 17 y 22 °C. Las temperaturas máximas alcanzan 40 °C, y las mínimas bajan a -1 °C (Eguiluz-Piedra, 1978). No parece tolerar temperaturas de congelación (Dvorak y Donahue, 1988).

La madera es blanda y liviana; la albura es de color blanco amarillento pálido, y el duramen es ligeramente más oscuro (Perry, 1991). La densidad de la gravedad específica en pruebas en Colombia fluctuó entre 0.32 y 0.51, y en Sudáfrica entre 0.49 y 0.50 (Wright y Baylis, 1993; Wright y Osorio, 1993; Wright y Wessels, 1992). Sus usos potenciales incluyen papel, leña, extractos de resina, y maderas labradas para soportes de techos y portales

(Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991; Wright y Wessels, 1992).

Cuando se establece como árbol exótico en Colombia, la especie comienza a reproducirse a los 4 años de edad (Osorio, 1998; comunicación personal); en México la especie no aparece tan precoz. El árbol florece en México de enero a febrero y en Centroamérica, de febrero a marzo (Farjon y Styles, 1997; Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Los conos son largos-ovoides, asimétricos y oblicuos, de 5 a 8 cm de largo y de 4.5 a 7 cm de ancho después de abrirse. Los conos de color pardo claro y lustrosos crecen en grupos de tres o cuatro, en pedúnculos oblicuos de 10 a 15 mm de largo, los que se caen con los conos (Carbajal y McVaugh, 1992; Martínez, 1948; Perry, 1991). Las escamas de los conos son débiles, de 18 a 22 mm de largo, y de 8 a 15 mm de ancho. La apófisis de la escama de los conos es usualmente plana, de 2 a 4 mm de altura, e indistintamente o transversalmente volcada; el umbo es pequeño y hundido, con una espina decidua (Carbajal y McVaugh, 1992; Perry, 1991). Los conos maduran desde fines de diciembre hasta marzo. La maduración se indica conforme el color del cono cambia de pardo claro a pardo oscuro. Están listos para recolectarse cuando la escama del cono es lo suficientemente blanda para permitir la penetración por una uña, y el ala de la semilla tiene un color parduzco. Los conos se abren al madurar y pronto son deciduos. En el ambiente nativo, los conos pueden contener hasta 40 semillas llenas. Como árbol exótico establecido en pruebas en Colombia, hay un promedio de 4 semillas llenas por cono (Arce e Isaza, 1996). Las semillas de son de color pardo oscuro, de 5 a 7 mm de largo y aproximadamente de 4 mm de ancho. Las alas de las semillas son de color pardo amarillento pálido, articuladas, y de 16 a 20 mm de largo (Martínez, 1948; Perry, 1991).

Los conos se recolectan durante las primeras dos semanas de abril (Dvorak y Donahue, 1988). Los conos se sacan de los árboles utilizando palos podadores y cuchillas. Los conos se secan exponiéndolos al sol por una a dos semanas (Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Las semillas se sacan de los conos sacudiéndolos en un agitador o sacudidor mecánico grande, o en un sacudidor manual

Especies P

pequeño para lotes pequeños. A las semillas se les quita las alas frotándolas o agitándolas y se las limpia con un tamiz con aire, o haciéndolas flotar en agua. Se debe tener cuidado con desaladores mecánicos para evitar dañar las semillas. Las semillas sanas deben secarse hasta un contenido de humedad de 8 a 10 % antes de almacenarlas. Deben almacenarse en condiciones secas, herméticas y frescas (4 °C). El tamaño de la semilla sigue un patrón de variación clínica pronunciada: de tamaño más grande en Honduras (55,000 semillas/Kg de Tumbula) y más pequeñas en México (100,000 semillas/Kg en Oaxaca) (Dvorak y Donahue, 1988). Zamora-Serrano *et al.*, (1993) reportan 84,200 semillas/Kg en Chiapas, México.

Las semillas deben remojar toda la noche en agua antes de sembrarlas. La tasa de germinación aumenta favorablemente cuando las semillas se someten a un período de estratificación fría de 40 días, a 2 °C, antes de la siembra (Moreno, 1985). Las semillas deben sembrarse a una profundidad de 1 cm en un sustrato ligero y estéril que proporcione buena aireación y humedad. Si la tasa de germinación es mayor de 75 %, 300 g/m² proporcionará una densidad adecuada en semilleros (Zamora-Serrano *et al.*, 1993). La temperatura recomendada para una óptima germinación es de 25 °C, aunque una temperatura entre 20 y 25 °C proporcionará resultados aceptables (Belcher, 1985). La germinación varía según la procedencia, fluctuando entre 65 y 80 % (Belcher, 1985; Patiño-Valera, 1973; Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Las plántulas son susceptibles a la enfermedad de los almácigos (*Damping off*). Por esto, los sustratos deben ser estériles o puede ser necesario regar con fungicidas.

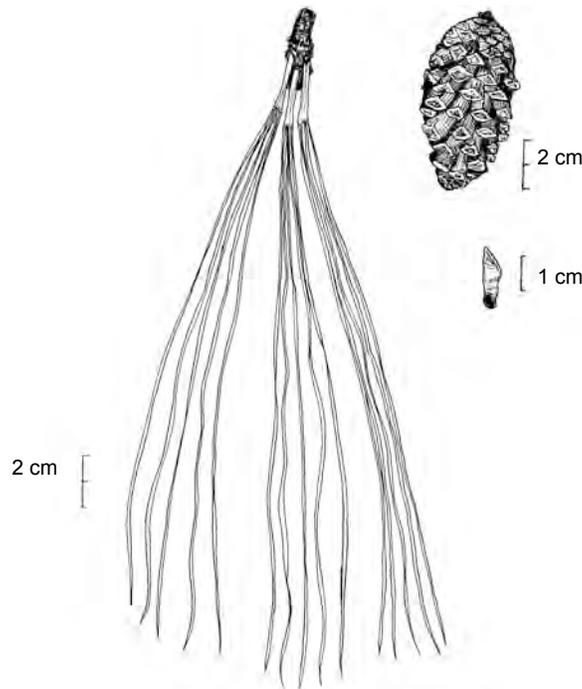
INFORMACIÓN ADICIONAL

Las características del cono y las hojas se utilizan para distinguir *Pinus maximinoi* de *P. pseudostrobus*. Las intrusiones de la hipodermis de la hoja a través del clorénquima al endodermo son buenas características distintivas de las dos especies (Mittak y Perry, 1979; Stead, 1983).

Establecido como árbol exótico en Colombia, la producción de madera en parcelas de prueba a la edad de 5 años fluctuaron entre 17 y 30 m³/ha/año (Dvorak y Donahue, 1988; Wright *et al.*, 1992).

El tamaño de cultivos de conos es usualmente pequeño cada año comparado con otros pinos duros (Dvorak y Donahue, 1988). El intervalo entre grandes cultivos de conos es de 3 a 5 años (Zamora-Serrano *et al.*, 1993).

Leptoglossus occidentalis Heidemann, un insecto de semillas, es la plaga de insecto más importante de conitos, conos y semillas. *Tetyra bipunctata* Herrich-Schaeffer, un gusano de conos, es la principal causa de semillas vacías. *Cecidomyia bisetosa* Gagné, una polilla, provoca la muerte de los conos. Las larvas de las polillas *Cydia montezuma* Miller, *Dioryctria erythropasa* Dyar, *Cecidomyia bisetosa* y muchos calcídidos en el género *Megastigmus*, son capaces de ocasionar pérdidas serias de semillas en huertos (Cibrián-Tovar *et al.*, 1986, 1995). Aplicaciones de insecticidas a principios de la primavera controlan a *Dioryctria erythropasa*. Aplicaciones sistémicas de insecticida han tenido éxito en reducir el daño causado por *Cecidomyia bisetosa* (Cibrián-Tovar *et al.*, 1986, 1995). Los conos también son susceptibles al hongo *Cronartium conigenum* (Pat.) Heds. y Hunt y *C. comandrae* Peck. (Mead *et al.*, 1978).



***Pinus maximinoi* H.E. Moore**

Pinus montezumae Lamb.

ARNULFO ALDRETE

Programa Forestal, Colegio de Postgraduados, México

Familia: Pinaceae

Pinus occidentalis, *P. devoniana*, *P. russeliana*, *P. macrophylla*, *P. filifolia*, *P. sinclairii*, *P. grevilleae*, *P. gordoniana*, *P. winchesteriana*, *P. rudis*, *P. ehrenbergii*, *P. lindleyana*, *P. donnell-smithii* (Eguiluz, 1978; Shaw, 1909, 1914). Actualmente el grupo taxonómico completo que se denomina *Pinus montezumae* incluye la especie típica *Pinus montezumae* Lamb., al igual que dos variantes más descritas como *Pinus montezumae* var. *lindleyi*, y *Pinus montezumae* forma *macrocarpa* (Eguiluz, 1978; Loock, 1950; Martínez, 1948; Mirov, 1967; Perry, 1991)

Chalmaite blanco, juncia, montezuma pine, ocote, ocote escobetón, pino, pino blanco, pino de moctezuma, pino real, rough-branched Mexican pine (Eguiluz, 1977, 1978; Perry, 1991)

Prospera en las laderas y valles de la Gran Cordillera del Eje Neovolcánico Transversal en México, que se extiende desde el estado de Colima en la costa del Pacífico hasta el estado de Veracruz, en el Golfo de México. La especie se extiende al norte hacia la Sierra Madre Occidental, llegando al estado de Durango y la Sierra Madre Oriental hasta el estado de Coahuila (Martínez, 1948; Perry, 1991) y al sur hasta Guatemala y El Salvador (Mirov, 1967).

Es un pino grande que alcanza de 20 a 25 m de altura y de 30 a 80 cm de DN. Crece en una variedad de condiciones a temperaturas medias de 10 a 24 °C y elevaciones de 1150 a 3150 m. Sin embargo, las mejores condiciones de crecimiento para esta especie son suelos volcánicos a 2500 m de altura.

Puede encontrarse creciendo en rodales puros o asociado con otras especies de pino como *Pinus pseudostrobus*, *P. rudis*, *P. hartwegii*, *P. leiophylla*, *P. douglasiana*, *P. michoacana*, *P. lawsonii* Roezl. ex Gordon y *P. ayacahuite*, y muchas especies de árboles de madera dura (Eguiluz, 1978; Rzedowski, 1983). La especie se cruza naturalmente con algunas de sus especies asociadas formando muchos híbridos (Hernández, 1967; Jasso, 1982; Perry, 1991).

Es una de las especies maderables más importantes en México. Su madera es dura, pesada y resinosa, con una densidad de 0.74 kg/m³ (Eguiluz, 1978); el color varía de blanco amarillento en la albura a pardo claro en el duramen (Perry, 1991). Se utiliza para madera en bruto, madera labrada, triplay, leña, pulpa y en construcción (Eguiluz, 1978; Rzedowski, 1983).

El florecimiento se presenta desde febrero hasta abril; la dispersión del polen en marzo y abril de vez en cuando extendiéndose hasta mayo. Las flores masculinas forman grupos terminales de yemas que varían desde una hasta cinco flores por yema. Las flores femeninas se producen en yemas laterales o subterminales. Las yemas son solitarias o forman grupos de dos o tres (Jasso, 1982). Los conos

crecen y maduran durante el otoño del mismo año, en noviembre y diciembre, y de vez en cuando en el invierno (Niembro, 1979; Patiño, 1973; Pérez, 1988). Los conos fluctúan entre largo-ovoides a cónico-ovoides o conoidales. Son ligeramente asimétricos y curvos, de 8.5 a 15 cm de largo, y de 7 a 10 cm de ancho después de abrirse. Son brillantes, dispuestos en pares o en grupos de tres, y se extienden o cuelgan ligeramente en pedúnculos cortos de 10 a 15 mm de largo. Las numerosas escamas de los conos son gruesas, duras y rígidas, de 25 a 35 mm de largo, y de 13 a 17 mm de ancho; el umbo dorsal está ligeramente elevado. Los conos tienen un peso fresco medio de 135 g y un peso seco medio de 88 g, con un promedio de 144 semillas por cono; solamente 52 % de éstas son semillas completamente llenas (Musálem, 1984). Las semillas son ligeramente triangulares, pequeñas, de color pardo oscuro, de 6 a 7 mm de largo y aproximadamente de 3 a 4 mm de ancho, con una ala de la semilla articulada, de color pardo pálido, de aproximadamente 20 mm de largo y de 7 mm de ancho (Martínez, 1948; Perry, 1991). Acosta y Musálem (1986) encontraron que la dispersión ocurre desde principios de febrero hasta fines de junio. La dispersión máxima de semillas completamente llenas se da a mediados de marzo, cuando pueden obtenerse más del 50 % de las semillas completamente llenas. La mayoría de las semillas de alta calidad son dispersadas en un rango de 25 m del árbol padre, dispersándose aproximadamente 104,000 semillas por hectárea; la calidad de la semilla disminuye con la distancia de dispersión en condiciones abiertas (Acosta, 1986).

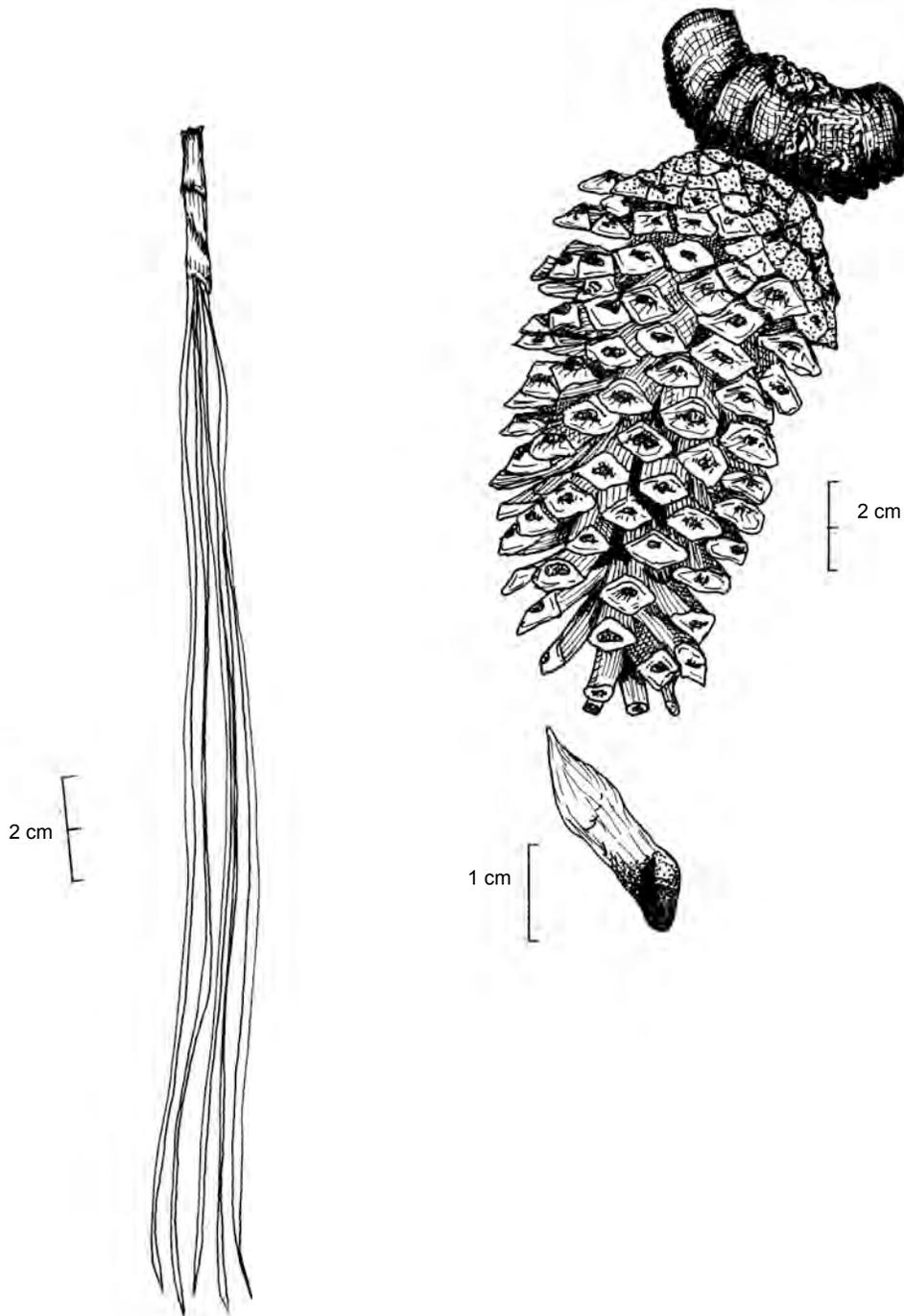
Generalmente produce buenos cultivos de conos cada 5 ó 6 años; de vez en cuando se producen dos cultivos buenos en años sucesivos. El mejor tiempo para recolectar conos maduros es desde principios de diciembre hasta mediados de enero (Ramírez, 1985). Los conos recolectados se secan al sol por unos días; las semillas entonces pueden extraerse fácilmente a mano. Hay un promedio de 46,000 semillas limpias por Kg (Patiño, 1973). Las semillas deben

Especies P

almacenarse en latas metálicas grandes a temperaturas cerca de 4 °C.

El tratamiento de pregerminación más común incluye remojar las semillas durante 24 horas antes de sembrarlas. Las semillas pueden sembrarse a una profundidad de 0.5 a 2.0 cm (Carrillo, 1986; Galván y Martínez, 1985). El tiempo

promedio para la germinación es de 20.9 días con una tasa de germinación de 65 % (Caballero, 1966). Las plántulas son susceptibles a la enfermedad de los almácigos (*Damping off*); por consiguiente, se debe aplicar un fungicida (Galván y Martínez, 1985).



Pinus montezumae Lamb.

Pinus oocarpa Schiede ex Schtdl.

W. S. DVORAK

Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE)
Departamento de Silvicultura de la Universidad Estatal de Carolina del Norte

Familia: Pinaceae

Sin sinónimos

Chaj, chictaj, ichtaj, ocote, ocote chino, pino, pino amarillo, pino avellano, pino colorado, pino ocote, pino prieto, tocj (Gutiérrez, 1996; Martínez, 1979; Perry, 1991; Peters, 1977; Zamora, 1981)

Es un pino de conos cerrados nativo de México y Centroamérica (Perry, 1991). Tiene una región geográfica de 3000 km desde Sinaloa, México (latitud de 28° 20' N), al centro de Nicaragua (latitud de 12° 40' N) y es el pino más común en la mitad sur de México y Centroamérica. Constituye aproximadamente el 45% de los bosques de pinos de Chiapas (Zamora, 1981), 50% de Guatemala, 66% de Honduras (Wolffsohn, 1984), 90% de Nicaragua (Greaves, 1979), y 60 % de El Salvador. También se encuentra en varios lugares en las tierras altas interiores de Belice.

Es fenotípicamente una especie extremadamente variable en su ambiente nativo, porque ha evolucionado bajo diversos patrones climáticos y edáficos a lo largo de su distribución geográfica de 3000 km. Se presenta desde elevaciones de 350 a 2500 m en México y Centroamérica, pero alcanza su mejor desarrollo entre 1200 a 1800 m. A lo largo de la costa noroeste de México, se encuentra en áreas con poca precipitación anual, como 600 a 800 mm (Pérez de la Rosa, 1998). En el sur y el este de México y la mayor parte de Centroamérica, ocurre generalmente en áreas con precipitación anual de 1000 a 1500 mm con estaciones secas de hasta 5 meses. En algunos lugares donde se encuentra, como Ocotil Chico, Veracruz, México, la cantidad de precipitación anual sobrepasa los 2250 mm. Se encuentra con más frecuencia en suelos poco profundos, arcillo arenosos, con acidez del suelo moderada (pH 4.0 a 6.5) con buen drenaje. La distribución de la especie parece depender mucho de la existencia de incendios frecuentes.

Los árboles pueden reconocerse en sus hábitats naturales por sus copas irregulares, su corteza gruesa, gris y laminada, sus conos de forma ovoide con un pedúnculo grande y grueso, y agujas en fascículos de cinco. En suelos profundos con buen drenaje y buenos regímenes de precipitación, es un árbol de tamaño mediano a grande de aproximadamente 20 a 35 m de altura y de 45 a 80 cm de DN. La especie alcanza su mejor desarrollo en el este de Guatemala, Honduras y el norte de Nicaragua, donde los suelos son profundos y las precipitaciones anuales sobrepasan los 1200 mm. Las tasas de crecimiento en rodales naturales en estas regiones son aproximadamente de 3 a 4 m³/ha/año. En el norte de México donde el clima

es más seco que en la mayoría de las partes de Centroamérica, los árboles alcanzan solo de 10 a 15 m de altura, y generalmente están pobremente formados. Los árboles con frecuencia también miden menos de 10 a 12 m de altura, donde crecen en suelos poco profundos, desgastados, en las cimas de cerros, o en elevaciones menores de 800 a 900 m (Zamora, 1981). La tasa de crecimiento en estas regiones secas es de aproximadamente 1 m³/ha/año.

Pinus oocarpa se cruza naturalmente con *P. caribaea* var. *hondurensis* (Sénécl) Barr. y Golf. y *P. tecunumanii* Eguiluz y J. P. Perry, y existe un número de multitudes de híbridos en Centroamérica (Furman *et al.*, 1996; Squillace y Perry, 1992). Cruces artificiales entre todas las tres especies de pino se han logrado exitosamente por años en Queensland, Australia (Nikles, 1989).

La madera es amarilla blanquizca. La densidad de la madera es moderada y promedios de procedencia fluctúan entre 0.450 y 0.550 g/cm³ para árboles de 30 a 60 años de edad por todo México y Centroamérica. Las industrias locales y agricultores han utilizado la madera para triplay, madera para construcción, cajas de embalaje, cajas para refrescos, mangos para palos de escoba, palos para helados, durmientes de ferrocarril y postes (Zamora, 1981). Sin embargo, su mayor uso en la región es para leña e ignición (ocote), al igual que para producción de resina.

Desde principios de los años 70, esta especie se ha estudiado extensamente en adaptabilidad y productividad con variaciones de procedencia (Dvorak y Donahue, 1992; Greaves, 1979). Los resultados de estudios de campo indican que las procedencias de Honduras y de la Sierra de las Minas, del este de Guatemala, son generalmente las mejores en cuanto a volumen (Birks y Barnes, 1990). Fuentes destacadas de lo que en un tiempo se llamó *P. oocarpa* de Nicaragua, como Camelias, San Rafael del Norte y Yucul, se han clasificado ahora como *P. tecunumanii* (McCarter y Birks, 1985). Similarmente, lo que en un tiempo se llamó *P. oocarpa* var. *ochoteranae* en el Mountain Pine Ridge, Belice (McCarter y Birks, 1985), y en Chiapas, México, ahora se llama *P. tecunumanii* (Dvorak y Raymond, 1991), a pesar de que no todos los taxonomistas

Especies P

están de acuerdo con las reclasificaciones (Squillace y Perry, 1992).

Una estimación de cientos de miles de hectáreas se establecen en los trópicos, principalmente en Brasil, como árbol exótico. La productividad de la especie como exótica fluctúa entre 10 y 18 m³/ha/año a lo largo de muchos lugares, con una densidad de la madera de 0.420 a 0.500 g/cm³ a la edad de 10 a 15 años. El interés continuo en *P. oocarpa* como una especie para plantación disminuyó a principios y a mediados de los años 1980, porque se encontraron procedencias de *P. tecunumanii* y *P. caribaea* var. *hondurensis* que fueron superiores (Crockford, 1990; Dvorak *et al.*, 1993; Dvorak y Shaw, 1992). Las desventajas de *P. oocarpa* como una especie para plantación incluyen su crecimiento inicial lento en algunos lugares, pobre firmeza contra el viento, susceptibilidad a deficiencias de elementos nutritivos y enfermedades de las agujas, y una copa relativamente liviana que permite que se desarrolle un continuo sotobosque enmalezado, aumentando el peligro de incendios. Los recientes problemas con el rompimiento del tallo en *P. tecunumanii* ha estimulado una vez más interés en sembrar más *P. oocarpa*. A los silvicultores les gusta la buena calidad de su madera, su capacidad de retoñar de tocones y la facilidad con la que se propaga vegetativamente, al igual que su utilidad para desarrollar híbridos con otros pinos tropicales y subtropicales.

El florecimiento inicia en noviembre en la mayor parte de Centroamérica y México, y alcanza su punto máximo a fines de diciembre y principios de enero. El florecimiento siempre comienza más pronto en las áreas más secas o en las elevaciones más bajas (Zamora, 1981). Cambios en patrones climáticos, como aquéllos ocasionados por "El Niño", pueden hacer que el florecimiento ocurra tan pronto como septiembre en Centroamérica (Houkal, 1983). En el norte de México, los conos se dan solos o a veces en grupos de dos o tres (Pérez de la Rosa, 1998). En el sur de México (Chiapas) y Centroamérica, los conos usualmente se llevan en grupos de tres o cuatro, y el cultivo principal madura desde enero hasta marzo, a pesar de que se pueden encontrar algunos conos madurando en el árbol la mayor parte del año. Por lo general, hay varios brotes de conos desde diciembre hasta abril, pero los que maduran durante febrero y marzo contienen la mayor cantidad de semillas llenas. Debido a que las semillas usualmente se caen al suelo en marzo, abril y mayo, justo antes del principio de la estación lluviosa (Wolffsohn, 1984), los conos viejos de cultivos de años anteriores no deben recolectarse.

En Centroamérica y México, los conos maduros se recolectan por personas que escalan los árboles con palos. Los palos tienen un gancho en forma de S o una cuchilla afilada en un extremo, que se utiliza para desprender los conos de las ramas. En el momento de la cosecha, los conos tienen un contenido de humedad de peso fresco de 20 a 25 % (Robbins, 1985). Los conos pueden colocarse directamente al sol para secarlos al aire, el método más común utilizado en México y Centroamérica. La cantidad de luz del sol y la temperatura del aire afectan cuándo se abren los conos, usualmente en 3 a 5 días. Durante el proceso de secado al aire, los conos deben ser movidos para que todos los lados se expongan al sol. Las escamas

de los conos que no se exponen al sol pueden quedar cerradas. Los conos almacenados en bolsas de arpillera o en sacos de azúcar por varias semanas, pueden endurecerse y permanecer cerrados aun cuando se les somete a temperaturas altas.

Los conos se abrirán rápidamente cuando se les pone en un horno o en un granero para secar tabaco, a una temperatura de 40 a 44 °C por 24 horas. Éstos pueden resistir temperaturas de horno (50 °C) por 12 a 18 horas sin perder viabilidad (Robbins, 1985). No se recomiendan temperaturas más altas. Debido a que las semillas tienen tegumentos delgados que pueden partirse o agrietarse fácilmente, se necesita tener mucho cuidado si se quitan las alas de la semilla en forma manual.

El potencial de semillas es de aproximadamente 140 por cono (Houkal, 1983). En rodales naturales el establecimiento de semillas es relativamente bajo. Varios estudios en Guatemala y Honduras revelan un aproximado de 15 a 35 semillas llenas por cono, o una tasa de eficiencia de semillas de aproximadamente 12 a 30 % (Houkal, 1983; Hudson *et al.*, 1981, Ordoñez, 1981; Robbins, 1983; Wilkinson, 1983). El número de semillas por Kg fue de 43,600 y 49,000 en Chiapas, México (Zamora, 1981), 51,000 en Honduras (Wolffsohn, 1984) y 56,000 a 77,450 en Guatemala. Se encontró que en Guatemala el tamaño de la semilla disminuía conforme la aumentaba la elevación.

Cuando se establece como árbol exótico cerca de la línea ecuatorial, las producciones de semillas son pobres pero aumentan conforme aumenta la latitud. En Colombia (latitud de 2°N), Arce e Isaza (1996) encontraron solamente 7 semillas llenas por cono, en rodales de 12 a 21 años de edad establecidos entre 1360 y 1800 m de altitud. En Venezuela hay un promedio de 25 semillas llenas por cono (latitud de 10 ° a 11 °N), en rodales de 10 a 12 años de edad cuando se establecen a más de 800 m de altitud. La producción de semillas de *P. oocarpa* comúnmente es mejor que la de *P. caribaea* var. *Hondurensis*, a latitudes tropicales bajas.

Las semillas pueden almacenarse por varios años a 4 °C si el contenido de humedad se ha reducido a 6 a 9 % después de la recolección, y las semillas son apropiadamente empacadas. Viveros forestales comerciales remojan la semilla por 24 horas antes de la siembra para aumentar la tasa y el porcentaje de germinación. La estratificación en frío de las semillas no es necesaria antes de la germinación para la mayoría de las procedencias. Sin embargo, algún nivel de estratificación fría puede ser benéfica para las fuentes más al norte de la especie en México.

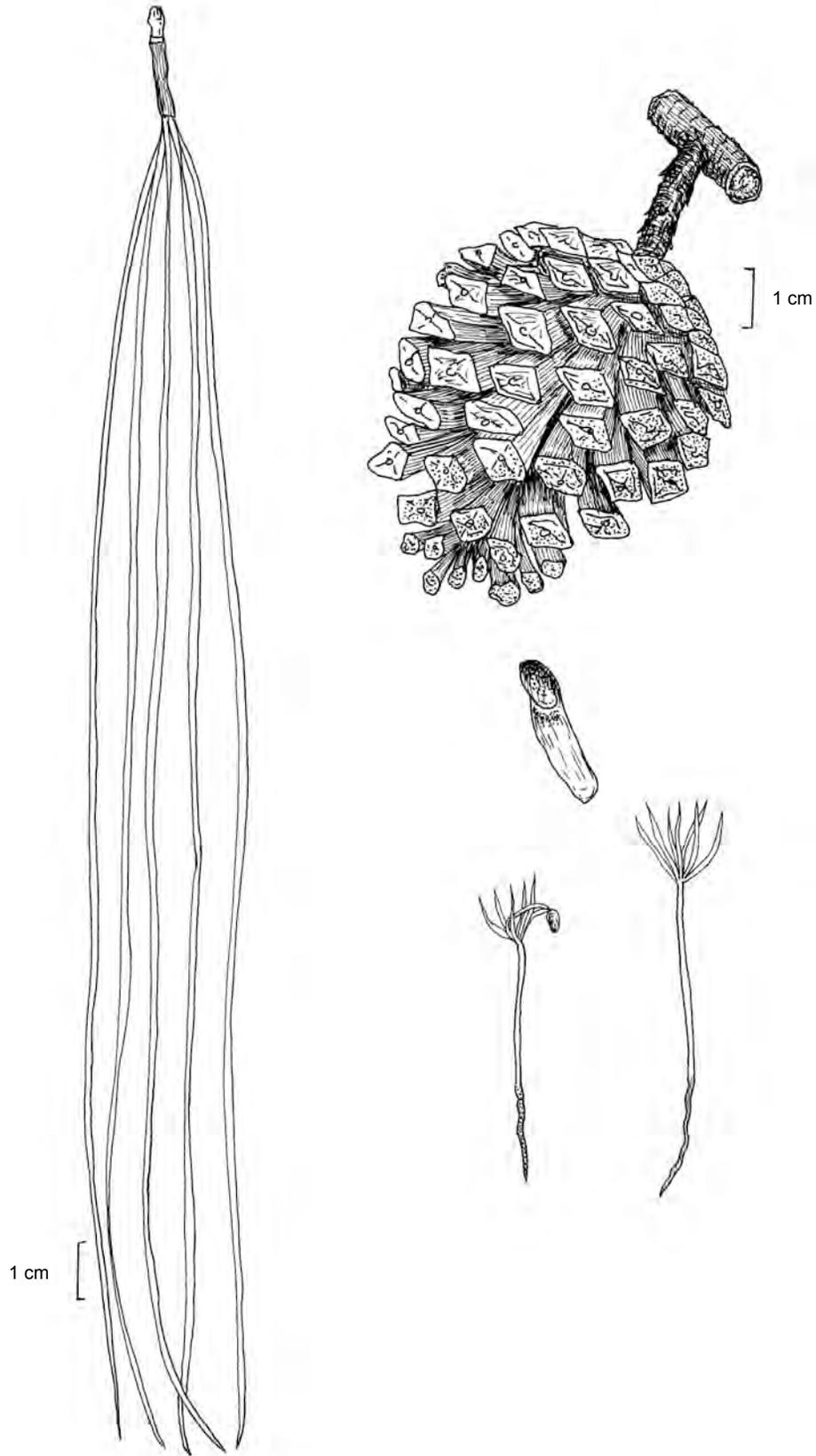
Las semillas comenzarán a germinar en 7 a 10 días utilizando técnicas normales de laboratorio (germinar las semillas en papel filtro húmedo en cajas de Petri), o técnicas de vivero (germinar semillas en arena húmeda). Las plantas usualmente alcanzan una altura para su establecimiento en campo de 20 a 25 cm en 5 a 7 meses. Las plantas tienden a ponerse tupidas al poco tiempo después de establecerse en el campo y permanecen así por varios años antes de que se desarrolle un líder terminal dominante. La maleza debe ser bien controlada durante

Especies P

este período. Las plántulas volverán a retoñar después de que son comidas por venados y los árboles jóvenes volverán a retoñar a partir de la base, después de heladas o incendios de baja intensidad. *Pinus oocarpa* no debe considerarse una especie que tolera el frío.



Especies P



Pinus oocarpa Schiede ex Schtdl.

Pinus patula Schiede y Schltld. y Cham.

W. S. DVORAK

Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE)
Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Estatal de Carolina del Norte

Familia: Pinaceae

Sin sinónimos

Ocote colorado, ocote macho, pino chino, pino colorado, pino llorón, pino triste, pino xalocote (Patiño y Kageyama, 1991; Paz Perez y de la Olvera, 1981; Perry, 1991)

Se encuentra principalmente en la Sierra Madre Oriental en la parte este de México, entre latitudes 18 ° y 24 °N. Una especie estrechamente relacionada, *Pinus patula* var. *longipedunculata* Loock ex Martínez, se encuentra principalmente en la Sierra Madre del Sur, en el sur y oeste de México, entre latitudes 16 ° y 17 °N. Debido a que las semillas de ambas variedades pueden ser manipuladas de manera similar, aquí se les denominará simplemente *P. patula*. Cuando ocurren diferencias importantes entre las dos variedades, se utilizarán los nombres de las variedades.

Crece en rodales puros y mixtos en asociación con *Abies* sp., *Carya* sp., *Juniperus* sp., *Liquidambar styraciflua* L., *Quercus* spp., *Pinus ayacahuite* Ehrenb., *P. douglasiana* Mart., *P. leiophylla* Schiede ex Schlechtendal y Chamisso, *P. montezumae* Lamb., *P. pseudostrobus* Lindl., *P. rudis* Endl., *P. teocote* Schiede ex Schlechtendal y Chamisso, y *Taxus* sp.

Es un pino de conos cerrados con forma de tallo recto, corteza escamosa rojiza, y follaje de color verde pálido y colgante, que puede alcanzar una altura de 35 m y 80 cm de DN. Crece en suelos fértiles, bien drenados, en crestas de montañas y laderas en ambientes forestales nublados, a elevaciones de 1490 y 3100 m (Dvorak y Donahue, 1992) pero es más común entre 2100 y 2800 m (Perry, 1991). Generalmente ocupa sitios que reciben entre 1000 y 2000 mm de precipitación anual, con estaciones secas marcadas de hasta 4 meses. Las tasas de crecimiento en rodales naturales pueden alcanzar hasta 8 m³/ha/año en los mejores lugares. *Pinus patula* var. *patula* y fuentes de var. *longipedunculata* del norte de Oaxaca, son resistentes al frío y pueden soportar heladas severas. Sin embargo, fuentes de *P. patula* var. *longipedunculata* Loock ex Martínez, del sur y oeste de Oaxaca, son más susceptibles al clima frío y sufrieron daño por congelación cuando fueron plantadas en pruebas de campo en Sudáfrica (Dvorak et al., 1995).

La madera muestreada de árboles maduros en rodales naturales en México es de color blanco amarillento y de densidad moderada: 0.440 a 0.600 Kg/cm³ (Quiñones, 1974; Zobel, 1965). Se utiliza localmente para postes, tablas, armazones para botes, cajas para frutas, maderas

para minería, postes de telégrafo, chapas, triplay, pulpa, envases para productos de exportación, muebles y leña (Patiño y Kageyama, 1991; Romero, 1991).

Esta especie analizada en pruebas y plantíos pilotos como una especie exótica en más de 20 países (Wormald, 1975), es actualmente una especie principal para plantación en el sur de África y las montañas del norte de Sudamérica, donde se calcula que se han establecido más de 1 millón de hectáreas (Birks y Barnes, 1991). Casi 300,000 hectáreas están bajo administración operacional en Sudáfrica (South African Department of Environmental Affairs, 1993). Pruebas intensivas de procedencia y progenie se han iniciado por la Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE), Universidad Estatal de Carolina del Norte, incluyendo 23 fuentes y 593 familias de polinización abierta (Dvorak et al., 1995). Los resultados de estudios en Brasil, Colombia y Sudáfrica indican que procedencias de la parte central de la región de la especie en Hidalgo, Puebla y Veracruz, son generalmente más productivas que fuentes del norte o sur lejano de México, cuando se cultiva como exótica (Dvorak, 1997). Se encontró que *Pinus patula* era más resistente a la sequía que el pino del sur *P. taeda* L. y tan resistente como *P. elliottii* Engelm. en el sur de África (Morris y Molony, 1993), pero era más susceptible a daño o muerte por suelos inundados. Es muy susceptible a la enfermedad de las agujas *Sphaeropsis sapinea* (antes *Diplodia pinea*) en el sur de Brasil y Sudáfrica.

Parece que *Pinus patula* se cruza naturalmente con *P. greggii* Engelm. ex Parl. en Hidalgo, México (Donahue et al., 1995; Dvorak et al., 1996b). Se han hecho cruces artificiales exitosos de *P. patula* con *P. greggii*, *P. oocarpa* Schiede ex Schlechtendal, *P. tecunumanii* Eguluz y J. P. Perry, y *P. radiata* D. Don (Critchfield, 1967; Fielding, 1960; Stanger, 1994).

La especie se cultiva principalmente en plantaciones para pulpa, papel y madera para aserrar, aunque también se usa por algunas personas para carbón (Wright, 1994). La madera cultivada en plantaciones es blancuzca a amarilla blancuzca, con un duramen ligeramente tirando a rosado (Dommissie, 1994). La densidad de la madera de los árboles entre 13 y 16 años de edad en Brasil, Colombia y

Especies P

Sudáfrica fue de 0.389 g/cm³, 0.400 g/cm³ y 0.395 g/cm³, respectivamente (Wright, 1994). En Sudáfrica, la madera tenía el porcentaje más bajo de sustancias extraíbles de 11 especies estudiadas de pino, del sur de Estados Unidos y México (Dommissé, 1994).

En su región nativa florece desde enero hasta abril (Patiño y Kageyama, 1991; Romero, 1991). Los conos se recolectan de diciembre a marzo, aproximadamente de 22 a 24 meses después de la polinización. Las personas que escalan los árboles utilizan un palo con un gancho en forma de "S" o una cuchilla afilada en el extremo para quitar los conos. El potencial máximo de semillas es de aproximadamente 125 por cono, y para la variedad *longipedunculata*, que tiene conos más pequeños, 95 semillas por cono. En su región nativa, la especie se considera como productora reservada de conos y semillas. Patiño y Kageyama (1991) indicaron que la producción de conos y semillas en rodales nativos comienza cuando los árboles tienen aproximadamente 15 años de edad. Sólo se obtuvieron 22 semillas llenas por cono de muestras de árboles de *P. patula* con polinización abierta en rodales naturales de México (Barrett, 1972).

Como una especie exótica en Sudáfrica y Zimbabwe, florece durante septiembre y octubre (Barnes y Mullin, 1974; Van der Sijde y Denison, 1967), con un segundo punto máximo, menos pronunciado, desde enero hasta mayo. En Colombia, estróbilos masculinos y femeninos son producidos cada mes del año, con la mayor ocurrencia en julio y agosto (Isaza, 1996). Las producciones de semillas han sido con frecuencia más altas en ambientes donde ha sido plantada como exótica, que en rodales naturales. En dos estudios por separado en Sudáfrica, en plantaciones de 7 a 11 años de edad, se obtuvieron de 36 a 66 semillas llenas por cono (Hagedorn y Raubenheimer, 1996; Kanzler, 1992), y en huertos de semillas de 10 a 13 años de edad en Zimbabwe, se obtuvieron de 45 a 50 semillas llenas por cono (Barnes y Mullin, 1974; Geary y Pattinson, 1969), y 55 semillas llenas por cono se encontraron en plantaciones de 45 años de edad en Queensland, Australia (Dieters, 1996).

El número de semillas llenas por cono parece estar influenciado por latitud y altitud del sitio de plantación. En Colombia (latitud 2°N), la mejor producción de semillas se obtuvo entre 1750 y 2500 m de elevación; luego disminuyó a elevaciones mayores (Arce y Isaza, 1996; Lambeth y Vallejo, 1988). En Sudáfrica (latitud de 25° a 30°S) el número de semillas llenas por cono aumentó desde 1300 a 1500 m, pero disminuyó de allí en adelante conforme aumentaba la elevación. Además, las producciones de conos aumentaban conforme la latitud disminuía (Stanger, 1994), y una temperatura anual media entre 13 y 16 °C fue considerada como la mejor para una buena producción de semillas (Barnes y Mullin, 1974).

Los resultados de cruza artificiales en Sudáfrica y Zimbabwe mostraron producciones más pobres por cono que en pruebas de polinización abierta. Se pensaba que la tasa de aborto de estróbilos era alta debido a la sensibilidad de estróbilos a temperaturas altas en bolsas de polinización (Van der Sijde y Denison, 1967).

Los conos deben recolectarse cuando están de color pardo claro. Cultivos de conos pueden permanecer en los árboles por varios años y los conos viejos que son grises no deben recolectarse porque las semillas pueden resultar de pobre calidad.

Las semillas pueden extraerse secando los conos al aire o en un horno. En el secado al aire, los conos se ponen en lonas, en cajas o en charolas en un área con buena circulación de aire. En muchos lugares en México, los conos se ponen en un patio de cemento y se secan directamente al sol. La cantidad de luz solar y la temperatura del aire afectan cuándo se abren los conos, usualmente de 2 a 7 días. En Zimbabwe y muchos otros lugares en el sur de África, los conos se colocan en una estructura de marco de madera cubierta con sábanas claras de polietileno. La cubierta de plástico aumenta la temperatura del aire en el cobertizo y los conos usualmente se abren en 1 a 3 días (Marunda, 1996). En Sudáfrica, una práctica incluye poner los conos en agua hirviendo por 30 a 60 segundos, y luego secarlos en un horno a una temperatura de 45 a 48 °C por 24 a 48 horas (Van der Merwe, 1996). Hervir accidentalmente las semillas desvainadas las matará instantáneamente (Gosh *et al.*, 1974b).

Barrett (1972) obtuvo un promedio de 117,000 semillas/Kg en rodales naturales en México, con una fluctuación entre 97,000 y 157,000 semillas/Kg, dependiendo de la procedencia. La Cooperativa CAMCORE encontró un promedio de 118,000 semillas/Kg en rodales naturales con una fluctuación por procedencia entre 97,200 y 129,700 semillas/Kg. El número de semillas por Kg procedentes de plantaciones y huertos de semillas en Sudáfrica y Zimbabwe, fluctuó entre 92,000 y 114,000 (Barnes y Mullin, 1974; Van der Merwe, 1996). Las semillas mantenidas a contenidos de humedad entre 6 y 9 % permanecen viables por años si se almacenan apropiadamente a 4 °C.

Las semillas comenzarán a germinar sin ninguna estratificación en frío, de 7 a 10 días después de ponerlas en cámaras de germinación, cajas o semilleros de viveros. Daniels y Van der Sijde (1975) aumentaron la germinación de semillas de *P. patula* en un 5% mediante una estratificación fría a 4 °C, por 7 semanas, seguida de almacenamiento a temperatura ambiente por 2 semanas. Esta práctica rara vez se sigue en operaciones comerciales. Remojar las semillas en agua a temperatura ambiente por 18 horas antes de sembrarlas aumenta la germinación (Gosh *et al.*, 1974a). La organización de la Industria de Pulpa y Papel de Sudáfrica remoja las semillas en una solución de 1 % de agua oxigenada a 25 °C, por 24 a 48 horas, para estimular una germinación consistentemente alta (Bayley, 1997). Organizaciones forestales comerciales grandes en Sudáfrica también colocan las semillas en bolsas de tela en un baño de agua remolineando (pH 5.6), a aproximadamente 28 °C y se burbujea aire comprimido a través de éstas, por 24 horas antes de la siembra. Esta práctica aumenta y estimula una germinación más uniforme (Kietzka, 1997). El porcentaje de germinación de semillas frescas o bien almacenadas es generalmente superior al 85 % en Sudáfrica y Zimbabwe.

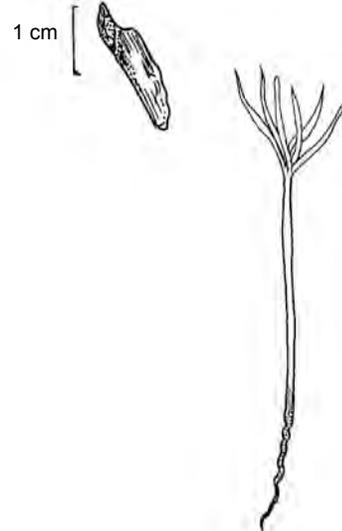
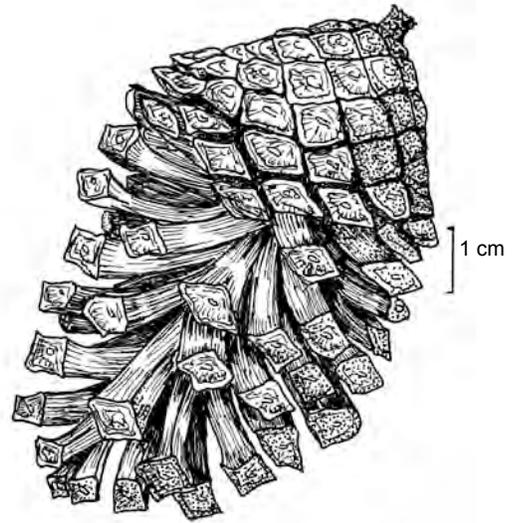
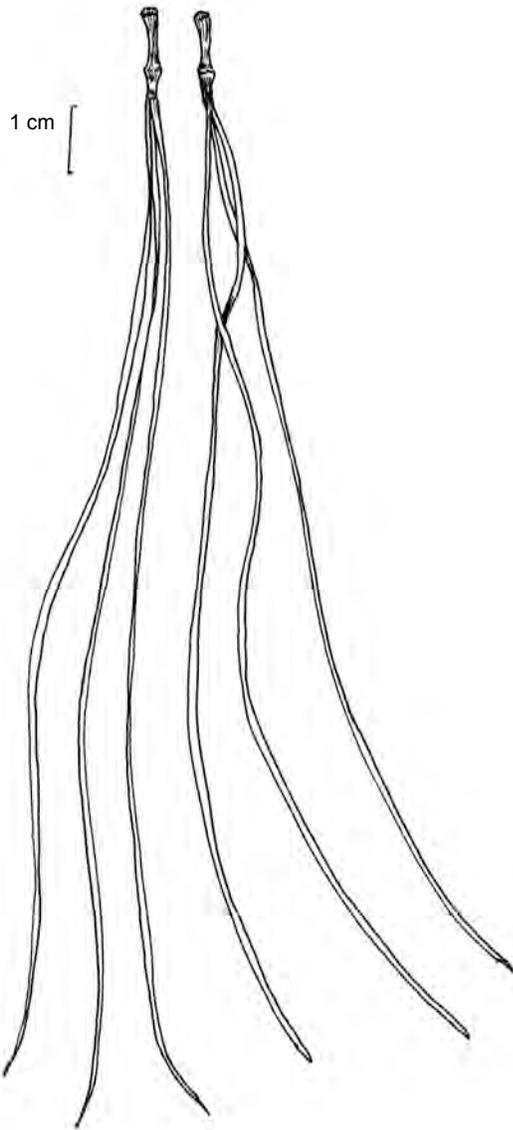
Especies P

Las semillas germinan bien en diferentes sustratos de viveros, incluyendo la corteza descompuesta de *P. patula* (South African Pulp and Paper Industry Forests Research Report, 1994), pero no en aserrín o en estiércol de ganado (Ghosh *et al.*, 1974b). Debido a que la especie parece ser algo sensible a desarrollar una raíz en forma de “J”, se recomiendan envases más grandes. Un vivero de silvicultura comercial en Colombia utiliza tubos de plástico con 106 ml de capacidad para producir plántulas de *P. patula* a gran escala, y una bolsa de polietileno negro un poco mayor, de 8 X 13 cm con 204 ml de capacidad, para las plantas que se van a vender a silvicultores locales (Arce, 1996). En Sudáfrica, un vivero utiliza una charola sólida con 49 tubetes con dimensiones de 340 mm X 340 mm para producir *P. patula* (Bayley, 1997). Los tubos tienen un diámetro de 40 mm, una profundidad de 80 mm y contienen cinco costillas que guían la raíz, distanciadas igualmente en la parte interior de las cavidades. Recientemente, los viveros en el sur de África y el norte de Sudamérica han comenzado a establecer plantas en el campo cuando alcanzan una altura de 10 a 15 cm para disminuir la probabilidad de problemas de desarrollo de la raíz. Las plántulas alcanzan una altura apropiada para ser establecidas en campo, en 4 a 7 meses.

Las plántulas de *Pinus patula* parecen ser más sensibles a desequilibrios de elementos nutritivos en los sustratos de viveros y regímenes de riego, que los pinos del sur de los Estados Unidos (Sang Arap y Munga, 1973; Van der Merwe, 1996). Además, las plántulas son susceptibles a diferentes especies de *Fusarium*. El cancro resinoso (*Fusarium subglutinans* f. sp. *pini*) provocó gran mortandad en un vivero comercial en Sudáfrica a principio de los años 1990 (South African Pulp and Paper Industry Forests Research Report, 1993; Viljoen y Wingfield, 1994). La especie se propaga fácilmente a partir de esquejes de plántulas y existen programas pilotos y comerciales de esquejes enraizados establecidos en Colombia y Sudáfrica.



Especies P



Pinus patula Schiede y Schltl. y Cham.

Pinus pseudostrobus Lindl.

JAVIER LÓPEZ-UPTON

Programa Forestal del Colegio de Postgraduados
México

Familia: Pinaceae

P. orizabae Gordon (Martínez, 1948; Stead y Styles, 1984)

False Weymouth pine, macochyaj, macohtai, pino blanco, pino lacio, pino liso, pino real (Carbajal y McVaugh, 1992; Eguiluz-Piedra, 1978; Farjon, 1984; Perry, 1991)

Es principalmente un pino mexicano aunque su región alcanza las montañas altas en Guatemala. Está básicamente distribuido a lo largo de las montañas del Eje Neovolcánico en el centro de México (Martínez, 1948; Perry, 1991). Forma rodales puros o crece en asociación con *Pinus montezumae*, *P. douglasiana*, *P. michoacana*, *P. maximinoi*, *P. leiophylla*, *P. ayacahuite*, *P. patula*, *P. cembroides* Zucc., *P. rudis*, *P. pringlei*, *Abies religiosa* (Kunth) Schltr. y Cham., *Quercus* sp., *Arbutus* sp., *Juniperus* sp., *Buddleia* sp., y *Dasylyrion* sp. (Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991).

Es uno de los pinos más finos de México con su tronco usualmente recto, sin ramas. Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza de 30 a 40 m o más de altura y 40 a 80 cm de DN (Perry, 1991; Stead y Styles, 1984). La especie crece en elevaciones desde 1600 hasta 3250 m, aunque los mejores rodales se encuentran a 2500 m en suelos volcánicos profundos. Este árbol también puede encontrarse en suelos poco profundos y calcáreos. Crece en climas templados a templados cálidos, donde las temperaturas pueden bajar al punto de congelación durante los meses más fríos del invierno. La especie se encuentra donde las temperaturas fluctúan entre -9 y 40 °C, y donde la precipitación anual de mayo a octubre es de 600 a 2000 mm (Eguiluz-Piedra, 1978; Martínez, 1948; Perry, 1991).

No se ha reportado ninguna raza geográfica, pero la especie puede cruzarse naturalmente con *P. montezumae* (Perry, 1991).

La madera es liviana, blanda, fuerte y amarilla, con una gravedad específica de 0.32 a 0.51 y con altas producciones de pulpa. Se utiliza mucho para la construcción en general, madera labrada, artículos decorativos, pulpa y leña (Eguiluz-Piedra, 1978; Perry, 1991; Wright y Malan, 1991; Wright y Wessels, 1992; Zobel, 1965).

La especie comienza a reproducirse a la edad de 6 a 7 años y florece en febrero y marzo (Patiño-Valera, 1973). Los conos son ovoides o largo ovoides, ligeramente curvos, casi simétricos, no reflexos, de 8 a 12 cm de largo, y 5 a 8 cm de ancho. Los conos se dan solos o a veces en

grupos de dos y tres, en pedúnculos cortos de 10 mm o más largos. Los conos se abren cuando maduran y pronto se caen, dejando los pedúnculos con algunas escamas basales. Las escamas de los conos son delgadas, duras, de 30 a 35 mm de largo y 15 a 18 mm de ancho. La apófisis es elevada a plana, de 2 a 8 mm de altura y ligeramente volcado transversalmente; el umbo es dorsal, pequeño, de vez en cuando hundido, no prominente y armado con una espina pequeña, débil y decidua (Carbajal y McVaugh, 1992; Martínez, 1948; Perry, 1991; Stead y Styles, 1984). La madurez está indicada cuando los conos cambian de color verde a pardo. El número de semillas sanas por cono es 25 a 82 (promedio 48). El porcentaje de semillas sanas (por cono) es 20 a 43 %; semillas vacías de 3 a 23 % (Aldrete y López-Upton, 1993). Delgado (1994) encontró en el este de México 12 semillas saludables por cono entre un total de 73 semillas potenciales; la eficiencia de la semilla es de 16 %, y de 95 % de germinación en un sitio natural aunque afectado. Las semillas son de color pardo oscuro, de 6 mm de largo y aproximadamente 4 mm de ancho; las alas de las semillas son de color pardo pálido, articuladas, 20 a 23 mm de largo y de 6 a 12 mm de ancho (Carbajal y McVaugh, 1992; Martínez, 1948).

Los conos maduran en el segundo año y los conos maduros comienzan a aparecer desde diciembre hasta febrero, pero el mejor tiempo de recolección es desde enero hasta mediados de febrero (Aldrete y López-Upton, 1993). Los conos se recolectan de los árboles utilizando podadoras en palos y navajas. Los conos se secan exponiéndolos al sol por 4 a 6 semanas (Patiño-Valera, 1973); sin embargo, deben ser protegidos contra la lluvia durante el proceso de secado. Las semillas se sacan de los conos sacudiéndolos en un agitador o sacudidor mecánico grande, o en un sacudidor manual pequeño para lotes pequeños. A las semillas se les quitan las alas frotándolas o agitándolas, y se les limpia con un tamiz de aire o haciéndolas flotar en agua, debiéndose secar antes de almacenarlas. Se debe tener cuidado al procesar el desalador mecánico para evitar dañar las semillas. En el centro de México, hay un promedio de 53,705 semillas/Kg. En Chiapas, México, hay un promedio de 44,500 semillas/Kg (Patiño-Valera, 1973; Zamora-Serrano *et al.*, 1993). Las semillas deben almacenarse en condiciones secas, frescas (4 °C) y herméticas.

Especies P

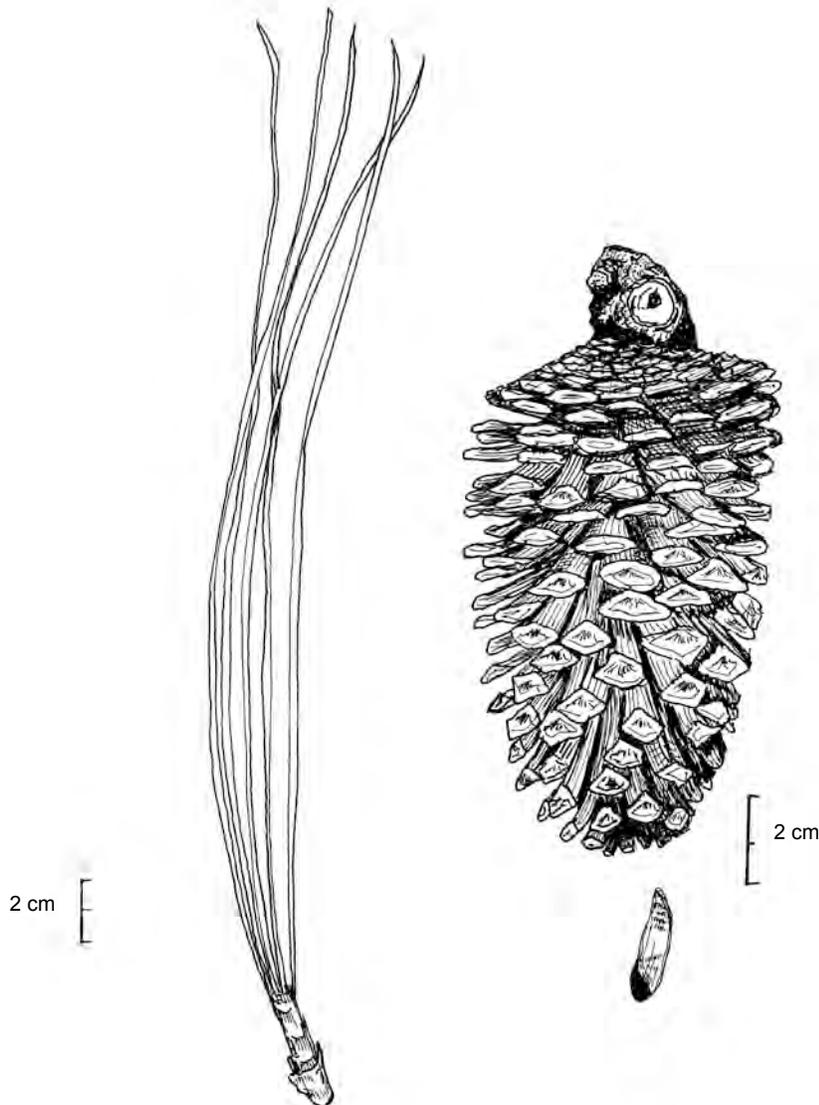
Las semillas son pretratadas remojándolas en agua toda la noche antes de sembrarlas. Las semillas deben sembrarse a una profundidad de 1 cm, en semilleros a densidades desde 12,000 hasta 15,000 por m² o 400 g (Zamora-Serrano *et al.*, 1993). El sustrato de siembra debe ser estéril y liviano, proporcionando aireación y humedad. El porcentaje de germinación de semillas no limpiadas es 65 (Patiño-Valera, 1973); el porcentaje de germinación de semillas saludables es de 70 a 95, dependiendo de la procedencia (Aldrete y López-Upton, 1993). La mejor temperatura para la germinación es 25°C, la que resulta en 50 % de germinación en 8 días y 90 % de germinación en 12 días. Sin embargo, temperaturas alternantes entre 20 y 30°C proporcionarán resultados aceptables (Belcher, 1985). Las plántulas son susceptibles a la enfermedad de los almácigos (*Damping off*). Por ello, los sustratos deben ser estériles o puede ser necesario regar con fungicidas. Los hongos ectomicorrízicos *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch mejoran el comportamiento de las plantas

en campo en lugares fértiles y desfavorables (Valdés, 1986).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La producción de madera es de 12 a 30 m³/ha/año (Pancel, 1993). Hay 5,827 conos cerrados por m³ (Patiño-Valera, 1973). El intervalo entre grandes cultivos de conos es de 3 a 5 años (Zamora-Serrano *et al.*, 1993).

Leptoglossus occidentalis Heidemann y *Conophthorus ponderosae* Hopkins son las dos plagas de insectos más importantes de conitos, conos y semillas. *Tetyra bipunctata* (Herrich-Schaeffer) provoca semillas vacías. *Cecidomyia bisetosa* Gagné provoca la muerte de conos. Las larvas de *Cydia montezuma* Miller y *Megastigmus albifrons* Wik se comen las semillas (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995). Las semillas y los árboles jóvenes son severamente afectados por el hongo *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko y Sutton (Rees y Webber, 1988).



***Pinus pseudostrobus* Lindl.**

Pinus tecunumanii Eguiluz y J. P. Perry

W. S. DVORAK

Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE)
Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Estatal de Carolina del Norte

Familia: Pinaceae

Pinus patula ssp. *tecunumanii* (Eguiluz y Perry) Styles, *Pinus oocarpa* var. *ochoteranae* (Mart.)

Pino colorado, pino de las Sierras, pino ocote, pino rojo (Gutiérrez, 1996)

Es un pino de conos cerrados que se presenta desde Chiapas, México (latitud 17° 02' N) hasta el centro de Nicaragua (latitud 12° 42' N), en una serie de poblaciones separadas (Dvorak y Donahue, 1992). La región geográfica de la especie puede dividirse en dos subpoblaciones grandes según diferencias sutiles morfológicas y de adaptabilidad: las poblaciones de elevaciones altas que se encuentran desde los 1500 a 2900 m de elevación, y poblaciones de elevaciones bajas, que se encuentran desde 450 m a 1500 m (Dvorak *et al.*, 1989).

Los árboles maduros de poblaciones de elevaciones altas pueden alcanzar 55 m de altura y más de 100 cm de DN, en los suelos profundos y fértiles de los bosques montanos nublados de Guatemala y Honduras (Eguiluz y Perry, 1983). El árbol se reconoce fácilmente por su copa pequeña y corteza gruesa, gris, surcada cerca de la base, con corteza delgada, gris y escamosa más arriba del tallo. La forma del fuste es muy recta, con conos pequeños que se dan solos y en pares, en pedúnculos largos y delgados, y agujas en fascículos mayormente de cuatro (Eguiluz y Perry, 1983). Los árboles de poblaciones de elevaciones altas se encuentran con frecuencia en áreas con más de 1500 mm de precipitación anual y crecen en asociación con *Liquidambar styraciflua* L., *Pinus ayacahuite* Ehren., *P. maximinoi* H. E. Moore, *P. oocarpa* Schiede ex Schlechtendal y *Quercus* spp. La tasa de crecimiento en áreas de elevaciones altas fluctúa entre 5 y 8 m³/ha/año.

Los árboles de poblaciones de elevaciones bajas rara vez crecen más de 30 m de altura y de 60 cm de DN, tienen corteza menos escamosa y la forma del tallo más pobre que sus contrapartes de elevaciones más altas, y con frecuencia producen conos en grupos de tres o cuatro. En lugares secos en Honduras y Nicaragua, es prácticamente idéntico a *Pinus oocarpa* y, algunos taxonomistas se refieren a las fuentes de elevaciones bajas como *P. oocarpa* var. *ochoteranae* (Squillace y Perry, 1992). Los árboles de fuentes de elevaciones bajas crecen en áreas con 1000 a 1800 mm de precipitación anual, en asociación con *P. oocarpa*, *P. caribaea* var. *hondurensis* (Sénécl) Barr. y Golf., y *P. maximinoi*. La tasa de crecimiento de fuentes de elevaciones bajas en Centroamérica es de aproximadamente 3 a 8 m³/ha/año.

Estudios de marcadores moleculares muestran una separación clara entre poblaciones de elevaciones altas y bajas y sugieren que la especie puede compartir una historia evolucionaria cercana a la de *P. oocarpa* y *P. caribaea* var. *hondurensis* (Furman *et al.*, 1996). La Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE) y la Universidad Estatal de Carolina del Norte, están manteniendo los dos grupos de *P. tecunumanii* separados con fines de reproducción (Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative, 1996). Es ampliamente conocido, según observaciones de campo, que *Pinus tecunumanii* se cruza naturalmente con *P. patula* var. *longipedunculata* Loock ex Martínez, *P. oocarpa* y *P. caribaea* var. *Hondurensis*, en su hábitat natural, donde las especies viven simpátricamente. Cruzas artificiales de híbridos entre *P. tecunumanii* y *P. caribaea*, *P. elliotii*, *P. oocarpa* y *P. patula* se han llevado a cabo exitosamente por varias instituciones en los trópicos y subtropicos (Mather, 1996; Nikles y Robinson, 1989; Stanger 1994).

Tiene una madera amarillenta muy similar a la de algunos pinos del sur de los Estados Unidos. En rodales naturales, los árboles que tenían un promedio de por lo menos 30 años de edad, tenían una densidad de madera que fluctuaba entre 0.510 y 0.560 g/cm³ (Eguiluz y Zobel, 1986). En México y Centroamérica la madera se utiliza como madera para aserrar, armazón, paletas, palos de escoba, leña e ignición para fuego.

Dede 1980, ha sido el pino de México y Centroamérica más examinado en los trópicos y subtropicos, con más de 50 procedencias y una progenie de 2000 árboles semilleros en pruebas de campo (Dvorak, 1993). Los resultados de la serie internacional de pruebas establecidas por CAMCORE mostraron un 32 % de diferencia en rendimiento de volumen entre la mejor y la peor fuente de elevaciones altas de *P. tecunumanii* (Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative, 1997). La mejor fuente de alta elevación fue de San Jerónimo, Guatemala, y las mejores fuentes de elevaciones bajas fueron de Villa Santa, Honduras y Yucul, Nicaragua (Hodge y Dvorak, 1998).

Las fuentes de elevaciones bajas son superiores en productividad a las fuentes de elevaciones altas en

Especies P

Colombia, pero estas diferencias no se presentan en Sudáfrica. *Pinus tecunumanii* se siembra solo a pequeña escala como un árbol exótico en lugares como Colombia y Sudáfrica, debido a los altos niveles de rompimiento del fuste (Dvorak y Raymond, 1991; Parfitt, 1996). La madera de fuentes de elevaciones altas y bajas, cuando se siembra como un árbol exótico, se ha mostrado aceptable para madera aserrada, papel kraft y pulpa termomecánica (Malan y Hoon, 1991; Wright *et al.*, 1995).

Con la posible excepción de la procedencia de Rancho Nuevo, Chiapas, esta especie muestra poca resistencia a heladas cuando se establece como exótica (Dvorak y Donahue, 1992). Las fuentes de elevaciones bajas parecen ser más resistentes a sequías que *Pinus elliottii* en los suelos arenosos de Zululand, Sudáfrica (Mather, 1996), aunque son mucho más susceptibles a la podredumbre de la raíz por *Phytophthora* en los lugares más húmedos, que *P. elliottii* o *P. caribaea*. *Pinus tecunumanii* parece ser mucho más resistente a *Sphaeropsis sapinea* en el sur de Brasil, que *P. greggii* o *P. patula*.

En Centroamérica y sur de México, produce estróbilos masculinos y femeninos de diciembre a marzo, y se pueden recolectar conos desde enero hasta marzo, 22 a 24 meses después. Los conos usualmente se dan hasta en tres brotes, pero aquéllos recolectados a mediados de estación (febrero), parecen tener el porcentaje más alto de semillas llenas. Los conos deben recolectarse cuando se tornan pardos. Si se recolectan demasiado verdes, las semillas tienen un matiz tirando a rosado y germinan pobremente. Los conos son recolectados por personas que escalan los árboles con palos, que tienen una cuchilla en forma de "S" en el extremo, y los conos se cortan o se rompen de las ramas. Los conos pueden ponerse directamente al sol o en un horno para que se abran. Incluso se ha tenido éxito en abrir conos poniéndolos dentro de un vehículo y encendiendo la calefacción. Para secar los conos en un horno, se recomienda mantener una temperatura de 40 °C por 24 horas.

Las fuentes de elevaciones altas son productores de conos muy reservados en México y Centroamérica. Un árbol grande (40 m de altura) puede tener menos de 50 conos maduros que tienen solamente un promedio de 6 semillas llenas cada uno (Dvorak y Lambeth, 1993). Árboles de fuentes de elevaciones bajas son generalmente productores de conos más prolíficos, y tienen un promedio de 30 semillas llenas por cono. El potencial máximo de semilla para conos de lugares de recolección de elevaciones altas y bajas, es de 90 y 95 respectivamente (Dvorak y Lambeth, 1993). Las semillas de árboles de poblaciones de altas elevaciones tienden a ser más pequeñas que aquéllas de fuentes de elevaciones bajas. El número promedio de semillas por kg para poblaciones de elevaciones altas es 88,250; para elevaciones bajas, de 76,215.

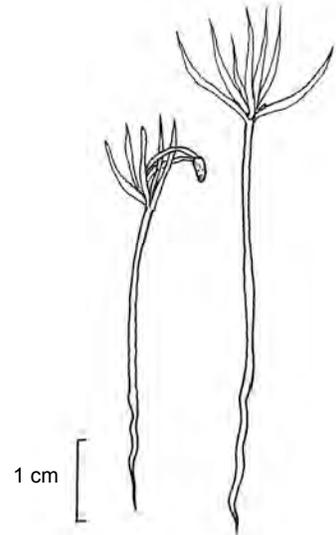
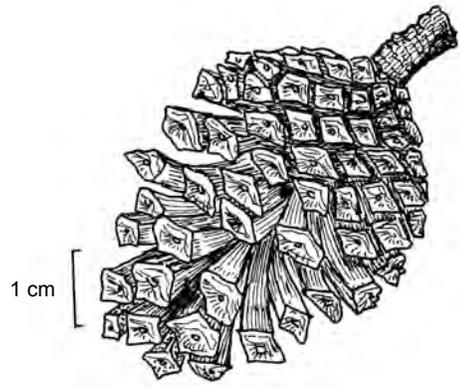
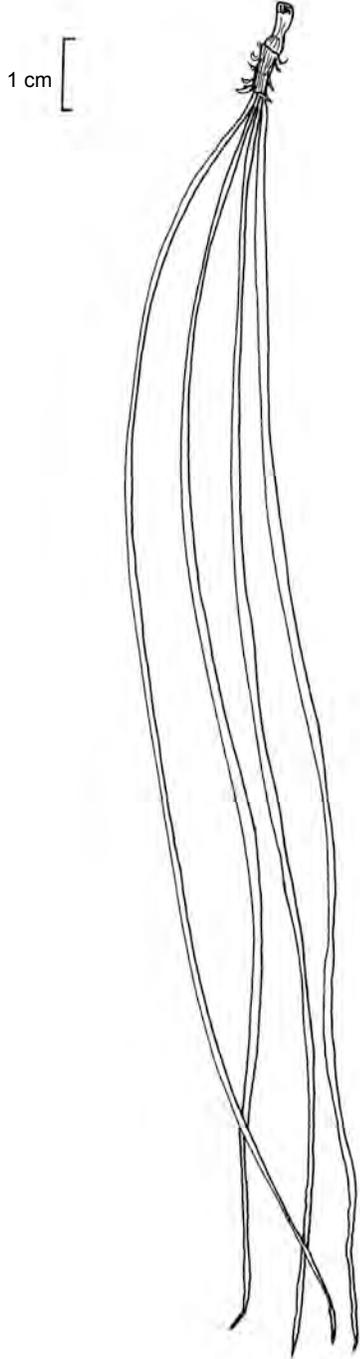
El tiempo y duración de la floración de *P. tecunumanii* cultivado como árbol exótico no ha sido bien estudiado. Sin embargo, en Sudáfrica, una diferencia de 2 a 3 semanas en períodos de florecimiento aparece entre clones de material de elevaciones altas y bajas, cuando se cultivan en el mismo huerto semillero. En Colombia, aparecen

flores durante todo el año, con un punto máximo en agosto. La producción de conos y semillas es pobre cerca de la línea ecuatorial y latitudes del norte, pero mejora en latitudes del sur. Las regiones para la producción de conos y semillas son mejores entre latitudes de 17 ° y 28 °S en la costa de Australia, Brasil, Sudáfrica y las tierras altas de Zimbabwe (Dvorak y Lambeth, 1993). Huertos semilleros establecidos en Brasil, Costa Rica, Colombia, Sudáfrica y Zimbabwe recién están comenzando a producir semillas. En Colombia, se están implementando estudios para determinar cómo las aplicaciones de giberelinas afectan la floración. Se han injertado exitosamente en Sudáfrica vástagos de *P. tecunumanii* en rizomas de *P. elliottii* (Mather, 1996) y de *P. patula* y *P. oocarpa* en varias regiones. Injertar vástagos de *P. tecunumanii* en rizomas de *P. taeda* L. no tuvo éxito en Brasil.

Procedimientos de almacenamiento y manejo de *P. tecunumanii* son similares a aquéllos utilizados para muchos de los otros pinos tropicales duros. Las semillas que son almacenadas en un envase de plástico, hermético a 4 °C y con un contenido de humedad de 6 a 9 % pueden mantenerse viables por años. Sin embargo, *P. tecunumanii* tiene un tegumento delgado que puede romperse, astillarse, o partirse fácilmente por manipulación tosca, por lo que debe tenerse cuidado durante el procesamiento de las semillas.

Las semillas pueden germinarse fácilmente cuando se colocan en papel filtro húmedo en cajas de Petri y puestas en un germinador por 7 días. Las semillas también germinan fácilmente cuando se colocan en cajas abiertas que contienen arena húmeda. La germinación normal para semillas de rodales naturales es de aproximadamente 75%. Programas forestales comerciales a veces remojan las semillas en agua a temperatura ambiente por 24 horas antes de sembrarlas. La germinación comienza de 7 a 10 días después de la siembra.

La especie crecerá exitosamente en un número de diferentes substratos incluyendo corteza descompuesta de *P. patula*. Los suelos que tienen mucha materia orgánica y retienen agua por largos períodos tienden a demorar o impedir el crecimiento de *P. tecunumanii* (Dvorak, 1985). El desarrollo y la arquitectura del sistema radical está muy influenciado por la forma y el tamaño del envase. La especie es muy susceptible a desarrollar raíces en forma de "J", y se han observado árboles que se caen por causa de estrangulación de la raíz, después de 2 a 3 años de haberse establecido en campo en Brasil, Colombia, Venezuela y el sur de África, cuando se planta como un árbol exótico. Esta especie no parece producir una raíz primaria profunda (Dvorak, 1990). Para mejorar el desarrollo de la raíz y calidad de las plántulas, los viveros están comenzando a utilizar envases grandes con interiores con "costillas laterales" y a establecer plantas a un tamaño pequeño, usualmente entre 12 a 15 cm de altura del tallo. Estacas de tocones de plantas producen raíz fácilmente en la mayoría de los ambientes tropicales (Easley y Lambeth, 1989; Osorio, 1992), y muchas mejoras en productividad y uniformidad podrán alcanzarse a través de réplicas de los mejores clones.



Pinus tecunumanii Eguluz y J. P. Perry

Página en Blanco

Platymiscium pinnatum (Jacq.) Dugand

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Cachimbo, coyote, cristobal, granadillo, hormigo, ñambar, quira, quirei, sangrillo, swamp kaway

Crece desde Centroamérica hasta el norte de Sudamérica (Colombia, Venezuela y Ecuador). Es un árbol de crecimiento lento de hasta 35 m de altura y de 1 m de DN. Tiene una copa redondeada y una corteza áspera, de color verde grisácea. Las hojas son opuestas e imparipinnadas, con estípulas y con tres a cinco folíolos con pecíolos cortos. Los folíolos anchos ovalados-agudos o acuminados y glabros, miden de 5 a 20 cm de largo y de 3 a 5 cm de ancho. Los árboles son usualmente deciduos durante la estación seca, desde diciembre hasta abril. La especie crece principalmente en las colinas y las laderas de las montañas, con buen drenaje en climas secos, húmedos y mojados de las tierras bajas. El árbol crece en diferentes tipos de suelo y está adaptado a una amplia escala de precipitación (1500 a 3000 mm por año), una temperatura anual promedio de 23 a 26 °C y elevaciones desde el nivel del mar hasta los 600 m.

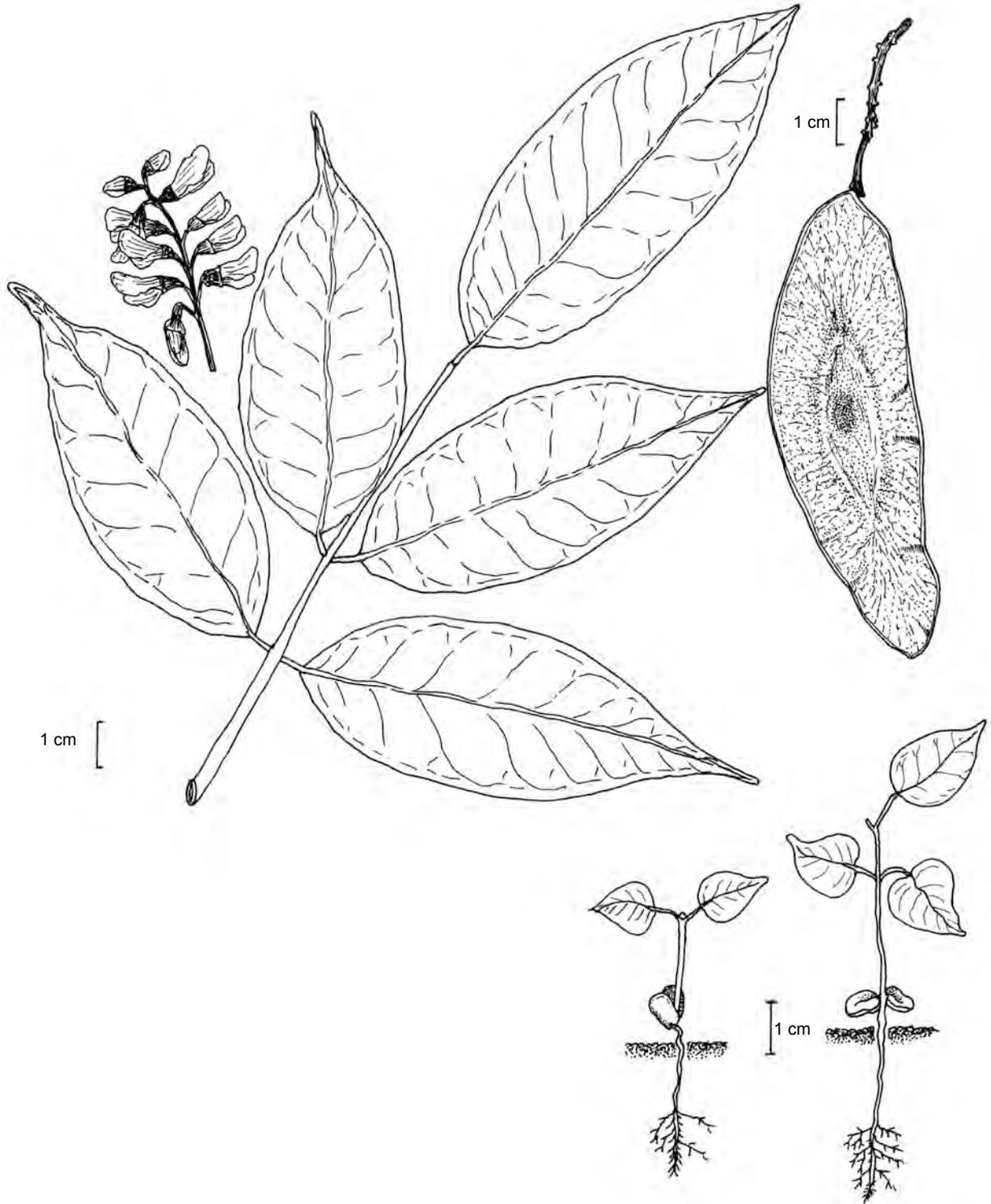
La madera es dura y fuerte, y se considera moderada a pesada con una gravedad específica de 0.50 a 0.86. La transición de albura a duramen es gradual; cuando está seca, la albura es de color amarillo oscuro y el duramen es rojo pardo. Las fibras son oblicuas y ligeramente entrecruzadas, la textura es fina y el brillo es moderado. Es fácil de secar y preservar, tiene buena practicabilidad y no muestra defectos durante el proceso de secado. La madera es naturalmente durable y resiste la pudrición. Se utiliza para pisos de alta calidad, empanelado, muebles, artesanías, chapas y en ebanistería y construcción pesada. Dado que la madera es durable aun en contacto con el suelo, se ha utilizado para durmientes de ferrocarril en Colombia (Allen, 1956).

Las flores pequeñas de color anaranjado pálido se producen desde diciembre hasta abril, y a veces en mayo. Las flores aparecen en grupos de racimos delgados de los nudos subterminales o axilares deshojados, haciendo los árboles muy conspicuos y atractivos a distancia (Allen, 1956). Los frutos son vainas indehiscentes de aproximadamente 7 cm de largo, que maduran en un espacio de 30 días (Allen, 1956). Las vainas son planas, más bien coriáceas y elípticas o casi oblongas. Cada una contiene una semilla.

La producción de este fino árbol maderable es principalmente de bosques naturales y no hay información sobre prácticas de vivero y cuidado de las plantas. Sin

embargo, las plántulas que crecen de forma natural en el bosque pueden ser trasplantadas (observación personal).

El hongo *Fusarium roseum* se ha reportado como un parásito del follaje de esta especie (Arguedas *et al.*, 1993).



Platymiscium pinnatum (Jacq.) Dugand

Podocarpus montanus (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Lodd.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santafé de Bogotá, Colombia

Familia: Podocarpaceae

Nageia montana, *Podocarpus taxifolia*, *Prumnopitys montana*, *Stachycarpus montana*, *Taxus montana*

Pino de montaña, pino de pacho, pino hayuelo, pino romerón

Es un árbol de muy lento crecimiento que alcanza 15 m de altura y 30 cm de DN. La copa es semiredonda y no muy densa; la corteza es morada a negruzca, escamosa y cubierta de vástagos. Las hojas perennes son alternas, angostas, coriáceas, azuladas en la parte más baja, insertadas en espiral, pero extendidas en dos series en un plano, de 12 a 22 mm de largo por 2.5 a 3 mm de ancho, con una ranura sobre la prominente vena central. El árbol se adapta a suelos pobres con buen drenaje, un pH ácido, y de textura franco arcillosa. Crece en elevaciones desde 1900 a 3000 m con una temperatura media anual de 8 a 16 °C, y una precipitación anual de 600 a 3000 mm. Tolera pequeñas heladas. Se adapta a las zonas de vida de los bosques secos montañosos bajos (bs-Mb), bosques húmedos montañosos bajos (bh-Mb), bosques muy húmedos montañosos bajos (bmh-Mb), bosques húmedos montañosos (bh-M) y bosques muy húmedos montañosos (bmh-M).

La madera se utiliza para chapas, muebles, listones, postes, aglomerados y en ebanistería. También se utiliza como pulpa para papel y en lápices (Corporación de los Andes, 1974; Lamprecht y Liscano, 1957; Marin, 1998).

Los estróbilos son dioicos. Las flores masculinas son alargadas, cilíndricas y numerosas, de 1 a 5 cm de largo; y sésiles o en un pedúnculo corto. Las flores femeninas son muy pequeñas y aisladas en los extremos de las ramas. Los conos (frutos) son globosos, de 1 a 2 cm de largo, 0.8 a 1 cm de ancho, lisos, blandos y de color verde oscuro lustroso cuando no están maduros. Se tornan anaranjado amarillentos cuando están maduros. Las semillas limpias miden 8 mm de largo y 5 mm de ancho (Marín, 1998).

Los conos se recolectan del árbol o del suelo. Los conos viejos o semillas no se recolectan porque las semillas con frecuencia son atacadas por un barrenador en el suelo. Las semillas se almacenan a una temperatura de 3 a 4 °C. El porcentaje de pureza de semillas es 99 %. La germinación es epigea. El porcentaje de germinación es de 45 a 60 %, y las semillas germinan en 3 meses.

Se propaga a través de sus semillas. Debido a que las semillas son relativamente grandes, pueden sembrarse en

bolsas. El hoyo para sembrarlas debe tener 2 cm de profundidad y debe haber una distancia de 20 cm entre los agujeros. Las semillas se cubren con tierra fina, se riegan abundantemente y se les da sombra durante los primeros 6 meses.

Las plantas se levantan en 2 etapas, con un intervalo de 2 a 3 meses. Periódicamente (4 a 6 semanas), el suelo se afloja para mantener una buena condición física, y se eliminan las malezas. Cuando las plantas miden de 25 a 40 cm de altura, se establecen en campo. El lugar de la plantación debe estar relativamente limpio; sin embargo, una limpieza excesiva puede estimular el crecimiento de maleza que asfixia la vegetación arbórea.

Las distancias de plantación varía. Para la conservación de germoplasma, se utiliza un distanciamiento semiregular de 1 por 1 m entre plantas. Para producir un bosque, pueden utilizarse distancias de 3 a 5 m.

Página en Blanco

Polylepis besseri Hieron.

W. A. PATTERSON IV

Voluntario del Cuerpo de Paz, Bolivia

Familia: Rosaceae

Polylepis crista-galli Bitter, *P. triacontandra* Bitter, *P. incana* H.B.K. ssp. *brachypoda* Bitter, ssp. *incarum* Bitter, ssp. *subtusalbida* Bitter, *P. racemosa* Ruíz y Pavón var. *lanata* Kuntze, y var. *tomentosa* Kuntze

Coloradito, keñua, keru, keshua, kewiña, queñua, quenuina, queuñua, quewiña, quinhuar, quiñual, quiñuar, yagual

La distribución del género está limitada al corredor de los Andes de Sudamérica, desde Venezuela, desde el sur hasta el norte de Argentina y Chile. Bosques de *Polylepis besseri* se presentan más comúnmente en parches pequeños (de una a varias hectáreas), aislados, rodeados por praderas a elevaciones altas y agricultura. Se caracteriza por formar bosques de estructura abierta, monotípicos en altas elevaciones en los Andes de Sudamérica, también se encuentra en asociación con *Buddleja* sp., *Escallonia* sp. y *Gynoxis* sp. (Fjeldsa y Krabbe, 1990).

Es un árbol de lento crecimiento resistente al viento, temperaturas de congelación, radiación solar y sequías moderadas. Prospera en algunos de los ambientes tropicales más inclementes. Dependiendo de los factores ambientales, la especie puede variar desde un arbusto hasta un árbol pequeño, y fluctuar en altura desde 3 a 10 m con un promedio de 7 m. Se encuentra comúnmente como una copa baja multiramificada, con un diámetro de 4 m; también crece en una forma más erecta, acopada con un solo tronco alcanzando un máximo de 45 cm de DN. La corteza de color rojizo, parecida al papel, desprendiéndose en escamas, se combina con el desarrollo torcido del árbol para darle una apariencia única. El árbol prefiere suelos rocosos, con buen drenaje, usualmente pendientes empinadas franco-arenosas, y tolera una acidez moderada y suelos pobres en elementos nutritivos. Como fuente principal primaria de materia orgánica, es importante en formar y proteger suelos en zonas climáticas con vegetación característicamente rala (Borner, 1994), Crece comúnmente en elevaciones entre 3000 a 4000 m, en áreas con precipitación media anual entre 300 y 1200 mm (Borner, 1994). Estos árboles crecen en elevaciones más altas que cualquier otro árbol en el mundo (Killeen *et al.*, 1993), sobreviviendo en elevaciones de hasta 5200 m en las laderas del Nevado Sajama en Potosí, Bolivia. Como árbol perenne que no vuelve a retoñar y que tiene poca tolerancia al fuego, es muy susceptible a las presiones de expansión agrícola y de consumo de leña.

La hibridación frecuente dentro del género *Polylepis* provoca mucha confusión en cuanto a identificación de especies, los cruces más comunes de *P. besseri* han sido

con *P. tomentella* Wedd., *P. (aff.) australis* Bitter, y varias subespecies (Killeen *et al.*, 1993).

Aunque con frecuencia torcida y pobremente formada, la madera tiene un color rojizo atractivo y es muy fuerte y durable. La gravedad específica de la madera no se encuentra en la literatura, pero la experiencia muestra que es una madera relativamente densa y resistente a podredumbre. En un estudio de todas las especies de árboles en las tierras altas de Bolivia, resultó ser la más frecuente y comúnmente utilizada según una serie de preguntas hechas a agricultores de subsistencia (Ledezma, 1994). Usos tradicionales incluyen: carbón, construcción de hogares, herramientas, arados, leña, utensilios de cocina, conservación y mejoramiento de suelos, protección contra el viento y heladas, ruedas de paletas para molinos de agua, postes de cercas, silvicultura urbana, medicamentos para resfriados, instrumentos musicales y tintes para ropa (Arze y Weeda, 1996; Borner, 1994; Fossati, 1996; Ledezma, 1994).

Puede florecer en cualquier época del año con una estación pico de marzo a mayo (Fossati, 1996). Las flores son generalmente rojas y sin pétalos, dispuestas en racimos axilares de 1 a 70 flores. Cada flor produce un solo fruto de 7 a 10 mm de largo. El fruto consiste de 3 alas en forma de turbina a lo largo del eje del tegumento, y una sola semilla ovular que es puntiaguda en un extremo, de 3 a 5 mm de largo (Killeen *et al.*, 1993). Los frutos se secan en el árbol en 5 a 6 meses, proporcionando la mayor cantidad de semillas maduras de agosto a noviembre (Fossati, 1996).

Las semillas maduras deben recolectarse después que estén secas pero antes que caigan al suelo, debido a su tamaño muy pequeño. Comúnmente las semillas se recolectan de ramas selectas cortadas como leña; no se necesitan herramientas especiales puesto que esta especie no sobrepasa los 10 m de altura, y se puede escalar el árbol fácilmente. Hay un promedio de 80,000 a 120,000 semillas por Kg (Borner, 1994). Las semillas tienen una tasa de germinación muy baja (2 a 15 %), sin tratamientos de pregerminación satisfactorios conocidos. Debido a que la tasa de germinación disminuye

Especies P

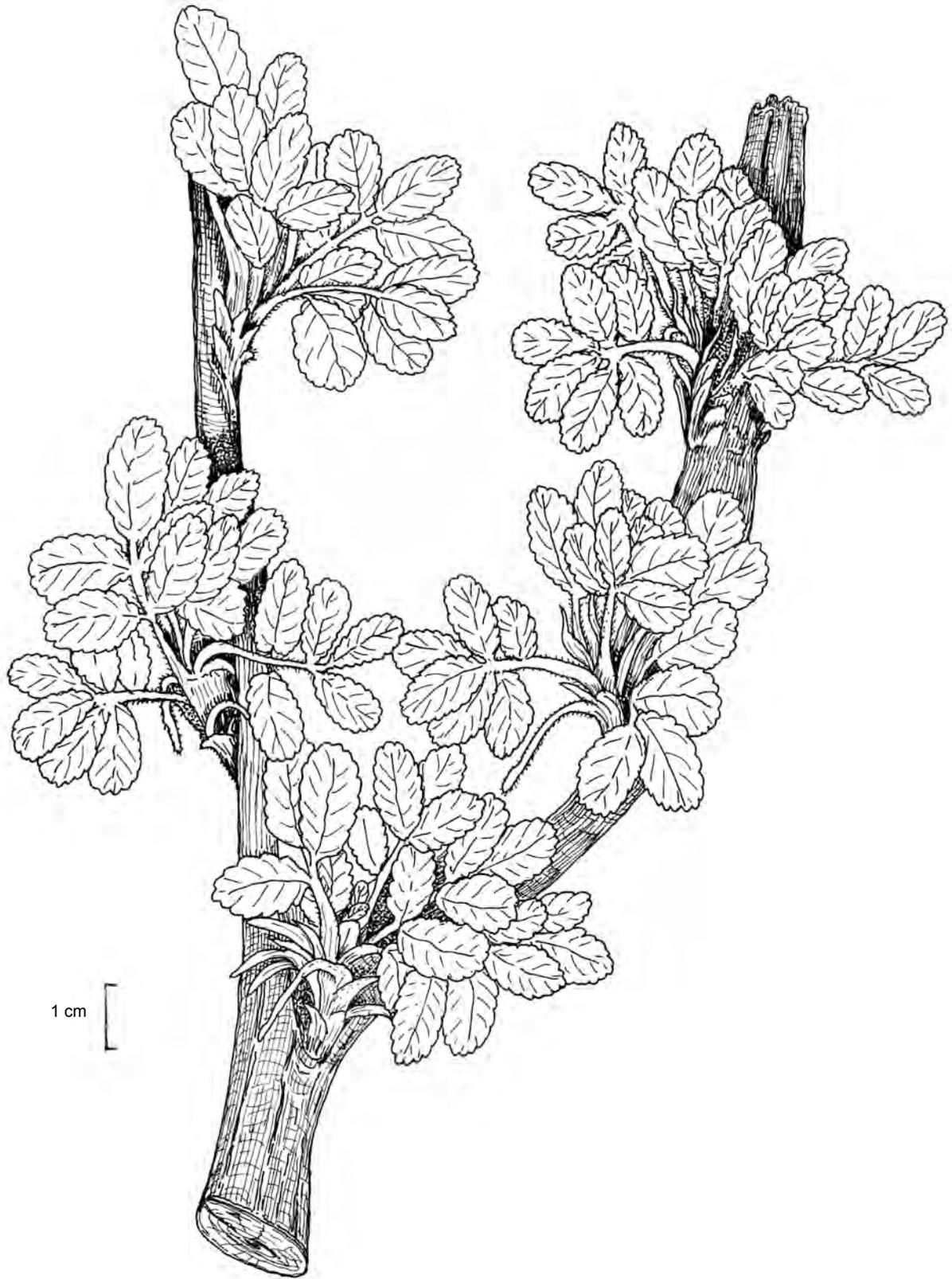
rápidamente en almacenamiento, se puede lograr una producción limitada de semillero solamente sembrando en medios con altos contenidos de arena y materia orgánica, inmediatamente después de la recolección.

El método preferido de producción de plántulas es posible cuando hay árboles padres disponibles localmente. Los suelos debajo de los árboles se despejan de toda vegetación y se aflojan antes que caigan las semillas. Las plántulas germinadas naturalmente pueden ser extraídas y transportadas en pequeñas bolsas de plástico asperjadas con agua, a un vivero cercano, donde pueden trasplantarse a envases para su futuro desarrollo (Fossati, 1996). Las plantas en envases deben ser sombreadas al principio, luego cultivadas a pleno sol después de que se hayan adaptado al transplante. Normalmente, las plántulas crecen en el vivero por 12 a 18 meses. Un método alternativo incluye cortar ramas de 1 a 2 años de edad a longitudes de 15 a 25 cm al comienzo de la estación lluviosa, remojarlas en agua por 24 horas o en una hormona que produce raíz, y ya sea plantar las estacas en una mezcla de tierra arenosa en envases de vivero, o plantarlas directamente en el campo (Mamani y Apaza, 1995).

A pesar de que los árboles establecidos son extremadamente resistentes a climas difíciles, las plántulas necesitan protección contra sequía, viento y animales de pastoreo. Dado que el crecimiento es muy lento, estos árboles necesitan muchos años para establecerse, una desventaja obvia para esfuerzos de reforestación. Dada su adaptación a reproducción dentro del refugio de rodales monotípicos, la mejor estrategia de manejo de la especie puede ser prevenir la completa deforestación y manejar los bosques para una reproducción natural sostenible.

INFORMACIÓN ADICIONAL

La causa del tamaño pequeño y de la naturaleza aislada de los bosques de esta especie ha sido tema de debates. Una teoría plantea que la especie compite mejor en micrositios de alta elevación de suelos rocosos, con buen drenaje, libres de heladas con microclimas de nieblas nocturnas y movimiento de aire frío – creando en efecto, microclimas de baja elevación, en elevaciones altas (Simpson, 1977). De manera alternativa, evidencia paleobotánica e histórica sugiere que bosques de *P. berteroi* fueron alguna vez mucho más extensos, y que las quemadas, el pastoreo y otras presiones antropogénicas han reducido mucho su área durante los últimos 3,000 años, particularmente durante los últimos varios cientos de años (Fjeldsa y Kessler, 1996; Fjeldsa y Krabbe, 1990). Debido a su posición original como el árbol de crecimiento a mayor elevación en los Andes, el género *P. berteroi* es extremadamente importante desde el punto de vista ecológico y como recurso humano (Ledezma, 1994; Ridgley y Tudor, 1989). *Polylepis berteroi* proporciona una fuente rara de hábitat forestal a elevaciones altas, de la cual dependen exclusivamente varias especies de avifauna (Fjeldsa y Krabbe, 1990; Ridgley y Tudor, 1989).



Polylepis besseri Hieron.

Página en Blanco

Pouteria campechiana (Kunth) Baehni

ANIBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Sapotaceae

Sin sinónimos

Canishte, k'anixté, mamey de Campeche, zapote amarillo, zapuyul

Es nativa de América. Está distribuida naturalmente en México y Centroamérica, donde forma parte de los bosques tropicales húmedos y subhúmedos.

Es un árbol perenne que alcanza 30 m de altura y 30 cm de DN. El tronco es recto con una copa irregular y densa, compuesta de ramas delgadas y horizontales. Las hojas son simples, alternas, agrupadas en las puntas de las ramas, oblanceoladas a oblanceoladas-oblongas, de 6 a 25 cm de largo y 2.5 a 8 cm de ancho. En la Península de Yucatán el árbol crece en suelos calcáreos con rocas aflorando, formando parte del bosque tropical. Las regiones donde el árbol crece tienen una temperatura promedio anual de 26 °C, con una temperatura máxima de 36.7 °C y una mínima de 14.9 °C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo, y las mínimas a diciembre y enero. La precipitación anual promedio es de aproximadamente 1288 mm, fluctuando entre 900 y 1800 mm. La especie crece en elevaciones cercanas al nivel del mar.

Debido a que el árbol es apreciado por sus frutos comestibles, se siembra en patios y huertos. La madera es dura y resistente, y se utiliza para leña y en construcción rural (Barrera, 1981; Cabrera *et al.*, 1982; Chavelas y González, 1985; Escalante, 1986; Flores, 1993).

El árbol comienza a producir flores y frutos entre 4 y 5 años de edad. En el sureste de México, florece de mayo a junio, y da frutos entre julio y noviembre (Juarez *et al.*, 1989). Las flores son de color verde claro, de olor fragante y dispuestas en pequeños fascículos axilares. Los frutos son bayas piriformes o subglobosas, de hasta 7 cm de largo, de 2.5 a 5 cm de diámetro, amarillas cuando están maduras y carnosas, con una cáscara delgada y una pulpa amarillenta de sabor dulce. Cada fruto contiene 3 a 5 semillas (Cabrera *et al.*, 1982; Miranda, 1975; Pennington y Sarukhan, 1968). Las semillas son ovoides a globosas, teretes en corte transversal, y de 2 a 4 cm de diámetro. El tegumento es de color pardo claro, liso, lustroso y óseo. Tiene una cicatriz hilar lateral larga y grande que es de color blanca o crema amarillenta, y ocupa parte del cuerpo de la semilla.

De agosto a octubre, los frutos se recolectan ya sea directamente del suelo o escalando los árboles y utilizando palos con ganchos metálicos. La pulpa se saca de los

frutos carnosos a mano dentro de un recipiente con agua. Las impurezas resultantes flotan y se recogen con un colador. Las semillas buenas se hunden. Posteriormente, las semillas se secan al sol en lugares ventilados por 1 ó 2 horas, dependiendo de las condiciones de luz. Hay un promedio de 490 semillas/Kg. Las semillas permanecen viables por aproximadamente 9 meses, cuando se almacenan en condiciones ambientales (24 a 30 °C). Con un almacenamiento más largo, la viabilidad de la semilla disminuye rápidamente (Vega *et al.*, 1981).

La germinación de las semillas es criptocotilar. Para mejorar la germinación, el tegumento debe romperse antes de la siembra. Las semillas frescas germinan a 18 %. Una muestra heterogénea de semillas germinaron en 68 días después de la siembra (Vega *et al.*, 1981).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo de la semilla es subbasal. El micrópilo es indiscernible. El embrión tiene un eje recto; es relativamente simétrico y de color crema con matices rosados, y llena la cavidad de la semilla. Los dos cotiledones macizos son carnosos, con la misma forma de la semilla, plano convexos en corte transversal, y fuertemente unidos el uno al otro, con superficies lisas, y sinuosas de contacto y látex. La plúmula es indiferenciada. La radícula es pequeña y cónica o puntiforme (Cronquist, 1946; Eyma, 1966; Guil, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Pilz, 1981; Reitz, 1968; Wood y Channel, 1960).



Pouteria campechiana (Kunth) Baehni

Pouteria sapota (Jacq.) H.E. Moore y Stearn

ANIBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Sapotaceae

Sin sinónimos

Mamey, mamey colorado, zapote mamey

Es nativa de América. Se desconoce el área precisa de su distribución natural porque la especie ha sido introducida y cultivada por toda América tropical desde tiempos prehispánicos. Crece desde México a través de Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica y en las Antillas.

Es un árbol deciduo que puede alcanzar 40 m de altura y 80 cm de DN. El tronco es recto y a veces tiene espolones. La copa piramidal está compuesta de ramas horizontales separadas. Las hojas son simples, alternas, agrupadas en los extremos de las ramas, obovadas u oblanceoladas, a veces ligeramente curvas, de 10 a 50 cm de largo, y de 7.5 a 16 cm de ancho. En la Península de Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos con rocas aflorando, formando parte del bosque tropical. La planta prefiere suelos franco-arenosos, profundos y fértiles. Las regiones donde el árbol crece tienen una temperatura promedio anual de 26 °C, con una temperatura máxima de 36.7 °C y una mínima de 14.9 °C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo, las mínimas a diciembre y enero. La precipitación promedio anual es aproximadamente de 1299 mm, fluctuando entre 900 y 1800 mm.

Produce uno de los frutos más deliciosos de los trópicos. Se come crudo y se utiliza en confituras, bebidas y helados. El aceite contenido en las semillas se utiliza para tratar caspa y para estimular el crecimiento del cabello. La madera fuerte, dura y compacta se utiliza en construcción rural y para leña, estacas, tablas, vigas y muebles. El árbol se cultiva con frecuencia en patios traseros (Aguilar, 1966; Barrera, 1981; Chavelas y González, 1985; Flores, 1993; Hoyos, 1979; Miranda, 1976; Rico-Gray *et al.*, 1991).

El árbol florece de agosto a octubre y da frutos de diciembre a marzo (Pennington y Sarukhan, 1968). Con frecuencia los frutos se ven en los mercados durante abril y mayo (Martínez, 1959). Las flores son blancas a crema-verdosas, casi sésiles, agrupadas en las axilas de las hojas caídas. El árbol comienza a dar frutos a la edad de 8 a 10 años (Kennard y Winters, 1960; Miranda, 1976). Los frutos son bayas globosas u ovoides, de hasta 20 cm de largo, de 7 a 12 cm de diámetro, pardo-rojizas cuando están maduras, y carnosas, con una cáscara gruesa y áspera, y una pulpa roja-anaranjada o rosada; la pulpa tiene un sabor dulce y agradable. Cada fruto contiene normalmente

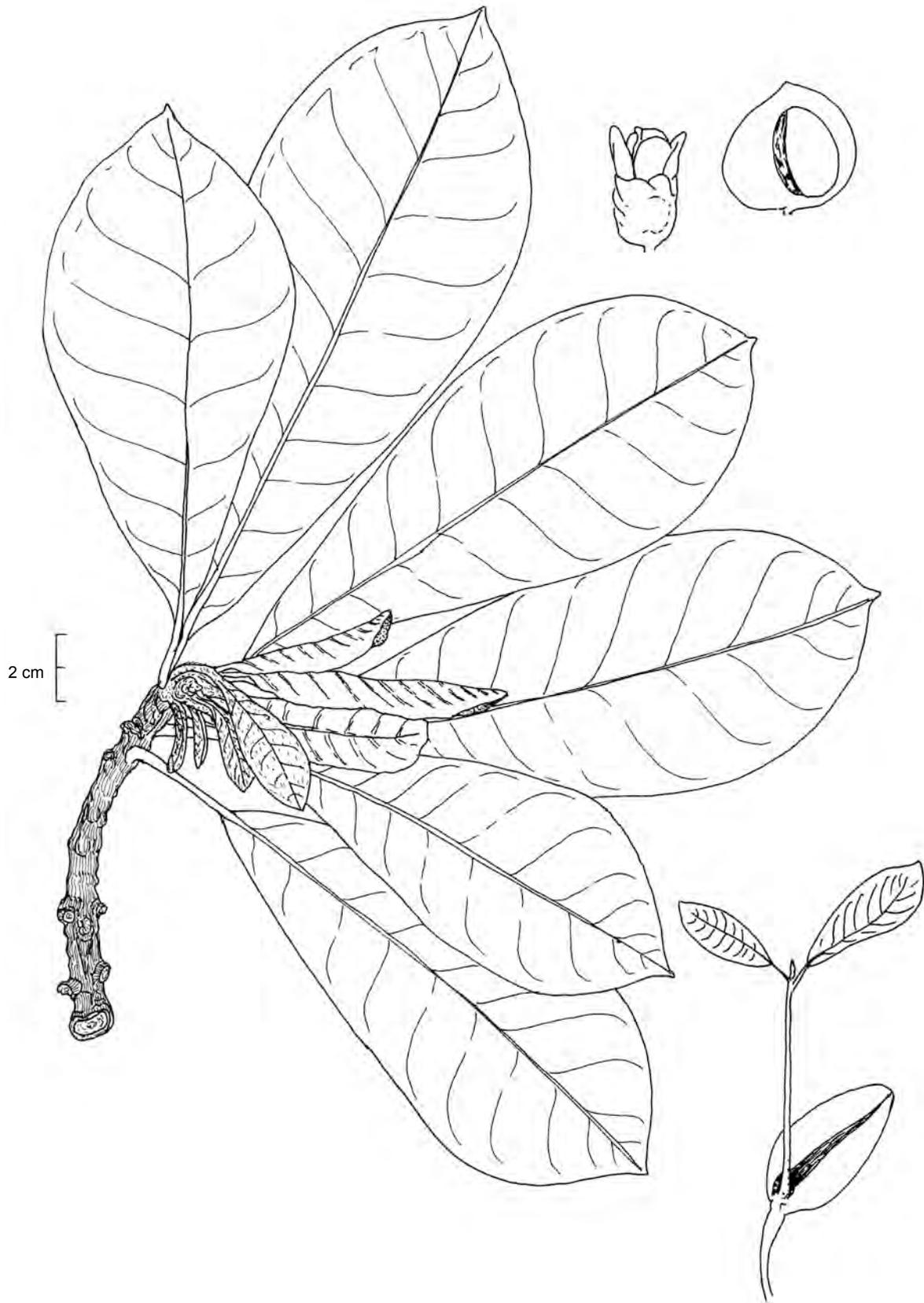
una semilla (Pennington y Sarukhan, 1968). Las semillas son elipsoides a elipsoide-ovaladas, agudas en los extremos, teretes en corte transversal o ligeramente aplanadas lateralmente, de 8 a 10 cm de largo y de 3 a 6 cm de ancho. El tegumento fluctúa en color de pardo a negro; es liso, lustroso y óseo; tiene una cicatriz hilar lateral larga y grande que es de color blanco o crema amarillento, y ocupa parte del cuerpo de la semilla.

La manera de recoger frutos depende del tamaño del árbol. Si el árbol es bajo, los frutos se recolectan desde el suelo, utilizando palos de madera con ganchos metálicos. Si el árbol es alto, las personas que recolectan los frutos deben subirse a su copa. La pulpa se saca de los frutos carnosos a mano dentro de un recipiente con agua. Las impurezas resultantes flotan y se recogen con un colador. Las semillas buenas se hunden. Posteriormente, las semillas se secan al sol en lugares ventilados por 1 ó 2 horas, dependiendo de las condiciones de luz.

Esta especie tropical se propaga fácilmente por sus semillas, las cuales a veces germinan adentro del fruto. Quitar la testa antes de sembrarlas acorta el tiempo de germinación. La germinación es criptocotilar, y el crecimiento de la plántula es lento. Las semillas se siembran en semilleros o directamente en envases, poniendo la parte más delgada de la semilla hacia abajo.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es subbasal. El micrópilo es indiscernible. El embrión tiene un eje recto; es relativamente simétrico y de color crema con matices rosados, y llena la cavidad de la semilla. Los dos cotiledones son macizos, carnosos, con la misma forma de la semilla, plano-convexos en corte transversal, y fuertemente unidos el uno al otro, con superficies rugosas, superficies de contacto sinuosas y látex. La plúmula es indiferenciada. La radícula es pequeña y cónica o puntiforme (Eyma, 1966; Guil, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Reitz, 1968; Wood y Channel, 1960).



Pouteria sapota (Jacq.) H.E. Moore y Stearn

Prioria copaifera Griseb.

C. SANDÍ Y E. M. FLORES

Escuela de Agricultura del Trópico Húmedo y
Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Amansa mujer, camíbar, canime, cativo, cativo blanco, cativo negro, cautivo, floresa, Spanish walnut, tabasara, taito, trementino (Record y Hess, 1949)

El género es monotípico y su región geográfica se extiende desde Nicaragua hasta Colombia (Jiménez, 1993). También se encuentra en Jamaica. Los cativales, rodales de árboles de *Prioria copaifera*, forman una zona de 1 a 3 km de ancho en la tierra detrás de bordes de manglares, a lo largo de la costa del Caribe del oeste de Panamá y Costa Rica. Rodales de la especie también se encuentran en los valles bajos de algunos de los ríos más caudalosos (Record y Hess, 1949). El árbol crece asociado con *Pterocarpus officinalis*, *Carapa guianensis*, *Pentaclethra maculosa* y la palma *Raphia taedigera* (Mart.) Mart.; cuando crece en pendientes, también se asocia con *Dussia cuscatlanica* y *Carapa guianensis* (Jiménez, 1993). En Costa Rica está protegida como una especie amenazada (Jiménez, 1993).

Es un árbol alto de dosel, inerme, alcanzando 40 m de altura y de 100 a 150 cm de DN. El tronco es recto, cilíndrico y sin contrafuertes (Holdridge y Poveda, 1975). La corteza es gris, lisa y gruesa (2.0 a 3.0 cm). La corteza interior es rojiza. Las hojas son paripinnadas, largamente pecioladas, con dos pares de folíolos pelúcidas-moteadas y coriáceas, con una base pelúcida-moteada, coriáceas, elíptica-acuminada, asimétrica, con puntos translúcidos, estipuladas y de color verde oscuro; las estipulas son escamosas. El árbol crece en suelos ricos limosos a lo largo de llanos costeros, en pendientes, orillas de ríos estacionalmente inundadas, o en pantanos. El rango común de elevación es de 0 a 40 m, aunque se puede encontrar en elevaciones de hasta 150 m (Jiménez, 1993).

La transición de albura a duramen es indiscernible. La madera verde es de color gris parduzco claro; la madera secada al aire es de color gris amarillento claro. Un corazón falso en la médula es frecuente; es usualmente de color pardo rojizo oscuro. Los anillos de crecimiento están delineados por rayas finas y claras (Richter, 1973). La fibra es recta o entrelazada dependiendo del origen de la madera; la textura es media o áspera; el brillo es bajo; y la madera carece de veteado y no tiene olor ni sabor después del secado. La madera es moderadamente pesada; el peso verde es 855 Kg/m³, con un contenido de humedad de 91%; la gravedad específica básica es 0.45 (fluctuando entre 0.38 y 0.46) (Liach, 1971). El secado al aire es rápido con pequeños defectos. Las propiedades de trabajabilidad

son medianas. El pulido no es muy bueno cuando la fibra es entrelazada. Las propiedades mecánicas son similares a aquéllas de álamo amarillo (*Liriodendrum tulipifera* L.), pero la primera es superior en dureza y compresión a través de la fibra. La durabilidad natural es baja; es bastante susceptible a ataques de termitas y hongos y barrenadores marinos; no es apropiada para construcciones exteriores. La conservación de la madera es fácil. La madera puede ser utilizada en carpintería, ebanistería, y construcciones interiores y para hacer cajas, cajones y tablas. El coeficiente Peteri de flexibilidad es 37 y el factor Runkel es 0.28 (grupo II: muy bueno para hacer papel) (Richter, 1973). La madera tiene alta calidad. La goma resinosa de color pardo oscuro que se obtiene de cortar el tronco, tiene un sabor picante y se utiliza por los indígenas como una trampa para moscas. Los indígenas afirman que también se puede utilizar para atrapar murciélagos, pájaros y otros animales pequeños. La resina también se utiliza para curar cortaduras y picaduras, y como un antiséptico general (Pittier, 1957; Record y Hess, 1949). Las semillas son comestibles y se consumen localmente.

La floración se presenta de diciembre a mayo y de septiembre a noviembre, con variaciones a lo largo de la región geográfica. Las inflorescencias son espigas con panículas largas, bracteadas y terminales en pequeñas ramas; tienen ramas como espigas con muchas flores. Las flores son pequeñas, de color crema o blancuzcas, fragantes y sésiles, con bractéolas con dos lóbulos en forma de cáliz. La flor es apétala. El cáliz es tubular, corto, con cinco lóbulos, orbicular, petaloide e imbricado. El androceo tiene 10 estambres que son libres y desiguales. El gineceo es sésil o de tallo corto, monocarpelar y biovulado. Los frutos se producen en febrero y marzo y de septiembre a noviembre. El fruto es una vaina de color pardo, oblicuamente obovado-orbicular, de 6 (10)-12 cm de largo por 6 (7)-8 cm de ancho, leñoso e indehisciente, conteniendo una sola semilla. La vaina es lateralmente comprimida; un lado es convexo y el otro es cóncavo. Las semillas son planas, grandes, demasiado crecidas, exospermicas, con una testa indiferenciada y rodeada por la vaina; las dimensiones de la vaina limitan el crecimiento de la semilla y del embrión. Hay un promedio de 30 a 35 semillas frescas (semillas con pericarpio) por Kg.

Especies P

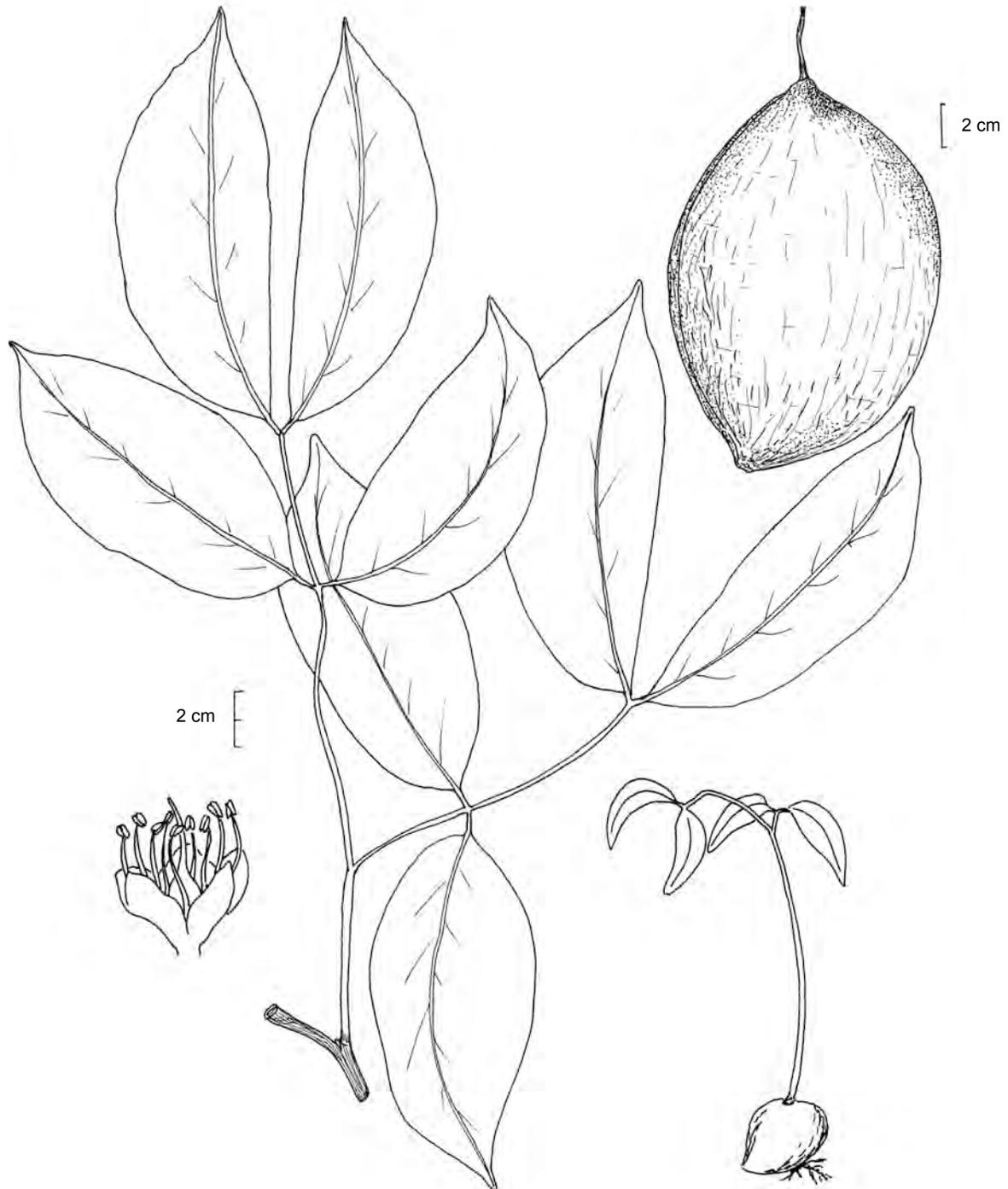
El comportamiento de la semilla es recalcitrante. La germinación es hipógea y las plántulas son criptocotilar. La protusión de la raíz se da a los 30 a 40 días después de la siembra. El porcentaje de germinación es superior a 85 %.

Aunque la especie se ha propagado en pequeños rodales, parece ser apropiada para manejo de bosques naturales o para aumentar la riqueza del bosque.

INFORMACIÓN ADICIONAL

El género se denominó por el botanista británico R. Ch. A. Prior. *P. copaifera* Griseb. es el tipo del género.

Las anteras son gruesas y apiculadas con un conectivo grueso. En el gineceo, el estilo es corto y en forma de punzón; el estigma es indiscernible. El embrión es grande; los cotiledones son gruesos y carnosos; el eje del embrión es recto y conspicuo.



***Prioria copaifera* Griseb.**

Prosopis juliflora (Sw.) DC.

CRISTINA GARIBALDI

Facultad de Botánica, Universidad de Panamá, Panamá

Familia: Fabaceae

Prosopis chilensis (Mol.) Stuntz; *Ceratonia chilensis* Mol.; *Mimosa juliflora* Swartz

Acacia de catarina, algarroba, amansa caballo, cambrón, carbón, catzimec, chachaca, guatapana, manca-caballo, mesquite, nacascal, pluma de oro, trupillo, yaque (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a, 1984b; Geilfus, 1994; Holdridge, 1970; Woodson y Schery, 1950b)

Nativo de las Antillas, Centroamérica y el norte de Sudamérica (Venezuela y Colombia), pero se ha plantado en zonas áridas y en muchas partes del mundo. Es la única especie del género en Centroamérica, donde está limitada a las regiones más secas de la vertiente del Pacífico (Woodson y Schery, 1950). En Panamá, la especie crece en los remanentes de los bosques en la vertiente del Pacífico, correspondiente a las zonas de vida del bosque tropical seco y bosque premontano seco. En India, es una especie invasora que compete con las especies nativas (Sharma y Dakshini, 1996).

Es un árbol o arbusto de rápido crecimiento, deciduo, que es espinoso y tiene una copa ancha y raíces profundas. La ramificación es en forma de "zigzag", extendida por la copa, característica de la especie (Drake, 1993a). El árbol puede alcanzar entre 3 y 12 m de altura y hasta 45 cm de DN, dependiendo de dónde crece. Con frecuencia crece como un arbusto, con un tronco torcido y la copa ensanchada en forma de sombrilla. Sus hojas son compuestas pinnadamente y de un verde muy oscuro. Las espinas características, producidas por estípulas modificadas, se presentan solo en pares en los nudos foliares. La especie crece en climas muy calientes y secos, con temperaturas de hasta 48 °C y una precipitación anual de 150 a 750 mm. Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1500 m. Las raíces penetran a gran profundidad en el suelo buscando el agua necesaria. Si el crecimiento de la raíz no se obstruye, el árbol puede crecer en un variedad de suelos, incluyendo áreas salinas y alcalinas, y en suelos arenosos y rocosos (Drake, 1993a; Geilfus, 1994). El tejido es fotosintéticamente activo durante todo el año, presentando un sistema radical superficial y difundido a través del cual, el árbol explota completamente el recurso hídrico disponible. La especie muestra potenciales de agua más negativos que *Parosopis tamarugo* Phil., una especie nativa del desierto de Atacama. Sus bajos requisitos nutricionales y su resistencia al déficit hídrico dan una gran plasticidad de respuesta, lo cual permite su amplia distribución en zonas áridas y semiáridas de América tropical (Alarcón y Díaz, 1993).

Se considera un género más bien viejo, con divergencia en varios linajes. Cuando estos linajes se aislaron, ocurrió una especiación parcial. Existe un buen número de formas

intermedias e hibridación con especies relacionadas, lo cual hace más difícil distinguir las especies en campo (Burkart y Simpson, 1977; Drake, 1993a).

La madera es dura, pesada (gravedad específica es 0.70 o superior), durable y resistente a la pudrición. Se pule bien y se ha utilizado ampliamente para marcos de puertas y ventanas y otros trabajos en madera, y artículos de carpintería (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984, 1984b). La madera también se utiliza en construcción rural y para postes y mangos de herramientas. La especie tiene gran valor en agroecosistemas en lugares muy secos, donde se utiliza para leña y carbón. La alta capacidad calórica de la albura produce un carbón de alta calidad y producción de madera de pequeñas dimensiones, entre 5 y 15 toneladas/ha/año (Drake, 1993a). Las flores son una fuente importante de néctar para la producción de miel de alta calidad. La corteza es una buena fuente de taninos, y se puede obtener goma del tronco (Woodson y Schery, 1950). Las legumbres y las semillas se utilizan como forraje para ganado, y la especie produce 20 a 40 toneladas/ha/año, comenzando a los 2 a 3 años de edad. Las vainas también se han molido y se han utilizado como harina. Dado que resiste la sequía y fija nitrógeno, es valiosa en proyectos de agrosilvopastoriles, estabilización de dunas y recuperación de suelos degradados.

Las flores están agrupadas en pequeñas ramas; son regulares y la corola es pentámera. Cuando están maduras, las vainas son largas, carnosas y amarillentas (Burkart y Simpson, 1977).

Las semillas se extraen de las vainas maduras que han sido recolectadas de los árboles, y que se les ha dejado secar. No es necesario separar las semillas del mesocarpo. Las vainas se rompen en pedazos golpeándolas con un palo o siendo pisoteadas por el ganado, y los pedazos de vainas se siembran en vez de la semilla. Las semillas adecuadamente almacenadas pueden sobrevivir por 20 a 30 años sin perder viabilidad. Las semillas deben ser escarificadas con una solución de ácido sulfúrico a 20 % por 1 hora. Las semillas también pueden ser remojadas en ácido sulfúrico concentrado por 20 minutos o cubiertas con agua hirviendo y remojadas por 24 horas. Se reproduce

Especies P

bien a través de siembra directa de las semillas pretratadas o a través de brotes de raíz. La germinación después del pretratamiento es usualmente de 75 a 95 %. Las semillas se siembran directamente cuando hay disponible suficiente precipitación. Las estacas enraizadas en bolsas plásticas pueden desarrollar bien. Para setos vivos, las semillas se siembran aproximadamente a una distancia de 10 cm en dos líneas separadas por aproximadamente 50 cm; o las plantas producidas en bolsas de polietileno se establecen a una distancia de 30 cm en dos líneas separadas por 50 cm (Drake, 1993a).

En plantaciones desarrolladas para producir leña o controlar la erosión, las plantas deben ser establecidas a una densidad de 3 por 3 m; se han obtenido buenas producciones también con un distanciamiento de 1 por 1 m. Los árboles deben protegerse contra incendios hasta que hayan formado una corteza gruesa, lo cual ocurre en el tercer año (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a, 1984b; Drake, 1993a).

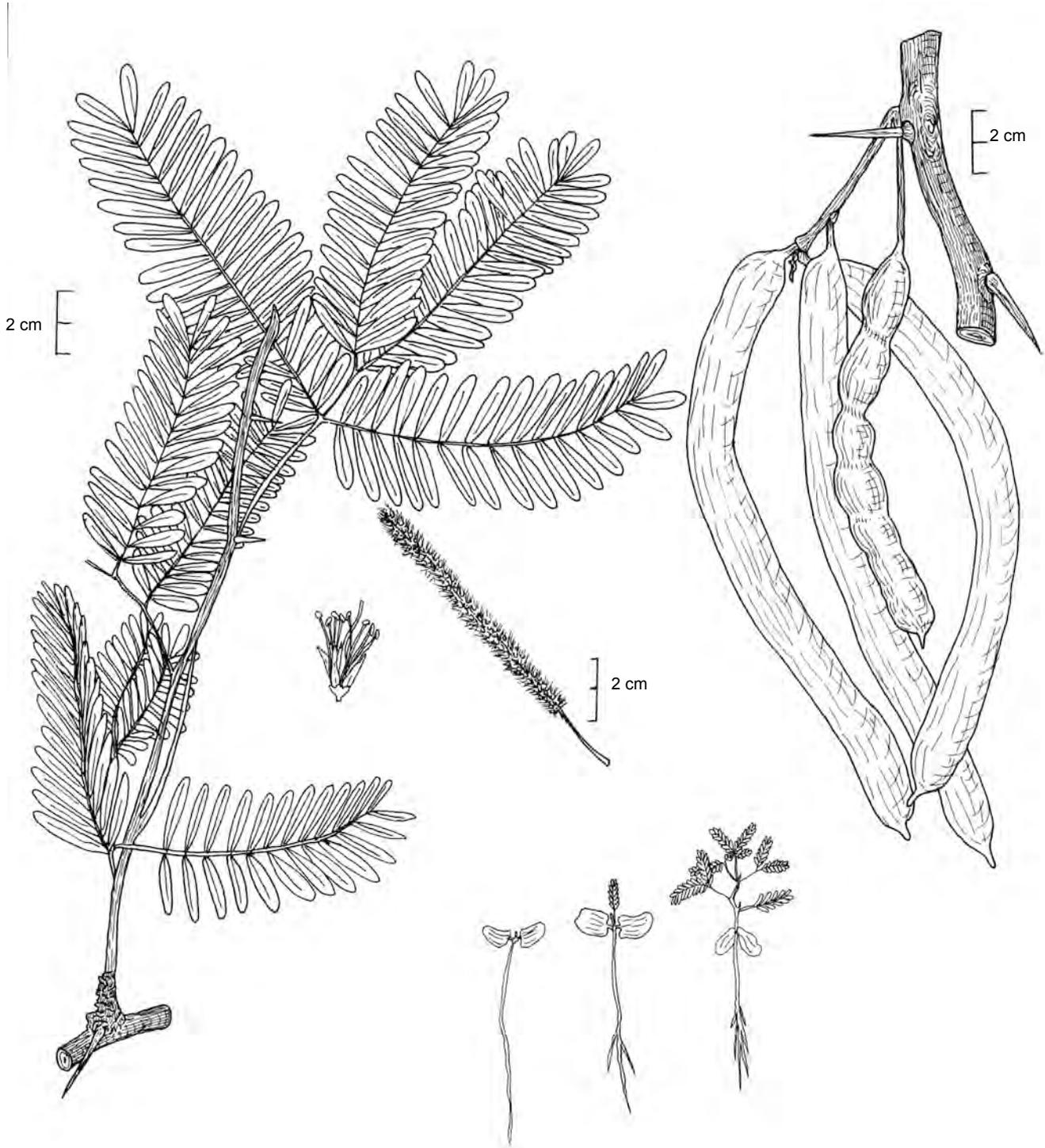
Las plantas tienen una buena capacidad para competir con la maleza, pero *Coleoptera* dañan parte de los cultivos de semillas. Generalmente, la especie se considera como una invasora muy agresiva que compite por la humedad del suelo. Dado que es difícil de erradicar y debido a que puede eliminar especies nativas, debe establecerse solamente en áreas áridas problemáticas, donde los suelos pueden ser recuperados o protegidos contra la erosión (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a, 1984b; Drake, 1993a).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La taxonomía de este género es oscura; algunas especies nativas de Norteamérica, inicialmente clasificadas con este nombre, actualmente se conocen como *Prosopis velutina* Wootton y *P. glandulosa* (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1984a, 1984b). Debido a que las diversas especies del género en Sudamérica exhiben todas las características encontradas en Norteamérica y en el Viejo Mundo, y dada la composición química de la especie, algunos sugieren que el género se originó en Sudamérica (Burkart y Simpson, 1977). En las áreas secas de Centroamérica, se han reportado dos variedades de la especie (Burkart y Simpson, 1977). *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. tiene dos pares de espinas axiales en los nudos foliados. La variedad *inermis* (H.B.K.) Burkart no tiene espinas o pequeñas espinas distribuidas a lo largo de las ramas, con folíolos pubescentes; aparentemente pertenece a variedades derivadas de formas con espinas.

La especie crece rápidamente; se han obtenido producciones de 75 a 100 toneladas/ha en rotaciones de 15 años; en 10 años, se esperan producciones de entre 50 y 60 toneladas por hectárea. Los árboles retoñan fácilmente (Geilfus, 1994).

En la regeneración natural las semillas se dispersan por ganado o por animales salvajes que se comen las vainas. La germinación se estimula conforme las semillas pasan por el tubo digestivo de estos animales. Las sustancias dentro de los tubos digestivos, aparentemente estimulan la latencia, promoviendo la germinación.



Prosopis juliflora (Sw.) DC.

Página en Blanco

Prumnopitys standleyi (Buchholz y Gray) de Laub.

I. MOREIRA Y E. ARNÁEZ

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

Familia: Podocarpaceae

Podocarpus standlleyi, *Podocarpus montanus*

Ciprecillo, cobola, lorito (Rojas *et al.*, 1992a)

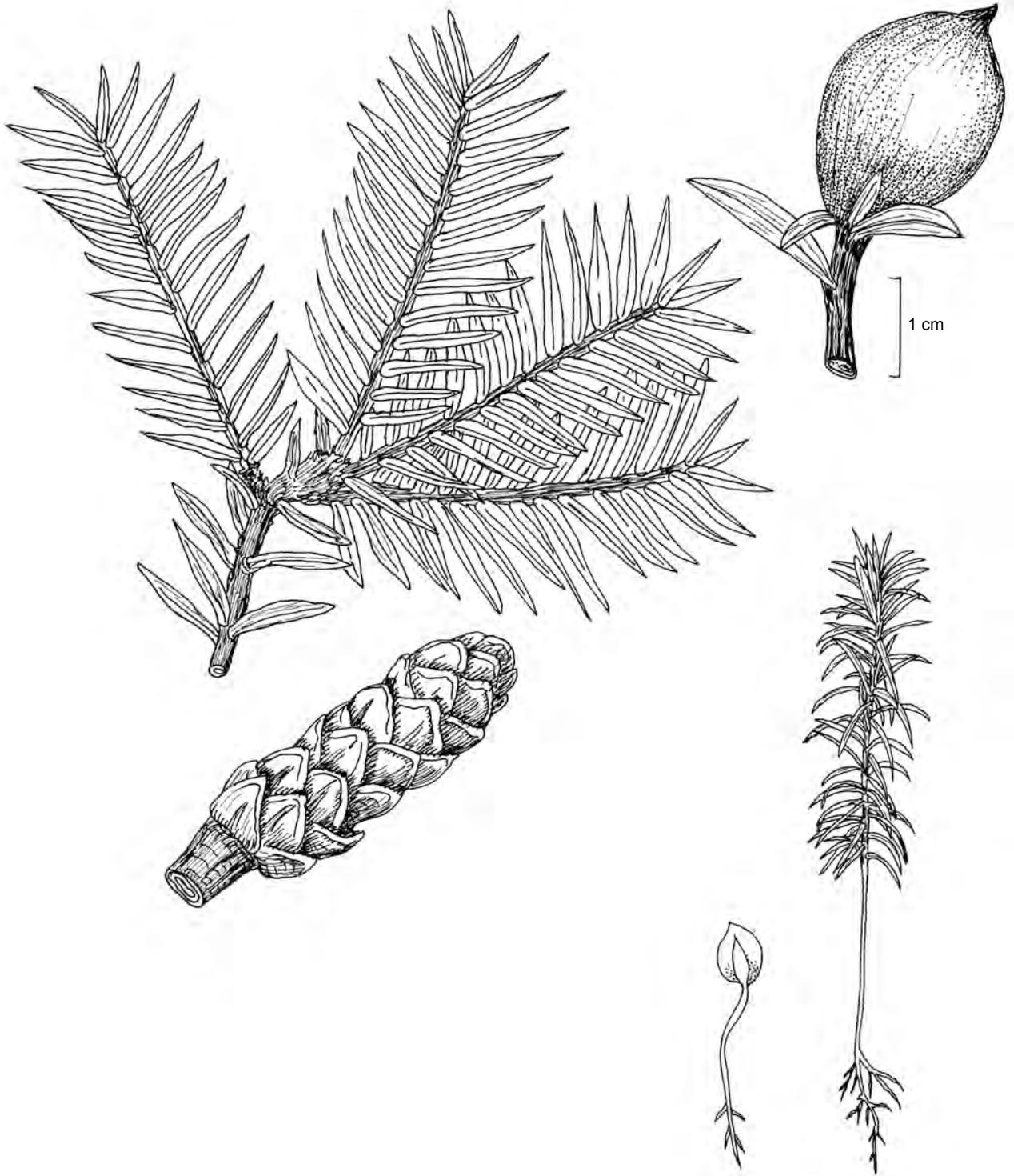
Crece naturalmente desde Costa Rica hasta Bolivia; sin embargo, esta especie se confunde taxonómicamente con aquellas del género *Podocarpus* (de Sudamérica). Es una especie de bosques climax que crece en zonas húmedas en elevaciones de moderadas a altas (Carpio, 1992).

Es un árbol alto de lento crecimiento que alcanza 20 m de altura y de 75 a 150 cm de DN. El árbol varía en forma y en forma del tronco. La especie crece a 2000 a 3200 m en terrenos bajo montañosos muy húmedos, en montanos lluviosos y especialmente en montanos muy húmedos. Crece donde la precipitación anual es de 2000 a 4000 mm y las temperaturas fluctúan entre 3 y 25 °C (Budowski, 1954). Resiste vientos fuertes (Rojas *et al.*, 1992a).

Con una gravedad específica de 0.555, la madera se considera pesada. Se seca rápidamente sin defectos. Es fácil de secar y preservar, la textura de la madera es uniforme y fina (Carpio, 1992; Standley, 1938). La madera se utiliza en construcción, pulpa para papel y para cajas, pisos, decoración interior, chapas, herramientas agrícolas, postes de cercas, leña, carbón y muebles (Budowski, 1954; Carpio, 1992; Rojas *et al.*, 1992a).

Como una especie rara (0.1 a 1 por hectárea) (Slooten, 1969), se regenera pobremente. En los masculinos, algunos estróbilos se producen en las zonas terminales de las ramas; en los femeninos, se producen en hojas axiales. La estructura masculina mide aproximadamente 0.97 cm de largo por 0.23 cm de ancho. Estas estructuras tienen numerosos sacos poliníferos ubicados en las escamas de estróbilos, produciendo 50 o más en solamente una rama. En los estróbilos femeninos, dos brácteas se sostienen por un pedúnculo que fusiona y envuelve la célula huevo encima del receptáculo. La semilla es simple; está cubierta por una escama y por una escama ovular. Las semillas miden 0.9 cm de largo y 0.7 cm de ancho (Arnáez y Moreira, 1992, Rojas *et al.*, 1992a).

Observaciones preliminares revelan que las semillas maduran en 5 meses. Las semillas están listas para la cosecha en abril. Las semillas se remojan en agua a 22 °C por 24 horas. La germinación es epigea. Las plántulas muestran numerosos nódulos en sus raíces.



Prumnopitys standleyi (Buchholz y Gray) de Laub.

Prunus annularis Koehne

E. ARNÁEZ E I. MOREIRA

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

Familia: Rosaceae

Sin sinónimos

Ciruelo, duraznillo, mariquita

Una de las más de 100 especies del género que crecen por todo Norte, Centro y Sudamérica. Crece solamente en Costa Rica y en Chiriquí, Panamá (Standley, 1950). En Costa Rica, comúnmente crece en la base de los volcanes Poas y Barba, y en la Cordillera Talamanca (Arnáez *et al.*, 1992).

Es un árbol perenne de tamaño medio, de lento crecimiento con un tronco recto o irregular. De forma cilíndrica, el árbol puede alcanzar 5 a 12 m de altura y de 20 a 50 cm de DN. Comúnmente se encuentra en lugares despejados en los bosques; necesita suelos profundos con buen drenaje. Crece en elevaciones entre 900 y 3200 m en áreas lluviosas de los bosques montañosos, y en áreas muy húmedas que reciben de 1000 a 3500 mm de precipitación anual, con temperaturas de 4 a 27 °C.

Es un árbol maderable. Su fibra es entrelazada. La albura y el duramen difieren ligeramente. La madera tiene una textura de media a gruesa y un brillo mediano, y es de color rosado cuando se seca. Fácil de trabajar, la madera se utiliza para carbón, pisos y vigas maestras y en construcción. Los árboles se establecen para cortar el viento, como cercos vivos y como ornamentales (Arnáez *et al.*, 1992).

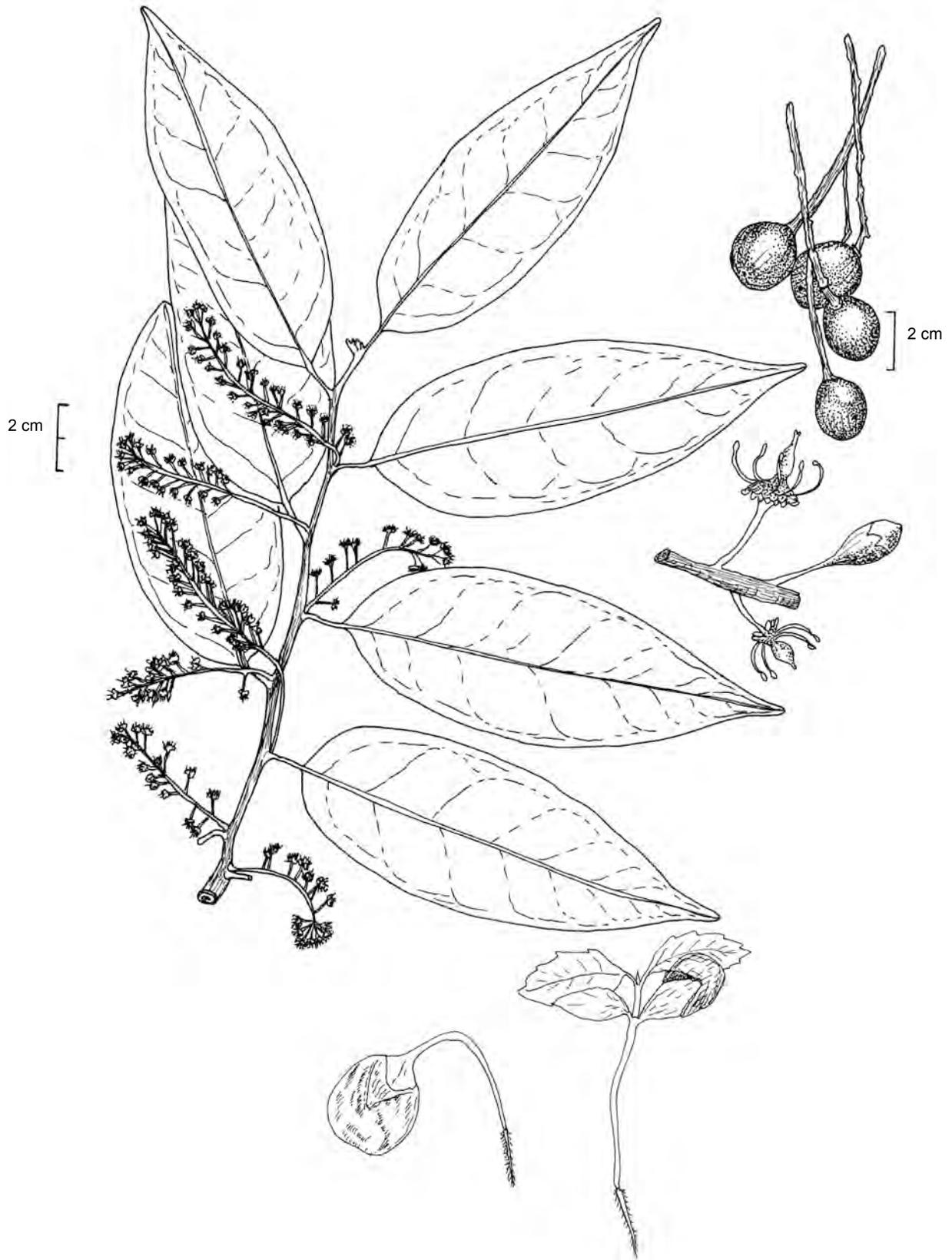
Florece en noviembre y diciembre. Las flores blancas aparecen en racimos. Sus frutos son drupas con un exocarpo de color claro y un mesocarpo carnoso. Las drupas, de 1.5 cm de largo y 1.30 a 1.70 cm de ancho, se vuelven rojas cuando maduran de febrero a abril. Cada drupa contiene una semilla, de 1.06 cm de largo y 0.78 cm de ancho. El tegumento es rugoso con ranuras pequeñas longitudinales. Los pájaros pueden esparcir las semillas o las semillas pueden caerse. Se observó regeneración natural debajo del árbol progenitor; sin embargo, 2 meses después de la germinación, muchas semillas mueren a causa del ataque de hongos, como el mal del tallo. Las semillas esparcidas por pájaros en áreas distantes y lugares aislados sobreviven (Arnáez *et al.*, 1992). También vuelve a retoñar en ramas y árboles cortados.

Los frutos maduros se recolectan escalando los árboles o utilizando un podador extensible. Los frutos recolectados se separan de las ramas y se transportan en sábanas de costales. Las semillas se remojan en agua por 24 horas para facilitar la extracción de la pulpa. Las semillas se

secan al sol. El promedio de semillas es de 6,523/Kg. Las semillas pueden almacenarse por algunos meses pero menos de 1 año (Arnáez *et al.*, 1992).

Para asegurar una germinación homogénea, las semillas deben remojar en agua a 22 °C por 24 horas. Las semillas remojadas germinan en 22 días con 50 % de éxito. Germinan a temperatura ambiente (22 °C) en un sustrato previamente esterilizado de una mezcla de tierra y arena (Arnáez y Moreira, 1992; Arnáez *et al.*, 1992).

Las plántulas se ponen en la sombra; en 21 días las plantas se trasplantan a bolsas de plástico y deben permanecer en la sombra. La especie también puede propagarse utilizando una raíz desnuda o un trasplante. El control de malezas y riego producirá plántulas sanas y vigorosas en 3 ó 4 meses. Las plagas y enfermedades no son un riesgo para las plantaciones, aunque una hormiga del género *Atta* se come las hojas.



Prunus annularis Koehne

Pseudobombax ellipticum (Kunth) Dugand

NADIA NAVARRETE-TINDALL Y MARIO A. ORELLANA NÓÑEZ

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos
(Facultad de Biología, Universidad Estatal de Nuevo México)
Facultad de Agronomía, Universidad de El Salvador

Familia: Bombacaceae

Bombax ellipticum H.B.K., *Carolinea insignis* (Guzmán, 1980; Witsberger *et al.*, 1982)

Acoque, amapola, árbol de doncellas, árbol de señoritas, calinchuche, clavelina, jilinsuche, matías, pilinsuchil, pumpo, shaving bush, shilo, shilo blanco, shilo colorado (Carr, 1998a, 1998b; Guzmán, 1980; Witsberger *et al.*, 1982)

Es nativo del sur de México, El Salvador, Guatemala y Honduras, y se ha introducido en las Antillas, las islas de Hawaii y en el sur de la Florida (Carr, 1998a, 1998b).

Es un árbol que puede alcanzar 18 m de altura y 1.3 m de DN. Sus ramas están cerca de la base del tallo. Es un árbol deciduo con tallos suculentos, con hojas son palmeadamente compuestas con cinco folíolos. La especie crece bien en hábitats secos y rocosos o suelos pobres, y no tolera la sombra. Crece en elevaciones desde el nivel del mar hasta 1800 m (Witsberger *et al.*, 1982).

La madera se utiliza para leña y en para tallar platos como artesanía. La semilla contiene carbohidratos y se puede consumir si se tuesta. En El Salvador, el té hecho de las flores se utiliza para enfermedades gastrointestinales, y el té hecho de la corteza fresca se utiliza para tratar diabetes (González, 1994; Guzmán, 1980). El árbol se cultiva como ornamental en Florida y Hawaii (Kuck y Tongg, 1960), y las flores atractivas se utilizan para decorar casas e iglesias en Centroamérica. Las fibras finas de los frutos de varias especies de la familia Bombacaceae incluyendo *Pseudobombax ellipticum*, se utilizan para rellenar almohadas y colchones. Las fibras también se han utilizado para aislar refrigeradoras (Salter, 1956). El árbol puede utilizarse como cerco vivo en áreas rurales.

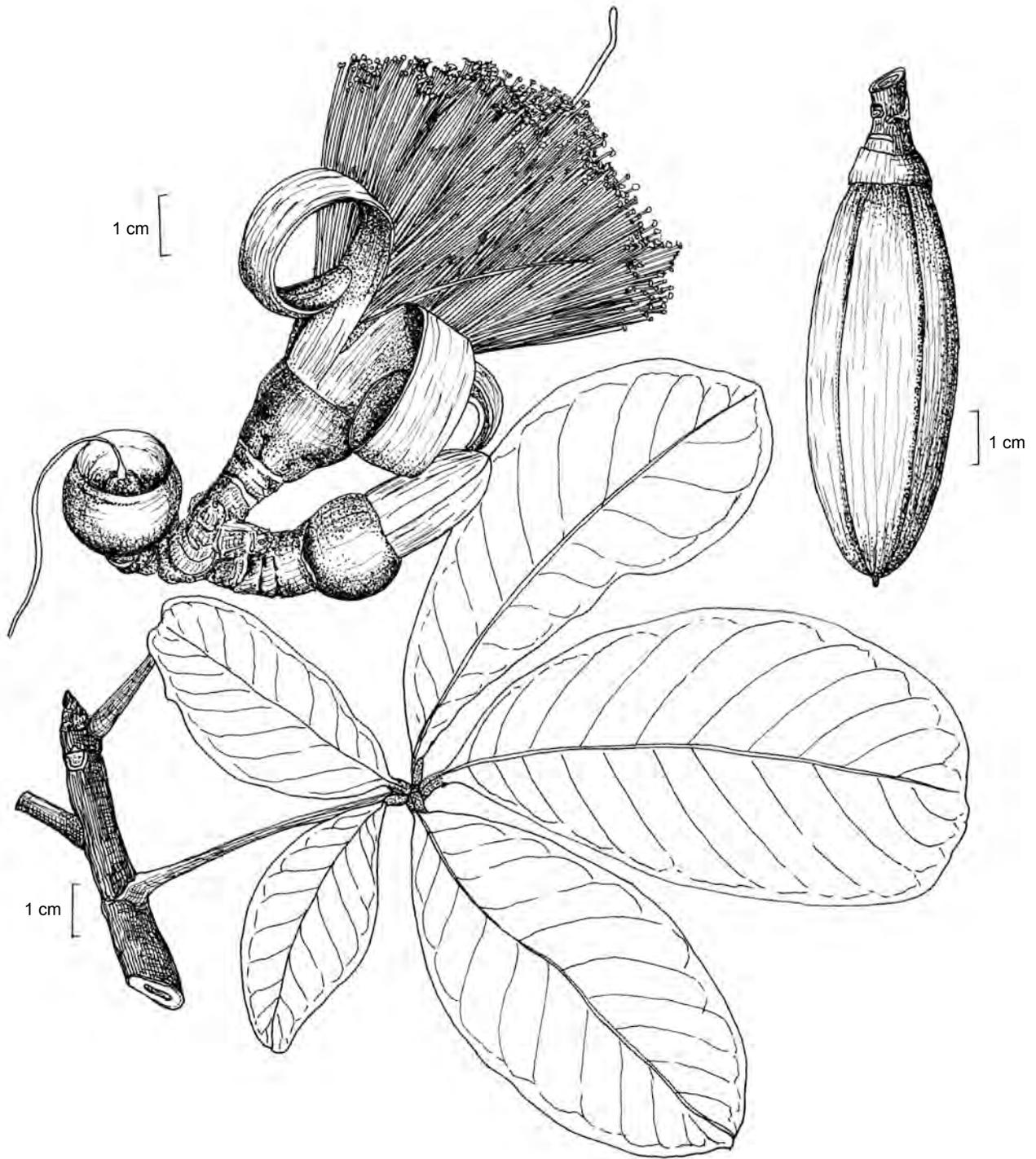
En El Salvador pierde sus hojas de diciembre a mayo y florece en diciembre o enero; sus frutos maduran en enero y febrero (Witsberger *et al.*, 1982). En Hawaii, florece en marzo (Kuck y Tongg, 1960). Las flores rosadas o blancas son solas y tienen numerosos estambres; los frutos alargados son cápsulas dehiscentes que contienen numerosas semillas. Las semillas son dispersadas por el viento.

Los frutos se recolectan a mano de los árboles antes que abran y se secan para extraer las semillas. Las semillas pequeñas se separan manualmente de las fibras y se almacenan en condiciones frescas y secas (Aragón, 1998). Esta especie se propaga por medio de semillas y estacas. Las semillas necesitan lugares soleados para germinar. Las estacas, de 40 a 100 cm de largo y de 2 a 5 cm de

diámetro, son fácilmente enraizadas cuando se plantan en bolsas de arena y se riegan diariamente o cuando se plantan directamente en el campo (Salter, 1956).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Otras tres especies importantes en la familia Bombacaceae son *Ceiba pentandra* (L.) Gaerth, *Ochroma lagopus* y *Bombacopsis quinatum* (Jacq.) Dugand. *Ceiba pentandra* es un árbol con usos múltiples y es la fuente de una fibra fina parecida al algodón. Es el árbol nacional de Guatemala (Rojas, 1993; Watson y Dallwitz, 1992a, 1992b). *Ochroma lagopus*, o balsa, es un árbol bien conocido que produce una de las maderas livianas más duras del mundo. *Bombacopsis quinatum* (sinónimo *Bombax quinatum*) es un árbol que produce madera de buena calidad y se ha estudiado extensamente en Centroamérica. Esta última especie se propaga fácilmente en plantaciones (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1991a) y tiene muchas características botánicas similares a las de *Pseudobombax ellipticum*. Es necesario diseñar estudios de campo similares a los de *Bombax quinatum* para evaluar la tasa de crecimiento y los métodos de propagación.



Pseudobombax ellipticum (Kunth) Dugand

Pseudosamanea guachapele (Kunth) Harms

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Acacia guachapele Kunth (Nova Genera et Species Plantarum 6: 281-282; 1823); *Acacia guachapele* (Kunth) Dugand (Nova Genera et Species Plantarum 6: 281-282; 1823); *Lysiloma guachapele* (Kunth) Benth. (Transactions of the Linnean Society of London 30(3): 533; 1875); *Pithecellobium longepedatum* Pittier (Contributions from the U.S. National Herbarium 20[12]: 464-465; 1922); *Samanea samanigua* Pittier (Árboles y arbustos nuevos de Venezuela 4-5: 54; 1925); *Albizia longepedata* (Pittier) Britton and Rose ex Record (Tropical Woods 11: 14; 1927); *Pithecellobium samanigua* (Pittier) J. F. Macbr. (Candollea 6: 4; 1934); *Pithecolobium guachapele* (Kunth) J. F. Macbr. (Field Museum of Natural History, Botanical Series 13 [3/1]: 54; 1943); *Albizia guachapele* (Kunth) Dugand (Phytologia 13: 389; 1966)

Cadeno, cenízaro macho, gavilán, genízaro macho, guachapele, guamarillo, guayaquil, samanigua, tabaca (Record y Hess, 1949; Salas-Estrada, 1993; Zamora, 1991)

La región geográfica se extiende desde el sur de México, por toda Centroamérica, hasta Ecuador en Sudamérica (Holdridge y Poveda, 1975; Zamora, 1991).

Es un árbol de tamaño mediano a alto, alcanzando de 20 a 30 m de altura y de 50 a 60 cm de DN. La copa es extendida y plana; las ramitas jóvenes son ferruginosas tomentosas y la corteza es de color gris claro, con placas anchas entre fisuras (Bentham, 1875; Holdridge y Poveda, 1975; Zamora, 1991). Las hojas son bipinadas, paripinnadas, con 2-(4-5)-6 pares de pinas opuestas o subopuestas, cada una con 3 a 9 pares de foliolulos (pinulas). Es un árbol de dosel (emergente) y raro (abundancia de 0.1 a 0.01 por hectárea o entre 1 por 10 hectáreas y 1 por 100 hectáreas). La especie crece principalmente en mesetas o llanos con inclinaciones de 5% o menores, y suelos aluviales o arenosos con drenaje bueno o moderado (Hartshorn y Poveda, 1983; Nichols y González, 1992a, 1992b). Aunque comúnmente se encuentra en elevaciones bajas, puede crecer en elevaciones de 1200 m. Este árbol es típico de los bosques tropicales secos de las tierras bajas del Pacífico en Centroamérica, y crece donde las temperaturas fluctúan entre 22 y 32 °C (biotemperatura anual media superior a 24°C) y la precipitación fluctúa entre 1000 y 2500 mm.

El duramen seco es gris rojizo y la albura gris pardusca. La madera tiene una fibra recta o entrelazada con rayas oscuras, brillo bajo y textura mediana. La veta tiene fulgor en la superficie radial y líneas oscuras verticales. La madera es pesada (peso verde de 1200 a 1300 Kg/m³, con 60 a 62 % de humedad; gravedad específica es 0.65 a 0.70). El olor y el sabor no son característicos (Creemers y Lemckert, 1981). La contracción volumétrica es baja (9.9 a 10.2), y las propiedades mecánicas son medianas. La madera secada al aire se abre en los lados y en los

extremos. La madera es moderadamente fácil de trabajar; se asierra y pule bien. La durabilidad natural es media, pero la madera se impregna bien. La madera tratada puede utilizarse en construcción pesada, postes, cercas, pisos, muebles, durmientes de ferrocarril, cajas y mangos. Es buena para hacer papel (Factor Runkel = 0.51; coeficiente Peteri = 52 a 53). La madera también se utiliza como leña. Es un árbol fijador de nitrógeno con posibilidades para más usos (Nichols y Rodríguez, 1990). La especie se ha utilizado principalmente en plantaciones monoespecíficas, aunque algunos experimentos la introdujeron en plantaciones mixtas, prados y tacotales (tierras con una regeneración natural temprana), para mejorar los suelos (Nichols y González, 1992a, 1992b).

Comúnmente el árbol florece de diciembre a marzo, a lo largo de su región geográfica. Las flores están apiñadas en inflorescencias pedunculadas y umbeladas; los pedúnculos son ferruginosos (Bentham, 1875; Holdridge y Poveda, 1975). Las flores son blancas o de color crema y pentámeras. El cáliz es gamosépalo, valvado, angosto campanulado, dentado apicalmente, pubescente y de 6 a 7 mm de largo (Bentham, 1875; Holdridge y Poveda, 1975; Zamora, 1991). El receptáculo es subgloboso; la corola es gamopétala, valvada, infundibular, pubescente y de 9 a 10 mm de largo (Bentham, 1875; Zamora, 1991).

Usualmente produce vainas desde febrero hasta mayo. La vaina es delgada, plana, cartácea, anchamente oblonga-lineal, de 15 a 20 cm de largo, y de 2.5 a 3.5 cm de ancho. La dehiscencia se gesta a lo largo de la sutura ventral mientras que la sutura dorsal, más gruesa que la ventral, permanece indivisible; las valvas reflejan tardíamente (Bentham, 1875). El pericarpo es de color pardo dorado o amarillento, sedoso pubescente y ligeramente rugoso transversalmente. El mesocarpo es indiscernible, y el

Especies P

endocarpo es lustroso, blancuzco y no septado. Hay usualmente un promedio de 12 a 13 semillas por vaina; las semillas son transversas, no se traslapan, en una serie; el funículo es largo, filiforme, blancuzco, enrollado o plegado (Gunn, 1984). Las semillas son ovaladas, comprimidas lateralmente, de 0.8 a 0.9 cm de largo, de 0.45 a 0.55 cm de ancho y de 1.0 a 1.2 cm de grosor y sin arilo funicular. La testa es gruesa, ligeramente lustrosa, de color crema, monocroma (si está fresca y sana), y dura, con pleurograma, línea de fisura abierta en el extremo micropilar y líneas de fractura.

Las vainas deben recolectarse antes de la dehiscencia, puestas en costales abiertos y expuestos a plena luz del sol. Una vez que las vainas están abiertas, las semillas se sacan a mano (Nichols y González, 1992a, 1992b). Hay un promedio de 22,000 a 24,220 semillas/Kg (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1985; Nichols y Rodríguez, 1990; Ramírez y Morillo, 1987), dependiendo del lugar de recolección y el contenido de humedad de las semillas. Las semillas son duras y ortodoxas, y la viabilidad en almacenamiento a temperatura ambiente (24 a 32 °C) disminuye lentamente. Las semillas son frecuentemente atacadas por gorgojos (Nichols y González, 1992a, 1992b).

Las semillas pueden almacenarse por 2 años y mantener un éxito de germinación aceptable. Las semillas de color más claro germinan mejor; aquéllas con una areola oscura en las caras laterales no germinan bien porque el embrión es deshidratado. Las semillas frescas tienen 70 % de germinación sin pretratamiento (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1985). Tresemer (1989) reportó 60 % de germinación de semillas sembradas directamente en bolsas de plástico, con la germinación iniciando en 4 a 8 días. Las semillas remojadas en agua caliente (80 °C) por 1 minuto, seguido de un baño en agua tibia (30 a 40 °C) por 24 horas, tienen 82 % de germinación si las semillas dañadas se desechan. Después de la imbibición las semillas deben sembrarse en semilleros de invernaderos llenos de arena a temperatura ambiente. La radícula resalta en 3 a 5 días y la germinación es bastante uniforme. En otro método, el extremo del tegumento opuesto al micrópilo se corta y las semillas se ponen en agua corriente por varias horas. Después de este pretratamiento la germinación ha sido superior al 90 % (Nichols y González, 1992a, 1992b). La germinación es epigea y la plántula es cryptocotilar. El primer eófilo es pinado. Las plántulas deben trasplantarse a bolsas de plástico antes que el primer eófilo complete su expansión.

Algunas semillas han sido establecidas directamente en el suelo, y las plántulas han sido sembradas como pseudoestacas. Si las plántulas crecen en bolsas, deben ser establecidas en campo en 2 a 3 meses (Nichols y González, 1992a, 1992b). En el campo, las raíces de las plantas son atacadas por jobotos (larvas del insecto *Phyllophaga* spp.), y el follaje es consumido por hormigas (*Atta* spp. y *Acromymex* spp.). Otro insecto (no identificado) se come la corteza, formando anillos alrededor del vástago; el daño a la corteza y floema con frecuencia resultan en la muerte de árboles jóvenes (Nichols y González, 1992a, 1992b). En plantaciones la supervivencia de las plantas es

de aproximadamente 90 %; la supervivencia disminuye drásticamente si las plántulas no son sanas o si la plantación no se hace con procedimientos apropiados de mantenimiento. La plantación debe ser limpiada de tres a cuatro veces durante el primer año, y los árboles jóvenes necesitan selección de ejes y poda de vástagos no deseados (Nichols y González, 1992a, 1992b). La densidad de siembra es usualmente 3 por 3 m. El crecimiento longitudinal en el primer año es de aproximadamente 1 m. En la Península de Osa, árboles juveniles de 9 años alcanzan 12 a 14 m de altura y de 10 a 12 cm de DN (Tresemer, 1989). En las áreas de bosques tropicales secos de Costa Rica, las plántulas producidas por semillas de Costa Rica crecen más rápidamente que aquéllas de semillas hondureñas; árboles jóvenes de 3 años de edad alcanzaron una altura promedio de 3.53 m y un promedio de DN de 6 cm (Paterson *et al.*, 1996a).

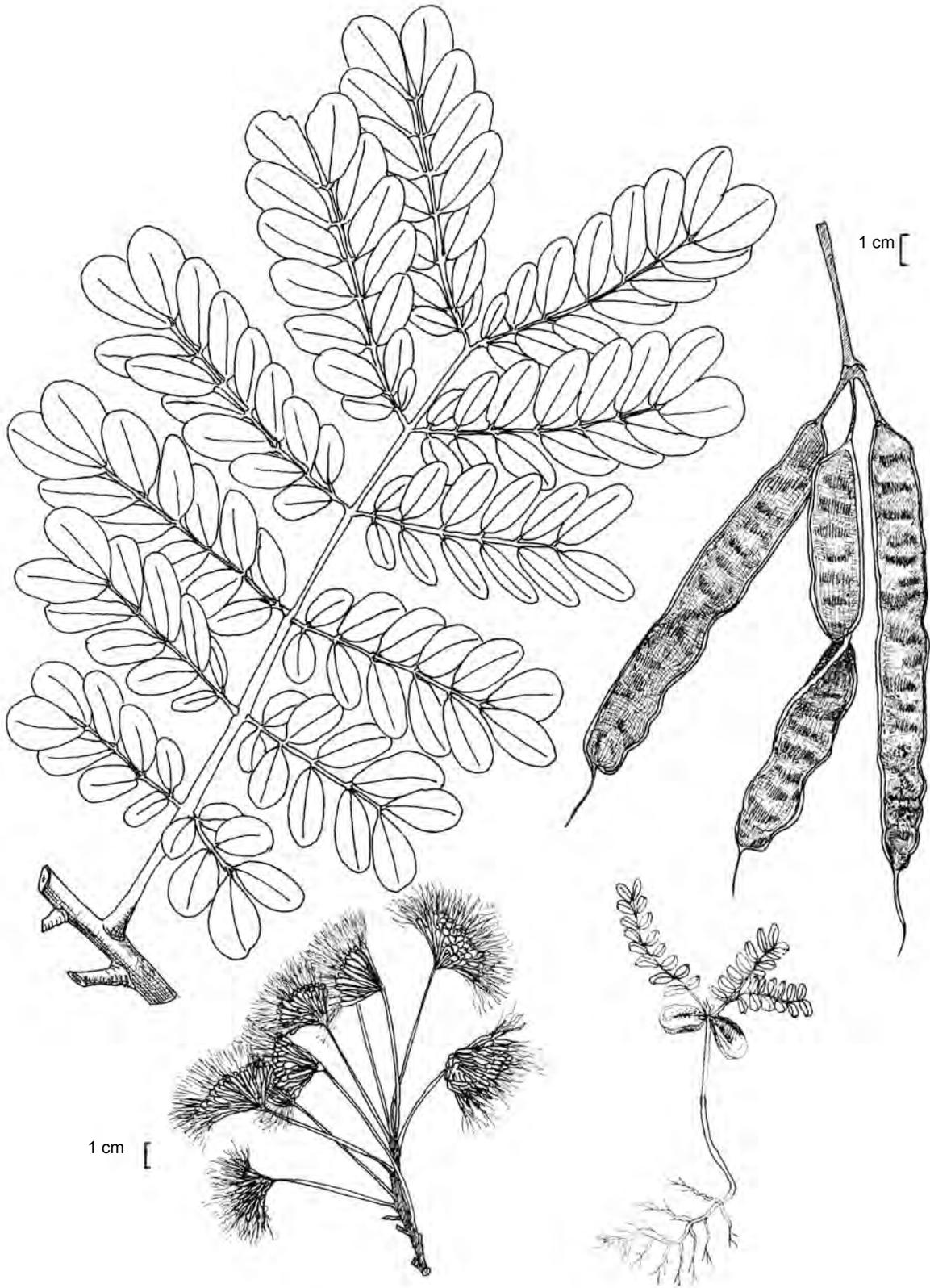
INFORMACIÓN ADICIONAL

Los foliolulos de las hojas son pubescentes, ovalados y obovados, con el semilimbo superior 2:1 trullado. El ápice es redondo o emarginado, la base es irregular y el limbo es sedoso pubescente abaxialmente. El peciolo es ferruginoso tomentoso y pulvinular, con un nectario floral extra en el medio. El pulvínulo es adaxial, basal y oblongo. El raquis tiene nectarios florales extra hacia el extremo distal. Los peciolulos tienen pulvinulos basales y adaxiales. Las estípulas son grandes, membranosas y a veces largas persistentes, aunque finalmente se caen (Bentham, 1875; Zamora, 1991).

El androceo tiene de 15 a 20 estambres; los estambres son largos, monadelfos y basalmente adanados a la corola, formando un tubo; cada antera tiene unas cuantas poliadadas de polen en cada lóculo (Bentham, 1875; Guinet, 1981; Nilsen, 1981). El gineceo es monocarpelar, y la placentación es laminar. El gineceo tiene varios óvulos anátropos, bitégmicos, crasinucelados.

Las flores son presuntamente polinizadas por polillas, aunque a veces los pájaros las visitan. El polen tiene poros internos, aperturas no ecuatoriales del tipo porado simple, exina areolada y tectum perforado (Guinet, 1981)

El hilo de la semilla está cubierto por residuos funiculares. No hay endospermo ni perispermo. El embrión es grande, comprimido lateralmente y circundante; el eje del embrión es ligeramente reflejado y la plúmula está bien desarrollada con varios primordios foliares. Los cotiledones son grandes, gruesos y ovalados, con una hendidura simple, irregular sobre la radícula, encubriendo todo excepto la punta de la radícula. Muchas semillas se dañan por larvas de insectos mientras están en la vaina.



Pseudosamanea guachapele (Kunth) Harms

Página en Blanco

Pterocarpus indicus Willd.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Pterocarpus wallichii Wight y Arn., *P. pallidus* Blanco, *P. papuanus* F. V. M., *P. blancoi* Merr., *P. pubescens* Merr., *P. carolinensis* Kaneh, *P. casteelsii* De Wild. var. *ealensis* Hauman, *P. echinatus* Pers., *P. obtusatus* Miq., *P. vidalianus* rolfe, *P. klemmei* Merr.

Angsana, India padauk, linggoa, narra, Papua New Guinea rosewood, pradoo, terocarpo, sena (National Academy of Sciences 1979)

Ocupa una región nativa que se extiende desde el sur de Burma a través de Tailandia peninsular, Viet Nam, Malasia, Sumatra, oeste de Java, Borneo, Filipinas, islas de Sunda, las islas Moluccas, Nueva Guinea, las islas Andamán de India, las Solomon, y las Carolinas (Rojo, 1977). El árbol está muy dispersado o es poco común en su hábitat forestal nativo.

Es un árbol grande que tiende a tener un tronco corto, limpio, con una copa extendida, especialmente en aislamiento, y grandes contrafuertes. Con una tasa de crecimiento moderada, los árboles maduros de la especie pueden exceder 30 m de altura y 1 m de DN. Crece en áreas que reciben aproximadamente de 1200 mm a 3000 mm de precipitación anual media, con sólo pequeñas variaciones estacionales de temperatura (temperatura mensual media de aproximadamente 27 °C), y desde el nivel del mar a los 1300 m de elevación (Asiddao y Nestor, 1958). Son adecuados suelos desde franco-arenosos a arcillas, con un pH desde neutro hasta muy fuertemente ácido.

La especie está dividida en dos formas: *P. indicus* forma *indicus* Willd. y *P. indicus* forma *echinatus* (Pers.) Rojo. Se distinguen por las espinas en la parte que soporta la semilla en la parte posterior del fruto. La forma de semilla espinosa crece en la isla Luzon en las Filipinas y posiblemente las Celebes, Ambon, Andora, Wetar y Kisar (Rojo, 1977). Está estrechamente relacionado con *P. macrocarpus* Kurz. Debido a que las hojas y las flores son casi idénticas, los frutos se utilizan para diferenciar entre las dos especies. Donde las regiones de las dos especies se unen, no se pueden distinguir. La especie también está vinculada a la endémica *P. santalinus* Linn. de las islas Andaman (Rojo, 1977).

Es muy valorado como árbol ornamental y de sombra en todos los trópicos húmedos. Este árbol extraordinariamente agradable, tolera la compactación parcial en la cual árboles urbanos con frecuencia se establecen, y crece relativamente rápido en la mayoría de hábitats urbanos. Sin embargo, debido a que sus raíces se hacen grandes y

crecen cerca de la superficie, debe plantarse a varios metros de las veredas y otras estructuras. En malasia ha sido establecido como árbol de sombra por lo menos durante 200 años (Nitrogen Fixing Tree Association, 1992). La madera pintoresca (de color amarillo a rojo intenso) está entre las maderas más valiosas del mundo. Se le puede dar buena forma, un alto pulido, y es resistente a las termitas y podredumbre. Se utiliza para elaborar muebles, ebanistería, paneles, tallados y pisos.

Los árboles aislados comúnmente inician la floración y fructificación entre 5 y 10 años de edad. Las flores amarillas de olor fragante se producen copiosamente en panículas y racimos. Las flores individuales miden aproximadamente 17 mm transversalmente. Las yemas en árboles individuales alcanzan su tamaño normal y, respondiendo a un mismo mecanismo iniciador desconocido, todas florecen el mismo día (Nitrogen Fixing Tree Association, 1992). La estación de florecimiento varía considerablemente por toda su región nativa, y se reporta que ocurre desde julio hasta septiembre en las Filipinas (Asiddao y Nestor, 1958). Las flores son polinizadas por abejas melíferas y otros insectos. Los frutos son vainas con forma lenticular con un ala plana que circunda su borde. Las vainas tienen un diámetro de 4 a 7 cm (Rojo, 1977). Maduran aproximadamente a los 6 meses después de la floración y se caen gradualmente de los árboles durante varios meses. Un grupo de árboles de tamaño mediano en las Filipinas produjo al año un promedio de 181 L de vainas (Asiddao y Nestor, 1958).

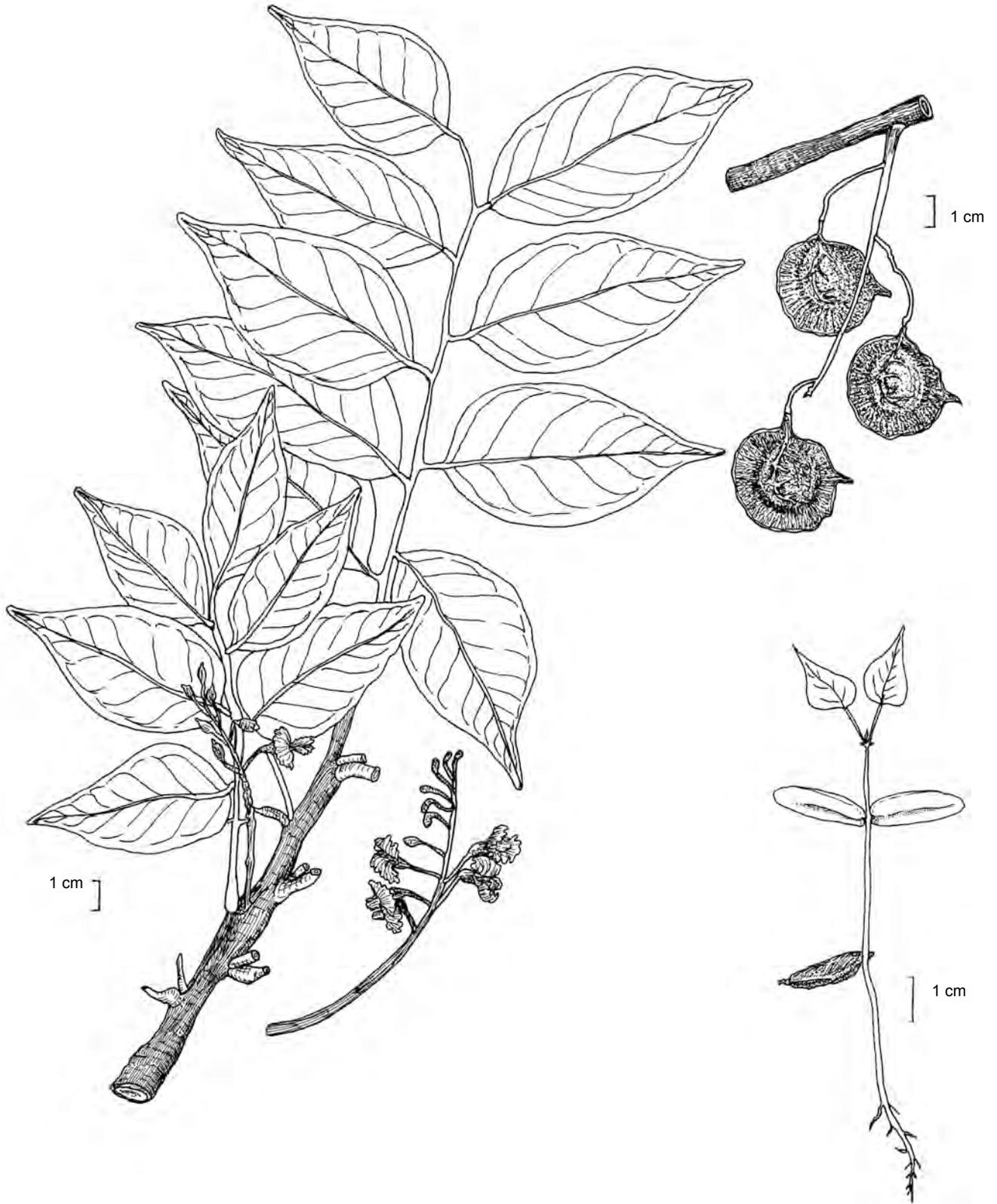
En la madurez, las vainas se secan y se tornan de amarillo verdoso a color canela claro, y pueden ser cortadas de los árboles bajos con podadoras en palos. Debido a que los frutos y sus semillas no se deterioran por varios meses después de caerse, pueden ser recolectados eficientemente del suelo, después de que la mayor parte del cultivo se ha caído. Las vainas se secan al aire y se almacenan en bolsas de plástico con o sin refrigeración. Muestras secadas al aire de vainas de *Pterocarpus indicus* forma *indica* y *P. indicus* forma *echinata*, recolectadas de un árbol de cada una en Puerto Rico, produjeron 2,816 y

Especies P

1,697 vainas/Kg, respectivamente. Las semillas de la segunda muestra se extrajeron y se encontró que contienen un promedio de 2 semillas por fruto, pero fluctuaban entre 1 y 4 semillas por fruto. Las semillas tenían un peso promedio de 0.0763 gramos o 13,000 semillas/Kg. Las semillas secadas al aire en sus vainas germinarán aun después de 1 año de almacenamiento a temperatura ambiente.

No es necesario ningún tratamiento pregerminativo. En las Filipinas se reportó una tasa de germinación del 24 % (Asiddao y Nestor, 1958). En Puerto Rico una muestra de *P. indicus* forma *echinata* dio 57 % de germinación, la cual comenzó en 5 días y tomó 3 meses para completarse. Las semillas peladas de la especie estrechamente relacionada *P. macrocarpus*, germinan rápida e uniformemente, y con porcentajes de germinación de 70 a 90 % (Francis, 1989c). Debido a que es difícil pelar a mano las semillas frágiles de sus duras vainas y actualmente imposible mecánicamente, las vainas se siembran con las semillas adentro.

Las vainas se cubren levemente con una mezcla de tierra para sembrar en semilleros de germinación o cgarolas, y se mantienen húmedas hasta que germinen. El sembrar semillas con las vainas requiere entresacar las plantas prontamente después de que emergen. Cuando crecen las hojas verdaderas, las plántulas se trasplantan a bolsas de vivero o contenedores llenos con una mezcla de tierra para sembrar. Las plantas de aproximadamente 0.5 m de altura son apropiadas para la mayoría de las plantaciones forestales. Plantas provenientes de tocones también se utilizan de manera efectiva para establecer plantaciones (Maun, 1980). Las nuevas plantaciones deben mantenerse libres de maleza por 1 a 2 años y protegidas contra enredaderas por un año adicional o más, hasta que las copas comiencen a dar sombra al sotobosque. Las plántulas destinadas a ornato, con frecuencia se cultivan en contenedores de plástico de 12 a 15 L, hasta que alcanzan de 2 a 3 m de altura antes de ser trasplantadas. Estacas de la especie pueden ser enraizadas. En las Filipinas, las estacas de ramas aproximadamente de 8 cm de diámetro son enraizadas después de un tratamiento de hormonas para producir árboles instantáneos (Dalmacio et al., 1978).



Pterocarpus indicus Willd.

Página en Blanco

Pterocarpus macrocarpus Kurz

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Fabaceae

Lingoum macrocarpum (Kurz) O. Ktze., *Lingoum cambodianum* Pierre, *Lingoum glaucinum* Pierre, *Lingoum gracile* Pierre, *Lingoum oblongum* Pierre, *Lingoum parvifolium* Pierre, *Lingoum pedatum* Pierre, *Pterocarpus cambodianus* Pierre var. *calcicolus* Craib

Burma padauk, pradu, terocarpus

Crece naturalmente por toda la mayor parte de Burma, el norte de Tailandia, Kampuchea y en Viet Nam (Carrapiett, 1960; Hundley, 1956; Suvarnasuddi, 1950). Está asociada con *Tectona grandis* L.f. en bosques deciduos húmedos a secos.

Es un árbol grande con una tasa mediana de crecimiento. Desarrolla troncos largos y relativamente rectos en bosques cerrados, pero como árbol creciendo en espacios abiertos, tiende a formar troncos cortos y copas extendidas. En su región nativa, estos árboles rara vez sobrepasan 30 m de altura y 70 cm de DN (Hundley, 1956). Sin embargo, como ornamentales, los árboles pueden alcanzar tamaños impresionantes. En Puerto Rico, un árbol de aproximadamente 64 años de edad, medía 39 m de altura y 1.7 m de DN (Francis, 1989c). Suelos apropiados incluyen franco-arenosos a arcillas, con pH fluctuando entre neutro a muy fuertemente ácidos. La precipitación por toda la región nativa varía desde aproximadamente 1000 a 2000 mm/año (Kermode *et al.*, 1975). El árbol crece desde cerca del nivel del mar hasta 670 m de elevación. La temperatura media mensual es bastante uniforme a aproximadamente 24 °C (Francis, 1989c). Debido a que crece un poco más lentamente que sus compañeros ferozmente competitivos, usualmente debe sobrevivir años de represión como árbol joven, o árboles con un DN de 10 a 30 cm hasta que alguna perturbación cree una apertura en el dosel a través del cual pueda crecer. Como resultado, la especie forma solamente un pequeño porcentaje de los árboles de dosel en su hábitat nativo (Hundley, 1956).

Está estrechamente relacionado con *Pterocarpus indicus* Willd., y es difícil distinguir entre las dos especies, solamente por la morfología de las hojas y las flores (Rojo, 1977). Los frutos son comunmente más grandes, más oscuros y tienen venas centrales más pronunciadas que *P. indicus*, pero donde las regiones nativas se unen y en los extremos de variación natural de la semilla, es difícil diferenciar entre las especies. No se han reportado híbridos.

Produce una madera con duramen que varía de pardo dorado a rojo ladrillo. Es comparable en practicabilidad con

la teca de calidad inferior. Utilizado para muebles, ebanistería, pisos, madera para construcción naval, ruedas para carretas, mangos de herramientas, marcos para casas y postes (Chudnoff, 1984; Hundley, 1956; Rendel, 1970), la madera es muy resistente a termitas y a la pudrición (Carrapiett, 1960). Un árbol agradable a la vista, se planta en todos los trópicos húmedos como ornamental y para sombra (Rojo, 1972). Sin embargo, árboles más viejos tienen raíces grandes que corren a lo largo de la superficie de suelos húmedos o arcillosos, y tienen una gran tendencia a dañar veredas y flancos (Francis *et al.*, 1996).

La floración y fructificación comienza usualmente en árboles aislados entre los 5 y 10 años de edad. Las flores amarillas de olor fragante se producen copiosamente en panículas y racimos. Las flores individuales miden aproximadamente 1.6 cm transversalmente. Las flores son polinizadas por abejas melíferas y otros insectos. El fruto es una vaina con forma lenticular, con un ala plana que circunda su borde. Estas vainas tienen un diámetro de 4.5 a 7.5 cm. Los árboles grandes pueden producir de uno a varios quintales de vainas anualmente.

En la madurez, las vainas se secan y se vuelven de amarillo verdoso a pardo claro, y pueden ser cortadas de los árboles bajos con podadoras en palos. Los frutos maduran aproximadamente a los 6 meses después del florecimiento, y se caen de los árboles en forma gradual durante varios meses. Debido a que los frutos y sus semillas no se deterioran por varios meses después de caerse, pueden ser recolectados eficientemente desde el suelo cuando la mayor parte del cultivo se ha caído. Las vainas se secan al aire y se almacenan en bolsas de plástico con o sin refrigeración. Una muestra de vainas secadas al aire recolectadas en Puerto Rico, produjo 1,067 vainas/Kg (Francis, 1989c) y un promedio de 2.6 semillas por vaina (Francis, 1989c). Las semillas secadas al aire en sus vainas germinarán aun después de 1 año de almacenamiento a temperatura ambiente. Las vainas son duras y las semillas son frágiles, lo cual hace la extracción mecánica imposible y la extracción a mano difícil. Hay un

Especies P

promedio de 11,500 semillas peladas/Kg (Francis y Rodríguez, 1993).

Las semillas son usualmente sembradas con sus vainas sin ningún pretratamiento. La germinación es epígea. En un estudio comparativo, las semillas peladas germinaron en 5 días, con 70 % de germinación, en un espacio de 2 semanas. Las semillas sin pelar comenzaron a germinar en 11 días con 64 plántulas por 100 vainas, germinando en un espacio de 2 meses. Una prueba en Burma, las semillas peladas dieron 80 a 90 % de germinación. Además, las semillas de vainas que habían permanecido en el suelo por 1 año, germinaron mejor que nuevas vainas recolectadas del árbol (Hundley, 1956). El mejor régimen de temperatura parece ser aproximadamente 30 °C en el día y 25 °C en la noche (Liengsiri y Hellum, 1988).

Las semillas cubiertas ligeramente con una mezcla de tierra para sembrar, altamente orgánica, en charolas de germinación o semilleros, comienzan a crecer a través de las vainas, aproximadamente de 1 a 2 semanas después de la siembra. Las semillas restantes continúan germinando por varias semanas. Utilizar semillas en las vainas a veces requiere entresacar las plantas de forma inmediata después de que emergen. Cuando se desarrollan hojas verdaderas, las plántulas se trasplantan a bolsas de vivero de 1 a 2 L, llenas de mezcla de tierra para sembrar. Después de crecer bajo una ligera sombra por unos cuantos meses, las plantas alcanzan aproximadamente 0.5 m de altura y están listas para ser establecidas en campo (Francis, 1989). En Burma, los árboles en plantaciones crecieron de 0.6 a 1.2 m en el primer año y aumentaron 1.2 a 2.1 m en el segundo (Hundley, 1956). En Puerto Rico, 30 árboles establecidos en una pequeña plantación de bosque que estaba ubicada en suelo de arcilla sobre caliza porosa, tuvieron una altura promedio de 1.3 m, a los 14 meses después de ser sembrados (Francis, 1989c). Las plántulas destinadas a usos ornamentales con frecuencia se cultivan en envases de plástico de 12 a 20 L, hasta que alcanzan de 2 a 3 m de altura, antes de ser establecidas en campo.



Pterocarpus macrocarpus Kurz

Página en Blanco

Quercus copeyensis C.H. Mull.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fagaceae

Quercus costaricensis f. *kuntzei* Tret., *Q. copeyensis* Muller emend E. Little, *Q. aota* autores en hierbas de Costa Rica

Roble, roble barcino, roble blanco, roble colorado

Se distribuye desde el centro de Costa Rica (cordillera de Talamanca) hasta Chiriquí, Panamá.

Es un árbol de lento crecimiento lento que alcanza de 8 a 35 m de altura y 1 m de DN. La copa es redonda con follaje verde y tronco usualmente recto, y la corteza es gris y forma escamas aplanadas. Las hojas son alternas, simples y deciduas, regularmente en grupos en la parte terminal de las ramas. Las láminas son variables, de 4 a 15 cm de largo, de 2 a 6.5 cm de ancho y de elípticas a oblongas, obovadas u ocasionalmente oblanceoladas, de ápices agudos o redondeados, reduciéndose a obtusa, cuneada o ligeramente redonda en la base, y secado cartáceo o subcoriáceo. En su distribución normal es un árbol dominante de los bosques tropicales húmedos perennes, de las montañas y partes bajas, entre 1810 m y 3000 m de altitud. Crece en suelos arcillo-limosos, profundos y de baja fertilidad y pH muy bajo (3.5 a 4.6) (Camacho y Orozco, 1998). La precipitación anual en su rango de distribución es de 2500 a 3200 mm, y el promedio anual de temperatura varía de 12 a 18 °C.

La madera varía de pesada a muy pesada, con una gravedad específica de 0.59 a 0.63. Al secarse, la albura cambia de color blanco-amarillenta a pardo-clara. El duramen cambia de rosado a pardo-rojizo. Es difícil de trabajar, y a pesar de que se seca con una rapidez moderada, durante el proceso se presentan serios defectos. Aunque es difícil de tratar con preservativos, la madera tiene una resistencia natural a la pudrición. La madera se usa para muelles, pilares, puentes, durmientes para líneas de ferrocarril, postes para minas, pisos, carbón y barriles para vino. Por muchos años (1940 a 1970) fue el material primario para producir carbón en Costa Rica, pero una sustancial reducción de sus rodales naturales, disminuyeron la importancia de la especie (Kapelle, 1996).

Florece de febrero a septiembre y los frutos maduran en abril, junio, julio y octubre (Jiménez *et al.*, 1996). Las espigas masculinas son amentos de 3 a 12 cm de largo, y las flores se tornan distintivas en el raquis puberulento y glabro. Las espigas femeninas son de 2 a 6 cm de largo y de 2 mm de grosor. Cada espiga tiene de 4 a 10 flores. Las espigas en fructificación son de 2 a 8 cm de largo y de 20 mm de ancho en el ápice. La copa se reduce gradualmente

hacia la base, es fina en los bordes y se ha reportado que encierra de un tercio a la mitad de las bellotas maduras.

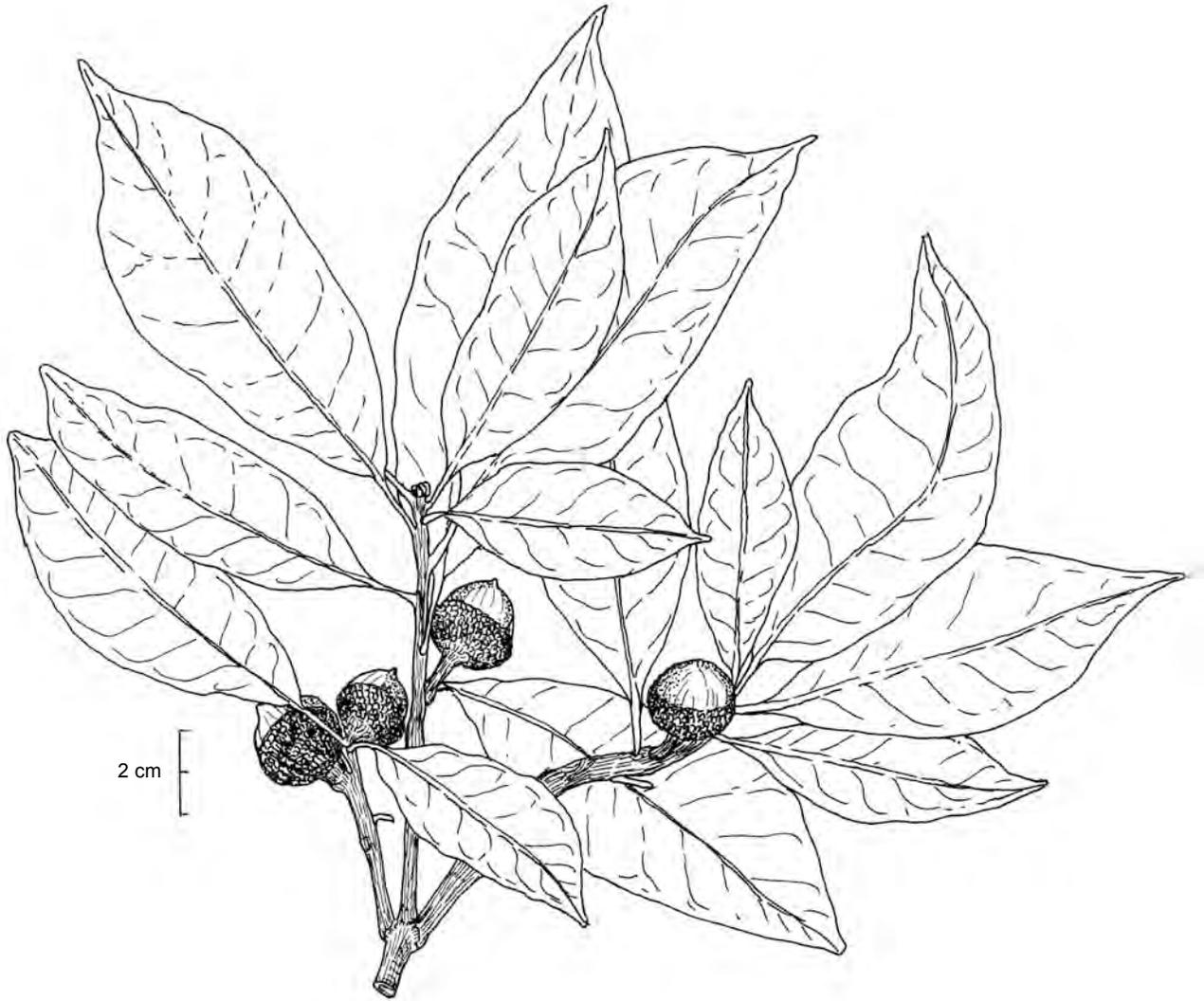
INFORMACIÓN ADICIONAL

La especie se incluye en el grupo de los robles blancos. La corteza grisácea con escamas planas identifica a esta especie como un roble blanco, y se diferencia de *Q. costaricensis* Liebm., un roble negro con follaje similar.

En el centro de Costa Rica, obtiene un tamaño inmenso y es el árbol mayor a lo largo de la carretera Panamericana, la cual cruza la cordillera de Talamanca.

Se ha reportado que *Eutachypter psidii* (Lep., Lasiocampidae) ataca el follaje de esta especie (Arguedas *et al.*, 1993).

Especies Q



Quercus copeyensis C.H. Mull.

Quercus costaricensis Liebm.

E. ARNÁEZ E I. MOREIRA

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

Familia: Fagaceae

Quercus frazuensis, *Q. endres*

Sin nombre común

Crece en Panamá y Costa Rica. Es un árbol grande que alcanza 44 m en altura y 60 a 90 cm de DN. Tiene un tronco cónico, cilíndrico y recto. Tiene hojas coriáceas con dibujos en la superficie adaxial. La superficie abaxial es pubescente y tiene estípulas abundantes y alternas (Burger, 1977). La especie crece en bosques montañosos húmedos y lluviosos, a elevaciones entre 2200 y 3300 m, donde la temperatura varía de 0 a 20 °C, y precipitación anual de 1000 a 4000 mm.

La madera varía de pesada a muy pesada (gravedad específica de 0.59 a 0.63). La madera se seca moderadamente rápido y muestra rajaduras irregulares y hundidas. Es difícil de trabajar y preservar; sin embargo tiene una gran resistencia natural, especialmente al ataque de hongos (Carpio, 1992). Tiene una calidad regular para hacer papel y se usa para la fabricación de implementos agrícolas, puentes, pilotes en muelles, travesaños en minas y postes para construcciones sumergidas. Es excelente para fabricar carbón (Carpio, 1992; Torres *et al.*, 1992; Van der Slooten, 1968).

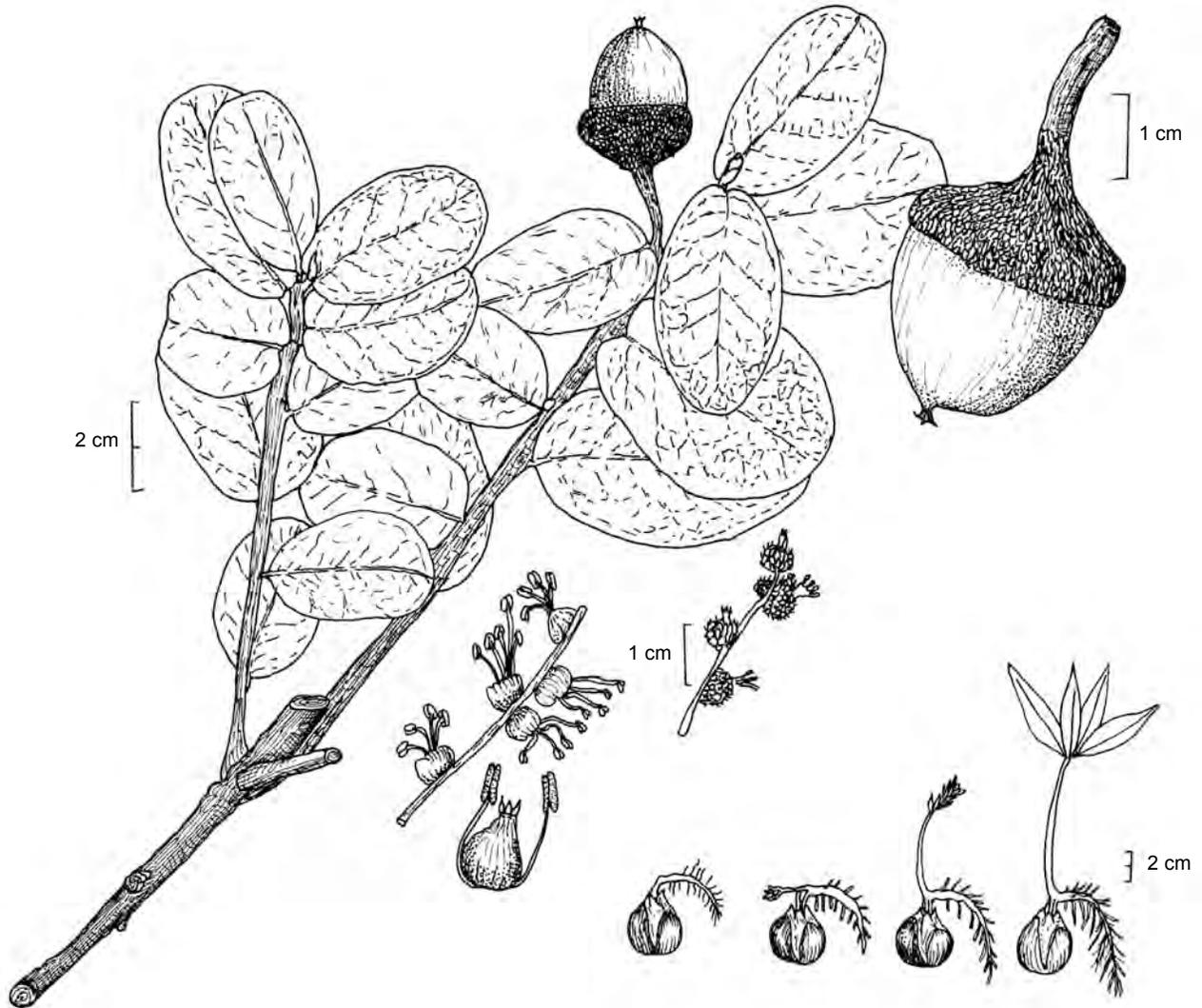
El árbol produce flores verdes en ramilletes, desde agosto a noviembre. La inflorescencia femenina está localizada en ramas terminales. Los sépalos y pétalos forman un perianto resistente, con numerosas brácteas. Las inflorescencias masculinas promedian de 4 a 9 cm de largo y se localizan en la base de las ramas donde hay estípulas. Éstas son amentáceas (Arnáez y Moreira, 1992). El fruto pardo es de 1.5 a 2.3 cm de largo y de 1.3 a 4.4 cm de ancho. La bellota es ovalada a globular, con una parte proximal discoide y amplia, con superficie áspera. El pericarpio es coriáceo, de color pardo, con una gran cantidad de drusas (cristales). Los frutos maduros son de color verde-pardos y la cúpula se separa rápidamente. Los frutos contienen de una a tres semillas, pero comúnmente sólo germina una semilla (Arnáez y Moreira, 1992). Las semillas ovales son de aproximadamente 2.11 cm de largo y de 2.7 cm de ancho, y se clasifican como megaspermias (más de 10 mm de tamaño). La punta es parda. El embrión es recto y cilíndrico. El tamaño de las frutas y semillas varía dentro del mismo árbol.

Los frutos, los cuales maduran de noviembre hasta enero comúnmente se recolectan del suelo o de los árboles sacudiendo sus ramas. Se transportan en sacos de nylon. Si el fruto tiene que ser preservado, éste se envuelve en

musgo para prevenir la deshidratación (Torres *et al.*, 1992). En Costa Rica, hay en promedio 41 semillas por Kg. Las semillas no pueden ser almacenadas dado que el almacenaje daña el embrión y con temperaturas de 15°C, la tasa de metabolismo se incrementa (Quirós, 1990).

No son necesarios los pretratamientos. La germinación es hipógea e inicia a los 7 días después que los frutos se siembran (Quirós, 1990). La tasa de germinación es del 90%. Los frutos se establecen en un sustrato arenoso y textura franca, que es alto en contenido de materia orgánica. Debido a que las plántulas muestran un sistema radical vigoroso, la cama del sustrato debe ser profunda. Las plántulas deben ser regadas dos veces al día y trasplantadas a bolsas plásticas a los 12 días después de haber sido sembradas. No se han detectado plagas y enfermedades en las plantas, sin embargo, se recomienda un control continuo de las malezas (Torres *et al.*, 1992).

Especies Q



Quercus costaricensis Liebm.

Quercus humboldtii Bonpl.

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Fagaceae

Sin sinónimos

Encino, roble, roble amarillo, roble blanco, roble colorado, roble negro

Tiene una amplia distribución geográfica desde el sur de Texas en los Estados Unidos, hasta Las Esmeraldas en el Ecuador. Debido a que forma una asociación relativamente estable con respecto a su composición y estructura, son comunes los rodales puros de la especie. En bosques naturales, la especie es dominante. Su regeneración natural es vasta en áreas donde la humedad es alta en el humus crudo (fundamentalmente hojas de roble en descomposición), especialmente en desmontes y áreas donde la luz solar es abundante.

Es un árbol de lento crecimiento que alcanza 30 m de altura y de 35 a 40 cm de DN. El tronco es grueso con una corteza rugosa y negruzca. La copa es redondeada y el follaje es verde claro. Las hojas son de 14 cm de largo, agrupadas en conglomerados y alternas, con un margen ondeado y peciolo corto. Puede crecer en suelos que son moderadamente fértiles y profundos, al igual que los que son degradados y casi infértiles. Sin embargo, prospera en suelos arcillosos y pesados con alta acidez (pH 5.8 a 7), y capas gruesas de humus. Estos suelos no son muy profundos y bien drenados (Barreto y Herrera, 1990). El árbol crece bien en áreas con temperaturas de 16 a 24 °C y con un promedio de precipitación anual de 1500 a 2500 mm, con una humedad relativa de 40 a 70 %. Se encuentra en elevaciones que varían de 1000 a 3600 m. En Sudamérica, está restringido a las partes húmedas y altas del sistema montañoso de Los Andes, a elevaciones fluctuando entre 1900 a 3200 m.

Debido a que la madera es resistente a la intemperie, se usa para postes y durmientes de ferrocarril, mangos para herramientas y rodillos de madera. También se usa para carbón y leña. Debido a que la madera es dura y pesada, también se usa para mangos en equipo agrícola. Considerada una madera de alta calidad, se usa en muebles finos gabinetes y triplay decorativo. En Colombia, se usa para travesaños en líneas de ferrocarril, soportes en minas, construcción pesada, mangos para herramientas y barriles. La corteza se usa en la industria para curtir (taninos). Por su adaptabilidad a suelos degradados, se usa para actividades de restauración de los recursos naturales.

Las flores son color crema; los frutos son ovalados y pardos, con la base en forma de copa y una semilla verde oscuro. La fructificación se presenta cuando el árbol tiene 2 m de altura. Sin embargo, el proceso comúnmente comienza a los 4 o 5 m de altura. Una vez que inicia la fructificación, ésta se presenta de forma anual. La semilla es en forma de una bellota ovoide y globosa, de 2 a 3 cm de diámetro por 5 a 7 cm de largo; su pericarpo tiene una consistencia coriácea. Las semillas verde oscuras se tornan pardo o café oscuras cuando maduran (Barreto y Herrera, 1990).

Las semillas se recolectan durante febrero, marzo y agosto. Debido a que las semillas que se recogen del suelo, su viabilidad es baja; estas deben ser recolectadas del árbol sacudiendo sus ramas. Estas semillas de gran tamaño no presentan buena dispersión. El número promedio de semillas es de 150 por Kg.

Las semillas deben de almacenarse en un ambiente seco y frío (humedad relativa de 12 %). Sin embargo, almacenado estas semillas recalcitrantes directamente en agua a bajas temperaturas o estratificándolas en arena húmeda, musgo o aserrín, para prevenir el ataque de hongos o insectos, ha dado buenos resultados. El contenido de humedad al momento de almacenaje es de 21%, y las semillas permanecen viables por menos de 4 meses (Barreto y Herrera, 1990).

A pesar de que las semillas no requieren tratamientos de pregerminación, se recomienda lavar las semillas antes de plantarlas. El porcentaje de germinación es de 80 % cuando las semillas son frescas; las semillas germinan en 30 a 50 días. La germinación es hipógea y se desarrollan un par de cotiledones en 60 a 65 días.

Las semillas pueden sembrarse al voleo en suelo trillado, aunque se recomienda sembrarlo en bolsas de polietileno de 20 X 30 cm, o en camas de crecimiento con un sustrato a base de suelos y arena sueltos es recomendado. Se recomienda el uso de suelo procedente de los bosques naturales de robles. Las semillas de establecen a 5 cm de distancia, a una profundidad igual al diámetro de las semillas más pequeñas. Las semillas deben de cubrirse ligeramente y regarse abundantemente. A pesar de la

Especies Q

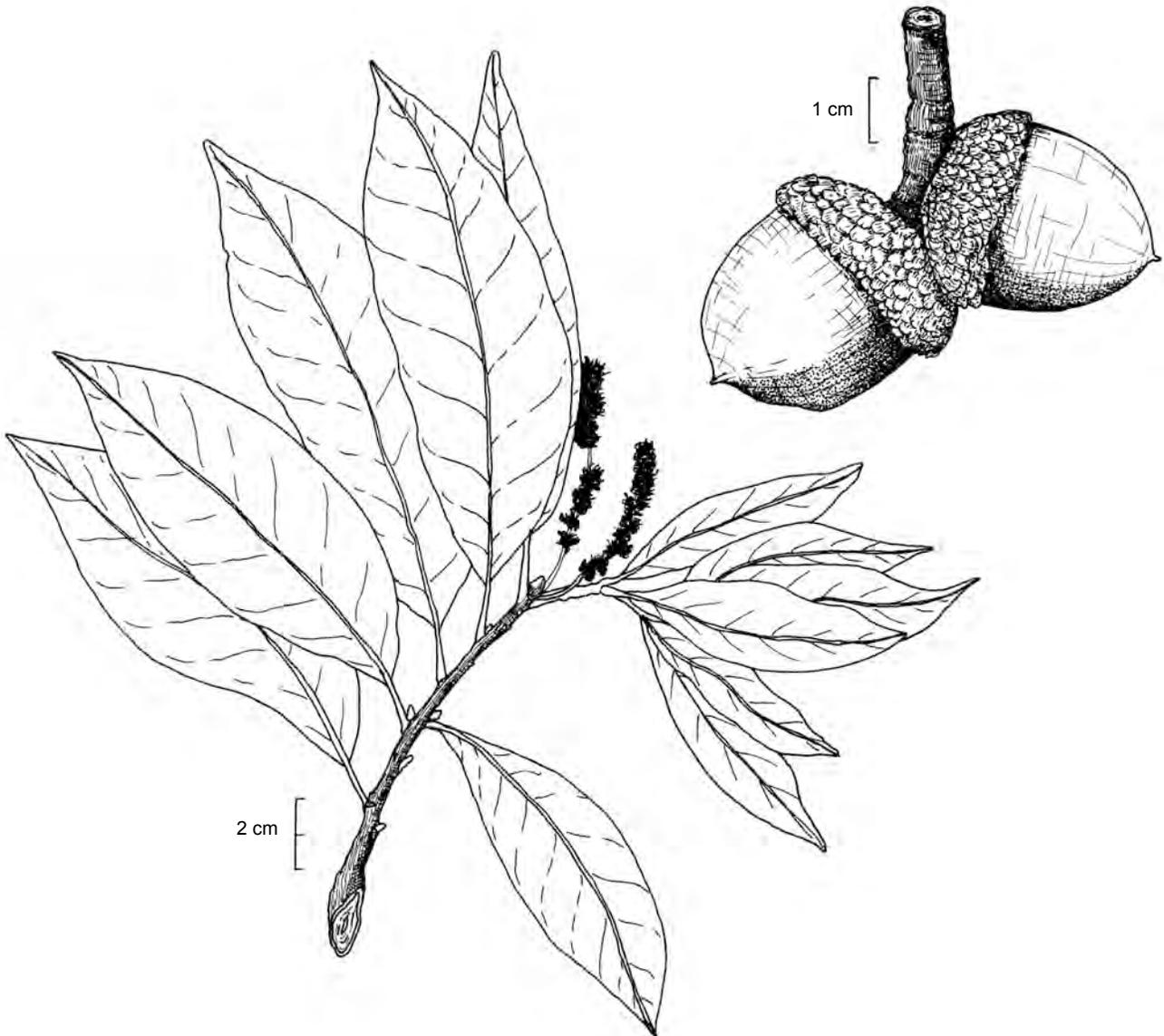
especie prospera a pleno sol, debe proveerse de poca sombra para evitar que el tallo y la corteza se quemen. Cuando las plántulas alcanzan una altura de 10 a 15 cm en las camas, éstas deben de transplantarse a bolsas, regarse y protegerse del sol por 30 días. Las plantas deben de ser transplantadas cuando alcanzan una altura de 60 a 80 cm.

La especie puede ser propagada también por cortes del tallo, vástagos y a raíz desnuda. Los vástagos de las raíces se cortan a 30 ó 35 cm del suelo. Los árboles mayores de 50 cm de DN pierden la capacidad de retoñar.

Debido a que esta especie es resistente a plagas y crece rápidamente, no requiere de un cuidado especial.

INFORMACIÓN ADICIONAL

En Colombia ha estado sujeta a aprovechamientos intensos. Sin embargo, algunos árboles aún crecen en la región central del país, en las partes altas de las montañas centrales y del este, y más abundante en las montañas de la región sur.



Quercus humboldtii Bonpl.

Quercus oleoides Scheldt. y Cham.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fagaceae

Sin sinónimos

Encino, encino prieto, roble, roble blanco, tesmol, tresmoles, yagpsuy

Crece en bosques secos y praderas de pastoreo desde Guanacaste, Costa Rica hasta Tamaulipas, México, en series de poblaciones distintivas (Burger, 1977; Montoya, 1966). En Honduras, Belice y Nicaragua, el árbol crece en asociación con *Pinus caribea* Morelet, en áreas pantanosas o bosques abiertos, y es a veces más abundante en áreas que tienen frecuentemente incendios.

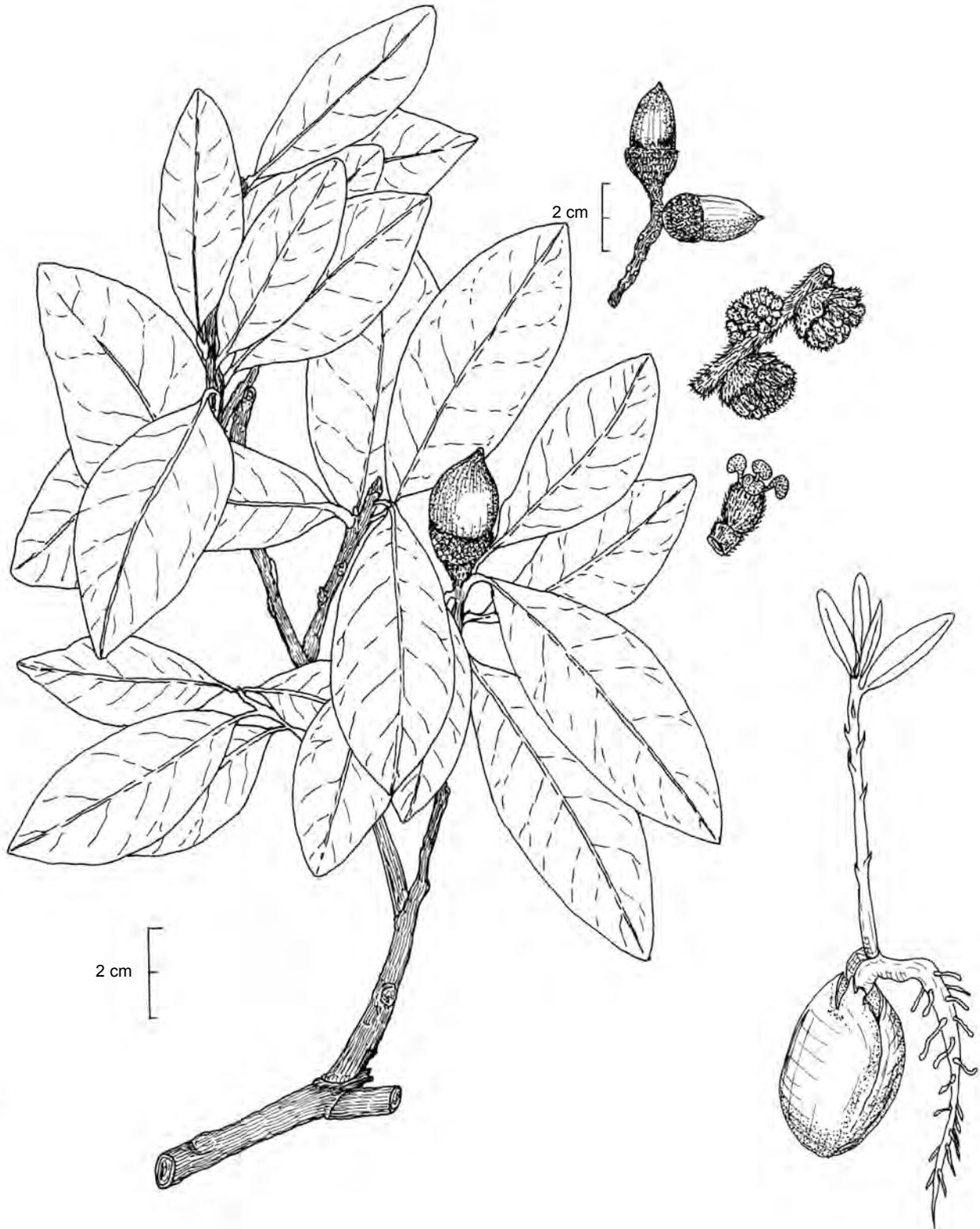
Es un árbol de lento crecimiento que alcanza de 8 a 15 m de altura y hasta 60 cm de DN. Este árbol que comúnmente tiene muchas ramas, tiene una copa densa, tronco cilíndrico y corteza oscura, suave y grisácea, en ocasiones surcada. Las ramas pequeñas son de 1 a 2 mm de grosor y acanaladas; éstas desarrollan ramas tomentosas cortas y estrelladas, y se tornan glabras o persistentemente puberulentas y grisáceas; las lenticelas son raramente evidentes y las estípulas son cadúceas. Las hojas son perennes, gruesas y duras, de 4 a 11 cm de largo, de 2 a 5 cm de ancho, oblongas o elípticas, ligeramente obovadas, de color gris claro, con pelos diminutos, estrellados y canescentes. Su forma es variable, de obtusa a redondeada y emarginada, abruptamente obtusa a aguda o cuneada en la base. Los factores biológicos y edáficos parecen ser más importantes para la distribución de la especie que las diferencias climáticas (Montoya, 1966). En Costa Rica, esta especie es muy abundante en suelos volcánicos y jóvenes, desarrollados en tobas grisáceas. En México se ha reportado creciendo en suelos arenosos con buen drenaje, al igual que en suelos arcillosos con pobre drenaje (Pennington y Sarukhan, 1968). Crece desde el nivel del mar hasta los 500 m y se aclimata a fluctuaciones de precipitación de 1500 a 2500 m y una temperatura promedio de 23 a 25 °C.

La especie muestra gran variabilidad en sus características reproductivas y vegetativas (Montoya, 1966). *Quercus oleoides* de Guatemala se considera relacionada con *Q. virginiana* Mill.; y *Q. sagraena* Nutt. de Pinar del Rio, Cuba, es probablemente un híbrido de *Q. oleoides* de México y *Q. germinata* del sureste de los Estados Unidos (Muller, 1955).

La madera es extremadamente pesada, con una gravedad específica de 0.86. La albura seca es blanca; el duramen es pardo. La madera tiene granos entrecruzados, textura media y poco lustre. Los poros son conspicuos, comúnmente solitarios y distribuidos en bandas en la

superficie transversal. La madera seca lentamente y sufre fuertes contracciones durante el proceso. Es difícil de trabajar y preservar, pero tiene una alta durabilidad natural. Se usa para travesaños en líneas de ferrocarril, puentes, postes para vino, postes en minas, implementos agrícolas y carbón.

Florece desde diciembre hasta mayo. Los amentos masculinos son de 3 a 4 cm de largo, el raquis puberulento tiene flores cercanas y estrechas entre ellas; las anteras son de cerca de 1 mm de largo en filamentos cortos. Los amentos femeninos son de 3 a 30 cm de largo, de una a seis flores de 7 mm de largo. Los frutos maduran un año después de la floración y pueden ser sencillos o en grupos, en un pedúnculo común de 5 a 50 mm de grosor; la copa es de 7 a 12 mm de largo y de 12 a 17 mm de ancho. Los frutos maduros se recolectan desde julio hasta enero.



Quercus oleoides Scheltdl. y Cham.

Quercus oocarpa Liebm.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fagaceae

Quercus warscewiczii Liebm., *Q. yunkerii* Trel.

Encino, roble, roble blanco

Es fácilmente diferenciable de otras especies de encinos en la región, por su color pálido en el envés de la hoja. Tiene una relación cercana con *Q. insignis* M. Martens y Galeotti y *Q. oocarpa*, ya que comparte en gran parte el mismo hábitat en Costa Rica y gran parte de su distribución, lo cual indica que las dos son la misma (Burger, 1977). *Q. tomentocaulis* Muller de Honduras y *Q. oocarpa* son probablemente la misma especie (Burger, 1977).

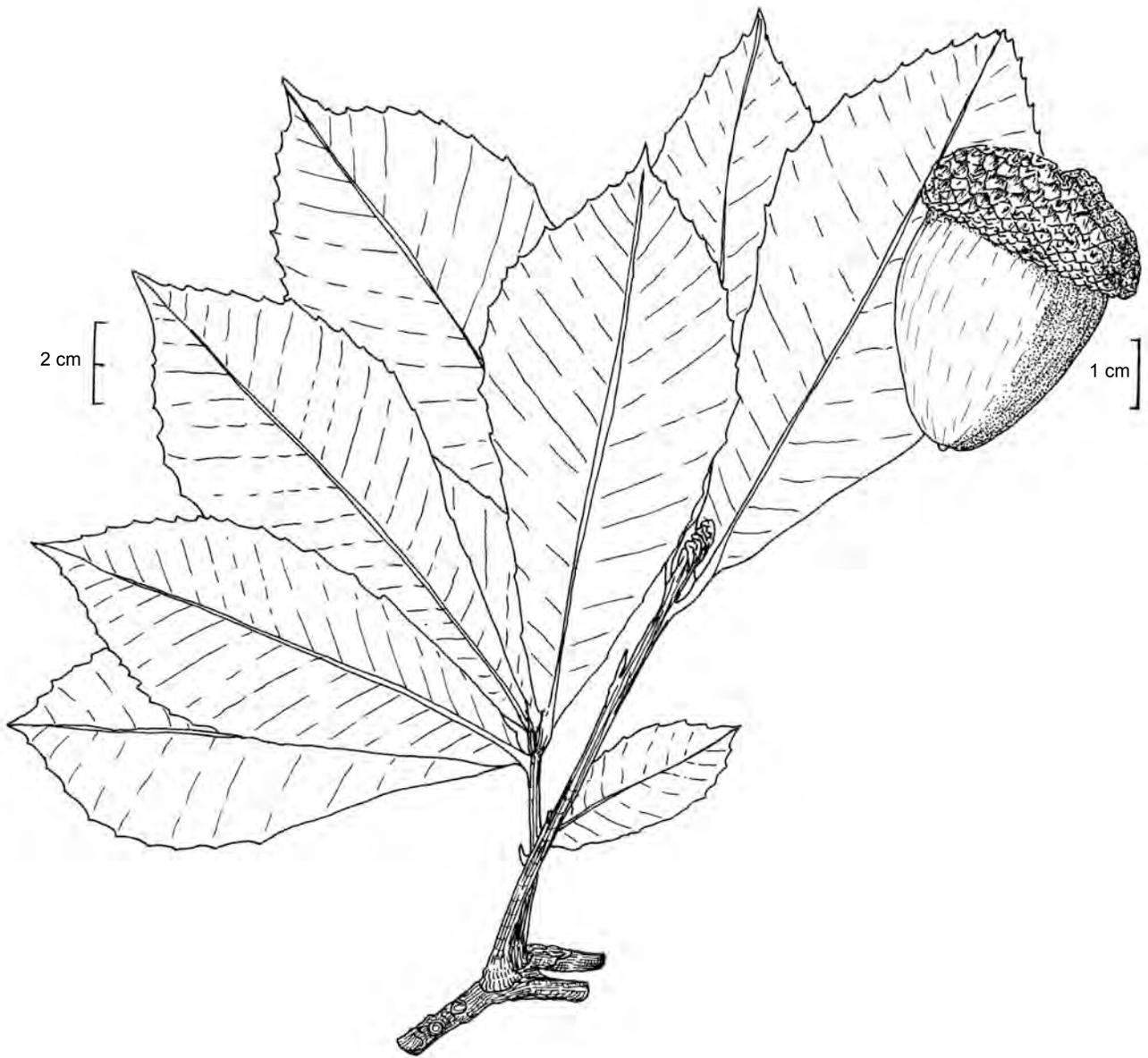
Es un árbol de lento crecimiento que alcanza de 6 a 30 m de altura y hasta 60 cm de DN. El árbol tiene un tronco alto, copa redondeada y corteza parda que se desprende en tiras. Las ramitas son gruesas, acanaladas y se desarrollan de tomentosas densas, tornándose glabras y de color gris o pardo claro, con pocas lenticelas evidentes. Los brotes son redondeados y glabros y las estípulas cadúceas. Las hojas son alternadas y aparentemente perennes, finas, con consistencia de papel y firmes, de 10 a 30 cm de largo y de 3 a 4 cm de ancho, oblanceoladas a obovadas o elípticas angostas, atenuadamente agudas en el ápice, angostamente redondas o cuneadas en la base, onduladas o dentadas puntiagudas, excepto en la base entera. La coloración verde claro en el envés de la hoja diferencia esta especie de otras en la región. Crece en una gran variedad de suelos, todos ellos ricos en materia orgánica. Crece en suelos húmedos y nublados de las montañas bajas, y en bosques montañosos, desde los 700 a 2300 m, pero es más abundante desde 1400 a 1900 m. La especie se presenta en climas con una precipitación anual de 2200 a 3000 mm y temperatura de 14 a 18 °C.

La madera es pesada (gravedad específica de 0.67). La albura es blanca y el duramen es pardo. La madera tiene granos rectos, textura gruesa y lustre pobre. El veteado muestra atractivos moteados en la superficie radial, y los poros son solitarios o conformados por bandas. La madera se seca a una tasa moderada, sufriendo algunos defectos durante el proceso. No es fácil de trabajar o preservar pero tiene buena durabilidad natural. La madera se usa principalmente en pisos, implementos agrícolas y carbón, postes para cerca, durmientes de líneas de ferrocarril, barriles de vino y postes en minas.

La especie florece principalmente en marzo (Jiménez *et al.*, 1996) y se han observado bellotas maduras en mayo, julio, septiembre y noviembre, lo cual sugiere que la floración se

puede presentar en otros meses. En estudios recientes, en las montañas centrales de Costa Rica (1700 m), floreció desde marzo hasta agosto con pico en la floración presentándose en abril y julio (Madrigal, 1997). La fructificación observada desde mayo a enero, fue más abundante que la presentada de agosto a noviembre, con un pico en septiembre y octubre. Los amentos masculinos tienen de 3 a 7 cm de largo y las flores permanecen agrupadas distalmente en un raquis densamente tomentoso. Las flores femeninas son cortas, en espigas de 5 a 30 mm de longitud, y con 5 mm de largo. Los frutos comúnmente son solitarios; la copa es de 2 a 3 cm de largo, de 3 a 4 cm de ancho, pero probablemente se tornan más grandes, reduciéndose gradualmente en forma de copa; la bellota es de 4 a 5 cm de largo y de 2 a 5 cm de grosor cuando están maduras (Burger, 1977).

Especies Q



Quercus oocarpa Liebm.

Quercus seemannii Liebm.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Fagaceae

Quercus eugenifolia Liebm., *Q. granulata* Liebm., *Q. citrifolia* Liebm., *Q. bumelioides* Liebm. Fide Trelease, *Q. borucanas* Trel., *Q. eugenifolia* f. *petiolata* Trel., *Q. boquetensis* Stand., *Q. panamandinaeae* Muller parte del tallo y hojas solamente, *Q. sapotaefolia* para Costa Rica, *Q. chiriquiensis* Trel. Ex. C.H. Muller

Encino, encino blanco, roble

Crece en Centroamérica. Es un árbol de lento crecimiento que alcanza de 6 a 25 m de altura y de 40 a 60 cm (en algunos casos 1 m) de DN. El tronco es cilíndrico o ligeramente surcado; la corona es redonda y densa; la corteza suave es de color gris o parda, y el follaje es verde oscuro. Las ramitas son de 1 a 2.5 mm de grosor, acanaladas, ligeramente pubescentes y rápidamente glabras, de color pardo rojizas oscuras, con prominentes lenticelas claras. Los brotes son de 2 a 4 mm de largo, ovoides o elongadas, agudas, glabras y ligeramente pardas; las estípulas linguladas son cadúceas. Las hojas son subperennes, finas pero duras y alternas. A veces persisten por un corto período de tiempo después de que aparece el nuevo crecimiento, las hojas son de 4 a 8 cm de largo (a veces 16 cm) y de 4 cm de ancho. La lámina es angosta, de oblonga a elíptica, lanceolada o angostamente obovada, reduciéndose gradualmente en forma aguda hacia un ápice aristado. Ocasionalmente es despuntada y redonda en el mismo tallo o en diferentes árboles, reduciéndose a una base aguda o raramente obtusa, y contraída abruptamente hacia el peciolo. El margen es entero, comúnmente llegando a ser revoluto. La lámina evoluciona de cartácea a subcoriácea. El árbol crece en bosques húmedos premontañosos, montañosos bajos y montañosos, entre 1400 y 2400 m, pero se encuentra ocasionalmente a alturas tan bajas como los 1100 m y máximas de 3100 m. Esta área de distribución incluye una amplia variedad de tipos de suelos y condiciones climáticas (2000 a 3500 mm de precipitación anual y temperatura promedio de 8 a 22 °C).

Está considerada una especie compleja debido a su considerable variabilidad (Burger, 1977). Esta especie probablemente integrada con *Quercus guillemi-trealese* C.H. Müll e hibridizada con *Q. rapurahuensis* Trel. y *Q. tonduzii* Seemen. *Q. seemannii* y especies cercanas en Costa Rica están relacionadas al roble negro de hojas enteras (subgénero *Erythrobalanus*) del norte de Centroamérica. Estas especies se combinan para formar el más complicado complejo de robles centroamericanos.

La madera es amarillo-blancuzca, el duramen es de gris oscuro a pardo, con anillos de crecimiento bien definidos (Van der Slooten *et al.* 1969). El duramen tiene un grano

recto, textura gruesa y un buen veteado en la superficie radial, sin embargo, el lustre es pobre (Carpio, 1992). Se seca a una tasa moderada, con serios defectos. Es difícil de trabajar y preservar, pero tiene una buena durabilidad natural. La madera se usa para pisos, implementos agrícolas, carbón, postes, minería, barriles de vino y durmientes en líneas de ferrocarril.

La floración alcanza su máximo pico durante marzo, cuando la caída de las hojas es alta y hay poca precipitación. Sin embargo, se presentan de manera adicional dos picos de floración (Céspedes, 1986), uno al principio de la estación lluviosa (mayo) y otro durante la transición entre el período de lluvia y la estación seca. Los amentos estaminados son de 3 a 10 cm de largo, cuyas flores se distribuyen holgadamente; las flores están unidas a un diminuto raquis y ligeramente puberulento y las anteras apiculadas son ligeramente forzadas. Los amentos pistilados tienen 1 cm de largo, las flores con anteras solitarias o en grupos de dos a cuatro. Un buen grupo de bellotas se presentan en enero y febrero, la mayor cantidad ocurre en mayo y junio, y una producción pequeña en agosto y septiembre. Los frutos maduran en un año. Éstos son subsésiles o en pedúnculos cortos y solitarios, o en grupos de dos a cuatro. Las bellotas son de color pardo claro y de 10 a 18 mm de largo, y de 8 a 14 mm de grosor, ampliamente ovoides a hemisféricos, en cerca de un cuarto a una tercera parte, incluyendo la copa.

Tiene una buena capacidad de regeneración natural y comúnmente se encuentra creciendo en rodales casi puros. Una práctica común en Costa Rica es recolectar las plántulas de su bosque natural y trasplantarlas en pequeñas plantaciones sin pasar por la etapa de viveros (observación personal). Las plántulas de regeneración natural también se llegan a mantener en pequeños viveros por 6 meses antes de ser establecidas en campo.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Un árbol plantado en el campus de la Universidad de Costa Rica en San Pedro de Montes de Oca (Premontaña, 1200m) ha crecido a una tasa comparable a los árboles

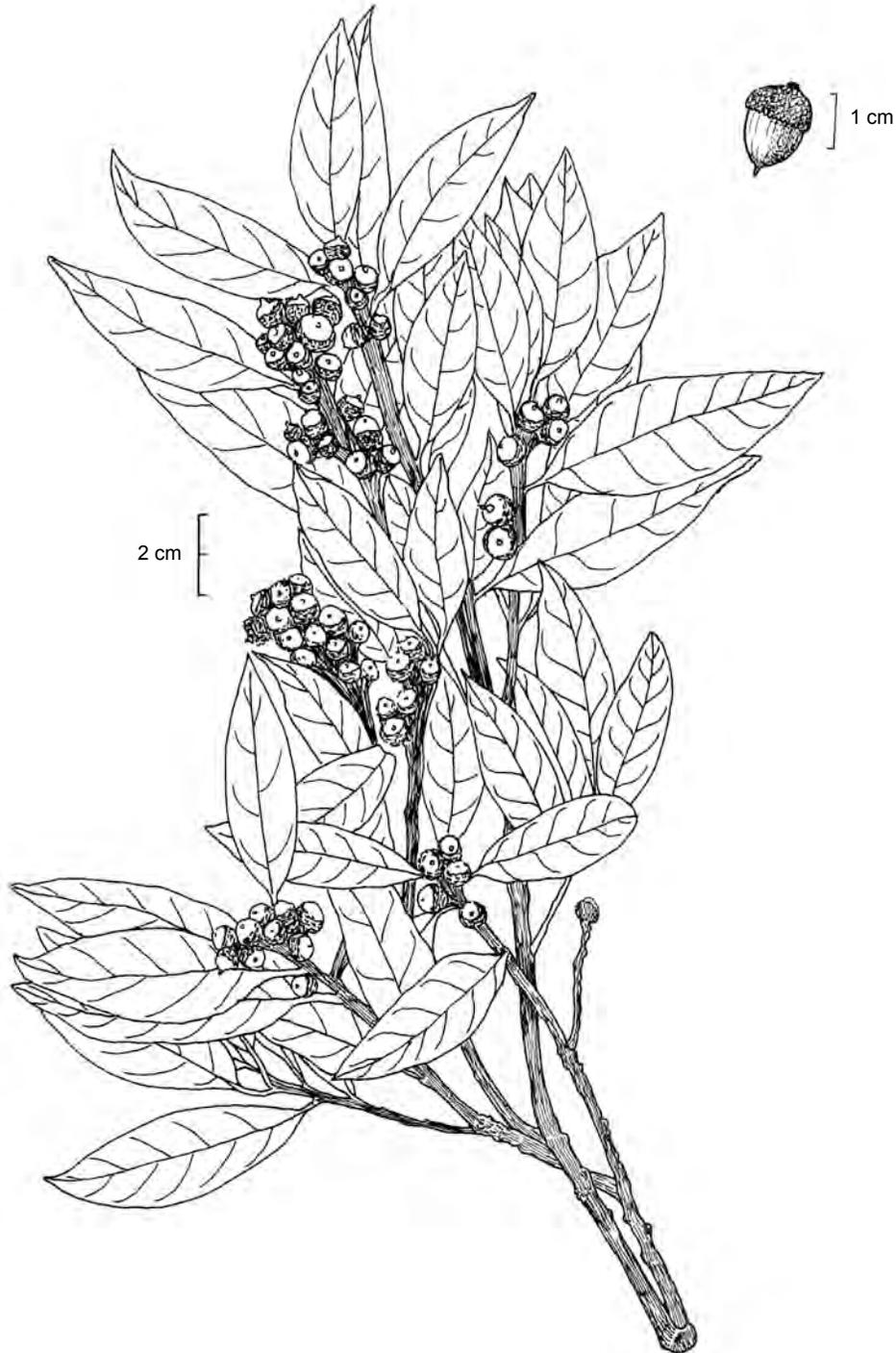
Especies Q

que crecen en su distribución natural (16 m de altura y 60 cm de DN, en 32 años).

Céspedes (1986) llevó a cabo un detallado estudio fenológico de esta especie en bosques húmedos de montaña baja, en la cordillera central de Costa Rica (1700 m, 2148 mm precipitación promedio y 16 °C temperatura anual promedio). Él observó que la producción de hojas es muy baja durante la época seca (diciembre a abril), aunque una gran cantidad de nuevas hojas se produce al inicio de

la estación húmeda en mayo. Un pico menor en crecimiento vegetativo se observó durante los meses más húmedos de septiembre y octubre. La caída de las hojas se da durante todo el año, aunque tiene un pico máximo en la estación seca.

Dirphiopsis flora (Lep., Saturniidae) ataca el follaje de esta especie en Costa Rica (Arguedas *et al.*, 1993).



Quercus seemannii Liebm.

Rhizophora mangle L.

JAMES A. ALLEN

Paul Smiths College
Paul Smiths, NY

Familia: Rhizophoraceae

Rhizophora mangle var. *samoensis* Hochr., *R. samoensis* (Hochr.) Salvoza

Mangle, mangle caballero, mangle colorado, mangle de chifle, mangle gateador, mangle injerto, mangle rojo, mangle salado, mangle zapatero, manglier, manglier rouge, mangro, mangue sapateiro, mangue vermelho, palétuvier rouge, red mangrove (Bohorquez, 1996; Little y Wadsworth, 1964)

El género *Rhizophora* está formado de seis a ocho especies y de tres o cuatro híbridos (Duke, 1992; Tomlinson, 1986). Todos los miembros de este género pantropical y considerados verdaderos mangles, están limitados en su distribución a la zona intermareas. La distribución nativa incluye la costa del centro y sur de Florida, Bermuda y la mayoría de las Indias Occidentales, ambas costas de América continental desde México hasta el sur de Brasil y norte del Perú, y la costa de África Occidental, desde Senegal hasta Angola (Chapman, 1976; Little y Wadsworth, 1964). Se ha introducido en varias localidades, incluyendo Hawaii (Allen, 1998) y Tahiti. También puede ser nativa de las islas del Pacífico Oeste, desde Nueva Caledonia hasta Samoa Americana, pero la taxonomía no está completamente clara y puede que estas poblaciones sean tratadas como una variedad de *Rhizophora mangle* o como una especie diferente, *Rhizophora samoensis* (Tomlinson, 1986).

Es un árbol de tamaño pequeño a mediano, de 10 a 20 m de altura y de 10 a 30 cm de DN. Sin embargo, puede exceder los 40 m de altura y 70 cm de DN en sitios muy productivos y donde los huracanes son frecuentes. En lugares productivos es capaz de tener un crecimiento moderadamente rápido (1 a 1.5 m por año) (Jiménez, 1985). Su característica principal es la masa de raíces fúlreas o zancudas, largas y arqueadas (también llamadas raíces aéreas); éstas se pueden distribuir profusamente lo cual, a veces convierten a los bosques de *Rhizophora mangle* en casi impenetrables. Se encuentra restringido a ambientes costeros, particularmente medios de baja energía, protegidos, entre mareas, con sustratos lodosos y suaves. También crece en otros tipos de sustratos, como son cieno, marga y arena, y ocasionalmente en áreas rocosas y zonas costeras de energía moderada (Chapman, 1976; Odum *et al.*, 1982). Aun y cuando puede ser tolerante a la sal, su crecimiento se ve afectado o dañado en áreas con concentraciones de salinidad mayores de 35 partes por mil (ppt), y la mortalidad puede darse por encima de los 60 ppt. La especie crece en áreas con un promedio anual de precipitación de 800 a 10,000 mm por año y parece estar limitada a áreas con un promedio de temperatura de 21 a 30 °C (Jiménez, 1985). Normalmente

domina el lado del mar en bosques de mangles y puede formar rodales no específicos. En tierra adentro es más frecuente que se mezcle con otras especies (Odum *et al.*, 1982).

Hay controversia en relación al estatus taxonómico de *R. harrisonii*, la cual se considera un híbrido entre *R. mangle* y *R. racemosa* (Jiménez, 1985; Tomlinson, 1986).

La madera es dura y muy pesada, con una gravedad específica de 0.9 a 1.2. La albura es pardo clara y el duramen es pardo rojizo o pardo oscuro. La madera se usa para pilotes, postes, estacas, gavinetes, combustible, carbón y en la construcción de embarcaciones. La madera es durable en el suelo, pero es susceptible a las termitas de madera seca (Little y Wadsworth, 1964), y a los barrenadores marinos (Southwell y Bultman, 1971). La corteza ha sido usada comercialmente como fuente de taninos y varios colorantes, y en la producción de medicinas (Little y Wadsworth, 1964; Morton, 1965).

Las flores nacen en agregados axilares, las cuales han sido caracterizadas como cimbras simples (e.g. Wagner *et al.*, 1990), o un dicasio modificado (Gill y Tomlinson, 1969). Tiene de dos a cuatro flores por grupo; de forma común las agrupaciones tienen 3 flores con un par de flores laterales y terminales (Gill y Tomlinson, 1969). Las flores tienen una base pequeña en forma de campana, con una base amarillo pálida (hipantio); con cuatro sépalos persistentes, bien extendidos, coriáceos, con sépalos persistentes, de color amarillo pálido, de aproximadamente de 10 a 15 mm de longitud; y con cuatro pétalos angostos, curvados hacia abajo, que son inicialmente blancuzcos o amarillo pálido, para posteriormente tornarse pardos. Las flores pueden encontrarse todo el año, pero en el sur de Florida, las flores son más abundantes de julio a septiembre (Gill y Tomlinson, 1971). Puede empezar a florecer a los 6 años de edad y posiblemente tan joven como a los 3 o 5 años; Se ha reportado floración en árboles jóvenes de hasta 0.5 a 1 m de altura (Gill y Tomlinson, 1969). El polen parece ser dispersado principalmente por el viento (Tomlinson, 1986; Tomlinson *et al.*, 1979).

Especies R

La especie es vivípara, lo que significa que la especie produce semillas que germinan en el árbol padre. La unidad de dispersión, una plántula vivípara, se llama propágulo. Después de la fertilización se requiere entre 4 y 7 meses para la emergencia del hipocotilo (Gill y Tomlinson, 1971). De 4 a 6 meses es el tiempo en el cual aparece del hipocotilo y la abscisión, en este momento el propágulo tiene de 8 a 30 cm de largo. Los propágulos frescos pesan de 3 a 35 gr (de 29 a 333/Kg). Promedios de pesos previamente publicados para el propágulo incluyen 7.8 g (arbustos del mangle en Florida; Lin y Sternberg, 1995), 13.1 g (mangles altos en Florida; Lin y Sternberg, 1995) 14.0 g (Panamá; Rabinowitz, 1978) y 23.3 g (Florida; Smith y Snedaker, 1995).

Los propágulos pueden recolectarse directamente de los árboles, del suelo o de la superficie del agua. Los propágulos recolectados de los árboles deben estar completamente desarrollados y cercanos a la abscisión; estos propágulos se desprenden del pericarpo al jalarlos cuidadosamente. Los propágulos recolectados deben ser de color verde brillante (con excepción de los de la parte inferior que normalmente son pardos), sin raíces o plúmulas dañadas, y estar libres de cualquier daño visible y/o decoloración (Bohorquez, 1996; Snedaker y Biber, 1996). Los propágulos con evidencia de ataque por los barrenadores *Coccotrypes rhizophorae* (sinónimo de *Poecilips*) (pequeños huecos emergentes) deben descartarse. A pesar de que hay propágulos disponibles todo el año, el pico de producción se presenta de agosto a octubre en El Caribe y Florida (Padrón, 1996; Snedaker y Biber, 1996).

Los propágulos pueden almacenarse por 3 a 4 semanas en recipientes húmedos (Snedaker y Biber, 1996). Los propágulos almacenados al interior en contenedores - con una pequeña cantidad de agua en el contenedor, y los propágulos cubiertos con papel húmedo abororbente, permanecen viables por hasta 2 meses (Crewz, 1998). Experimentos en almacenaje de otras especies de *Rhizophora* sugieren que puede ser posible mantener propágulos de *R. mangle* por períodos más largos a los 2 meses. Kogo *et al.* (1985), por ejemplo, reportó más de 80% de supervivencia de propágulos de *Rhizophora stylosa* almacenados por 71 días en un cuarto con aire acondicionado, en bolsas plásticas selladas, con agua corriente mezclada con 2 a 4 % de agua marina. Los propágulos que se mantuvieron flotando o sumergidos en agua por hasta un año, han crecido exitosamente, según los reportes (Davis, 1940).

La germinación sin pretratamiento puede superar el 90 %. A pesar de que es innecesario el pretratamiento, los propágulos pueden ser sumergidos en agua por hasta dos semanas, o hasta que la yema de las raíces se desarrollen al final de la radícula (Crewz, 1998).

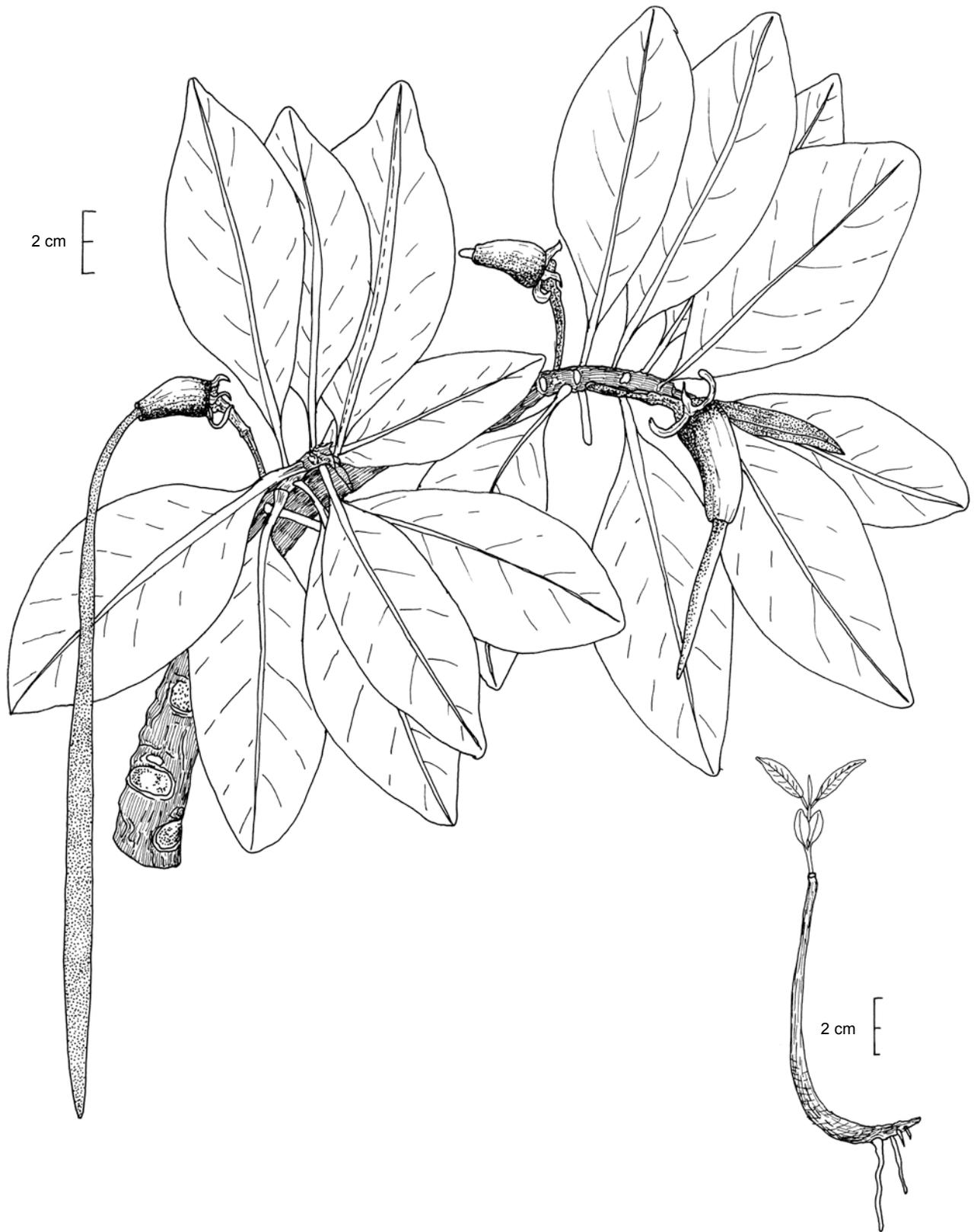
En el vivero, los propágulos se plantan generalmente en tubos o tarros pequeños en condiciones ambientales (Reark, 1983). El mantener los contenedores con agua hasta la mitad, prepara las plántulas para ser establecidas en sustratos anaeróbicos, y ocasionalmente se riegan con agua salobre o salina (e.g. 15 ppt), lo que ayuda a reducir subsecuentemente el estrés al plantarse en zonas salinas.

El uso de agua salina puede también reducir el número de patógenos afectando las plántulas en el vivero. A pesar de ser fáciles de mantener en el vivero, las plantas pueden ser dañadas o muertas ocasionalmente por patógenos como las escamas, áfidos, orugas, barrenadores del propágulo e infecciones de hongos.

Después de un año en el vivero, las plantas alcanzan de 30 a 60 cm de altura y pueden ser establecidas en el campo. Plantas de mayor edad pueden venderse en contenedores de 4, 12, 28 o hasta 40 litros.

La plantación directa de propágulos en el campo es un método de bajo costo que ha mostrado ser razonablemente exitoso (Lewis, 1990). Los propágulos se plantan a una profundidad cercana a un cuarto o un tercio de su longitud, sin embargo, aunque su crecimiento puede ser mejor cuando son plantados a una profundidad de sólo 2.5 a 4 cm. La supervivencia es mejor en áreas bien protegidas de baja energía y bajos niveles de depredación de los propágulos. En sitios expuestos o en áreas con inundaciones frecuentes mayores a 20 cm, el sembrado directo probablemente no será exitoso. Plantar la especie con un porte grande y un sistema radical bien desarrollado (Goforth y Thomas, 1980; Snedaker y Biber, 1996), o plantas pequeñas con protecciones, tales como tubos de PVC, pueden incrementar el porcentaje de supervivencia.

En toda su área de distribución, especialmente de la parte norte, los propágulos o plantas pueden establecerse en cualquier época del año, pero deben evitarse los períodos fríos y secos (Snedaker y Biber, 1996). El mejor momento para establecer plantas producidas en vivero sin aclimatación a la salinidad, es la estación lluviosa, en la cual se reduce el choque causado por exposición subita a alta salinidad (Barnett y Crewz, 1989).



Rhizophora mangle L.

Página en Blanco

Roupala montana Aubl.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Proteaceae

Roupala pyrifolia Salisb. y Knight, *Rhopala media* R. Br., *Rhopala dentata* R. Br., *Rhopala complicata* Kunth, *Rhopala ovalis* Pohl, Pl. Brass., *Rhopala macropoda* Klotzsch y Karst, *Rhopala gardneri* Meissn, *Rhopala tomentosa* a. *integrifolia* Meissn, *Rhopala boissieriana* Meissn, *Rhopala veraguensis* Klotzsch ex Meissn, *Roupala borealist* Hemsl. *Roupala dariensis* Pitt. *Roupala panamensis* Pitt., *Roupala discolor* Rusby, *Roupala dissimilis* Pitt., *Roupala repanda* Lundell, *Roupala montana* var *dentata* (R. Br.) Sleumer

Danta hediondo, danto, danto carne, ratón, ratoncillo, zorrillo, zorrillo hediondo

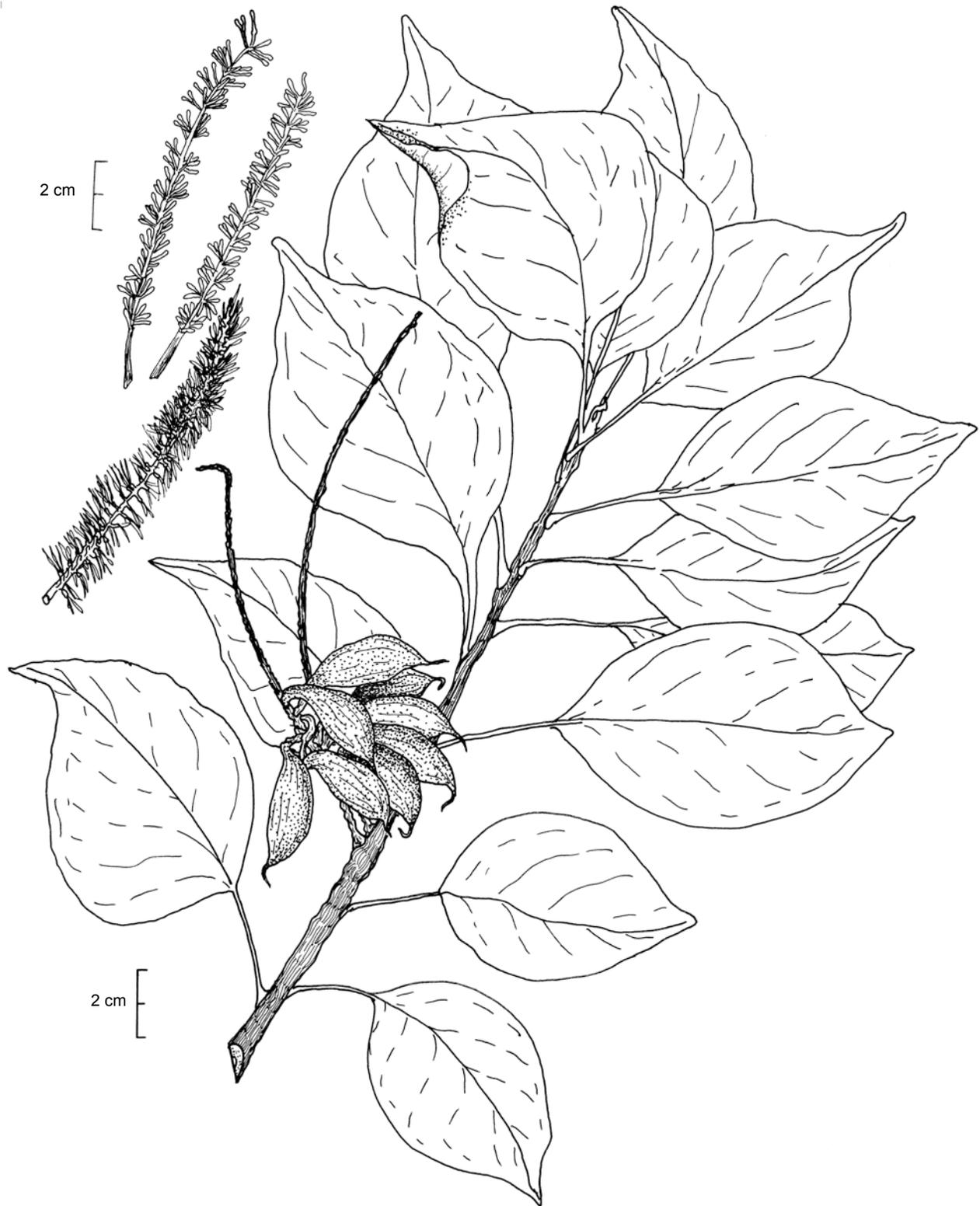
Una de las 50 especies del género Americano. Se distribuye desde el Istmo de Tehuantepec, México hasta Brasil.

Es un árbol de lento crecimiento, tamaño medio y alcanza de 8 a 25 m de altura y de 40 a 70 cm de DN. El árbol tiene un tronco cilíndrico, baja ramificación y copa redondeada con follaje denso y de color verde oscuro. La corteza es pardo grisácea y suave, con pequeños canales en los árboles maduros y viejos. Los tallos jóvenes son teretes, ferruginosos, filamentosos y glabrescentes. Las hojas son muy heteromórficas; las hojas alternas juveniles son compuestas pinnadas y generalmente más largas que la forma adulta. El número de pinnas es extremadamente variable y con una ramita terminal simple; el margen es generalmente aserrado o a veces ondulado, y las venas son conspicuas. Las hojas adultas son ovadas, de 5 a 12 cm de largo y de 2 a 9 cm de ancho, agudas o acuminadas en el ápice, cuneadas a más o menos obtusas en la base, a veces decurrentes hasta el peciolo, subcoriáceas, ferruginosas y glabrescentes en ambas superficies. La madera fresca y las hojas o ramillas maceradas tienen un olor a pescado, acorde a las descripciones de aquellos que las han probado. Aun y cuando esta especie se presenta en una amplia variedad de suelos, crece mejor en suelos con buen drenaje. Crece en suelos húmedos y bosques húmedos de las tierras bajas, hasta los 144 m (Nevling, 1960). Las condiciones climáticas en las cuales la especie se desarrolla tienen una precipitación anual de 1500 a 3000 mm y una temperatura media de 18 a 25 °C.

La flor es pequeña de color blanco cremosas se producen desde finales de enero hasta abril, en racimos axilares o terminales, y tienen muchas flores. El raquis es de 6 a 18 cm de largo y es tomentoso, y las flores nacen de manera individual o en pares. El fruto es un folículo aplanado, oblicuo bivalvado, a veces diminutamente espolonado en la base, de 2.5 a 4 cm de largo y cerca de 1.5 cm de ancho y glabro. El folículo es dehiscente y se presenta desde finales de marzo hasta abril, liberando las semillas aladas que germinan al comienzo de la estación lluviosa, a finales

de mayo. Las semillas aladas son ovales, de 1.5 cm de largo y 0.8 cm de ancho.

Especies R



Roupala montana Aubl.

Roystonea borinquena O. F. Cook

K. F. CONNOR Y J. K. FRANCIS

Estación de Investigación del Sur e Instituto Internacional de Silvicultura Tropical, Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Los Estados Unidos.

Familia: Arecaceae

Sin sinónimos

Mountain-cabbage, palma de costa, palma de yagua, palma real, Puerto Rico royal palm, royalpalm

Es nativa de Puerto Rico, de la isla puertorriqueña de Vieques, St. Croix en las Islas Vírgenes de los Estados Unidos y posiblemente, Tortola en las Islas Vírgenes Británicas (Francis, 1992; Little y Wadsworth, 1964). Un árbol plantado ampliamente como ornamental, ha sido naturalizado en las islas Virgenes Británicas y en St. Thomas y St. John, Islas Virgenes Americanas (Francis, 1992).

Es un árbol de rápido crecimiento con una altura promedio de 12 a 18 m en Puerto Rico, aunque puede alcanzar 26.4m (Francis, 1992). Los árboles jóvenes pueden crecer un promedio de 1 m de altura por año. El diámetro varía de 25 a 70 cm, la edad máxima es de 80 a 110 años. El árbol tiene un tronco suave y gris, con una base hinchada y fronda con una caída graciosa. El tronco superior está recubierto por una columna de hojas verdes envainadas, de 1 a 3 m de largo. Las hojas pinnadas tienen peciolos cortos y lámina de 2.4 a 3.7 m de largo. Las hojas más jóvenes se proyectan en espiral encima de las otras (Little y Wadsworth, 1964), y las pinnas crecen apartir del raquis en dos planos (Bailey y Bailey, 1978). En Puerto Rico, zla regeneración natural es más agresiva en las laderas y valles en colinas con calizas húmedas (Francis, 1992). La especie se regenera naturalmente en áreas con una precipitación anual de 1250 a 2500 mm; en su área nativa, la temperatura promedio anual es de 25°C y libre de heladas.

Es común en las vistas de las ciudades de las Islas. La habilidad de la especie de soportar contaminación y crecer bien en suelos húmedos, bien drenados o parcialmente compactos, incrementa su valor como una planta ornamental (Francis, 1992). Suelos Ultisoles, Alfisoles, Inceptusoles y Oxisoleos son importantes en su orden de hábitats. Las raíces no dañan calzadas o aceras, aun cuando se plante en un espacio restringido. La madera de esta palma se ha usado ampliamente en construcciones rurales y las hojas se usan como techo. Las hojas secas (o yaguas) se despliegan y se usan para cubrir los costados de edificaciones (Little y Wadsworth, 1964). La madera usada en construcción es susceptible al ataque de termitas de la madera seca *Cryptotermes brevis* (Francis, 1992; Little y Wadsworth, 1964; Wolcott, 1946).

La floración puede presentarse de manera temprana, en el año séptimo después de sembrada, y el árbol puede florecer a lo largo del año. La longitud de la inflorescencia es de hasta 1 m (Little y Wadsworth, 1964). Las flores blancuzcas masculinas y femeninas, se forman en la misma panícula, con las flores masculinas abriendo y dispersándose antes que las flores femeninas lo hagan, para evitar la autofertilización. Las panículas con ramas dobles y descendentes se desarrollan a partir de yemas grandes y angostas en las bases de las hojas. Las panículas se desarrollan dentro de una vaina parda de 0.9 a 1.5 m de largo (Francis, 1992; Little y Wadsworth, 1964). De acuerdo con Bailey y Bailey (1978) y Braun (1983), hay escamas en los ejes que llevan las flores (rachillae). De forma general, cada flor femenina se forma entre dos flores masculinas, en la panícula (Francis, 1992; Little y Wadsworth, 1964). Las flores masculinas tienen tres pequeños sépalos anchos y una corola tubular (Little y Wadsworth, 1964). Las flores masculinas sin pedúnculo miden 13 mm a lo ancho, mientras que las pequeñas flores femeninas miden 3.2 mm. Los frutos verde amarillentos miden 13 mm de largo y cerca de 10 mm de diámetro (Little y Wadsworth, 1964). Los frutos maduros toman un color pardo-púrpura y contienen una semilla parda y elíptica que tiene 8 mm de largo, y es dura y aceitosa. Las flores son una fuente importante de nectar para abejas y los frutos, ricos en grasa son consumidos por las aves (Francis, 1992; Little y Wadsworth, 1964). Las semillas son comúnmente dispersadas por aves, roedores, el agua y animales domésticos.

Los frutos son recolectados fácilmente del suelo, debajo de los árboles. El número promedio de semillas por Kg es de 2,980 (Francis y Wadsworth, 1964; Rodríguez, 1993). Las semillas pueden ser almacenadas de 1 a 2 meses en envases sellados a temperatura ambiente, y por mayores periodos de tiempo, bajo refrigeración de 3 a 4° C. En sitios adecuados, la regeneración natural puede ser muy abundante que las dos pequeñas hojas de las plántulas se pueden confundir con los pastos. Las semillas sembradas en charolas con arena sin pretratamientos y mantenidas a temperatura ambiente (24 a 30 °C), tienen un promedio de 80 % de germinación, después de 14 días. La germinación de hipógea (Francis, 1992) y puede tomar hasta dos meses después de la siembra. La radícula emerge primero y los

Especies R

vástagos en 3 semanas. En condiciones naturales, las primeras semillas pueden no germinar hasta los 50 o 60 días, y con otros retrasos por otros 100 días (Braun, 1983).

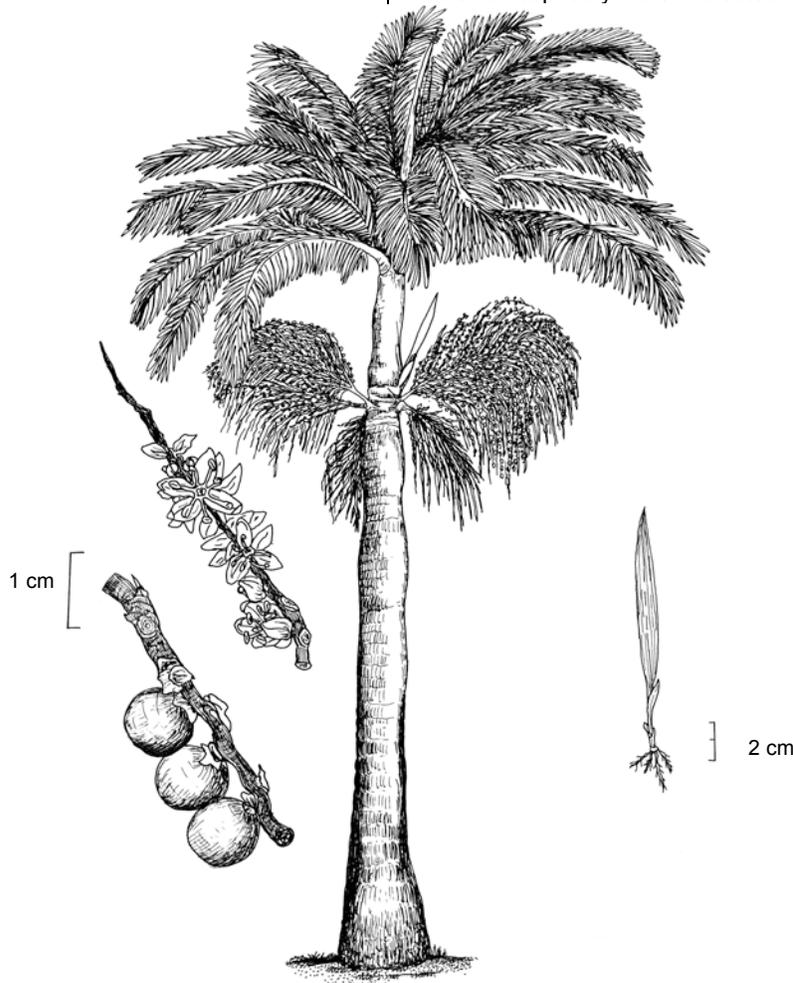
Las plantas producidas en vivero deben mantenerse a pleno sol (Francis, 1992). Las plantas pueden ser transportadas en cualquier tamaño, pero necesitan protección contra los pastos y malezas hasta que hayan formado un tallo, y hayan sobrepasado a la competencia. Las plantas mantenidas a pleno sol tienen un promedio de 30 cm en altura a los 6 meses y 90 cm después de 15 meses; estas pueden crecer hasta una altura de 1.5 m o más, en envases de 4 litros (Francis, 1992). Árboles grandes pueden ser banqueados y trasplantados. La supervivencia es alta siempre y cuando los árboles sean apuntalados y regados periódicamente. Una alta mortandad se presenta en los árboles jóvenes que se van a trasplantar, y que tienen pocas hojas basales o troncos cortos, se transportan sin la protección adecuada a base de un buen cepellón (bola de tierra), y se dejan sin agua o sombra (Francis, 1992). El árbol aparentemente no tiene ninguna plaga seria de insectos.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Braun (1983) y Little y Wadsworth (1964) reportaron que esta especie alcanza sólo 18 m de altura y de 30 a 61 cm de diámetro, mientras que Bailey y Bailey (1978) reportó una altura de 15 m. Debido a su habilidad de soportar fuertes vientos y huracanes, la especie a veces domina el dosel del bosque a pesar de su corta estatura (Francis, 1992)

A pesar de que la especie florece y fructifica todo el año, los árboles suprimidos e intermedios es posible que nunca formen frutos. Francis (1992) reportó que en una muestra de 100 árboles en sitios con un crecimiento abierto, un 35% no tenían frutos, mientras que los restantes tenían en promedio de 3.2 panículas, lo que produjo un promedio de 6,000 a 12,000 frutos cada una. Los frutos contienen en promedio, 6.48 mg/100 mg de almidón y 44.38 mg/100 mg de lípidos.

Las semillas producen 19.65 mg/100 mg de aceite; el aceite está compuesto de los siguientes ácidos grasos: 31.8 % de laúrico, 27.2 % de oleico, 9.6% de mirístico, 8.4% de linoleico, 7.8 % de caprílico, 7.8 % de palmítico, 4.8 % de cáprico y 2.6 % de esteárico.



Roystonea borinquena O. F. Cook

Roystonea regia (Kunth) O. F. Cook

K. F. CONNOR

Estación de Investigación del Sur
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

Familia: Arecaceae

Oreodoxa regia (HBK); *Roystonea elata* (Bartr.) F. Harper [Florida royal palm]; *Roystonea jenmanii* (C.H. Wright) Burret; *Roystonea ventricosa* (C. H. Wright) Burret

Cuban royal palm, konnings palm, palma de yagua cubana, palma de yagua, palma real, palma real cubana, royal palm

Las especies del género *Roystonea* crecen en zonas de vida tropicales y subtropicales húmedas (Holdridge, 1967). Es nativa de Cuba, y actualmente naturalizada en Hawaii (Neal, 1965) y en los condados de Collier, Dade y Monroe en Florida (Little, 1979; West y Arnold, 1952), donde crece en regiones bóscolas de suelos profundos y ricos.

Puede alcanzar de 15 a 34.5 m de altura y 61 cm de diámetro (Bailey y Bailey, 1976; Neal, 1965; West y Arnold, 1952). El tronco suave y sólido no es siempre recto, y muchas raíces cortas están unidas a la base. El tronco superior está encerrado de una columna verde de hojas envainadas, de 1 a 3 m de largo. Las hojas pinnadas tienen peciolos cortos y una vaina y lámina de 2.4 a 3.7 m de largo. Las pinnas crecen en diversos planos a lo largo del raquis de cada hoja, mientras que *Roystonea borinquena* O. F. Cook, las pinnas crecen del raquis en dos planos (Bailey y Bailey, 1978). El crecimiento es rápido si el árbol está en un suelo fértil, con una adecuada cantidad de agua y a pleno sol (Braun, 1983).

Esta especie es valorada primariamente como un árbol ornamental. Las semillas contienen aceites que se venden comercialmente (Moscoso, 1945), o se usan para alimentar el ganado (Little *et al.*, 1974). Las hojas se usan como paja, y la madera puede ser usada para la construcción.

Las flores se desarrollan de brotes formados en el tronco debajo de las hojas. En Florida el árbol florece en primavera y los frutos maduran en el otoño (West y Arnold, 1952). Las flores son fragantes y nacen en panículas con muchas ramas. Ambas, las flores masculinas y femeninas se forman en la misma panícula, con las flores masculinas abriéndose y cayendo primero que las flores femeninas para prevenir la auto-fertilización. Generalmente, cada flor femenina se forma entre dos flores masculinas en la panícula (Francis, 1992). Las flores masculinas tienen tres sépalos diminutos y anchos, tres pétalos cortados midiendo 6.4 mm de largo y de seis a nueve estambres con anteras púrpuras y un pistilo rudimentario (Little *et al.*, 1974). Las pequeñas flores femeninas tienen tres sépalos anchos y pequeños y una corola tubular. También tienen seis estambres estériles y un pistilo con tres estilos. Bailey y

Bailey (1976) observaron árboles con flores rojizas opacas a púrpuras, mientras que West y Arnold (1952) y Little *et al.* (1974) describen a los árboles con flores blancas. Los frutos violeta-púrpura son suaves, ovados y miden 13 mm de largo. Cada fruto tiene una semilla pardo-pálida y fina, envuelta por una carne fibrosa (Neal, 1965; West y Arnold, 1952).

En Puerto Rico, las aves o murciélagos se alimentan normalmente del pericarpio aceitoso; si las semillas caen con el pericarpio intacto, los animales consumidores de detritos limpian la semillas cuando la pudrición es avanzada, dejando solamente una cubierta delgada como el papel, la cual es fácil de remover (Francis, 1998). Debido a esto, grandes cantidades de semillas limpias se pueden recolectar debajo de los árboles padres.

El mejor método de almacenaje de semillas a largo plazo incluye los siguientes pasos: selección de semillas limpias, medio maduras a maduras; secar las semillas al aire con un contenido de humedad de 80 a 90 %; tratar las semillas con fungicida; sellarlas en envases de polietileno y mantenerlas a temperatura ambiente (23 °C). Las semillas pueden ser intermedias en su comportamiento de almacenaje, ni ortodoxas ni recalcitrantes (Ellis *et al.*, 1991a). El secado de las semillas a un bajo contenido de humedad o almacenaje a 0 °C o menor, puede producir daños de las semillas.

Bajo condiciones naturales, las primeras semillas pueden no germinar por 50 o 60 días, con otros retrasos se pueden llegar a otros 100 días (Braun, 1983). Remojar las semillas en una solución de 1000 ppm de GA₃ durante 48 horas, incrementa ligeramente el porcentaje de germinación aunque produce plantas alargadas de manera anormal (Broschat y Donselman, 1988). Las semillas limpias germinadas a entre 30 y 35 °C producen mejores resultados.

INFORMACIÓN ADICIONAL

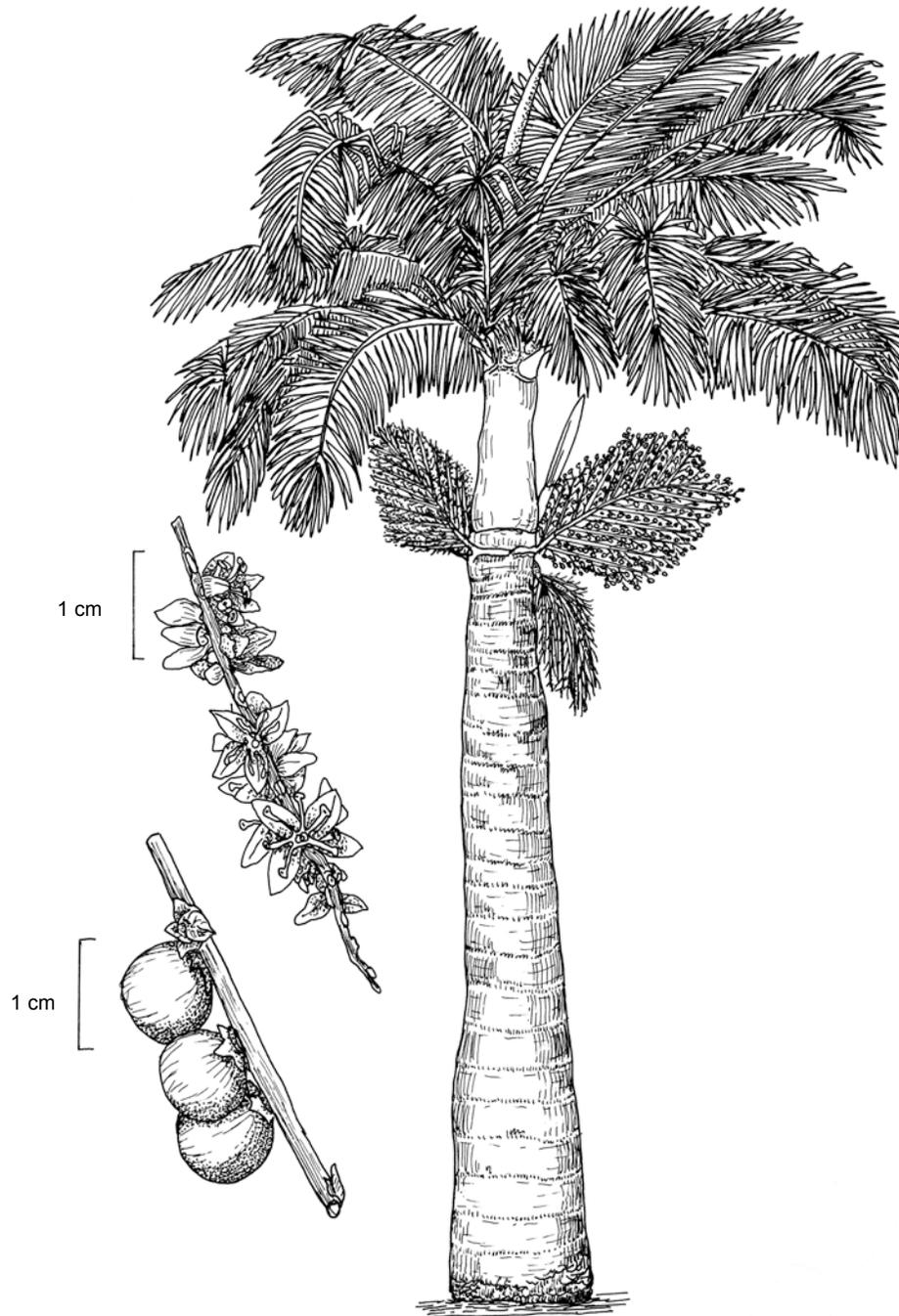
A pesar de que se reconoce por su altura y simetría, hay variaciones en reportes de su crecimiento. Neal (1965) lista

Especies R

varias alturas desde 15 hasta 21 m en Hawaii, mientras que West y Arnold (1952), reportan alturas de 24 a 34.5 m y hasta 61 cm en diámetro en Florida. Bailey y Bailey (1978) observaron alturas máximas de 23 m.

Little y Wadsworth (1964) consideran que una de las características que distinguen a *Roystonea regia* de *R. borinquena* es que la primera carece del abultamiento en el tronco que se observa en la última. Sin embargo, Arnold (1952) y Neal (1965) reportan un abultamiento en la base y

Neal (1965) y Braun (1983), reportan abultamiento en el tronco medio de *R. regia*. Acorde a Bailey y Bailey (1978) y Braun (1983), una característica que distingue *R. regia* de *R. borinquena* es la ausencia de escamas en el eje que lleva a las flores (rachillae) de *R. regia*. El largo de la inflorescencia también parece diferir de la de *R. borinquena*, alcanzando hasta 1 m (Little y Wadsworth, 1964), ya que la de *R. regia* alcanza sólo de 0.6 a 0.8 m (Braun, 1983; West y Arnold, 1952).



Roystonea regia (Kunth) O. F. Cook

Samanea saman (Jacq.) Merr.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Fabaceae

Acacia propinqua A. Rich. (Histoire Physique, Politique et Naturelle de l'Île de Cuba, Botanique. Plantes Vasculaires 1:466; 1845); *Albizia saman* (Jacq.) F. Muell. (Selected Plants, ed. 2:12; 1876; annot. as *Albizzia*); *Calliandra saman* (Jacq.) Griseb. (Flora of British West Indian Islands 225; 1860); *Enterolobium saman* (Jacq.) Prain ex King (Journal of Asiatic Society of Bengal, Part 2, Natural History 66: 252; 1897); *Fueilleea saman* (Jacq.) Kuntze (Revisio Generum Plantarum 1: 189; 1891); *Inga cinerea* Humb. y Bonpl. Ex. Willd. (Species Plantarum, editio quarta 4[2]: 1024; 1806); *Inga salutaris* Kunth (Nova Genera et Species Plantarum Plantarum 6: 304; 1823); *Inga saman* (Jacq.) Willd. (Species Plantarum, editio quarta 4[2]: 1024; 1806); *Mimosa saman* Jacq. (Fragmenta Botanica 15, t.9; 1800); *Pithecellobium saman* (Jacq.) Benth. (London Journal of Botany 3: 216; 1844); *Zygia saman* (Jacq.) Lyons (Plant Names Scientific and Popular [ed. 2]: 503; 1907)

Algarrobo, algarrobo del país, almácigo blanco, árbol de lluvia (arbre a pluie), bordao de velho, carabali, carito, carreto, carreto real, cenícero, cenísero, cenísero claro, cenísero oscuro, cenízaro, compano, cow tamarind, daugení, dormilón, French tamarind, genízaro, gipio, gouannegoul, guango, huacamayo-chico, lara, monkey pod, rain-tree, regenboom (Duth), saaman, sama, samán, samán blanco, samán negro, samana, tabaca, tabaca del monte, urero, urero macho, urero negro, zorra (National Academy of Sciences, 1979; Record and Hess, 1949)

Es un árbol ampliamente cultivado, nativo de los trópicos secos americanos, los cuales se extienden desde México y Centroamérica hasta Venezuela y Colombia en América del Sur (Allen y Allen, 1981; Woodson y Schery, 1950). Su amplia distribución puede ser el resultado de la dispersión de semillas por el ganado, caballos y el ser humano (Janzen y Martin, 1982). Este árbol es un elemento ocasional o frecuente en el dosel de los bosques primarios secos, o transicionales a bosques húmedos.

Es un árbol grande que alcanza 50 m de altura y 250 cm de DN, con una dispersión de sus ramas hasta de 60 m en árboles muy viejos. De forma común este árbol tiene de 25 a 35 m de altura y de 40 a 120 cm de DN (Holdridge y Poveda, 1975, National Academy of Sciences, 1979; Salas-Estrada, 1993). La copa es amplia y se dispersa en forma de sombrilla con follaje plumoso. El árbol es deciduo en bosques lluviosos deciduos o perennes; la floración y emergencia de nuevo follaje están sincronizados (Janzen, 1983e). Las ramas jóvenes son verdes o grisáceas, aureo-pubescentes, tornándose glabras con algunas lenticelas. Éstas pueden estar ahuecadas y habitadas por hormigas (Salas-Estrada, 1983; Woodson y Schery, 1950; Zamora, 1991). El tronco es irregular y retorcido; el tercio basal está libre de ramas. La corteza es negro-grisácea con fisuras verticales y cuarteado horizontalmente formando bloques en árboles jóvenes, y placas angostas y escamadas en árboles viejos; la corteza interna es blancuzca, ligeramente rosada o ligeramente parda y fibrosa, con un aroma similar a papas frescas y de sabor amargo (Holdridge y Poveda,

1975; Salas-Estrada, 1993). Las hojas son compuestas, alternas, bipinnadas, paripinnadas, de 12 a 36 cm de largo y de 13 a 34 cm de ancho, con dos a seis pares de pinnas. Cada pinna tiene de dos a ocho pares de pinnulas opuestas. Las pinnulas son sésiles, oblongas, elípticas o romboides, y de 1.5 a 6.0 cm de largo, por 1.0 a 3.0 cm de ancho; tienen márgenes enteros, ápice obtuso y agudo y una base desigual (Brenes, 1994; Salas-Estrada, 1993).

El árbol crece en mesetas y llanos (pendientes menores o iguales a 5%), con drenaje moderado, donde el rango de temperaturas varía de 20 a 38°C, y la precipitación anual fluctúa de 600 a 2500 mm, con un promedio de 1400 mm (Harshorn y Poveda, 1983; National Academy of Sciences, 1979). También se encuentra a campo abierto, en áreas cultivadas y pastizales, y se usa como árbol de sombra en jardines (Janzen, 1983e). Puede sobrevivir de 2 a 6 meses de sequía. La especie es indiferente a la textura del suelo y el pH, aunque es importante contar con un buen drenaje (Brenes, 1994). La elevación varía de 0 a 1100 m.

En condición verde, la albura es de un color claro amarillo-grisácea, y el duramen es rojo pardo. En condición seca la albura es anaranjada-grisácea y el duramen es pardo-grisácea (Laboratorio de Productos Forestales, 1981). La madera tiene granos ligeramente entrelazados con bandas anchas, textura media, lustre regular y un veteado que se caracteriza por arcos que se superponen; es inodora e insabora. Con frecuencia la madera tiene manchas azuladas debido al ataque de hongos (Laboratorio de

Especies 5

Productos Forestales, 1981). La especie tiene una madera fuerte, dura y moderadamente pesada, con una gravedad específica básica de 0.45 a 0.53. En condición verde varía de 0.72 a 0.88 g/cm³) (Laboratorio de Productos Forestales, 1981). La contracción volumétrica es baja (1.8) y las propiedades mecánicas varían de muy bajas a medias; la madera es del tipo estructural C. Es moderadamente fácil de trabajar, aserrar y pulir, sin embargo, presenta granos ondulados (Herrera y Morales, 1993). La madera es comparable a la de roble negro (*Juglans nigra*; Academia Nacional de Ciencias, 1979) y *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Cozzo, 1951). El secado al aire libre es moderadamente lento, toma de 24 a 29 semanas dependiendo de la temperatura y de la humedad ambiental (Laboratorio de Productos Forestales, 1981); la madera muestra pequeñas torceduras y fisuras en los extremos así como un resquebrajamiento moderado en los lados. La albura es muy susceptible al ataque de hongos e insectos, mientras que el duramen es moderadamente resistente (Herrera y Morales, 1993). La impregnación de la madera es fácil; la albura se penetra completa y uniformemente. El Factor Runkel es 0.78 y el coeficiente de Peteri es de 16 a 18; la madera es buena para hacer papel (Laboratorio de Productos Forestales, 1981). La madera se cosecha comercialmente en Costa Rica y otros países de la región mesoamericana para tazones, charolas, tallado, muebles, enchapado, postes (madera tratada), paneles y torneado; en Hawaii es muy conocida por sus "monkey pod bowls" (Academia Nacional de Ciencias, 1979). En Centroamérica la madera es usada para carretas de dos ruedas (Allen y Allen, 1918).

Es un árbol fijador de nitrógeno (Academia Nacional de Ciencias, 1979; Nitrogen Fixing Tree Association, 1987b). Las vainas tienen una pulpa comestible; cuando está madura, la pulpa es suave y azucarada con sabor a palo dulce y atractivo para los niños. El follaje y las ramas jóvenes tienen un gran contenido de proteínas (24 a 30 %) y los frutos contienen de 13 a 18 % (Herrera y Morales, 1993). Las vainas pueden secarse y molerse para obtener una excelente harina para alimento de animales (Academia Nacional de Ciencias, 1979). La corteza, semillas y flores producen un alcaloide similar a la saponina, pithecolobine (samanin D), C₂₂H₄₆N₄O₂ (Allen y Allen, 1981; Van Italie, 1932; Varshney y Khanna, 1978; Varshney y Vyas, 1976; Wesiner *et al.*, 1953). La corteza hervida se aplica externamente para curar la constipación (Grijalva, 1992). A pesar de que el árbol no se usa actualmente en programas de reforestación, las plantaciones establecidas son exitosas.

El árbol florece de enero a mayo, con variaciones a lo largo de su distribución geográfica. El pico en la floración se presenta de abril a mayo. En Centroamérica, la especie puede florecer en mayo o junio. Las flores son pequeñas, rosáceas o blancuzcas, hermafroditas y agrupadas en umbelas subterminales o axilares, de 4.5 a 5.5 cm de largo (Holdridge y Poveda, 1975; Salas-Estrada, 1993; Zamora, 1991). El cáliz es pentámero y gamosépalo; la corola es gamopétala, valvada e infundibular (Bentham, 1875; Holdridge y Poveda, 1975; Zamora, 1991). El androceo tiene muchos estambres; el gineceo es monocarpelar y la placentación es laminar. La polinización es entomófila y las abejas son los principales polinizadores, a pesar de que las

mariposas son visitantes comunes y quizás polinizan algunas flores (Brenes, 1994).

El fruto es una vaina. Inicia su desarrollo inmediatamente después de la polinización, pero después de alcanzar una longitud de 3 a 4 cm, comenzando de un período de 8 meses de latencia. Finaliza su crecimiento al final de la estación lluviosa, alcanzando la madurez con la estación seca. La maduración del fruto se presenta de febrero a mayo, aunque la máxima producción se presenta de abril a mayo. La vaina es indehisciente, leñosa, aplanada, de 10 a 25 cm de largo, recta o curvada, de 2.5 a 3.5 cm de ancho y casi 1 cm de grosor. Un par de valvas leñosas con prominentes suturas dorso ventrales forman el pericarpo del fruto. El epicarpo es rojizo pardo o pardo brillante y ligeramente excavado en la superficie lateral; el mesocarpo está pobremente desarrollado y no se puede distinguir; el endocarpo es opaco, septado y forma una pulpa pegajosa que puede ser blancuzca, cremosa o ligeramente parda. Las semillas están separadas del endocarpo por la septa.

Las semillas son oblongas, lateralmente comprimidas, de 1.0 cm de largo y 0.7 cm de ancho, con 0.5 cm de grosor. La producción de semilla viable por fruto es de cerca del 20%; 15% son semillas abortivas, y las remanentes sufren daños de gorgojos o diferentes larvas de insectos.

Las vainas deben recolectarse de febrero a abril y ser colocadas en sacos abiertos. Las semillas se extraen manualmente. Éstas deben removerse de las vainas inmediatamente y lavarse en agua corriente; después de lavadas se exponen a pleno sol por varias horas. Las semillas alcanzan un promedio de 4,000 a 5,000 por Kg (Brenes, 1994). El endocarpo dulce y pegajoso promueve un intenso ataque de insectos, lo que debe evitarse (Brenes, 1994). El comportamiento de las semillas es ortodoxo y el contenido de humedad en semillas frescas varía de 12 a 18%. Las semillas pueden almacenarse a 4°C con un contenido de humedad de 6 a 8 %. Las semillas almacenadas a 5°C mantienen su viabilidad hasta por 1 año (Quiroz y Chavarría, 1990).

La germinación de semillas frescas es de 36 a 50 %, sin tratamiento pregerminativo. Semillas remojadas en agua caliente (80°C) por 1 minuto, seguido de un baño en agua tibia (de 30 a 40 °C) por 24 horas, producen de 90 a 100 % de germinación, siempre y cuando las semillas dañadas se hayan descartado. Después de la imbibición, las semillas se siembran en camas de invernaderos llenas con arena, en bolsas plásticas, o directamente en el suelo. La germinación es epigea y las plántulas son fanerocotilares. La protrusión de la radícula se presenta a los 4 o 5 días y es más o menos uniforme en las semillas pretratadas. En vivero, las plantas pueden ser depredadas por lepidópteros defoliadores (*Ascalapha odorata* y *Mocis latipes*) (Brenes, 1994).

En plantaciones monoespecíficas con cerrado espaciado, la especie crece bien y la ramificación disminuye, generando fustes rectos y largos (National Academy of Sciences, 1979). El crecimiento inicial es lento, aunque la supervivencia es buena. Dos meses después de la plantación, las plántulas inician su crecimiento presentando un porte vigoroso. Las plantas producidas

Especies 5

vegetativamente o a raíz desnuda de manera general es plantada con éxito. En la Estación Experimental Horizontes (Guanacaste, Costa Rica), los mejores resultados se han alcanzado utilizando plantas producidas en bolsas de polietileno y trasplantadas con cepellón (Brenes, 1994). En plantas de dos años se ha empleado el podado para mejorar su forma y disminuir ramificaciones no deseadas. El crecimiento en altura y diámetro es rápido el primer año en plantaciones experimentales mixtas en la Estación Experimental de Horizontes (*Enterolobium cyclocarpum*, *Simarouba glauca* DC., *Hymenaea courbaril* L., *Samanea saman*), los árboles de dos años alcanzaron un promedio de 2.93 m.; en plantaciones monoespecíficas en Nicoya, Guanacaste, los árboles juveniles plantados a una distancia de 3 por 3 m, alcanzaron una altura de 4.78 m y 6.6 cm de DN (Brenes, 1994).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El término español *saman* se deriva del francés caribeño vernáculo *zamang* que significa árbol de lluvia (Allen y Allen, 1981). Este nombre se usa porque “llueve de las ramas el jugo de cicadas”, y bajo su dosel, los pastos son verdes (Hargreaves y Hargreaves, 1965; National Academy of Sciences, 1979).

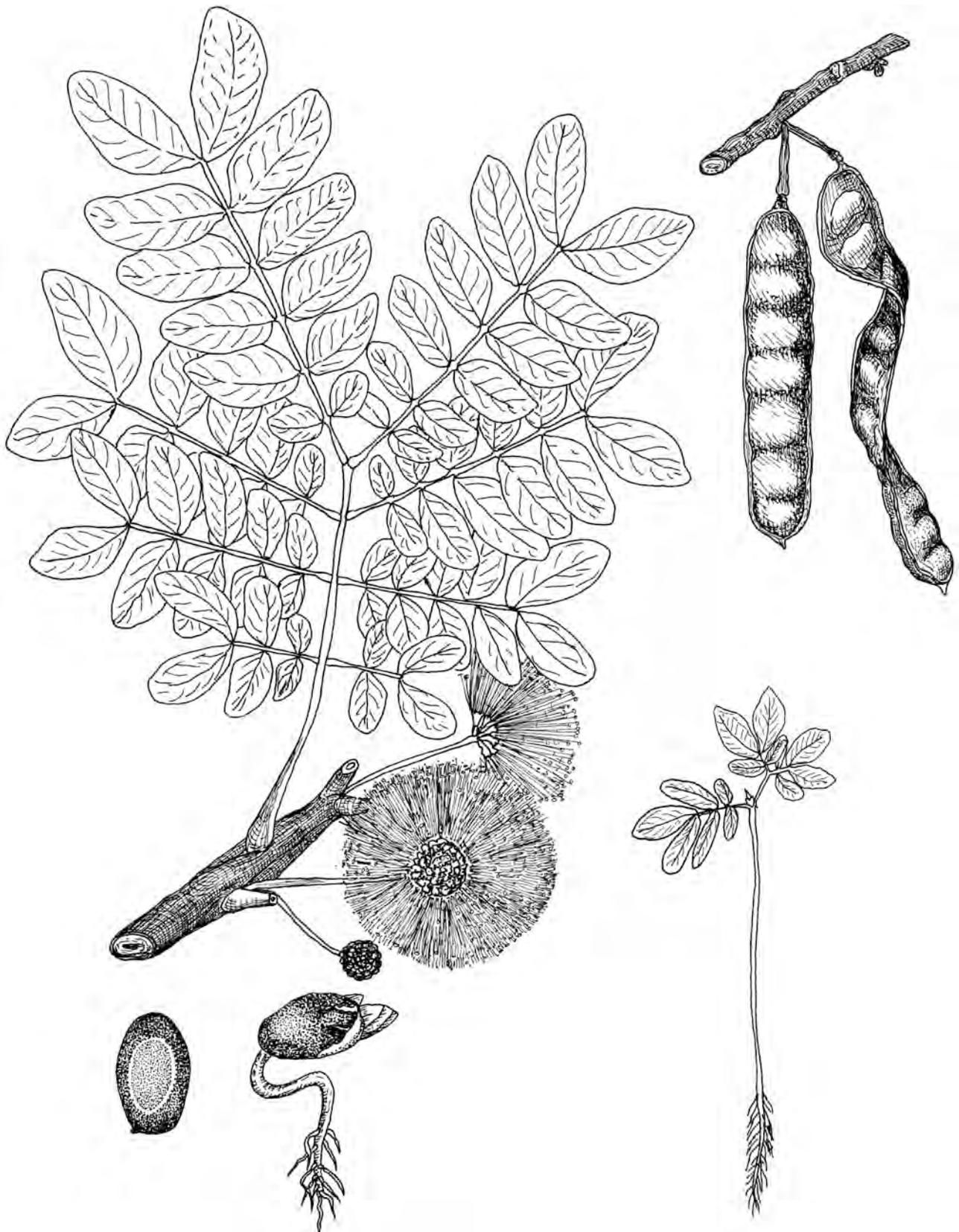
El peciolo de la hoja es ferruginoso y basalmente pulvinado. El pulvino es adaxial y oblongo. El raquis es ancho y también pulvinado. Los peciolulos tienen un pulvínulo basal. La lámina de las hojas es brillante y casi glabra, verde a verde oscuro adaxialmente, ferruginosa y sedoso y pubescente abaxialmente. Las hojas son nictagináceas, cerrándose por las noches.

Las flores son cortas pedunculadas; los pedúnculos son tomentosos y surcados. El cáliz es valvado, campanulado, dentado, pubescente y verdoso; el receptáculo es subgloboso. Los estambres son largos, rosáceos distalmente y adnados basalmente a la corola, formando un tubo. Hay varios óvulos; los óvulos son anátropos, bitégmicos y crasinucelados. En la umbela, las flores centrales difieren morfológicamente de las otras; su perianto es diferente y el gineceo no completa su desarrollo.

Las semillas son perpendiculares en la vaina y tienen un dicromo grueso, brillante, halonadas (cuando están frescas y saludables) y testa dura. Las caras laterales tienen un pleurograma pardo amarillento, una línea de fisura y líneas de fractura. La línea de fisura se abre en el extremo micropilar. El endospermo y perispermo están ausentes. El embrión es grande, recto y comprimido lateralmente; la plúmula está bien desarrollada; los cotiledones son grandes, gruesos, carnosos, ovados y cubiertos con excepción del tope de la radícula.

El brúcido *Merobruchis columbinus* oviposita en las frutas maduras y las larvas en desarrollo matan de 50 a 70 % de las semillas en desarrollo. Si el fruto se abre, las semillas quedan expuestas y *Stator limbatus* las oviposita (Janzen, 1977, 1983e).





Samanea saman (Jacq.) Merr.

Santalum freycinetianum Gaudich.

JAMES A. ALLEN

Colegio Paul Smiths
Paul Smiths, NY

Familia: Santalaceae

Santalum freycinetianum var. *auwahiense* Stemmermann; *S. freycinetianum* var. *lanaiense* Rock; *S. freycinetianum* var. *longifolium* (Meurisse) Degener; *S. freycinetianum* var. *pyrularium* (A. Gray) Stemmermann; *S. involutum* St. John.; *S. lanaiense* (Rock) Rock; *S. longifolium* Meurisse; *S. majus* St. John.; *S. pyrularium* A. Gray; *S. pyrularium* var. *sphaerolithos* Skottsb. (Wagner et al., 1990)

Freycinet sandalwood, 'iliihi

Santalum L. es un género de cerca de 25 especies creciendo desde la India y Nepal hasta Australia y la Polinesia, cuatro de las cuales son nativas de Hawaii (Wagner et al., 1990). La distribución nativa de esta especie incluye las islas hawaianas de Oahu, Kauai, Lanai, Maui y Molokai.

Es capaz de alcanzar aproximadamente 25 m de altura y 90 cm de DN (Little y Skolmen, 1989), pero comúnmente es más pequeña. Este árbol perenne de crecimiento relativamente lento se caracteriza por sus ramas delgadas y usualmente caídas y hojas angostas y elípticas verde-grisáceas. Crece en una gran variedad de suelos volcánicos, aunque no se establece en suelos con pobre drenaje. Se encuentra comúnmente en laderas y cerros, y la especie es común en bosques secos, mésicos y húmedos, con precipitación anual entre 500 y 3800 mm. Se encuentra más a menudo en elevaciones de 250 a 950 m, pero se ha encontrado en elevaciones tan bajas como los 15 m (Applegate et al., 1990; Wagner et al., 1990). Al igual que otros especímenes del género *Santalum*, es hemiparasítica en las raíces de otras plantas.

Como muchas otras especies de plantas hawaianas, *Santalum freycinetianum* es altamente variable, y su estatus taxonómico puede considerarse como sin resolver. Actualmente se han reconocido tres especies sobrepuestas morfológicamente: *S. freycinetianum*, *S. freycinetianum* var. *freycinetianum*, *S. freycinetianum* var. *lanaiense* y *S. freycinetianum* var. *pyrularium*. Estas variedades varían en su distribución geográfica y el tipo de suelo en el que se desarrollan (Applegate et al., 1990; Wagner et al., 1990). Más información relacionada con el estatus taxonómico del sándalo hawaiano se puede encontrar en Wagner et al. (1990) y Stemmerman (1980a, 1980b, 1990).

Es altamente valorada por el contenido de aceite en su duramen, el cual da a la madera una fragancia atractiva. La madera, la cual es dura, pesada, amarillo-parda en color y fina en textura, se usa para tallado ornamental y muebles finos (Little y Skolmen, 1989). Al igual que otros sándalos,

el aceite extraído se usa para perfumes, incienso y medicinas (Applegate et al., 1990; Little y Skolmen, 1989).

Las flores rojas ligeramente aromáticas, cada una de aproximadamente 6 a 15 cm de largo, nacen en agrupaciones terminales o laterales (cimas). La floración generalmente alcanza su máxima producción a finales de verano u otoño, aunque también se puede presentar al final del invierno e inicio de la primavera. Las frutas con una sola semilla (drupas) tienen de 8 a 17 mm de largo y son rojizas - púrpura a negras cuando están maduras. Otros sándalos (e.g. *S. album* L.) comienzan a producir semillas viables a los 5 años (Applegate et al., 1990), pero se carece de información específica para *S. freycinetianum*.

Las recomendaciones generales para la propagación de los sándalos (Applegate et al. 1990; Utomo et al., 1990) se consideran aplicables para *S. freycinetianum*. Las semillas deben recolectarse directamente del suelo. Las semillas deben despulparse lavándolas en agua y tratarse con un desinfectante o fungicida. Las semillas deben sembrarse inmediatamente o secarse al sol o en horno antes del almacenaje. Las semillas pueden almacenarse en un lugar seco y fresco o secarse hasta un contenido de humedad de aproximadamente 8 % y refrigerarse a 5 °C. Los sándalos pueden almacenarse bajo refrigeración de forma exitosa por varios años.

Al igual que otros sándalos, esta especie es difícil de propagar. A pesar de que ha habido un progreso considerable en los últimos 10 a 15 años, aún hay preguntas sin resolver sobre la latencia de las semillas, plántulas, nutrición y uso de plantas hospederas. Debido a que las semillas sin tratar pueden tomarse desde varios meses hasta cerca de 1 año para germinar (Hirano, 1990), se recomienda pretratar a las semillas. Su remojo en agua de 3 a 5 días ayuda; sin embargo, remover por completo la cubierta seminal (Nagaveni y Srimathi, 1980), remojar por 8 a 12 horas en 0.05 a 0.1% de ácido giberélico (Applegate et al., 1990; Nagaveni y Srimathi, 1981), la escarificación manual seguida de inmersión en agua (Applegate et al., 1990) o escarificación con ácido (Nagaveni y Srimathi,

Especies 5

1980) han reportado mayor efectividad. Se ha demostrado que a pleno sol aumenta la germinación de *Santalum album* (Utomo *et al.*, 1990), pero no hay información disponible sobre los requerimientos de luz para *S. freycinetianum*.

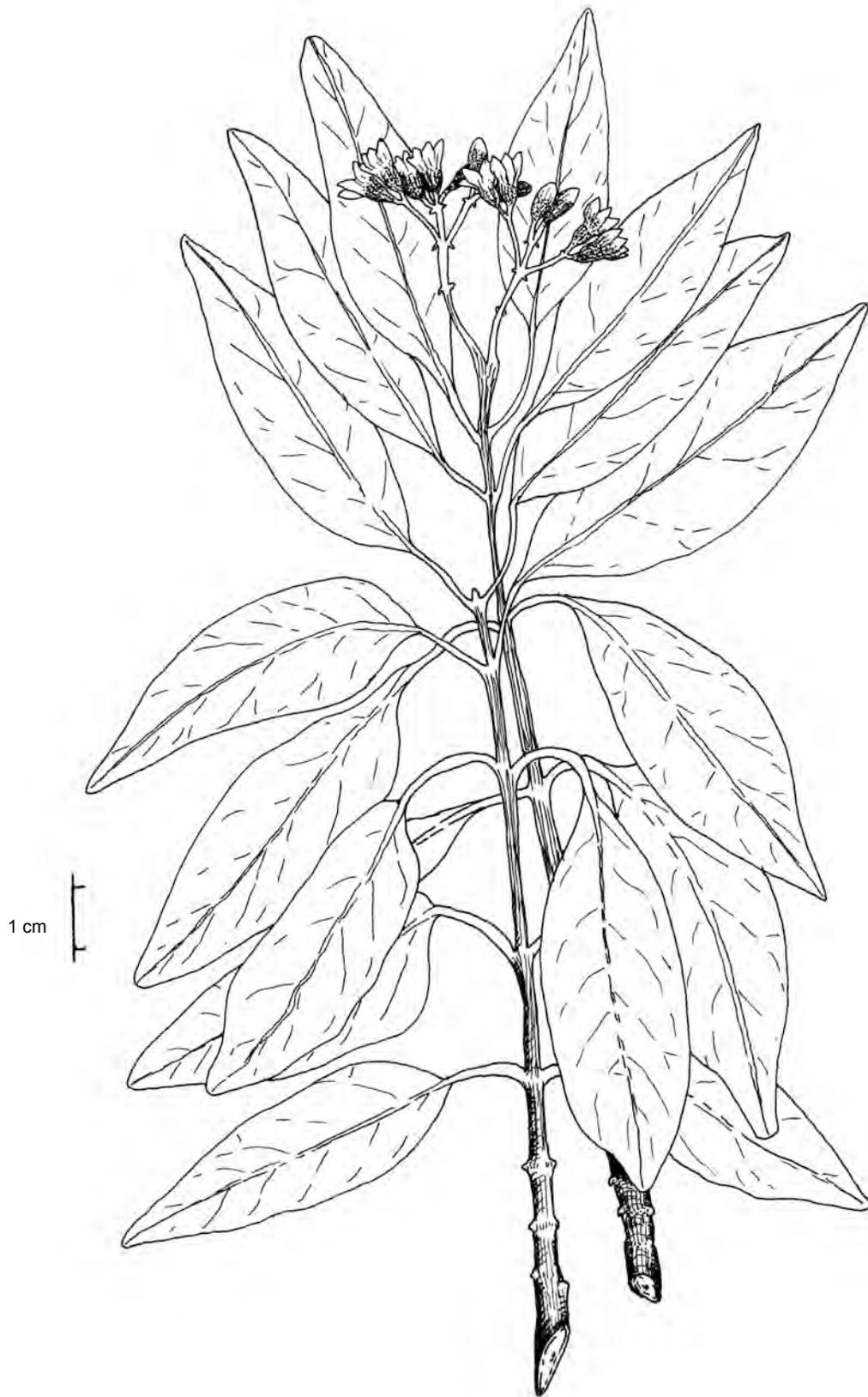
Las semillas se deben sembrar en un medio estéril como la vermiculita, mezclas de suelo con buen drenaje, o una mezcla esterilizada de tierra y arena. La temperatura óptima de germinación de algunos sándalos parece ser de 26°C, y una técnica efectiva consiste de proveer calefacción en el fondo del recipiente de germinación, para mantener la temperatura óptima estable (Applegate *et al.*, 1990). Las plántulas son susceptibles tanto a hongos como a nemátodos, por lo que puede ser necesaria la aplicación de plaguicidas apropiados. Un cuidado especial debe ser puesto en la nutrición de las plantas en esta especie hemiparásita. Hirano (1990) reportó que las plántulas de tres especies de sándalos (dos de ellas nativas de Hawaii, sin incluir a *S. freycinetianum*), desarrollan hojas cloróticas y no responden a fertilizante foliar (20-20-20). Éstas, sin embargo, mejoran significativamente con la aplicación de quelatos de hierro. Las plántulas deben mantenerse protegidas en sombra parcial (30 a 50 %) y protegidas contra estresores como serían temperaturas extremas, heladas y vientos.

Cuando las plántulas alcanzan el estado de cuatro hojas, pueden ser trasplantadas en contenedores tales como macetas de 13 X 30 cm, llenas con mezcla de suelo con buen drenaje. Una planta primaria hospedera puede ser trasplantada en la maceta. Plantas hospederas potenciales incluyen especies hawaianas tales como *Acacia koa* A. Gray, *A. koaia*, o *Dodonaea viscosa* Jacq., o especies no nativas como *Leucaena leucocephala* (Applegate *et al.*, 1990; Scheffel, 1990). Las plantas también pueden crecer exitosamente sin plantas primarias hospederas, por lo menos por 18 meses (Hirano, 1990), y actualmente no se utilizan plantas primarias en viveros de La División de Silvicultura y Vida Silvestre de Hawaii (Lum, 1997). Las plantas alcanzan un tamaño adecuado para establecerse en campo entre 8 y 9 meses, después de haberse trasplantado.

En el campo, las plantas deben ser establecidas cerca de plantas potenciales hospederas. En algunos casos, como en las plantaciones de *Santalum autrocalendonicum* establecidas en Nueva Caledonia, se han establecido plantas hospederas secundarias en plantaciones hasta un año antes de que los sándalos sean trasplantados (Applegate *et al.*, 1990). En plantaciones comerciales de sándalo, las plantas se trasplantan con espaciamientos de 4 a 5 m. Las prácticas de plantación para *S. freycinetanum* y otros sándalos hawaianos no han sido bien documentadas. Las plantas son generalmente establecidas con la vegetación que tenga potencial para ser hospedero; el mejor hospedero parece ser *Acacia koa*. El éxito es generalmente bueno (Scheffel, 1990), especialmente en sitios donde las plantas pueden ser regadas de forma ocasional y es posible controlar la competencia por malezas. Recortes periódicos del huésped secundario pueden beneficiar a la planta.

INFORMACIÓN ADICIONAL

En Hawaii, las poblaciones de sándalo fueron diezmadas a comienzos del siglo XIX durante un periodo intensivo de cosecha que sobrepasó las consecuencias ambientales y socioeconómicas (Merlin y Ravenswaay, 1990). Aunque los sándalos se han recuperado de forma parcial, se ha encontrado una cantidad relativamente poca de árboles y su distribución está más restringida que en aquella época.



Santalum freycinetianum Gaudich.

Página en Blanco

Schefflera morototoni (Aubl.) Maguire, Steyerl. y Frodin

PETER LAHARRAGUE

Ingeniero Agrícola
Misiones, Buenos Aires, Argentina

Familia: Araliaceae

Didymopanax morototoni

Ambay guasu, ambay guazu, aralie grandes feuilles, arriero, bois canot, bois trembler, cacheta, chancaro blanco, costilla de danto, gavalan, gorgoran, mandioqueira, mangabe, matchwood, mountain trumpet, morototo, palo de sable, pava, pavilla, probado, roble blanco, sable, sablito, trembler, trompette male, yagrumo macho, zapatón

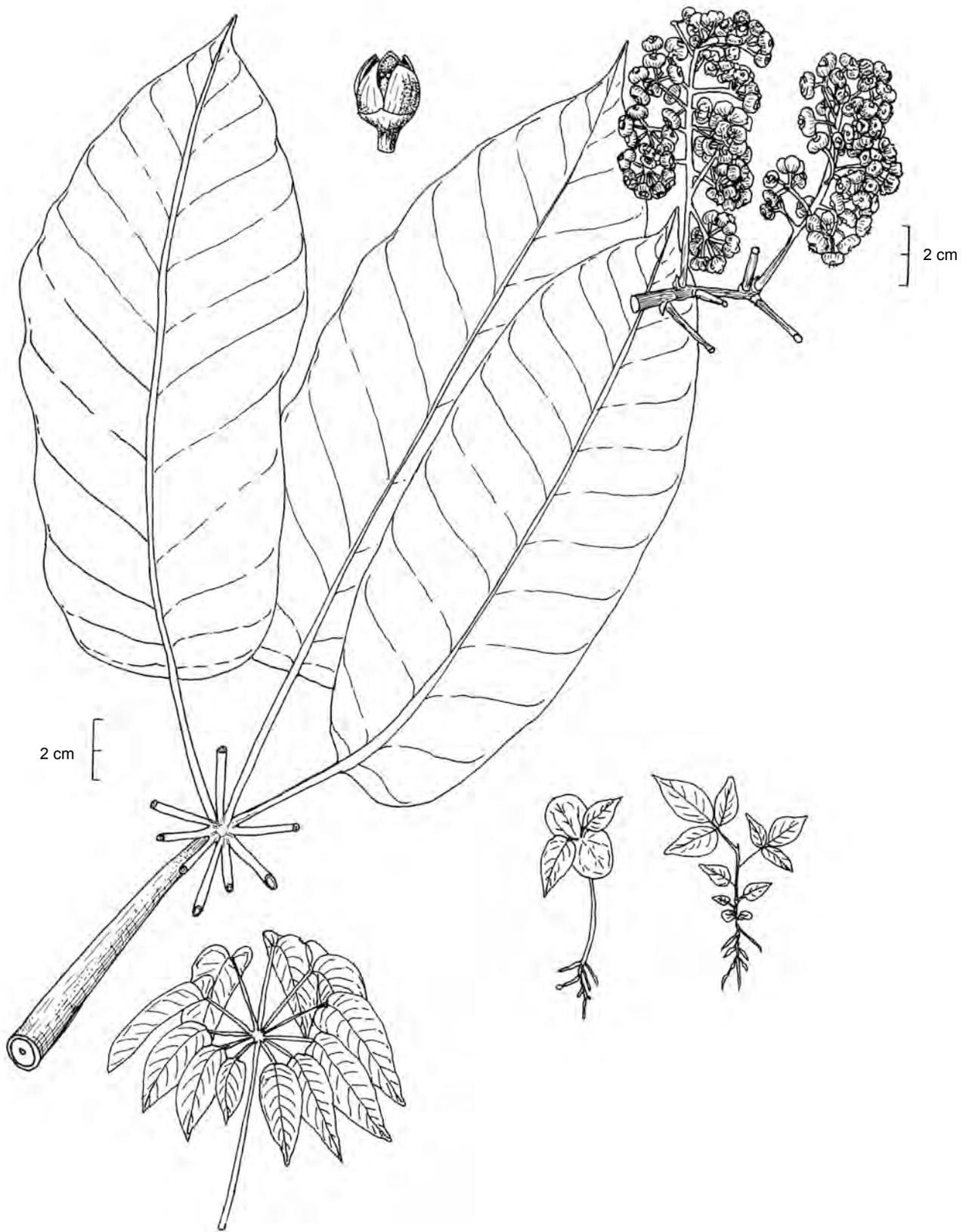
Se encuentra dispersa naturalmente en México, Panamá, Brasil, Bolivia, Paraguay y el noreste de Argentina. Prospera en bosques de hojas anchas tropicales y subtropicales de América.

Es un árbol que puede alcanzar 25 m de altura y de 40 a 80 cm de DN. La corteza color crema tiene grandes letincelos. El tronco tiene muchos anillos formados por cicatrices de las hojas. La copa tiene forma de sombrilla; el follaje aparece en grupos de hojas en la parte superior de las ramas. Las hojas son alternas y palmeadas, con 9 a 13 hojuelas, cada una con un peciolo. Las hojas miden de 25 a 40 cm de largo por 15 a 35 cm de ancho; las hojuelas miden de 8 a 25 cm de largo por 4 a 12 cm de ancho. El haz es de color verde oscuro; el envés es gris-blancuzco y aterciopelado. Es una especie que prefiere áreas soleadas y requiere suelos profundos, semi-húmedos y mesohigrófilos. Crece en lugares con una precipitación anual de 1500 mm o superior. En los subtrópicos, la especie tolera algunas heladas de baja intensidad; además, crece donde la temperatura media anual es de 18°C. La especie tiene una longevidad media.

La madera es de color pardo claro, a veces grisácea, con destellos dorados; tiene una densidad media de 450 Kg/m³; y es muy utilizada para la fabricación de chapa y triplay. Debido a que no es resistente al ataque de hongos, la madera no es buena para ser utilizada al aire libre.

La inflorescencia es un racimo de 5 a 12 cm de largo con umbelas de 1 a 5 cm de largo; las flores de color verde-blancuzco son de 3 a 6 mm de largo, hermafroditas. El fruto, una drupa redonda, de 5 a 10 mm de diámetro y color grisáceo, contiene de 2 a 3 semillas.

Especies 5



Schefflera morototoni (Aubl.) Maguire, Steyerl. y Frodin

Schinus molle L.

PATRICK ANDERSON

Cuerpo de Paz
Bolivia

Familia: Anacardiaceae

Schinus huigan Mol., *Schinus molle* L. Var. *Huigan* (Mol.), *Schinus molle* var. *areira* (L.) DC

Aguaraiba en guarani, aguaribay, árbol de la vida, árbol del Peru, balsamo, cullash, cuyash, false pimienta, gualeguay, huaribay, huigan, huignan, huinan, lentisco del Peru, molle, molli, muelle, mulle, mulli, orighan, pepper-tree, pimentero, pimienta, pimienta de Bolivia, pirwi, tancar, (Fossati, 1996; Navi, 1989; Schulte *et al.*, 1992)

En este género, 27 especies se encuentran distribuidas desde México hasta Argentina (Lindley, 1993). Está en la mayoría del área, extendiéndose desde Centroamérica hasta Colombia, Ecuador, Perú, Chile, Argentina, Paraguay y Uruguay (Schulte *et al.*, 1992).

Es un árbol atractivo con tronco fuerte y usualmente erecto, que soporta una copa densa y hojosa. Crece rápidamente, alrededor de 1 m por año hasta alcanzar una altura de 20 m, con un tronco cuyo diámetro varía de 30 a 80 cm (Borja y Lasso, 1990; Schulte *et al.*, 1992). Se encuentra creciendo en una gran variedad de suelos, desde arenosos hasta arcillosos, alcalinos a salinos y se desarrolla bien en laderas inclinadas, riachuelos, valles y áreas compuestas de suelos rocosos y poco profundos (Soux, 1987). Esta amplia tolerancia es debido a un extenso sistema de raíces radiales y verticales, el cual penetra 30 m de profundidad (Navi, 1989). Crece a elevaciones de 1000 a 3400 m, en lugares con temperatura variando de 15 a 28°C, y precipitación anual entre 300 y 700 mm (Borja y Lasso, 1990; Fossati, 1996).

Es un árbol con muchos usos. La madera es resinosa, pesada, dura, de textura fina y resistente a las termitas. Tiene una densidad promedio de 0.669 g/cm³ (Schulte *et al.*, 1992). La madera se usa para postes y pisos interiores; implementos agrícolas como yutes y mangos de herramientas, muebles rústicos y construcción de casas (Borja y Lasso, 1990; Borter, 1994). Debido a que la madera se quema lentamente y emite un calor uniforme, se considera una buena fuente de combustible. Las formas de sus ramas descendentes y las agrupaciones de frutos rojo-rosáceos se suman a su valor como un árbol ornamental. Los frutos fermentados producen una refrescante bebida alcohólica conocida como "chicha de molle". Las frutas secas se hierven para producir miel de molle, la cual al fermentarse, produce una sustancia parecida al vinagre (Schulte *et al.*, 1992). Las hojas frescas, corteza y raíces del árbol se usan para aliviar el reumatismo, infecciones bronquiales, alta presión arterial, úlcera, tumores, ansiedad e inflamaciones de la piel (Centro Ecuatoriano de Servicios Agrícolas, 1993; Schulte *et al.*, 1992). Los indígenas habitantes de la zona rural de Bolivia decoran a los recién

casados con ramas de esta especie para conferirles perpetuidad; también, en ciertas ceremonias religiosas, se colocan pequeñas ramas en el gorro de los participantes para establecer relación con sus ancestros y el alma de los muertos (Food and Agriculture Organization-Holanda-Cochabamba, Departamento Forestal, 1992).

Comienza a florecer a los 3 años en el valle de Cochabamba (elevación de 2500 m) en Bolivia (Urquidi, 1998). La floración inicia en agosto y continua hasta febrero (Fossati, 1996). La inflorescencia es una panícula terminal de 20 cm de largo que produce flores hermafroditas o unisexuales, de color amarillento a verde-blancuzco (Unidad de Evaluación de Bosques y Unidad de Evaluación y Monitoreo, 1996; Urquidi, 1988). Los frutos nacidos en racimos son drupas pequeñas y globosas, de color rojo púrpura y de 4 a 6 mm de diámetro (Fossati, 1996; Schulte *et al.*, 1992). Los frutos aparecen en octubre y cada uno contiene una semilla redonda, de 3 a 5 mm de diámetro y de color pardo a negro, y sabor similar a la pimienta (Fossati, 1996; Navi, 1989). El fruto cae al suelo al madurar. Una gran variedad de aves comen los frutos y dispersan las semillas (Soux, 1987).

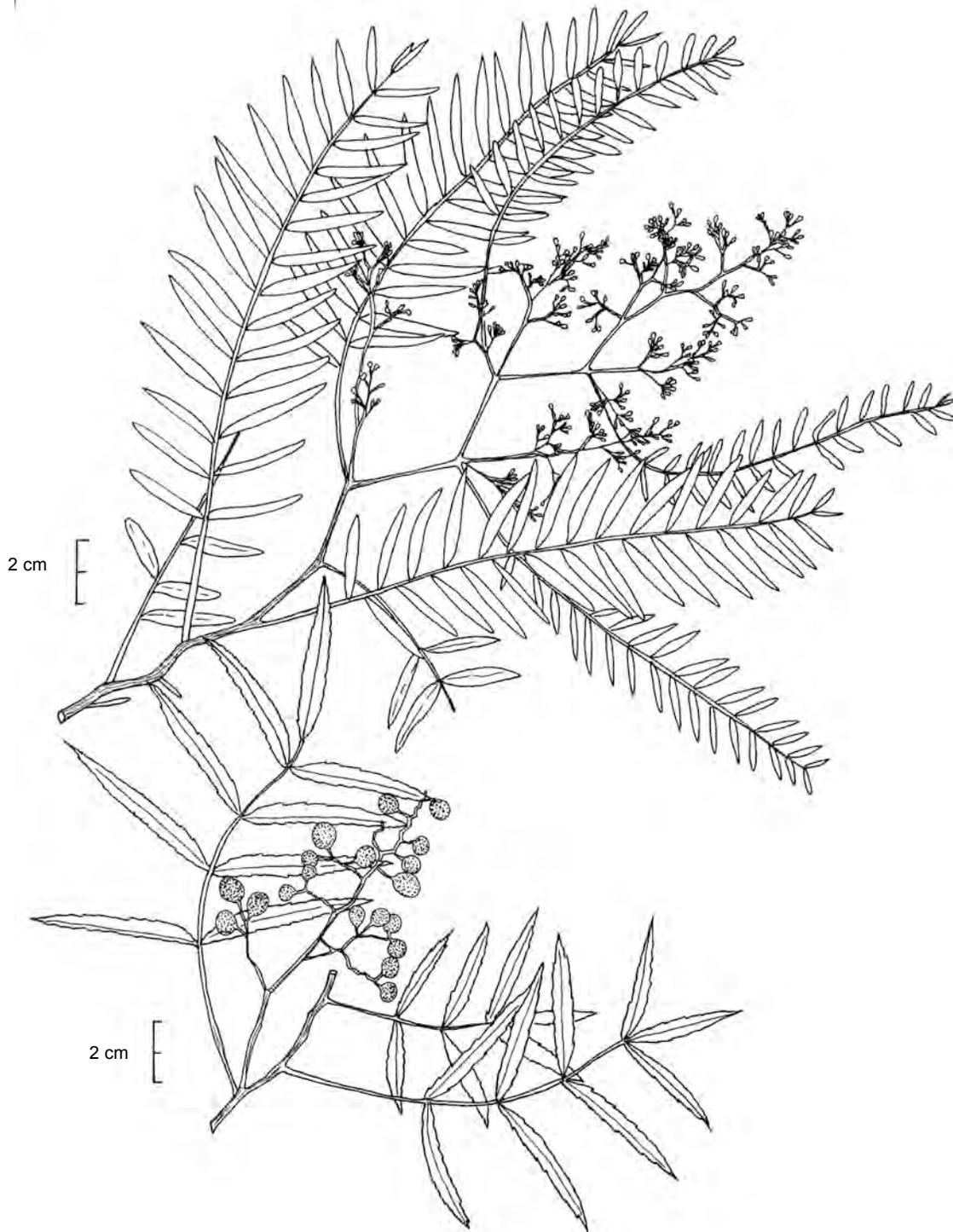
Las frutas maduras, de color rojo-rosáceo, se recolectan manualmente de las ramas descendentes en abril y mayo, en árboles de por lo menos 8 m de altura (Fossati, 1996; Schulte *et al.*, 1992). Después de la recolecta, los frutos se secan al sol de 5 a 7 días, y cuando se estrujan en las manos desprenden una cubierta fina. El número promedio de semillas es de 36,000/Kg (Fossati, 1996). Almacenadas en envases sellados de vidrio o similares, en un lugar seco, oscuro y fresco, las semillas mantienen su viabilidad hasta por 2 años (Navi, 1989).

Las semillas están cubiertas con una sustancia dulce y pegajosa que atrae a los insectos. Esta sustancia debe removerse antes de que las semillas sean plantadas. Comúnmente las semillas se sumergen en agua a temperatura ambiente por 48 a 72 horas (Schulte *et al.*, 1992). Las semillas tratadas germinan en 20 a 25 días, con un porcentaje de germinación que varía de 50 a 80% (Schulte *et al.*, 1992).

Especies 5

Las semillas deben colocarse en camas con un sustrato suelto y cubrirse con paja hasta que germinen (Schulte *et al.*, 1992). Después de germinar, las plántulas deben cubrirse para regular la intensidad de luz (Schulte *et al.*, 1992). Las plantas se pueden trasplantar a envases en 4 a 6 semanas (Navi, 1989). Cuando las plantas alcanzan 30

cm de altura, están listas para establecerse en campo (Soux, 1987). Las plantas jóvenes deben protegerse del ataque de animales. En áreas con suelo de buena calidad y lluvia suficiente, es posible realizar la siembra directa (Schulte *et al.*, 1992).



Schinus molle L.

Senna siamea (Lam.) H. S. Irving y Barneby

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Fabaceae

Sin sinónimos

Bombay black-wood, casia amarilla, casia de Siam, casia siamea, johar, juar, kassod, kassod tree, minjri, mjohoro, msunobari, mti, muong, sheku, siamese cassia, taray ulaya, vakai, wa, yellow casia

Es nativa del sureste de Asia desde India, Sri Lanka y Tailandia hasta Indonesia, Burma y Malasia, formando parte de los bosques húmedos tropicales. La especie se ha introducido en África y América.

Es un árbol perenne de rápido crecimiento y corta vida. En condiciones óptimas, puede alcanzar 30 m de altura y 30 cm de DN. El árbol tiene un tronco recto y copa dispersa, irregular, con múltiples ramas y follaje denso. Las hojas son pinnadas, de 23 a 33 cm de largo y compuestas de 5 a 14 pares de folíolos lanceolados, elípticos, oblongos u ovados, de 3 a 7 cm de largo y de 12 a 20 mm de ancho. Para un buen desarrollo, la especie requiere suelos profundos, bien drenados y ricos en materia orgánica. La precipitación media anual es de 1137 mm, con una precipitación mínima de 500 mm y máxima de 2800 mm. La temperatura promedio es de 24.2°C, con un valor mínimo de 19.9°C y máximo de 27.7°C, y una estación seca que dura de 4 a 6 meses con lluvias en verano. El árbol crece naturalmente desde el nivel del mar hasta los 600 m. Soporta inundaciones periódicas, salinidad y continua exposición al viento y a la sombra. Sin embargo, no es muy resistente al frío y sequías (Nair, 1984; von Carlowitz, 1991).

Tiene múltiples usos. En su hábitat natural se usa para establecer cortinas rompevientos y para proveer sombra para plantaciones de café. También ha sido plantada para recuperar suelos degradados. Se planta normalmente en líneas con maíz y algodón, debido a que su follaje es rico en materia orgánica y sirve como abono verde. Debido a que es de rápido crecimiento, la especie se planta en regiones húmedas para producir leña (National Academy of Sciences, 1980). En plantaciones de buena calidad se alcanza una producción de aproximadamente 175 m³/ha de alto poder calorífico (Food and Agriculture Organization, 1957). La madera se usa también para postes y artículos torneados, muebles y pulpa para papel y en construcciones rurales. La corteza contiene taninos y se usa para curtido de pieles. Las flores, ricas en néctar, son productoras de miel. El follaje, frutos y semillas son fatales para los cerdos, aunque esta toxicidad no afecta al ganado y las ovejas (Hoyos, 1979; Nair, 1993; Parrotta y Francis, 1990).

En su hábitat natural, de junio a enero florece precoz y abundantemente. Fuera de su área natural de distribución, el árbol florece y fructifica en diferentes temporadas del año, dependiendo del ambiente. Las flores tienen pétalos amarillos arreglados en racimos o panículas. La floración inicia a los 5 años. Los frutos son vainas colgantes, lineales, plano comprimidas, de 5 a 30 cm de largo y de 12 a 20 mm de ancho, bicarinadas, coriáceas y subleñosas, de coloración pardo oscuras y dehiscentes cuando maduran. Cada fruta contiene aproximadamente 25 semillas (Holdridge y Poveda, 1975; Irwin y Barneby, 1982; Little, 1983). Las semillas varían de forma, desde circular hasta obovadas y en algunos casos, vagamente elípticas y lateralmente aplanadas. El tamaño de las semillas varía de 6.5 a 8 o 9 mm de largo, de 5.5 a 6.0 mm de ancho y de 0.8 a 1.0 mm de grosor. La cubierta seminal es de color pardo oscura, suave, brillante y cartácea, de 3.3 a 4.5 mm de largo por 0.9 a 1.2 mm de ancho, con pleurograma cerrado y oblongo-elíptico en cada una de sus superficies laterales.

Los frutos se recolectan antes de que maduren y dispersen las semillas. Los recolectores se suben al árbol y remueven los frutos usando palos con ganchos de metal. Éstos se colocan en cajas al sol y se dejan abrir y secar. Los frutos son frágiles y la extracción de las semillas se hace estrujándolos manualmente. Las impurezas se remueven usando cedazos o un soplador de columna vertical. Las semillas alcanzan en promedio de 30,000 a 45,000 por Kg. Las semillas permanecen viables por varios años, cuando se almacenan a temperatura ambiente (24 a 30°C) (Parrotta y Francis, 1990). Acorde con algunos estudios desarrollados en El Centro Internacional de Estudios Agroforestales (Internacional Center for Research in Agroforestry, 1992), las semillas mantienen su viabilidad por 1 año después del cual, la viabilidad comienza a decrecer.

La germinación de las semillas es fanerocotilar. Las semillas frescas germinan de un 50 a 90 %, sin pretratamiento. Las semillas viejas deben someterse a varios tratamientos pregerminativos como son: (1) inmersión en ácido sulfúrico concentrado, durante 5 a 15 minutos; (2) inmersión en agua a temperatura ambiente por

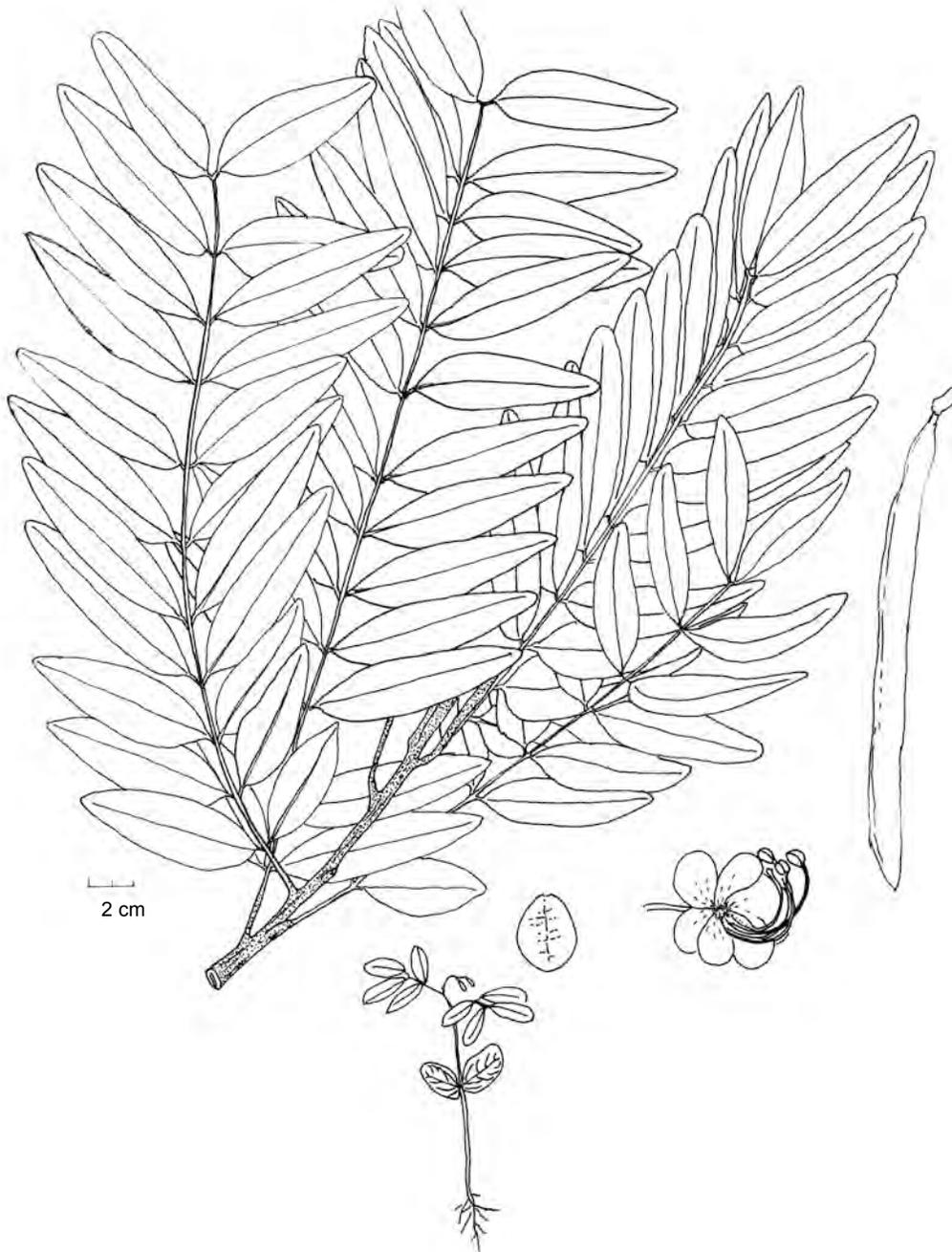
Especies 5

48 años; o (3) inmersión en agua hirviendo por 1 minuto y después en inmersión en agua a temperatura ambiente, por 6 horas (von Carlowitz, 1991). Las semillas germinan en 4 días y 6 semanas después de la siembra.

En viveros, las semillas se plantan en camas y cuando las plántulas alcanzan una altura de 7 a 10 cm, se trasplantan en envases de polietileno negro. Las plantas se establecen a los 3 meses, cuando alcanzan una altura de 25 cm de diámetro y 2.6 mm en la base del tallo (Parrotta y Francis, 1990). También se regenera por vástagos del tronco en árboles que han sido cortados (Irwin y Barneby, 1982).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es subbasal. El micrópilo es indiscernible. El endospermo es entero, coriáceo, blanuzco y translucido, localizado en la superficie lateral del embrión. El embrión tiene un eje recto y es espatulado, casi bilateralmente simétrico y de color amarillo verdoso. Los dos cotiledones tienen la misma forma de las semillas, enteros, iguales, expandidos, aplanados, pulposos e independientes unos de otros, con una base auricular. La plúmula es rudimentaria. La radícula es cónica y no está cubierta por los cotiledones (Irwin y Barneby, 1982).



Senna siamea (Lam.) H. S. Irving y Barneby

Spathodea campanulata P. Beauv.

K. F. CONNOR Y J. K. FRANCIS

Estación de Investigación del Sur e Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Bignoniaceae

Spathodea nilotica Seem.

African tulip tree, firebell, fountain tree, ramingobche, spathodea, tulipán africano, tuliptree

Crece de forma natural en los bosques secundarios de las zonas de bosques altos y deciduos, de transición y sabanas de África ecuatorial. Su distribución natural se extiende a lo largo de la costa del pacífico de África, desde Ghana hasta Angola y a través del centro del continente hasta el sureste de Sudán y Uganda (Irvine, 1961). La especie se ha plantado exitosamente fuera de su distribución natural (Little y Wadsworth, 1964; Mahecha y Echevarri, 1983). Como mínimo, se ha naturalizado en Colombia (Mahecha y Echevarri, 1983), Costa Rica (Holdridge, 1942), Puerto Rico (Liogier y Martorell, 1982), Cuba (White, 1951), Jamaica (Streets, 1962), Sri Lanka (Worthington, 1959), Guam (McConnell y Muniappan, 1991) y Hawaii (Little y Skolmen, 1989).

Es un árbol de tamaño medio que comúnmente alcanza una altura de 21 m (Neal, 1948) y 1.75 m de DN (Francis, 1990a); sin embargo, en algunas partes de África Oriental puede alcanzar una altitud de 30 m (Unwin, [sin fecha]). Puede crecer muy rápido, incrementando anualmente hasta 5 cm en diámetro (Little y Skolmen, 1989). En Puerto Rico, el miembro más grande de esta especie mide 35 m de altura y 1.75 m de DN (Francis, 1990a). En Hawaii, los árboles grandes forman contrafuertes angostos en la base. La especie puede crecer hasta alcanzar alturas de 15 a 24 m y diámetros de 0.3 a 0.5 m (Little y Skolmen, 1989). Las hojas son largas, de 31 a 61 cm de largo, y compuesta de 5 a 19 foliolos (Little y Skolmen, 1989) (fig. 1). Los foliolos tienen de 7.5 a 15 cm de largo y ancho de 4 a 7.5 cm. El envés está cubierto de pelos de color rojizo. En Puerto Rico, la especie se desarrolla mejor en suelos fértiles, profundos, bien drenados y arcillosos, aunque también coloniza suelos pesados y erosionados (Francis, 1990a). Es muy sensible a heladas y en su distribución nativa crece en áreas con temperaturas cálidas uniformes, donde la temperatura media en los meses fríos es de 27°C, y el promedio en los meses cálidos es de 30°C (Francis, 1990a). En Puerto Rico, crece desde el nivel del mar hasta los 1200 m (Francis, 1990a).

No se han reportado híbridos o razas geográficas, sin embargo, es posible que *Spathodea nilotica* Seem., el árbol de flamas de Uganda, pueda ser una variedad de *S. campanulata* (Francis, 1990a).

A través de los trópicos húmedos, las flores anaranjadas brillantes lo han convertido en uno de los árboles ornamentales con flores, más popular. La madera de esta especie de rápido crecimiento es ligera, suave y de poco uso. El duramen y tocones de árboles viejos, de 20 a 25 años con daños mecánicos o expuestos al fuego, se pudren fácilmente. No se recomienda plantar este árbol cerca de caminos y construcciones, ya que el árbol se torna hueco con la edad y tiene un sistema de raíces poco profundo.

Las flores de 10 cm de largo, conforma de campana irregular, apareciendo en cada racimo terminal en árboles jóvenes de hasta 3 o 4 años de edad (Francis, 1990a). También se han reportado árboles con flores amarillas (Francis, 1990a, Little y Skolmen, 1989; Menninger *et al.*, 1976). La temporada de floración varía, dependiendo de la localidad. En la India la floración se presenta a mediados de febrero (Nalawadi *et al.*, 1980). En sureste de África, las flores aparecen en otoño e invierno, mientras que en el Caribe, los árboles florecen desde finales de invierno hasta principios del verano (Francis, 1990a). En Hawaii, la floración y fructificación pueden presentarse a lo largo del año (Little y Skolmen, 1989). Las flores singularmente aplanadas tienen un cáliz pardo, curvado y puntiagudo, con cuatro estambres amarillo pálidos con anteras pardas. De manera común, se desarrollan de una a cuatro vainas de color verde a pardas en forma de bote, y de 15 a 25 cm de largo, de cada agrupación de flores (Eggeling, 1947; Little y Wadsworth, 1964). Las vainas tienen de 4 cm de ancho y 22 mm de grosor (Little y Skolmen, 1989), y las semillas maduran a los 5 meses después de la floración (Francis, 1990a). Las semillas son de color pardo claro, ligeras y rodeadas de alas membranosas.

Las vainas maduras deben recolectarse mientras están cerradas y secarse al aire hasta que se abran (Francis, 1990a). La mayoría de las especies de este género son ortodoxas y las semillas pueden almacenarse bien. Las semillas alcanzan un promedio de 125,000 (Holdridge, 1942) a 290,000 (Francis y Rodríguez, 1993) por Kg.

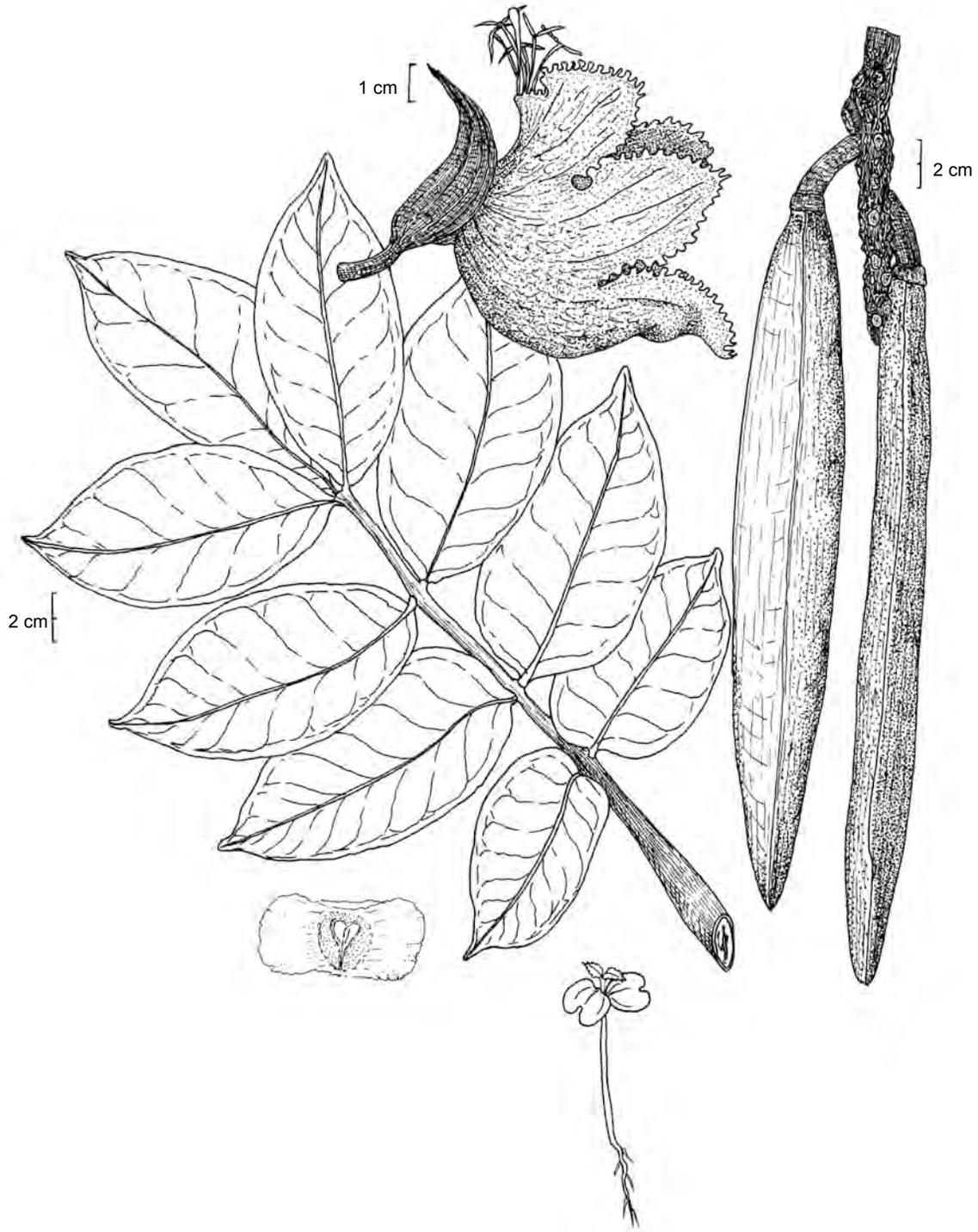
La germinación es epigea y puede iniciar a los 2 días. Las semillas germinadas son frágiles y no deben ser cubiertas con materiales pesados; se recomienda arena fina o turba desmoronada. Francis y Rodríguez (1993) reportan una

Especies 5

germinación del 38 % para semillas establecidas en la superficie de una mezcla de suelos húmeda, en una bandeja cubierta y mantenidas a temperatura ambiente (24 a 30 °C).

Cuando las plántulas se colocaron bajo un 50% de sombra, éstas desarrollaron las primeras hojas verdaderas 2 meses después de la germinación (Francis, 1990a). Cuando se trasladaron en camas en vivero a 25% de sombra, las

plantas alcanzaron un tamaño de 35 cm en 5 meses, el cual es adecuado para establecerse en campo. Francis (1990a) concluyó que un régimen con más luz probablemente reduciría el tiempo necesario para alcanzar una altura adecuada para plantarse. La especie también se puede reproducir con propagación vegetativa, y retoño de raíces. Es prolífica en la producción de raíces (Little y Skolmen, 1989).



Spathodea campanulata P. Beauv.

Stryphnodendron excelsum Harms

RICARDO O. RUSSO

Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH), Costa Rica

Familia: Fabaceae

Stryphnodendron microstachyum Poepp y Endl., *S. inaequale* Benth., *S. purpureum* Ducke

Vainilla

Crece en ambas costas desde Nicaragua hasta Panamá. Es un árbol de dosel que puede alcanzar 35 m de altura y 1 m de DN. El árbol tiene coloración rojiza en la corteza externa y amarilla en la interna. Los árboles grandes tienen contrafuertes en la base, y una copa redonda e irregular. Las hojas son alternas, bipinnadas, de 15 a 35 cm de largo, de 8 a 15 pares de pinnas opuestas o sub opuestas, de 10 a 13 cm de largo. Las pínulas son alternas y subopuestas, dorsiventrales, de 8 a 12 mm de largo, oblongas u oblongo lanceoladas, asimétricas en la base, margen entero y ápice obtuso o emarginado (Flores, 1992b). La tasa de crecimiento es rápida y el árbol crece bien en suelos ácidos. La especie crece a elevaciones de hasta 700 m, en áreas con precipitación anual de 3500 a 5500 mm y promedio de temperatura anual entre 24 y 30 °C (Flores, 1992b; Holdridge y Poveda, 1975).

La madera es suave y ligera, con una gravedad específica de 0.34 a 0.44. Varía en color desde blancuzca hasta pardo amarillenta clara o rosácea, es inodora e insaborosa, y en condiciones secas, no hay diferencia entre albura y duramen. El grano es recto a ligeramente entrelazado con textura fina, con anillos de crecimiento irregulares (2 anillos por cm), porosidad difusa y múltiples poros en las líneas radiales y tangenciales. La madera es fácil de trabajar, con gran fortaleza en relación con su densidad, y se usa para la construcción de marcos, tarimas para la exportación de plátanos, muebles, cajas, moldes y postes (Acuña y Flores, 1987; Carpio, 1992; Solís, 1992).

La inflorescencia es un racimo, de 10 a 15 cm de largo, agrupadas en fascículos axilares en la terminación distal de la rama. Las flores son pequeñas, de 3 a 4 mm de largo, sésiles, actinomorfas y hermafroditas, con un cáliz verde amarillento. El árbol florece de marzo a julio y la fructificación normalmente inicia en noviembre. Los frutos son vainas rectas, de 10 a 12 cm de largo, de 1 a 1.5 cm de ancho, marginalmente dehiscentes, con endocarpo septado. Los frutos maduran de noviembre a mayo. El recolector sabe que las vainas están maduras cuando éstas se tornan de color pardo.

Las vainas pueden recolectarse directamente del suelo; sin embargo, la recolecta directa de los árboles evita daños causados por insectos y otros animales. Las vainas se recolectan entre diciembre y febrero (Asociación

Costarricense para el Estudio de las Especies Forestales Nativas, 1994; Flores, 1992b). Un sólo árbol puede producir de 8,000 a 15,000 vainas (de 90 a 160 vainas por Kg), con un promedio de 9 a 16 semillas por vaina, o de 17 a 26 Kg de semillas anualmente. El número promedio de semillas es de 9,000/Kg, con un contenido de humedad de 18 %. El promedio de contenido de humedad para una muestra de 19 árboles reportada recientemente fue de 15.25 % (Müller, 1997). Las semillas con un contenido de humedad reducido (6.5 %) mantenidas a -15°C, pueden almacenarse por 2 años. El porcentaje de germinación fue del 90 %, cuando las semillas fueron almacenadas a una temperatura de -15°C a 4 °C, con un contenido de humedad entre 6.5 y 10 % (Müller, 1997).

La viabilidad de las semillas puede variar desde 30 a 60 % sin pretratamiento de germinación a no más de 95 % cuando se corta la testa como pretratamiento. La germinación es epigea y se presenta en etapas. Cerca de 60 % de la semilla pueden germinar durante los primeros 10 a 30 días. Pocas germinan después de varias semanas o meses. Se ha reportado una alta variabilidad entre semillas de diversos árboles o hasta en semillas de un mismo árbol (Asociación Costarricense para el Estudio de las Especies Forestales Nativas, 1994; Arias, 1992; Flores, 1992b; Müller, 1997; Rodríguez, 1995; Serrano, 1994).

Las semillas se siembran en cajas de germinación llenas con arena lavada. Las pequeñas plántulas (5 cm de altura) se trasplantan a bolsas plásticas de vivero, llenas con mezcla compuesta a base de tierra, arena y abono (composta) por partes iguales. Las plantas requieren 50 % de sombra. Cuando alcanzan de 15 a 20 cm de altura, las plantas pueden ser establecidas en campo. Los árboles en plantaciones pueden ser infectados por un hongo vascular, *Nectria* spp. (Arguedas, 1997).

INFORMACIÓN ADICIONAL

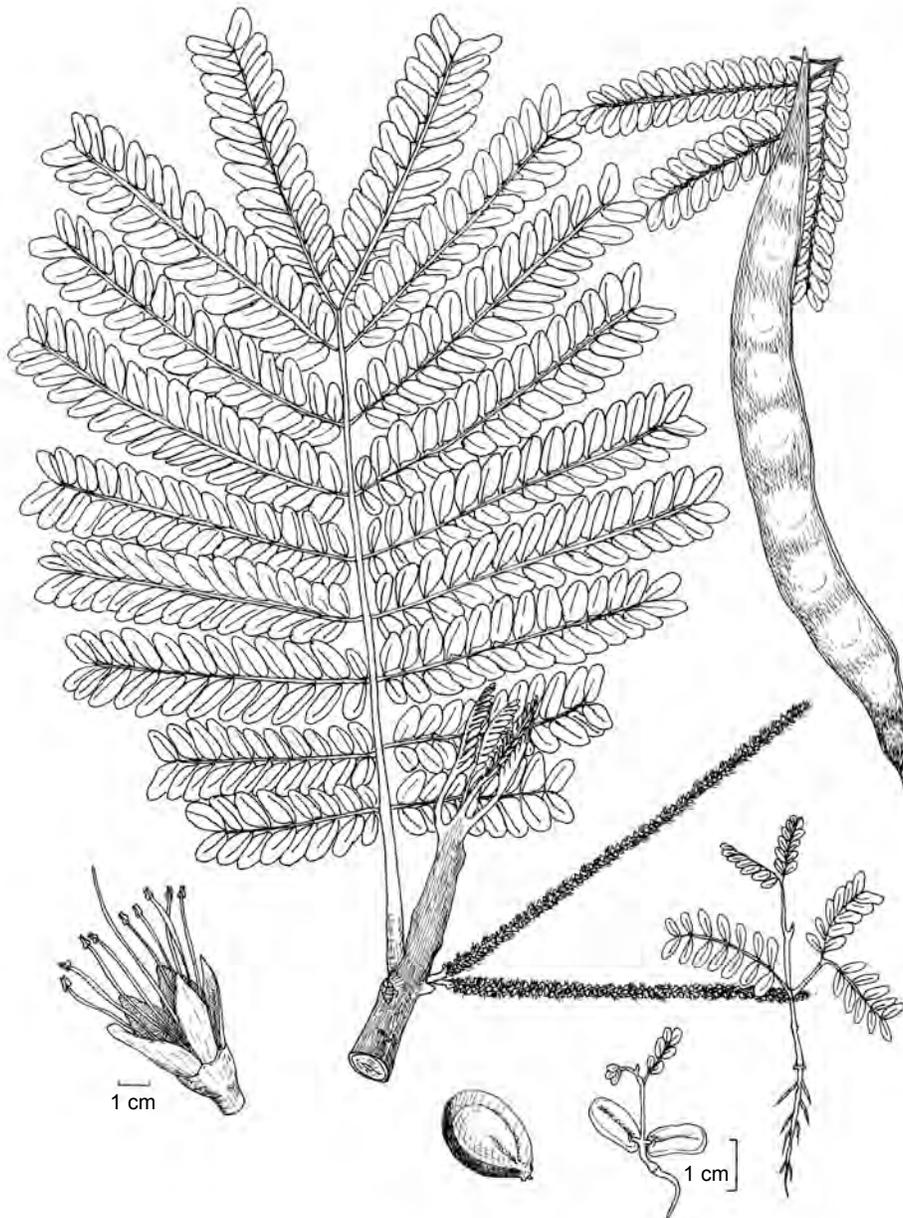
Experimentos con lotes de varias especies de árboles madereros tropicales incluyendo a *Stryphnodendron excelsum* se establecieron en Costa Rica (Butterfield, 1993). El Colegio EARTH (10°12' LN, 83°37' LW; 26 °C de temperatura media anual; 3400 mm de precipitación anual; 50 m sobre el nivel del mar), en la provincia de Limón, Costa Rica, estableció varios lotes. Datos en el DN y altura

Especies 5

de los árboles de "vainillo" de los lotes de demostración, a los 7 años plantados, se presentan a continuación (datos tomados de Russo, 1997, 1999).

Edad	DN promedio (cm)	Altura promedio (m)
1	3.2	1.6
2	8.3	4.7
3	12.2	7.5
4	16.7	10.0
5	21.9	12.6
6	24.4	16.4
7	26.7	19.8

Las raíces interactúan con bacterias azotófitas de *Rhizobiaceae*, formando pequeños nódulos. De acuerdo con Baker y Montagnini (1994), quienes estimaron la proporción de nitrógeno derivado de la atmósfera (pNda) usando la metodología de diluir ^{15}N , más de la mitad del contenido de N en la hojas (51.9 % en plantas de 22 meses de edad), proviene de la fijación de N. Adicionalmente, micorrizas vesículo-arbusculares (VAM) están presentes en sus raíces. Janos (1980) caracteriza a la especie como un micófito obligado. En lotes del EARTH, 48 % de las raíces evaluadas muestran evidencia de VAM (Russo, 1995).



Stryphnodendron excelsum Harms

Swietenia macrophylla King

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, AC
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Meliaceae

Sin sinónimos

Acajou Amerique, acajou du Honduras, aguano, British Honduras mahogany, caoba, caoba centroamericana, caoba hondureña, Central American mahogany, chacalte, chiculte, cóbano, gateado, Honduras mahogany, mahogany, mara, mogno, oruro, rosadillo, venadillo, zopilote

Nativa de las regiones tropicales de América, se ha distribuido de manera natural desde México, a través de Centroamérica, y hasta el norte de Sudamérica. La especie forma parte de los bosques semidecídúos tropicales, encontrándose a lo largo de la costa atlántica, sin que alcance la costa pacífica, donde *S. humilus* se distribuye.

Alcanza de 45 a 60 cm de altura y 80 cm de DN. En casos excepcionales se pueden encontrar árboles con DN de hasta 3 m. El tronco es recto y cilíndrico, ligeramente acanalado y con estribaciones bien desarrolladas. La copa abierta y redonda tiene ramas gruesas y ascendentes, con denso follaje. Las hojas son usualmente paripinnadas, a veces imparipinnadas, de 12 a 45 cm de largo y compuestas de 3 a 6 pares de folíolos lanceolados a ovados. Los folíolos son asimétricos, de 5 a 12 cm de largo y de 2 a 5 cm de ancho, con márgenes enteros y un ápice agudo o acuminado. Este árbol prefiere suelos ricos, profundos, bien drenados y con humedad disponible todo el año. El que el árbol sea descíduo o perenne, depende de la disponibilidad de agua. La especie crece a elevaciones desde el nivel del mar hasta los 1400 m, en áreas con un promedio de temperatura anual de 23 a 28 °C, con una estación seca que dura hasta 4 meses.

Produce una de las maderas más finas del mundo. La madera es fácil de trabajar usando herramientas manuales. La gravedad específica de la madera varía de 0.40 a 0.85. Requiere de un buen pulido y no presenta fisuras o pandeos, lo que convierte esta madera en invaluable para la fabricación de muebles de calidad. Una infusión hecha con la corteza se usa para tratar diarrea y fiebre (Niembro, 1986).

Las flores amarillo-verdosas de ambos sexos están en la misma inflorescencia, arregladas en panículas. La temporada de floración y fructificación difiere de acuerdo a la localidad geográfica. En los Estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, en México, el árbol florece de abril hasta junio y los frutos maduran de enero hasta marzo del año siguiente. Los frutos maduren durante la estación seca, cuando el árbol comienza a perder parte de su follaje y el aire cálido seca los frutos y promueve la dehiscencia.

Los frutos son capsulares, oblongos u ovoides; de 11.6 a 38.7 cm de largo; de 6.7 a 12.0 cm de diámetro; dehiscentes y ligeramente grisáceos a pardo, con cuatro o cinco valvas (Holdridge y Poveda, 1975; Pennington y Sarukhan, 1968). Cada fruto contiene de 22 a 71 semillas desarrolladas (Niembro, 1995b). Las semillas de Caoba son samaroides, abultadas en la base, de 7 a 12 cm de largo y de 2 a 2.5 cm de ancho, incluyendo el ala. La parte abultada es comosa, lateralmente aplanada y vagamente romboide en corte longitudinal. La cubierta seminal está diferenciada en testa y tegmen.

Los frutos se recolectan antes de que abran las valvas. En el sureste de México, particularmente en los Estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, los frutos de Caoba se recogen desde enero hasta marzo. Cuando los frutos maduran, el pericarpo cambia a color café claro, justo antes de se abran las valvas y liberen las semillas. Los recolectores se suben cuidadosamente a los árboles y trabajando encima de los frutos, los cortan usando palos con ganchos de metal. Los frutos se transportan en sacos de yute a la planta procesadora. Los frutos se colocan en cajas de madera con base de malla de metal, las cuales se colocan en una pila bien ventilada para facilitar la circulación de aire y prevenir el crecimiento de microorganismos. Las valvas comienzan su apertura el segundo o tercer día, liberando las semillas. Las alas de las semillas se remueven manualmente facilitando el manejo y reduciendo su volumen. Las alas se rompen 1 cm encima de su base y las semillas sin alas se colocan en un contenedor. Las impurezas, como serían trozos de frutos, ramas, hojas y semillas abortivas, se remueven usando cedazos o un soplador de columna vertical. Las semillas alcanzan en promedio de 1,235 a 3,246 por Kg (Patiño y Villagómez, 1976; Vega *et al.*, 1981). Esta amplia gama en número de semillas por Kg indica que las semillas difieren en tamaño y peso fresco.

De acuerdo a King y Roberts (1979), las semillas de Caoba son recalcitrantes debido a que la pérdida de humedad causa daños irreparables a su viabilidad. Gómez (1996) reporta que el contenido de humedad de las semillas y el tipo de contenedor y la temperatura de almacenamiento,

Especies 5

afecta significativamente la viabilidad en menos de un año. Se debe evitar el secar los frutos al sol dado que reduce su viabilidad. Sin embargo, estudios recientes (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1997d), muestra que las semillas son ortodoxas y mantienen su capacidad germinativa hasta por 7 u 8 meses, cuando se almacenan a temperatura ambiente. Semillas almacenadas en bolsas plásticas selladas y refrigeradas, permanecen viables por un período de más de 4 años. Si se almacenan a 4°C, con un contenido de humedad de 4 %, éstas conservan su poder germinativo por 8 años.

Niembro (1979a) comparó la germinación de semillas de Caoba después de almacenarlas de tres diferentes formas, por 120 días. Los resultados mostraron que las semillas almacenadas en bolsas plásticas selladas herméticamente, y refrigeradas a 8 °C, germinaron en un 75 %, mientras que las semillas almacenadas bajo condiciones ambientales sin protección, germinaron en un 62 %. El peso fresco de semillas de Caoba afecta significativamente la germinación y el crecimiento de las plántulas. Niembro (1997b) también encontró que semillas más pesadas germinan más rápidamente, produciendo plantas más grandes y vigorosas. La posición al sembrar es también importante para la germinación. En numerosos lugares, es costumbre colocar las semillas con la base hacia abajo y las alas hacia arriba. Esta práctica no es recomendada debido a que la frecuencia de "cola de cerdo", o raíces en forma de "J" se incrementa (Niembro, 1997c). Actualmente, sembrar las semillas con la alas hacia abajo y la base apuntando hacia arriba, ayuda a la germinación y disminuye la incidencia de "cola de cerdo" (Liegel y Venator, 1987; Niembro, 1997d).

La germinación es hipógea o criptocotilar (Duke, 1969). Las semillas no parecen tener un período de latencia (Lamb, 1966) y no requieren pretratamiento (Liegel y Venator, 1987). Bajo condiciones favorables (suelo fértil, riego periódico, libres de ataques de plagas o enfermedades en el vivero), la semillas recién recolectadas germinan de 10 a 28 días después de ser sembradas (Liegel y Venator, 1987; Marrero, 1949), con germinación de 70 a 90 %. En el Laboratorio de Semillas de Árboles Forestales en el Campo Experimental China, del Instituto Nacional de Investigación Forestal, Agrícola y Pecuaria, localizado en Campeche, México, las semillas son colocadas en un germinador con luz continua y temperatura constante a 28 °C. En estas condiciones, las semillas de Caoba comienzan a germinar entre 15 y 18 días después de sembradas. La germinación se considera completa 6 semanas después de sembradas.

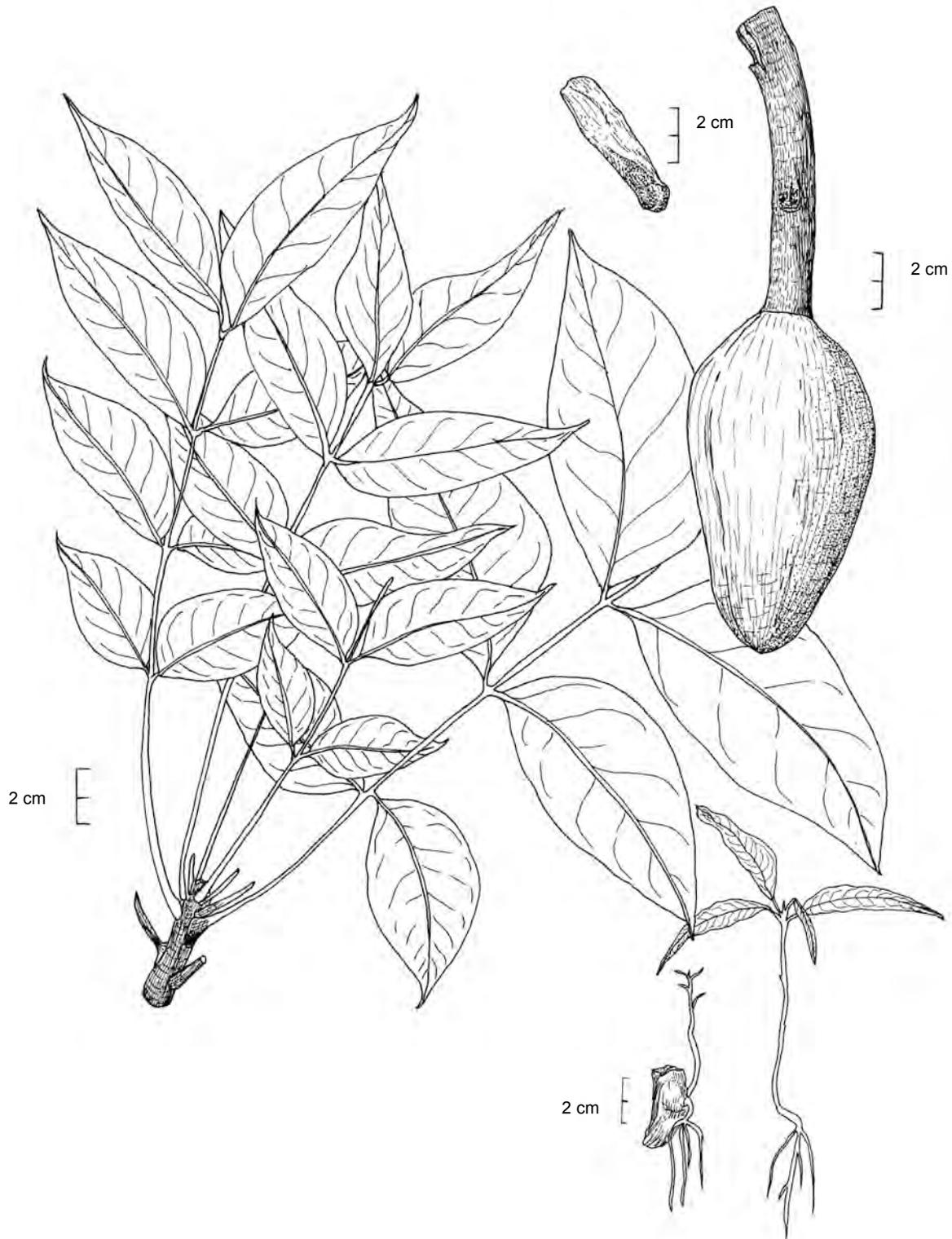
Los contenedores utilizados para la propagación de Caoba son bolsas de polietileno negro de medidas 20 X 10 cm. El sustrato usado es una mezcla de suelo, arena y abono orgánico (composta), cuya proporción varía entre viveros. Esta especie es propagada comúnmente por siembra directa en los envases. Las semillas deben plantarse en marzo para asegurar que las plantas estén listas para establecerse en campo al inicio de la estación lluviosa, en julio. Las mezclas de tierra, arena, composta, aserrín, cáscara de arroz, corteza de árboles y paja, deben ser utilizadas como sustratos (Patiño *et al.*, 1993b).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La testa de las semillas es ligeramente parda a rojo parda, suave, opaca, cartácea e internamente llena de numerosas bolsas de aire. La testa se expande hacia el ápice en una ala lateral fina y frágil, lo cual resulta del exostoma del rafe sobrecrecido. El tegmen es de color crema o blanco, granular, opaco y unido firmemente al embrión. El hilo está al final de las alas, unidos profundamente y puntiforme, y a veces tiene remanentes de tejidos funiculares. Las agrupaciones vasculares son prominentes, descendiendo a lo largo de las alas y conectados al embrión a través de la calaza, que se puede ver como una protuberancia negra y longitudinal, localizada al extremo opuesto de la radícula. El micrópilo es indiscernible. El endospermo es entero, blanco, delgado y pulposo, y firmemente rodeando el embrión. El embrión es transversal, casi bilateralmente simétrico y blanco, con un eje recto. Los cotiledones son obovados, comprimidos y expandidos, enteros, aplanados y foliáceos, uniéndose uno del otro a lo largo de la superficie adaxial. La plúmula es indiferenciada. La radícula es pequeña, globosa y ligeramente prominente (Alvarenga y Flores, 1988; Corner, 1976; Niembro, 1982; Pennington y Styles, 1981; Pennington y van Rijn, 1984; Standley y Steyermark, 1946b; Stoffers, 1984; Wilson, 1924).

La germinación comienza con la distención y hacia fuera, arqueándose desde el punto de inserción de los cotiledones, con el eje del embrión, dado que el tipo de peciolo se forma entre estas estructuras. Subsecuentemente, el epicótilo y la radícula se alargan. La plúmula compuesta de dos hojas, inicia el crecimiento y diferenciación, cuando el epicótilo es de 1 a 3 cm de largo. En esta etapa de crecimiento, se presentan cambios rápidos en la morfología y fisiología del tallo. Las primeras dos hojas incrementan en tamaño y cambian de rojo a verde, indicando la aparición de pigmentos fotosintéticos. Simultáneamente, la radícula desarrolla raíces secundarias, terminando la fase de germinación. Las plántulas continúan creciendo y desarrollan nuevas hojas que proveen nutrientes para el árbol.

Algunas semillas tienen dos embriones funcionales (poliembriónicos), uno usualmente menor que el otro, el cual germina casi simultáneamente y produce dos plántulas de tamaños diferentes. Si las plántulas se separan en el momento correcto, éstas pueden crecer y desarrollarse. La ocurrencia de poliembiones es baja. En la Estación Experimental de China, sólo 3 de 500 plántulas (0.6 %) presentaron poliembiones.



Swietenia macrophylla King

Página en Blanco

Swietenia macrophylla x mahogani

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Meliaceae

Swietenia x aubrevilleana Stehlé y Cusin

Caoba híbrido, hybrid mahogany

Debido a que la distribución de las especies parentales no se entrelazan, los híbridos de la Caoba no se presentaron hasta que las especies fueron ampliamente plantadas; consecuentemente, ésta especie no tiene una distribución nativa. Sin embargo, cuando *Swietenia macrophylla* King y *S. mahogani* (L.) Jacq. crecen o se plantan una cerca de la otra, la probabilidad de que ocurra una hibridación es alta. El híbrido es bastante común en Puerto Rico y se ha reportado con una distribución natural en Cuba (Marquetti *et al.*, 1975) y Martinique (Stehlé, 1946). La polinización controlada fue usada para producir el híbridos en Taiwan (Lee, 1968). Las plantaciones de híbridos han sido establecidas en St. Croix, Islas vírgenes americanas (Weaver y Francis, 1988) y Puerto Rico, y las semillas se han distribuido ampliamente a través del Caribe y todo el mundo.

Identificado primeramente en Puerto Rico en el año 1935 (Whitmore e Hinojosa, 1977), el híbrido de *S. macrophylla x mahogani* es un árbol de rápido crecimiento con tronco recto y copa moderadamente densa. Sin embargo, han sido reportados rodales e individuos conocidos que son relativamente jóvenes, con una altura de 30 m y diámetro de 1 m. En árboles de mayor edad es posible contar con mayores diámetros. La variabilidad inherente a la población proporciona a esta especie una amplitud ecológica grande. La especie prospera en una precipitación media anual de 700 a 3000 mm y tolera una considerable variación de textura de suelos, pH y nutrientes. Lugares que se deben evitar son suelos que se hayan erosionado hasta el subsuelo, suelos compactos y suelos pantanosos. El híbrido sobrepasa en crecimiento y supervivencia a *S. macrophylla* y *S. mahogani* en los bosques húmedos y secos de St. Croix, en las primeras dos estaciones de crecimiento (Noble y Briscoe, 1966). El crecimiento del híbrido no difiere significativamente de *S. macrophylla* durante las tres primeras estaciones de crecimiento, en los bosques húmedos de Puerto Rico (Bauer, 1987).

No es lo suficientemente abundante como para ser considerada una especie comercial. Pequeñas cantidades de árboles se talan en Puerto Rico, y la madera se mezcla y vende con otras caobas para ser usadas en la construcción de muebles, gabinetes, puertas, instrumentos musicales, marcos, objetos torneados y tallados. En

estudios recientes de la gravedad específica de árboles producidos en plantaciones, tuvo un promedio de 0.58 y el híbrido tuvo un promedio de 0.55; *S. macrophylla* tuvo un promedio de 0.47, difiriendo significativamente de las dos primeras (Francis, en impresión). El híbrido se usa en plantaciones para conservación, ornamentales y como sombra. Es de rápido crecimiento y la proliferación de raíces poco profundas limita su uso en calzadas, aceras y otras estructuras (Francis *et al.*, 1996).

Los árboles plantados comienzan su floración y fructificación entre 10 y 25 años de edad. La floración generalmente ocurre durante la estación seca o el verano en Puerto Rico y los frutos maduran durante el invierno. Las flores pequeñas y verde-amarillentas crecen en panículos saliendo de las axilas de las hojas, cerca del tope de las ramas. Debido a que el clima de Puerto Rico es relativamente estable y las características inherentes del árbol, los árboles con frutos pueden encontrarse en casi cualquier época del año. Los frutos son cápsulas que se abren en cinco partes para dispersar las semillas. Teóricamente, las capsulas pueden variar en tamaño, ya sea por corresponder a uno de los árboles padre o a los otros, de 6.5 a 17.5 cm de largo. Longitudes entre 12 y 16 cm son las más comunes.

La recolección de semillas se hace cuando algunas de las cápsulas en el árbol han abierto. Durante la maduración, el color de la cápsula cambia de grisáceo a gris-pardo, rojo-pardo o pardo. El cambio de color es a veces difícil de observar, por lo que es difícil juzgar la madurez de la cápsula. Sin embargo, durante la recolección, las cápsulas con una sombra verde discernible, no deben considerarse. Usando palos con podadoras, escaleras o cestos colgantes, las cápsulas se cortan del árbol. Éstas son secadas al sol hasta que abren parcialmente. Las cápsulas se abren completamente y las semillas se remueven y secan más, sobre mallas bajo sombra y en áreas bien ventiladas. Bauer (1987) determinó 1,538 semillas/Kg, sin alas, mientras que Francis y Rodríguez (1993) encontraron 2,580 semillas/Kg enteras y secadas al aire.

Estas semillas se almacenan en contenedores sellados. Bauer (1987) no encontró diferencias de germinación entre

Especies 5

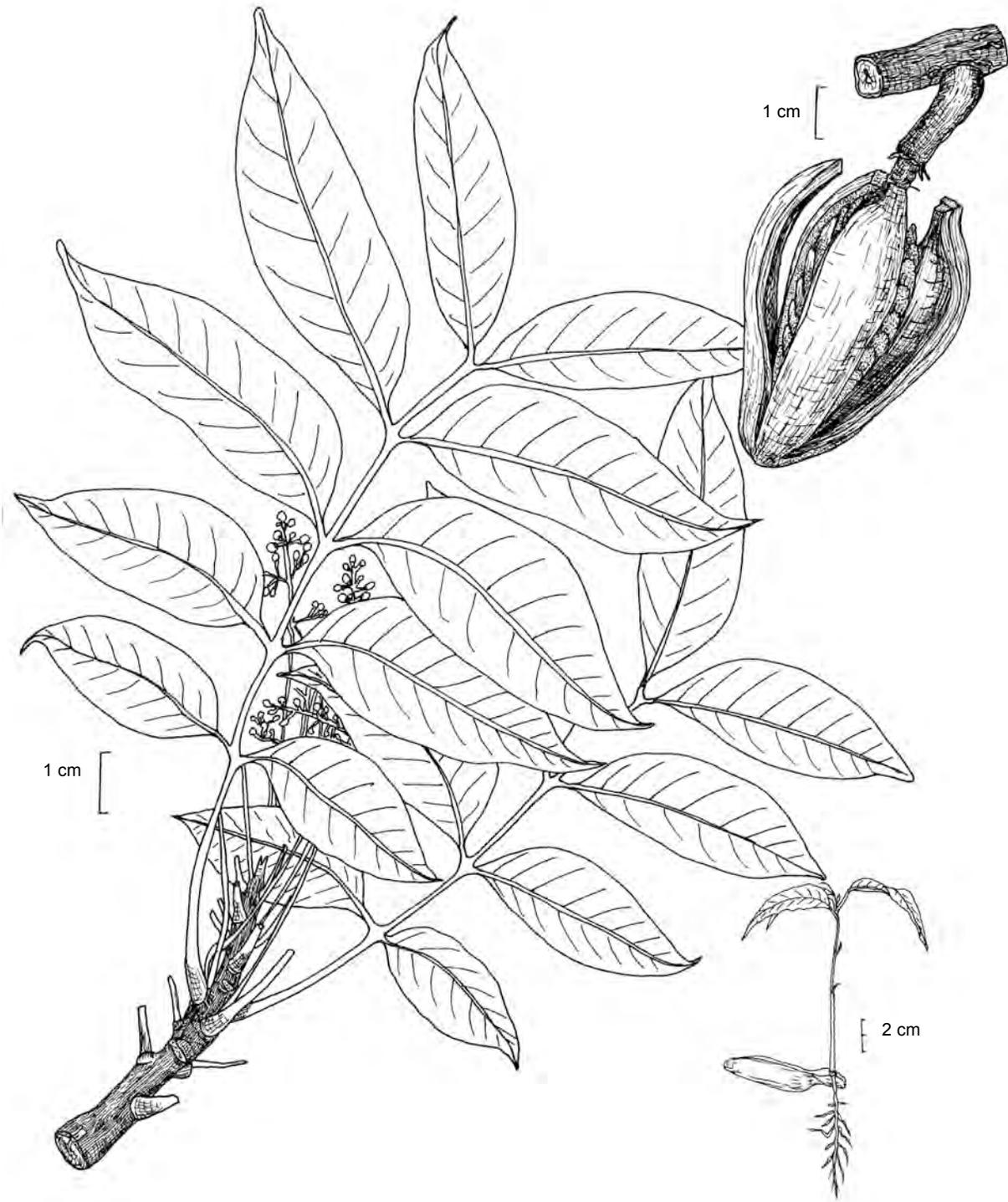
semillas almacenadas por 6 meses a 24°C y aquellas refrigeradas por 6 meses a 5°C.

No son necesarios los tratamientos de pregerminación. Las semillas pueden germinar en arena fina, camas, o directamente en bolsas de vivero o contenedores. Cualquier medio de germinación debe ser esterilizado para prevenir problemas con la enfermedad de los almácigos (*Damping-off*). Las semillas deben esparcirse y cubrirse ligeramente (1 cm de profundidad), o insertarse de forma individual una parte de la semilla en el sustrato. La germinación inicia casi a los 17 días (Francis y Rodríguez, 1993) y se completa en cerca de 50 días después de la siembra (Bauer, 1987). Se han reportado tasas de germinación del 83 % (semillas frescas) y 73 % (semillas almacenadas por 6 meses) (Bauer, 1987; Francis y Rodríguez, 1993).

Las nuevas plántulas germinadas en camas o charolas pueden ser trasplantadas a bolsas de plástico, contenedores o camas de vivero, después de que éstas desarrollan de dos a tres hojas. Se recomienda su establecimiento en campo cuando las plantas han alcanzado 50 cm de altura, para grandes plantaciones de bloques sólidos. En el vivero, las plantas alcanzan la altura de plantación de los 6 a 10 meses. Para plantaciones lineales, se recomienda usar plantas de 50 a 100 cm de altura. Las plantas pueden usarse como ornamentales y deben tener de 1 a 1.5 m o más en altura, antes de plantarse. Las plantas producidas a raíz desnuda o con propagación vegetativa, son recomendables para suelos húmedos al momento de la plantación, y permanecerán húmedos por varios meses. Las plántulas no deben dejarse secar o calentar antes de plantarse. En lugares secos, se recomiendan plantas en bolsas o contenedores. Las plantas deben protegerse contra las malezas y pastos por 2 años, después de haberse plantado, y se recomienda un deshierbe anual de las enredaderas, hasta que las plantas cubran la vegetación.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Observadores en St. Croix notaron que las hojas de las plántulas del híbrido putativo son casi la mitad en tamaño con respecto a las de los árboles padres (Briscoe y Lamb, 1962). Investigaciones en Cuba han mostrado que el tamaño de la hoja de las plántulas se manifiesta de acuerdo a la tasa 1:2:1 de la genética clásica mendeliana (Marquetti *et al.*, 1975). En plantaciones de árboles híbridos putativos mayores, la variación en tamaño de las hojas de *S. macrophylla* a la de *S. mahogani* es aparente. El tamaño de la cápsula también varía de forma similar, pero no es necesariamente acoplada con el tamaño de las hojas. Árboles con hojas pequeñas pueden tener cápsulas grandes, y árboles con hojas grandes, pueden tener cápsulas pequeñas. Las variaciones, a pesar de ser menos obvias, pueden ser vistas en forma, estructuras y número de limbos, así como del patrón de la corteza.



Swietenia macrophylla x mahogani

Página en Blanco

Swietenia mahogani C. DC.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Meliaceae

Sin sinónimos

Acajou, acajou de Saint Domingo, caoba de Santo Domingo, caobilla, madeira mahogany, mahogany du pays, mahogani petites feuilles, mahok, mahoni, small-leaf mahogany, Spanish mahogany, West Indian mahogany, West Indies mahogany (Little y Wadsworth, 1964)

Su distribución nativa incluye la punta sureste de Florida, Los cayos de Florida, Las Bahamas, Cuba, Jamaica y las Islas de La Española. La especie se ha plantado como un árbol ornamental fuera de su distribución natural, tanto en Florida como en varias islas caribeñas, Hawaii, la India, Sri Lanka y las Islas Fidji. Se ha naturalizado o diseminado a innumerables sitios de Puerto Rico y las Islas Vírgenes Americanas (Francis, 1991).

Es un árbol de tamaño medio a grande, con tronco recto o torcido y copa ramosa. A pesar de que la mayoría de los árboles que se observan comúnmente son de tamaño medio, esta especie de larga vida puede crecer hasta alcanzar un tamaño grande. Un árbol plantado hace más de 200 años en Saint Croix, Islas Vírgenes Americanas, ha alcanzado 2 m de DN y 25 m de altura (Weaver y Francis, 1988). El crecimiento del diámetro puede variar de 0.3 a 1.4 cm/año, dependiendo del clima, suelo, competencia y edad (Francis, 1991). La especie crece en una amplia variedad de lugares. Las áreas que reciben un promedio de precipitación anual de 760 a 1780 mm son mejores. Coloniza áreas que reciben rocío de agua salada; suelos que se ha desarrollado a partir de margas, piedra caliza porosa, arena costera o rocas serpentinas, y suelos con pH entre 5.0 a 8.5. Sin embargo, plantaciones en suelos con valores de pH de 5.0 o menores, y precipitación cercana a 2250 mm por año, murieron completamente en Puerto Rico (Francis, 1991). Plantas ornamentales en parte de Florida toleran heladas ligeras y poco frecuentes.

Razas geográficas no han sido reportadas, pero los híbridos se presentan en lugares en los que se planta cerca de *S. macrophylla* y *S. humilis* (Whitmore e Hinojosa, 1977).

Antes de los 400 años de explotación de los rodales naturales, la madera tropical de esta especie fue la más conocida y valorada en el mundo de la construcción de gabinetes y muebles. Actualmente aun se cortan pequeñas cantidades de árboles procedentes de plantaciones, de la periferia de los caminos y de rodales naturales (Francis, 1991). El duramen tiene un color pardo o pardo rojizo, u oscuro (Longwood, 1962) y la gravedad específica de la

madera secada en estufa es cercana a 0.6 (Heck, 1937; Kyoch y Norton, 1938). La madera se seca sin que se albee o se marque, y se puede trabajar fácilmente de forma manual o con herramientas. Se usa para hacer y reparar muebles finos, pasamanos, cuadros, tallados y manualidades. Los árboles pequeños y ramas se usan para postes, carbón y leña. El árbol se produce con fines ornamentales o para sombra en las Indias Occidentales y en general, en los trópicos (Francis, 1991).

La floración y la fructificación de los árboles en plantaciones inicia entre los 12 y 13 años de edad (Lamba, 1966). Sólo los árboles dominantes y codominantes florecen. La floración se presenta en primavera y a principios del verano (Little y Wadsworth, 1964). Las flores son unisexuales y los árboles monoicos, con flores masculinas y femeninas presentes en cada inflorescencia (Lee, 1967; Styles, 1972). Las flores son aparentemente polinizadas por abejas y palomillas (Styles y Khosla, 1976). El fruto es pardo, una cápsula en forma de huevo o pera, y cerca de 6 a 10 cm de largo (Schubert y Zambrana, 1978). Los árboles grandes pueden producir cerca de 100 cápsulas, pero la producción de semillas es irregular año con año. Los frutos maduran durante el invierno (Little y Wadsworth, 1964). Cuando maduran completamente, la cubierta leñosa se abre en cinco secciones desde la base hacia arriba y se cae antes de que las semillas se dispersen. Las semillas aladas (sámaras) son de 5 a 6 cm de largo y de coloración crema a rojo pardo (Bisse, 1981). Una cápsula puede contener hasta 60 semillas. Una muestra de 50 cápsulas en Puerto Rico, produjeron un promedio de 39 ± 1.3 semillas, con variación de 19 a 56 semillas (Francis, 1991).

Las semillas se recolectan después de que unas cuantas cápsulas se abren en el árbol. Al madurar, el color de las cápsulas cambian de verdoso a gris o gris - pardo, rojo-pardo o pardo; durante la recolecta, las cápsulas con un discernible tono verde deben eliminarse. Los palos de podar, escaleras y canastas colgantes se usan para coleccionar las cápsulas de los árboles. Las cápsulas se secan al sol hasta que se abren parcialmente; éstas se abren rompiéndolas, se remueven las semillas y se secan sobre

Especies 5

redes, en un área bien ventilada. Las semillas secadas al aire alcanzan un promedio de 7,000/Kg (Marrero, 1949). Las semillas se colocan en contenedores sellados y se pueden almacenar a temperatura ambiente por 2 meses. Si se requiere más tiempo de almacenamiento, las semillas deben refrigerarse. Evidencias en *S. macrophylla* indican que no se deben de almacenar por más de un año (Marrero, 1943). *Swietenia mahogani* parece tener semillas con características similares.

No son necesarios tratamientos de pregerminación. La germinación es hipógea. Las semillas germinan en casi cualquier medio húmedo. En promedio, un 70 % de germinación se observó en pruebas realizadas en Puerto Rico y en promedio, se requieren de 18 días antes de que las primeras semillas germinen (Marrero, 1949).

Una forma probada de germinación en el vivero es regar semillas frescas en una mezcla húmeda de suelo, en

charolas o camas cubiertas con cerca de 1 cm de mezcla de suelo. Las nuevas plántulas se trasplantan después de la germinación en contenedores, bolsas de polietileno o camas en el vivero, hasta que desarrollan de dos a tres hojas. Las plantas del vivero alcanzan cerca de 20 cm en 6 meses, y de 60 m en 1 año. Las planas se establecen en campo cuando alcanzan de 30 a 50 cm de altura, recomendándose para bloques grandes o sólidos. Plantas con una altura de 50 a 100 cm se recomiendan para plantaciones en línea. Las plantas que se usarán como ornato, deben alcanzar de 1 a 1.5 m de altura o más, antes de ser plantadas. Las plantas producidas a raíz desnuda son adecuadas para lugares húmedos en los cuales la humedad permanecerá por varios meses. Las plantas no deben dejarse secar o calentarse antes de que sean plantadas. En sitios secos, se recomienda usar plantas producidas en bolsas o en contenedores. Las plantas deben protegerse de malezas, pastos y enredaderas por 2 ó 3 años después de la plantación.



Swietenia mahogani C. DC.

Symphonia globulifera L.f.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Clusiaceae

Maronobeia coccinea Aubl., *Maronobeia esculenta* Arrudo

Barillo, bogum, botoncillo, cerillo, cero, leche amarillo, marillo, pimientillo, sambogum, varillo

Tiene una amplia distribución en los trópicos de América, África y Madagascar, mostrando pequeñas variaciones a través de su distribución. En los trópicos de América, el árbol se distribuye desde el sur de México al norte de Sudamérica. En Panamá, crece más frecuentemente en la costa atlántica (D'Arcy, 1980), pero en Costa Rica también crece en tierras húmedas y bajas, en la costa del Pacífico (Hurtado, 1996).

Es un árbol de lento crecimiento, de porte medio a alto que alcanza de 20 a 30 m en altura (la altura promedio es de 15 m) y de 0.3 a 1 en DN. En la Finca La Selva, Costa Rica, la especie es pequeña, con menos de 10 m de altura, pero en el Parque Nacional del Tortugero y Braulio Carrillo, es un árbol grande. El tronco es largo, recto y cilíndrico; normalmente tiene raíces cortas, fuertes y en forma de zancos en su parte baja. La corteza es acanalada y la copa es densa y estrecha. Una sabia amarillenta está presente en todas las partes de este árbol. Las hojas son opuestas, sin estípulas, lanceoladas u oblongas, acuminadas, glabras y con una base cuneada. La lámina es de 5 a 11 cm de largo y de 1.5 a 3 cm de ancho; la costa está impresa encima y elevada en la parte baja, y las numerosas nervaduras laterales son rectas y paralelas. Los árboles grandes crecen en mezclas de bosques perennes y húmedos (3500 a 5000 mm de precipitación anual y de 23 a 26 °C de temperatura media), desde el nivel del mar hasta los 900 m (Allen, 1956). Especímenes más pequeños forman rodales casi puros, comúnmente muy extensos y que se presentan en áreas con ciénagas de agua fresca.

La madera es pesada (gravedad específica de 0.56) y se seca a una tasa moderada sin mayores defectos. La albura seca es de color gris-amarillenta, y el duramen seco es pardo-amarillento (Carpio, 1992). Los granos son generalmente rectos, aunque algunos están entrecruzados; la textura es de media a gruesa, y el lustre es regular. El veteado tiene líneas muy conspicuas y arcos en la superficie radial, moteada en el plano tangencial; los poros son usualmente solitarios y no muy conspicuos. La madera tiene buena trabajabilidad y posee una alta durabilidad natural. Sin embargo, es difícil de tratar con preservativos. Se usa para muebles, puentes, postes de cercas, torneado, barriles para sólidos, durmientes de líneas de ferrocarril, botes y barcos, cajas, cajones, triplay y pulpa (Carpio, 1992). El látex se usa para hacer velas y antorchas, sellado

de botes y tratar úlceras (Allen, 1956). También produce un tinte color "kaki" soluble en amonio, y se usa en la Guyana Británica para dar a la piel una rica coloración parda oscura.

Florece desde inicio de julio hasta finales de febrero, y los árboles individuales permanecen floreciendo por casi dos meses (Allen, 1956). Las flores son casi globosas, cerosas, de color rojo sangre, y nacen en cabezas densas al final de las cortas ramas laterales. Las flores son muy vistosas a distancia, abundantes y segregan un néctar solamente durante el período bisexual (Hurtado, 1996; Pascarella, 1992). En la península de Osa en Costa Rica, la producción de frutas más abundante se da desde abril hasta mayo (estación seca) (Hurtado, 1996). Los frutos son subglobosos, de 2 a 4 cm de largo, superadas por el estilo persistente de las ramas, correoso y de color pardo o amarillo. Los frutos contienen de una o tres semillas elipsoides o subglobosos.

Las semillas en condiciones naturales germinan en menos de 30 días (Hurtado, 1996). Las plántulas son tolerantes a la sombra durante la etapa inicial de crecimiento, pero requieren más luz para crecer y desarrollarse en las etapas subsecuentes.



Symphonia globulifera L.f.

Tabebuia donnell-smithii Rose

**NADIA NAVARRETE-TINDALL Y
MARIO A. ORELLANA NÓÑEZ**

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos
(Departamento de Biología de la Universidad Estatal de Nuevo México)
Facultad de Agronomía, Universidad de El Salvador

Familia: Bignoniaceae

Cybistax donnell smithii (Rose) Seibert, *Cybistax millsii* Miranda, *Roseodendron donnell-smithii* (Rose) Miranda, *Roseodendron millsii* (Miranda) Miranda, *Tabebuia millsii* (Miranda)

Cacho de venado, comida de culebra, copal, cortez, cortez blanco, duranza, flor de zope, gold tree, palo blanco, primavera, white mahogany (Andrino *et al.*, 1991; Gentry, 1992; Standley, 1926; Witsberger *et al.*, 1982)

Se distribuye naturalmente desde México a El Salvador, Honduras, Colombia y Venezuela (Gentry, 1992). Se ha plantado como una especie ornamental en Hawaii (Carr, 1998; Kuck y Tongg, 1960). Hay aproximadamente 100 especies en el género *Tabebuia* (Gentry, 1992). *Tabebuia chrysea* S. F. Blake o roble amarillo, es endémico de los bosques secos del norte de California y del noroeste de Venezuela. *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC., uno de los árboles nacionales de El Salvador, es apreciado por la alta calidad de su madera y la belleza de sus flores (Rojas, 1993).

Es un árbol con tronco recto que alcanza hasta 35 m en altura (Standley, 1926). Este árbol puede ser cosechado para madera a los 35 años (Andrino *et al.*, 1991). Es un árbol desciduo con hojas desde mayo hasta enero. Las hojas son palmadas compuestas, con cinco a siete folíolos. Las hojas carecen de pelos estrellados presentes en otras especies de *Tabebuia*. Acorde con Gentry (1992), este árbol crece desde el nivel del mar hasta los 900 m. Andrino *et al.* (1991) reportaron que crece desde los 800 hasta los 2000 m en altitud, y en áreas con precipitación anual desde los 1500 a los 4000 mm.

Conocida comercialmente como Caoba Blanca (Standley, 1926), la madera fina de *T. donnell-smithii* tiene textura media. De acuerdo con Gentry (1983), la madera es una de las más duras y pesadas de los neotrópicos. Se usa mundialmente para enchapado, muebles, utensilios caseros, pisos y gabinetes (Andrino *et al.*, 1991; Carr, 1998). Se planta como una especie ornamental debido a sus flores amarillas y llamativas, que aparecen cuando el árbol ha perdido sus hojas (Navarrete-Tindall, 1997). Las flores duran menos de una semana.

Florece brevemente en diciembre y abril, y fructifica en mayo y junio (Witsberger *et al.*, 1982). Las flores amarillas y tubulares se producen en panículas; los frutos son cápsulas cilíndricas, elongadas y dehiscentes, que contienen muchas semillas aladas que se dispersan con el viento.

Los frutos se recolectan antes de que se abran y maduran antes de que las semillas sean extraídas. Las semillas se separan de los frutos en forma manual.

Se propaga por semillas y vegetativamente. Una o dos semillas se siembran en bolsas de polietileno con sustrato a base de tierra, con buen drenaje y riego frecuente. Las semillas germinan en 12 a 18 días y el porcentaje de germinación es de 46 a 47 % en El Salvador (Jara, 1996). Las plántulas pueden ser trasplantadas en mayo, al comienzo de la estación lluviosa, cuando tienen de 2.5 a 5 cm de altura y más de dos hojas verdaderas. Mediante propagación vegetativa, los cortes de 25 a 199 cm de alto se establecen en bolsas de polietileno, y se riegan frecuentemente (Andrino *et al.*, 1991), o pueden enraizarse directamente en el campo sin adición de reguladores del crecimiento.

Página en Blanco

Tabebuia guayacan (Seem.) Hemsl.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Bignoniaceae

Tecoma guayacan Seem

Cortez, corteza, guayacán

Distribuida desde el sur de México hasta Colombia, es muy abundante en Costa Rica y Panamá.

Es un árbol de rápido crecimiento, de tamaño medio a grande, que alcanza de 25 a 50 m de altura y de 40 a 60 cm de DN; a veces crece hasta alcanzar los 2 m de DN. El tronco es recto y cilíndrico con prominentes raíces fuertes y copa redondeada. La corteza es de color canela o amarillenta a gris-parda, y se abre a través de sus largas ranuras, poco profundas y verticales, con placas formadas por las ranuras que se rompen en escamas. Los folíolos son subtrigonales y glabros; los nudos carecen de glándulas interpecioladas o pseudopecioladas. Las hojas son opuestas y palmeadas, con cinco a siete folíolos (comúnmente cinco) y sin estípulas. Los folíolos son lanceolados u ovados, acuminados y basalmente redondeados y obtusos. Los folíolos terminales son de 9 a 30 cm de largo y de 3.7 a 15.5 cm de ancho; con folíolos intermedios de 8 a 30 cm de largo y de 2.8 a 15 cm de ancho; los folíolos laterales son de 6 a 21.5 cm de largo y de 2.1 a 10.7 cm de ancho. Los folíolos se dividen parcial o completamente en siete hojuelas. El par basal es pequeño, entero (o serrulado en plántulas), membranoso, pequeña mente lepidotado (por lo menos debajo) y estrellado pubescente, con tricomas multicelulares en la axila de los nervios laterales en el envés. La especie crece en los bosques húmedos tropicales, a veces alcanzando los bosques húmedos de pre-montaña. A pesar de que este árbol requiere climas húmedos y calidos para un buen crecimiento, prefiere suelos con buen drenaje típicas de las áreas empinadas y colinas.

La madera se considera extremadamente pesada, con una gravedad específica de 0.85. La albura es anaranjada clara cuando se seca; el duramen es pardo oscuro con algunas trazas verde oliva. El grano es muy entrecruzado, con bandas estrechas; la madera tiene textura media y lustre pobre. El veteado consiste de bandas finas en la superficie radial y los poros son primariamente solitarios e inconspicuos (Carpio, 1992). La madera se seca rápidamente con efectos moderados en los extremos. Es difícil de trabajar y preservar, pero tiene buena durabilidad natural. Se usa para durmientes en vías de ferrocarril, pisos pesados, botes, patas de muebles, implementos agrícolas, artículos deportivos y pilares en muelles.

Florece primariamente a finales de marzo hasta mayo; ocasionalmente, aparecen flores individuales durante la estación húmeda (mayo a noviembre). La inflorescencia es una panícula terminal, las flores, de dos a tres, en las ramas con bracteos cadúceas. Las flores tienen un olor muy débil, el cáliz es campanulado y la corola es amarilla, con marcas rojizas en la garganta. El fruto es una cápsula cilíndrico lineal, de 29 a 61 cm de largo, y de 1.0 a 2.9 cm de ancho, esencialmente glabra, inconspicua, lepidota o fuertemente estrellada y pubescente. Las semillas son de 0.9 a 1.1 cm de largo y de 3.5 a 4.0 cm de ancho; las alas son hialinomembranosas y claramente demarcadas del cuerpo de la semilla. Las semillas se dispersan tarde, en la estación seca, al inicio de la estación húmeda.

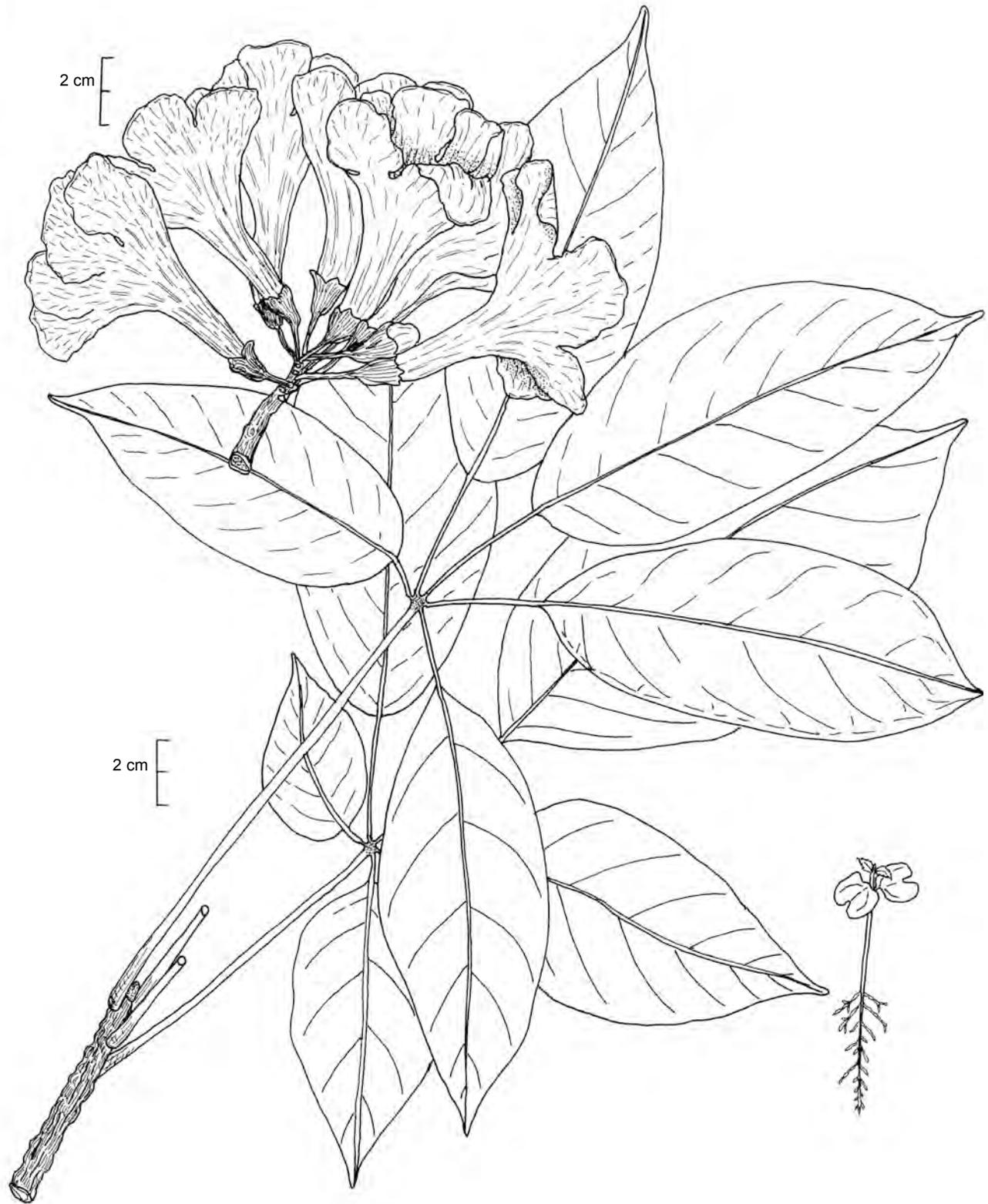
No existe información sobre su propagación; sin embargo, algunos datos en la reproducción de las especies relacionadas se presentan en la próxima sección.

INFORMACIÓN ADICIONAL

La especie se reconoce vegetativamente por sus tricomas estrellados debajo de la axila de las nervaduras laterales de la hoja, que en general es glabra y tiene tendencia a tener siete folíolos (Gentry, 1973). Está estrechamente relacionada con *T. serratifolia* de Sudamérica, la cual tiene tricomas simples en las axilas de los nervios laterales y grandes tricomas dentro del tubo de la corola. En Costa Rica, la especie se confunde algunas veces con *T. ochracea* subsp. *neochrysantha*, que también tiene flores amarillas.

Cuando las semillas de *T. rosea* y *T. ochracea* subs *neochrysantha* se mantienen herméticamente en bolsas plásticas en una cámara a 5°C, su viabilidad se puede mantener por 3 a 6 meses. Cuando se colocan en contenedores de vidrio mantenidas a 18°C, su viabilidad se pudo mantener por un año. Las semillas de *T. rosea* se pueden mantener viables por 2 años.

Especies T



Tabebuia guayacan (Seem.) Hemsl.

Tabebuia rosea (Bertol.) DC.

E. M. FLORES Y W. A. MARÍN

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica y Escuela Nacional de Biología,
Universidad de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Bignoniaceae

Couralía rosea (Bertol.) Donn. Sm (Botanical Gazette 20: 9; 1895); *Sparattosperma rosea* (Bertol.) Miers (Proceeding of the Royal Horticultural Society of London 3:9; 1863); *Tabebuia mexicana* (C. Mart. Ex DC) Hemsl. (Biologia Centrali-Americani, Botany. 2:495; 1882); *Tabebuia pentaphylla* (L.) Hemsl. (Biologia Centrali-Americani, Botany 2:495; 1882); *Tabebuia punctatissima* (Kraenzl.) Standl. (Tropical Woods 36: 18; 1933); *Tecoma evenia* Donn. Sm (Botanical Gazette 20[1]8; 1895); *Tecoma mexicana* C. Mart. Ex DC. (Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 9: 218; 1845); *Tecoma punctatissima* Kraenzl. (Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 17: 221; 1921); *Tecoma rosea* Bertol. (Novi Commentarii Academiae Scientiarum Instituti Bononiensis 4: 425; 1840)

Amapa, amapa rosa, amapola, apamate, cachahua, cul, hokab, ícotl, kokab, li-ma-ña, macuelis de bajo, macuelizo, macuil, macuilís, macuilixuatl, maculigua, maculís, maculishuate, maculiz, maculiz prieto, mano de león, maqueliz, maquile, maquilicua, maquilis, matilisqueate, mayflower, orumo, palo blanco, palo de rosa, palo yugo, primavera, roble, roble blanco, roble colorado, roble de sabana, roble de San Luis, roble de yugo, roble de río, roble macuelizo, roble morado, roble prieto, roble sabanero, rosa morada, satanicua, tural, yaxté (Gentry 1992, Pennington y Saruhkán, 1968; Pittier, 1957, Record y Hess, 1949, Standley, 1938)

Es nativa de América continental y común desde las tierras bajas húmedas a las tierras secas altas, desde el sur de México hasta Venezuela y costa de Ecuador (Gentry, 1992). La especie se puede encontrar en rodales puros, árboles aislados o en bosques mixtos (Longwood, 1971).

Es un árbol alto, de rápido crecimiento que alcanza desde 25 a 30 m de altura y 1 m de DN. La copa es ancha, estratificada e irregular, con pocas ramas horizontales; el tronco es recto, a veces acanalado en la base. La ramificación es simpodial; los foliolos son subtetrales (Gentry, 1992). La corteza es gris, negruzca o gris-parda, áspera, con fisuras angostas verticalmente y márgenes suberosos (Gentry, 1992); la corteza interna es de color crema o rosácea, fibrosa, amarga, con olor a menta, de 20 a 30 cm de grosor (Pennington y Saruhkán, 1968; Salas, 1993). Las hojas son decusadas, compuestas, digitadas, de peciolo largo y deciduas. Cada hoja tiene cinco foliolos de tamaño diferente; el foliolo central es más largo. Los peciolo y peciólulo son pulvinados. Éstos son elípticos y oblongos, obovados u oblongo ovados, con ápice agudo o acuminado, margen entero y base obtusa. La superficie de los foliolos es lepidotada adaxialmente y abaxialmente, aunque algunas veces puede ser glabra (Salas-Estrada, 1993; Whitmore y Hartshorn, 1969). Las hojas se caen de marzo hasta junio. Se encuentra en suelos profundos y superficiales, pero crece mejor en suelos con buen drenaje y textura fina. El pH del suelo es variable. A pesar de que la especie crece en una gran variedad de hábitats, es frecuente en los bosques que periódicamente están inundados, y suelos con drenaje moderado a bajo. El rango de elevación varía desde el

nivel del mar hasta los 1200 m, temperatura de 20 a 30 °C y precipitación media anual sobre los 500 mm.

La albura es de color crema, amarillenta o parduzca, y el duramen es pardo claro con tonos grises y dorados (Longwood, 1971). La madera es fuerte y bastante pesada; la gravedad específica básica es de 0.48 a 0.60. Líneas finas de parénquima dan a esta madera un veteado distintivo en la superficie radial, y un patrón similar a plumas en la superficie tangencial (Longwood, 1971). Tiene una textura media a gruesa, grano recto o entrecruzado, lustre medio, y en condiciones secas, es insaboro e inodoro. El secado al aire libre es rápido y provoca pequeñas fisuras en la superficie y torceduras (Longwood, 1971). La madera es fácil de trabajar excepto el cepillado, y tiene una tasa de contracción moderada (intermedia: entre Caoba y Nogal) (Longwood, 1971). La madera puede ser aserrada, moldeada, perforada y torneada con excelentes resultados; el cepillado requiere algo de cuidado para evitar que el grano se rompa o astille (Longwood, 1971). La durabilidad natural es media. La madera es moderadamente resistente a los hongos blanco y pardo de la pudrición, y susceptible al ataque de termitas y perforadores marinos (Herrera y Morales, 1993; Longwood, 1971). La preservación de la madera es fácil. La madera se usa en construcción en general, muebles, arreglos de interior, paneles, gabinetes, pisos, muelles para botes, mangos de artículos deportivos, implementos agrícolas, remos, palas, enchapado, carretas, cajas y cajones (Herrera y Morales, 1993; Longwood, 1971). La especie se clasifica como estructural tipo B (Herrera y Morales, 1993). La especie se ha usado como ornamental y para sombra,

Especies T

pero se puede usar con éxito en plantaciones comerciales (Pennington y Saruhkán, 1968).

La floración se presenta en enero y febrero y la polinización es entomófila. Las flores son hermafroditas, zigomórficas y solitarias o agrupadas en una inflorescencia pequeña y terminal, con un par de brácteas subtendiendo cada dicotomía (Gentry, 1992). Las flores son grandes y vistosas. El cáliz es verdoso y verde-pardo, tubular y bilabial. La corola es basal funeliforme campanulada, pentalobulada y membranácea, con el limbo abierto; es bluncuzca en la base, y rosada, magenta o casi blanca distalmente, con la apertura de la garganta rosácea (Gentry, 1992). El androceo tiene cuatro estambres, didínamo, divaricado, alternando con los lóbulos de la corola e insertos en el tubo corolar. Se presenta un estaminodio. La antera es dehiscente longitudinalmente. El gineceo está rodeado de un nectario grueso. El ovario es lineal y bilocular, con muchos óvulos biseriados en cada lóculo; el estilo es largo y el estigma es bifido.

Los frutos maduran de febrero hasta abril. El fruto es una cápsula larga, loculicida, lineal-cilíndrica, delgada, parda y bivalvar; de 18 a 35 cm de largo, 15 mm en diámetro y atenuada en ambos extremos; el cáliz es persistente (Flores, 1999; Gentry, 1992; Salas, 1993). Las semillas son blancuzcas, delgadas, con alas anchas, hialino-membranosa; la dispersión de las semillas es anemócora.

Los frutos se recolectan del árbol antes de que se abran. Las semillas se remueven de las vainas y se pueden almacenar a temperatura y humedad ambiental por varios meses. El promedio de semillas es de 40,000 a 45,000 por Kg; el contenido de agua en las semillas frescas es de 12 a 13 %. La conducta de las semillas es ortodoxa y el porcentaje de germinación varía de 75 a casi 100 %.

Las semillas no requieren tratamiento especial. La germinación se presenta bajo sombra o a pleno sol, buscando siempre que la humedad se mantenga estable. La germinación es epígea y las plántulas son fanerocotilares. La imbibición de las semillas dura 24 horas; la raíz emerge de 3 a 4 días después de sembradas.

Las semillas pueden sembrarse bajo sombra parcial en camas o bolsas plásticas, llenas con arena húmeda o mezcla de suelo y arena. El desarrollo de las plántulas es rápido y las plántulas pequeñas pueden ser trasplantadas a bolsas de plástico 8 días después de emerger. El establecimiento en campo se puede realizar cuando las plantas alcanzan los 3 a 5 meses de edad. La distancia de plantación usada en plantaciones monoespecíficas es de 3 por 3 m (González *et al.*, 1990), y la supervivencia resultante ronda el 80 %. Esta especie también se puede plantar con propágulos (Nichols y González, 1991b). Los árboles no requieren poda y no han sido reportados daños provocados por parásitos o depredadores. La tendencia del tallo a bifurcarse observada en plantaciones jóvenes debe ser controlada con apropiadas prácticas de silvícolas (Nichols y González, 1991b).

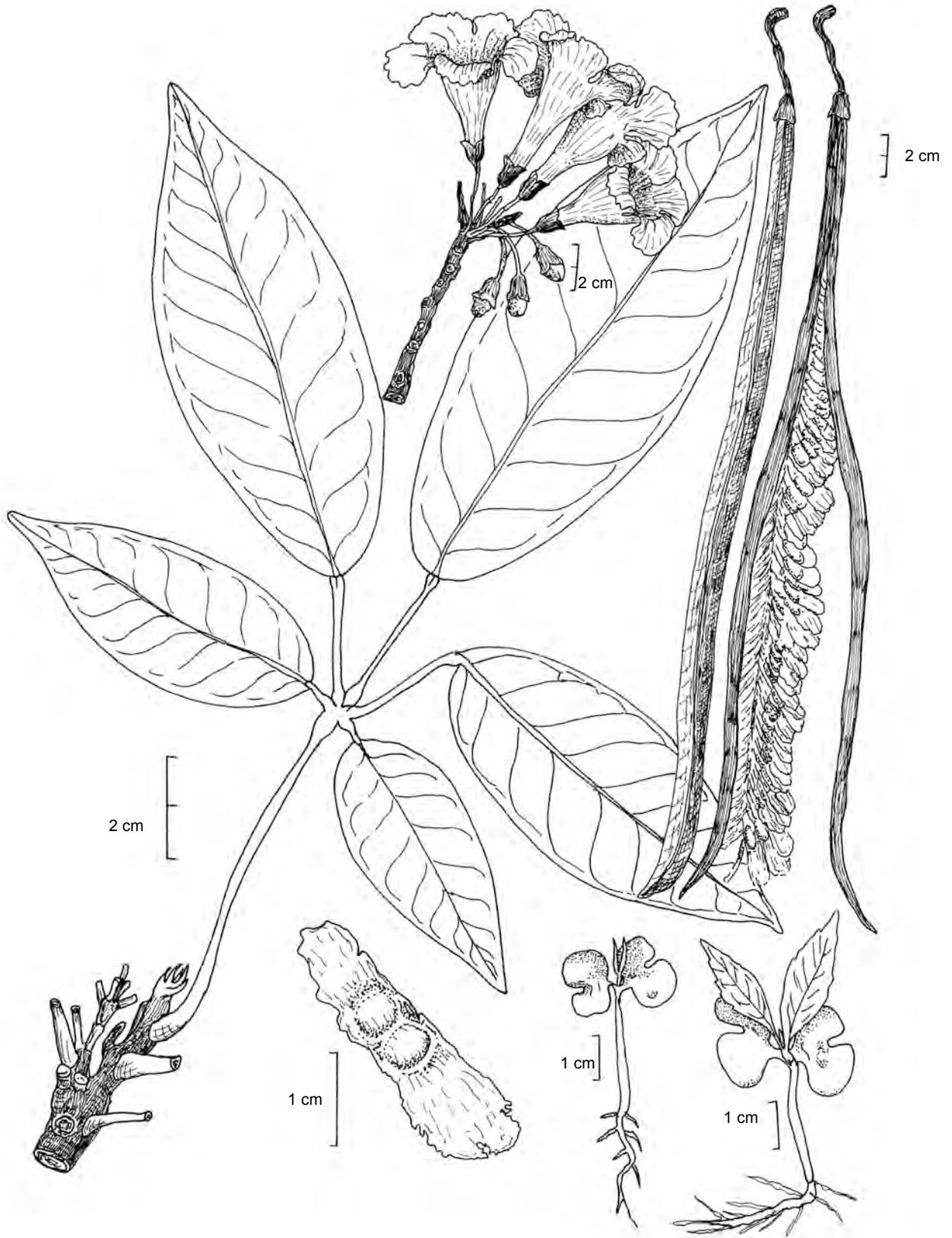
La supervivencia en Costa Rica se ha reportado en un 98%, en plantaciones en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. El incremento promedio anual en diámetro es de 1.7 cm, y el

promedio de incremento en altura de 1.5 m (González *et al.*, 1990). Las plantas jóvenes de 10 años alcanzaron 9.4 cm de DN y 8.7 m de altura en plantaciones monoespecíficas localizadas en Pejibaye, Pérez Zeledón, Costa Rica.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Tabebuia rosea fue previamente identificada como *T. pentaphylla* (L.) Hemsl. en varios países centroamericanos y Las Antillas (Holdridge y Poveda, 1975).

Debido a que la madera es similar a la del roble, se le ha dado este nombre. La madera tiene cierto parecido con la del fresno blanco (*Fraxinus americana*) (Longwood, 1971).



Tabebuia rosea (Bertol.) DC.

Página en Blanco

Talisia oliviformis (Kunth) Radlk.

ANÍBAL NIEMBRO ROCAS

Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México

Familia: Sapindaceae

Sin sinónimos

Cotoperiz, guaya, huaya, keneb, uayum, uayab, wayam

Es nativa de América. Se distribuye naturalmente desde México, a través de Centroamérica, hasta el norte de América del Sur y Las Indias Occidentales. La planta es un componente importante de los bosques húmedos y subhúmedos tropicales.

Es un árbol decíduo y dioico que alcanza hasta 20 m de altura y 50 cm de DN. El árbol crece lentamente y tiene larga vida (Hoyos, 1979). El tronco es recto, ligeramente acanalado y tiene pequeños espolones en la base. La copa es piramidal, muy densa y compuesta de ramas ascendentes. Las hojas son generalmente paripinnadas, de 5 a 15 cm de largo, y compuestas de 1 a 2 pares de foliolos elípticos, oblanceoladas u obovadas, de 3 a 8.5 cm de largo y de 1.5 a 4.5 cm de ancho. En la península de Yucatán, el árbol crece en suelos calcáreos con rocas salientes, formando parte del bosque tropical. La región donde crece tiene un promedio de temperatura anual de 26°C, con temperaturas máximas de 36.7 °C y mínima de 14.9 °C. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de abril y mayo, y las mínimas a los meses de diciembre y enero. La precipitación anual promedio es de aproximadamente 1288 mm, variando entre 900 y 1800 mm. El árbol crece desde el nivel del mar hasta los 150 m.

Es un árbol con múltiples usos. Sus frutos, dulces y amargos, son comestibles y se venden en los mercados. La hoja sirve como forraje para animales domésticos, la madera se usa para combustible y en construcción local. Las flores son productoras de miel. Se planta en patios traseros y huertos. También se cultiva como ornamental y árbol de sombra en parques, jardines y calles (Aguilar, 1966; Barrera, 1981; Cabrera *et al.*, 1982; Chavelas y González, 1985; Escalante, 1986; Flores, 1993; Hoyos, 1979; Rico-Gray *et al.*, 1991).

Debido a que su distribución geográfica es extensa, florece en diferentes periodos durante el año. El árbol comienza a florecer y fructificar entre los 5 y 6 meses años de edad. En el sureste de México, la planta florece desde febrero a mayo y fructifica de abril a junio (Cabrera *et al.*, 1982; Juárez *et al.*, 1989; Pennington y Sarukhán, 1968). Las flores presentan un dulce aroma, y son de color amarillo cremosas o amarillo verdosas, arregladas en panículas. Los frutos son bayas globosas, de 1.5 a 2.5 cm de largo y

cuando maduran, presentan un color amarillo-verdoso, dulzones, carnosos y finos. Cada fruto contiene una semilla (Cabrera *et al.*, 1982; Pennington y Sarukán, 1968). Las semillas varían en forma, desde ovoide a globosa o elipsoidal, y son de 1 a 1.5 cm de largo y diámetro. Estas están rodeadas de un arilo succulento y pulposo de color amarillo. La cubierta seminal es pardo clara, suave, opaca y crustácea.

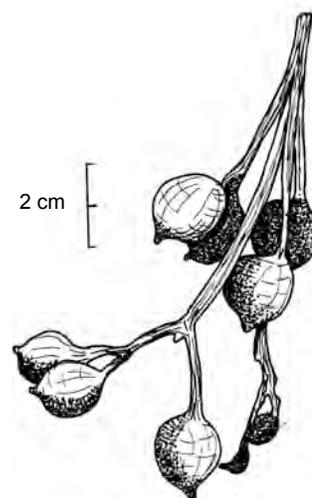
Los frutos se recolectan en abril y mayo escalando los árboles y usando palos con ganchos de metal. La pulpa se remueve de los frutos manualmente o dentro de un recipiente con agua. Las impurezas resultantes flotan y se recogen con un colador. Las semillas buenas se hunden. Subsecuentemente, las semillas se secan al sol o en áreas ventiladas por 1 ó 2 horas, dependiendo de las condiciones de luz. Las semillas alcanzan un promedio de 355 por Kg y permanecen viables por aproximadamente 9 meses, cuando se almacenan en condiciones ambientales (24 a 30 °C). Un almacenamiento prolongado reduce la viabilidad de las semillas (Vega *et al.*, 1981).

La germinación de las semillas es criptocotilar. Bajo condiciones húmedas, las semillas frescas germinan en un 80 % sin pretratamiento. Una muestra homogénea de semillas germinó aproximadamente a los 12 días después de haberse sembrado (Vega *et al.*, 1981).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El hilo es basal y vagamente elíptico o circular. El micrópilo es indiscernible. El embrión tiene un eje curvo y es asimétrico, blanco o crema en color, con cotiledones expandidos. Hay dos cotiledones masivos, desiguales y pulposos. La plúmula es indiferenciada. La radícula es ligulada (Pennington y Sarukhán, 1968; Standley y Steyemark, 1949; Vittien, 1937).

Species T



Talisia oliviformis (Kunth) Radlk.

Tamarindus indica L.

H. G. SCHABEL

Escuela de Recursos Naturales
Universidad de Wisconsin
Stevens Point, WI

Familia: Fabaceae

Tamarindus occidentalis Gaertn., *T. officinalis* Hook

Indian date, Madeira mahogany, tamarin, tamarind, tamarindier, tamarindo, tamarinier

Es la única especie de este género (Léonard, 1957). Se originó en los trópicos del viejo mundo, pero ahora crece pantropicalmente (Parrotta, 1999). Se encuentra frecuentemente asociada con baobab (von Maydell, 1986; Morton, 1987).

Es un árbol de lento crecimiento, ocasionalmente deciduo y mayormente perenne, de tronco corto con una copa en forma de domo de hasta 9 m de ancho. Alcanza 30 m de altura y hasta 1.5 m de DN. (Anónimo, 1982a, 1982b; von Maydell, 1986; Morton, 1987). Es un árbol resistente al viento y de larga vida, que prospera en lugares semiáridos, incluyendo suelos alcalinos, ligeramente salinos y pobres. Crece desde el nivel del mar hasta los 1500 m, preferentemente en lugares riparios, bien drenados y tierras altas, mesetas aluviales, laderas inclinadas y alrededor de panales de termitas.

Es amplia genéticamente, reflejado primariamente en la variabilidad de sus frutos; éstos varían en tamaño, de pequeños a grandes, y de dulces a ácidos. Se han reportado tipos genéticos interesantes para el sur de Asia, al igual que una variedad con fruto rojo, conocida como *Tamarindus indica rhodocarpa*, la cual crece en la India (Anónimo, 1979; Morton, 1987; Parrotta, 1990).

Es un árbol de múltiples propósitos (Anónimo, 1979; von Maydell, 1986; Parrotta, 1990). Debido a su copa densa, amplia y forma atractiva, el tamarindo es un excelente árbol ornamental (Schubert, 1979), aún como una planta para interiores. Debido a su densa sombra y supuestas propiedades alelopáticas, esta especie suprime la vegetación que crece debajo y se usa como barrera contra incendios en plantaciones forestales en la India (Troup, 1921). La albura es de color amarillo brillante y el duramen de color pardo a púrpura, oscuro y pesado (gravedad específica de 0.8 a 1.22 g/cm³), es difícil de trabajar aunque fácil de pulir y curvar. Es un árbol resistente a los barrenadores y ataques de termitas, y adecuado para muebles y morteros, carretas, botes, ruedas, utensilios, y tornería, herramientas, juguetes y paneles (Troup, 1921). También es excelente para leña y carbón para uso como combustible y para la elaboración de pólvora. La ceniza y corteza se usan para curtido: la corteza también provee

extractos para fabricar tinta o tintes. Las flores producen una miel de buena calidad y un tinte amarillo, mientras que las hojas producen un tinte rojo. Flores, follaje y vainas se pueden añadir a sopas, curry, guisos y ensaladas, y también se usan para el ganado (Anónimo, 1982a, 1982b). Las semillas se pueden pelar, tostar o hervir, y se consideran pueda ser un alimento en algún momento de hambruna (Storrs, 1979). También contienen una pectina usada en jaleas, como estabilizador de helados, mayonesa y queso; fijador para textiles, papel y productos de yute. El aceite de las semillas es adecuado para alimentación, barnices y combustible de lámparas, mientras que la cáscara de la semilla se usa como veneno para peces. El uso más conocido del árbol está relacionado con la pulpa de sus semillas, la cual se puede consumir fresca, o como ingrediente en bebidas, jaleas, goma de mascar, conservas, curry, helado, jarabes y condimentos como son las salsas de barbacoa y Worchestershire. El fruto es particularmente rico en Vitaminas B y C y calcio (Lefèvre, 1971). La pulpa de las frutas maduras se usa para limpiar plata, cobre y latón. Medicinalmente, esta especie se usa como cura para fiebre, enfermedades intestinales y desórdenes biliares (von Maydell, 1986; Storrs, 1979).

Las flores usualmente aparecen en primavera y verano con las nuevas hojas. En Sri Lanka e India, se ha reportado que se presentan dos períodos de floración, uno en la primavera y otro en el otoño (Troup, 1921). Las flores están en racimos pequeños terminales y glabros, de 5 cm de largo. Estas flores tienen una coloración amarillo con bandas rosadas, rojas y pardas, de 3 a 5 cm de largo y cerca de 2.5 cm de ancho (Noad y Birnie, 1994). Los frutos maduran en el árbol a los 10 meses, en árboles tan jóvenes como de 4 años (Lefèvre, 1971). Las vainas maduras varían de 6 a 20 cm de largo, de 1.9 a 2.5 cm de ancho, y de 1 a 3 cm de grosor, son rectas a curvas, escamosas, de grises a pardas y ovales en corte diametral. Están comprimidas de forma irregular y contienen de 1 a 10 semillas (von Maydell, 1986). Las semillas son duras, brillantes, de color pardo a negruzcas, con manchas de diferentes colores en cada cara. Son abovadas-orbiculares, comprimidas y de alrededor de 1.6 cm de largo y envueltas en una pulpa fibrosa, pegajosa, de color amarillo a rojo pardo.

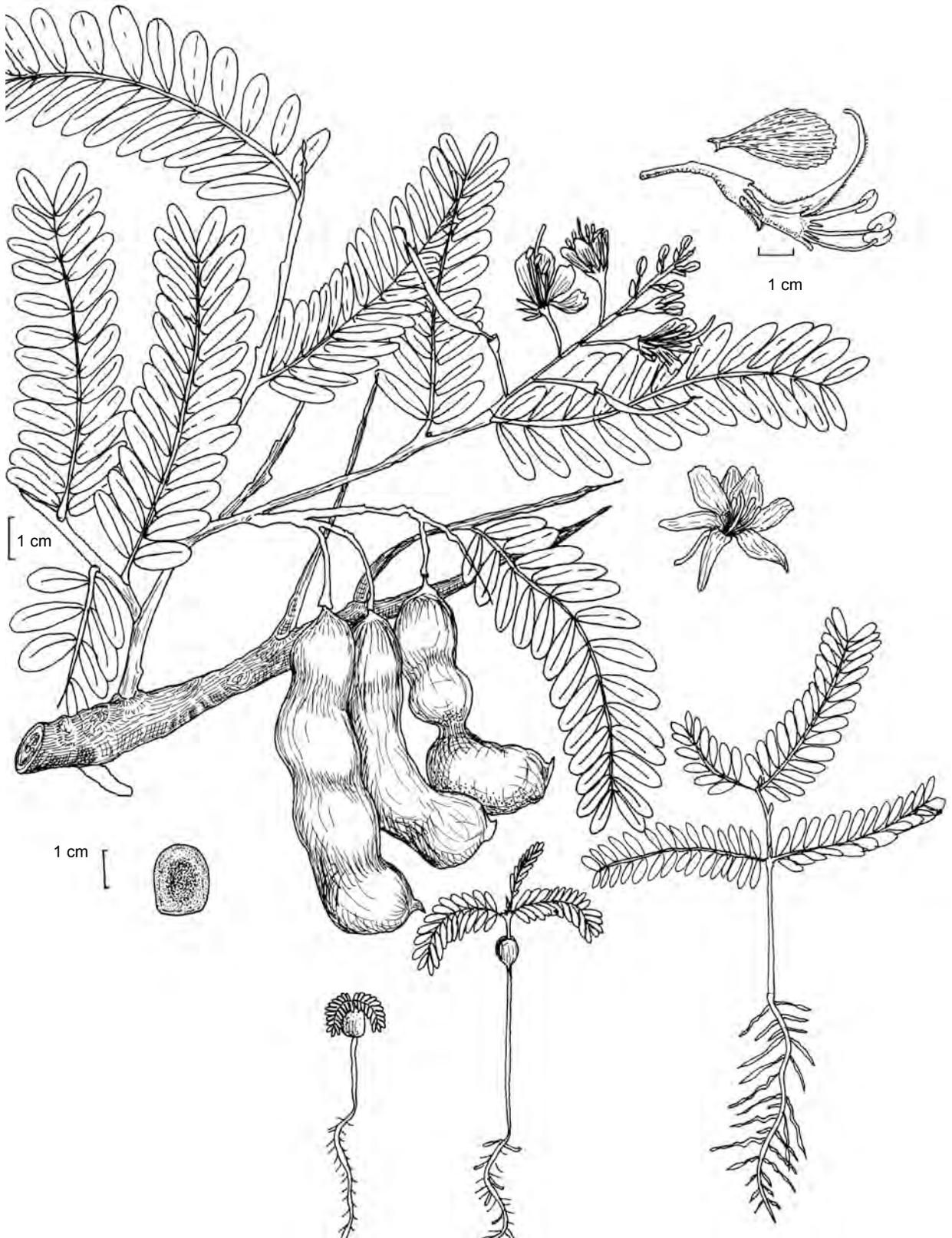
Especies T

Los frutos se recolectan sólo cuando están maduros, lo que se identifica por el epicarpio quebradizo (Cowenn, 1965). Las vainas se sacuden del árbol, o si se alcanzan de los frutos, se cortan directamente del árbol (Morton, 1987). El promedio de frutos producidos por un árbol adulto es de 150 a 200 Kg (Anónimo, 1979). Inmediatamente después que la cosecha de los frutos, las semillas pueden separarse fácilmente de la cáscara y de la pulpa fibrosa, bajo el agua. El número promedio de semillas es de 600 a 3,000 por Kg (Anónimo, 1992; Food and Agriculture Organization, 1975; von Maydell, 1986; Teel, 1984). Las semillas se almacenan bien en arena seca, permaneciendo viables por hasta dos años si se mantienen en envases cerrados, para prevenir ataques de insectos, incluyendo *Calandra linearis* (Sitophilus), *Caryedon cerratus*, *Corcyra cephalonia*, *Pachymerus gonogra* (Coryoborus), *Paralipsa gularis* y *Rhizopertha dominica* (Lefèvre, 1971; Morton, 1987; Parrotta, 1990; Teel, 1984).

Las semillas germinan comúnmente con un 90 % de éxito (Teel, 1984). La germinación puede acelerarse remojando las semillas en agua por 24 horas (Food and Agriculture Organization, 1975), o hirviendo las semillas por 7 minutos y dejándolas enfriar lentamente (von Maydell, 1986).

Las semillas, cubiertas con 1.5 cm de suelo suelto a base de arena margosa o marga y suelo mezclado, se germinan en tierra en bolsas o camas (almácigos), aunque la siembra directa es también aceptable (Szolnoki, 1985). En 5 a 15 días (Marrerro, 1949; Troup, 1921) éstas germinan epigeamente en plántulas del subtipo Sloanea (Burger, 1972; de Vogel, 1980). Tan pronto como aparecen los cotiledones, las plantas requieren de sombra ligera hasta que alcanzan cerca de 35 cm. Las raíces amarillentas crecen más de 30 cm dentro de los 2 primeros meses, y las plantas crecen igual de rápido en los primeros 2.5 a 3 m (Szolnoki, 1985). Como resultado, el tiempo en el vivero puede limitarse a entre 3 y 6 meses (Anónimo, 1992; Teel, 1984). Para permitir que las plantas se extraigan del suelo con suficiente tierra alrededor de las raíces, las plántulas deben espaciarse a un mínimo de 30 cm (von Maydell, 1986). Con el comienzo de las lluvias, cuando las plantas tienen más de 80 cm de altura, éstas se pueden establecer en campo a una distancia de entre 10 y 20 m (Morton, 1987).

La especie puede ser exitosamente reproducida por raíces absorbentes, injertos y acodos (Anónimo, 1979; von Maydell, 1986; Morton, 1987; Troup, 1921). Los árboles con frutos excepcionalmente buenos deben ser propagados vegetativamente (von Maydell, 1986).



Tamarindus indica L.

Página en Blanco

Tectona grandis L.f.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Verbenaceae

Sin sinónimos

Teak, teca, teck

Ocupa dos áreas en su distribución nativa: la porción oeste de la India peninsular y la porción este, incluyendo partes de Burma, Laos y Tailandia (Weaver, 1993). Se ha cultivado en Asia desde tiempos antiguos y en la actualidad la especie se planta en la mayoría de los trópicos húmedos. Se ha naturalizado al menos en Filipinas, Java (Little y Wadsworth, 1964) y Puerto Rico (Francis y Liogier, 1991).

Es un árbol grande y deciduo que alcanza alturas máximas de 30 a 40 m y 2 m de diámetro (Chandra Bacha, 1977). A pesar de que varía considerablemente en su hábitat, los árboles individuales y en rodales muestran una tasa de crecimiento moderada. El árbol tienen hojas verde-amarillentas, follaje medio a denso, una copa de media a angosta y tronco recto, cubierto de una corteza amarillenta grisácea y escamosa. Crece en una gran variedad de suelos siempre y cuando tengan un buen drenaje y no sean compactos, pocos profundos o pobres en nutrientes. Tolerancia una gran variedad de climas, pero crece mejor en lugares tropicales, húmedos y cálidos (1250 a 3000 mm de precipitación promedio anual), con una estación seca marcada de 3 a 6 meses (Webb *et al.*, 1984). Los árboles de esta especie no son afectados por heladas infrecuentes y ligeras (Weaver, 1993).

A pesar de que esta especie no se ha dividido en subespecies o variedades, es posible distinguir un número de diferentes poblaciones relacionadas a su hábitat, por sus características morfológicas y adaptabilidad (Wellendorf y Lauridsen, 1986).

El duramen es pardo dorado con grano distintivo y tiene una gravedad específica de 0.55. Se seca con pocas deformaciones y es fácil de trabajar, sea a mano o con herramientas (Longwood, 1961). La madera sin tratar se mantiene bien, resiste la pudrición y no es atacada por la termita de la madera seca. Estas propiedades superlativas hacen de la madera una de las más conocidas y valoradas en el mundo. La madera se usa para muebles, pisos, juntas, marcos, puertas, paneles, tallado, instrumentos musicales, torneado, mástiles de botes, plataformas, travesaños, apuntalado en minas, combustible y postes en cercas (Weaver, 1993). Los árboles de esta especie se han usado como ornamentales y para sombra.

En Tailandia, la floración comienza entre los 8 y 10 años de edad (Hedegart *et al.*, 1975). Las flores son blancas y pequeñas, nacen en pedicelos cortos en panículas largas y erectas, alrededor de 2 meses posteriores a que haya concluido la estación seca y las hojas han emergido. La floración generalmente se presenta durante dos meses o más, entre junio y septiembre. Los frutos maduran a los 2 ½ a 3 meses después (Chable, 1969; Mahapol, 1954; Troup, 1921). El fruto consiste de una nuez subglobosa, con cuatro lóbulos y dura, de cerca de 1.2 cm de diámetro, rodeada de una cubierta parda, felposa, pegajosa y gruesa, todo esto encerrado en un involucre inflado y coriáceo. La nuez contiene de 1 a 3, y raramente 4 semillas, y tiene una cavidad central. Investigadores en un estudio encontraron un promedio de 1.7 semillas por nuez (Schubert, 1974). En una evaluación de frutos de 23 procedencias en la India, se encontró que el 51 % no tenían semillas, 35 % tenían una semilla, 12 % tenían dos semillas, 1.6 % tenían tres semillas y 0.4 % tenían cuatro semillas (Gupta y Kumar, 1976). En la India, una buena producción de semillas se produce en plantaciones de menos de 10 años (Troup, 1921).

Los involucros en forma de láminas se tornan de verde a pardo durante la próxima estación seca, cuando las semillas están maduras y caen gradualmente del árbol. Los frutos pueden ser recolectados manualmente del suelo, cortados de los árboles con palos podadores o sacudiendo las ramas. Los frutos se esparcen al sol o en cobertizos ventilados para su secado. El involucro puede ser removido con medios mecánicos o trabajando con bolsas de tela llenas hasta la mitad con futas secas, estas se azotan contra el suelo y se maceran con el pie, para separar los frutos. En Honduras, los frutos alcanzan un promedio de 705/Kg con el involucro intacto y 880/Kg, con el involucro removido (Chable, 1969). En otras partes del mundo, el número de frutos limpios por Kg varía de 880 hasta 3,070 (Champion y Brasnett, 1958; Parry, 1956). Las semillas componen cerca del 3 % del peso de los frutos limpios (Dabral, 1976). Los frutos mantienen su viabilidad por lo menos 2 años, en sacos en un cuarto de almacenamiento (Kushalappa, 1977). Un alto contenido de humedad o humedad atmosférica alta, reduce considerablemente el periodo de almacenamiento. Sin embargo, en muchas partes no han sido necesarios largos periodos de almacenamiento dado que esta especie produce buena

Especies T

cantidad de semillas en cada año (Mahapol, 1954; Troup, 1921).

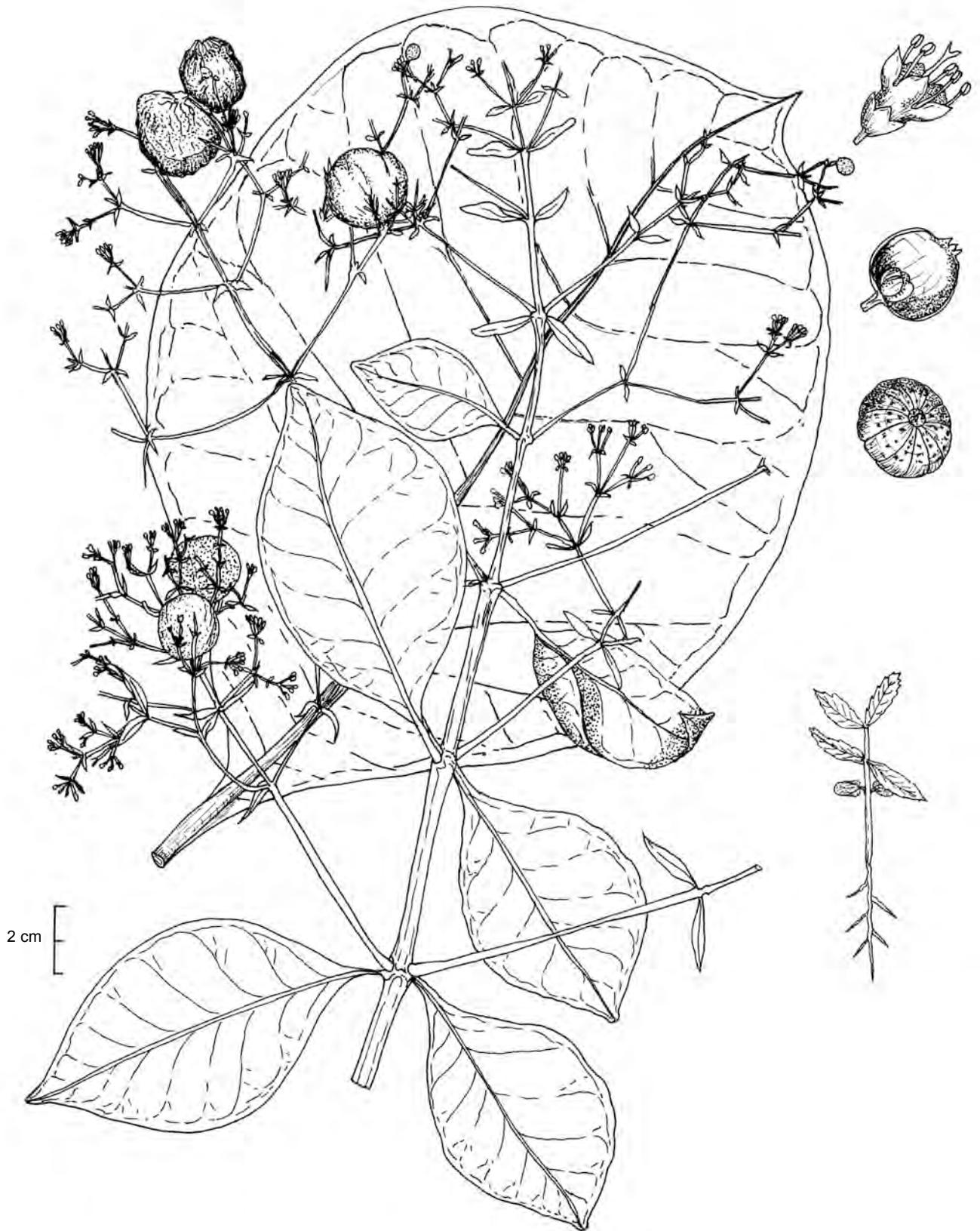
Experimentos realizados con frutos recolectados en 56 lugares a lo largo de su distribución, revelaron una viabilidad potencial promedio de 71 %, con un rango de 40% a 96% (Danish/Food and Agriculture Organization Forest Tree Seed Centre, 1973). La germinación de los frutos en camas de viveros en varias partes del mundo, han variado de 0 a 96 % en períodos que varían de 10 días a 3 meses. Las semillas extraídas de los frutos tratadas con fungicida tienen una germinación de 54 % en 12 días (Dabral, 1976). Pero dado que la extracción de la semilla es difícil y las semillas no tratadas se han dilatado, a menudo presentando una baja e impredecible germinación, comúnmente se aplica a los frutos algún tratamiento de pregerminación. Los siguientes tratamientos han probado ser efectivos:

- Remojar los frutos en agua por varios días o alternar el mojado y secado, han probado ser efectivos (Schubert, 1974; Troup, 1921). En un experimento, los frutos limpios pretratados en cinco ciclos de remojo por 24 horas, alternados con secado al sol por 48 horas, fueron sembrados. La germinación se dio a los 18 días, incrementando los siguientes 15 días y decreciendo gradualmente. La tasa de germinación a los 68 días después de la siembra fue de 61 %. El desgaste del epicarpo y el mesocarpo debido a la acción atmosférica ayudó a la germinación.
- Inoculación de las semillas con *Scytalidium* sp., un hongo celulolítico aislado en desperdicios de teca y mantenidos húmedos por 21 días, arrojó un 96 % de germinación en comparación con el 20 % de las muestras no inoculadas (Dadwal y Jamaluddin, 1988).
- Tratamientos con ácido indolacético y giberélico sólo o en combinación a varias concentraciones, incrementan la germinación en 5 a 12 % sobre los controles (21 % de germinación) (Uanikrishnan y Rejeeve, 1990).
- Frutos de 11 localidades en la India, prehumedecidos en una solución con nutrientes, resultó en un mayor rendimiento (34 %), comparado con el control (18 %), remojados en agua (30 %) o escarificación (28 %). Gupta y Pattanath (1975) consideraron que la deficiencia en nutrientes de algunas fuentes produjeron una baja germinación o daños en la plántulas, en las primeras etapas.
- El almacenamiento de las semillas por varios años mejoró la germinación. Algunos lotes de semillas almacenados por varios meses germinaron mejor que las semillas frescas (Champion y Brasnett, 1958; Mahapol 1954; Troup, 1921), debido probablemente a la necesidad de un período de sobremaduración (Schubert, 1974).

El tamaño de los frutos y la región de origen también afectan la tasa de germinación. Debido a que frutos grandes tienden a tener más semillas que los frutos pequeños, éstos producen significativamente un número mayor de plántulas por fruto. Banik (1977) recomendó que

los frutos menores de 14 mm en diámetro fueran descartados. Las semillas de regiones secas son frecuentemente más difíciles de germinar (Troup, 1921).

Los frutos son usualmente dispersados en camas de viveros y cubiertos con 1.2 a 2.5 cm de arena, suelo o aserrín (Schubert, 1974; White y Cameron, [n.d.]). Una temperatura de 30°C durante la germinación, parece ser la óptima para las semillas (Dabral, 1976). Una producción de plántulas de 25 % puede esperarse de buenas semillas (White y Cameron, [n.d.]). Las camas deben mantenerse húmedas. Una vez que las plántulas han comenzado a establecerse, debe reducirse el riego gradualmente. Plantas podadas (plantas con las puntas removidas) o plantas producidas en contenedores o bolsas de polietileno, se usan comúnmente para establecerse en plantaciones. La siembra directa es también utilizada, pero requiere preparación del terreno para las semillas. El crecimiento inicial es lento y la mortandad es comúnmente alta (Weaver, 1993). Las plantas podadas se crecen en vivero hasta que alcanzan de 1.2 a 2.5 cm de diámetro en el cuello de la raíz; la punta se corta hasta los 2.5 cm y la raíz principal se corta hasta los 18 ó 20 cm de largo (Schubert, 1974; White y Cameron, [n.d.]). De manera ideal las plantas pueden crecer a alturas adecuadas en 6 y 9 meses. En Tailandia (Kushalappa, 1977) e India (Gupta y Pattanath, 1975), algunos viveros podan la raíz de las plantas producidas en camas de crecimiento, y las remueven después de un año, permitiendo a las plantas restantes crecer por un año adicional, después del cual se cosechan todas las plantas de las camas de crecimiento. La siembra de las camas debe ser planificada para asegurarse que el tamaño de las plantas será el adecuado para el período de plantación durante la estación lluviosa. Otro manejo consiste de cosechar las plantas durante la estación seca, almacenar los tocones latentes por 3 meses en arena seca, y plantarlos al comienzo de la estación húmeda (Kushalappa, 1977). Después de establecidas en campo, las plantas deben deshierbarse por 1 o 2 años hasta que sobrepasen la maleza, pastos y enredaderas.



Tectona grandis L.f.

Página en Blanco

Terminalia amazonia (J. F. Gmel.) Exell

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Combretaceae

Chuncoa amazonia J.F. Gmel. (*Systema Naturae*, ed 13 2: 702; 1791); *Chuncoa amazonica* J. F. Gmel (*Systema Naturae*, ed 13 2: 702; 1791); *Gimbernatea obovata* Ruiz y Pav. (*Flora Peruviana et Chilensis Prodrromus* 138; 1794); *Chuncoa obovata* (Ruiz y Pav.) Pers. (1168 1:486; 1805); *Terminalia obovata* (Ruiz y Pav.) Steud. (*Nomenclator Botanicus. Editio secunda* 2: 668; 1841); *Terminalia excelsa* Liebm. Ex. Hemsl. (*Bilogia Centrali-Americani, ...Botany...1*: 402; 1880); *Myrobalanus obovatus* (Ruiz y Pav.) Kuntze (*Revisio Generum Plantarum* 237; 1891); *Terminalia odontoptera* van Heurck y Möll. Arg. (*Observationes Botanicae* 217; 1871); *Terminalia hayesii* Pittier (*Contributions from the U.S. National Herbarium* 18 [6]:239; 1917)

Aceituno, adamaran, alashabu, almendro, amarillo, amarillo carabazuelo, amarillo caraqueío, amarillo carrujero, amarillo del río, amarillo pijua, amarillo real, amarillo sólido, amarillón, anangostii, araca, araca d' agua, arispin, arpino, boesi-amandra, broadleaf, bullywood, canolté, canshán, canxán, canxón, carboncillo, chicharro, chicharrón, chicharrón amarillo, chicharrón de monte, chicharrón prieto, cochun, coffee mortar, cuarana, fukadi, gindja-oedoe, guaba, guayabí amarillo, guayabí-ré, guayabi saiyu, guayabillo, guayabo, guayabo de montaña, guayabo león, guayo, hill fudaki, jucarillo, karalawai jakoenepelle, langousi, lanza, lanza amarilla, lapachillo, mapurite blanco, mashipe, membrillo, merendiba branca, nagosse, nagossi, naharu, nangocy, naranjo, nargusta, nispero macho, olivier mangue, palo amarillo, palo prieto, pardillo negro, pau mulato brancho, poirier, pookadi, puete, querebere, rifari, roble amarillo, roble coral, sarandí amarillo, shapana, sombrerete, suchi amarillo, swamp fukadi, tanibouca, tepesóchil, volador, white olivier, yumbin, yumbingue (Flores, 1994h; Longwood, 1971; Record y hess, 1949)

Es un árbol emergente del dosel de los bosques húmedos tropicales, especie común en vertientes y tierras planas. La distribución geográfica de la especie se extiende desde México en el Atlántico, hasta las Guayanas en Sudamérica (Brako y Zarucchi, 1993; Flores, 1994h, Hall y Seymour, 1978; Jorgensen y León-Yañez, 1999). También crece en Las Antillas (Trinidad y Tobago).

La especie es un árbol alto, perenne y de rápido crecimiento que alcanza más de 50 m de altura en los bosques del Amazonas y Centroamérica, hasta 70 m en los bosques perennes de México (Flores, 1994h; Macbride, 1941; Pennington y Sarukhán, 1968; Standley y Williams, 1962). El tronco es bastante recto, asimétrico y frecuentemente acanalado en el tercio basal. Tiene contrafuertes conspicuos, los cuales son largos y anchos cuando la especie crece en áreas estacionalmente inundadas, o en áreas pantanosas. El eje es monopodial; las ramas se elevan al final de cada brote de crecimiento y son simpodiales y plagiotrópicas (Hallé *et al.*, 1978). Cuando se tornan viejas, el extremo distal se dobla hacia abajo, lo que es característico de la especie (Flores, 1994h). La corteza es delgada (1 cm), opaca y grisácea parda a grisácea amarillenta, y tiene fisuras verticales poco profundas. Exfolia placas de tamaño medio. La filotaxia es espiral; la reducción internodal lleva a la formación de vástagos en la parte distal de las ramas. Las hojas son pecioladas, simples, estipuladas, coriáceas o cartáceas,

obovadas, deprimidas obovadas o oblanceoladas, con el margen entero, abruptamente acuminada, ápice obtuso o redondeado y base atenuada. Éstas son ligeramente pubescentes, especialmente abaxiales. La hoja es hipostomática, los estomas son anomocíticos. El ptixis foliar es conduplicado; las hojas jóvenes son rojizo pardas. El tamaño y forma de las hojas varían considerablemente entre árboles y vástagos. Los árboles en zonas secas pierden su follaje; la producción de nuevas hojas está sincronizada con la floración (Flores, 1994h). La especie es frecuentemente riparia y crece bien en suelos rojos u oscuros que son lateríticos, profundos y derivados de materiales ígneos aluviales. Crece en arcilla, arena o suelos pobres, pero alcanza su mejor crecimiento en suelos arcillosos (Flores, 1994h; Longwood, 1971; Pennington y Sarukhán, 1968; Record y Hess, 1949; Woodson y Schery, 1958). El rango de temperatura en esas zonas es de 22 a 35 °C, y la precipitación anual es de 600 a 1500 mm. La elevación varía de 40 a 1200 m.

En condición verde, la albura es gris amarillenta pálida y el duramen es más oscuro; en condiciones secas, la albura es naranja o amarillenta, y el duramen es amarillo rojizo, amarillo pardo claro o amarillo olivo, con bandas rojizas oscuras. La madera se oxida rápidamente cuando es expuesta al aire y a la luz (Flores, 1994h). Tiene granos entrelazados o rectos, lustre medio a alto y textura media; es inodora e insabora (Flores, 1994h; Llach, 1971;

Especies T

Longwood, 1971; Picado *et al.*, 1983). La madera es pesada o muy pesada (peso verde de 1020 a 1100 Kg/m³, con un contenido de humedad del 50 a 80 %; la gravedad específica básica es de 0.51 a 0.70). La madera tiene alta calidad y buenas propiedades mecánicas y físicas. La contracción volumétrica (12.5) es moderada para la densidad de la madera; la contracción radial es baja (4.8) y la tangencial es normal (7.9) (Flores, 1994h; Llach, 1971; Longwood, 1971; Picado *et al.*, 1983). El secado es moderadamente difícil, pero varía según el origen de la madera. La madera puede presentar rajaduras, astilladuras y el cepillado radial es difícil. La durabilidad natural varía con el origen. La resistencia a ataques de hongos y termitas es moderada. La madera es difícil de impregnar y preservar. Árboles con más de 60 cm de diámetro tienen huecos en la médula. La madera se usa en trabajos de construcción pesados, construcción en interiores y exteriores, gabinetes, pisos, basamentos de puentes, vigas, cercas, triplax, chapa, parquet, barriles, travesaños para líneas de ferrocarril y barcos. También es apropiada para la fabricación de papel (Coeficiente de flexibilidad de Peteri es 76; el Factor de Runkel es 0.82) (Llach, 1971; Longwood, 1971; Picado *et al.*, 1983).

La floración se presenta desde enero hasta abril, con variaciones en el inicio y finalización en el periodo de floración, a lo largo de la distribución geográfica de la especie. Las inflorescencias nacen de las axilas de las hojas de los vástagos. Son racimos cargando numerosas flores cuyo raquis puede alcanzar una longitud de 15 a 16 cm. El raquis y el pedúnculo son pubescentes ferruginosos. Las flores son protógamas y la especie es alógama. Las flores son hermafroditas, actinomorfas y epigineas. Éstas tienen un pedicelo corto. El cáliz es pentámero, gamosépalo, tubular, pentasulcado, pubescente y amarillo-verdoso o blancuzco; éste se fusiona al androceo y el gineceo en los dos tercios basales. El tercio distal libre es cupuliforme; los lóbulos del cáliz son deltoideos y pubescentes en ambas superficies. El androceo tiene 10 estambres distribuidos en 2 verticilos; el verticilo externo se alterna con los sépalos, mientras que el verticilo interno es opuesto a los sépalos. Hay un disco anular, nectarífero y pentalobulado, envolviendo el estilo, su secreción es ligeramente azucarada. El gineceo es unilocular con dos óvulos bitégmicos, anátropos y cracinuceláceos; la placentación es suspendida. La polinización parece ser entomófila, con abejas de tamaño medio actuando como agentes polinizadores (Bawa *et al.*, 1982); sin embargo, hay una alta posibilidad de una polinización parcialmente anemófila (Flores, 1994h).

La maduración de los frutos se da de febrero a mayo; a pesar de se pueden presentar variaciones regionales. La mayoría de las flores generan fruto, aunque muchos carecen de semillas. El fruto es una sámara corta, pedicelada y con cinco alas. Las dos alas grandes se extienden transversalmente mientras que las tres pequeñas son a veces vestigiales; hay dos a un lado de la sámara, mientras que la otra está en la superficie opuesta. La sámara es pubescente, especialmente en el centro. El exocarpo es delgado y papiráceo, el mesocarpo es parenquimatoso y el endocarpo es fibroso y leñoso (Flores, 1994h). Los frutos son dispersos por el viento y debido a su forma aerodinámica se consideran autogiratorias

(Augsburger, 1986). El fruto pesa entre 4.0 y 4.6 mg. El número de frutos es de aproximadamente 200,000 por Kg.

La semilla está cubierta por un endocarpo fibroso. Es cilíndrica-oblanceolada o cilíndrica-elíptica, y tiene un funículo largo. La cubierta seminal es amarillo opaca. El porcentaje de frutos que contienen semillas varía de 0 a 40%, dependiendo de la entrada, y aproximadamente el 8% de las semillas no son viables. Los frutos recolectados en rodales con varios árboles tienen un número más alto de semillas viables que de los frutos provenientes de árboles aislados. Los frutos recolectados del árbol tienen un contenido de humedad alto y a veces son inmaduros; aquellos que carecen de semillas son menos pesados (Flores, 1994h).

Los árboles semilleros deben ser seleccionados de rodales y árboles cuyo diámetro es mayor de 70 cm. Las sámaras deben estar maduras y secas; las semillas de sámaras inmaduras no germinan bien. La determinación del período de viabilidad de las semillas es muy difícil debido al alto porcentaje de frutos estériles, en diferentes procedencias y debido a que la semilla está encerrada por la sámara.

La germinación es epigea y las plántulas son fenerocotilares. Bajo condiciones de vivero o invernadero, la germinación es gradual. La radícula emerge entre 60 y 70 días.

Las sámaras deben sembrarse en cajas con arena, camas de germinación o banales. Estos requieren sombra moderada y constante humedad. La supervivencia de las plántulas en los viveros es de aproximadamente 95 %, y aproximadamente un 10 % teniendo una tasa de germinación lenta (Flores, 1994h). Las plántulas deben ser trasplantadas a bolsas de polietileno antes de que se presente el primer eófilo. Las bolsas deben ser mantenidas bajo una sombra moderada, por 2 o 3 semanas. La aplicación de fertilizantes o nutrientes foliares incrementa el vigor y crecimiento de las plantas. Éstas pueden ser establecidas en campo a los 8 a 12 meses después de la germinación. Es muy recomendable la poda de raíces y hojas antes de llevarse al campo. Cuando las plántulas se colocan en camas, se recomienda realizar dos podas a las raíces; una cuando la planta tiene 20 cm de altura, y la otra, un mes antes de la plantación. Las plantas y los árboles jóvenes deben de llevarse al campo con cepellón.

Esta especie se ha plantado a distancias de 3 por 3 m, a veces 2 por 2 m. En lotes experimentales en la zona norte de Costa Rica, el crecimiento longitudinal de árboles jóvenes alcanzó un promedio de 1.2 m por año y en diámetro un crecimiento anual de 1.4 cm; el incremento anual del área basal fue de 0.5 m²/ha. En el sur de Costa Rica, árboles de 14 años alcanzaron un diámetro promedio de 12.7 cm y una altura de 12.4 m (Flores, 1994h). Las plantas y los árboles jóvenes en viveros y plantaciones son depredadas por hormigas (*Atta cephalotes*, *Acromyrmex* sp.); éstas provocan daños en los vástagos y promueven ramificaciones en el tallo (Flores, 1994h; Nichols y González, 1992).

INFORMACIÓN ADICIONAL



Linneo nombró a este género *Terminalia* debido al sistema peculiar de ramas y a la producción de hojas en la parte distal de cada vástago. El nombre de la especie se refiere al origen del tipo de espécimen (Flores, 199h). *Terminalia amazonia* es la especie neotropical más distribuida del género.

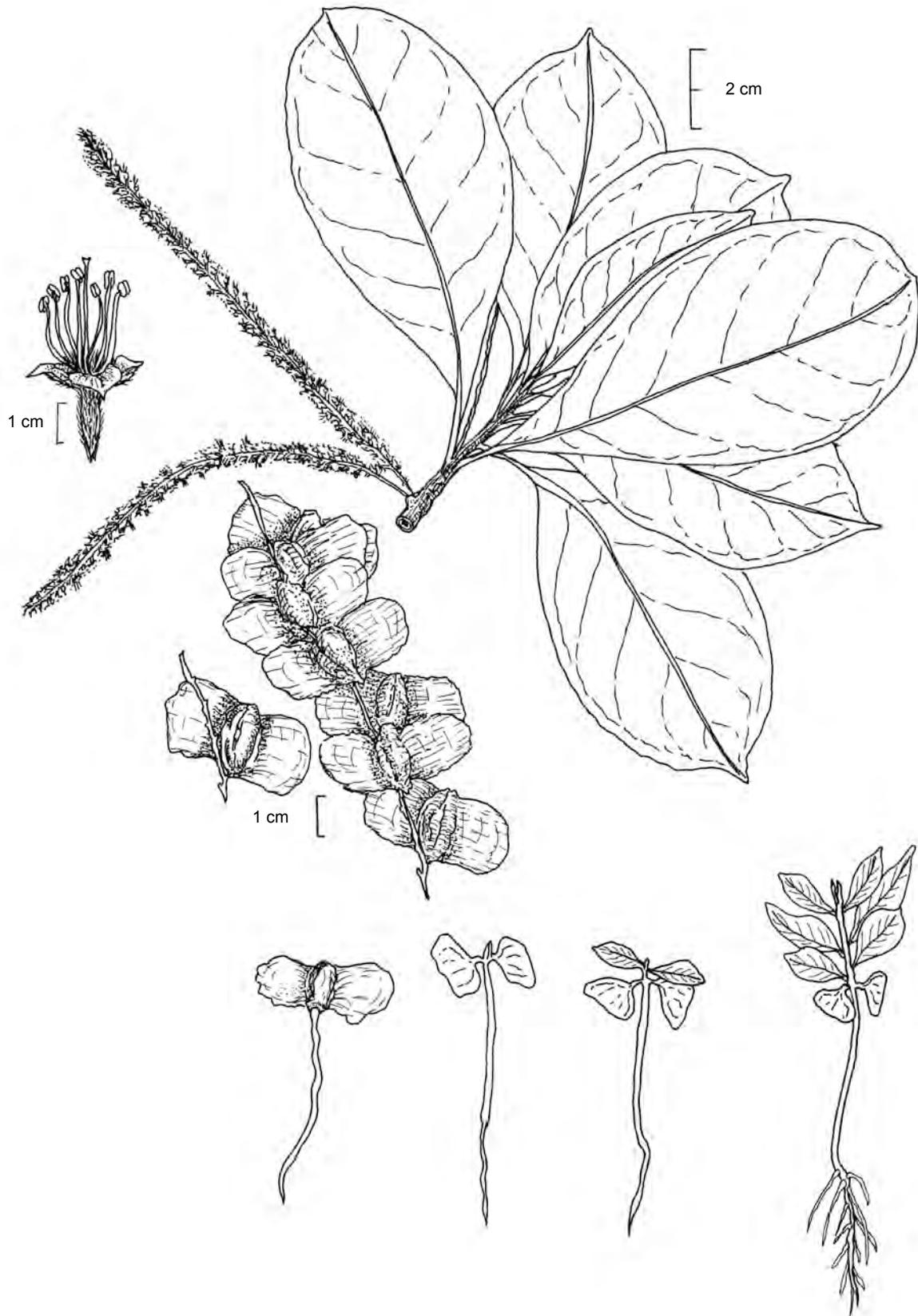
Hay de dos a seis nectarios extraflorales marginales en el extremo de la base proximal de la hoja, y numerosas domacios abaxiales rodeadas de tricomas ferruginosos. Las areolas tienen puntos transparentes que corresponden a los idioblastos del mesófilo. La venación es eucamitódrroma. La costilla media es gruesa, recta y se proyecta abaxialmente; las venas secundarias tienen un ángulo agudo de divergencia con respecto a la vena media. Las venas terciarias son transversales y forman un ángulo de 80 a 90° con respecto a la vena media; el patrón es distintivo de esta especie.

Los filamentos del estambre son de 2.0 a 2.5 mm de largo. Éstos son filiformes, glabros y amarillentos. Las anteras son subglobosas y pequeñas (de 0.3 a 0.4 mm de largo), extrorsas, dorsificadas y amarillas; la dehiscencia de las anteras es longitudinal. El polen es abundante y liberado en mónadas; los granos de polen son hexacolpados y la exina es ligeramente ornamentada. El estilo es delgado y glabro; el estigma es truncado, glandular, ahuecado y verde-amarillento (Flores, 1994h; Pennington y Sarukhán, 1968; Woodson y Schery, 1958).

La testa y el tegmen forman la semilla. La semilla madura es exoespérmica y carece de perispermo. El endospermo es nuclear y se absorbe durante el desarrollo del embrión. El embrión es pequeño, oblongo y blancuzco. Es recto y tiene los folíolos cotiledonares retorcidos. A pesar de que el ovario tiene dos óvulos, sólo uno se desarrolla, es fertilizado y forma una semilla.

Después de 6 a 8 días, el hipocótilo comienza su desarrollo y los cotiledones aparecen de 10 a 12 días después. El pericarpo y la cubierta seminal se caen después de 6 y 8 días. Los cotiledones son reniformes, pedicelados, verdes y foliáceos. Después de que emergen, éstos continúan creciendo por varios días. Permanecen unidos a la plántula por más de 3 meses; la abscisión se gesta en la base del peciolo (Flores, 1994h). Los eófilos tienen un ptixis conduplicado; éstos son verde pardos a rojo pardos. El primer flujo de crecimiento termina de 4 a 5 meses después de que se producen el primer grupo de ramas laterales plagiotrópicas.

Especies T



Terminalia amazonia (J. F. Gmel.) Exell

Terminalia catappa L.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Combretaceae

Catappa domestica Rumph. (Herbarium Amboinense 1:174-176, t. 68; 1741); *Terminalia badamia* sensu Tul. (Annales des Sciences Naturelles, Botanique, ser. 4,6: 92; 1856); *Terminalia rubrigemnis* Tul. (Annales des Sciences Naturelles, Botanique ser. 4, 6: 102; 1856)

Almendro, almendro de playa, badam, Barbados almond, Indian almond, ketapang, talisai, wild almond (Chudnoff, 1984; Perrier de la Bathie, 1954; Tulasne, 1856)

Es una especie tropical que se ha distribuido ampliamente en la región Indo-malaya, extendiéndose hasta Filipinas; se ha plantado ampliamente a través de los trópicos, a menudo naturalizándose (Chudnoff, 1984). Se encuentra primariamente a lo largo de las costas formando parte de las comunidades del litoral.

La especie es un árbol de rápido crecimiento, tamaño medio y deciduo, que alcanza de 12 a 25 m de altura y de 60 a 70 cm de DN (Perrier de la Bathie, 1954). El tronco es recto, asimétrico y frecuentemente acanalado en el tercio basal. El eje es monopodial; las ramas se elevan al final de cada brote de crecimiento, y son simpodiales y plagiotrópicas (Hallé *et al.*, 1978). La corteza es delgada (0.9 cm), opaca y pardo grisácea, con fisuras verticales poco profundas. Internamente es amarilla. Tiene textura fibrosa y un sabor ligeramente amargo. La filotaxia es espiral; la reducción internodal conduce la formación de vástagos en la parte distal de las ramas. Las hojas son pecioladas, simples, estipuladas, coriáceas, obovadas o oblanceoladas, con el margen entero, ápice acuminado y base atenuada. Hay numerosos domacios abaxiales. En algunas partes de su distribución geográfica, los árboles pierden sus hojas dos veces al año; éstas se tornan amarillas y luego rojas en la senescencia (Tomlinson, 1986). El árbol crece suelos arcillosos, arenosos o pobres, pero alcanza su mejor crecimiento en suelos arcillosos. La especie crece bien en elevaciones de 0 a 1200 m.

En condición verde, la albura es amarillo pálido y el duramen es más oscuro; en condiciones secas, la albura es pardo amarillenta y el duramen es pardo amarillento a rojizo. La madera se oxida rápidamente cuando es expuesta al aire y a la luz. Tiene granos rectos o entrelazados, con lustre medio a alto, es inodora e insabora. La madera es pesada (en peso verde de 1000 a 1020 Kg/m³, con un contenido de humedad de 50 a 61 %; y la gravedad específica básica es de 0.48 a 0.62). La madera es de buena calidad y con buenas propiedades mecánicas y físicas (Longwood, 1971). El secado es rápido con un moderado combado y pocas o casi ninguna astilladura (Chudnoff, 1984). La contracción por secado en estufa debido al paso de verde a seco es: radial 4.5 %,

tangencial 5.7 % y volumétrica 10.3 % (Chudnoff, 1984). La madera se asierra y trabaja bien con máquina, aunque el grano se torna peludo cuando se cepilla, se le da forma o se torneá. Acepta bien el pulido, produciéndose una superficie relativamente buena (Chudnoff, 1984). La durabilidad natural varía con el origen y se considera efímera. La resistencia a ataques por hongos es moderada, pero es muy susceptible al ataque de termitas de la madera seca (Chudnoff, 1984). La absorción de aceites preservativos por la albura se obtiene usando el tratamiento de tanques abiertos (Chudnoff, 1984). La madera se usa en construcción ligera en general, mesas de trabajo, pisos, puentes, bases, vigas, cercas, triplay decorativo, parquet, barriles y durmientes para líneas de ferrocarril. Se usa primariamente como árbol ornamental, de sombra y en áreas donde se requiere de árboles tolerantes a la sal, aunque las hojas proveen alimento para el gusano de la seda y las semillas son comestibles, parecidas a la almendra y con aceites similares (Hutchinson, 1969; Lawrence, 1969; Mabberley, 1997; Shery, 1963). Los frutos, raíces y corteza se usan como fuente de "mirobalan", un tanino usado con otras mezclas en el curtido de pieles (Mabberley, 1997; Schery, 1963).

La floración se presenta desde noviembre hasta marzo, con variaciones en su inicio y fin a lo largo de la distribución geográfica de la especie. El árbol es andromonoico y las inflorescencias nacen de las axilas en las hojas de los vástagos (Tomlinson, 1986). Las flores son masculinas o perfectas, naciendo en racimos axilares. Las flores masculinas no tienen pistiloide conspicuo; las flores perfectas incluyen un ovario bien desarrollado (Tomlinson, 1986). Las flores son epiginas y con pedicelos cortos. El cáliz (en ambos tipos) es pentámero, lobulado, gamosépalo, tubular, de color crema, amarillo-verdoso o blancuzco. En flores perfectas está fusionado al androceo y gineceo en los dos tercios basales. El tercio distal libre es cupuliforme; los lóbulos del cáliz son deltoides y pubescentes en ambas superficies. El androceo tiene 10 estambres distribuidos en 2 verticilos; el verticilo externo alterna con los sépalos mientras que el interno es opuesto a los sépalos. El gineceo es unilocular, con dos óvulos bitégmicos, anátropos y crasinucelados; la placentación es

Especies T

suspendida. La maduración de los frutos ocurre de enero a abril; aunque se pueden presentar variaciones regionales. El fruto es en forma de almendra con un pedicelo corto, de 5 a 7 cm de largo, con crestas laterales poco profundas. El exocarpo es brillante y coriáceo; el mesocarpo es carnoso y fibroso, y el endocarpo es leñoso. Los frutos son dispersos por el mar, los murciélagos, roedores, monos y algunas aves grandes.

La semilla está cubierta por un endocarpo fibroso. Es cilíndrica-oblancoada o cilíndrica-elíptica y tiene un funículo largo. La cubierta seminal es blanco opaca y está formada por el tegmen y la testa. El embrión contiene un fruto en forma de nuez con sabor similar a la avellana (*Corylus* spp.) (Schery, 1963). El período de viabilidad de las semillas es desconocido.

La germinación es hipogea y las plántulas son criptocotilares. En condiciones de vivero o invernadero, la germinación es gradual. La radícula emerge en 65 a 75 días. La supervivencia de las plántulas en vivero es del 90%.

Los frutos se deben establecer en cajas con arena, camas de germinación o bancales. Éstos requieren sombra moderada y humedad constante. Las plántulas deben trasplantarse en bolsas de polietileno antes de la extensión de los primeros eófilos. Se recomienda realizar la fertilización del suelo o el uso de nutrientes foliares a fin de incrementar el vigor y crecimiento de las plántulas. Las plantas pueden ser establecidas en campo de 8 a 12 meses después de la germinación. Las plantas y árboles jóvenes deben ser llevados al campo con cepellón.

INFORMACIÓN ADICIONAL

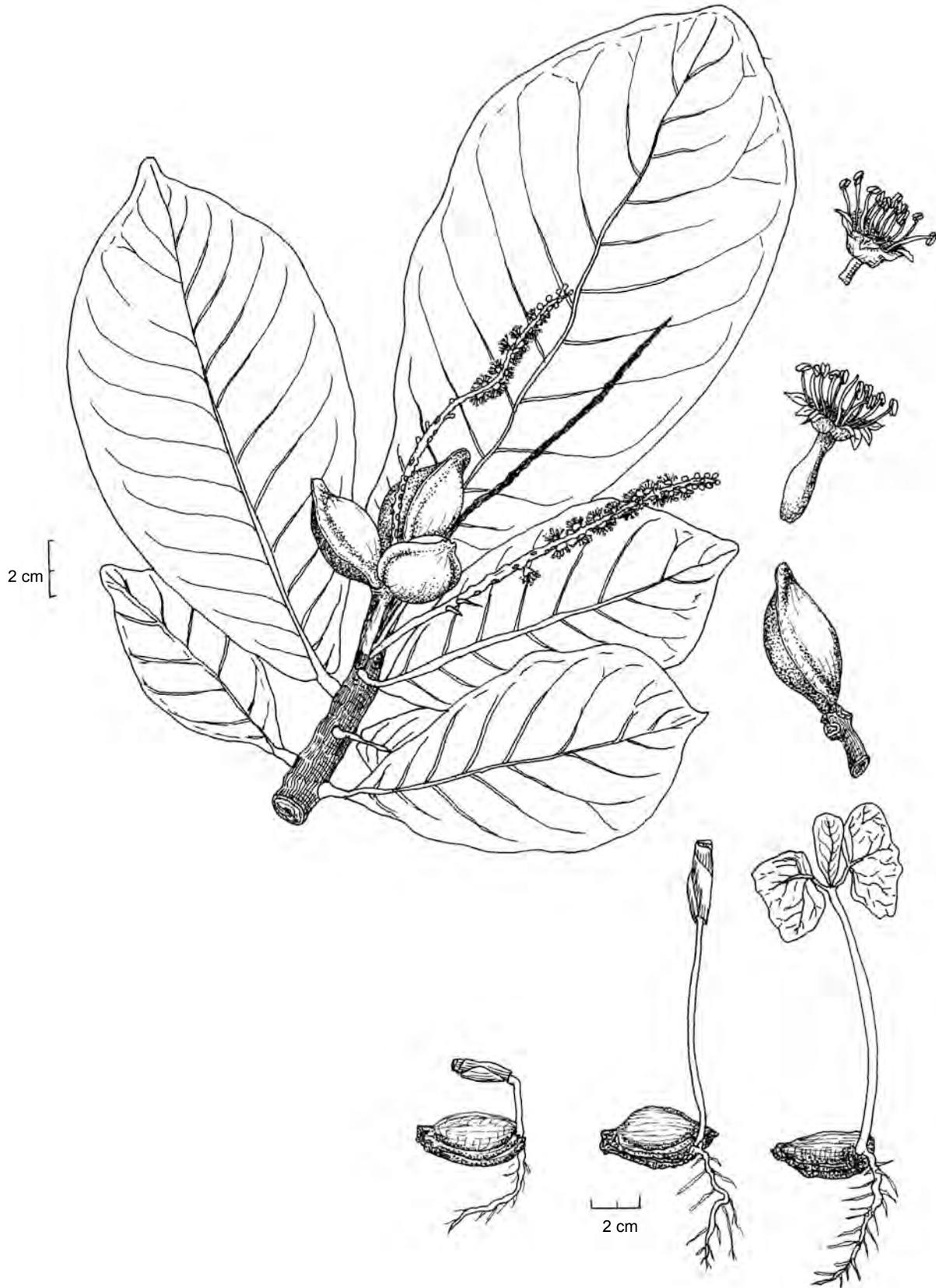
La venación de las hojas es eucamptódroma. La costilla media es gruesa, recta y se proyecta abaxialmente; las venas secundarias tienen un ángulo agudo de divergencia con respecto a la vena media. La hoja es hipostomática, el estoma es anomocítico. La ptixis foliar es conduplicada; el tamaño y forma de las hojas varía entre árboles y vástagos. La superficie abaxial tiene domacios.

Los filamentos del estambre son de 2.0 a 2.5 mm de largo. Éstos son filiformes, glabros y blancuzcos. Las anteras son subglobosas, pequeñas (0.3 a 0.4 mm de largo), extrorsas, dorsificadas y amarillas; la dehiscencia de las anteras es longitudinal. El polen es abundante y liberado en monadas. Un disco anular nectarífero envuelve el estilo; su secreción es ligeramente dulce. El estilo es delgado y glabro; el estigma es truncado, glandular, ahuecado y amarillento.

La semilla madura es exoespérmica y carece de perisperma. El endospermo es nuclear y se absorbe durante el desarrollo del embrión. El embrión es conspicuo, oblongo y blancuzco. Es recto y tiene los cotiledones foliares retorcidos. A pesar de que el ovario tiene dos óvulos, sólo uno se desarrolla, es fertilizado y forma la semilla.

Después de 8 a 9 días, el hipocotilo inicia su desarrollo, las valvas del endocarpo se abren y emergen los cotiledones. Éstos son reniformes, pedicelados, verdes y foliáceos.

Después de que salen, éstos continúan creciendo por varios días. Permanecen unidos a la plántula por más de 3 meses; la abscisión toma lugar en la base del peciolo. El primer flujo de crecimiento termina a los 6 meses y se produce el primer abanico de ramas laterales plagiotrópicas.



Terminalia catappa L.

Página en Blanco

Terminalia oblonga (Ruiz y Pav.) Steud.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Combretaceae

Gimbernatia oblonga Ruiz y Pav. (Flora Peruviana, et Chilensis Prodrromus 274; 1798) *Chuncoa oblonga* (Ruiz y Pav.) Pers. (Syn. Pl. 1:486; 1805); *Terminalia tarapotensis* van Heurck y Müll.-Arg. (Observationes Botanicae 213; 1871); *Terminalia chiriquensis* Pittier (Contribuciones del Herbario Nacional de los Estados Unidos 18 [6]: 238; 1917)

Guayaba de montaña, guayabo de monte, guayabo negro, guayabón, huesillo, surá, yacushapana amarilla (Flores, 1994i; Hall y Seymour, 1978; Record y Hess, 1949)

Es uno de los árboles emergentes del dosel de los bosques húmedos tropicales. La distribución geográfica de la especie se extiende de Honduras al Amazonas en América del Sur (Brako y Zarucchi, 1993; Flores, 1994i; Hall y Seymour, 1978; Jorgensen y León-Yáñez, 1999; Longwood, 1971; Macbride, 1941; Standley y Williams, 1962; Woodson y Schery, 1958).

Es un árbol grande, alcanzando de 25 a 45 m de altura y 150 cm de DN, con tronco simétrico en las dos terceras partes distales (Flores, 1994i; Standley y Williams, 1962). El tercio basal es asimétrico con contrafuertes conspicuos de más de 2 m de altura. El eje es monopodial; las ramas se elevan al final de cada flujo de crecimiento y son simpodiales y plagiotrópicas (Hallé *et al.*, 1978). Las ramas están entrelazadas y se doblan hacia arriba más que en *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Excell (Flores, 1994i). La corteza se exfolia en placas grandes y finas. Las placas caídas son rojizas pardas o pardas; la corteza nueva es amarilla, casi blanca y tiene textura suave. El grosor promedio es de 5 mm (Flores, 1994i). La filotaxia es espiral; la reducción de los internudos lleva a flujos de crecimientos y formación de vástagos al final de las ramas. Las hojas son pecioladas, simples, estipuladas, membranosas, a veces cartáceas, oblongas, obovadas, oblanceoladas o ampliamente elípticas, con un margen entero, ápice acuminado y atenuada en la base de las hojas. Éstas son ligeramente pubescentes, especialmente abaxiales. La hoja es hipostomática; los estomas son anomocíticos. La ptixis foliar es conduplicada; las hojas jóvenes son rojo-pardo. El tamaño y forma de las hojas varía entre árboles o vástagos. La especie crece en suelos aluviales bien drenados de tierras bajas y planicies costeras, y constituye frecuentemente parte de la flora riparia. La variación en temperatura en su distribución es de 24 a 35 °C y precipitación anual de 1500 a 3500 mm. La elevación varía de 20 a 500 m (Flores, 1994i). Los árboles que habitan zonas casi secas pierden su follaje, y la producción de nuevas hojas está sincronizada con la floración (Flores, 1994i).

En condiciones verdes, la albura es de color crema y el duramen es verde pardo; en condiciones secas, la albura permanece gris amarillenta y el duramen es grisáceo parduzco. Cuando se expone al aire y a la luz, la madera se oxida rápidamente (Flores, 1994i). Los anillos de crecimiento anual son distintivos. Tiene grano recto o ligeramente ondulado, lustre medio, textura media y un veteado rayado; la madera fresca tiene un aroma desagradable, aunque no tiene sabor (Flores, 1994i; Llach, 1971; Longwood, 1971; Picado *et al.*, 1983). La madera es pesada o muy pesada (peso verde de 1120 a 1180 Kg/m³, con un contenido de humedad de 50 a 71 %). La madera es de buena calidad y tiene buenas propiedades físicas y mecánicas. La contracción volumétrica (12.5) es moderada para la densidad de la madera; la contracción radial es baja (4.8) y la tangencial es normal (7.9) (Flores, 1994i; Llach, 1971; Longwood, 1971; Picado *et al.*, 1983). El secado es moderadamente difícil aunque varía con el origen de la madera. La madera puede mostrar ligeras rajaduras, astillado y un ligero pandeo. Las propiedades de trabajabilidad son medias, el terminado de planos radiales es difícil. La durabilidad natural varía con el origen. La resistencia al ataque de hongos es moderada, sin embargo es susceptible al ataque de termitas. Es difícil de impregnar y preservar. Muchos árboles con diámetro superiores a 60 cm tienen la médula hueca. La madera se usa en construcción pesada en general, de interiores, exteriores, gabinetes, pisos, puentes, vigas, cercas, triplay, parquet, barriles, durmientes en líneas de ferrocarril y barcos. También es apropiada para la manufactura de papel (Coeficiente de flexibilidad de Peteri es 76; Factor Runkel es 0.82) (Llach, 1971; Longwood, 1971, Picado *et al.*, 1983).

La floración se presenta desde diciembre hasta febrero con variaciones en el inicio y finalización del período de floración, a lo largo de la distribución geográfica de la especie; una floración menor se presenta en agosto y septiembre. Las inflorescencias son axilares. Éstos son racimos de 5 a 20 cm de largo, cargando numerosas flores en pseudovérticilos. Una pequeña bráctea subtiende cada flor. Las flores son bisexuales, actinomorfas, epigineas y

Especies T

fragantes. El receptáculo es cupuliforme. El cáliz es pentámero, gamosépalo, tubular y amarillento; está fusionado al androceo y gineceo en los dos tercios basales. El tercio distal libre es cupuliforme; los lóbulos del cáliz son deltoideos y pubescentes en ambas superficies. El androceo tiene 10 estambres exsertos, distribuidos en dos verticilos; el verticilo externo se alterna con los sépalos. Hay un disco nectario anular rodeando el estilo; la secreción es ligeramente dulce. El gineceo es unilocular con dos óvulos anátropos, bitégmicos y crasinucelados; la placentación es suspendida. La polinización parece ser entomófila con abejas de tamaño medio actuando como polinizadores (Bawa *et al.*, 1982); sin embargo hay una fuerte posibilidad de polinización parcial anemófila (Flores, 1994i).

La maduración de los frutos se presenta de enero a marzo y de septiembre a octubre, aunque existe una variación regional. La mayoría de las flores desarrollan frutos, aunque muchos frutos carecen de semilla. El fruto es una sámara trialada, amarillo pálida. Las dos alas grandes, con la terminación distal redonda u obtusa, se extienden transversalmente, mientras que la tercera es vestigial y carinada. La sámara es pubescente, especialmente en el centro. El exocarpo es delgado y papiráceo; el mesocarpo es parenquimatoso y el endocarpo es fibroso y leñoso (Flores, 1994i). Los frutos son dispersados por el viento y debido a su diseño aerodinámico, son considerados como auto-giratorios. Los frutos pesan de 52 a 56 mg. El promedio de frutos es de 18,000/Kg. La semilla está encerrada en una cavidad triangular rodeada de un endocarpo fibroso. Es oblancoada y tiene funículos largos. La cubierta seminal es opaca y amarillo oscuro. El porcentaje de frutos que contienen semillas varía de 50 a 60 %, dependiendo de la procedencia, y aproximadamente un 6 % de ellos no son viables.

Los frutos recolectados en rodales con varios árboles, tienen una mayor cantidad de semillas viables, comparado con aquellos que provienen de árboles aislados (Flores, 1994i). Los frutos recolectados de los árboles tiene un contenido de humedad mayor y a veces están inmaduros; aquellos que carecen de semilla son más ligeros (Flores, 1994i). Los árboles semilleros deben ser seleccionados de rodales con árboles cuyo diámetro sea mayor a 70 cm. Las sámaras deben estar maduras y secas; la semillas de sámaras inmaduras no germinan bien. Determinar el período de viabilidad de las semillas es difícil debido a la alta cantidad y porcentaje variable de frutos estériles de diferentes procedencias, y dado que las semillas están encerradas por la sámara.

La germinación es epígea y la plántula es fanerocotilar. En condiciones de invernadero y vivero, la germinación es gradual. La radícula emerge de 50 a 60 días.

Las sámaras deben sembrarse en cajas llenas con arena, camas de germinación o bancales. Éstos requieren sombra moderada y humedad constante. La supervivencia de las plántulas en el vivero es de aproximadamente 95 %, y aproximadamente de 12 a 15 % tiene un lento crecimiento (Flores, 1994i). Las plántulas deben ser trasplantadas a bolsas de polietileno antes de que los primeros eófilos se extiendan. Las bolsas plásticas deben de mantenerse en sombra moderada por 2 o 3 semanas. La fertilización del

suelo o aplicación de nutrientes foliares incrementa el crecimiento o vigor de la plántulas. Las plantas pueden ser establecidas en el campo de 8 a 12 meses después de la germinación. Se recomienda realizar poda de raíces y hojas antes de su establecimiento en campo. Cuando las plántulas se colocan en bancales, son requeridas dos podas de las raíces: una cuando la planta tiene 20 cm de altura y la otra, un mes antes del llevarse a campo. Las plantas y arbolado juvenil deben ser llevados al campo con cepellón.

La especie ha sido plantada a distancia de 3 por 3 m y a veces 2 por 2 m. La especie funciona bien en plantaciones monoespecíficas (Flores, 1994i). Las plántulas y el arbolado joven son depredadas por hormigas (*Atta cephalotes*, *Acromyrmex* sp.), los cuales provocan daños al tallo y promueven bifurcaciones de las ramas (Flores, 1994i; Nichols y González, 1992).

INFORMACIÓN ADICIONAL

Lineo dio nombre a este género, refiriéndose al patrón de ramificaciones y la producción del flujo de los vástagos. El nombre de la especie está basado en la forma de la hoja. En Centroamérica, la especie ha sido identificada comúnmente como *Terminalia lucida* Hoffm. ex Mart; sin embargo, en Sudamérica la especie difiere de ésta por su fruto y morfología.

Las hojas tienen numerosas domacios abaxiales, rodeadas de agrupaciones de tricomas. Las areolas tienen puntos transparentes; estos corresponden a los idioblastos del mesófilo. La venación es eucamptódroma. La costilla media es gruesa, con curso recto y proyección abaxial; las venas secundarias tienen un ángulo agudo de divergencia con respecto a la vena media. Las venas terciarias son transversas con respecto a la vena media. La vena terciaria forma un ángulo de 80 a 90°, con respecto a la vena media; el patrón es distintivo de esta especie.

Los filamentos del estambre son de 2.0 a 2.5 mm de largo; éstos son filamentosos, glabros y amarillentos. Las anteras son subglobosas, pequeñas (2.2 a 2.5 mm de largo), extrorsas, dorsificadas y amarillas. La dehiscencia de las anteras es longitudinal. El polen es abundante y se libera en mónadas. En el gineceo el estilo es agudo y filiforme, con tricomas dorados; el estigma es truncado, glandular y hueco, y es de color amarillo-rojizo (Flores, 1994i).

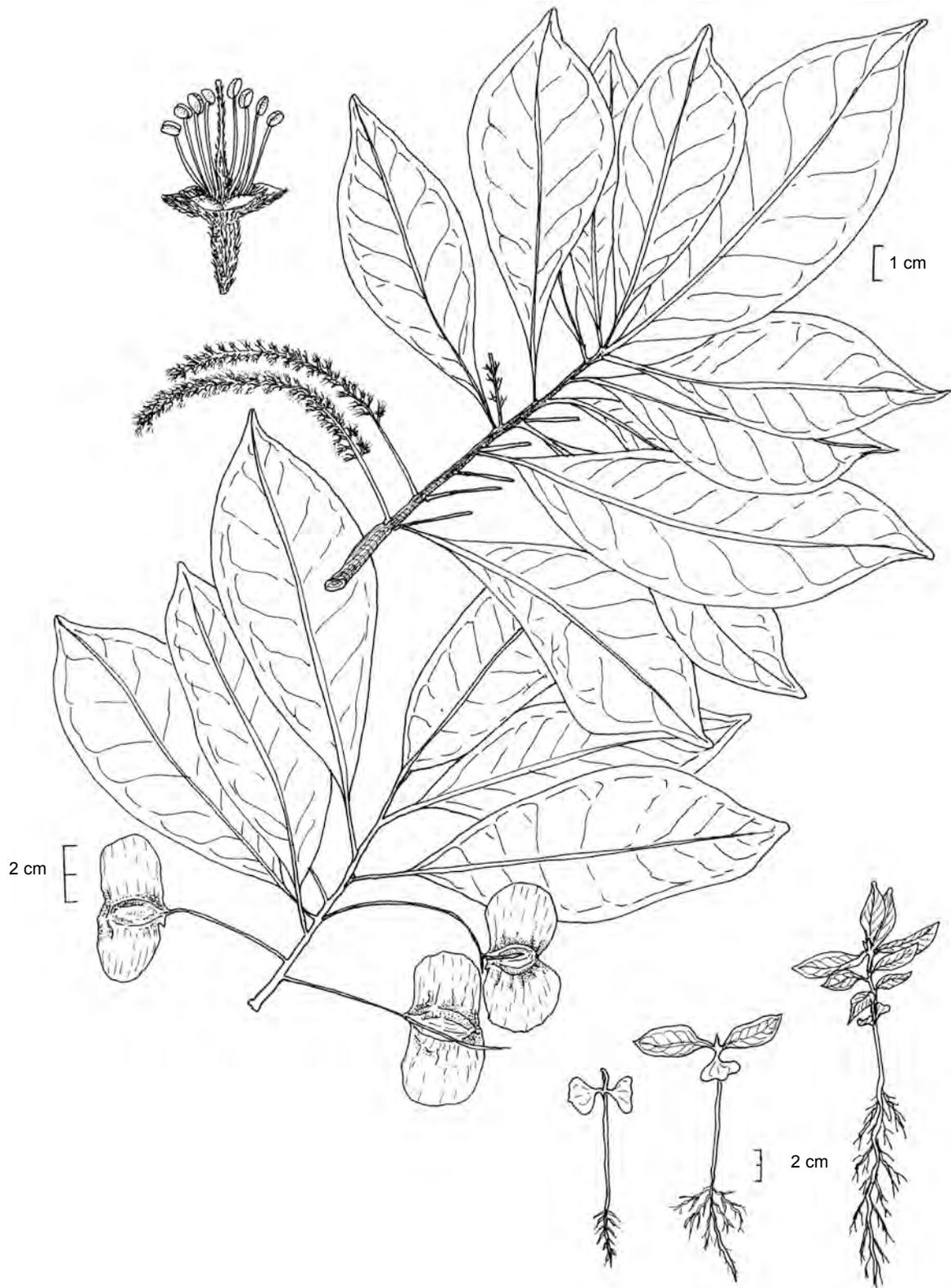
La testa y el tegmen forman la cubierta seminal. La semilla madura es exoespérmica y carece de perispermo. El endospermo es nuclear y se absorbe durante el desarrollo del embrión. El embrión es pequeño, oblongo y blancuzco. Es recto y tiene foliolos cotiledonares contorsionados. A pesar de que el ovario tiene dos óvulos, solo un óvulo se desarrolla, es fertilizado y forma semillas.

Después de 5 a 8 días, el hipocotilo inicia su desarrollo y en 9 a 12 días, emerge el cotiledón. El pericarpo y la cubierta seminal se caen después de 5 a 6 días. Los cotiledones son reniformes, verdes y foliáceos; después de que emergen, éstos continúan creciendo por varios días. Éstos permanecen unidos a la planta por más de 3 meses; la abscisión se da en la base del peciolo (Flores, 1994i). El

Especies T

eófilo tiene ptaxis conduplicada; es de color verde pardo y rojo pardo. El primer flujo de crecimiento termina a los 5 meses posteriores y se produce el primer grupo de ramas laterales plagiotrópicas.





Terminalia oblonga (Ruiz y Pav.) Steud.

Thespesia grandiflora DC.

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Malvaceae

Montezuma sepciocissima Sessé y Moc. *M. grandiflora* DC., y *Maga grandiflora* (DC.) Urban (Francis, 1989d)

Maga, maga colorada, purple haiti-haiti, tulipán de Japón (Little y Wadsworth, 1964)

Es endémico de Puerto Rico. Se desconoce la distribución original de la especie en ésta isla antes de la llegada del ser humano, pero probablemente era común sólo en las regiones húmedas con piedra caliza (Francis, 1989d). Debido a los procesos de deforestación y disturbios, la especie ha empezado a ser común a través de las zonas húmedas de Puerto Rico.

Es un árbol atractivo, de tamaño pequeño a medio, con follaje verde oscuro y grandes flores rojas o rosadas. En los bosques naturales, el tronco de este árbol es generalmente recto, redondo y libre de limbos por 3 m o más. Sin embargo, pocos exceden los 20 m de altura y los 50 cm de DN. Árboles con crecimiento espontáneo o árboles ornamentales tienden a ser bajos con copa redondeada. La especie crece en suelos que varían de ligeramente alcalinos a fuertemente ácidos, con textura de variando de franco arenosos a arcillosos. En condiciones naturales, los árboles crecen mejor en vertientes aluviales bajas de caliza, y en las depresiones aluviales entre vertientes. Crece en áreas de Puerto Rico con una precipitación anual de 1250 a 2500 mm y una temperatura media anual de 20 a 27 °C.

Se ha establecido como planta ornamental en Florida, Hawaii, Honduras y en varias islas caribeñas (Francis, 1989d; Little y Wadsworth, 1964). Las flores largas y en forma de trompeta, son de color verde oscuro; sus hojas en forma de corazón y tamaño moderado lo hacen un árbol ornamental deseado. La especie también produce una madera valorada, en cierta manera es similar en apariencia y buenos acabados a la Caoba (Little y Wadsworth, 1964). La madera, la cual es durable y altamente resistente a la termita de la madera seca (Wolcott, 1940), se usa para muebles, artesanía e instrumentos musicales.

Se ha reportado que en crecimiento libre, la floración inicia entre 5 y 10 años de edad (Francis, 1989d). Los períodos de floración y fructificación se presentan a lo largo del año, excepto cuando son limitados por períodos de baja precipitación y al estrés por sequía. Las flores son de 7.5 a 9.0 cm de largo y de 9.0 a 13 cm de ancho, con cinco pétalos superpuestos. Las flores nacen individualmente en peciolos largos desde la base de las hojas. Los frutos se

desarrollan y maduran en varias semanas. El fruto es suave y gris, subgloboso, y de 3 a 5 cm de diámetro. De 1 a 12 semillas pardas están embebidas en una matriz blanca y carnosa. Para su dispersión, la especie depende de los murciélagos y las aves.

Los frutos pueden ser cortados de los árboles con palos podadores. Las semillas pueden ser extraídas de los frutos que han caído al suelo y que no han sido comidos, o recogidos del suelo después de que fueron tirados y dispersados por las aves o murciélagos. Los frutos están maduros cuando son suaves al toque, ya que la madurez no puede conocerse por cambios en el color, por lo que es difícil de identificar a lo lejos cual fruto está maduro. Además, los frutos maduran individualmente, así que sólo pocos frutos se maduran a la vez, y en Puerto Rico la mayoría son usados como forraje por los murciélagos tan pronto como maduran. Sin embargo, los frutos suficientemente desarrollados maduran en sólo varios días después de haber sido recogidos. Las semillas de buena calidad tienen un color canela pardo con un lustre ceroso y están libres de hongos. Una coloración más pálida o más oscura denota inmadurez o sobremadurez y pérdida de viabilidad (Marrero, 1949) Se han reportado que en condiciones frescas, el número promedio de semillas es de 2,500/Kg, y ya secadas al aire arrojan en promedio 3,900 semillas/Kg (Francis, 1989d),

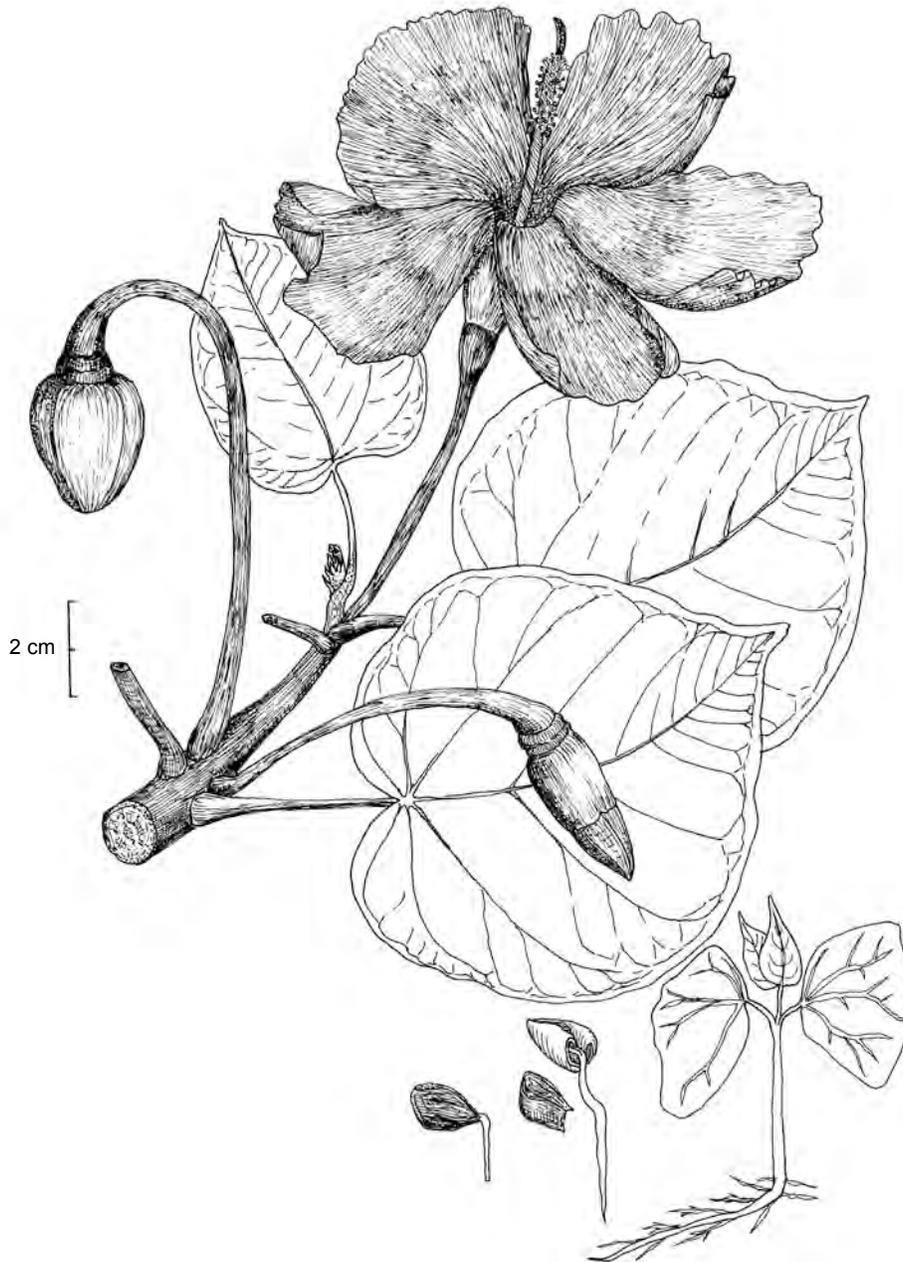
Los trabajadores en los viveros normalmente limpian las semillas manualmente y en forma rápida. La limpieza de semillas con maceradores puede dañar las semillas frágiles. Las semillas son altamente recalcitrantes. Los plegados son activos y se tornan de color verde al interior de la semilla al inicio de la germinación. La germinación inicia a los 5 a 7 días después de que el fruto madura (Francis, 1989d). Debido a que las semillas se recogen del suelo, algunas pueden tener la radícula expuesta, por lo que se deben colocar en el envase de recolecta, toallas de papel húmedo u otro material durante el transporte, y las semillas se deben sembrar tan pronto como sea posible. La viabilidad de las semillas puede extenderse por lo menos 4 meses secándolas a un contenido de humedad de 62.5 % y almacenándolas entre 2 y 4 °C (Marrero, 1942).

Especies T

No son necesarios los tratamientos de pregerminación. Las semillas pueden sembrarse en charolas de germinación, camas o directamente en envases y cubrirse de forma ligera con una mezcla de suelo ordinario. Marrero (1942) reportó que las semillas frescas germinaron de 70 a 80 %, pero se ha obtenido sólo un 20 % de germinación de semillas almacenadas a temperatura ambiente, por 2 semanas. Francis y Rodríguez (1993) reportaron un 80 % de germinación, iniciando a los 6 días después de la siembra. La germinación es epígea.

Si las semillas son germinadas en charolas de germinación o camas, éstas son trasplantadas a bolsas de vivero o contenedores después de que la primera hoja verdadera

emerge. Las plantas se desarrollan rápidamente bajo sombra parcial, alcanzando los 20 cm de altura en 3 meses y 40 cm de altura en 6 meses (Francis, 1989d). Las plantas deben moverse a pleno sol varias semanas antes de llevarse a campo. Plantas de 15 a 50 cm pueden usarse para establecer plantaciones. Las plantaciones deben ser deshierbadas por uno o dos años después de establecidas, y las enredaderas deben de ser removidas por 1 a 2 años adicionales. Los árboles destinados para ser usados como ornamentales se producen en macetas hasta que tienen una altura aproximada de 1 a 2.5 m, cuando éstos deben ser plantados en suelos aireados, profundos y fértiles. La plantación en suelos semi-compactados podría fracasar.



Thespesia grandiflora DC.

Thespesia populnea (L.) Sol. ex Corrêa

JOHN K. FRANCIS

Instituto Internacional de Silvicultura Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos

Familia: Malvaceae

Hibiscus populneus Linn.

Álamo, álamo blanco, algodón de monte, beach moho, bosch-katoen, catalpa, clamor, clemón, cork-tree, cremón, emajagüilla, frescura, grós hahaut, haiti-haiti, jaqueca, John-Bull-tree, macoi, mahault de Londres, maho, mahot bord-de-mer, majagua de Florida, majagüilla, otaheita, palo de jaqueca, palu santu, portiatree, santa maría, seaside mahoe, Spanish cork, tuliptree (Little y Wadsworth, 1964)

Quince especies de *Thespesia* están dispersas a través de los trópicos (Whitmore, 1972). A pesar de que la distribución nativa de no se conoce con precisión, probablemente incluye la costa de los trópicos del viejo mundo, desde la costa este de África hasta la Polinesia (Parrotta, 1994). Hoy en día la especie se ha naturalizado a través de las costas tropicales del mundo.

Es un árbol pequeño con tronco corto y encorvado, con una corteza grisácea y con fisuras, y una copa densa con hojas amarillo-verdosas en forma de corazón. En zonas rocosas o costas arenosas la especie puede tomar la forma de un arbusto. Un crecimiento anual en altura de 0.6 m en rodales jóvenes y sitios húmedos ha sido reportado por Whitesell y Walters (1976). Árboles individuales en áreas fértiles pueden alcanzar 18 m de altura y 50 cm de DN, pero normalmente los árboles son mucho más pequeños. A pesar de que puede crecer ligeramente en rodales mezclados, es más frecuentemente encontrada en manchones puros o formando un gran porcentaje de tallos en rodales pequeños. Un hábitat natural apropiado incluye arena costera hasta arcilla y roca, en áreas que reciben de 500 a 1600 mm de precipitación anual. Las estaciones secas pueden durar hasta 8 meses (Parrotta, 1994). La especie también coloniza suelos salinos, justo encima de los bosques de manglar. Tolerancia heladas ligeras.

Es una especie diploide con 26 cromosomas (Krishnappa y Geetha, 1977). Hasta hace poco, *Thespesia populneoides* (Roxb.) Kostelecky fue considerada como una población de *T. populnea* (Fosberg y Sachet, 1972); se ha distinguido por sus frutos dehiscentes, largos pedicelos y una cavidad amplia en la base de las hojas, las cuales son de color cobre o bronce.

Es un importante árbol ornamental en las áreas costeras a través de los trópicos, y se ha plantado tierra adentro también. Es una especie abundante que tolera suelos calcáreos, salinos, gravosos o semicompactos, al igual que la contaminación en áreas metropolitanas, este árbol pequeño se comúnmente plantado en espacios confinados y en grupos, en diseños del paisaje seminaturales. Se ha

usado también para reforestar áreas costeras afectadas por disturbios y para estabilizar dunas costeras. El duramen, el cual es de un color rojizo pardo oscuro a chocolate (Record y Hess, 1943), tiene una gravedad específica de 0.55 a 0.89 (Chowdhury y Ghosh, 1958; Skolmen, 1974), y es fácil de secar, moldear y terminar. La madera es a veces usada para la construcción de muebles finos. Debido a que los árboles disponibles para la tala son pocos y el precio de la madera es alto, la madera se ha reservado casi exclusivamente para la fabricación de esculturas y pequeños objetos decorativos. Los tallos pequeños se cortan para usarse para cerca y el árbol es a veces cultivado como cerco vivo. Tiene muchas aplicaciones en la medicina herbal. La fibra de la corteza se usa para cuerdas y en la fabricación de canastos, en muchas áreas en vías de desarrollo (Parrotta, 1994).

Los árboles jóvenes de 1 a 2 años pueden empezar a florecer. El período de floración se presenta desde primavera hasta el otoño o durante todo el año, en la ausencia de estaciones secas y frías. Las flores amarillo pálidas de 5 cm y en forma de trompeta, nacen de ramillas laterales (Little y Wadsworth, 1964). Los frutos son aplanados, en forma de cápsula con cinco celdas, de 2.5 a 5 cm de diámetro. Dentro de las cápsulas hay varias semillas de color pardo y peludas, de cerca de 1 cm de largo y 0.6 cm de ancho. Las semillas se dispersan por el viento o por el agua (Parrotta, 1994). Una muestra de frutos secados al horno recolectados en Puerto Rico, alcanzaron un promedio de 3.3 g por fruto (Parrotta, 1994). Una muestra de 50 frutos recolectados en Puerto Rico contenían de 1 a 11 semillas por fruto, con un promedio de 5.7 ± 0.4 semillas/fruto (Parrotta, 1994). Los frutos se tornan oscuros cuando maduran (Parrotta, 1994).

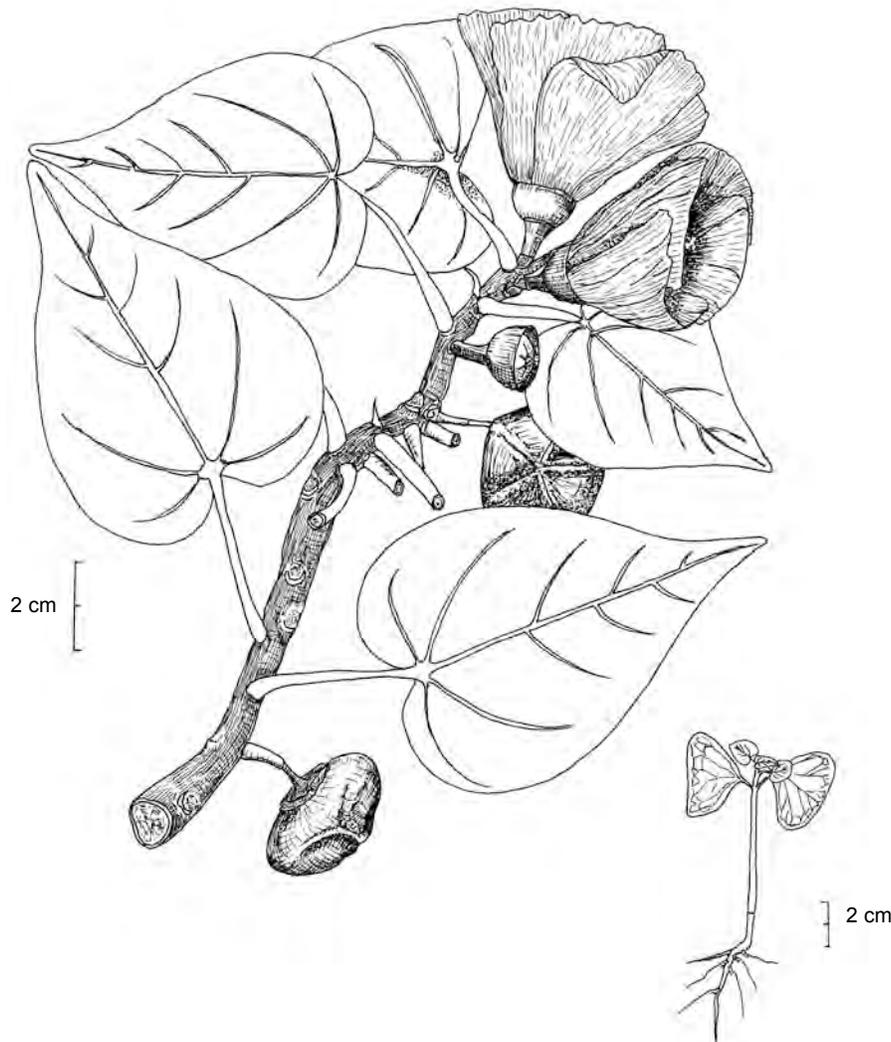
Debido a que los frutos permanecen en los árboles por algún tiempo después de la maduración y a menudo permanecen intactos en el suelo por semanas o meses antes de desintegrarse, las semillas pueden recolectarse casi en cualquier época del año. Los frutos se recogen del suelo a mano o de las ramas bajas. Los frutos pueden ser cortados de los árboles grandes con palos podadores. Si

Especies T

los frutos no están completamente secos, éstos deben colocarse en el sol por 1 o más días. Muestras pequeñas pueden ser fácilmente peladas a mano. Muestras grandes pueden ser trilladas colocando los frutos en bolsas de plástico tipo "arpillera", y restregándolos con los pies para posteriormente separarlas con mallas y soplado. Las semillas frescas (esencialmente secadas al aire) alcanzaron un promedio que varía de 3,500 a 6,700 semillas/Kg (Francis y Rodríguez, 1993; Parrotta, 1994; Rashid, 1975; von Carlowitz, 1986). No hay información disponible sobre el almacenamiento; sin embargo el almacenaje a corto plazo en envases sellados no ha presentado detrimento. Para almacenaje a largo plazo se recomienda la refrigeración en envases sellados.

No son necesarios los tratamientos de pregerminación (Parrota, 1994). El porcentaje de germinación de semillas frescas ha sido reportado de 65 a 79 %; ésta comienza alrededor de los 8 días después de la siembra (Francis y Rodríguez, 1993; Parrotta, 1994; Ricardi *et al.*, 1977). La germinación es epigea.

Las semillas pueden ser sembradas y ligeramente cubiertas en arena fina, tierra bien drenada o mezcla de sustratos. Las semillas germinan en charolas de germinación o camas, y se trasplantan en bolsas de polietileno o macetas, después de que aparecen las primeras hojas verdaderas. Las plántulas desarrollan una raíz primaria larga con numerosas raíces finas laterales. Las plantas pueden establecerse en campo cuando alcanzan 15 cm de altura, cerca de 3 meses después de sembradas (Parrotta, 1994). Las plántulas que usarán como ornamentales se establecen cuando tienen de 0.5 a 1.5 m de altura. También se han establecido plantas producidas a raíz desnuda. En lugares fértiles, es necesario realizar una protección permanente contra las malezas, por 2 años o más; en lugares muy arenosos o lugares pobres no se necesita tanta protección contra malezas.



Thespesia populnea (L.) Sol. ex Corrêa

Trichanthera gigantea (Bonpl.) Nees

V. M. NIETO Y J. RODRÍGUEZ

Corporación Nacional de Investigación Forestal
Santa Fé de Bogotá, Colombia

Familia: Acanthaceae

Ruella gigantea

Aro, cajeto, nacedero, quiebra barriga

Es un árbol de muy rápido crecimiento que alcanza de 8 m de altura y 30 cm de DN. El tronco tiene una corteza de color amarillo grisáceo y ramificaciones iniciando a los 2 m. La copa tiene forma piramidal y el follaje es verde oscuro. Las hojas son opuestas, vellosas, de márgenes aserrados y de 14 cm de longitud. El árbol crece en suelos poco fértiles con un pH mayor a 4.5; en texturas sueltas, arcillosos o arenas y drenaje bueno a lento. Crece a elevaciones de 600 a 1700 m, con temperaturas variando de 19 a 24°C y un promedio de precipitación anual de 1400 a 2800 mm. Crece en formaciones vegetales de los bosques tropicales secos (bs-T), bosques tropicales húmedos (bh-T), bosques Pre-Montañosos húmedos (bh-PM) y muy húmedos (Gómez, 1992; Rodríguez, 1988).

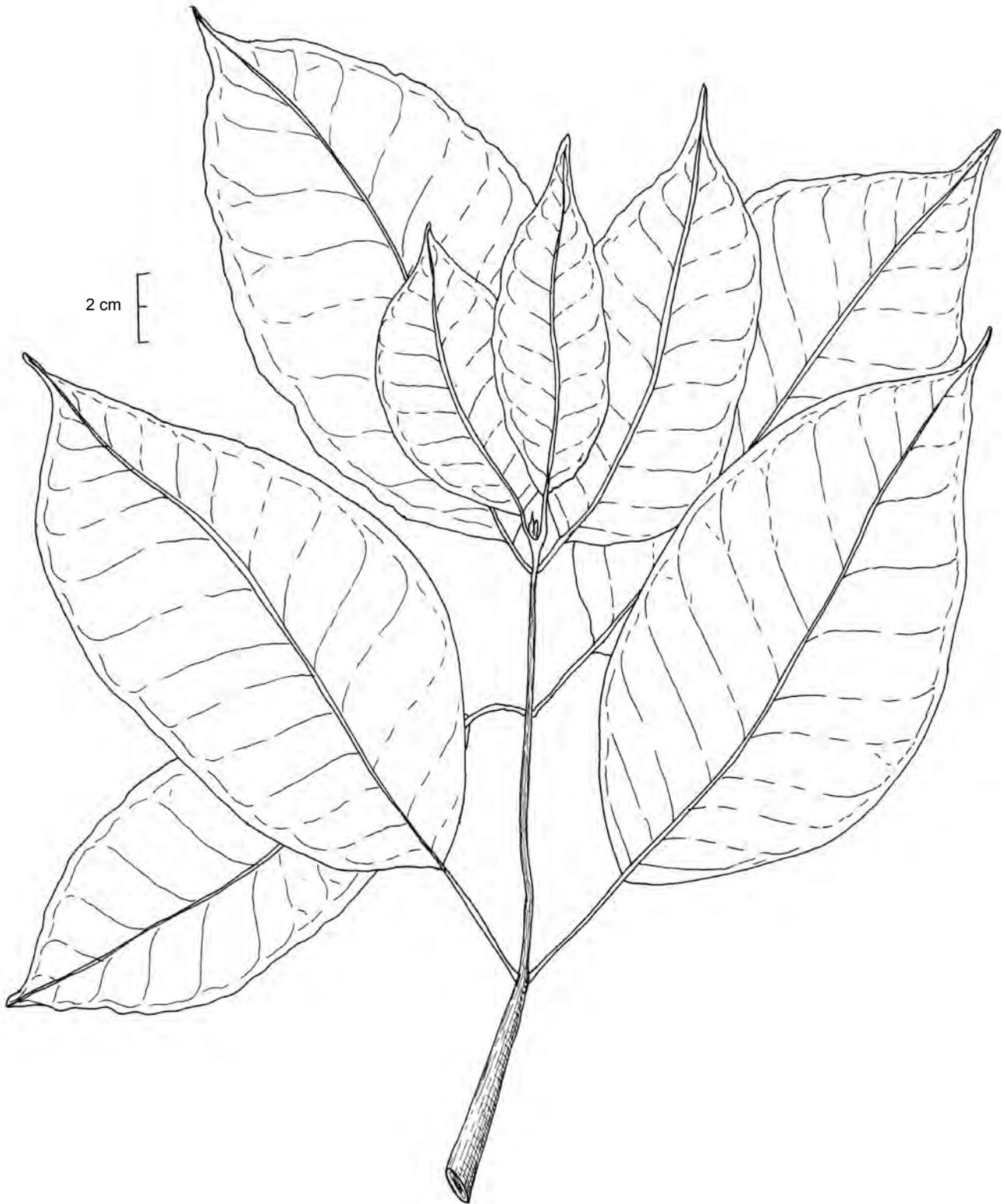
La madera amarillo-blancuzca no es durable en contacto con el suelo y tiene un peso específico de 0.7. Partes del árbol se han usado para medicina y forraje para las reses, caballos y cerdos. En agroforestería el árbol se usa como cerco, protectores de manantiales de agua y como sombra en plantaciones de café. La madera no se usa dado que el árbol es muy pequeño (Escobar y Rodríguez, 1993).

Las flores rojas tienen 3 cm y son similares a campanas, y son agrupadas; los frutos son cápsulas redondas y pardas, con varias semillas. El número promedio de semillas es de 4,000,000/Kg. La pureza es de 75 a 80 %, la germinación es de 1 a 2 % y las semillas germinan en 25 a 35 días (Rodríguez, 1988).

Se propaga por semilla o cortes de tallos. Las semillas se plantan en bolsas grandes con una capacidad mayor a 5 Kg. Las plantas permanecen en el vivero por 6 meses. Éstas se establecen en el campo cuando son lo suficientemente grandes para competir con la maleza. El método más común de propagación es vegetativamente. Los cortes de tallos de árboles son por lo menos de 40 a 50 cm de largo y de 3 a 5 cm de diámetro. Tomar el corte del tallo de las ramas de la parte baja reduce la deshidratación. Los cortes oblicuos producen raíces más rápidamente. El punto de corte del tallo expuesto al sol debe ser cubierto con parafina u otro material que prevenga la deshidratación. El corte del tallo debe de plantarse a una profundidad de 15 cm, inmediatamente después del corte. Tanto los cortes del tallo, como las herramientas y el suelo deben de ser desinfectados.

El lugar de plantación debe ser limpiado completamente y los suelos pobres deben ser fertilizados con un producto orgánico. Los cortes del tallo deben plantarse durante la estación lluviosa. Si la especie se usa como cerco, los cortes largos de tallo, de aproximadamente 1 m de largo y más de 2 cm de diámetro, pueden ser plantados a una distancia de 1.5 a 3 m o 1 por 1 m; para sombra, se recomienda una distancia de plantación de 5 por 10 m (Corporación de Defensa de la Meseta de Bucaramanga, 1989).

Especies T



Trichanthera gigantea (Bonpl.) Nees

Triplaris melaenodendron (Bertol.) Standl. y Steyerem.

ELFRIEDE PÖLL

Herbario, Instituto de Investigaciones
Universidad del Valle de Guatemala

Familia: Polygonaceae

Triplaris americana L., *Triplaris auriculata*, *Triplaris macombii*, *Triplaris macombii* var. *rufescens*,
Velasquezia melaenodendron

Canilla de mula, flor de arco, flor de garrobo, formigueira, gallito, guayabito, guayabo, holy tree, hormigo, hormiguero, long John, Marv's tree, mierenhout, mulato, palo mulato, pálo santo, santa Rosa, tabaco, tabaco de monte, tabacon, tangarana, vara santa, volador (Chudnoff, 1984; Standley *et al.*, 1975; Witsberger *et al.*, 1982)

Más de 25 especies en este género crecen en Sudamérica, *Triplaris melaenodendron* varía del sur de México hasta Guatemala, El Salvador, Nicaragua y de Costa Rica a Panamá (Chudnoff, 1984; Standley *et al.*, 1946). Crece abundantemente en la costa del Pacífico a veces en los lados de la carretera y en el Departamento de Santa Rosa, en Guatemala.

Es un árbol de porte pequeño a medio y de 6 a 12 m de altura (a veces alcanzando 16 m), con copa redondeada. Las ramas, las cuales son primariamente ahuecadas y septadas, son habitadas por hormigas salvajes (Gentry, 1993). Tiene hojas largas y alternadas, ocrea decidua y peciolo cortos. El limbo es elíptico a ovalado-elíptico, de entre 17 y 35 cm de largo y de 8 a 16 cm de ancho, pubescente a piloso corto en el envés y glabro en el haz. Debido a que su corteza gris pálida es moteada, uno de sus nombres comunes es mulato. El árbol crece en agrupaciones en bosques de bajas elevaciones. Crece bien entre el nivel del mar y los 250 m.

La madera amarilla es moderadamente ligera y suave pero firme, con un grano recto y textura media. La albura no es distinta del duramen, el cual es gris pálido a pardo a pardo rosáceo y sin olor o sabor distintivo. El contenido de humedad es de 12 %. La madera es fácil de trabajar y acepta bien el pulido, pero no es resistente al ataque del hongo de la pudrición y es vulnerable a las termitas de la madera seca. Experimentos en Venezuela mostraron que esta madera es difícil de tratar con preservativos. La madera se usa para muebles, cajas, cajones, tableros de partículas y construcción de interiores (Aguilar, 1966; Chudnoff, 1984; Morales, 1986; Witsberger *et al.*, 1982).

Las flores deciduas aparecen en diciembre y enero. Las flores masculinas forman espigas laterales y terminales de 2 a 14 cm de largo, con numerosas flores pequeñas y verdosas, consistentes de un cáliz piloso de 4 mm de largo con seis lóbulos y nueve estambres. Las flores femeninas forman racimos laterales y terminales en panículas

grandes. Las flores de color rosa a rojo consisten del tubo del cáliz de cerca de 1.5 cm de largo; tres segmentos externos lobulados de hasta 3 cm de largo; tres segmentos libres, pequeños e internos; un ovario superior de tres ángulos que contiene un sólo óvulo. Las flores carecen de pétalos (Heywood, 1993). Los frutos aparecen desde febrero hasta julio (Witsberger *et al.*, 1982). El fruto es una nuez con tres ángulos, rodeada de un cáliz persistente de cerca de 4 cm de largo (Maas *et al.*, 1988). El color del fruto es rojizo pardo; el tubo del cáliz es alargado y los tres lóbulos actúan como alas para la dispersión de las semillas.

Los frutos [nueces, aquenios (Laurence, 1951), o sámaras (Gentry, 1993)] son muy ligeros y 50 semillas (nueces) pesan cerca de 3.2 g. Debido a que un racimo contiene cerca de 50 frutos, un árbol puede producir varios cientos de semillas.

Debido a que las estadísticas en germinación son limitadas, pruebas del Instituto de Investigaciones de la Universidad del Valle en Guatemala, iniciaron estudios preliminares. Este estudio investiga posible métodos para inducir la germinación y las subsecuentes tasas. En tres experimentos en los que no se usaron tratamientos de pregerminación, las temperaturas se mantuvieron entre 20 y 21 °C. En el primer experimento, las semillas (nueces) se plantaron a 1 cm de profundidad en material orgánico compostado. Una semilla germinó en 10 días y los cotiledones aparecieron 3 días después. En el segundo experimento, 10 semillas se colocaron en papel de filtro húmedo en una caja de Petri. Nueve semillas germinaron en 17 días, lo cual representa una tasa de germinación de 90 %. En el tercer experimento, 10 semillas se plantaron en suelo compacto; 5 semillas germinaron y los cotiledones aparecieron en 18 días.



Triplaris melaenodendron (Bertol.) Standl. y Steyerm

Ulmus mexicana (Liebm.) Planch.

I. MOREIRA Y E. ARNÁEZ

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

Familia: Ulmaceae

Chaetopetelea mexicana L. (Carpio, 1992; Pennington y Sarukhán, 1968)

Cenizo, chuchum, cuerillo, ilite, itza, mezcal, nukulpat, olmo, palo de baqueta, patalillo, pepelote chaperno, sacpacche, sacpucte, tiacaciahuitt, tierra o ira blanco, tzapasnaca, zempoalehuati (Niembro, 1986; Pennington y Sarukhán, 1968)

Crece en los bosques tropicales húmedos y en los de montaña húmedos y muy húmedos, desde México a través de Centroamérica hasta Panamá (Niembro, 1986; Pennington y Sarukhán, 1968).

Es un árbol de tamaño medio con tronco cilíndrico, recto y con contrafuertes. Crece comúnmente de 20 a 40 m de altura, sin embargo, en México puede alcanzar hasta 84 m de altura y de 1.5 a 2.5 m de DN (Niembro, 1986). La especie crece en suelos volcánicos, calcáreos y metamórficos. Puede crecer en pendientes entre 15 y 60°, en suelos bien drenados y rocosos. Crece a elevaciones de 800 a 2200 m en zonas donde la precipitación anual es de 1900 a 3800 mm y la temperatura media es de 16 a 20°C (Burger, 1970; Standley, 1938).

Considerado un árbol maderero, la madera es dura y pesada (gravedad específica de 0.55). La albura y el duramen están claramente definidos y después del secado, los anillos de crecimientos son visibles. La madera es difícil de secar, se retuerce y colapsa durante el proceso. Es fácil de trabajar y preservar, y tiene una excelente durabilidad natural. El contenido de sílice de la madera es de 0.35 y puede dañar las herramientas (Carpio, 1992; Ritcher, 1971). La madera se usa para implementos agrícolas, pisos, durmientes en líneas de ferrocarril, muelles, gabinetes, decoración de interiores, muebles, mango de herramientas, madera y carbón (Carpio, 1992; Moreira *et al.*, 1992). El ganado se alimenta de las ramas y el follaje (Niembro, 1986). Se planta como árbol de sombra y ornamental.

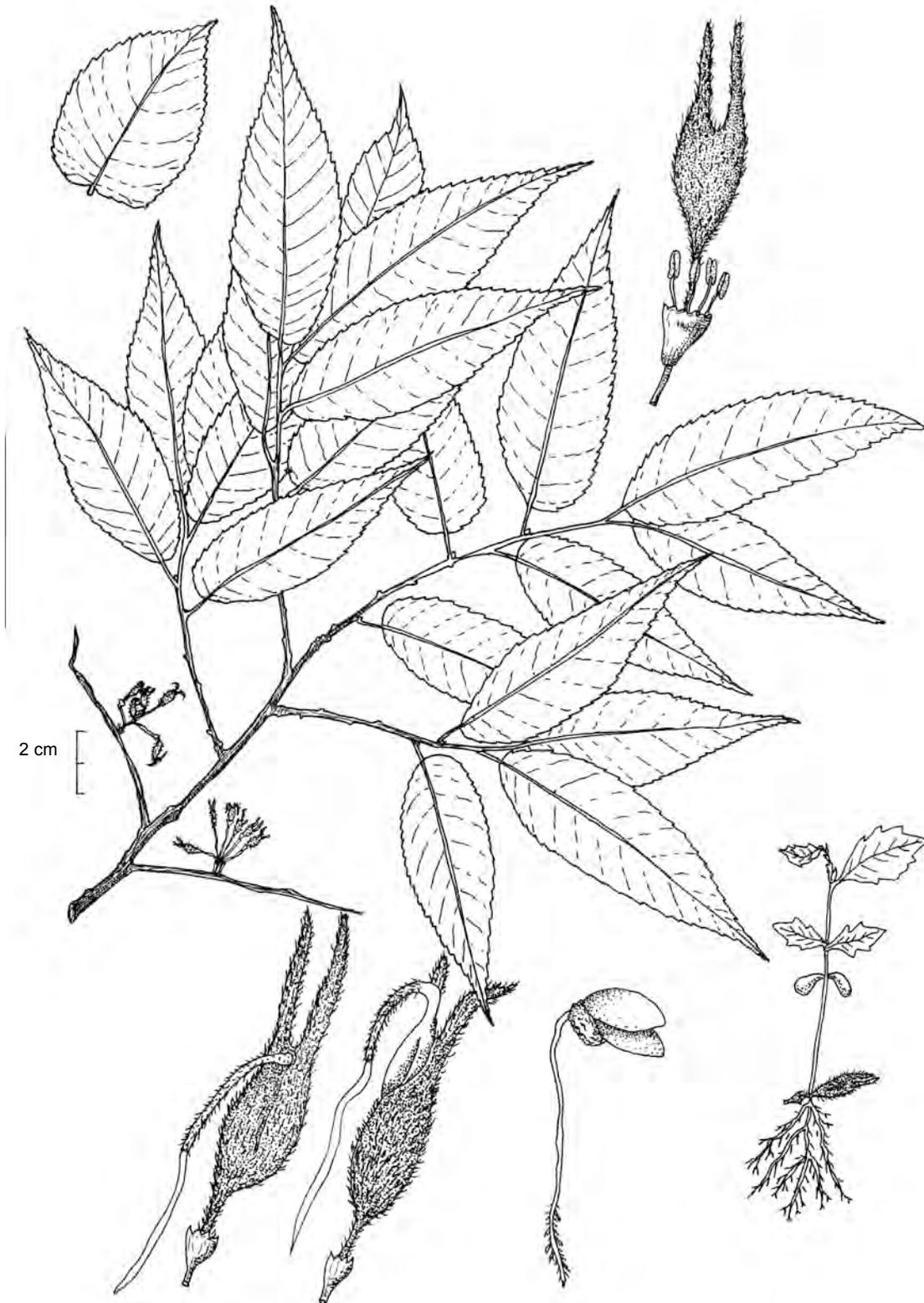
El árbol florece de noviembre a enero. Cada racimo contiene nueve inflorescencias y cada inflorescencia tiene 40 flores. Cada umbela está formada por cuatro flores con un cáliz rojo-grisáceo. Su perianto es verde oscuro y de 10.2 cm de longitud. Los frutos (sámaras) son de 0.89 cm de largo, de 0.23 cm de ancho y tiene numerosos tricomas. Las semillas son de color crema. La producción de semillas es abundante y no se han observado depredadores. Las semillas se dispersan por el viento; sin embargo, los vientos fuertes provocan la pérdida de cosechas enteras (Arnáez y Moreira, 1992; Moreira *et al.*, 1992). La regeneración natural es pobre (Hartshorn y Poveda, 1983).

Los frutos de color verde o amarillo-pardo se recolectan desde febrero hasta abril. Los recolectores se suben a los árboles o usan una podadora con extensión. Un método alternativo es enlazar las ramas con una sogá y sacudirlas hasta que los frutos caen en un lienzo colocado debajo del árbol. Las semillas pueden separarse manualmente o secar al sol, y luego sacudirlas dentro de un saco para separar las semillas de los frutos. Las semillas alcanzan un promedio de 727/Kg. Éstas deben de plantarse inmediatamente. Cuando las semillas se almacenan a 5 °C, la viabilidad se pierde rápidamente (Moreira *et al.*, 1992).

Esta especie no requiere tratamiento de pregerminación; sin embargo, remojar las semillas en agua a 22°C por 24 horas incrementa la germinación, la cual es de 90 % a los 12 días después de sembradas. La mezcla de suelo debe tener un sustrato de 50 % de suelo suelto y otro 50 % de arena previamente esterilizada. (Moreira *et al.*, 1992).

Cuatro semanas después de la siembra, las plántulas deben trasplantarse en bolsas de polietileno y colocarse bajo sombra. Las plantas se dejan endurecer por 3 meses y luego el crecimiento se acelera. El control de malezas y la protección contra el viento y el sol mejora el desarrollo de las plantas. No se ha detectado incidencia de plagas y enfermedades (Moreira *et al.*, 1992).

Especies U



Ulmus mexicana (Liebm.) Planch.

Virola koschnyi Warb.

E. M. FLORES

Academia Nacional de Ciencias de Costa Rica, Costa Rica

Familia: Myristicaceae

Virola merendonis Pittier (Contribuciones del Herbario Nacional de los Estados Unidos 20: 453; 1922)

Banak, bogabani, bogamani, cebo, cedrillo, cedro bastardo, drago, fruta dorada, miguelarillo, mollejo, sangre, sangre drago, tabeque, wild nutmeg (Flores, 1992c; Longwood, 1971).

Se distribuye naturalmente en Centroamérica, incluyendo Belice (Duke, 1962a, 1962b; Standley y Steyermark, 1946). El árbol es común a lo largo de las tierras bajas tanto del Atlántico como del Pacífico, y es un elemento del dosel superior en los bosques tropicales de las tierras bajas húmedas. También es común en los bosques primarios y secundarios.

Es un árbol que alcanza de 30 a 45 m de altura y de 1.0 a 1.5 m de DN. El tronco es recto y cilíndrico en las dos terceras partes distales; la tercera parte basal tiene contrafuertes de 1.0 a 3.0 m. Las ramas se extienden horizontalmente y forman una copa aplanada con un eje monopodial fuerte (Flores, 1992c). La corteza es de rojiza a pardo rojiza, con textura media a gruesa y pequeñas fisuras verticales. La parte interna es suave y esponjosa, y contiene un latex amarillo-rojizo, ácido y acuoso. Al exudarse adquiere una coloración rojo parda. El promedio de grosor de la corteza es de 1.0 a 1.3 cm (Flores, 1992c). Las hojas son simples, pecioladas, alternas, estipuladas, coriáceas, obovadas o lanceoladas en su forma, con una base simétrica o atenuada, ápice acuminado o cuspidado, margen entero y venación pinnada broquidódroma. Alcanza su mejor crecimiento en zonas con suelos aluviales o arenosos, donde forma rodales mono-específicos; sin embargo puede ser encontrado creciendo en suelos arcillosos, pobres en humus, ácidos (pH = 5.0 a 5.7), con altos niveles de hierro y aluminio, y bajo contenido de elementos primarios como son el fósforo y el potasio (Chávez *et al.*, 1991; Flores, 1992c). El árbol crece donde la temperatura varía de 24 a 35 °C y la precipitación anual es de 3500 a 6000 mm. El rango de elevación donde prospera la especie es de 10 a 1200 m, con la densidad más alta encontrada debajo de los 500 m. Habita la parte baja de las colinas y los bordes de ríos y riachuelos.

La transición de la albura a duramen es gradual. En condición verde la albura es de color amarillo grisácea clara y el duramen es naranja grisáceo; en condición seca, el duramen es pardo dorado claro, naranja grisáceo o rojo grisáceo. Tiene algún perecido con las caobas de coloración clara (Longwood, 1971). Los anillos de crecimiento son fácilmente distinguibles en forma de bandas angostas y regulares, de coloración oscura. La

madera tiene textura media, homogénea y uniforme, grano recto, lustre bajo y vetado atractivo debido a la combinación de bandas plateadas con rayos de coloración oscura. La madera verde es ligeramente aromática e insabora (Flores, 1992c). Es moderadamente ligera (peso verde de 725 a 780 Kg/m³; con un contenido de humedad de 77 a 102 %; gravedad básica específica de 0.44 (Herrerías y Morales, 1993; Llach, 1971; Longwood, 1971). La madera tiene buena estabilidad dimensional; el secado al aire es rápido; es fácil de aserrar y tiene excelentes propiedades de cepillado. No presenta defecto cuando se trabaja manualmente o con máquina. La madera tiene baja resistencia al ataque de hongos y termitas de la madera seca, al igual que al ataque de otros insectos; sin embargo, es fácil de impregnar y la penetración de preservativos es rápida, completa e uniforme. Una vez cortada no puede permanecer en el suelo por largos períodos de tiempo debido a que es atacada por varios hongos (*Polyporus*, *Hexagonia*, *Pignoporus*, *Xylaria*, *Candelaria*, *Daldinia*, *Trametes*) (Flores, 1992c). La madera se usa principalmente en la fabricación de triplay, sin embargo, puede ser usada en tableros, paneles, gabinetes, muebles, bastones, cajas, cerillos y ornamentos de barcos (Flores, 1992c; Llach, 1971; Longwood, 1971). De acuerdo al coeficiente de Peteri y al Factor Runkel, la madera corresponde al grupo II y es apropiada para la producción de pulpa para papel (Van der Slooten, 1971). Los indios de Sudamérica conocen de las propiedades alucinógenas de la resina obtenida de la corteza, el fruto y las hojas de diferentes especies de *Virola*. Diversas tribus indígenas han usado esta resina y sus extractos en sus ceremonias y rituales por varios siglos (Flores, 1992c; Schultes y Hoffman, 1983, Schultes y Raffauf, 1990).

El árbol florece de septiembre a noviembre, sin embargo, frecuentemente tiene flores hasta diciembre. Los árboles florecen intensamente cada dos años. La antesis se presenta durante las primeras horas de la mañana y la polinización es entomófila. Las flores son unisexuales, actinomorfas, pequeñas, pediceladas y agrupadas en panículas axilares. El desarrollo de los frutos dura 6 meses. La maduración ocurre primariamente en febrero y marzo, una producción menor se gesta en junio. Los frutos son carnosos, bivalvos, subglobosos o elípticos, dehiscentes, de 22 a 30 mm de ancho y de 30 a 35 mm de largo. Hay

Especies V

variaciones en el tamaño de los frutos entre diferentes árboles creciendo en la misma área, al igual que en frutos de un mismo árbol. La mayor parte de la dispersión de semillas se realiza por aves y mamíferos; la gravedad provoca que algunos frutos se caigan. Algunos peces tropicales dispersan los frutos que caen en los ríos (Flores, 1992c; Howe y Vande Kerckhove, 1980). Las semillas son ovadas, de 15 a 25 mm de largo por 14 a 20 mm de ancho, rodeadas de un arilo laciniado, exostómico y funicular en origen y de color rojo o naranja.

El peso de las semillas varía de 1.6 a 3.4 g, y existen en promedio de 400 a 600 semillas por Kg, dependiendo del tamaño y el contenido de humedad (Flores, 1992c). Las semillas son recalcitrantes. La germinación es de 80 a 85% y la viabilidad de las semillas dura de 1 a 12 días. El contenido de humedad en las semillas frescas es de 26 a 28%. La viabilidad de las semillas declina cuando el contenido de humedad se reduce más de 20 %. La germinación es epigea y las plántulas son criptocotilares (Flores y Rivera, 1989a). La protusión de la radícula se presenta en 11 a 14 días (Flores, 1992c).

Bajo condiciones naturales, el 95 % de las plántulas mueren en las primeras 12 semanas debido a la depredación por insectos y mamíferos. Las plantas son tolerantes a la sombra, pero muestran un crecimiento vigoroso en claros del bosque. El crecimiento de las plantas es lento en los primeros 4 años y posteriormente se incrementa. Las plantas de seis meses tienen una altura promedio de 50 cm; los árboles de seis años tienen una altura de 10 a 11 m y de 13 a 14 cm de DN (Chávez *et al.*, 1991; Flores, 1992c).

Las semillas frescas sin el arilo deben sembrarse en camas de arena o bolsas de polietileno llenas con sustrato. La producción en bolsas dura aproximadamente 5 meses. La especie puede ser usada en plantaciones monoespecíficas o mezcladas con otras especies. Comúnmente la plantación se hace a una distancia de 3 por 3 m. El lugar debe ser limpiado cada 4 meses durante el primer año, una vez que se ha establecido la planta. La fertilización del suelo con nitrógeno-fósforo-potasio (10-30-10, 50 g/árbol) mejora el crecimiento de las plantas (Flores, 1992c).

INFORMACIÓN ADICIONAL

El nombre del género se deriva del Latín *viriola* (pulsera) en referencia al arilo que rodea la semilla.

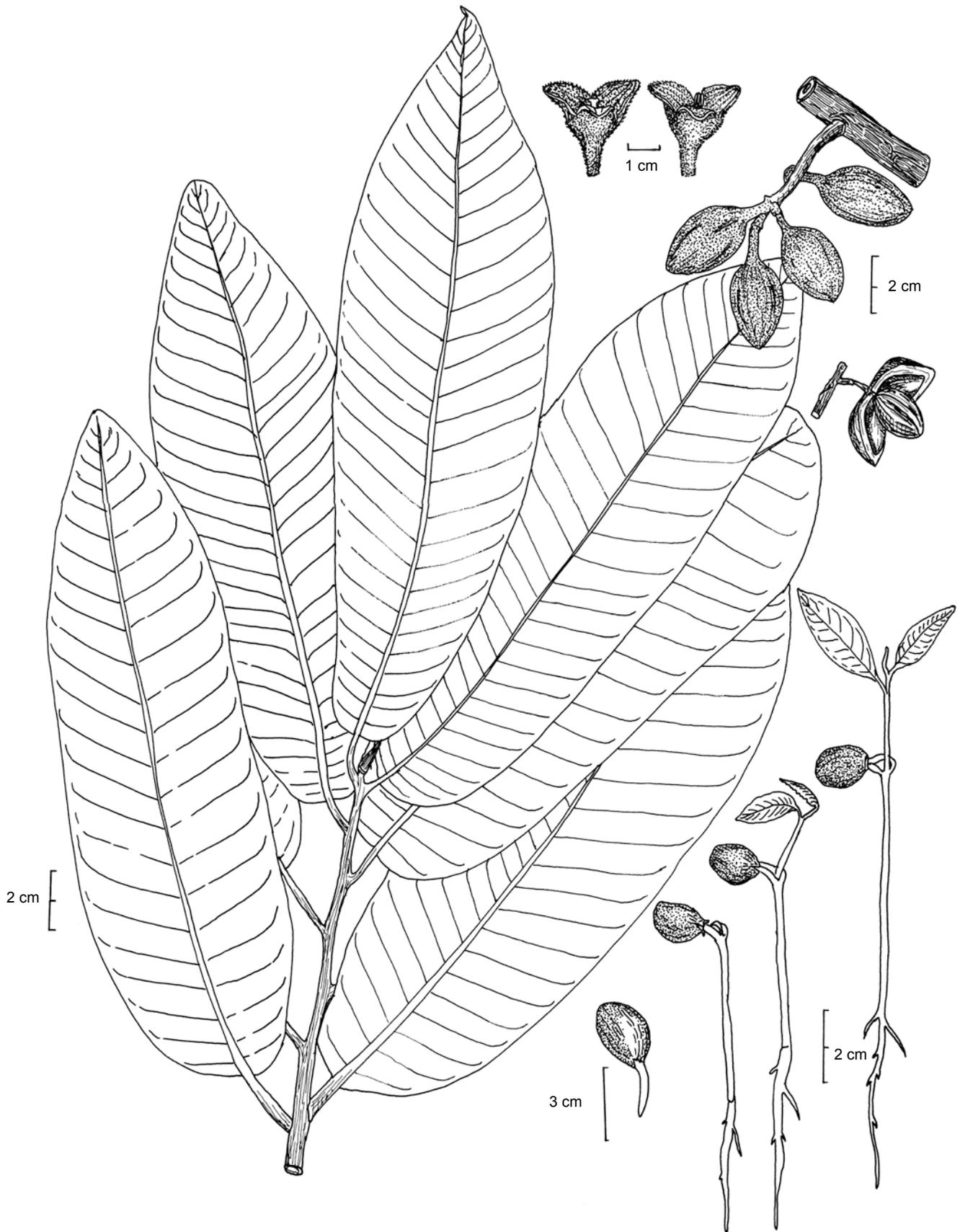
La vena media es gruesa y recta. Las venas secundarias son paralelas entre ellas y espaciadas uniformemente cada una de 1.0 a 1.1 cm; el ángulo de divergencia con respecto a la vena media es moderado y uniforme. Las venas terciarias son simples y transversas. Los peciolos son adaxialmente acanalados. Las hojas jóvenes y las ramillas son pubescentes y ferruginosas, los pelos son del tipo candelabro. Las hojas son hipostómaticas, los estomas son del tipo paracítico (rubiaceos).

Las panículas son brácteas, deciduas y membranosas, de 4 a 5 mm de largo. El perianto floral es reducido, el cáliz es trímero, campanulado, tepaloide, gamosépalo, amarillento y de 2 a 3 mm de largo; los sépalos son crenados, con el

margen ciliado y adaxialmente fibroso. Las inflorescencias estaminadas tienen varias flores, cada flor tiene tres estambres monadelfos, singenésicos, de 2.0 a 2.5 mm de largo; las anteras son elípticas y basifijas, con dehiscencia longitudinal. La inflorescencia pistilada tiene de tres a siete flores; las flores femeninas son hipóginas y monocárpicas; el gineceo unilocular encierra un óvulo; el óvulo es anátropo, bitégmico, crasinucelado y casi sésil. La placentación es pseudobasal (Flores, 1992c).

El exocarpo del fruto es coriáceo y pardo ferruginoso, con tricomas estrellados; el endocarpo-mesocarpo es blancuzco, carnoso, con aceites esenciales y fuertemente aromáticos e irritantes. Estos aceites están formados por benzofuranoides neolignanos (Lemus y Castro, 1989). El tejido epidérmico cubre el lóculo que es brillante e irregular, debido a la impresión dejada por el arilo de la semilla.

La cubierta seminal está formada por una dura testa y un tegumento ruminado. La exotesta es de color crema o pardo clara, suave y vascularizada; la mesotesta es negra, dura, lignificada y fuertemente vascularizada. La endotesta es esclerenquimatosa y lignificada. El tegmen es carnoso, masivo, altamente vascularizado y ruminado, penetrando el endospermo. Este se deshidrata y se adelgaza cuando el madura el fruto, adquiriendo una textura papirácea (Flores, 1992c). El endospermo es blanco, ruminado, masivo y oleoso. Es nuclear en las semillas inmaduras y celular en las semillas maduras. La semilla carece de perispermo. El embrión es recto, basal, capitado y diminuto (1.0 a 3.0 mm de largo), con cotiledones divergentes y vestigiales. Éste se desarrolla y se convierte en haustorial durante la germinación (Flores, 1992c).



Virola koschnyi Warb.

Página en Blanco

Vochysia ferruginea Mart.

L. RODRÍGUEZ SÁNCHEZ Y E. MÜLLER

Laboratorio de Semillas Forestales, Instituto Tecnológico de Costa Rica y Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit-Cooperación en los Sectores Forestal y Maderero, Costa Rica.

Familia: Vochysiaceae

Cucullaria ferruginea (Mart.) Spreng. 1987 y *Vochysia tomentosa* Seem. 1852 (Flores, 1993a)

Areno colorado, barbachele, botarrama, cedro rama, chancho colorado, dormilón, flor de mayo, laguno, malagueto, mayo, mayo colorado, mecri, orcano, palo de mayo rosado, palo malín, palo santo, pегle, qaruba, quillu-sisa, saladillo, sorogá, tecla, yumeri, zopilote

En Centroamérica crece en Nicaragua, Costa Rica y Panamá. En Sudamérica su distribución desde Colombia y Venezuela hasta Ecuador, Perú, Brasil y las Guayanas (Whitmore y Harsthor, 1969). Otras especies que crecen frecuentemente en asociación con *Vochysia ferruginea* son *Laetia procera* (Poepp.) Eichler., *Goethalsia meiantha* (Donn. Sm.) Burret, *Pentaclethra maculosa* (Willd.) Kuntze y *Simarouba amara* Aubl. (Manta, 1988).

Es un árbol de rápido crecimiento, de tamaño medio a alto, que alcanza de 20 a 34 m de altura y de 40 a 80 cm de DN. El árbol tiene un tronco limpio hasta la mitad de su altura y una copa densa con la corona formada por ramas ascendentes. En plantaciones crece a una tasa de entre 1.8 y 3.2 m de altura y de 2.7 a 4.8 cm de diámetro en forma anual, durante los primeros tres años (Rodríguez, 1977). Crece bien en suelos pobres y ácidos pero bien drenados: De manera natural crece en suelos con fuertes pendientes y en laderas bien drenadas, pero se adapta a otras condiciones. En su hábitat natural, crece en bosques bajos húmedos con precipitación anual variando entre 2500 a 5000 mm, y temperaturas entre 24 y 30 °C. Creciendo a elevaciones entre el nivel del mar y los 1500 m, el árbol es común en el estrato medio de los bosques tropicales primarios y se encuentra frecuentemente en bosques secundarios (Finegan y Sabogal, 1988). También crece en potreros abandonados e invade áreas desmontadas. La regeneración natural de la especie es abundante, a menudo dando como resultado rodales casi puros. Perteneciente al grupo de especies de rápido crecimiento que se establecen bajo el dosel, pero requieren claros en el dosel para su desarrollo (Manta, 1988).

La madera es relativamente ligera, con una densidad de 0.33 a 0.42 g/cm³ y una gravedad específica media de 0.37. Tiene un color pardo atractivo con venaciones de tonos rosáceos, con las cuales es fácil de trabajar. La madera se seca fácilmente y relativamente rápido, y es moderadamente resistente a insectos y hongos (Instituto Nicaraguense de Recursos Naturales y del Ambiente, 1992). Se usa para la fabricación de cajas, muebles, tableros, paneles, triplay, chapa, ventanas, arcos, juguetes y gabinetes (Carpio, 1992).

En la región norte de Costa Rica, florece en mayo y junio (Arnáez y Moreira, 1995), y en la región sur, entre marzo y mayo. Se puede observar un florecimiento ocasional en septiembre y octubre (Asociación Costarricense para el Estudio de las Especies Forestales Nativas, 1994). Las inflorescencias son angostas, densamente pubescentes, en forma de panículas axilares o terminales y compuestas, de numerosas flores zigomórficas, de color amarillo oscuro, y son muy vistosas. Los frutos son cápsulas obovadas u oblongas, de 2 a 4 cm de largo consistentes de tres compartimientos, uno para cada semilla. Sin embargo, los frutos contienen comúnmente sólo dos semillas, el tercer compartimiento está vacío o tiene una semilla desarrollada parcialmente. Las semillas tienen un ala y son lateralmente comprimidas, de 2 a 3 cm de largo y de color pardo. Están envueltas de una testa membranosa sin contienen endospermo. El tamaño de las semillas varía fuertemente entre árboles (Müller, 1997).

En la región norte de Costa Rica, los frutos se recolectan en los meses de septiembre y octubre. La frutificación varía ampliamente entre individuos y entre años. Las cápsulas maduras abren mientras permanecen en el árbol. Por ello, se deben recolectar tan pronto y las fisuras entre los compartimientos se tornen visiblemente pardas. Los frutos en panículas se cortan del final de las ramas con tijeras de podar en palos telescópicos.

Después de la recolecta, los frutos se secan en mallas en áreas bien ventiladas, áreas abiertas sin luz solar directa. Después de 1 a 3 días, las cápsulas se abren y las semillas pueden extraerse manualmente o sacudiendo las mallas (Rodríguez, 1996). Debido a que todos los frutos en el árbol no maduran simultáneamente, cerca de 50 % de los frutos recolectados no se abren, y deben ser descartados (Müller, 1997). En el norte de Costa Rica, el número de frutos por Kg promedia los 831 y en promedio, 748 semillas pueden ser extraídas por cada Kg de frutos. Las semillas contienen en promedio 3.7 % de impurezas, semillas rudimentarias (1.7 % del promedio) se pegan a las alas ligeras y algodonosas de las semillas intactas, y no pueden ser separadas con sopladores de semillas o cedazos (Müller,

Especies V

1997). En el norte de Costa Rica el promedio de semillas alcanza 32,130 por Kg. El promedio en peso de 1,000 semillas es de 32 g, y el contenido de humedad de las semillas frescas es de 25 %.

Las semillas se pueden almacenar sin secado a 15° C, por no más de 3 meses. Bajo condiciones naturales, las semillas pierden su viabilidad en menos de un mes (Rodríguez, 1996). Éstas pueden secarse a un contenido de humedad de 4% sin perder su viabilidad pero se mantienen sensibles a temperaturas menores de 10 °C. Después de un mes de almacenamiento con un contenido de humedad del 7 %, el porcentaje de germinación era aún alto (70 a 80 %); sin embargo, éste se reduce drásticamente después de tres meses de almacenaje (Müller, 1997). El almacenaje por más de tres meses no parece ser factible ya que las semillas pierden toda su viabilidad.

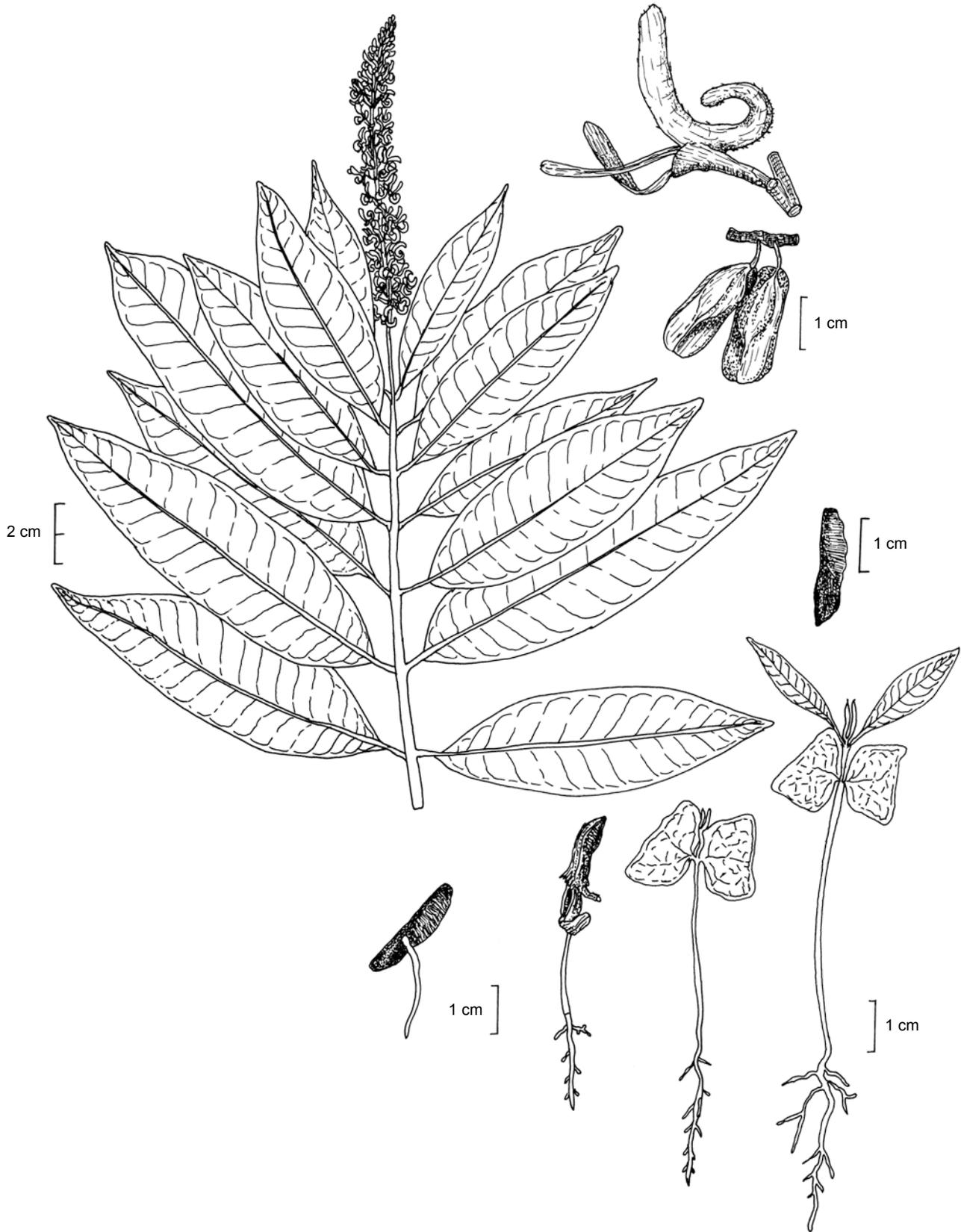
Las semillas no requieren pretratamientos para mejorar su germinación (Rodríguez, 1996). En el laboratorio, las semillas sembradas en arena esterilizada iniciaron su germinación en 4 a 5 días. La tasa de germinación es más alta en el día 7 y se completa aproximadamente los días 16 a 18. El promedio de germinación bajo esas condiciones fue de 97 %, y a menudo alcanzan el 100 % (basado en pruebas de germinación con 4 X 50 semillas, en cámaras de germinación con 12 horas de luz a 29 °C, y 12 horas de obscuridad a 24°C (Müller, 1997).

En el vivero, las semillas son usualmente sembradas en camas de germinación usando mezclas de suelo y arena, lo cual facilita el subsecuente trasplante. Para controlar la densidad de plantación, las semillas deben sembrarse de forma individual en una posición horizontal. Éstas se cubren ligeramente con el sustrato. Las plántulas son trasplantadas cuando se desarrollan las dos primeras hojas verdaderas. La mayoría de los viveros producen plántulas en bolsas de polietileno, las cuales están listas para plantarse después de 4 a 5 meses (Rodríguez, 1997). Experimentos con propagación vegetativa (pseudostacas) en Costa Rica han sido exitosos (Ulate, 1996).

INFORMACIÓN ADICIONAL

La depredación de los frutos inmaduros por loros es un problema serio en Costa Rica. A menudo resulta en pérdidas significativas debido a que estas aves pueden destruir toda la producción de semillas en pocas horas.

Acorde con análisis químicos llevados a cabo en la Universidad Nacional y la Universidad de Costa Rica, las semillas contienen 34.4 % de lípidos, 9.9 % de proteínas y 2.4 % de almidón. Resultados similares fueron obtenidos en otros lugares (Flores, 1993a).



Vochysia ferruginea Mart.

Página en Blanco

Vochysia guatemalensis Donn. Sm.

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Vochysiaceae

Vochysia hondurensis Sprague, *V. guatemalensis* Standl., *V. hondurensis* Standl.

Barba chele, chanco blanco, corosillo, emeri, emery, flor de mayo, ira de agua, maca blanca, magnolia, mayo blanco, mecricri, palo bayo, palo de agua, palo de chancho, palo de tecolote, robanchab, ruanchap, sangrillo, san juan, san juan blanco, san juan peludo, san juanillo, san pedrano, sayuc, sebo

Se distribuye naturalmente desde Veracruz, México hasta Panamá. Los árboles se encuentran frecuentemente en rodales monoespecíficos o en parches con *Vochysia ferruginea* Mart. y *V. allenii* Standl. y L. O. Williams. La especie se ha asociado con vegetación secundaria (Flores, 1993b), pero en Costa Rica crece en bosques primarios.

Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza 40 m de altura y 0.70 a 1 m de DN. Tiene tronco recto, suave y cilíndrico sin ramas en las dos terceras partes basales y sin contrafuertes. La corteza grisácea es ligeramente escamosa y la copa es muy densa con forma redonda o deprimida. Durante la estación seca el árbol se desfolia parcialmente y las ramas pequeñas se podan de forma natural. Las hojas son simples, pecioladas, estipuladas y coriáceas y de cuatro verticilos (a veces tres opuestos o decusados o en ramas produciendo las inflorescencias); el peciolo es delgado y canaliculado. La lámina es obovada, simétrica, con márgenes enteros, obtusa y ápice redondeado, base decurrente y venación pinnada con una fuerte variación dimensional que fluctúa entre 9 y 15 cm de largo y de 4 a 5 cm de ancho. Crece bien en suelos arcillosos, ácidos (pH 5.0 a 6.0), con alta concentración de hierro y aluminio. La especie crece bien desde tierras bajas hasta los 1100 m, en bosques húmedos a muy húmedos en las planicies costeras. La temperatura varía de 24 a 30 °C y la precipitación anual de 3000 a 5000 mm.

La madera es ligera (gravedad específica de 0.35), pero es fuerte y tiene una estabilidad dimensional adecuada y una tasa de secado moderada. Se seca bien y sin defectos. La madera se trabaja y corta bien con maquinaria, aunque los cortes desarrollan ligeras volutas en el acabado al cepillarse. El contenido de sílice es muy alto y afecta las sierras y herramientas de corte. La madera es muy resistente a los hongos de la pudrición o ataques de insectos, pero se pudre fácilmente si se expone a climas severos. Si se deja en el suelo, la madera se pudre fácilmente, sin embargo, esta madera es fácil de impregnar con preservativos, alcanzando una penetración completa o aceptable. La madera se usa para cajas, gabinetes y pulpa para papel. En Belice, la madera se exporta a los Estados Unidos donde se usa para producir chapa. También es

usada para construir canoas en la región del lago de Izabal, Guatemala (Flores, 1993b).

Florece desde marzo hasta junio con una floración adicional en octubre y noviembre y a veces en febrero. El árbol comienza a florecer y frutificar a la edad de 12 a 13 años. Las flores amarillas se agrupan en panículas terminales o axilares, de 10 a 20 cm de largo con ramificaciones compuestas; éstas son hemafroditas, zigomórficas y fragantes. El fruto pardo amarillento es una cápsula loculicida, gruesa y obovada a oblonga, de 4.8 a 5.8 cm de largo y profundamente trisulcada, angulosa y verrugosa. La cápsula es trilocular y contiene dos semillas por lóculo. Los frutos maduran desde agosto hasta octubre, aunque pequeños cultivos de frutos maduran en marzo. Las semillas son comprimidas lateralmente, aladas y anemócoras.

Los frutos deben recolectarse directamente del árbol semillero antes de la dehiscencia, el cual debe tener un DN de 50 cm o superior. Éstas pueden ser almacenadas en la sombra hasta que abran y las semillas pueden ser removidas manualmente. El aborto de semillas es poco común y aproximadamente un 10 % de las semillas son inviables. En Costa Rica, las semillas frescas (45 a 55 % de humedad), tienen un promedio de 3,500 a 4,500 por Kg, y las semillas secas (8 a 10 % de humedad), tienen un promedio de 7,000 a 8,000 por Kg (Corea, 1994). La viabilidad dura de 2 a 3 meses si las semillas se almacenan de 24 a 26 °C con buena aereación. Si el contenido de humedad se reduce a 25 %, las semillas pueden mantener una viabilidad alta (75 %) por 4 a 6 meses (Flores, 1993b). Cuando las semillas se almacenan por un mes a bajas temperaturas (3°C) y humedad alta (32 %), la viabilidad cae abruptamente (a 9 %).

Las semillas no requieren tratamientos de pregerminación; se puede obtener una germinación de 85 a 90 % bajo condiciones de invernadero. La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar. En condiciones naturales, la germinación es rápida y comienza a los 8 a 9 días. Sin embargo, la mayoría de las plántulas mueren en el mes siguiente, debido principalmente a la depredación por

Especies V

hormigas (*Atta* spp.), aunque también por ataques de grillos y saltamontes.

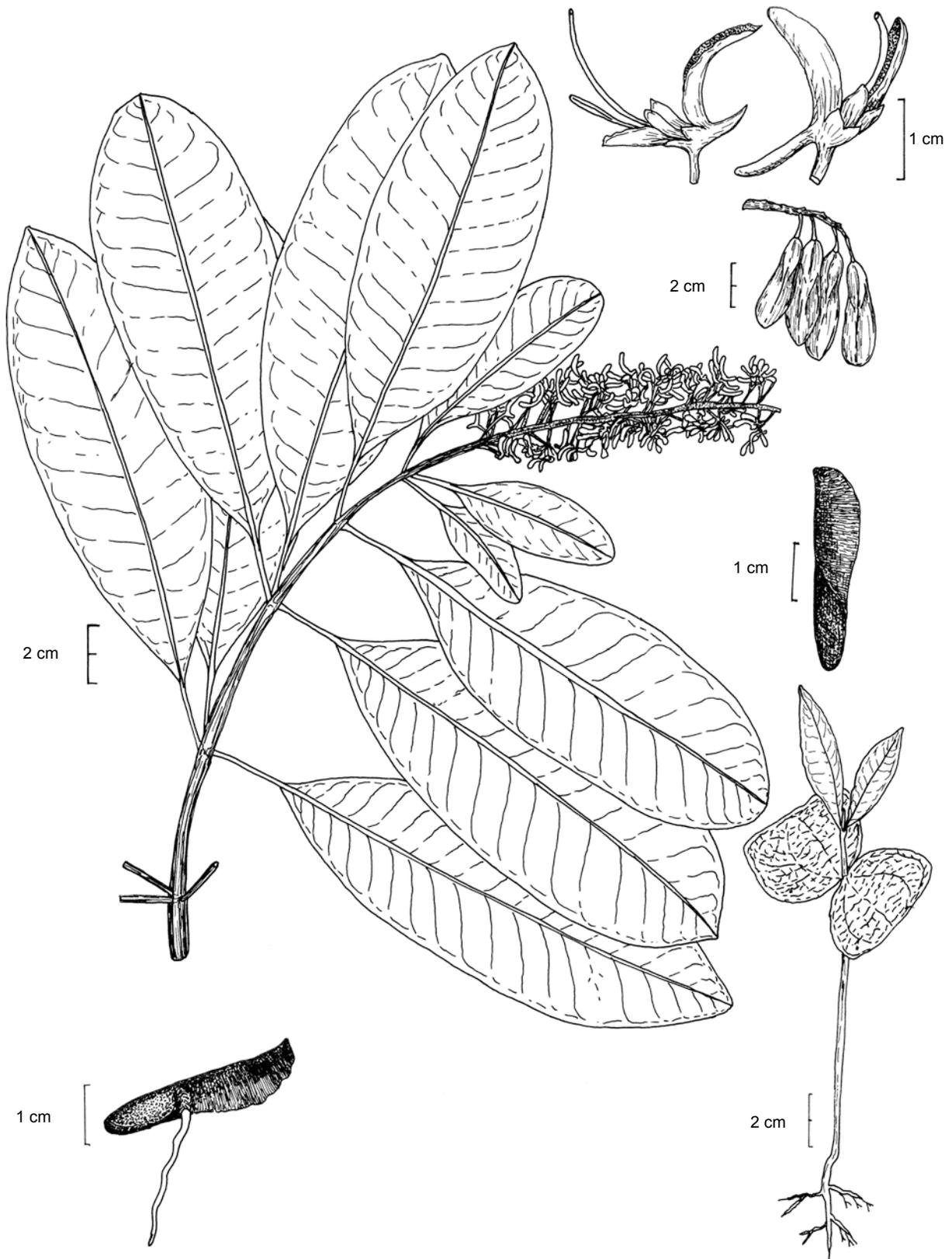
Las semillas se plantan en cajas llenas de arena húmeda. Después de la germinación, las plántulas deben fertilizarse (suelos o fertilizante foliar) debido a que ésta tienen altos requerimientos nutricionales. Las plántulas deben de transferirse a bolsas de polietileno antes de que los eófilos se desarrollen para evitar que las hojas se marchiten. A los 6 o 7 meses, las plántulas deben de ser establecidas en campo. Durante este proceso, deben evitarse los retrasos debido a que las raíces crecen rápidamente.

INFORMACIÓN ADICIONAL

Esta especie es autocompatible y parece ser autógena, aunque algunos insectos nectívoros extren el nectar y polinizan algunas de flores. Muchos frutos jóvenes son consumidos por aves y mamíferos, reduciendo la pudrición de semillas sustancialmente.

La propagación vegetativa por pseudo-injertos y acodos no ha tenido éxito (Flores, 1993b). Sin embargo, se continua investigando en esta área y Corea (1994) cree que si se usan cortes juveniles suculentos para enraizar, se conseguirá algún éxito.

Chaverri *et al.*, (1997) encontraron que plantaciones de cinco años en Tabarcia, Costa Rica (bosque húmedo de pre-montaña), casi todos los árboles tenían algún daño causado por insectos, pero el 80 % de éste era de una severidad de menos del 20 %. La mayoría de las orugas fueron capturadas en hojas juveniles, y las larvas fueron clasificadas como pertenecientes a 8 especies. Asociadas a ésta, fueron detectadas seis especies de parasitoides e hiperparasitoides.



Vochysia guatemalensis Donn. Sm.

Página en Blanco

Zanthoxylum kellermanii P. Wilson

L. A. FOURNIER

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Familia: Rutaceae

Zanthoxylum mayanum Standl., *Z. panamense* P. Wilson

Acabu, alcabu, arcabu, lagartillo, lagarto, prickly holly, rabo de lagarto, tachuelillo

Crece desde el sur de México hasta Colombia y Venezuela. Árbol de rápido crecimiento que alcanza de 15 a 30 m de altura y hasta 80 cm de DN. El tronco es recto y cilíndrico. La corteza gris tiene algunos lenticelos suberizados y es cubierta por espinas verticales aplanadas. La corona es redonda con ramas ascendentes. Las ramillas son estrigiladas y glabras, algunas veces con espinas puntiagudas. Las hojas son alternas, sin estípulas, impares y rara vez pares-pinnadas, de 17.5 cm de largo. El peciolo y el raquis están ocasionalmente armados con espinas amarillas, caniculadas en la parte superior y diminutamente estrigosas, puberulentas o glabras. Las hojas son de 6 a 17.5 cm de largo, opuestas o subopuestas, obovadas o elípticas a oblongas, abruptamente acuminadas o redondeadas apicalmente, cuneadas y con lados desiguales en la base, el margen de entero a obscuramente crenulado, más o menos revolutas, subcoriáceas, lustrosas en el haz y más claras en el envés, diminutamente puberulentas o estrigosas a glabras. Las hojuelas ocasionalmente tienen una o más espinas puntiagudas en la vena media; éstas pueden ser subsésiles o tener un peciolulo de hasta 7 mm de largo. La lámina es pilosa y manchada en su superficie, con puntuaciones de dos tamaños. La especie crece en una gran variedad de suelos, aunque está mejor adaptada a aquellos con un buen drenaje. En México, el árbol crece en suelos profundos y lateríticos con buen drenaje (Pennington y Sarukhán, 1968). Se encuentra en tierras húmedas bajas, a elevaciones de 50 a 500 m, temperatura media anual de 23 a 26 °C y precipitación media anual de 3000 a 5000 mm.

Está fuertemente relacionada con *Zanthoxylum mayanum* (Pennington y Sarukhán, 1968). Más aún, esta especie no tiene diferencias específicas con *Z. panamense* (Porter y Elias, 1979), una especie de bosques de monsoon y estacionales, perennes, encontrada principalmente en la parte del Caribe. En esta descripción, *Z. mayanum* y *Z. panamense* son sinónimos para *Z. kellermanii*, sin embargo, futuros estudios de campo y de herbario proveerán información más precisa sobre su taxonomía.

La madera dura a moderadamente dura (peso específico de 0.39) es amarilla y se usa para gabinetes finos, debido a sus bandas muy atractivas (Pennington y Sarukhán, 1968). La madera se ha usado en la construcción de casas rurales

en México. Florece de abril a junio y de agosto hasta octubre (Porter y Elias, 1979). Los panículos estaminados son axilares, coronados subterminalmente, con múltiples ramas de 25 cm de longitud con flores verde blancuzcas. Las panículas carpelares son terminales, ramosas, de 14 a 18 cm de largo y con ramas puberulentas o estrigosas, y flores verdes femeninas con un ovario trilobulado y globoso. Los frutos de coloración pardo a rojo oscuro, subglobosos tienen de uno a cuatro folículos y tienen glándulas punteadas, estrigilados, y de 3 a 6 mm de diámetro. Las semillas son subglobosas, negras, lustrosas y diminutas. El árbol fructifica en abril y mayo, y de Julio a septiembre, noviembre y diciembre (Porter y Elias, 1979). Los frutos pueden ser recolectados desde diciembre hasta enero y se obtienen buenas cosechas cada dos años (Segundo Encuentro Regional Sobre Especies Forestales Nativas de la Zona Norte y Atlántica de Costa Rica, 1994).

Los frutos se recolectan manualmente del suelo o del árbol. Los frutos se dejan en lienzos a la sombra para promover la dehiscencia del fruto. Una vez que las semillas se han acumulado en los lienzos, los frutos vacíos se recogen a mano y las semillas están listas para ser sembradas en el vivero. Los frutos recolectados del suelo durante los meses de marzo y abril producen un promedio de 21,600 semillas/Kg, con un contenido de humedad de 53 %.

La germinación es epigea y generalmente se presenta de los 35 a 90 días después de sembrarse, con una tasa de germinación del 47 % (Nichols y González, 1991a, 1991b). Sin embargo, el porcentaje de germinación también parece variar con la procedencia y el año de recolección, aún en un mismo individuo. Después del pretratamiento, las semillas se siembran en suelo de buena textura (limo arenoso), y germinan en 45 a 90 días. Arena de río puede ser usada como sustrato de germinación.

Después de 90 días las plántulas se transfieren a bolsas de polietileno llenas con arena y arcilla, y se colocan a la sombra por 15 a 30 días. Las plantas pueden ser establecidas en campo después de 6 meses en el vivero.

Tres especies de insectos, *Achyloides bursirus* (Lep., Hesperidae), *Atta cephalotes* (Hym., Formicidae) y *Papilio anchisidiades* (Lep. Papilionidae) atacan el follaje de *Z. kellermanii* (Arguedas et al., 1993).

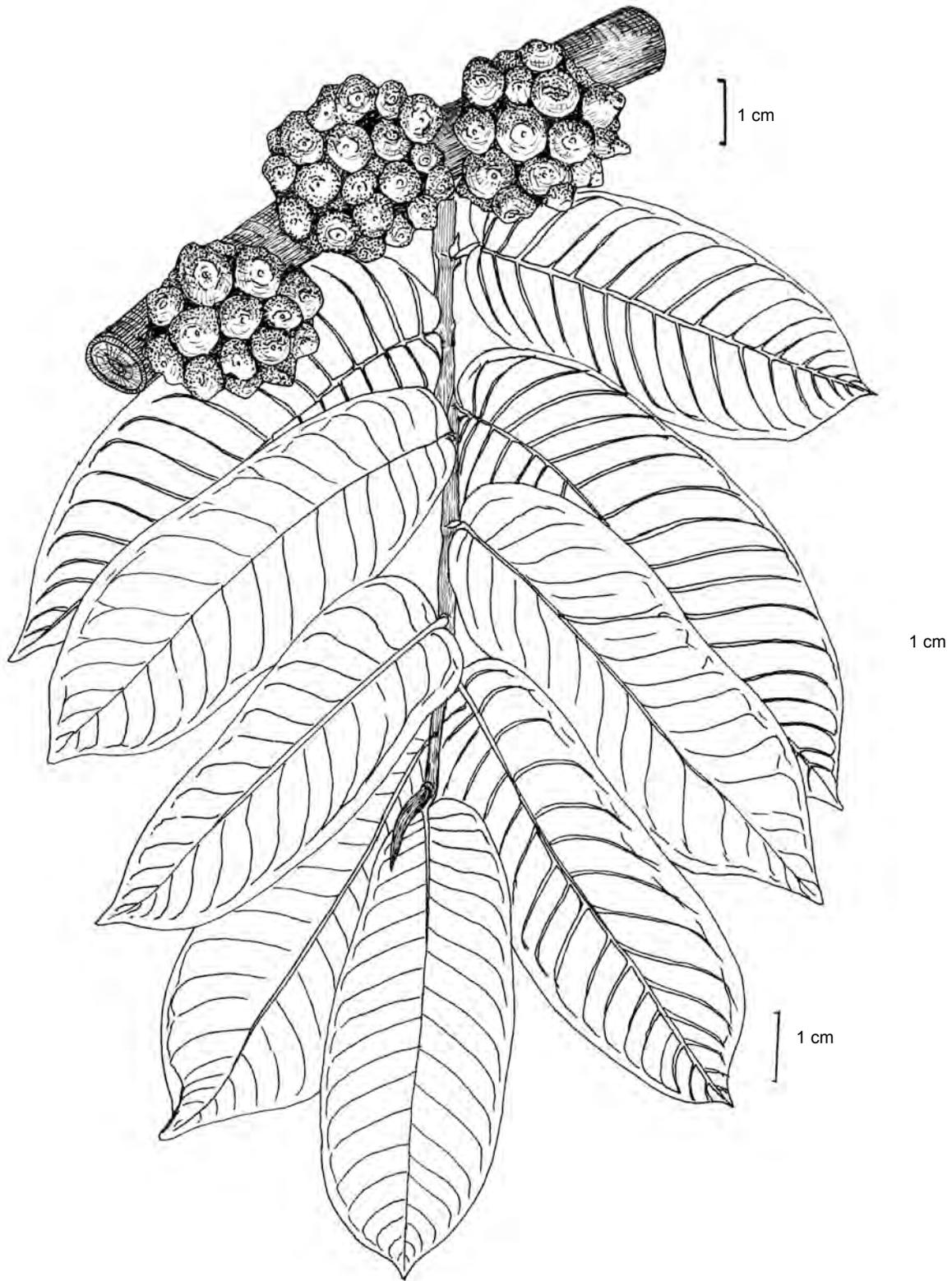
Species Z



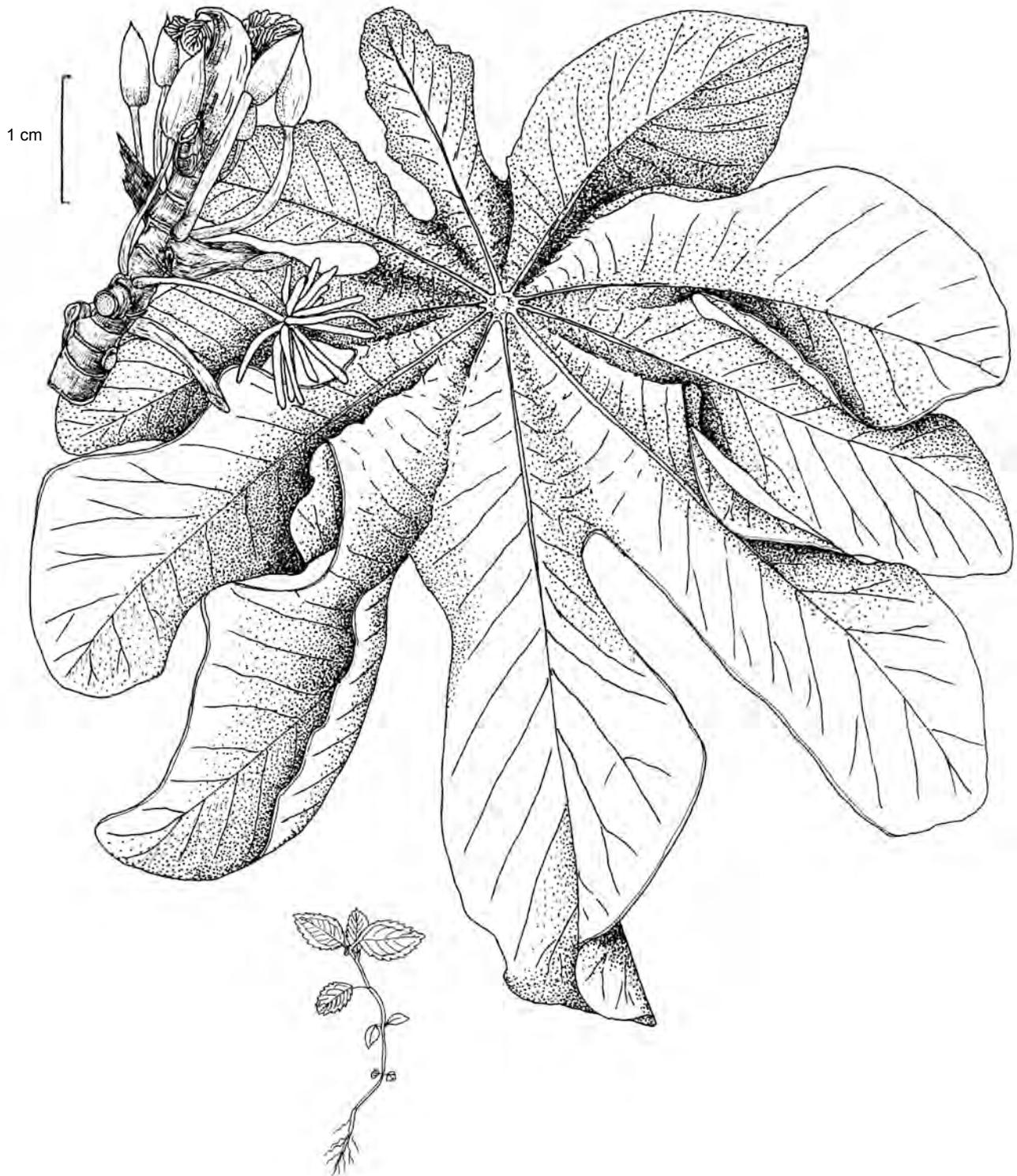
Zanthoxylum kellermanii P. Wilson

DIBUJOS COMPLEMENTARIOS DE ESPECIES

Se planeó que cada especie contara tanto con su descripción particular como de su ilustración botánica, sin embargo, algunas especies no pudieron ser descritas, aunque se logró disponer de los dibujos correspondientes por parte de los artistas. Estas especies fueron incluidas en esta sección sólo como referencia del dibujo botánico



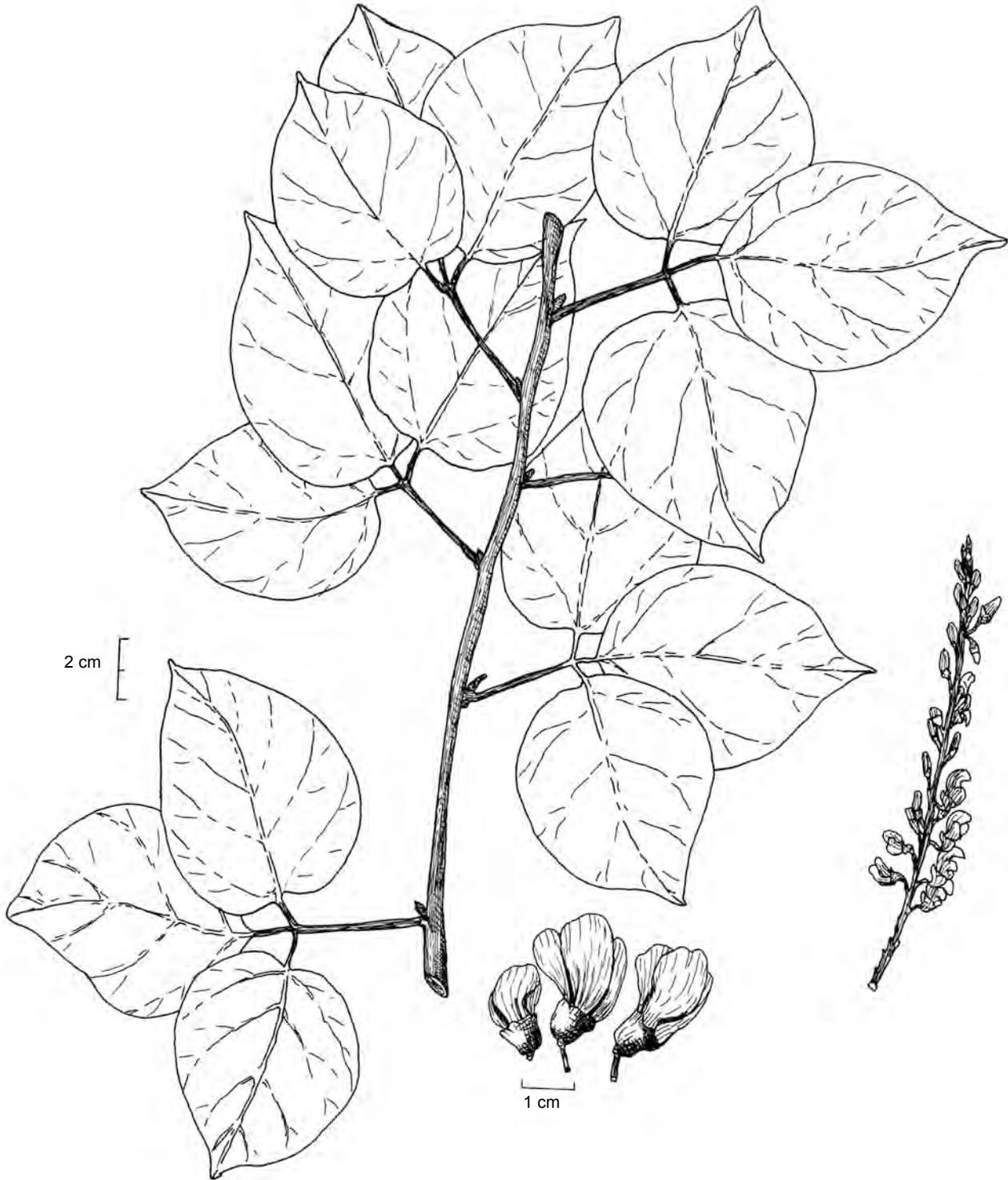
Castilla elastica Sessé



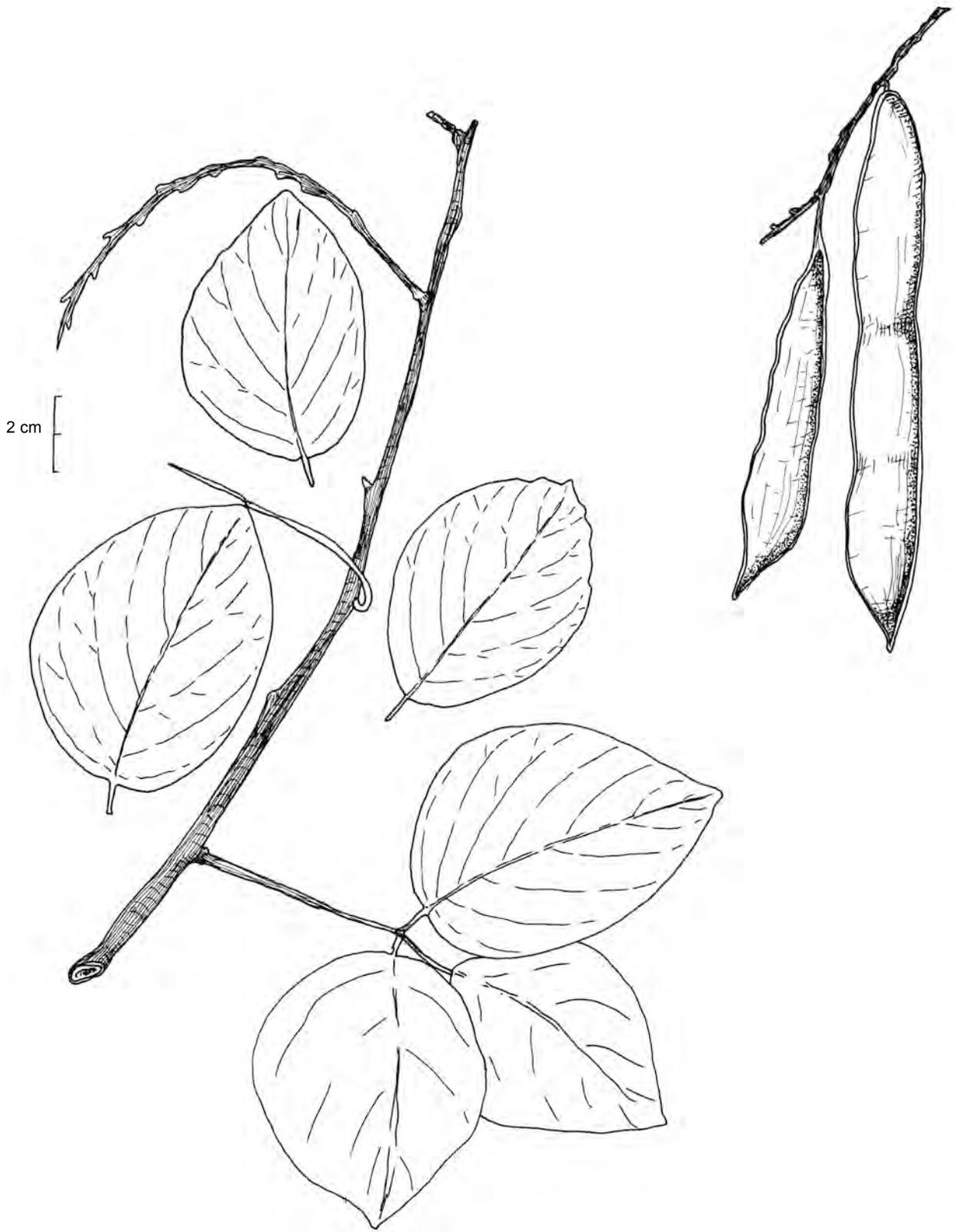
Cecropia peltata L.



Cordia obliqua Willd.



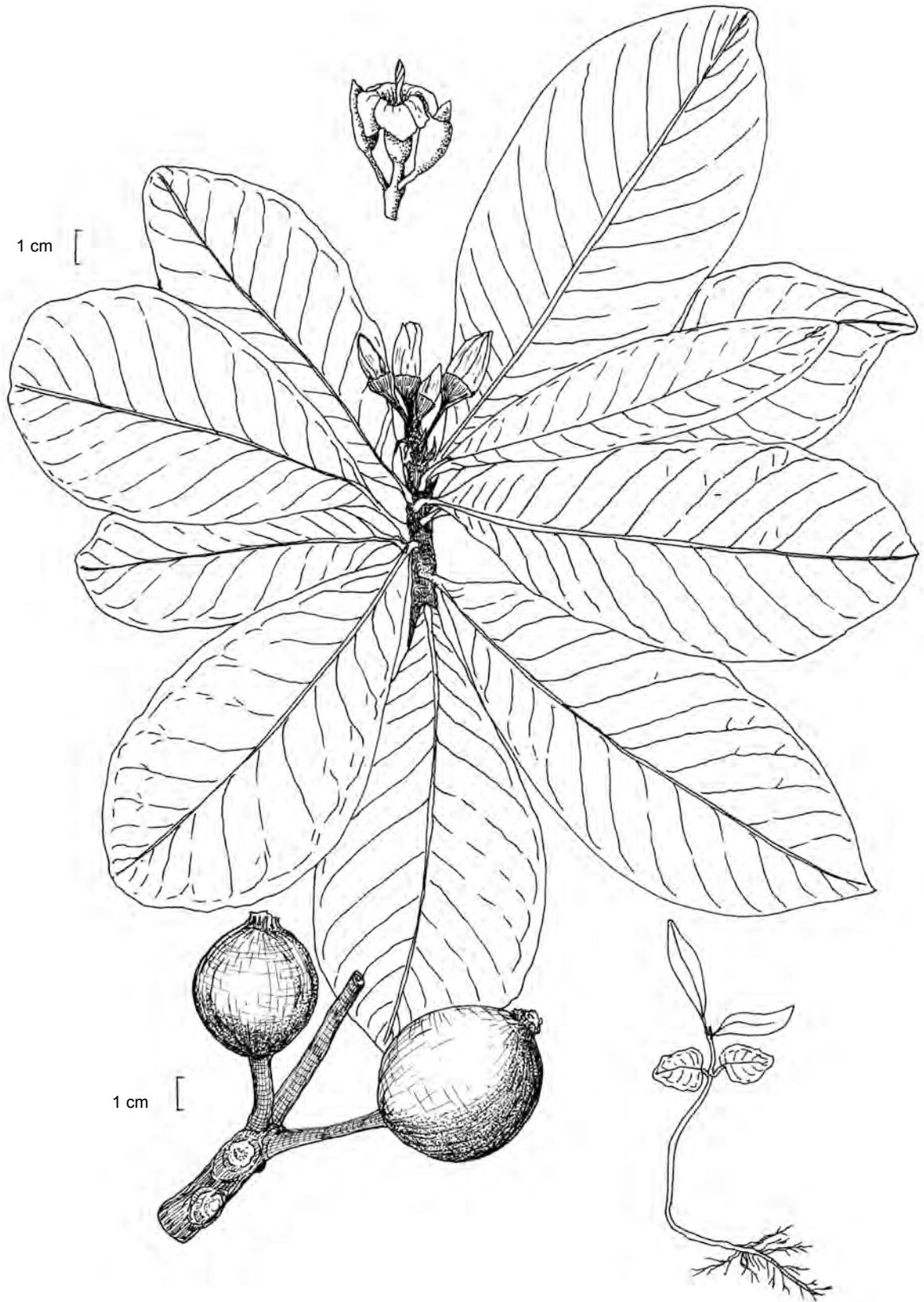
Cratylia argentea (Desv.) Kuntze



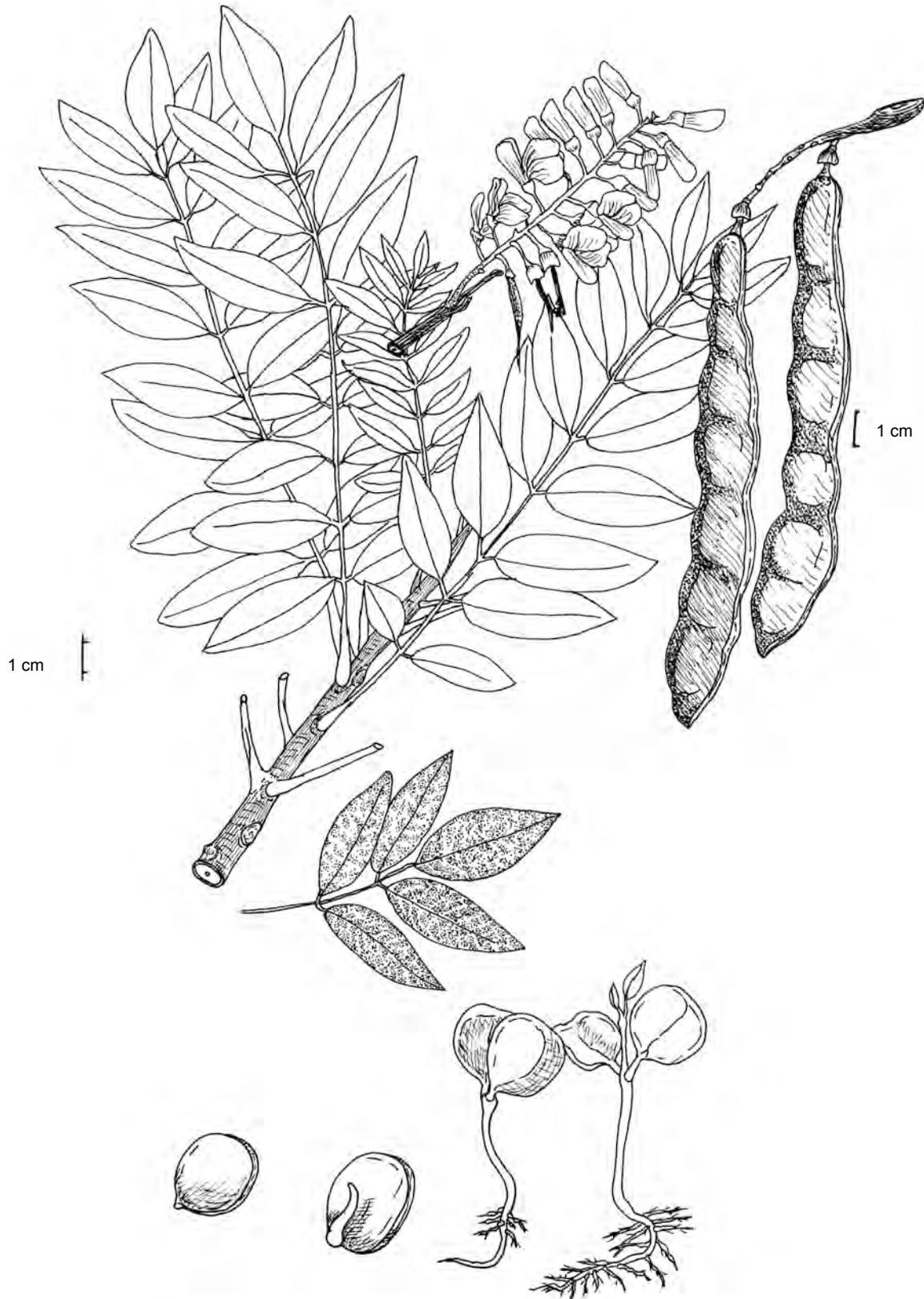
Cratylia argentea (Desv.) Kuntze



Dalbergia sisso Roxb. ex DC.



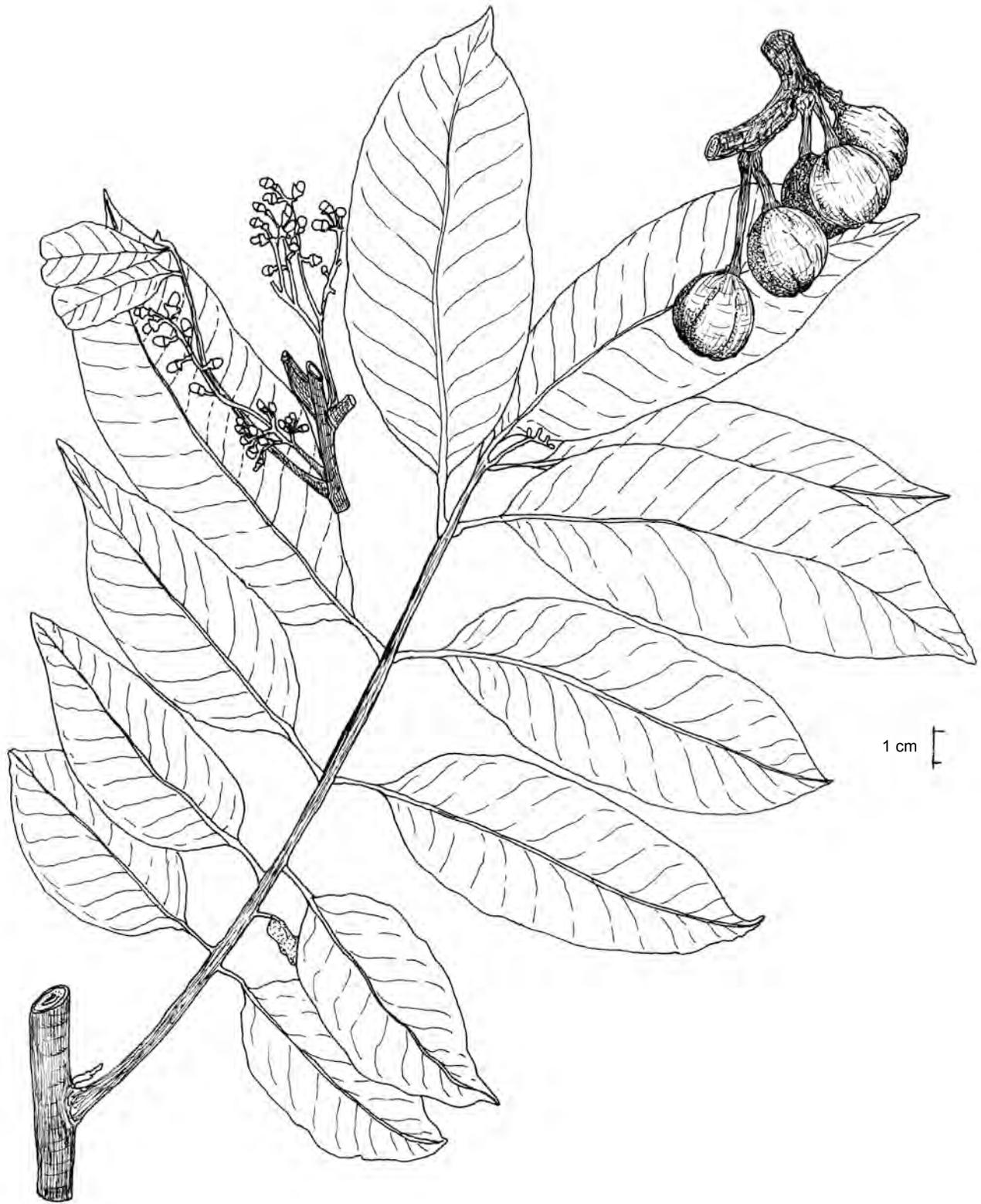
Genipa americana L.



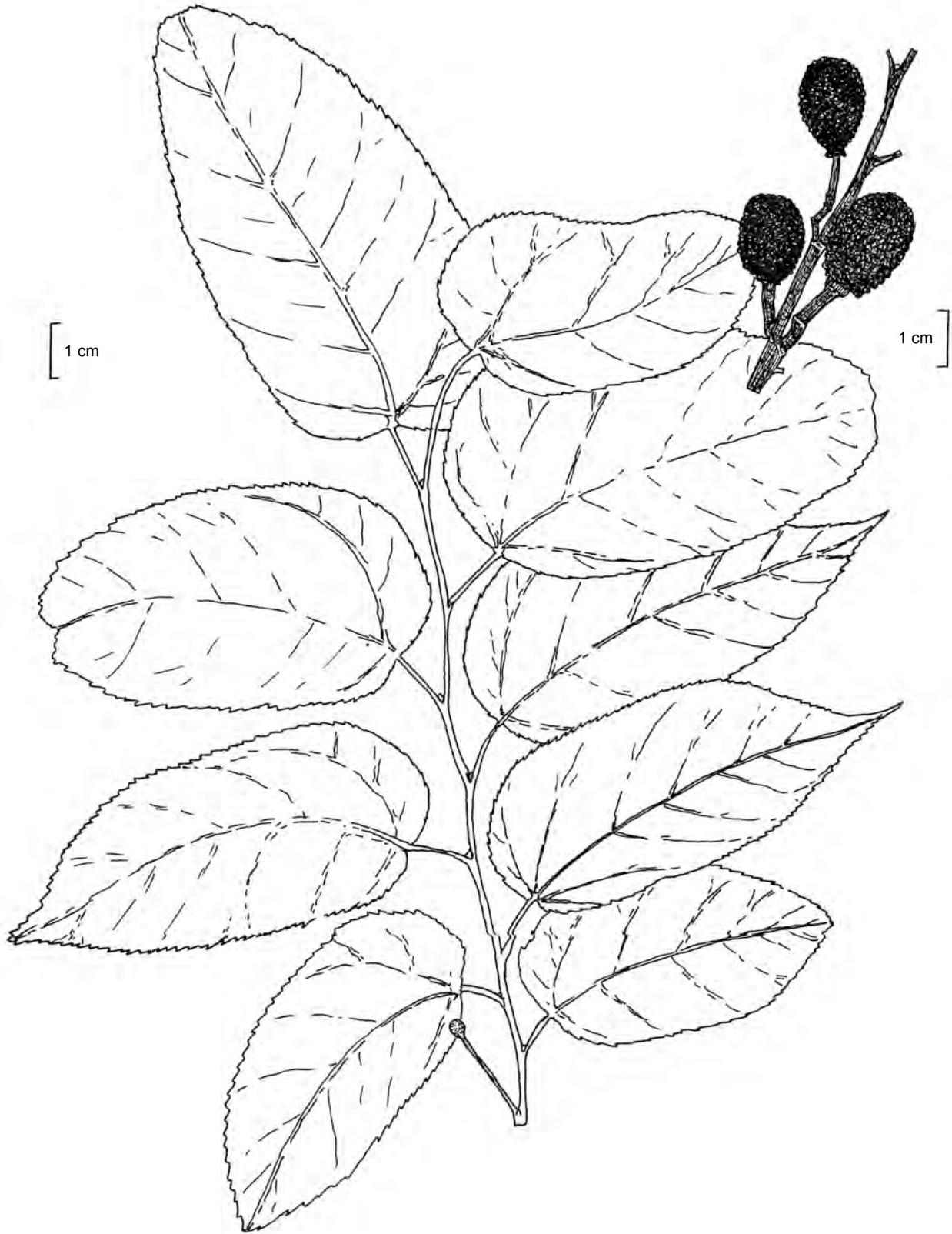
Gliricidia sepium (Jacq.) Steud.



Guarea guidonia (L.) Sleumer.



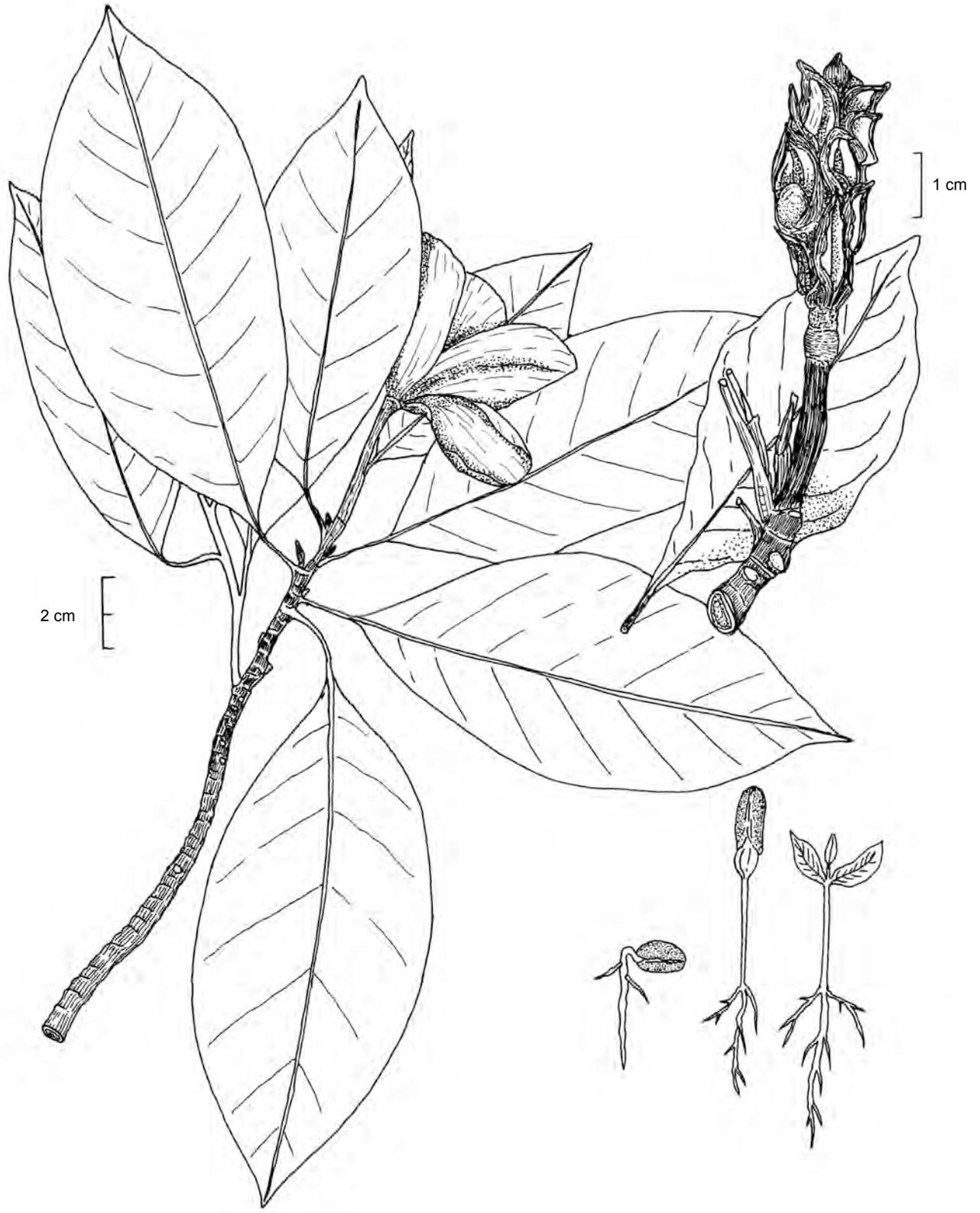
Guarea rhopalocarpa Radlk.



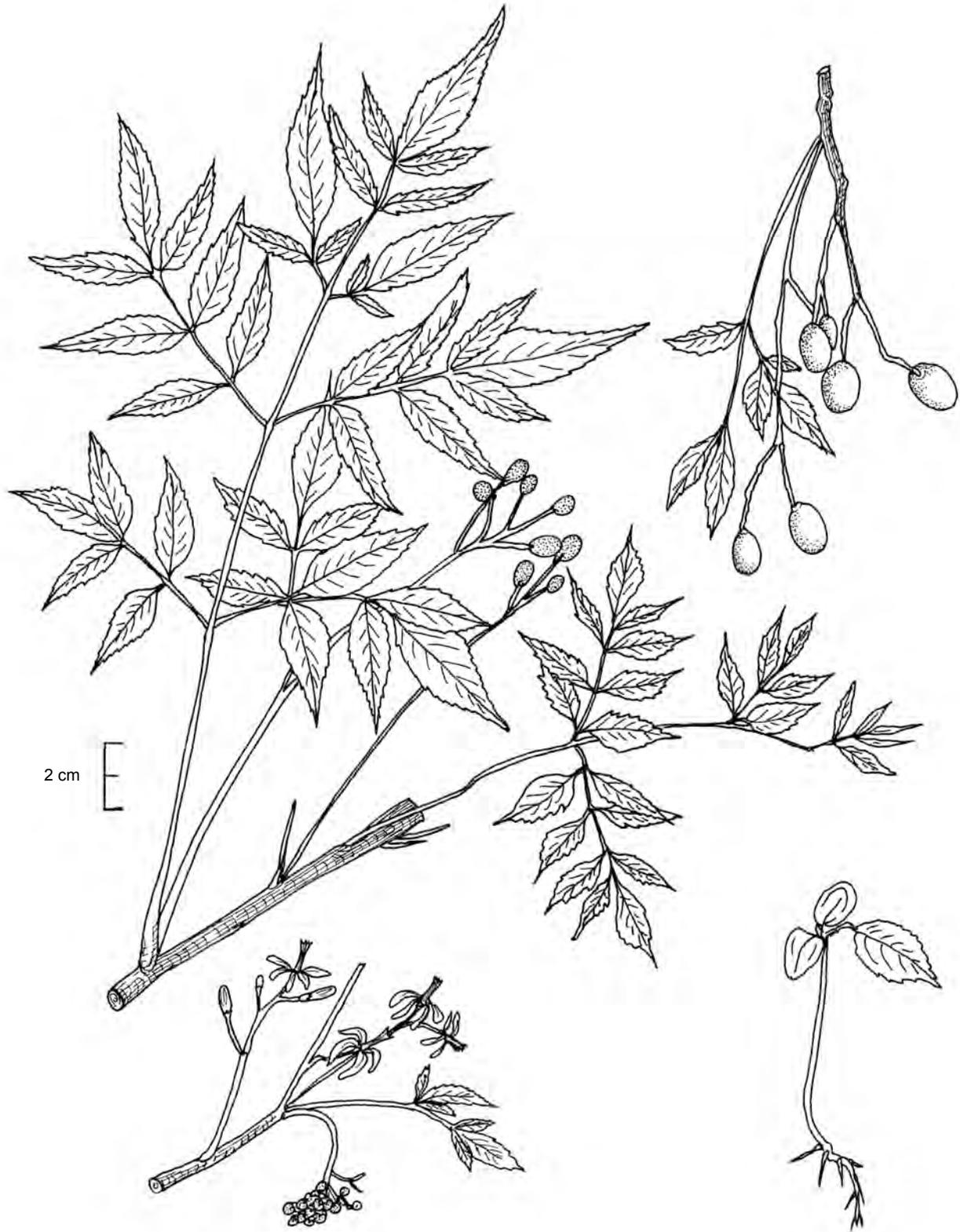
Guazuma ulmifolia Radlk.



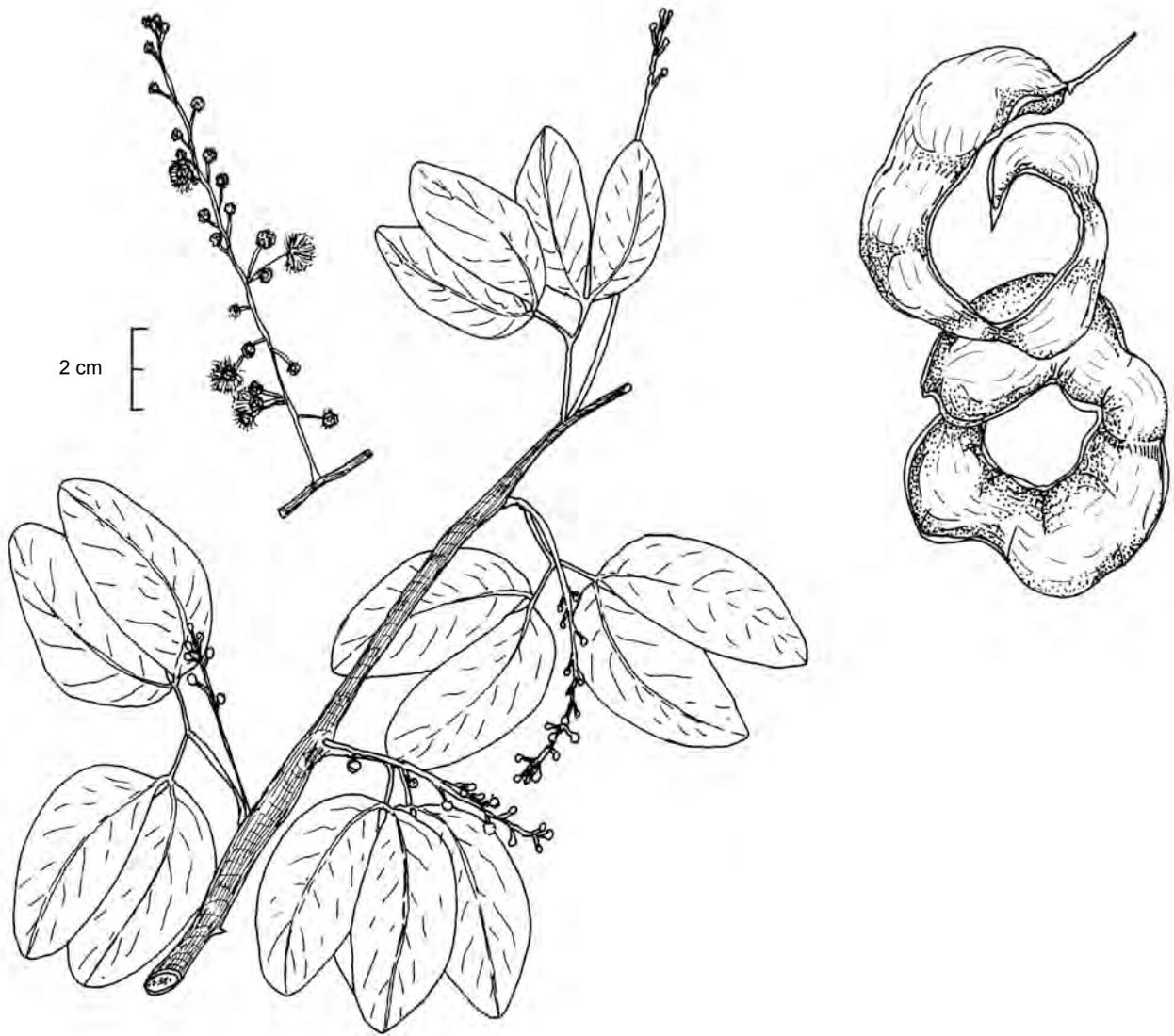
Khaya senegalensis (Desr.) A. Juss.



Magnolia poasana (Pittier) Dandy



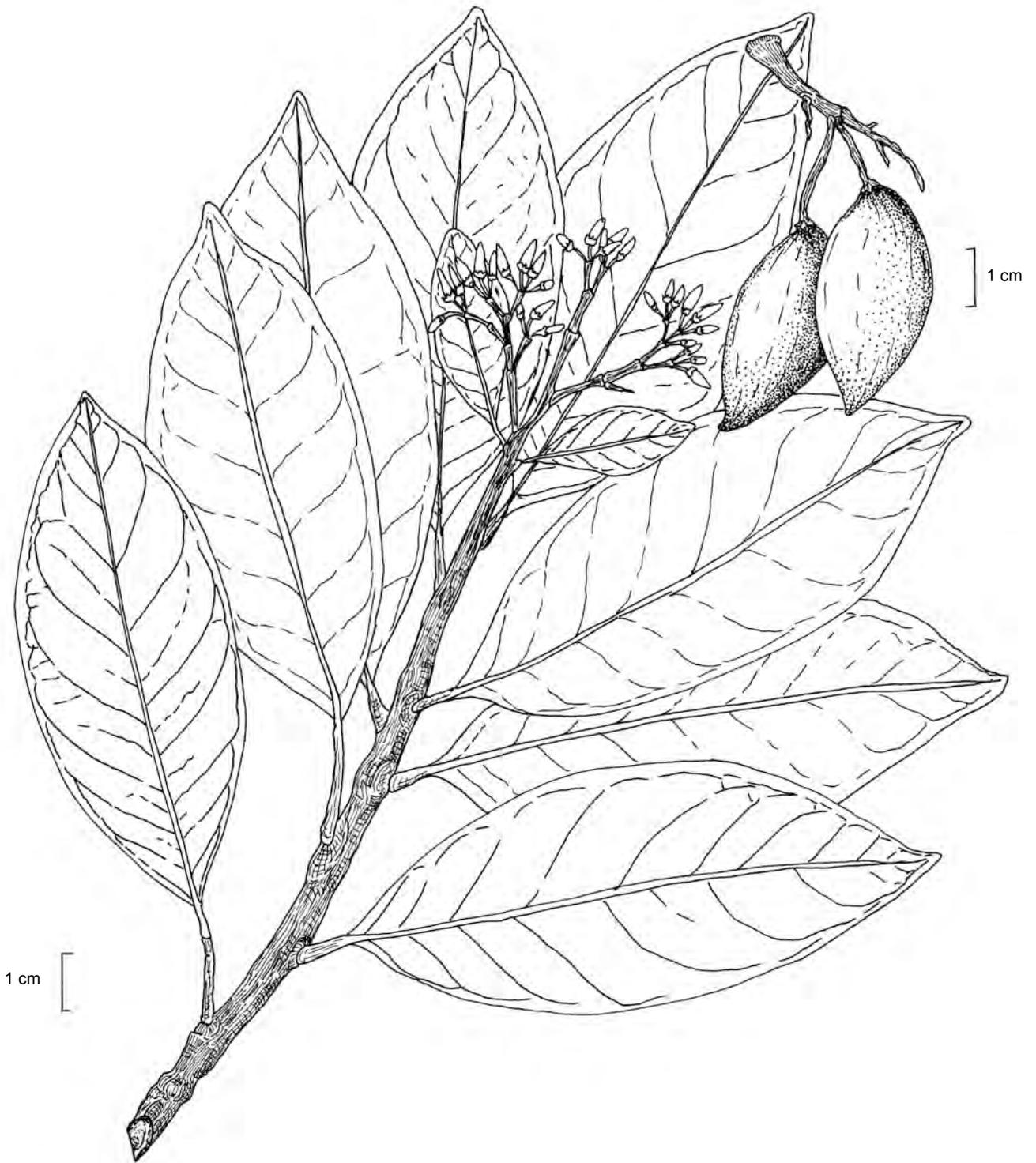
Melia azedarach L.



Pithecellobium dulce (Roxb.) Benth.



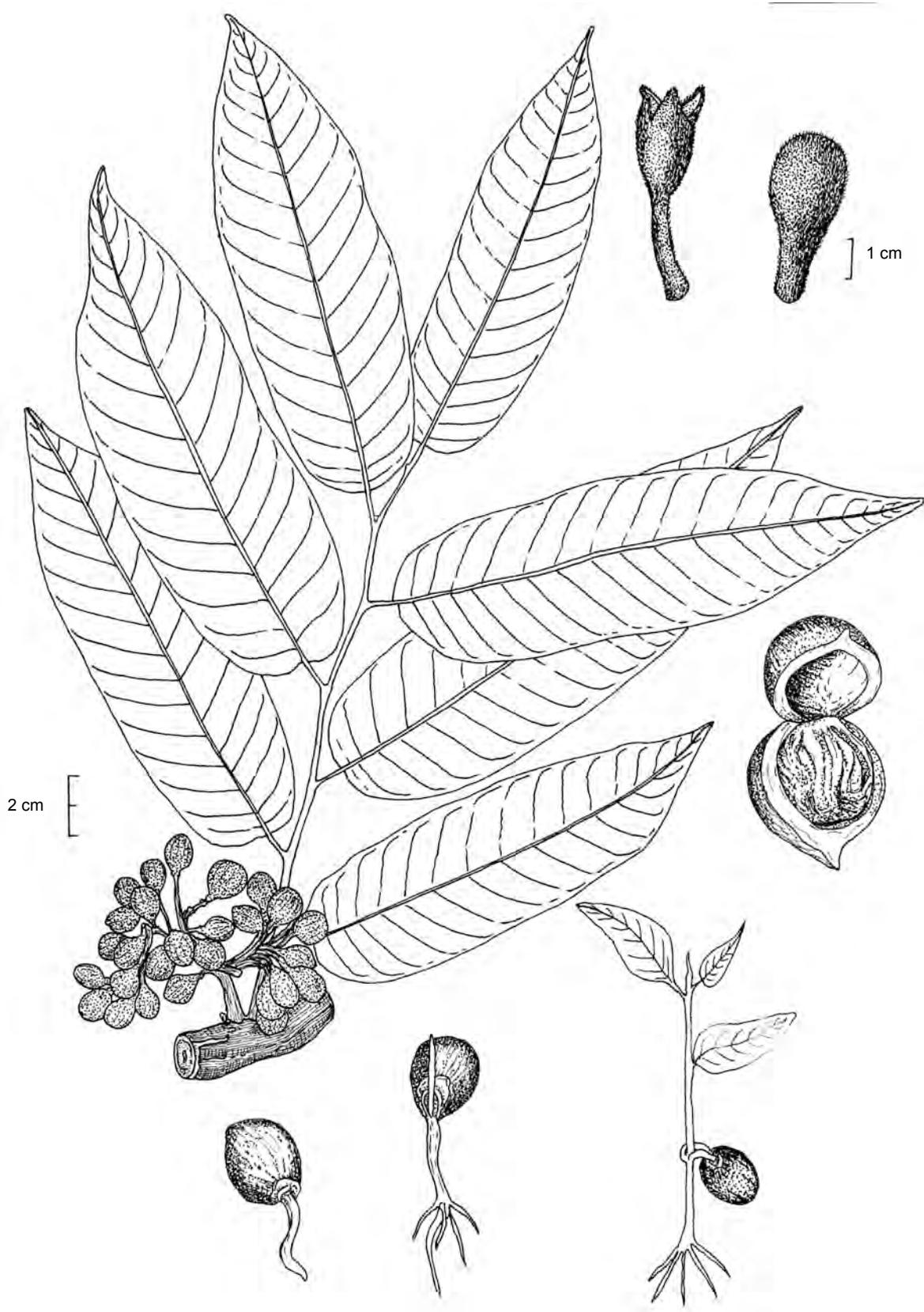
Syzgium jambos (L.) Alston



Vantanea barbourii Standl.



Vatairea lundelli (Standl.) Killip ex Record



Virola sebifera Aubl.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anon. 1946.** Specimen woods. 124: Cramantre (*Guarea excelsa*). (Suppl. to Wood. 11(4): 103- 104). F.A. 8-1093.
- Anon. 1975a.** El libro del arbol. Celulosa, Argentina: [Editorial desconocida]. 230 p. Vols. I and II.
- Anon. 1975b.** El libro del Árbol. Celulosa, Argentina: [Editorial desconocida]. 120 p. Vol. II.
- Anon. 1976.** Specification for plywood tea chests, Pt. II. Plywood. IS: 10. New Delhi, India: Indian Standard Institution, Maniac Bhavan. [Not Paged].
- Anon. 1979.** Tropical legumes: resources for the future. Washington, DC: National Academy of Sciences. 331 p.
- Anon. 1980a.** Forestry problems of the genus *Araucaria*. Meeting: International Union of Forest Research Organizations; 1979 October 21-28; Curitiba. Paraná, Brazil: [Publisher Unknown]. 382 p.
- Anon. 1980b.** Specification for timber species suitable for wooden packaging (1st. Rev.). IS: 6662. New Delhi, India: Indian Standard Institution, Maniac Bhavan. [Not Paged].
- Anon. 1982a.** Fruit-bearing forest trees. Food and Agriculture Organization Technical Notes. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization. 477 p.
- Anon. 1982b.** Fruit-bearing forest trees. Technical Note 34. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization. 177 p.
- Anon. 1985.** Wealth of India-raw materials. Delhi, India: Publication and Information Directorate, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization: 504-511. Vol. 1A.
- Anon. 1992.** Árboles forestales útiles para su propagación. Managua, Nicaragua: Servicio Forestal Nacional. 262 p.
- Anon. 1993.** Annual report, 1993-94. Dehradun, India: Indian Council of Forestry Research and Education: 274 p.
- Abbe, E. C.** 1974. Flowers and inflorescences of the Amentiferae. Botanical Review. 40: 159-261.
- Abdelnour, A.;** Villalobos, V.; Engelmann, F. 1992. Cryopreservation of zygotic embryos of Coffea spp. Cryo-Letters. 13: 297-302.
- Abdullah, M. A. R.;** Abulfatih, H.A. 1995. Predation of Acacia seeds by bruchid beetles and its relation to altitudinal gradient in southwestern Saudi Arabia. Journal of Arid Environments. 29: 99-105.
- Acero, D. L.** 1985. *Erythrina edulis*. In: [Autor desconocido]. Árboles de la zona cafetera Colombiana 1ra. edición. Santa fe de Bogotá, Colombia: [fecha de publicación desconocida]: 103-113.
- Acero, E.;** Barrera, N. 1996. Chachafruto, *Erythrina edulis*, T. Cultivo y aprovechamiento. Santa fe de Bogota, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira y Universidad Distrital. 246 p.
- Ackerman, R. F.;** Farrar, J. L. 1965. The effects of light and temperature on the germination of jack pine and lodgepole pine seeds. Tech. Rep. 5. Toronto, ON, Canada: University of Toronto, Faculty of Forestry. [Not Paged].
- Acosta-Mireles, M.** 1986. Estudio de dispersión de semillas de *Pinus montezumae* Lamb. Chapingo, Mexico: Universidad Autónoma Chapingo, División de Ciencias Forestales. 64 p. Tesis profesional.
- Acosta-Mireles, M.;** Musálem-Santiago, M. A. 1986. Dispersión de semillas de *Pinus montezumae* Lamb., en dos matarrasas del Campo Experimental Forestal San Juan Tetla, Puebla. Rev. Chapingo, México: [Editorial desconocida]: 35-40. XI (52-53).
- Acuña, L.;** Rivera, G. 1990. Plantas tintóreas y otros colorantes de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. 144 p.
- Acuña, P. I.;** Flores, E. M. 1987. Estructura de la madera de *Stryphnodendron excelsum* Harms (Leguminosae, Mimosoideae). Rev. Biol. Trop. 35 (1): 107-112.
- Adams, C. D.** 1971. The blue mahoe and other bush: an introduction to the plant life of Jamaica. Singapore: McGraw-Hill Eastern Publishers (S) Ltd. 159 p.
- Adams, C. D.** 1972. Flowering plants of Jamaica. Mona, Jamaica: University of the West Indies. 848 p.
- Adee, K.;** Conrad, C. E. 1990. *Metrosideros polymorpha* Gaud. In: Burns, R.M.; Honkala, B.H., eds. Silvics of North America; Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 877 p.
- Agboola, D. A.;** Etejere, E. O.; Fawole, M. O. 1993. Effect of orientation and soil types on germination of seeds of some tropical forest tree species. Seed Research. 21: 13-20.
- Agmata, A. L.** 1979. Seed borne organisms in some forest tree seeds in the Philippines: a preliminary survey. Sylvatrop. 4: 215-222.
- Aguilar, J. M.;** Aguilar, C.A.; Aguilar, M.A. 1974. Introducción al Estudio de los Árboles de Guatemala, Tomo 2. [Localidad desconocida], Guatemala: Ministerio de Agricultura, Digesa, Direnare, Division Forestal. 112 p.
- Aguilar, J. M.;** Aguilar, M.A. 1992. Árboles de la Biosfera Maya, Petén. Guía para las especies del Parque Nacional Tikal. [Localidad desconocida], Guatemala: Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala, Ciudad de Guatemala. 272 p.
- Aguilar G., J. Y.** 1966. Relación de unos aspectos de la flora útil de Guatemala. Segunda Edición. [Localidad desconocida], Guatemala: Tipográfica Nacional. 383p.
- Aguilar Márquez, S.;** Reyes Calderón, E.; Urias Solórzano, F. 1996. Efecto tóxico del aceite de semilla de mamey (*Mammea americana* L.) Adultos de *Musca domestica* L. y larvas de *Spodoptera frugiperda* Smith. En: Memorias de la reunión anual del PCCMCA; 1996 Marzo 18-22; San Salvador, El Salvador: [Editorial desconocida]. 8 p.
- Aide, M. T.;** Zimmerman, J. K.; Rosario, M.; Marciano, H. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. Biotropica. 28: 537-548.
- Aiyadurai, S. G.** 1959. A note on the germination of neem seeds (*Azadirachta indica* A. Juss). Madras Agriculture Journal. 46: 127-140.
- Alam, M. K.;** Mohiuddin, M.; Guha, M. K. 1991. Species enumeration; Trees for low lying areas of Bangladesh. Chittagong, Bangladesh: Bangladesh Forest Research Institute. 17 p.
- Alam, M. K.;** Siddiqi, N. A.; Das, S. 1985. Fodder trees of Bangladesh. Chittagong, Bangladesh: Bangladesh Forest Research Institute. 167 p.
- Alarcón, C.;** Díaz, M. 1993. Relaciones hídricas nutricionales de *Prosopis juliflora* D. C. (Fabaceae: Mimosoideae) en las zonas semiáridas del Estado Falcón, Venezuela. Revista de Biología Tropical. 41(3): 433-441.

Referencias Bibliográficas

- Albrecht, J. 1993.** Tree seed handbook of Kenya. Nairobi, Kenya: Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit/Kenya Forestry Seed Centre Maguga, Kenya Forestry Research Institute. 264 p.
- Aldrete, A.; López-Upton, J. 1993.** Colecta, manejo y evaluación de semilla en la región forestal de Pátzcuaro, Michoacán. En: Primer Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales. Saltillo, Coah., México: Sociedad Mexicana de Recursos Forestales. Agosto 1993: 46 p.
- Alexander, I.; Amad, N.; See, L. S. 1992.** The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. In: Marshall, A.G.; Swaine, M.D., eds. Tropical rain forest: disturbance and recovery: Proceedings of a Royal Society discussion meeting; 1991 September 18-19; [Place of Meeting unknown]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 335: 379-388.
- Alexandre, D.Y. 1978.** Le rôle disseminateur des elephants en forêt de Tai, Côte d'Ivoire. La Terre et La Vie. 32: 47-72.
- Alfaro, M. M.; Rojas, R. 1992.** Estudio de caso: Sistemas agroforestales en la cuenca superior del Río Nosara; Guanacaste, Costa Rica. En: Montagnini, F., ed. Sistemas agroforestales. San José, Costa Rica: Organización para Estudios Tropicales. 622 p.
- Alim, A. 1979.** Instruction manual for plantations in coastal areas. In: White, K.J., ed. Research considerations in coastal afforestation. Food and Agriculture Organization, United Nations, UNDP/FAO Project BDG/72/005. Chittagong, Bangladesh: Forest Research Institute: 65-75.
- Allem, C. A. Personal communication. February 25, 1997.** Letter C/CENARGEN 158. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília.
- Allen, C. K. 1945.** Studies in Lauraceae VI. A preliminary overview of the Mexican and Central American species. Journal of the Arnold Arboretum. 26: 280-434.
- Allen, E. K.; Allen, O. N. 1965.** Nonleguminous plant symbiosis. In: Gilmour, C. M.; Allen, O. N., eds. Microbiology and soil fertility. Corvallis, OR: Oregon State University Press: 77-106.
- Allen, J. A. 1997.** Untitled, unpublished data. On file with: USDA Forest Service, Institute of Pacific Islands Forestry, 1151 Punchbowl St., Rm. 323, Honolulu, HI 96813.
- Allen, J. A. 1998.** Mangroves as alien species: the case of Hawaii. Global Ecology and Biogeography Letters 7:61-71
- Allen, O. N.; Allen, E. K. 1981.** The Leguminosae. A source book of characteristics, uses and nodulation. [City Unknown], WI: University of Wisconsin Press. 812 p.
- Allen, P. H. 1956.** The rain forest of Golfo Dulce. Gainesville, FL: University of Florida Press. 417 p.
- Allen, P. H. 1959.** Silva Cuscatlanica, native and exotic trees of El Salvador. Mimeografiado. El Salvador: Ministerio de Agricultura. 183 p.
- Alpha, C. G. 1994.** The physiological-ecology of *Hibiscus tiliaceus* L. (Malvaceae) in coastal Hawaiian riparian systems. Honolulu: University of Hawaii-Manoa. 178 p. M.S. thesis.
- Alpi, A.; Togoni, F.; D'Amato, F. 1975.** Growth regulator levels in embryo and suspensor of *Phaseolus coccineus* at two stages of development. Planta. 127: 153-162.
- Altman, P. L.; Dittmer, D. S. 1972.** Biology data book. [City unknown], MD: Federation of American Society for Experimental Biology. [Not paged]. Vol. 1.
- Alvarenga, S; Flores, E.M. 1988.** Morfología y germinación de la semilla de caoba *Swietenia macrophylla* King. San José, [País desconocido]: Revista de Biología Tropical. 36 (2A): 261-267.
- Álvarez-Buylla, E. R.; García Barrios, R.; Lara Moreno, C.; Martínez-Ramos, M. 1996.** Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. Annual Review of Ecology and Systematics. 27: 387-421.
- Álvarez-Buylla, E. R.; Martínez-Ramos, M. 1992.** Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. Journal of Ecology. 80: 275-290.
- Amma, S.; Watanabe, A. 1983.** Long-term storage of germplasm in tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]. Bulletin of National Research Institute of Tea. 19: 29-57.
- Ancalle, R. Personal communication. March 18, 1998.** [No additional information available].
- Anderson, R. L. 1986.** Pathological problems in forest seeds. Journal of Seed Technology. 10: 138.
- Anderson, W. R. 1983.** *Byrsonima crassifolia* (Nance, Nancite, Schoemakers tree). In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press. 816 p.
- Andresen, J. W. 1964.** The taxonomic status of *Pinus chiapensis*. Phytologia. 10(6): 417-421.
- Andressen, J. W. 1965.** Stratification of seed of *Pinus strobiformis*. Tree Planters' Notes. 72: 5-7.
- Andrino, F. J. et al., 1991.** Guauhitemala. Asociación Guatemalteca de Becarios. Ciudad de Guatemala. [Localidad desconocida], Guatemala: Centro Impresor Piedra Santa. 65 p. Vol. 1.
- Angenent, C. G.; Colombo, L. 1996.** Molecular control of ovule development. Trends in Plant Science. 1: 228-232.
- AOSA. 1992.** Rules for testing seeds. Journal of Seed Technology. 6: 1-125.
- Appanah, S.; Weinland, G. 1993.** Planting quality timber trees in peninsular Malaysia: a review. Kepong, Malaysia: Forest Research Institute of Malaysia. 223p.
- Applegate, G. B. et al., comps. 1990.** Sandalwood in the Pacific: a state-of-knowledge synthesis and summary from the April 1990 symposium. In: Proceedings of the symposium on sandalwood in the Pacific; 1990 April 9-11; Honolulu. Gen. Tech. Rep. PSW-122. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: 1-11.
- Aragón, H. 1998.** Personal communication. Viveros, Camino al volcán de San Salvador, Dirección de Urbanización y Arquitectura, San Salvador, El Salvador.
- Arce, M. 1996.** Personal communication. Smurfit Cartón de Colombia, Cali, Colombia.
- Arce, M.; Isaza, N. 1996.** Producción de semillas por cono en cuatro especies del género *Pinus* en Colombia. Research Report 173. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia. 8 p.
- Arendt, W. J. 1993.** The pearly-eyed thrasher: distribution, ecology, and life history strategy of an avian supertramp. Madison, WI: University of Wisconsin. 454 p. Ph.D. dissertation.
- Arguedas, M. 1997.** Personal communication. Discussion held during a meeting of the National Committee on Forest Conservation and Development held in San Jose, Costa Rica, August 14, 1997. [Affiliation and address of M. Arguedas unknown].
- Arguedas, M. et al., 1993.** Catálogo de plagas y enfermedades forestales en Costa Rica. San José, Costa Rica: Programa Interinstitucional de Protección Forestal. 57 p.
- Arias, D. 1992.** Recopilación de información silvicultural sobre 21 especies maderables nativas de la región huetar norte de Costa Rica. Documento del Proyecto 24. Alajuela, Costa Rica: Cooperación en los Sectores Forestal y Maderero. 77 p.
- Arias, R.; Macqueen, D. J. 1996.** Traditional uses and potential of the genus *Calliandra* in Mexico and Central America. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*: Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 108-114.
- Arisman, H.; Havmoller, P. 1994.** Seed supply strategy for a pulpwood plantation project in southern Sumatra. In: Drysdale, R. M.; John, S. E. T.; Yapa, A. C., eds. Proceedings of an international symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed; 1993 June 14-16; Chiang Mai, Thailand. [Place of publication unknown]: Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Center: 3253-3254.
- Armbruster, W. S.; Berg, E. E. 1994.** Thermal ecology of male euglossine bees in a tropical wet forest: Fragrance foraging in relation to operative temperature. Biotropica. 26: 50-60.
- Armstrong, J. E.; Drummond, B. A. 1986.** Floral biology of *Myristica fragrans* Houtt. (Myristicaceae), the nutmeg of commerce. Biotropica. 18: 32-38.
- Arnáez, E.; Moreira, I. 1992.** Estudio morfológico de semillas forestales de altura. Tecnología en Marcha. 11(3): 67-72.
- Arnáez, E.; Moreira, I. 1995a.** Estudio preliminar de la biología reproductiva de cinco especies forestales nativas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. In: Memoria, Simposio sobre Avances de la Producción de Semillas Forestales en América Latina; 1995 October 16-20; Managua, Nicaragua. 5 p. (mimeo).

Referencias Bibliográficas

- Arnaéz, E.; Moreira, I. 1995b.** Fenología y su utilidad en la domesticación de especies. In: Memoria, Simposio sobre avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina; 1995 octubre 16-20; Managua, Nicaragua. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 123-130.
- Arnáez, E.; Moreira, I.; Rojas, T.; Torres, G. 1992.** Duraznillo. Especies Forestales Tropicales. Subserie de cuadernos científicos y tecnológicos No. 7. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica. 7 p.
- Arnason, J. T. et al., 1993.** Insecticides in tropical plants with non-neurotic modes of action. In: Downum, K. R.; Romeo, J. T.; Stafford, H. A., eds. Recent advances in phytochemistry. Phytochemical potential of tropical plants. New York: Plenum Press. [Not paged]. Vol. 7.
- Arroyo, K. 1981.** Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill, R. M.; Raven, P. H., eds. Advances in legume systematics. Kew, U.K.: Royal Botanic Gardens: 723-769.
- Arvigo, R.; Balick, M. 1995.** Rainforest remedies, one hundred healing herbs of Belize. [City unknown], WI: Lotus Press. 219 p.
- Arze, A.; Weeda, H. 1996.** Manual de arbolado urbano. La Paz, Bolivia: Artes Gráficas Latina. 96 p.
- Ashton, P. S. 1984.** Biosystematics of tropical woody plants: a problem of rare species. In: Grant, W. F., ed. Plant biosystematics. New York: Academic Press: 497-518.
- Ashton, P. S. 1989.** Dipterocarp reproductive biology. In: Leith, H.; Weger, J. A., eds. Tropical rain forest ecosystems. Ecosystems of the world. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier: 219-240. Vol. 14B.
- Asiddao, F.; Nestor, M. 1958.** Silvical characteristics of smooth narra (*Pterocarpus indicus* Willd.). Silvical Leaflet 1. Manila, Philippines: Department of Agriculture and Natural Resources, Bureau of Forestry, Forest Research Division. 15p.
- Asociación Becaria Guatemalteca. 1995.** Guauhitemala, Lugar de bosques. [Localidad desconocida], Guatemala: Editorial Piedra Santa. 67 p. Vol. 1.
- Asociación Costarricense para el Estudio de Especies Forestales Nativas. 1994.** Memoria, Segundo Encuentro Regional sobre Especies Forestales Nativas de la Zona Norte y Atlántica de Costa Rica; 1992, septiembre 24-25; Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Costa Rica. Heredia, Costa Rica: Asociación Costarricense para el Estudio de Especies Nativas. 86 p.
- Asociación Costarricense para el Estudio de Especies Forestales Nativas. 1994.** II. Encuentro regional sobre especies forestales nativas de la zona norte y Atlántica de Costa Rica. Memoria. Set. 24-25, 1992. Sarapiquí, Costa Rica: Estación Biológica La Selva. 90 p.
- Assy-Bah, B.; Engelmann, F. 1992.** Cryopreservation of mature embryos of coconut (*Cocos nucifera* L.) and subsequent regeneration of plantlets. Cryo-Letters. 13: 117-126.
- Athaya, C. D. 1985.** Ecological studies of some forest tree seeds. II. Seed storage and viability. Indian Journal of Forestry. 8(2): 137-140.
- Aublet, M. F. 1775.** Histoire des plantes de la Guiane Française. Libraire de la Faculté de Médecine, quai des augustins. Paris, France: P.F. Didot. [Not paged].
- Augsburger, C. K. 1984.** Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. Journal of Ecology. 72: 777-795.
- Augsburger, C. K. 1986.** Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of Neotropical trees. American Journal of Botany. 73: 353-363.
- Augsburger, C. K.; Hogan, K. P. 1983.** Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphylus*: Leguminosae). American Journal of Botany. 70: 1031-1037.
- August, P. V. 1981.** Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela. Biotropica. 13 (Suppl.): 70-76.
- Avila, M. L.; Hernández, V. H.; Velarde, E. 1996.** The diet of resplendent quetzal (*Pharomachrus mocinno* mocinno: Trogonidae) in a Mexican cloud forest. Biotropica. 28: 720-727.
- Azcon, A. C.; Barea, J. M. 1980.** Micorrizas. Investigación y Ciencia. 47: 8-16.
- Babeley, G.S.; Kandy, A.K. 1986.** Excised embryo test of seed germinability an evaluation through the seeds of six dry deciduous tropical forest tree species. Journal of the Japanese Forestry Society. 68(5): 197-199.
- Bahuguna, V. K.; Rawat, M. M. S.; Minthani, K. C. 1987.** Investigation of seeds of *Michelia champaca* Linn. for perfection of optimum conditions of storage. Indian Forester. 113(4): 243-248.
- Bailey, L. H. 1928.** The standard cyclopedia of horticulture. London, U.K.: MacMillan Co. 3,639 p.
- Bailey, L. H. 1941.** The standard cyclopedia of horticulture. New York: The MacMillan Company. 1,200 p.
- Bailey, L. H. 1949.** Manual of cultivated plants. New York: The MacMillan Company. 1,116 p.
- Bailey, L. H. 1974.** Manual of cultivated plants. New York: Macmillan Publishing Co., Inc. [Not paged].
- Bailey, L. H.; Bailey, E. Z. 1976.** (Hortorium). Hortus third. A concise dictionary of plants cultivated in the United States and Canada. Revised by the staff of the Liberty Hyde Bailey Hortorium, Cornell University. New York: MacMillan Publishing Co., Inc. 1,290 p.
- Bailey, L. H., Bailey E. Z. (Hortorium), 1978.** Hortus third. A concise dictionary of plants cultivated in the United States and Canada. Revised by the Staff of the Liberty Hyde Bailey Hortorium, Cornell University, New York: MacMillan Publishing Co., Inc. 1290 p.
- Baker, D. D.; Montagnini, F. 1994.** Estimation of nitrogen fixation by the tropical legume tree *Stryphnodendron microstachyum* Poepp. Et Endl. Nitrogen Fixing Trees Research Reports. 12: 139-141.
- Baker, H. G. 1965.** Plants and civilization. Belmont, CA: Wadsworth Publishing Company. 3 p.
- Baker, H. G.; Baker, I. 1983.** Floral nectar sugar constituents in relation to pollination type. In: Jones, C. E.; Little, R. J., eds. Handbook of experimental pollination biology. New York: Scientific and Academic Editions: 117-141.
- Baker, I.; Baker, H. G. 1982.** Some chemical constituents of floral nectars of *Erythrina* in relation to pollinators and systematics. Allertonia. 3(1): 25-37.
- Baker, K. F. 1972.** Seed pathology. In: Kozlowski, T.T., ed. Seed biology. New York: Academic Press: 317-416. Vol. II.
- Bakshi, B. K. 1951.** Mortality of *Casuarina equisetifolia* Forst. Indian Forester. 77: 269-276.
- Baldwin, H. I. 1942.** Forest tree seed. Waltham, MA: Chronica Botanica. [Not paged].
- Balée, W. A. 1987.** Análise preliminar de inventário florestal e a etnobotânica Ka'apor (Maranhao). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. 3: 29-30.
- Balfour, E. 1983.** The timber trees, timber, and fancy woods. Dehra Dun, India: Bishen Singh Mahendra Pal Sing. 181 p.
- Balick, M.; Cox, P. A. 1996.** Plants, people, and culture. The science of ethnobotany. New York: Scientific American Library, W. H. Freeman and Company. 228 p.
- Balick, M.; Mendelsohn, R. 1991.** Assessing the economic value of traditional medicines from tropical rainforests. Conservation Biology. 6(1): 128-130.
- Balogun, A. M.; Fetuga, B. L. 1985.** Fatty acid composition of seed oils of some members of the Leguminosae family. Food Chemistry. 17(3): 175-182.
- Bálsamo, R. A.; Thomson, W. W. 1993.** Ultrastructural features associated with secretion in the salt glands of *Frankenia grandifolia* (Frankeniaceae) and *Avicennia germinans* (Avicenniaceae). American Journal of Botany. 80(11): 1276-1283.
- Bálsamo, R. A.; Thomson, W. W. 1995.** Salt effects on membranes of the hypodermis and mesophyll cells of *Avicennia germinans* (Avicenniaceae): freeze-fracture study. American Journal of Botany. 82(4): 435-440.
- Bangarwa, K. S.; Singh, V. P.; Tomer, R. P. S. 1995.** Progeny testing for seed quality parameters in *Dalbergia sissoo* Roxb. Seed Science and Technology. 23: 253-257.
- Bangash, S. H. 1977.** Salt tolerance of forest species as determined by germination of seeds at different salinity. Pakistan Journal of Forestry. 27 (2): 93-97.
- Banik, R. L. 1977.** Studies on grading of teak fruits one. Fruit size a factor in germination of teak seeds. Bano Biggyan Patrika. 6(1): 1-7.
- Banik, R. L. 1980.** Studies on sowing position of Garjan seeds and their germination and seedling behaviour. Bano Biggyan Patrika. 9(1&2): 43-52.

Referencias Bibliográficas

- Bannister, B. A. 1967.** The ecological life cycle of *Euterpre globosa* Gaertn. Chapel Hill, NC: University of North Carolina, Department of Botany. [Not paged]. M.S. thesis.
- Barajas, J.; Rebollar, S.; Echenique-Manrique, R. 1979.** Anatomía de maderas de México N12. Veinte especies de la Selva Lacandona. *Biotica*. 4(4): 163-193.
- Baretta-Kuippers, T. 1982.** Wood structure of the genus *Erythrina*. *Allertonia*. 3(1): 121-154.
- Barneby, R. C.; Grimes, J. W. 1996.** Silk tree, guanacaste, monkey's earring: A generic system for the syndrous Mimosaceae of the Americas. Part I. *Abarema*, *Albizia*, and allies. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 74: 1-292.
- Barnes, R. D.; Mullin, L. J. 1974.** Flowering phenology and productivity in clonal seed orchards on *Pinus patula*, *P. elliotii*, *P. taeda*, and *P. kesiya* Rhodesia. Harare, Zimbabwe: Zimbabwe Forestry Commission. 81 p.
- Barnett, J. P.; McLemore, B. F. 1967.** Germination of loblolly pine seed hastened by soakings in aerated cold water. *Tree Planter's Notes*. 18(2): 24-25.
- Barnett, M. R.; Crews, D. W. 1989.** An introduction to planting and maintaining selected common coastal plants in Florida. Florida Sea Grant Report 97. Gainesville, FL: [Publisher unknown]. 108 p.
- Barrera, A. 1981.** Sobre la unidad de habitación tradicional campesina y el manejo de recursos bióticos en el área maya yucatanense. *BIOTICA*. 5(3): 115-129.
- Barrera, N. 1992.** El chachafruto, basul o sachaporoto, pasado, presente y futuro en Colombia. Resúmenes, Primer Simposio ecuatoriano de Etnobotánica y Botánica Económica. Quito, Ecuador: Universidad Católica del Ecuador. 6 p.
- Barrera, N. 1994a.** Etnobotánica del chachafruto, baló o sachaporoto, *Erythrina edulis*, T. Impreso Universitario. Sede Palmira, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. 36 p.
- Barrera, N. 1994b.** JFTA highlights *Erythrina edulis*: Multipurpose tree for the tropical high lands. NFTA 94-01, January. [City unknown], HI: Nitrogen Fixing Tree Association. 1 p.
- Barrera, N.; Vidal, L. 1992.** *Erythrina* del Valle del Cauca. Colombia en Memorias, Ier. Congreso Nacional sobre Biodiversidad. Universidad del Valle. Cali, Colombia: Instituto de Estudios del Pacifico. [sin páginas].
- Barrero Castillo, F. 1984.** El potencial de las zonas cafeteras para el caucho natural (*Hevea brasiliensis*). Bogotá, Colombia: Federación del Café. 37 p.
- Barreto Avila, G.; Herrera, J.D.; Trujillo Navarrete, E. 1990.** El Nogal. Bogota, Colombia: Instituto de Recursos Naturales. 20 p.
- Barreto, G.; Herrera, J. 1990.** El Roble, manual general. [Lugar de publicación desconocido]: Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente. 21 p.
- Barrett, B. 1994.** Medicinal plants of Nicaragua's Atlantic coast. *Economic Botany*. 48(1): 8-20.
- Barrett, M. F. 1956.** Common exotic trees of South Florida. Gainesville, FL: University of Florida Press. 414 p.
- Barrett, S. C. H.; Richards, J. H. 1990.** Heterostyly in tropical plants. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55: 35-61.
- Barrett, W. G. 1972.** Variación de caracteres morfológicos en poblaciones naturales de *Pinus patula* Schlect. et Cham. en México. *Suplemento Forestal* 7. Castelar, Argentina: Institute for Domestic and Internal Affairs. 9-35.
- Bartholomaeus, A. et al., 1990.** El manto de la tierra. Flora de los Andes. Bogotá, Colombia: German Commission for Technical Support-Gesellschaft für Technische Zusammenarbeir International Organization for Protection of Nature. 335 p.
- Barton, A. M. 1984.** Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: Do they partition tree-fall gaps? *Journal of Ecology*. 25: 196-202.
- Barton, L. V. 1954.** Storage and packeting of seeds of Douglas-fir and Western hemlock. *Boyce Thompson Institute Contribution*. 18: 25-37.
- Barton, L. V. 1961.** Seed preservation and longevity. London, U.K.: Leonard Hill. [Not paged].
- Basnet, K.; Likens, G. E.; Scatena, F. N.; Lugo, A. E. 1992.** Hurricane Hugo: damage to a tropical rain forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*. 8: 47-55.
- Basnet, K.; Scatena, F. N.; Likens, G. E.; Lugo, A. E. 1993.** Ecological consequences of root grafting in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica*. 25: 28-35.
- Bass, L. N. 1975.** Seed storage of *Carica papaya* L. *HortScience*. 10: 232.
- Basu, R. N.; Pal, P. 1980.** Control of rice seed deterioration by hydration-dehydration pretreatments. *Seed Science and Technology*. 8: 151-160.
- Bauer, G. P. 1987.** *Swietenia macrophylla* and *Swietenia macrophylla* x *S. mahogany* development and growth: the nursery phase and the establishment phase in line planting, in the Caribbean National Forest, Puerto Rico. Syracuse, NY: State University of New York. 330 p. M.S. thesis.
- Bawa, K. S. 1976.** Breeding of tropical hardwoods: an evaluation of underlying bases, current status, and future prospects. In: Burley, J.; Styles, B.T., eds. *Tropical trees: variation, breeding and conservation*. Linnean Society Symposium Series 2. [Place of publication unknown]: Academic Press. [Not paged].
- Bawa, K. S. 1992.** Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. *Biotropica*. 24: 250-255.
- Bawa, K. S.; Ashton, P. S.; Nor, S. M. 1990.** Reproductive ecology of tropical forest plants: Management issues. In: Bawa, K. S.; Hadley, M., eds. *Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series*. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Group, Ltd.: 3-13. Vol. 7.
- Bawa, K. S.; Beach, J. H. 1983.** Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *American Journal of Botany*. 70: 1281-1288.
- Bawa, K. S. et al., 1985a.** Reproduction biology of tropical lowland rain forests. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*. 72(3): 346-356.
- Bawa, K. S.; Krugman, S. L. 1991.** Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M., eds. *Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series*. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Group, Ltd.: 119-136. Vol. 6.
- Bawa, K. S.; Perry, D.; Beach, J. H. 1985b.** Reproduction biology of tropical lowland rain forests. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*. 72(3): 331-345.
- Bawa, K. S.; Webb, C. J. 1984.** Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*. 71: 736-751.
- Bayley, A. 1997.** Personal communication. South African Pulp and Paper Industry Ltd. Tweedie, South Africa.
- Bazzaz, F. A. 1991.** Regeneration of tropical forests: Physiological responses of pioneer and secondary species. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T. C.; Hadley, M., eds. *Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series*. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Group, Ltd.: 91-118. Vol. 6.
- Bazzaz, F. A.; Ackerly, D. D. 1991.** Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: Fenner, M., ed. *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Oxon, U.K.: Commonwealth Agricultural Bureau International: 1-26.
- Bazzaz, F. A.; Pickett, S. T. A. 1980.** Physiological ecology of tropical succession: a comparative view. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 287-310.
- Beard, J. S. 1944.** Climax vegetation in tropical America. *Ecology*. 25: 127-158.
- Becker, V.O. 1976.** Microlepidópteros asociados con *Carapa*, *Cedrela* y *Swietenia* en Costa Rica. In: Whitmore, J.L., ed. *Studies on the shoot-borer Hypsiphylia grandella* Zeller, Lep. Pyralidae II. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 75-101.
- Becquerel, P. 1934.** La longévité des graines macrobiotiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)*. 199: 1662-1664.
- Becwar, M. R.; Stanwood, P. C.; Leonhardt, K. W. 1983.** Dehydration effects on freezing characteristics and survival in liquid nitrogen of desiccation-tolerant and desiccation-sensitive seeds. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 108: 613-618.
- Bedell, P. E. 1989.** Preliminary observations on variability of teak in India. *Indian Forester*. 115: 72-81.
- Bejar, E. et al., 1995.** Constituents of *Byrsonima crassifolia* and their spasmogenic activity. *International Journal of Pharmacognosy*. 33(1): 25-32.
- Bejar, E.; Malone, H. H. 1993.** Pharmacological and chemical screening of *Byrsonima crassifolia*, a medicinal tree from Mexico. *Journal of Ethnopharmacology*. 39: 141-158.

Referencias Bibliográficas

- Belcher, E. 1985.** Optimum germination temperatures for seeds of six Central American pine species. In: South, D.B., ed. Proceedings, international symposium on nursery management practices for the southern pines; 1985 August 4-9; Montgomery, AL. Auburn, AL: Auburn University: 89-93.
- Benavides, J. 1994.** Follaje de poró (*Erythrina poeppigiana*) y fruto de musáceas como suplementos para rumiantes menores en estabulación. En: Por Jorge Benavides, ed. Árboles y arbustos forrajeros en América Central. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 341-355.
- Benavides, J.; Alarcón, H.G. 1990.** Comparación del poró (*Erythrina poeppigiana*) con otras fuentes nitrogenadas de diferente potencial de escape a la fermentación ruminal como suplemento de vacas lecheras alimentadas con caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 145 p. Tesis Magister Scientiae.
- Bendana, F. E. 1962.** The physiology of coffee seeds. I. Problems related to storage. Coffee. Turrialba. 4: 73-75.
- Benítez Ramos, R. F.; Montesinos Lagos, J. L. 1988.** Catálogo de cien especies forestales de Honduras: distribución, propiedades y usos. Siguatepeque, Honduras: Escuela Nacional de Ciencias Forestales. [sin páginas].
- Bennett, B. 1997.** What is ethnobotany and how do we sustain this science for the future? Proceedings, Building bridges with traditional knowledge; 1997 February 12-17; [City unknown], FL. Gainesville, FL: University of Florida. [Not paged].
- Benthall, A. P. 1933.** The trees of Calcutta and its neighborhood. Calcutta, India: Thacker Spink and Co. 513 p.
- Bentham, G. 1875.** VII. Revision of the suborder Mimosae. Transactions of the Linnean Society of London. 30: 335-668.
- Bentham; Hooker. 1862-63.** General plantarum: The genera of plants. [City unknown], U.K.: [Publisher unknown]. [Not paged]. 3 vols.
- Bentley, B. L.; Elias, T. S. 1983.** The biology of nectaries. New York: Columbia University Press. 259 p.
- Berendsohn, W. G. 1989.** Listado básico de la flora salvadorensis. Dicotyledonae. Familia 118: Leguminosae. San Salvador, El Salvador: Jardín Botánico La Laguna. Cuscatlania. 1: 118-119.
- Berendsohn, W. G.; Arriaga de González, A. E. 1989.** Listado básico de la flora salvadorensis: Familia 118: Leguminosae. Cuscatlania. 1(2): 1-16.
- Berg, C. C. 1972.** Olmedieae. Brosimeae (Moraceae). Flora neotropica. Monograph No. 7: 1-228.
- Berg, C. C. 1989.** Classification and distribution of *Ficus*. Experientia. 45:605-611.
- Berg, C. C.; Dewolf, G.P. 1975.** Moraceae. Flora of Suriname. 5(1): 173-299.
- Berg, R. Y. 1975.** Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. Australian Journal of Botany. 23: 475-508.
- Berjak, B.; Pammenter, N.W. 1997.** Progress in the understanding and manipulation of desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds. In: Ellis, R.H.; Black, M.; Murdoch, A.J.; Hong, T.D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995; [Place of meeting unknown]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 689-703.
- Berjak, P. 1996.** The role of microorganisms in deterioration during storage of recalcitrant and intermediate seeds. In: Ouedraogo, A.S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds. Rome, Italy: International Plant Genetics Resources Institute, and Humlebaek, Denmark: Danish International development Agency Forest Seed Center: 121-126.
- Berjak, P.; Bradford, K.J.; Kovach, D.A.; Pammenter, N.W. 1994.** Differential effects of temperature on ultrastructural responses to dehydration in seeds of *Zizania palustris*. Seed Science Research. 4: 111-121.
- Berjak, P.; Dini, O. [n.d.].** Unpublished observations. [No additional information available.]
- Berjak, P.; Farrant, J. M.; Mycock, D. J.; Pammenter, N. W. 1990.** Recalcitrant (homoiohydrous) seeds: the enigma of their desiccation sensitivity. Seed Science and Technology. 18: 297-310.
- Berjak, P.; Farrant, J. M.; Pammenter, N. W. 1989.** The basis of recalcitrant seed behaviour. In: Taylorson, R.B., ed. Recent advances in the development and germination of seeds. New York: Plenum Press: 89-108.
- Berjak, P.; Pammenter, N. W. 1994.** Recalcitrance is not an all-or-nothing situation. Seed Science Research. 4: 263-264.
- Berjak, P.; Pammenter, N. W. 1997.** Progress in the understanding and manipulation of desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds. In: Ellis, R. M.; Black, M.; Murdoch, A. J.; Hong, T. D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995; [Place of meeting unknown]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 689-703.
- Berjak, P.; Pammenter, N. W.; Vertucci, C. W. 1992.** Homoiohydrous (recalcitrant) seeds: developmental status, desiccation sensitivity and the state of water in axes of *Landolphia kirkii* Dyer. Planta. 186: 249-261.
- Berjak, P.; Vertucci, C. W.; Pammenter, N. W. 1993.** Effects of developmental status and dehydration rate on characteristics of water and desiccation-sensitivity in recalcitrant seeds of *Camellia sinensis*. Seed Science Research. 3: 155-166.
- Berjak, P.; Villiers, T. A. 1972.** Ageing in plant embryos. II. Age-induced damage and its repair during early germination. New Phytologist. 71: 135-144.
- Bermejo, J.; Passetti, F. 1985.** El árbol en apoyo de la agricultura: Sistemas agroforestales en la Sierra Peruana. Documento de trabajo #4. Ministerio de Agricultura, Instituto Nacional Forestal y de Fauna. Lima, Perú: Proyecto Food and Agricultural Organization. 43 p.
- Bernhardi, J. J. 1832.** Über die merkwürdigste verschiedenheiten des entwickelten pflanzen embryos und ihre wert für systematik. Linnaea. 7:561-613.
- Berrie, A. M. M.; Drennan, D. S. H. 1971.** The effect of hydration-dehydration on seed germination. New Phytologist. 70: 135-142.
- Berry, P. E.; Aymard, C.; Romero, G. A. 1997.** *Copaifera camibar* (Caesalpinaceae), a useful and locally common but previously unreported species in Venezuela. BioLlania 6: 275-279
- Betancourt, A. 1987.** Silvicultura especial de árboles maderables tropicales. La Habana, Cuba: Editorial Científico-Técnica. 238 p.
- Betancourt, B.A. 1983.** Silvicultura especial de árboles maderables tropicales. La Habana, Cuba: Ministerio de Cultura, Editorial Científico-Técnica: 92-109, 309-322.
- Betancourt Barroso, A. 1987.** Silvicultura especial de árboles maderables tropicales. Habana, Cuba: Editorial Científico-Técnica. 427 p.
- Bewley, J. D. 1979.** Physiological aspects of desiccation tolerance. Annual Review of Plant Physiology. 30: 195-238.
- Bewley, J. D. 1997.** Seed germination and dormancy. Plant Cell. 9: 1055-1066.
- Bewley, J. D.; Black, M. 1978.** Physiology and biochemistry of seeds. Berlin, Germany: Springer Verlag. [Not paged]. Vol. 1.
- Bewley, J. D.; Black, M. 1982.** Physiology and biochemistry of seeds. Berlin, Germany: Springer Verlag. [Not paged]. Vol. 2.
- Bewley, J. D.; Black, M. 1994.** Seeds: Physiology of development and germination. 2ded. New York: Plenum Press. 445 p.
- Bewley, J. D.; Oliver, M. J. 1992.** Desiccation tolerance in vegetative plant tissues and seeds: protein synthesis in relation to desiccation and a potential role for protection and repair mechanisms. In: Osmond, C. B.; Somero, G., eds. Water and life: a comparative analysis of water relationships at the organismic, cellular and molecular levels. Berlin, Germany: Springer Verlag: 141-160.
- Bezerra-Márquez, M. H. et al., 1997.** Madeiras da Amazônia: características e utilização. Brasília, Brasil: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 141 p.
- Bhandari, N. N. 1984.** The microsporangium. In: Johri, B. M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 53-121.
- Bhatnagar, S. P.; Jhori, B. M. 1972.** Development of angiosperm seeds. In: Kozlowski, T. T., ed. Seed biology. Importance, development and germination. New York: Academic Press: 77-149. Vol. 1.
- Bhattacharya, A.; Saha, P. K. 1990.** Ultrastructure of seedcoat and water uptake patterns of seeds during germination in *Cassia* sp. Seed Science and Technology. 18: 97-103.
- Bhawani, S.; Jamaluddin. 1995.** Acacia nilotica: new host of *Curvularia*. Indian Forester. 121: 161.
- Bhumibhamon, S. et al., 1994.** [Title unknown]. In: Drysdale, R. M.; John, S. E. T.; Yapa, A. C., eds. Proceedings of an international symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed; 1993 June 14-16; Chiang Mai, Thailand. [Place of publication unknown]: Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Center: 68-77.
- Biale, J. B. 1950.** Postharvest physiology and biochemistry of fruits. Annual Review of Plant Physiology. 1:183-206.

Referencias Bibliográficas

- Biale, J. B. 1964.** Growth, maturation and senescence in fruits. *Science*. 146: 880-888.
- Bierhorst, D. W. 1971.** Morphology of vascular plants. New York: Macmillan Co. 560 p.
- Birch; Johnson. 1989.** [Title unknown]. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: [Not paged].
- Birks, J. S.; Barnes, R. D. 1990.** Provenance variation in *Pinus caribaea*, *P. oocarpa* and *P. patulas* sp. *tecunumanii*. *Tropical Forestry Papers* 21. Oxford, U.K.: University of Oxford, Oxford Forestry Institute. 40 p.
- Birks, J. S.; Barnes, R. D. 1991.** Genetic control of wood quality of *Pinus patula*. Final report, ODA Research Scheme R4616. Oxford, U.K.: University of Oxford, Oxford Forestry Institute. 29 p.
- Bisse, J. 1981.** Árboles de cuba. Habana, Cuba: Editorial Científico-Técnica. 384p.
- Biswas, S.; Bhuyan, T. C. 1983.** On the identity of some food plants of the Garo Hills, Meghalaya. *Indian Journal of Forestry*. 6(3): 208-213.
- Blackman, S. A.; Obendorf, R. L.; Leopold, A. C. 1992.** Maturation proteins and sugars in desiccation tolerance of developing soybean seeds. *Plant Physiology*. 100: 225-230.
- Blackwell, W. H., Jr. 1968.** Sapotaceae. En: *Flora of Panama*. *Annals Missouri Botanical Garden*. 55(2): 145-169.
- Blackwell, W. H.; Dodson, C. H. 1968.** Anacardiaceae. In: Woodson, R. E.; Schery, R. W., eds. *Flora of Panama*. *Annals Missouri Botanical Garden*. 54(3): 351-379.
- Blake, S. T. 1968.** A revision of *Melaleuca leucadendron* and its allies (Myrtaceae). *Contrib. 1*. Brisbane, Australia: Queensland (Australia) Herbarium, Department of Primary Industries. 114 p.
- Blanford, H. R. 1915.** Some notes on the regeneration of In and Kanyin in an upper Burma division. *Indian Forester*. 41(3): 78-81.
- Bloomberg, W. J. 1969.** Disease of Douglas-fir seeds during cone storage. *Forest Science*. 15(2): 176-181.
- Boa, E. R.; Ritchie, B. 1995.** Report on an investigation of dead and dying *Casuarina equisetifolia* at Hosakote Research Station, Karnataka, India. [Place of publication unknown]: Commonwealth Agricultural Bureau International. 14 p.
- Boesewinkel, F. D.; Bouman, F. 1984.** The seed: structure. In: Johri, B. M., ed. *Embryology of angiosperms*. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 567-610.
- Bohorquez, C. 1996.** Restoration of mangroves in Colombia: a case study of Rosario's Coral Reef National Park. In: Field, C., ed. *Restoration of mangrove ecosystems*. Okinawa, Japan: International Society for Mangrove Ecosystems: 189-196.
- Boland, D. J. 1989.** Trees for the tropics. Growing Australian multipurpose trees and shrubs in developing countries. *ACIAR Monograph*. 10. 247 p.
- Boland, D. J. et al., 1984.** Forest trees of Australia. Canberra, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. 687 p.
- Boland, D. J.; Moncur, M. W.; Pinyopusarek, K. 1996.** Review of some floral and vegetative aspects to consider when domesticating *Casuarina*. In: Pinyopusarek, K.; Turnbull, J. W.; Midgley, S. J., eds. *Recent Casuarina research and development*. Proceedings, third international Casuarina workshop; 1996 March 4-7; DaNang, Vietnam. Canberra, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Forestry and Forest Products: 17-25.
- Boland, D. J.; Owour, B. 1996.** Some aspects of floral biology and seed production in exotic *Calliandra calothyrsus* at Maseno, Kenya. In: Evans, D.O., ed. *International workshop on the genus Calliandra*, Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 49-61.
- Bold, H. C. 1967.** Morphology of plants. New York: Harper and Row. 541 p.
- Bonaccorso, F. J. 1979.** Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin, Florida State Museum, Biological Sciences*. 24: 359-408.
- Bonaccorso, F. J.; Glanz, W. E.; Sandford, C. M. 1980.** Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Revista de Biología Tropical*. 28: 61-72.
- Bonner, B. 1966.** Phytochrome and the red, farred system. In: Jensen, W. A.; Kavaljian, L. G., eds. *Plant biology today: advances and challenges*. Belmont, CA: Wadsworth Publishing Company, Inc.: 185-208.
- Bonner, F. T. 1990.** Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation. *Forest Ecology and Management*. 35: 35-43.
- Bonner, F. T. 1994.** Predicting seed longevity for four forest tree species with orthodox seeds. *Seed Science and Technology*. 22: 361-370.
- Bonner, F. T.; McLemore, B. F.; Barnett, J. P. 1974.** Presowing treatment of seed to speed germination. In: Schopmeyer, C. S., tech. coord. *Seeds of woody plants of the United States*. *Agric. Handb.* 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture: 16-135.
- Bonner, F. T. et al., 1994.** Tree seed technology training course. Instructor's manual. Gen. Tech. Rep. SO-106. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 160 p.
- Bonner, F. T.; Vozzo, J. A. 1990.** Storing recalcitrant tropical forest tree seeds. In: Treviño-Díaz, T.; Jara, L. F., eds. *Memorias seminario-taller sobre investigaciones en semillas forestales tropicales*. Serie Documentación No. 18. Bogotá, Colombia: Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal: 139-142.
- Boom, B. 1989.** Use of plant resources by the Chácobo. *Advances in Economic Botany*. 7: 78-96.
- Boose, E. R.; Foster, D. R.; Fluet, M. 1994.** Hurricane impacts to tropical and temperate landscapes. *Ecological Monographs*. 64: 369-400.
- Bor, N. L. 1953.** The vegetative kingdom. In: *Manual of Indian forest botany*. Dehra Dun, India: International Book Distributors: 43-44.
- Borja, C. A.; Lasso, S. B. 1990.** Plantas nativas para reforestación en el Ecuador. Quito, Ecuador: Fundación Natura. 208 p.
- Bormann, F. H.; Berlyn, G., eds. 1981.** Age and growth rate of tropical trees. *Bulletin* 94. New Haven, CT: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies. 137 p.
- Bornhorst, H. L. 1996.** Growing native Hawaiian plants. Honolulu: Bess Press. 78 p.
- Borota, J. 1991.** Tropical forests. Some African and Asian case studies of composition and structure. Developments in agricultural and managed-forest ecology. 22. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier. [Not paged].
- Borter, P. 1994.** Silvicultura, usos y problemas de 17 especies Forestales de importancia ecológica y socioeconómica en los valles interandinos de Cochabamba. Programa de repoblamiento forestal. Cochabamba, Bolivia: CORDECO-IC-COTESU. 40 p.
- Bose, S. R. 1947.** Hereditary (seed-borne) symbiosis in *Casuarina equisetifolia* Forst. *Nature*. 159: 512-514.
- Boshier, D. H. 1984.** The international provenance trial of *Cordia alliodora* (R and P) Oken in Costa Rica. In: Barnes, R. D.; Gibson, G. L., eds. *Provenance and genetic improvement strategies in tropical forest trees; Proceedings of a meeting; 1984 April; Mutare, Zimbabwe*. Oxford, U.K.: Commonwealth Forestry Institute; Harare, Zimbabwe: Forest Research Centre: 168-185.
- Boshier, D. H. 1992.** A study of the reproductive biology of *Cordia alliodora* (R. and P.) Oken. Oxford, U.K.: University of Oxford. 150 p. Ph.D. dissertation.
- Boshier, D. H. 1995.** Incompatibility in *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. *Canadian Journal of Botany*. 73: 445-456.
- Boshier, D. H.; Henson, M. 1997.** Genetic variation. In: Boshier, D. H.; Lamb, A.T., eds. *Cordia alliodora: genetics and tree improvement*. *Tropical Forestry Paper* 36. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute: 39-65.
- Boshier, D. H.; Lamb, A. T. 1997.** Seed collection and storage. In: Boshier, D.H.; Lamb, A.T., eds. *Cordia alliodora: genetics and tree improvement*. *Tropical Forestry Paper* 36. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute: 67-71.
- Boshier, D. H.; Mesén, J. F. 1987.** Availability of seed of *Cordia alliodora* (R and P) for progeny testing. *Forest Genetic Resources Information* 15. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization: 30-35.
- Bosy, J.; Aarssen, L. W. 1995.** The effect of seed orientation on germination in a uniform environment: differential success without genetic or environmental variation. *Journal of Ecology*. 83: 769-773.
- Botha, F. C.; Potgieter, G. P.; Botha, A. M. 1992.** Respiratory metabolism and gene expression during seed germination. *Plant Growth Regulation*. 11: 211-224.
- Boubriak, I.; Kargiolaki, H.; Lyne, L.; Osborne, D. J. 1997.** The requirement for DNA repair in desiccation tolerance of germinating embryos. *Seed Science Research*. 7: 97-105.

Referencias Bibliográficas

- Boucher, D.H. 1991.** *Quercus oleoides* (Fagaceae). Roble encino, oak. In: Janzen, D.H., ed., Historia natural de Costa Rica, M. Chavarria (Trad. del inglés). San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica: 322-323.
- Bouman, F. 1984.** The ovule. In: Johri, B.M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 123-157.
- Bowen, M. R. 1981.** *Acacia mangium*. FAO/UNDP-MAL/78/009. Sandakan, Sabah, Indonesia: Forest Research Centre. 18 p.
- Bowen, M. R.; Eusebio, T. V. 1981.** *Acacia mangium*: updated information on seed collection, handling, and germination testing. Occasional technical and scientific notes, seed series 5. FAO/UNDP-MAL/78/009. Sandakan, Sabah, Indonesia: Forest Research Centre. 26 p.
- Boyce, K. G. 1989.** Report of the seed storage committee 1986-1989; Seed science technology. 17 (Suppl.): 135-142.
- Bozzoli, M. E. 1979.** El nacimiento y la muerte entre los bribris. San José, Costa Rica: Editorial Universidad de Costa Rica. 264 p.
- Bradbury, A. J.; Costall, B.; Naylor, R. J.; Neumeyer, J. L. 1983.** Motor inhibition induced by aporphine derivatives in the mouse. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*. 35: 494-499.
- Bradford, K. J. 1996.** Population-based models describing seed dormancy behaviour: implications for experimental design and interpretation. Chapter 23. In: Lang, G. A., ed. Plant dormancy. Oxford, U.K.: Commonwealth Agricultural Bureau International: 313-339.
- Bradford, K. J.; Chandler, P. M. 1992.** Expression of dehydrin-like proteins in embryos and seedlings of *Zizania palustris* and *Oryza sativa* during dehydration. *Plant Physiology*. 99: 488-494.
- Brako, L.; Zarucchi, J. L. 1993.** Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. 45: 1-1286.
- Brandani, A.; Hartshorn, G. S.; Orians, G. H. 1988.** Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology*. 4: 99-119.
- Brandis, D. 1874.** The forest flora of northwest and central India. Dehra Dun, India: International book distributors. 608 p.
- Brandis, D. 1906.** Indian trees. Dehra Dun, India: Singh, Bishen; pal Singh, Mahendra. (Reprinted in 1978). 767 p.
- Brandis, D. 1921.** Indian trees. Dehra Dun, India: International Book Distributors. (Reprint) 767 p.
- Brantjes, N. B. M. 1973.** Sphingophilous flowers, function of their scent. In: Brantjes, N. B. M.; Liskens, H. F., eds. Pollination and dispersal. Nijmegen, Netherlands: University of Nijmegen: 27-46.
- Brantjes, N. B. M. 1978.** Sensory responses to flowers in night-flying moths. In: Richards, A. J., ed. The pollination of flowers by insects. London, U.K.: Academic Press: 13-19.
- Braun, A. 1983.** Palmas para interiores, parques y avenidas. Caracas, Venezuela: Instituto Nacional de Parques. 83 p.
- Bravato, M. 1974.** Estudio morfológico de frutos y semillas de las Mimosoideae (Leguminosae) de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica*. 9(1-4): 317-361.
- Bray, C. M. 1995.** Biochemical processes during the osmopriming of seeds. In: Kigel, J.; Galili, G., eds. Seed development and germination. New York: Marcel Dekker Inc.: 767-789.
- Bray, C. M.; Ashraf, M.; Davison, P. A.; Taylor, R. M. 1993.** Molecular markers of seed quality. In: Côme, D.; Corbineau, F., eds. Fourth international workshop on seeds: Basic and applied aspects of seed biology; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. Paris, France: ASFIS: 887-896.
- Breedlove, D. E. 1986.** Flora de Chiapas. *Listados Florísticos de México*. 4: 1-246.
- Brenes, G. 1994.** Características silviculturales de algunas especies nativas del bosque tropical seco. Liberia, Costa Rica: Área de Conservación Guanacaste, Ministerio de Ambiente y Energía. 15 p. (Handout)
- Bressani, R. 1997.** Protein quality of amaranth and other common cereal grains. Unpublished data. [City unknown], Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.
- Bressani, R.; González, J. M.; Elias, L. G.; Melgar, M. 1987.** Effect of fertilizer application on the yield, protein and fat content, and protein quality of raw and cooked grain of three amaranth species. *Plant Food for Human Nutrition*. 37: 59-67.
- Bressani, R.; Marengo, E. 1963.** The enrichment of lime treated corn flour with proteins, lysine, and tryptophan and vitamins. *Journal of Agricultural Food Chemistry*. 6: 517-522.
- Bressani, R.; Velasquez, L.; Acevedo, E. 1990.** Dietary fiber content in various grain amaranth species and effect of processing. *Amaranth Newsletter*. 1(March): 5-7.
- Brewbaker, J. L. 1967.** The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. *American Journal of Botany*. 54: 1069-1083.
- Brewbaker, J. L. 1997.** Genetic improvement, a sine qua non for the future of koa. In: Koa: a decade of growth: Proceedings of the Hawaii Forest Industry Association's Symposium; 1996 November 18-19; Honolulu. Hilo, HI: The Hawaii Forest Industry Association: 27-29.
- Brewbaker, J. L.; Halliday, J.; Lyman, J. 1983.** Economically important nitrogen fixing trees. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports*. 1: 35-40.
- Brewbaker, J. L.; Plucknett, D. L.; Gonzalez, V. 1972.** Varietal variation and yield trials of *Leucaena leucocephala* (Koa Haole) in Hawaii. *Hawaii Agricultural Experiment Station Research Bulletin* 166. Honolulu: University of Hawaii, College of Agriculture. 29 p.
- Brinkman, K. A. 1974a.** *Betula* L. Birch. In: Schopmeyer, C.S., tech. coord. Seeds of woody plants of the United States. *Agric. Handbk.* 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 252-257.
- Brinkman, K. A. 1974b.** *Salix* L. Willow. In: Schopmeyer, C.S., tech. coord. Seeds of woody plants of the United States. *Agric. Handbk.* 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 746-750.
- Briscoe, C. B.; Lamb, F. B. 1962.** Leaf size in *Swietenia*. *Caribbean Forester*. 23(2): 112-115.
- Britton, N. L.; Rose, J. N. 1928a.** *Anneslia*. *North American Flora*. 23: 48-76.
- Britton, N. L.; Rose, J. N. 1928b.** *Mimosaceae*. *North American Flora*. 23 (1): 1-76.
- Britwum, S. P. K. 1973.** Seed problems of indigenous plantation species in Ghana. In: Seed problems. Paper 7. Stockholm, Sweden: International Union of Forest Research Organizations, Working Party S2.01.06. [Not paged]. Vol. 2.
- Brokaw, N. V. L. 1982.** Tree falls: frequency, timing, and consequences. In: Leigh, E. G., Jr.; Rand, A. S.; Windsor, D. M., eds. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and longterm changes. Washington, DC: Smithsonian Institution Press: 101-108.
- Brokaw, N. V. L. 1985.** Gap-phased regeneration in a tropical forest. *Ecology*. 66: 682-687.
- Brokaw, N. V. L. 1987.** Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Forestry*. 75: 9-20.
- Brokaw, N. V. L.; Grear, J. S. 1991.** Forest structure before and after Hurricane Hugo at three elevations in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Biotropica*. 23: 386-392.
- Brookman-Amisshah, J. 1973.** Seed problems as they affect forestry practice in Ghana. In: Seed problems. Paper 32. Stockholm, Sweden: International Union of Forest Research Organizations, Working Party S2.01.06. [Not paged]. Vol. 2.
- Broschat, T. K.; Donselman, H. 1988.** Palm seed storage and germination studies. *Principles*. 32(1): 3-12.
- Brose, P. M. 1990.** The nettle trees. An underused group of trees with potential for use in Mediterranean climates. *Plantsman*. 12: 35-39.
- Brosset, A.; Erard, C. 1986.** Les oiseaux des regions forestières du nordest du Gabon. *Ecologie et compartement des espèces. Revue de Ecologie (Suppl.)*. 3: 1-29. Vol. I.
- Brown, S.; Lugo, A. E. 1990.** Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*. 6:1-32.
- Brown, S.; Lugo, A. E.; Silander, S.; Liegel, L. 1983.** Research history and opportunities in the Luquillo Experimental Forest. *Gen. Tech. Rep. SO-44*. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. [Not paged].

Referencias Bibliográficas

- Brown, W. H. 1978.** Timbers of the world: Southern Asia. Hughenden Valley, High Wycombe, U.K.: Timber Resources and Development Association. 99 p.
- Browne, P. 1756.** Civil and natural history of Jamaica. London, U.K.: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Bruni, F.; Leopold, A. C. 1992.** Cytoplasmic glass formation in maize embryos. *Seed Science Research*. 2: 251-253.
- Brunori, A. 1967.** A relationship between DNA synthesis and water content during ripening of *Vicia faba* seeds. *Caryologia*. 20: 333-338.
- Bryan, L. W. 1929.** Reforesting with koa by the seed-spot method. *Hawaii Forestry and Agriculture*. 26: 136-137.
- Buchman, S. L. 1987.** The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 343-369.
- Buckley, R.; Harries, H. C. 1984.** Self-sown wildtype coconuts from Australia. *Biotropica*. 16: 148-151.
- Budowski, G. 1954.** La identificación en el campo de árboles forestales más importantes de la América Central. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical para la Investigación y la Enseñanza. 326 p. tesis Magister Agr.
- Budowski, G. 1987.** Living fences—a widespread agroforestry practice in Central America. In: Gholz, H.L., ed. *Agroforestry: Realities, possibilities and potentials*. Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff/International Center for Research in Agroforestry: 169-178.
- Budowski, G. 1997.** Personal communication. Dr. Gerardo Budowski, Chairman, University for Peace Natural Resources Department [location unknown], discussion at a meeting held in San José, Costa Rica, July 1997.
- Budowski, G.; Russo, R. O. 1993.** Live fence posts in Costa Rica: a compilation of the farmers' beliefs and technologies. *Journal of Sustainable Agriculture*. 3(2): 65-87.
- Bullock, S. H. 1980.** Demography of an under- growth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*. 12: 247-255.
- Bullock, S. H. 1994.** Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica*. 26: 172-179.
- Bullock, S. H. 1995.** Plant reproduction in neotropical dry forests. In: Bullock, S. H.; Mooney, H. A.; Medina, E., eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press: 277-303.
- Bultman, J. D. 1976.** Natural resistance of tropical American woods to terrestrial wood-destroying organisms. *Biotropica*. 8(1): 71-95.
- Bultman, J. D.; Southwell, C. R. 1976.** Natural resistance of tropical American woods to terrestrial wood-destroying organisms. *Biotropica*. 8(2): 71-95.
- Bumatay, E. C.; Sebidos, P. F.; Buante, C. R. 1994.** Flowering behaviour of the *Gliricidia sepium* germplasm collection. In: Drysdale, R. M.; John, S. E. T.; Yapa, A. C., eds. In: *Proceedings of an international symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed*. 1993 June 14-16; Saraburi, Thailand. [Place of publication unknown]: Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Center: 190-193.
- Bureau of Plant Industry. 1915.** *Moringa oleifera* (Moringaceae). 40913. Plant Immigrants 111- 112. Washington, DC: Office of Foreign Seed and Plant Introduction. 910 p.
- Burger, D. 1972.** Seedlings of some tropical trees and shrubs, mainly of South East Asia. Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC). 399 p.
- Burger, W. 1970.** Flora costaricensis. Fieldiana: Botany. Chicago: Field Museum of Natural History. 40: 291.
- Burger, W. 1977.** Flora of Costa Rica. Fieldiana: Botanical Series. Chicago: Field Museum of Natural History. 291 p. Vol. 40.
- Burger, W. 1990.** Family 80. Lauraceae. Fieldiana: Botany. Chicago: Field Museum of Natural History. 23: 1-129.
- Burger, W. 1991.** Flora costaricensis. Family 103 Zygophyllaceae. Fieldiana: Botany. Chicago: Field Museum of Natural History: 28:36-39.
- Burger, W.; Huft, M. 1995.** Family 113. Euphorbiaceae. Fieldiana: Botany, New Series. 36: 1-169.
- Burger, W. C. 1983.** Family 56. Olacaceae. In: Burger, W. C., ed. *Flora Costaricensis*. Fieldiana: Botany, New Series. 13: 14-27.
- Burgess, P. F. 1966.** Timbers of Sabah. Sabah Forest Record 6. Sabah, Malaysia: Forest Department, Sandakan: 394-396.
- Burkart, A. 1979.** Leguminosas, Mimosoideas. Flora ilustrada catarinense. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 279 p.
- Burkart, A.; Simpson, B. B. 1977.** Appendix: The genus *Prosopis* and annotated key to the species of the world. In: Simpson, B. B., ed. *Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems*. US/IBP Synthesis, Series 4. Dowden. [Place of publication unknown]: Hutchinson-Ross Inc. Academic Press: 201-283.
- Burkill, I. H. 1935.** Dictionary of economic products of the Malay Peninsula. London, U. K.: Ministry of Agriculture and Cooperatives, Crown Agent for Colonies: 249-261. Vol. 1.
- Bussche, G. H. 1982.** Establishment of hardwood plantations for the production of furniture and joinery timber in the Transvaal. *South African Forestry Journal*. 121: 11-23.
- Bustamante, O.; Reyes, C. 1994.** *Revista facultad de Agronomía*. 47(1-2): 47-72.
- Butterfield, R. P. 1993.** Tropical timber species growth in the Atlantic lowlands of Costa Rica and wood variation of two native species. Raleigh, NC: North Carolina State University. 76 p. Ph.D. dissertation.
- Butts, D.; Buchholz, J. T. 1940.** Cotyledon number in conifers. *Transections, Illinois Academy of Sciences*. 33: 58-62.
- Buxbaum, F.; Kurtz, E. B. 1955.** Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds. [City unknown], CA: Abbey Garden Press: 177-223. Caballero, J. 1994. Use and management of sabal palms among the Maya of Yucatan. Berkeley, CA: University of California, Department of Anthropology. [Not paged] PhD dissertation.
- Caballero-Deloya, M. 1966.** Comparative study of two species of mexican pine (*Pinus pseudostrobus* Lindl. and *Pinus montezumae* Lamb.) based on seed and seedling characteristics. Raleigh, NC: North Carolina State University. 142 p. M.S. thesis.
- Cabrera, C. E.; Sousa, M.; Téllez V., S. O. 1982.** Imágenes de la flora quintanarroense. Puerto Morelos, Quintana Roo, México: CIQRO- UNAM. 224 p.
- Caceres, A.; Cano, O.; Samayoa, B.; Aguilar, L. 1990.** Plants used in Guatemala for the treatment of gastrointestinal disorders. 1. Screening of 84 plants against enterobacteria. *Journal of Ethnopharmacology*. 30: 55-73.
- Cáceres, A.; Figueroa, L.; Taracena, A. M.; Samayoa, B. 1993.** Plants used in Guatemala for the treatment of respiratory diseases. 2: Evaluation of activity of 16 plants against gram-positive bacteria. *Journal of Ethnopharmacology*. 39(1): 77-82.
- Cáceres, A.; López, B. R.; Girón, M. A.; Logemann, H. 1991.** Plants used in Guatemala for the treatment of dermatophytic infections. 1. Screening for antimycotic activity of 44 plant extracts. *Journal of Ethnopharmacology*. 31(3): 263-276.
- Caesalpinus, A. 1583.** De plantis libri XVI: (XXXVIII), 621. Florentiae, Italy: Marescottum. [Not paged].
- Calderon, S.; Standley, P. C. 1941.** Lista preliminar de plantas de El Salvador. 2^{da} ed. San Salvador, El Salvador: Imprenta Nacional. 450 p.
- California Rare Fruit Growers. 1995.** <http://www.crfg.org/fg/uref/index.html>. info@crfg.org.
- Cálix-Pizatti, R. 1970.** Identificación dendrológica de 37 especies arbóreas de Honduras. Turrialba, Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 180 p. M.S. thesis.
- Caliz, P. R. 1970.** Identificación dendrológica y anatómica de 37 especies arbóreas en Honduras. Turrialba, Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 181 p. M.S. thesis.
- Camacho, M.; Orozco, L. 1998.** Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 46(3): 533-542.
- Camacho, P. 1981.** Ensayos de adaptabilidad y rendimiento de especies forestales en Costa Rica. Informe General del Proyecto. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica, Departamento de Ingeniería Forestal. 110 p.
- Camargo Raad, R. A. 1970.** Monografía del Balso, *Ochroma lagopus*. Bogotá, Colombia: Instituto de Recursos Naturales. 11 p.
- CAMCORE** (Ver Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative)
- Canessa, E. 1989.** Descripción anatómica de la madera de Camibar, *Copaifera camibar* Poveda, Zamora y Sánchez. *Brenesia*. 31: 113-115.
- Capitaine, L. 1912.** Les graines des légumineuses. Paris, France: Chez Deterville. [Not paged].

Referencias Bibliográficas

- Carbajal, S.; McVaugh, R. 1992.** *Pinus* L. In: Flora Novo-Galiciana: a descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Ann Arbor, MI: The University of Michigan Herbarium: 65-66. Vol. 17.
- Carlquist, S. 1965.** Island life. A natural history of the islands of the world. Garden City, NY: The Natural History Press. 451 p.
- Carlquist, S. 1966.** The biota of long distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution. Quarterly Review in Biology. 41: 247-270.
- Carnevale, J. 1955.** Árboles forestales. Buenos Aires, Argentina: Librería Hachette-Buenos Aires. 690 p.
- Carpanezi, A. A. et al., 1982.** Informações sobre *Cordia alliodora* (R. & P.) Oken na Amazonia Brasileira. No. 10. Documentos, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Belem, Brazil: Centro de Pesquisa Agropecuária de Trópico Umido. 19 p.
- Carpio, I. 1992.** Maderas de Costa Rica, 150 especies forestales. San José, Costa Rica: Editorial Universidad de Costa Rica. 338 p. Carr, G. 1998a. http://florawww.eeb.uconn.edu/acc_num1890_027.htm.
- Carr, G. 1998b.** <http://www.botany.hawaii.edu/faculty/carr/bignoni.htm>.
- Carrapiett, J. B. 1960.** Notes on ornamental timbers of Burma. Burmese Forester. 10(1): 37-53.
- Carrillo, S. A.; Patiño-Valera, F.; Talavera-Armas, I. 1980.** El contenido de humedad en semillas de 7 especies de *Pinus* y una de *Abies* bajo almacenamiento y su relación con el porcentaje de germinación. Ciencia Forestal (México). 5(24): 39-48.
- Carrillo-Anzures, F. 1986.** Época y sistema de plantación, edad de la planta y preparación del terreno en la regeneración artificial de *Pinus montezumae* Lamb., en el Campo Experimental Forestal San Juan Tetla, Puebla. Montecillo, México: Colegio de Postgraduados. 99 p. M.S. thesis.
- Castilleja, G. 1991.** Seed germination and early establishment in a sub-tropical dry forest. New Haven, CT: Yale University. 206 p. Ph.D. dissertation.
- Castillo-Campos, G. 1991.** Vegetación y flora del Municipio de Xalapa, Veracruz. Publicación 30. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver. 148 p.
- Castro, O. C. 1993.** Chemical and biological extractives of Lauraceae species in Costa Rican tropical forests. In: Downum, K. R.; Romeo, J. T.; Stafford, H. A., eds. Recent advances in phytochemistry. Phytochemical potential of tropical plants. New York: Plenum Press. [Not paged]. Vol. 7.
- Caswell, H. 1989.** Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 328 p.
- Catalan, L. A. 1992.** Laboratory germination conditions for seeds of *Prosopis flexuosa* D. C. and *P. chilensis* (Molina) Stuntz. Seed Science and Technology. 20: 289-292.
- Catalán-Sánchez, E. J. 1987.** Estudio de algunos factores que influyen en la producción de *Pinus leiophylla* Schl. et Cham., en vivero. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 97 p. M.C. tesis.
- CATIE** (Ver Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)
- Cathey, M. H. 1990.** USDA Plant hardiness zone map. Misc. Pub. 1475. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. [Not paged].
- Causis, J. F. 1986.** The medicinal and poisonous plants of India. [City unknown], India: Scientific Publishers. 528 p.
- Cavanagh, H. T. 1987.** Germination of hard-seeded species (order Fabales). In: Langkamp, P. J., ed. Germination of Australian native plant seed. Melbourne, Australia: Inkata Press: 58-70; 199-296.
- Cazares, E.; Trappe, J. M. 1994.** Spore dispersal of ectomycorrhizal fungi on a glacier forefront by mammal mycophagy. Mycologia. 86: 507-510.
- CDMB** (Ver Corporación de Defensa de la Meseta de Bucaramanga).
- Center for Tropical Forest Science. [n.d.].** Cultivo de árboles de especies nativas de Panamá: recolección, germinación, viabilidad de semillas y crecimiento de plántulas poco conocidas. Documento no publicado. On file with: Smithsonian Tropical Research Institute, Panama City, Panama.
- Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative. 1996.** Annual report. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forestry. 32 p.
- Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative. 1997.** Annual report. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forestry. 23 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1984a.** Especies para leña. Arbustos y Árboles para la producción de energía. Traducción de la edición inglesa por Vera de Fernández. Turrialba, Costa Rica: Proyecto Leña y Fuentes Alternas de Energía. 343 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, National Academy of Sciences. 1984b.** Especies para leña. Arbustos y árboles para la producción de energía. Proyecto leña y fuentes alternas de energía. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. [sin páginas].
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1985.** Especies para leña. Turrialba, Costa Rica: Proyecto de Leña y Fuentes Alternas de Energía. 343 p. Vol. 4.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1986a.** Silvicultura de especies promisorias para leña en América Central: resultados de 5 años de investigación. Serie Técnica; Informe Técnico 86. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 228 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1986b.** Informe técnico final del Proyecto *Erythrina* spp. Fase I. (3-P-82-0015). Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 182 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1991a.** Pochote: *Bombacopsis quinatum* (Jacq.) Dugand. Especie de árbol de uso múltiple en América Central. Serie Técnica 172. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. [Not paged].
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1991b.** *Leucaena, Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.: especie de árbol de uso múltiple en América Central. Serie Técnica; Informe Técnico 166. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 60 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1992.** Mangium (*Acacia mangium*): especie de árbol de uso múltiple en América Central. Inf. Técnico. 196. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 56 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1994.** Pino caribe (*Pinus caribaea* var. *hondurensis*) (Barr. y Golf.) Pinaceae, un árbol de uso múltiple. San José, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Proyecto MADELEÑA. 6 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1996.** Catálogo de semillas forestales. Banco Latinoamericano de Semillas Forestales. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 16 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1997a.** Nota técnica sobre manejo de semillas forestales, número 6, Agosto, 1997. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. [Not paged].
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1997b.** *Cedrela odorata* L. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 24. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 2 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1997c.** *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griesb. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 5. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 2 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1997d.** *Swietenia macrophylla* King. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 21. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 2 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1998a.** *Ochroma lagopus* SW, Familia Bombacaceae. En: Nota Técnica sobre Manejo de Semillas Forestales (46). Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Proyecto Semillas Forestales. 2 p.
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 1998b.** *Astronium graveolens* Jacq. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 30. Turrialba, Costa Rica: Proyecto de Semillas Forestales. 2 p.
- Central Ecuatoriana de Servicios Agrícolas. 1993.** Usos tradicionales de las especies forestales nativas en el Ecuador. Tomo 3. Quito, Ecuador: Central Ecuatoriana de Servicios Agrícolas. 274 p.
- Centro Técnico de Evaluación Forestal. 1972.** Estudio de las propiedades físico mecánicas y estructura anatómica de 7 especies de pino de Guatemala. [Localidad desconocida], Guatemala: Centro Técnico de Evaluación Forestal. 105p.

Referencias Bibliográficas

- Céspedes, R. 1986.** Ecología de Dirphiopsis flora (Schaus) Lepidoptera: Saturniidae e impacto sobre *Quercus* aff. *Seemannii* Liebm en encinares naturales de Costa Rica. San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica: Universidad de Costa Rica. 77 p. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Chable, A. C. 1969.** Reforestation in the Republic of Honduras, Central America. *Ceiba*. 13(2): 1-56.
- Chadwick, C. E. 1993.** The roles of *Tranes lyterioides* and *T. sparsus* Boh (Col., Curculionidae) in the pollination of *Macrozamia communis* (Zamiaceae). In: Stevenson, D. W.; Norstog, N. J., eds. Proceedings of CYCAD 90; Second International Conference on Cycad Biology; [Date and place of conference unknown]. Brisbane, Australia: Palma and Cycad Societies of Australia Ltd.: 77-88.
- Chaitanya, K. S. K.; Naithani, S. C. 1994.** Role of superoxide, lipid peroxidation, and superoxide dismutase in membrane perturbation during loss of viability in seeds of *Shorea robusta* Gaertn. *New Phytologist*. 126: 623-627.
- Chalermpongse, A.; Pogpanich, K.; Boonthavikoon, T. 1984.** Seedborne fungi and diseases of tropical forest tree seeds in Thailand. Bangkok, Thailand: Royal Forest Department, Forest Pest Control Branch. [Not paged].
- Chamberlain, C. J. 1935.** Gymnosperms structure and evolution. Chicago: University of Chicago Press. 426 p.
- Chamberlain, J. R. 1996.** Genetic improvement of *Calliandra calothyrsus*. Unpublished report. On file with: Oxford Forestry Institute, South Parks Road, Oxford, U.K. 23 p.
- Chamberlain, J. R. 1998.** Isozyme variation in *Calliandra calothyrsus* (Leguminosae): its implications for species delimitation and conservation. *American Journal of Botany*. 85(1): 37-47.
- Chamberlain, J. R. [n.d.].** Unpublished data. On file with: Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3RB, U.K. [Not paged].
- Chamberlain, J. R., Galwey, N. W. 1993.** Methods of identifying genetic diversity in *Gliricidia* species for biomass production. *Experimental Agriculture*. 29: 87-96.
- Chamberlain, J. R.; Hubert, J. D. 2001.** Reproductive biology. In: Chamberlain, J. R., ed. *Calliandra calothyrsus*: an agroforestry tree for the humid tropics. Tropical Forestry Paper 38. Oxford, U. K.: Oxford Forestry Institute. [Not paged].
- Chamberlain, J. R.; Macqueen, D. J.; Hubert, J. D.; Dunsdon, A. J. [n.d.].** Patterns of variation in *Calliandra calothyrsus* Meisn. (Mimosoideae: Leguminosae). Manuscript in preparation. [Location unknown].
- Chamberlain, J. R.; Rajaselvam, R. J. 1996.** *Calliandra calothyrsus* pollinator behaviour and seed production. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*; Proceedings; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morriton, AR: Winrock International: 34-40.
- Champion, H. G. 1936.** A preliminary survey of forest types of India and Burma. *Indian Forest Record, Silviculture*. 1(1): 286.
- Champion, H. G.; Brasnett, N. V. 1958.** Choice of tree species. FAO Forestry Development Paper 13. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 307 p.
- Champion, H. G.; Seth, S. K. 1968.** A revised survey of the forest types of India. Delhi, India: Manager of Publications. 404 p.
- Chanda Bacha, S. 1977.** The Kannimara teak. *Indian Farming*. 26(11): 23.
- Chandel, K. P. S.; Chaudhury, R.; Radhanani, J.; Malik, S. K. 1995.** Desiccation and freezing sensitivity in recalcitrant seeds of tea, cocoa and jackfruit. *Annals of Botany*. 76: 443-450.
- Channaveerappa, G. S.; Gowda, J. V. N. 1984.** Studies on vegetative propagation of *Michelia champaca*, L. by air layering. *Progressive Horticulture*. 16(1/2): 97-100.
- Chaplin, G. E. 1988.** Notes on seed testing techniques for six major species. Forest Research Note, Forestry Division, Solomon Islands. Munda, Western Province, Solomon Islands: [Publisher unknown]. 10 p.
- Chapman, C. A. 1989.** Primate seed dispersal: The fate of dispersed seeds. *Biotropica*. 21: 148-154.
- Chapman, V. J. 1976.** Mangrove vegetation. Valduz, Germany: J. Cramer. 447 p.
- Chaturvedi, A. N. 1993.** Silviculture. In: Randhawa, N. S.; Parmar, B. S., eds. Neem research and development. Publication 3. New Delhi, India: Society of Pesticide Science. 283 p.
- Chaudhury, R.; Lakhanpaul, S.; Chandel, K. P. S. 1990.** Germination and desiccation tolerance of tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) seeds and feasibility of cryopreservation. *Sri Lanka Journal of Tea Science*. 59: 89-94.
- Chaudhury, R.; Radhamani, J.; Chandel, K. P. S. 1991.** Preliminary observations on the cryopreservation of desiccated embryonic axes of tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) seeds for genetic conservation. *Cryo-Letters*. 12: 31-36.
- Chavelas, P. J.; Devall, M. S. 1988a.** *Acrocarpus fraxinifolius* Whight & Arn. En: Árboles Útiles de la parte Tropical de América del Norte. Publicación No. 3. Washington, DC: Comisión Forestal de América del Norte. 11 p.
- Chavelas, P. J.; Devall, M. S. 1988b.** *Brosimum alicastrum* Sw. Familia: Moraceae. En: Useful Trees of Tropical North America. Publication No. 3. Washington, DC: North American Forestry Commission. 10 p.
- Chavelas, P. J.; González V., C. E. 1985.** Catálogo de árboles forestales del sureste de México que producen frutos comestibles. Catálogo No. 10. México, D.F., México: Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 22 p.
- Chaverri, A.; Zamora, N.; Zóñiga, E. 1995.** Ensayo de germinación del Lloro *Cornus disciflora* DC. en San José de La Montaña, Costa Rica. In: Simposio Internacional sobre Avances en la Producción de Semillas Forestales en la América Latina; 1995 Octubre 16-20; Managua, Nicaragua. 12 p. mimeo.
- Chaverri, G.; Di Stéfno, J.; Fournier, L. A. 1997.** Insectos herbívoros cortadores en *Vochysia guatemalensis*: un estudio preliminar del daño provocado y de sus parasitoides, en Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense*. 21(2): 267-272.
- Chaves, E.; Chinchilla, O. 1994.** *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Maria), especie de importancia económica y ecológica para el país. [Localidad desconocida], Costa Rica: Universidad Nacional. 12 p. mimeo.
- Chávez, E.; González, E.; Rodríguez, J. 1991.** Fruta dorada (*Virola koschnyi* Warb.), una especie promisoría para la reforestación en el bosque húmedo y muy húmedo tropical. *Brenesia*. 34: 41-50.
- Chichignoud, M. et al., 1990.** Tropical timber atlas of Latin America. Yokohama, Japan: International Tropical Timber Organization; Cedex, France: Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne. 350 p.
- Chiclote, O.; Ocana, R.; Jun Jap, R.; Barahon, E. 1985.** Apuntes sobre algunas especies forestales nativas de la Sierra Peruana. Ministerio de Agricultura, Instituto Nacional Forestal y de Fauna. Lima, Perú: Food and Agriculture Organization/HOLANDA/INFO: 61-65.
- Chien, C. T. 1997.** Personal communication. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute.
- Chien, C. T.; Kuo-Huang, L. L.; Lin, T. P. 1998.** Changes in ultrastructure and abscisic acid level, and response to applied gibberellins in *Taxus mairei* seeds treated with warm and cold stratification. *Annals of Botany*. 81: 41-47.
- Chien, C. T.; Lin, T.P. 1996.** Mechanism of hydrogen peroxide in improving the germination of *Cinnamomum camphora* seed. *Seed Science and Technology*. 22: 231-236.
- Chin, H. F. 1988.** Recalcitrant seeds—a status report. Rome, Italy: International Board for Plant Genetic Resources. [Not paged].
- Chin, H. F.; Aziz, M.; Ang, B. B.; Hamzah, G. 1981.** The effect of moisture content and temperature on the ultra structure and viability of seeds of *Hevea brasiliensis*. *Seed Science and Technology*. 9: 411-422.
- Chin, H. F.; Krishnapillay, B. 1989.** Cryogenic storage of some horticultural species. *Acta Horticulturae*. 253: 107-112.
- Chin, H. F.; Krishnapillay, B.; Alang, Z. 1988.** Cryopreservation of *Veitchia* and *Howea* palms embryos: non-development of the haustorium. *Cryo-Letters*. 9: 372-379.
- Chin, H. F.; Krishnapillay, B.; Hor, Y. L. 1989.** A note on the cryopreservation of embryos from young coconuts (*Cocos nucifera* var. *Mawa*). *Pertanika*. 12: 183-186.
- Chinchilla, F. A. 1991.** Primer informe de un granero para almacenar semillas de roble por *Melanerpes formicivorus* (Aves, Picidae) en Costa Rica. *Brenesia*. 35: 123-124.
- Chmielarz, P. 1997.** Preservation of *Quercus robur* L. Embryonic axes in liquid nitrogen. In: Ellis, R. H.; Black, M.; Murdoch, A. J.; Hong, T. D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995. [Full date and place of meeting unknown]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 765-769.

Referencias Bibliográficas

- Chopra, R. N.; Bandhwar, R. L.; Nayar, S. L. 1941.** Insecticidal and piscicidal plants of India. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 42(4): 854-902.
- Chopra, R. N.; Chopra, I. C.; Nayur, S. I. 1963.** Supplement to glossary of Indian medicinal plants. New Delhi, India: Center for Scientific and Industrial Research. [Not paged].
- Chopra, R. N.; Nayar, S. L.; Chopra, I. C. 1956.** Glossary of Indian medicinal plants. New Delhi, India: Council of Scientific and Industrial Research. 330 p.
- Choudhury, C. R. 1962.** The embryogeny of conifers: a review. *Phytomorphology*. 12: 313-338.
- Choudhury, J. H.; Choudhury, J. A. 1983.** Inventory of the pulpwood plantation division, Kaptai, 1974-1981. In: Forest inventory series, Bulletin-1. Chittagong, Bangladesh: Bangladesh Forest Research Institute. 16 p.
- Choudhury, K. A.; Ghosh, S. S. 1958.** Indian woods. Delhi, India: Manager of Publications. 150 p. Vol. 1.
- Choudhury, K. N. 1967.** Structural changes in some ancient Indian timbers. *Proceedings, Royal Society of London*. 168B(1011): 148-157.
- Choudhury, M. O. 1984.** Morphological, hydrological, and ecological aspect of the Sunderbans. In: Food and Agriculture Organization Report No. FO: TCP/BGD/2309 (Mf) W/R0027. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 32 p.
- Choudhury, M. R. 1975.** The forest nursery and plantation manual. [City unknown], Bangladesh: Government of the People's Republic of Bangladesh, Forest Department, Office of the Conservator of Forest, Development Circle. 62 p.
- Choudhury, M. R. 1979.** Coastal afforestation and its technique. In: White, K.J., ed. Research consideration in coastal afforestation. Food and Agriculture Organization, United Nations, UNDP/FAO Project BGD/72/005. Chittagong, Bangladesh: Forest Research Institute: 44-52.
- Christmann, M. 1986.** Beiträge zur Histologie der Annonaceen-Samen. *Botanische Jahrb. Systematische*. 106: 379-390.
- Chudnoff, M. 1979.** Tropical timbers of the world. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 831 p.
- Chudnoff, M. 1984.** Tropical timbers of the world. *Agric. Handb.* 607. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 464 p.
- Chungpongse, S.; Buranatham, W. 1991.** *Azadirachta excelsa* (Jack) Jacobs. Songkhla, Thailand: Songkhla Nursery Centre. 42 p.
- Cibrián-Tovar, D.; Ebel, B. H.; Yates, H. O.; Méndez-Montiel, J. T. 1986.** Cone and seed insects of the Mexican conifers. *Gen. Tech. Rep. SE-40*. Asheville, NC: Universidad Autónoma Chapingo, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 110 p.
- Cibrián-Tovar, D. et al., 1995.** Insectos forestales de México. Chapingo, México: Universidad Autónoma de Chapingo. 453 p.
- Ciesla, W. M.; Diekmann, M.; Putter, C. A. J. 1996.** Food and Agriculture Organization/International Plant Genetics Resources Institute technical guidelines for the safe movement of germplasm No. 17 *Eucalyptus* spp. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization, International Plant Genetics Resources Institute. 66p.
- Claridge, A. W. et al., 1992.** Establishment of ectomycorrhizae on the roots of two species of *Eucalyptus* from fungal spores contained in the faeces of the long-nosed potoroo (*Potorus tridactylus*). *Australian Journal of Ecology*. 17: 207-217.
- Clark, D. A. 1994.** Plant demography. In: McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenehede, H. A.; Hartshorn, G. S., eds. *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press: 90-105. Chapter 7.
- Clark, D. A.; Clark, D. B. 1992.** Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Clark, D. B. 1996.** Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 735-739.
- Clark, D. B.; Clark, D. A. 1984.** Regeneration of canopy trees in a lowland tropical rain forest: A tolerance continuum [Abstract]. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 65: 148.
- Clarke, H. D.; Seigler, D. S.; Ebinger, J. E. 1989.** *Acacia farnesiana* (Fabaceae: Mimosoideae) and related species from Mexico, the South-western U.S., and the Caribbean. *Systematic Botany*. 14(4): 549-564.
- Clegg, J. S. 1986.** The physical properties and metabolic status of Artemiacysts at low water content: the "Water Replacement Hypothesis." In: Leopold, A.C., ed. *Membranes, metabolism, and dry organisms*. Ithaca, NY: Cornell University Press: 169-187.
- Close, T. J. et al., 1993.** Dehydrin: the protein. In: Close, T. J.; Bray, E. A., eds. *Current topics in plant physiology. Plant responses to cellular dehydration during environmental stress*. Rockville, MD: American Society of Plant Physiologists: 104-118. Vol. 10.
- Close, T. J.; Kortt, A. A.; Chandler, P. M. 1989.** A DNA-based comparison of dehydration-induced proteins (dehydrins) in barley and corn. *Plant Molecular Biology*. 13: 95-108.
- Coates Palgrave, O. H.; Coates Palgrave, D.; Coates Palgrave, P. 1957.** *Trees of Central Africa: Rhodesia and Nyasaland*. [Place of publication unknown]: National Publication Trust. 466 p.
- Coe, S.; Coe, M. D. 1996.** *The true history of chocolate*. New York: Thames and Hudson, Inc. 280 p.
- Cole, T. G. 1997.** Personal communication. USDA Forest Service, Institute of Pacific Islands Forestry, 1151 Punchbowl St., Rm. 323, Honolulu, HI 96813.
- Côme, D.; Corbineau, F. 1989.** Some aspects of metabolic regulation of seed germination and dormancy. In: Taylorson, R. G., ed. *Recent advances in the development and germination of seeds*. New York: Plenum. [Not paged].
- Côme, D.; Corbineau, F. 1996a.** Metabolic damage related to desiccation sensitivity. In: Ouédraogo, A. S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. *Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds*. Rome, Italy: IPGRI: 83-97.
- Côme, D.; Corbineau, F. 1996b.** Metabolic damage related to desiccation sensitivity. In: Ouédraogo, A. S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. *Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds. Proceedings of a workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds, 1995 June 8-10; Humblebaek, Denmark*. Humblebaek, Denmark: International Plant Genetic Resources Institute, Rome and DANIDA Forest Seed Centre: 107-120.
- Compton, R. H. 1912.** An investigation of the seedling structures in the Leguminosae. *Journal of the Linnean Society*. 41: 1-122.
- Conkle, M. T. 1997.** Isozyme studies of genetic variability. In: Koa: a decade of growth: Proceedings of the Hawaii Forest Industry Association's Symposium; 1996 November 18-19; Honolulu. Hilo, HI: The Hawaii Forest Industry Association: 27-29.
- Connell, J. H. 1971.** On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In: den Boer, P. J.; Gradwell, G. R., eds. *Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations, Osterbeek. Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation: 298-312.*
- Connell, S. W.; Ladd, P. G. 1993.** Pollination biology of *Macrozamia riedlei*—the role of insects. In: Stevenson, D. W.; Norstog, N.J., eds. *Proceedings of CYCAD 90, Second International Conference on Cycad Biology*. [Date and place of conference unknown]. Brisbane, Australia: Palma and Cycad Societies of Australia Ltd.: 96-102.
- Conrad, C. E.; Fujii, D. M.; Ikawa, H. 1995.** Seed source and performance in koa tree establishment. In: *Hawaii agriculture; positioning for growth: Proceedings; 1995 April 5-6; University of Hawaii at Manoa, Honolulu*. Manoa, HI: University of Hawaii, College of Tropical Agriculture and Human Resources: 88-89.
- Cooper, P. 1986.** *Lignumvitae (Guaicum officinale) seed pretreatment experiment*. Grenada, West Indies: Forestry Department. 7 p.
- Corbet, S. 1990.** Pollination and the weather. *Israel Journal of Botany*. 39: 13-30.
- Corbineau, F.; Côme, D. 1986.** Experiments on germination and storage of the seeds of two dipterocarps: *Shorea roxburghii* and *Hopea odorata*. *Malaysian Forester*. 49: 371-381.
- Corbineau, F.; Côme, D. 1988.** Storage of recalcitrant seeds of four tropical species. *Seed Science and Technology*. 16: 97-106.
- Corbineau, F.; Côme, D. 1989.** Germination and storage of recalcitrant seeds of some tropical forest tree species. *Forest Tree Physiology*. 46 (Supl.): 89s-91s.
- Corbineau, F.; Kanté, M.; Côme, D. 1987.** Germination des graines et développement des plantules de Manguier (*Mangifera indica* L.). *Fruits*. 42: 113-120.

Referencias Bibliográficas

- Corea, E. 1994.** San Juan (*Vochysia guatemalensis* Donn. Sm.). Revista Forestal Centroamericana No. 5. Poster. [Location unknown].
- Cork, S. J.; Kenagy, G. J. 1989.** Rates of gut passage and retention of hypogeous fungal spores in two forest-dwelling rodents. *Journal of Mammalogy*. 70: 512-519.
- Corn, C. A. 1979.** Variation in Hawaiian *Metrosideros*. Honolulu: University of Hawaii. 295 p. Ph.D. dissertation.
- Corner, E. J. H. 1951.** The leguminous seed. *Phytomorphology*. 1: 117-150.
- Corner, E. J. H. 1953.** The Durian theory extended. I. *Phytomorphology*. 3: 465-476.
- Corner, E. J. H. 1954.** The Durian theory extended. III. Pachycauly and megaspermy; conclusion. *Phytomorphology*. 4: 263-274.
- Corner, E. J. H. 1976.** The seeds of dicotyledons. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press. 311 p.
- Corner, E. J. H. 1988.** Wayside trees of Malaya. 3rd ed. Kuala Lumpur, Malaysia: Malayan Nature Society. 861 p.
- Corporación de Defensa de la Meseta de Bucaramanga: Agencia Canadiense para el Desarrollo Internacional. 1989.** Guía de reforestación. Bucaramanga, Colombia: Corporación de Defensa de la Meseta de Bucaramanga, ACDI. 214 p.
- Corporación de los Andes. 1974.** Características, propiedades y usos de 104 maderas de los altos llanos occidentales. Mérida, Venezuela: Ministerio de Agricultura y Cría. 106 p.
- Corréa, M. P. 1984.** Dicionaria das plantas uteis do Brasil. [City unknown], Brazil: Ministerio da Agricultura, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. 670 p. Vol. 5.
- Cortéz, E. F. 1990.** Ensayos sobre métodos de recolección y transporte de frutos y semillas forestales. In: Triviño, T.; Jara, L.F. eds. Memorias Seminario Taller sobre Investigación en Semillas Forestales. Serie Documentación 18. [City unknown], Colombia: Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. 91-94.
- Cortiguerra, A. G. 1985.** Seed-borne fungi in forest tree seed and the effect of fungicide seed treatment. Submitted to Danish Government Institute for Seed Pathology. Copenhagen, Denmark. 43 p.
- Cowan, R. S.; Polhill, R. M. 1981.** Tribe 4. Detariaceae DC. In: Polhill, R.M.; Raven, P.H., eds. Advances in legume systematics. Part 1. Proceedings of the international legume conference; 1978 July 24-29; Kew, U.K.: Royal Botanic Gardens; Richmond, U.K.: Missouri Botanical Garden; Surrey, U.K.: University of Reading. England: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. 117-134. Vol. 1.
- Cowen, D. V. 1965.** Flowering trees and shrubs in India. Bombay, India: Thacker and Co. 159 p.
- Cozzo, D. 1951.** Anatomía del leño secundario de las leguminosas mimosoideas y cesalpinoideas argentinas. Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. Buenos Aires, Argentina: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. 146 p.
- Cozzo, D. 1976.** Tecnología de la forestación Argentina y América Latina. Buenos Aires, Argentina: Editorial Hemisferio Sur. 610 p.
- Cozzo, D. 1995.** Silvicultura de plantaciones maderables. Buenos Aires, Argentina: Orientación Gráfica Editora. 905 p. Vols. 1-2.
- Cram, W. H.; Vaartaja, O. 1956.** Toxicity of eight pesticides to spruce and caragana seeds. *Forestry Chronicles*. 31: 247-249.
- Crane, E.; Walker, P.; Day, R. 1984.** Directory of important world honey sources. Gerrards Cross, U.K.: International Bee Research Association. 384 p.
- Creemers, J.; Lemckert, D. 1981.** Clave para la identificación de las principales especies forestales mediante el uso de la lupa. Documento de Trabajo N17. Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo/Food and Agriculture Organization-COS/79/001. San José, Costa Rica: Dirección General Forestal (Ministerio de Ambiente y Energía)-Universidad Nacional-Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo. 228 p.
- Cremer, K. W.; Cromer, R. N.; Florence, R. G. 1978.** Stand establishment. In: Willis, W. E.; Brown, A. G., eds. *Eucalyptus* for wood production. Adelaide, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization: 81-135.
- Crévecoeur, M.; Deltour, R.; Bronchart, R. 1976.** Cytological study on water stress during germination of *Zea mays*. *Planta*. 132: 31-41.
- Crews, D. 1998.** Personal communication. Florida Department of Environmental Protection, 100 Eighth Ave., S. E., St. Petersburg, FL 33701-5095.
- Critchfield, W. B. 1967.** Crossability and relationship of the closed-cone pines. *Silvae Genetica*. 16(3): 89-97.
- Croat, T. 1978.** Flora of Barro Colorado Island. Stanford, CA: Stanford University Press. 943 p.
- Croat, T. B. 1975.** Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica*. 7: 270-277.
- Crockford, K. J. 1990.** Evaluation of tropical pine provenances and progeny tests. ODA Research Scheme R-4346. Oxford, U.K.: University of Oxford, Oxford Forestry Institute. 136 p.
- Crome, F. H. J.; Irvine, A. K. 1986.** "Two bob each way," the pollination and breeding system of the Australian rain forest tree *Syzygium corniflorum*. *Biotropica*. 18: 115-125.
- Cronquist, A. 1946.** Studies in the sapotaceae. II. Survey of the North American genera. *Lloydia*. 9: 241-292.
- Crowe, J. H.; Hoekstra, F. A.; Crowe, L. M. 1992.** Anhydrobiosis. *Annual Review of Physiology*. 54: 579-599.
- Cruz et al., 1995.** [Title unknown]. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: [Not paged].
- Cuatrecasas, J. 1954.** Disertaciones sobre bombacáceas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas*. 9(35): 164-177.
- Cuatrecasas, J. 1958.** Aspectos de la vegetación de Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicoquímicas y Naturales*. Santa fe de Bogotá (10) 40. Cuatrecasas, J. 1970. Brunelliaceae. *Flora Neotrópico Monograph No. 2*. California: 16-88.
- Cuatrecasas, J.; Croat, T. B. 1980.** Malpighiaceae. In: Woodson, R.E.; Scar, R.W. 1943-1980. *Flora of Panama*. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 67(4): 872-873.
- Curry, K. J. 1987.** Initiation of terpenoid synthesis in osmophores of *Stanhopea anfracta* (Orchidaceae): a cytochemical study. *American Journal of Botany*. 74: 1332-1338.
- Curtis, S. J. 1993.** Working plan for the forests of the Sunderbans Division for the period from 1 April 1931 to 31 March 1951. Calcutta, India: Bengal Government Press. 175 p.
- Cutler, H.; Whitaker, T. 1967.** Cucurbits from the Tehuacan caves. In: Byers, D., ed. The pre history of the Tehuacan Valley: The environment and subsistence. Austin, TX: University of Texas Press: 212-219.
- D'Arcy, W. G. 1980.** *Symphonia globulifera* L. F. In: Woodson, R. E.; Schery, R. W., eds. *Flora of Panama*. Part VI, Guttiferae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 67(4): 1017-1018.
- Dabral, S. L. 1976.** Extraction of teak seeds from fruits, their storage and germination. *Indian Forester*. 102(10): 650-658.
- Dadwal, V. S.; Jamaluddin. 1988.** Role of fungi in weathering of teak fruits. *Indian Forester*. 114(6): 328-330.
- Daguma, B.; Kang, B. T.; Okali, D. U. U. 1988.** Factors affecting germination of leucaena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit) seed. *Seed Science Technology*. 16(2): 489-500.
- Dahlgren, R. 1980.** The taxonomic significance of chlorophyllous embryos in angiosperm seeds. *Botanische Notiser*. 133: 337-341.
- Dale, I. R.; Greenway, P. J. 1961.** Kenya trees and shrubs. Nairobi, Kenya: Buchanan's Kenya Estates Ltd. 654 p.
- Dallimore, J.; Jackson, B. 1966.** A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. London, U.K.: Edward Arnold Publishers. 730 p.
- Dallimore, W.; Jackson, B. 1974.** A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. 4th ed. London, U.K.: Edward Arnold Publishers Ltd. 729 p.
- Dalmacio, M. V.; Crizaldo, E. N.; Narra, I. 1978.** Production of instant trees. *Silvitrop Philippine Forestry Journal*. 3(1): 55-62.
- Daniels, F. W.; Van der Sijde, H. A. 1975.** Cold stratification of *Pinus elliottii*, *Pinus taeda* and *Pinus patula* seed. *Forestry in South Africa*, 16. Pretoria, South Africa: [Publisher unknown]: 63-68.
- Danish/Food and Agriculture Organization Forest Tree Seed Centre. 1973.** Provenance collections of teak. *Forestry Occasional Paper 1973/2*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations: 54-61.

Referencias Bibliográficas

- Darus, H. A. 1993.** Large scale production of *Acacia mangium* X *Acacia auriculiformis* hybrid plantlets by micropropagation techniques. Proceedings of the regional symposium on recent advances in mass clonal multiplication of forest trees for plantation programmes; 1992 December 1-8; Cisarua, Bogor, Indonesia. Food and Agriculture Organization/RAS/91/004 Field Document 4. Manila, Philippines: 262-271.
- Darus, H. A.; Ghani, A. R. 1989.** A note on the *Acacia* hybrid in a forest plantation in peninsular Malaysia. Forest Research Institute of Malaysia, Kepong, Malaysia. Journal of Tropical Forest Science. 2(2): 170 -171.
- Darwin, Charles. [1859] 1955.** The origin of species. Chicago: Encyclopedia Britannica. 659 p. illus.
- Das, S. 1977.** Ecological succession in the Mangrove forests and coastal areas. Unpublished. On file with: Forest Research Institute, Chittagong, Bangladesh. [Not paged].
- Das, S. 1979a.** Coastal afforestation in East Pakistan. In: White, K.J., ed. Research considerations in coastal afforestation. Food and Agriculture Organization, United Nations, UNDP/FAO Project BGD/72/005. Chittagong, Bangladesh: Forest Research Institute: 11-38.
- Das, S. 1979b.** Artificial regeneration of mangroves in Bangladesh. In: White, K.J., ed. Research considerations in coastal afforestation. Food and Agriculture Organization, United Nations, UNDP/FAO Project BGD/72/005. Chittagong, Bangladesh: Forest Research Institute: 53-64.
- Das, S. 1980.** Dipterocarp forests of Bangladesh and their management. Bano Biggyan Patrika. 9(1&2): 71-86.
- Das, S.; Siddiqi, N. A. 1985.** The mangroves and mangrove forest of Bangladesh. Mangrove Silviculture Division Bulletin No. 2. Chittagong, Bangladesh: Forest Research Institute. 142 p.
- Dasgupta, J.; Bewley, J. D.; Yeung, E. C. 1982.** Desiccation-tolerant and desiccation-intolerant stages during the development and germination of *Phaseolus vulgaris* seeds. Journal of Experimental Botany. 33: 1045-1057.
- DasGupta, M.; Basu, P.; Basu, R. N. 1976.** Seed treatment for vigour, viability, and productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.). Indian Agriculture. 20: 265-273.
- Dassanayake, M. D. (ed.). 1980.** Revised handbook on the flora of Ceylon. New Delhi, India: Amerind Publishing Co. 508 p.
- Daubenmire, R. F. 1974.** Plants and environment. 3rd ed. New York: Wiley & Sons. 442 p.
- Davidse, G.; Sousa, M.; Chater, A. 1994.** Flora Mesoamericana. [Localidad desconocida], México: Universidad Autónoma de México. 543 p. Vol. 6.
- Davis, E. M. 1949.** Exploratory tests on machining and related properties of fifteen tropical American hardwoods. Rep. R1744. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 5 p.
- Davis, J. H. 1940.** The ecology and geologic role of mangroves in Florida. Publication 517. Washington, DC: Carnegie Institute. Tortugas Laboratory Papers. 32: 303-412.
- Dawson, J. W. 1970.** Pacific capsular Myrtaceae. 2. The *Metrosideros* complex: *M. collina* group. Blumea. 18: 441-445.
- Dayan, M. P. 1986.** Fungi associated with different forest tree seeds of the Forest Research Institute Seed Bank. Embryon. 2: 28-39.
- Dayton, W.A. 1945.** What is dendrology? Journal of Forestry. 43: 710-722.
- De, R. N. 1940.** Nursery and plantation notes for Assam. Shillong, India: Assam Government Press. [Not paged].
- De Lima, H. C. 1990.** Tribe Dalbergieae (Leguminosae, Papilionoidae). Morfologia dos frutos, sementes e plântulas e sua aplicação NA systematic. Arquivos de Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 30: 1-42.
- De Silvestre, J. A.; Surco, J. 1996.** Calidad de la proteína y contenido de minerales del chachafruto, baló o basul, *Erythrina edulis*. In: [Ed. unknown]. Chachafruto, cultivo y aprovechamiento. Santa fé de Bogotá, Colombia: Universidad Distrital: 67-82.
- De Steven, D.; Putz, E. G. 1984.** Impact of mammals on recruitment of a Neotropical canopy tree, *Dipteryx panamensis* in Panama. Oikos. 43: 207-216.
- De Vogel, E. F. 1980.** Seedlings of dicotyledons. Structure, development, types. Descriptions of 150 woody Malesian taxa. Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 465 p.
- Decelle, J. 1979.** *Pygiopachymerus lineola* (Chevr.), coleoptere bruchide neotropical introduit a Tahiti. Bulletin Et Annales de la Societe Royale Belge d'Entomologie. Tervuren, Belgium: Musee Royale de l'Afrique Centrale: B-1980.
- Degeyter, L. 1987.** Bewaring van zaden van *Corylus avellana*. Verbodsnieuws Voor de Belgische Sierteelt. 31: 785-791.
- Del Amo, S. 1979.** Clave para las plántulas y estados juveniles de especies primarias de una selva alta perennifolia en Veracruz, México. Biótica. 4(2): 59-108.
- Delatour, C.; Muller, C.; Bonnet-Masimbert, M. 1980.** Progress in acorn treatment in a long term storage prospect. Proceedings, IUFRO international symposium on forest tree seed storage; 1980 September 23-27; Ontario, Canada. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 126-133.
- Delgado, P. 1994.** Evaluación de la capacidad productiva y eficiencia de semillas para tres especies del género *Pinus* (*P. montezumae* Lamb., *P. pseudostrobus* Lind. y *P. leiophylla* Schl. & Cham.), en la zona boscosa de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 54: 267-274.
- Dell, D. 1980.** Structure and function of the stropholar plug in seeds of *Albizia lophantha*. American Journal of Botany. 67: 556-563.
- Deltour, R. 1985.** Nuclear reactivation during early germination of the higher plant embryo. Journal of Cell Science. 75: 43-83.
- Demir, I.; Ellis, R. H. 1992.** Changes in seed quality during seed development and maturation in tomato. Seed Science Research. 2: 81-87.
- Demir, I.; Ellis, R. H. 1993.** Changes in potential seed longevity and seedling growth during seed development and maturation in marrow. Seed Science Research. 3: 247-257.
- Denslow, J. S. 1980.** Gap partitioning among tropical rainforest trees. Supplement to Biotropica. 12: 47-55.
- Denslow, J. S. 1987.** Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics. 18: 431-451.
- Dent, T. V. 1948.** Indian forest records. Silviculture. 7(1). Seed storage, with particular reference to the storage of seed of Indian forest plants. Delhi, India: The Manager of Publications. [Not paged].
- Deroin, T. 1988.** Aspects anatomiques et biologiques de la fleur des Annonacées. Paris, France: Université de Paris-Sud. 178 p. Ph.D. dissertation.
- DeVries, P. J. 1985.** Host plant records and natural history notes on Costa Rican butterflies (Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae). Journal Research in Lepidoptera. 24: 290-333.
- DeVries, P. J. 1988.** Stratification of fruit-feeding nymphid butterflies in a Costa Rican rainforest. Journal Research in Lepidoptera. 26: 98-108.
- Di Stéfano, J.; Morales, C. 1993.** Inventario florístico en varias áreas boscosas en Tabarcia de Mora y Palmichal de Acosta, Costa Rica. Revista de Biología Tropical. 41(3): 423-431.
- Dickie, J. B.; Balick, M. J.; Linington, I. M. 1992.** Experimental investigations into the feasibility of ex situ preservation of palm seeds; an alternative strategy for biological conservation of this economically important plant family. Biodiversity and Conservation. 1: 112-119.
- Dickie, J. B. et al., 1990.** Temperature and seed storage longevity. Annals of Botany. 65: 197-204.
- Dickie, J. B.; May, B.; Morris, S. V. A.; Tittley, S. E. 1991.** The effects of desiccation on seed survival in *Acer platanoides* L. and *Acer pseudoplatanus* L. Seed Science Research. 1: 149-162.
- Dickson, J. D. 1977.** Check list and uses of plants in the Wilson Popenoe Botanical Garden, Lancetilla Honduras. La Lima, Honduras: Tropical Agriculture Research Service (SIAT- SA). 122 p.
- Diem, H. G. 1996.** Mycorrhizae and actinorhizal plants. Acta Botanica Gallica. 143: 581-592.
- Dieters, M. J. 1996.** Personal communication. Queensland Forestry Research Institute, Gympie, Australia.
- Dijkman, M. J. 1950.** Leucaena-A promising soil erosion-control plant. Economic Botany. 4: 337-349.
- Dillon, M. O. 1980.** Acosmium. Flora of Panama. Annals of Missouri Botanical Garden. 67(3): 537-539.

Referencias Bibliográficas

- Dimitri, M. 1980.** Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Tomo 1. Descripción de las plantas cultivadas. 3rd ed. Buenos Aires, Argentina: Adaptive Crop Research and Extension Project. 1,161 p.
- Dirr, M. A. 1983.** Manual of woody landscape plants: their identification, ornamental characteristics, culture, propagation, and uses. Champaign, IL: Stipes Publishing Co. 826 p.
- Dittus, W. P. J. 1985.** The influence of cyclones on the dry evergreen forest of Sri Lanka. *Biotropica*. 17: 1-4.
- Domingo, I. L. 1973.** Seed problems in the regeneration of the Philippine diptocarp forests. In: Seed problems. Paper 32. Stockholm, Sweden: International Union of Forest Research Organizations, Working Party S2.01.06. [Not paged]. Vol. 2.
- Dommergues, Y. R. 1996.** Nitrogen fixation in actinorhizal plants. *Acta Botanica Gallica*. 143: 663-679.
- Domisse, E. J. 1994.** Thermochemical pulping (TMP) and chemithermomechanical pulping (CTMP) of South African grown pine species. A comparative study. [City unknown], South Africa: University of Stellenbosch. 175 p. M.S. thesis.
- Donahue, J. K. 1985.** Conservation efforts for endangered white pines in southern Mexico: *Pinus chiapensis* and *P. ayacahuite*. In: Proceedings of the IX World Forestry Congress; [n.d.]; [Place of meeting unknown]. Mexico City, Mexico: Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos – Food and Agriculture Organization. 561 p. Vol. 2.
- Donahue, J. K. 1990.** Geographic variation in *Pinus greggii* Engelm. in relation to soil acidity. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forest Resources. 68 p. M.S. thesis.
- Donahue, J. K.; Lopez-Upton, J. 1996.** Geographic variation in leaf, cone and seed morphology of *Pinus greggii* in native forests. *Forest Ecology & Management*. 82:145-157.
- Donahue, J.K.; Dvorak, W.; Gutierrez, E.; Kane, M. 1985.** *Abies guatemalensis*: a two-year status report. CAMCORE Bulletin. Raleigh, NC: North Carolina State University, School of Forest Resources. 19 p.
- Donahue, J.K.; Dvorak, W.S.; Gutierrez, E.A. 1991.** The distribution, ecology and gene conservation of *Pinus ayacahuite* and *P. chiapensis* in Mexico and Central America. CAMCORE. Bulletin of Tropical Forestry 8. Raleigh, NC: North Carolina State University, Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative. 28 p.
- Donahue, J. K.; Perry, J. P., Jr.; Squillace, A. E.; Liu, S. 1995.** Geographic variation in stem xylem terpene chemistry in native populations of *Pinus greggii* Engelm. *Forest Genetics*. 2(4): 217-225.
- Donald, D. G. M.; Lundquist, J. E. 1988.** Treatment of *Eucalyptus* seed to maximise germination. *South African Forestry Journal*. 147: 9-15.
- Doran, J. C.; Turnbull, J. W.; eds. 1997.** Australian trees and shrubs: species for land rehabilitation and farm planting in the Tropics. Canberra, Australia: Australian Centre for International Agricultural Research. Australian Centre for International Agricultural Research Monograph. [Not paged].
- Dorne, C. J. 1981.** Variation in seed germination inhibition of *Chenopodium bonus-henricus* relation to altitude of plant growth. *Canadian Journal of Botany*. 59: 1893-1901.
- Dos Santos, A. C. 1966.** *Phomopsis casuarinae* (F. Tassi) Diedecke. *Boletim Sociedad Broteriana*. 40: 45-53.
- Drake, D. R. 1992.** Seed dispersal of *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae): a pioneer tree of Hawaiian lava flows. *American Journal of Botany*. 79: 1224-1228.
- Drake, D. R. 1993a.** Germination requirements of *Metrosideros polymorpha*, the dominant tree of Hawaiian lava flow and rain forests. *Biotropica*. 25: 461-467.
- Drake, H. (ed.). 1993b.** Trees for drulands. New York: International Scientific Publishing. 370 p.
- Drake, D. W. 1974.** Fungal and insect attack of seeds in unopened *Eucalyptus* capsules. *Search*. 5: 444.
- Drennan, P. M.; Van Staden, J. 1992.** The effect of ethrel and temperature on the germination of *Manihot glaziovii* Muell. Arg. seeds. *Plant Growth Regulation*. 11: 273-275.
- Drury, M. 1873.** The useful plants of India. London, U.K.: W.M.H. Allen and Co.: 54-55.
- Dschida, W. J.; Platt-Aloia, K. A.; Thomson, W. W. 1992.** Epidermal peels of *Avicennia germinans* (L.) Stearn: useful system to study the function of salt glands. *Annals of Botany*. 70: 501-509.
- Duarte, O. 1974.** Improving royal poinciana seed germination. *Plant Propagator*. 20(1): 15-16.
- Ducke, A. 1949.** Notas sobre a flora neotropical. II: Leguminosas da Amazonia Brasileira. 2d ed. Boletim Técnico do Instituto de Norte. 18: 1-248.
- Dudley, N. S. 1997.** Personal communication. Hawaii Agriculture Research Center, 99-193 Aiea Heights Drive, Suite 300, Aiea, HI 96701.
- Duguma, B.; Kang, B. T.; Okali, D. U. 1988.** Factors affecting germination of leucaena (*Leucaena leucocephala* Lam.) de Wit seed. *Seed Science and Technology*. 16: 489-500.
- Duke, J. A. 1962a.** Myristicaceae. Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 49: 214-225.
- Duke, J. A. 1962b.** Myristicaceae. In: Woodson, R.E.; Schery, R.W., eds. Flora of Panama. Part IV. Fasc. 5. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 49(3-4): 526-537.
- Duke, J. A. 1965.** Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 52: 314-350.
- Duke, J. A. 1969.** On tropical tree seedlings. Seeds, seedlings, systems and systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 56: 125-161.
- Duke, J. A. 1970.** Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. In: Odum, H.T., ed. A tropical rainforest. Washington, DC: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information. [Not paged].
- Duke, J. A. 1972.** Isthmian ethnobotanical dictionary. Fulton, MD: J.A. Duke Publisher. 96 p.
- Duke, J. A. 1986.** Isthmian ethnobotanical dictionary. Jodhpur, India: Scientific Publishers. 96 p.
- Duke, J. A. 1987.** Moringaceae: Horseradish tree, benzolive-tree, drumstick-tree, sohnja, moringa, murunga-kai, malunggay. In: Bengé, M., ed. Moringa: A multipurpose vegetable and tree that purifies water. Science and Technology/Forest, Environment, and Natural Resources Agroforestation Technical Series 27. Washington, DC: U.S. Agency for International Development: 19-28.
- Dumet, D.; Berjak, P. 1977.** Desiccation tolerance and cryopreservation of embryonic axes of recalcitrant species. In: Ellis, R.H.; Black, M.; Murdoch, A.J.; Hong, T.D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995 [complete date unknown]; [Place of meeting unknown]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 771-776.
- Dunevitz, V. L. 1985.** Regrowth of clearcut subtropical dry forest: mechanisms of recovery and quantification of resilience. East Lansing, MI: Michigan State University, Department of Botany and Plant Pathology. 110 p. M.S. thesis.
- Dunphy, B. K. 1996.** The multiple-stemmed growth form of trees in a subtropical dry forest. East Lansing, MI: Michigan State University. 93 p. M.S. thesis.
- Dure, L. 1993.** A repeating 11-mer amino acid motif and plant desiccation. *Plant Journal*. 3: 363-369.
- Dvorak, W. S. 1985.** One-year provenance/progeny test results of *Pinus tecunumanii* from Guatemala established in Brazil and Colombia. *Commonwealth Forestry Review*. 64(1): 57-65.
- Dvorak, W. S. 1990.** Genetic variation in root morphology of four Mexican pine species. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forest Resources. 246 p. Ph.D. dissertation.
- Dvorak, W. S. 1993.** Recent advances in the testing and development of tropical and subtropical pine provenances from Mexico and Central America. In: Lambeth, C.C.; Dvorak, W.S., eds. Breeding tropical trees: Proceedings: International Union of Forest Research Organizations; 1992 October; Cartagena and Cali, Colombia. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia: 385-394.
- Dvorak, W. S. 1997.** The improvement and breeding of *Pinus patula*. In: Proceedings of the 24th southern forest tree improvement conference; June 1997; Orlando, FL. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 53-68.

Referencias Bibliográficas

- Dvorak, W. S.; Balocchi, C. E.; Raymond, R. H. 1989.** Performance and stability of provenances and families of *Pinus tecunumanii* in the tropics and subtropics. In: Gibson, G. L.; Griffin, A. R.; Matheson, A. R., eds. Breeding tropical trees: Proceedings, International Union of Forest Research Organizations Conference; 1988 November; Pattaya, Thailand. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute; Arlington, VA: Winrock International: 187-196.
- Dvorak, W. S.; Brouard, J. 1987.** An evaluation of *Pinus chiapensis* a commercial plantation species for the tropics and subtropics. *Commonwealth Forestry Review*. 66(2): 165-176.
- Dvorak, W. S.; Donahue, J. K. 1988.** *Pinus maximinoi* seed collections in Mexico and Central America. *Bulletin on Tropical Forestry* 4. Raleigh, NC: North Carolina State University, Central American and Mexico Coniferous Resources Cooperative. 47 p.
- Dvorak, W. S.; Donahue, J. K. 1992.** CAMCORE cooperative research review, 1980-1992. Raleigh, NC: North Carolina State University, School of Forest Resources. 93 p.
- Dvorak, W. S.; Donahue, J. K.; Vasquez, J. A. 1995.** Early performance of CAMCORE introductions of *Pinus patula* in Brazil, Colombia and South Africa. *South African Forestry Journal*. 174: 23-33.
- Dvorak, W. S.; Donahue, J. K.; Vazquez, J. A. 1996a.** Provenance and progeny results for the tropical white pine, *Pinus chiapensis*, at five and eight years of age. *New Forests*. 12(2): 125-140.
- Dvorak, W. S.; Kietzka, J. E.; Donahue, J. K. 1996b.** Three-year survival and growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics and subtropics. *Forest Ecology & Management*. 83: 123-131.
- Dvorak, W. S.; Lambeth, C. C. 1993.** Results of a survey to determine the cone and seed production of *Pinus tecunumanii* in the tropics and subtropics. In: Lambeth, C.C.; Dvorak, W.S., eds. Breeding tropical trees: Proceedings: International Union of Forest Research Organizations; 1992 October; Cartagena and Cali, Colombia. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia: 38-42.
- Dvorak, W. S.; Raymond, R. H. 1991.** The taxonomic status of closely related closed-cone pines in Mexico and Central America. *New Forests*. 4: 291-307.
- Dvorak, W. S.; Ross, K. D.; Liu, Y. 1993.** Performance of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* in Brazil, Colombia, and Venezuela. *Bulletin on Tropical Forestry* 11. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forest Resources. 47 p.
- Dvorak, W. S.; Shaw, E. A. 1992.** Five-year results for growth and stem form of *Pinus tecunumanii* in Brazil, Colombia, and South Africa. CAMCORE Bulletin on Tropical Forestry 10. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forest Resources. 22 p.
- Dwivedi, A. P. 1980.** Forestry in India. Dehradun, India: Jugal Kishore and Company. 445 p.
- Dwyer, J. D. 1965.** Leguminosae-Papilionoideae- Dalbergieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 52(1): 1-54.
- Dwyer, J. D.; D'Arcy, W. G. 1980.** *Erythrina*. In: Flora of Panama. Part V. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 67(3): 686-697. Eames, A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York: McGraw-Hill Company. 518 p. Easley, D.F.; Lambeth, C.C. 1989. Sprouting and rooting potential of *Pinus oocarpa* and *P. tecunumanii* provenances. Research Report 125. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia. 8 p.
- Echenique-Manrique, R. 1970.** Descripción, características y usos de 25 maderas tropicales mexicanas. México, D.F., Mexico: Cámara Nacional de la Industria de la Construcción. 237 p.
- Echenique-Manrique, R.; Díaz-Gómez, V. 1969.** Algunas características tecnológicas de la madera de once especies mexicanas. *Boletín Técnico* 27. [Localidad desconocida], México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 61 p.
- Edwards, D. G. W. 1989.** Special prechilling techniques for tree seeds. *Journal of Seed Technology*. 10(2): 151-171.
- Eggeling, W. J. 1947.** Working plan for the Budongo and Siba forests. Entebbe, Uganda: Uganda Protectorate. 66 p.
- Egley, G. M. 1989.** Water-impermeable seed coverings as barriers to germination. In: Taylorson, R.B., ed. Recent advances in the development and germination of seeds. New York: Plenum Press: 207-223.
- Eguiluz, T.; Perry, J. P., Jr. 1983.** *Pinus tecunumanii*: Una especie nueva de Guatemala. *Ciencia Forestal* 8(41): 3-22.
- Eguiluz, T.; Zobel, B. J. 1986.** Geographic variation in wood properties of *Pinus tecunumanii*. *Wood and Fibre Science*. 18(1): 68-75.
- Eguiluz-Piedra, T. 1977.** Los pinos del mundo. *Publicación Especial Número 1*. Chapingo, México: Departamento de Bosques, Escuela Nacional de Agricultura. 76 p.
- Eguiluz-Piedra, T. 1978.** Ensayo de integración de los conocimientos del género *Pinus*. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 430 p. Tesis Profesional.
- Eilert, U.; Wolters, B.; Nahrstadt, A. 1981.** The antibiotic principle of seeds of *Moringa oleifera* and *Moringa stenopetala*. *Planta Medica*. 42: 55-61.
- Eisenberg, J. F. 1983.** *Ateles geoffroyi*. In: Janzen D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 451-453.
- Eisenberg, J. F. 1989.** Mammals of the neotropics. The northern Neotropics. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, French Guiana. Chicago: University of Chicago Press. [Not paged]. Vol. I.
- El-Lakany, M. H.; Turnbull, J. W.; Brewbaker, J. L., eds. 1990.** Advances in *Casuarina* research and utilization: Proceedings, second international *Casuarina* workshop; Cairo, Egypt. Cairo, Egypt: American University in Cairo, Desert Development Center. 241 p.
- Elder, R. H. et al., 1987.** DNA ligase in repair and replication in the embryos of rye, *Secale cereale*. *Mutation Research*. 181: 61-71.
- Elias, T. 1966.** A revision of the genus *Inga* section *Inga* series *Inga*. Carbondale, IL: Southern Illinois University. 200 p. M.S. thesis.
- Elias, T. 1980.** The complete trees of North America. New York: Van Nostrand Reinhold Co. 948 p.
- Elias, T. S. 1978.** Parkieae. In: Polhill, R.C.M.; Raven, P.C.H., eds. Advances in legume systematics. Part 1. Proceedings of the international legume conference, Kew, 1978 July 24-29; Royal Botanic Gardens, Kew, U.K. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, U.K.: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food: 153. Vol. 1.
- Elisabetsky, E.; Posey, D. A. 1989.** Use of contraceptive and related plants by Kayapo Indians (Brasil). *Journal of Ethnopharmacology*. 26(30): 299-316.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D. 1994.** Desiccation tolerance and potential longevity of developing seeds of rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*. 73: 501-506.
- Ellis, R. H. et al., 1996.** Survival of dry and ultra-dry seeds of carrot, groundnut, lettuce, oilseed rape, and onion during five years hermetic storage at two temperatures. *Seed Science and Technology*. 24: 347-358.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Jackson, M. T. 1993.** Seed production environment, time of harvest, and the potential longevity of seeds of three cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*. 72: 583-590.
- Ellis, R. H.; Hong, T.; Roberts, E. H. 1982.** An investigation of the influence of constant and alternating temperature on the germination of cassava seeds using a two-dimensional temperature gradient plant. *Annals of Botany*. 49: 241-246.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1988.** A moisture content limit to logarithmic relations between seed moisture content and longevity. *Annals of Botany*. 61: 405-408.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1989.** A comparison of the low-moisture-content limit to the logarithmic relation between seed moisture content and longevity in twelve species. *Annals of Botany*. 63: 601-611.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1990a.** An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee. *Journal of Experimental Botany*. 41: 1167-1174.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1990b.** Moisture content and the longevity of seeds of *Phaseolus vulgaris* L. *Annals of Botany*. 66: 341-348.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1991a.** An intermediate category of seed storage behaviour? II. Effects of provenance, immaturity, and imbibition on desiccation tolerance in coffee. *Journal of Experimental Botany*. 42: 653-657.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1991b.** Effect of storage temperature and moisture on the germination of papaya seeds. *Seed Science Research*. 1: 69-72.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1992.** The low-moisture content limit to the negative logarithmic relation between seed longevity and moisture content in three subspecies of rice. *Annals of Botany*. 69: 53-58.
- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H.; Soetisna, U. 1991c.** Seed storage behaviour in *Elaeis guineensis*. *Seed Science Research*. 1(2): 99-104.

Referencias Bibliográficas

- Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, R. H.; Tao, K. L. 1990c. Low moisture content limits to relations between seed longevity and moisture. *Annals of Botany*. 65: 493-504.
- Ellis, R. H.; Pieta Filho, C. 1992. The development of seed quality in spring and winter cultivars of barley and wheat. *Seed Science Research*. 2: 9-15.
- Ellis, R. H.; Roberts, E. H. 1980. Improved equations for the prediction of seed longevity. *Annals of Botany*. 45: 13-30.
- Ellis, R. H.; Roberts, E. H. 1981. The quantification of ageing and survival in orthodox seeds. *Seed Science and Technology*. 9: 373-409.
- Emmart, E. 1940. The Badianus Manuscript, an Aztec herbal of 1552 (traducción). Baltimore, MD: Johns Hopkins Press. [Not paged].
- Encarnación, F. 1983. Nomenclatura de las especies forestales comunes en el Perú. Documento de trabajo 7. Lima Perú: Proyecto Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo/Food and Agriculture Organization/PER/81/002. 149 p.
- Endo, M. 1992. First year growth of *Eucalyptus urophylla* provenances compared with *Eucalyptus grandis* and other *Eucalyptus* spp. in Colombia. Cali, Colombia: Smurfit Carten de Colombia. 4 p.
- Engelmann, F.; Chabrilange, N.; Dussert, S.; Duval, Y. 1995a. Cryopreservation of zygotic embryos and kernels of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Seed Science Research*. 5: 81-86.
- Engelmann, F. et al., 1995b. Factors affecting the cryopreservation of coffee, coconut and oil palm embryos. *Plant Genetic Resources Newsletter*. 103: 27-31.
- Englander, L. 1982. Endomycorrhizae by septate fungi. In: Schenck, N.C., ed. Methods and principles of mycorrhizal research. Saint Paul, MN: American Phytopathological Society: 11-15.
- Engler; Prantl. 1887 and later. Die naturlichen pflanzenfamilien: The natural plant families. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. [Not paged]. 20 vols.
- Equiluz-Piedra, T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 623 p. tesis Profesional.
- Ernst, C.H. 1983. *Rhinoclemmys funerea*. In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 417-418.
- Escalante R., S. E. 1986. La flora del Jardín Botánico del Centro de Investigaciones de Quintana Roo A.C. Xalapa. Veracruz, México: Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Biológicas. 163 p. tesis de Licenciatura.
- Escobar C. O.; Rodriguez, J. R. 1993. Las maderas de Colombia. Contiene 25 fascículos. Medellín, Colombia: SENA, Regional Antioquia Chocó. 100 p.
- Esnaola, M. A.; Ríos, C. 1994. Hojas de poró (*Erythrina poeppigiana*) como suplemento proteico para lactantes. En: Por Jorge Benavides, ed. Árboles y arbustos forrajeros en América Central. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 283-294.
- Essien, A. I.; Fetuga, B. L. 1989. Beta-carotene content and some characteristics of under exploited seed oils of forest trees in Nigeria. *Food Chemistry*. 32(2): 109-116.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, C.; Vásquez-Yáñez, C. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica*. 16: 315-318.
- Eungwijarnpanya, S.; Hedlin, A. F. 1984. Studies on seed insects of some forest trees. *Embryon*. 1: 49-55.
- Eusebio, T. V.; Chey, V. K.; Newman, V.; Catherinus, J. 1989. A note on the optimal time for ground collection of *Gmelina arborea* Roxb. fruits. *Journal of Tropical Forestry Science*. 1: 296-298.
- Evans, J. 1982. *Plantation forestry in the tropics*. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 472 p.
- Evenari, M. 1980/1981. The history of germination research and the lesson it contains for today. *Israel Journal of Botany*. 29: 4-21.
- Evenari, M. et al., 1957. The beginning of cell division and cell elongation in germinating lettuce seeds. *Bulletin of the Research Council of Israel*, Section D. 6: 33-37.
- Ewart, A. J. 1908. On the longevity of seeds. *Proceedings of the Royal Society, Victoria*. 21: 1-210.
- Ewel, J. J. 1971. Experiments in arresting succession with cutting and herbicides in five tropical environments. Chapel Hill, NC: University of North Carolina. 288 p. Ph.D. dissertation.
- Ewel, J. J., ed. 1980. Special issue on tropical succession. *Biotropica*. 12 (Suppl.): 1-95.
- Ewell, J. J.; Bigelow, S. W. 1996. Plant life-forms and tropical ecosystem functioning. In: Oriens, G.; Dirzo, R.; Cushman, J.H., eds. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. New York: Springer Verlag: 101-126.
- Exell, A. W.; Fernandez, A.; Wild, H., eds. 1963. *Flora zambesiaca*. Part 1. London, U.K.: Crown Agents for Overseas Governments and Administrations. 351 p. Vol. 2.
- Eyma, P. J. 1966. Sapotaceae. En: *Flora of Suriname*. 4(1): 354-399.
- Faegri, K.; Van der Pijl, L. 1971. *The principles of pollination ecology*. New York: Pergamon Press. 291 p.
- Fahler, C. 1981. Orígenes de *Araucaria angustifolia* a los ocho años de edad en la Provincia de Misiones, Argentina. [Localidad de publicación desconocida]: [Editorial desconocida]. 80 p.
- Fahn, A.; Werker, E. 1972. Anatomical mechanisms of seed dispersal. In: Kozłowski, T.T., ed. *Seed biology. Importance, development, and germination*. London, U.K.: Academic Press: 151-221. Vol. I.
- Fakir, G. A.; Welty, R. E.; Cowling, E. B. 1971. Prevalence and pathogenicity of fungi associated with achenes of sycamore in the field and in storage. *Phytopathology*. 61: 660-668.
- Falanruw, M. C. 1997. Personal communication. USDA Forest Service, Institute of Pacific Islands Forestry, Yap Field Laboratory, P.O. Box 490, Colonia, Yap, FSM 96943.
- Falla, A.; Cia. 1973. Monografía sobre *Alnus jorullensis* H.B.K. [sin información adicional] FAO (Ver Food and Agriculture Organization)
- Farjon, A. 1984. *Pines: drawings and description of the genus Pinus*. Leiden, Netherlands: E. J. Brill Academic Publishers. 149 p.
- Farjon, A.; Styles, B. T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* 75. New York: The New York Botanical Garden. 291 p.
- Farooqi, M. I. H.; Kapoor, L. D. 1968. Some Indian plant gums - their botany, chemistry and utilization. *Indian Forester*. 94(9): 662-666.
- Farrant, J. M. et al., 1993. [No additional information available].
- Farrant, J. M.; Berjak, P.; Pammenter, N. W. 1985. The effect of drying rate on viability retention of recalcitrant propagules of *Avicennia marina*. *South African Journal of Botany*. 51: 432-438.
- Farrant, J. M.; Berjak, P.; Pammenter, N. W. 1992a. Proteins in development and germination of a desiccation sensitive (recalcitrant) seed species. *Plant Growth Regulation*. 11: 257-265.
- Farrant, J. M.; Pammenter, N. W.; Berjak, P. 1986. The increasing desiccation sensitivity of recalcitrant *Avicennia marina* seeds with storage time. *Physiologia Plantarum*. 67: 291-298.
- Farrant, J. M.; Pammenter, N. W.; Berjak, P. 1988. Recalcitrance - a current assessment. *Seed Science and Technology*. 16: 155-166.
- Farrant, J. M.; Pammenter, N. W.; Berjak, P. 1989. Germination-associated events and the desiccation sensitivity of recalcitrant seeds - a study on three unrelated species. *Planta*. 178: 189-198.
- Farrant, J. M.; Pammenter, N. W.; Berjak, P. 1992b. Development of the recalcitrant (homoiohydrous) seeds of *Avicennia marina*: Anatomical, ultrastructural, and biochemical events associated with development from histodifferentiation to maturation. *Annals of Botany*. 70: 75-86.
- Farrant, J. M.; Pammenter, N. W.; Berjak, P. 1993. Seed development in relation to desiccation tolerance, a comparison between desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina* and desiccation-tolerant types. *Seed Science Research*. 3: 1-13.
- Farrant, J. M. et al., 1996. Presence of dehydrin-like proteins and levels of abscisic acid in recalcitrant (desiccation sensitive) seeds may be related to habitat. *Seed Science Research*. 6: 175-182.
- Farrant, J. M.; Pammenter, N. W.; Berjak, P.; Walters, C. 1997. Subcellular organization and metabolic activity during the development of seeds that attain different levels of desiccation tolerance. *Seed Science Research*. 7: 135-144.
- Fenner, M. 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research*. 1: 75-84.
- Fenner, M. 1992. Environmental influences on seed size and composition. *Horticultural Review*. 13: 183-213.

Referencias Bibliográficas

- Fernández, D. S.; Fetcher, N. 1991. Changes in light availability following Hurricane Hugo in a subtropical montane forest in Puerto Rico. *Biotropica*. 23: 393-399.
- Ferrari, T. E. et al., 1985. Inter-cellular adhesions in the pollen-stigma system: pollen capture, grain binding and tube attachments. *American Journal of Botany*. 72: 1466-1474.
- Ferraz, J. 1991. Personal communication. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil.
- Fetcher, N. et al., 1996. Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. *Journal of Ecology*. 84: 331-341.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S. F.; Chazdon, R. L. 1994. Physiological ecology of plants. In: McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S., eds. *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press: 128-141. Chapter 10.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S. O.; Rojas, G.; Strain, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 35: 97-110.
- Fieldiana [n.d.]. *Flora Costaricensis New Series No. 13*. Chicago: Field Museum of Natural History. [Not paged].
- Fielding, J. M. 1960. *Pinus patula x greggii*. *Australian Forester*. 24: 99-102.
- Figliolia, M. B. 1985. Influence of temperature and substrate on the germination of seeds of some indigenous forest species. *Boletim Técnico do Instituto Florestal*. 39: 25-42.
- Figueroa, C.; Toledo, R.; Pena, R. 1989. Storage of seeds of *Quercus oleoides* susp. *sagraeana* for direct sowing. *Revista Forestal Baracoa*. 19: 55-63.
- Finch-Savage, W. E. 1992a. Embryo water status and survival in the recalcitrant species *Quercus robur* L. Evidence for a critical moisture content. *Journal of Experimental Botany*. 43: 663-669.
- Finch-Savage, W. E. 1992b. Seed development in the recalcitrant species *Quercus robur* L.: germinability and desiccation tolerance. *Seed Science Research*. 2: 17-22.
- Finch-Savage, W. E. 1996. The role of developmental studies in research on recalcitrant and intermediate seeds. In: Ouédraogo, A.S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. *Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds*. Proceedings of a workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds, 1995 June 8-10; Humblebaek, Denmark. Humblebaek, Denmark: International Plant Genetic Resources Institute, Rome, and DANIDA Forest Seed Centre: 83-97.
- Finch-Savage, W. E. et al., 1998. Nuclear replication activity during seed development, dormancy breakage and germination in three tree species: Norway maple (*Acer platanoides* L.), sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.), and cherry (*Prunus avium* L.). *Journal of Experimental Botany*. [Not paged].
- Finch-Savage, W. E.; Blake, P. S. 1994. Indeterminate development in desiccation-sensitive seeds of *Quercus robur* L. *Seed Science Research*. 4: 127-133.
- Finch-Savage, W. E.; Grange, R. I.; Hendry, G. A. F.; Atherton, N. M. 1993. Embryo water status and loss of viability during desiccation in the recalcitrant seed species *Quercus robur* L. In: Côme, D.; Corbineau, F., eds. *Fourth international workshop on seeds: Basic and applied aspects of seed biology*; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. Paris, France: ASFIS: 723-730. Finch-Savage, W.E.; Hendry, G.A.F.; Atherton, N.M. 1994a. Free radical activity and loss of viability during drying of desiccation-sensitive tree seeds. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. 102B: 257-260.
- Finch-Savage, W. E.; Pramanik, S. K.; Bewley, J. D. 1994b. The expression of dehydrin proteins in desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of temperate trees. *Planta*. 193: 478-485.
- Finegan, B. 1991. Bases para la silvicultura. II. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. (Mimeo).
- Finegan, B.; Sabogal, C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui*. 17: 3-24.
- Fischer, W. et al., 1988. Accumulation of storage materials, precocious germination and development of desiccation tolerance during seed maturation in mustard (*Sinapis alba* L.). *Botanica Acta*. 101: 344-354.
- Fisher, P. L. 1941. Germination reduction and radicle decay of conifers caused by certain fungi. *Journal of Agricultural Research*. 62: 87-95.
- Fjeldsa, J.; Kessler, M. 1996. Conserving the biological diversity of Polylepis woodlands of the highlands of Peru and Bolivia: A contribution to sustainable natural resource management in the Andes. Copenhagen, Denmark: Nordic Agency for Development and Ecology. 250 p.
- Fjeldsa, J.; Krabbe, N. 1990. *Birds of the high Andes*. Svendborg, Denmark: Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books. 876 p.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*. 51: 42-46.
- Fleming, T. H. 1983a. *Heteromys desmarestianus*. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 474-475.
- Fleming, T.H. 1983b. *Liomys salvini*. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago, University of Chicago Press: 475-477.
- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. Chicago: University of Chicago Press. [Not paged].
- Fleming, T. H.; Heithaus, E.R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*. 13: (Suppl.): 45-53.
- Fiinta, M. 1960. *Prácticas de plantación forestal en América Latina*. Rome Italy: Food and Agriculture Organization. 472 p.
- Floa de Australia. 1988. *Myrtaceae, Eucalyptus, Angophora*. Canberra: Australian Government Publishing Service. [Not paged]. Vol. 19.
- Florence, R. G. 1996. *Ecology and silviculture of eucalypt forests*. Collingwood, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. 415 p.
- Flores, E. 1993a. *Vochysia ferruginea*. Árboles y semillas del neotrópico. San José, Costa Rica: Museo Nacional. 2(2): 29-52.
- Flores, E. 1993b. *Vochysia guatemalensis*. Árboles y semillas del neotrópico. San José, Costa Rica: Museo Nacional. 2(2): 1-27.
- Flores, E. 1994a. *Carapa guianensis*. Árboles y semillas del neotrópico. San José, Costa Rica: Museo Nacional. 3(2): 57-79.
- Flores, E. M. 1976. *Anatomical studies on Casuarina*. Santa Barbara, CA: University of California. 214 p. Ph.D. dissertation.
- Flores, E. M. 1992a. *Dipteryx panamensis*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 1(1): 1-22.
- Flores, E. M. 1992b. *Stryphnodendron excelsum*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 1(1): 23-43.
- Flores, E. M. 1992c. *Virola koschnyi*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 1(1): 45-64.
- Flores, E. M. 1993c. *Hyeronima alchorneoides*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 2(2): 53-73.
- Flores, E. M. 1994b. *Calophyllum brasiliense*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 3(1): 27-54.
- Flores, E. M. 1994c. *La Planta. Estructura y función*. Cartago, Costa Rica: Editorial del Instituto Tecnológico Costa Rica. 501 p.
- Flores, E. M. 1994d. *Lecythis ampla*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 3(2): 57-79.
- Flores, E. M. 1994e. *Minquartia guianensis*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 3(2): 1-26.
- Flores, E. M. 1994f. *Pentaclethra macroloba*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 3(1): 1-25.
- Flores, E. M. 1994g. ¿Son idénticas las semillas recalcitrantes? *Boletín de Mejoramiento Genético y Semillas Forestales [Programa de Semillas Forestales-Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza]*. 9: 2-3.
- Flores, E. M. 1994h. *Terminalia amazonia*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 3(1): 55-86; 87-110.
- Flores, E. M. 1994i. *Terminalia oblonga*. Árboles y semillas del neotrópico/Trees and seeds from the neotropics. 3(1): 87-105.
- Flores, E. M. 1996. Recalcitrant tree seed species of socio-economic importance in Costa Rica. State of knowledge of physiology. In: Ouédraogo, A. S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. *Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds: Proceedings of a workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/ recalcitrant tropical forest tree seeds; 1995 June 8-10; Humblebaek, Denmark*. Humblebaek, Denmark: International Plant Genetic Resources Institute, Rome and Danish International Development Agency Forest Seed Centre: 136-140.

Referencias Bibliográficas

- Flores, E. M. 1999. La planta: estructura y función. Cartago, Costa Rica: Editorial Libro Universitario Regional. 884 p.
- Flores, E. M.; Engleman, E. M. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de Cactaceae. I. Desarrollo y estructura. Revista de Biología Tropical. 24: 199-227.
- Flores, E. M.; Mora, B. 1984. Germination and seedling growth of *Pithecellobium arboreum* Urban. Revista de Biología Tropical. 34 (4): 485-488.
- Flores, E. M.; Moseley, M. F. 1982. The anatomy of the pistillate inflorescence and flower of *Casuarina verticillata* Lamarck (Casuarinaceae). American Journal of Botany. 69: 1673-1684.
- Flores, E. M.; Rivera, D. I. 1989a. Criptocotilia en algunas dicotiledóneas tropicales. Brenesia. 32: 19-26.
- Flores, E. M.; Rivera, D. I. 1989b. Estructura de la semilla y la plántula de *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). Brenesia. 31: 99-108.
- Flores, E.; Sánchez, P. 1992. *Dipteryx panamensis*. Árboles y semillas del neotrópico. San José, Costa Rica: Museo Nacional. 1(1): 1-22.
- Flores, E. M.; Sandí, C. 1995. Problemas de germinación en *Terminalia amazonia*. In: Salazar, R., ed. Memorias simposio avances en la producción de semillas forestales en América Latina; 1995 Octubre 16-20; Managua, Nicaragua. Managua, Nicaragua: Centro Agrícola Tropical de Investigación y Enseñanza: 177-178.
- Flores S., J. S. 1983. El chicozapote. INIREB Informa. Comunicado No. 59 sobre recursos bióticos potenciales del país. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 3 p.
- Flores S., J. S. 1993. Observaciones preliminares sobre los huertos familiares mayas en la ciudad de Mérida, Yucatán, México. BIOTICA, Nueva Época. 1: 13-18.
- Floriano, E. 1982. Doenças Fungicas Ocorrentes en *Araucaria angustifolia*. Curitiba, Brazil: Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná. 25 p.
- Folkard, G.; Sutherland, J. 1996. Moringa oleigera a tree and a litany of potential. Agorofrestry Today. 8/3: 5-8.
- Font Quer, P. 1977. Diccionario de Botánica. Barcelona, Spain: Editorial Labor. 1,244 p.
- Food and Agriculture Organization. 1955. Tree seed notes. Forestry Development Paper 5. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 354 p.
- Food and Agriculture Organization. 1957. Métodos de plantación de bosques en el África tropical. Colección FAO. Cuaderno de Fomento Forestal No. 8. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 170 p.
- Food and Agriculture Organization. 1957. Tree planting procedure in tropical Asia. Forestry Development Paper 11. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 172 p.
- Food and Agriculture Organization. 1968. Notas sobre semillas forestales. I. Zonas áridas. II. Zonas tropicales húmedas. Cuaderno de Fomento Forestal No. 5. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 370 p.
- Food and Agriculture Organization. 1975. Forest tree seed directory. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization. 283 p.
- Food and Agriculture Organization. 1982. Especies frutales comerciales. Estudio FAO; Montes No. 34. Roma, Italia: Food and Agriculture Organization. 150 p.
- Food and Agriculture Organization/HOLANDA/Cochabamba Departmental Forestal. 1992. Newsletter. July. 1: 4.
- Food and Agriculture Organization/International Plant Genetics Resources Institute. 1994. Genebank standards. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations/International Plant Genetics Resources Institute. [Not paged].
- Forestry/Fuelwood Research and Development Project. 1994. Growing multipurpose trees on small farms 2d ed. Bangkok, Thailand: Winrock International. 320 p.
- Forget, P. M. 1997. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* French Guiana: A hypothesis. Biotropica. 29: 124-126.
- Foroughbakhch, P. R. 1989. Seed treatment of fourteen multipurpose forest species in Matorral zones and its effect on germination. Reporte Científico Facultad de Ciencias Forestales, Universidad, Autónoma de Nuevo León. 11: 1-21.
- Fosberg, F. R.; Sachet, M.H. 1972. *Thespesia populnea* (L.) Solander ex Correa and *Thespesia populneoides* (Roxburgh) Kostelecky (Malvaceae). Smithsonian Contributions to Botany 7. Washington, DC: Smithsonian Institution. 13 p.
- Fossati, J. 1996. Resumen silvicultural de 10 especies nativas. Cartilla 8. Cochamba. Bolivia: Programa de Repoblamiento Forestal. [Not paged].
- Foster, A. S.; Gifford, E. M. 1974. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco: W. H. Freeman & Co. 555 p.
- Foster, M. S. 1978. Total frugivory in tropical passerines: A reappraisal. Tropical Ecology. 2: 131-154.
- Foster, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conespecific fruit trees. Condor. 92: 844-854.
- Foster, R. C. 1958. A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University. 184: 1-223.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees, a review and synthesis. Botanical Review. 53: 260-299.
- Foster, S. A.; Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology. 66: 773-780.
- Fournier, L. A.; Flores, E.; Rivera, D. L. 1985. Flora arborecente del Valle Central de Costa Rica. San José, Costa Rica: Jiménez and Tanzi. 149 p.
- Fournier, L. A.; García, E. 1998. Nombres vernaculares y científicos de los árboles de Costa Rica. San José, Costa Rica: Editorial Guayacán Centroamericana. 262 p.
- Fournier, L. A.; Salas, S.; Jiménez, A. 1973. Nombres vernaculares de la flora arborecente de Costa Rica. San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica: Universidad de Costa Rica, Departamento de Biología. 36 p. mimeo.
- Fournier, L. E.; Flores, D. R. 1985. Flora arborecente del Valle Central de Costa Rica. San Jose, Costa Rica: Jiménez and Tanzi. 149 p.
- Fox, J. E. D. 1972. The natural vegetation of sabah and natural regeneration of the dipterocarp forest. Wales, UK: University of Wales. Ph. D. dissertation. [Not paged].
- Foxworthy, F. W. 1927. Commercial timber trees of the Malay Peninsula. Malay Forest Records 3. Singapore: Federated Malay States Government and Fraser and Neave, Ltd.: 195 p.
- Francis, J. K. 1987. *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco Norfolk-Island-pine. Res. Note SO-ITF-SM-11. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Francis, J. K. 1988. *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. SO-ITF-SM-15. Rio Piedras, PR: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, Institute of Tropical Forestry. 4 p.
- Francis, J. K. 1989a. *Khaya nyasica* Stapf. ex Baker. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 8 p.
- Francis, J. K. 1989b. *Mammea Americana* L. Mamey, Mammee-apple. Guttiferae, Mangosteen family. SO-ITF-SM-22. Rio Piedras, PR: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry. 4 p.
- Francis, J. K. 1989c. *Pterocarpus macrocarpus* Kurz Burma padauk, pradu. Res. Note SO-ITF-SM-19. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Francis, J. K. 1989d. *Thespesia grandiflora* (DC.) Urban. Maga. Res. Note SO-ITF-SM-21. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Francis, J. K. 1990a. African tulip tree (*Spathodea campanulata* Beauv.). Res. Note SO-ITF-SM- 32. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- Francis, J. K. 1990b. *Hymenaea courbaril* L. SO-ITF-SM 27. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.

Referencias Bibliográficas

- Francis, J. K. 1991.** *Swietenia mahogany* Jacq. West Indies mahogany. Res. Meliaceae. Note SO-ITF-SM-46. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 7 p.
- Francis, J. K. 1992.** Puerto Rico royal palm. Res. Note SO-ITF-SM-55. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- Francis, J. K. 1993a.** *Acrocomia media* O. F. Cook Corozo. Res. Note SO-ITF-SM-68. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Francis, J. K. 1993b.** *Guaiacum officinale* L. Lignumvitae, guayacán. Res. Note SO-ITF-SM-67. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Francis, J. K. 1994.** Personal communication. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rio Piedras, PR.
- Francis, J. K. 1998.** Personal communication, June 12. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, Rio Piedras, PR.
- Francis, J. K. [in press].** *Swietenia* spp. Wood densities in Puerto Rican plantations. In: Figueroa, J., ed. Big-leaf mahogany: genetic resources, ecology, and management: Proceedings of a conference; 1996 October 22-24; San Juan, PR. Rio Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry. [Not paged].
- Francis, J. K.; Alemañy, S. 1994.** *Juglans jamaicensis* C. DC. Nogal. Research Note SO-ITF-SM-73. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Francis, J. K.; Liogier, H. A. 1991.** Naturalized exotic tree species in Puerto Rico. Gen. Tech. Rep. SO-82. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 12 p.
- Francis, J. K.; Parresol, B. R.; Marín de Patiño, J. 1996.** Probability of damage to sidewalks and curbs by street trees in the tropics. *Journal of Arboriculture*. 22(4): 193-197.
- Francis, J. K.; Rodriguez, A. 1993.** Seeds of Puerto Rican trees and shrubs: second installment. Res. Note SO-374. New Orleans: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- Franco, P. 1990.** The genus *Hyeronima* (Euphorbiaceae) in South America. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 111: 297-346.
- Frangi, J. L.; Lugo, A. E. 1998.** A palm floodplain forest five years after Hurricane Hugo. *Biotropica*. 30: 339-348.
- Frankel, R.; Galun, E. 1977.** Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Berlin, Germany: Springer-Verlag. 281 p.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; Opler, P. 1974.** Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 62: 881-919.
- Friedman, W. E. 1986.** Photosynthesis in the female gametophyte of *Ginkgo biloba*. *American Journal of Botany*. 73: 1261-1266.
- Friedman, W. E. 1987.** Growth and development of the male gametophyte of *Ginkgo biloba* within the ovule (in vivo). *American Journal of Botany*. 74: 1797-1815.
- Friedman, W. E. 1990.** Sexual reproduction in *Ephedra nevadensis* (Ephedraceae): further evidence of double fertilization in a nonflowering seed plant. *American Journal of Botany*. 77: 1582-1598.
- Fu, J. R.; Xia, Q. H.; Tang, L. F. 1993.** Effects of desiccation on excised embryonic axes of three recalcitrant seeds and studies on cryopreservation. *Seed Science and Technology*. 21: 85-95.
- Fu, J. R.; et al. 1990.** Physiological studies on desiccation, wet storage and cryopreservation of recalcitrant seeds of three fruit species and their excised embryonic axes. *Seed Science and Technology*. 18: 743-754.
- Fujii, D. M. 1997.** Untitled, unpublished data. On file with: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute of Pacific Islands Forestry, 1151 Punchbowl St., Rm. 323, Honolulu, HI 96813.
- Fukuda, H. 1996.** Xylogenesis: initiation, progression, and cell death. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*. 47: 299-325.
- Fundación de Pesquisas florestais do Paraná Curitiba. 1979.** Bibliography of the genus *Araucaria*. [City unknown], Brazil: [Publisher unknown]. 276 p. Vol. 1.
- Furlow, J. J. 1977.** Betulaceae. In: Burger, W., ed. Flora Costaricensis. Fieldiana: Botanical Series. Chicago: Field Museum of Natural History: 56-58. Vol. 40.
- Furman, B. J.; Dvorak, W. S.; Sederoff, R. R.; O'Malley, D. M. 1996.** Molecular markers as diagnostic tools to identify species, hybrids and introgression: a study of Central American and Mexican pines. In: Dieters [and others], eds. Tree improvement for sustainable tropical forestry: Proceedings: Queensland Forestry Research Institute International Union of Forest Research Organizations conference; 1996 October 27-November 1; Caloundra, Queensland, Australia. Gympie, Australia: Queensland Forestry Research Institute International Union of Forest Research Organizations: 485-491.
- Furst, P. T., ed. 1972.** *Flesh of gods*. New York: Praeger. [Not paged].
- Galau, G. A.; Hughes, D. W.; Dure, L. 1986.** Abscisic acid induction of cloned cotton late embryogenesis-abundant (*lea*) mRNAs. *Plant Molecular Biology*. 7: 157-170.
- Galau, G. A.; Jakobsen, K. S.; Hughes, D. W. 1991.** The controls of late dicot embryogenesis and early germination. *Physiologia Plantarum*. 81: 280-288.
- Galván, D. M.; Martínez, M. P. 1985.** Diferentes profundidades de siembra en almácigo en *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus pseudostrobus oaxacana* Martínez y *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. In: III Reunión Nacional sobre Plantaciones Forestales, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales; 1984 1-4 Agosto. México, D.F., México. Publicación Especial No. 48. México, D.F., Mexico: Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos: 338-361.
- Galves, V. M. 1973.** Aspectos generales sobre el cultivo del aguacate, la piña y el mango. Pasto, Colombia: Universidad de Nariño, Facultad de Ciencias Agrícolas. Departamento de Fitotecnía. 43 p.
- Gamble, J. S. 1922.** (Reprinted 1985). *A manual of Indian timbers*. London, U. K.: Sampson Low, Marston, and Company Limited. 868 p.
- Gaméné, C. S. 1996.** Recalcitrant or intermediate tree seed species of socioeconomic importance in Burkina Faso: state of knowledge of seed physiology. In: Ouédraogo, A. S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds. Proceedings of a workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds; 1995 June 8-10; Humblebaek, Denmark. Humblebaek, Denmark: International Plant Genetic Resources Institute, Rome and Danish International Development Agency Forest Seed Centre: 144-147.
- Gaméné, C. S.; Kraak, H. L.; Van Pijlen, J. G.; de Vos, C. H. R. 1996.** Storage behaviour of neem (*Azadirachta indica*) seeds from Burkina Faso. *Seed Science and Technology*. 24: 441-448.
- Ganders, F. R. 1979.** The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 17: 607-635. Garbowski, L. 1936. Contribution to the knowledge of the fungal microflora of forest tree seeds. *Rev. Plant Pathology*. 16: 147.
- García Barriga, H. 1974.** Flora medicinal de Colombia. *Botánica Médica*. Bogotá: Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional. 561 p.
- García Barriga, H. 1992.** Flora medicinal de Colombia. 2d ed. Tomo I. Bogotá, Colombia: Tercer Mundo Editores. 559 p.
- Gartlad, M. 1972.** Comportamiento Fenológico de *Pinus elliottii* y *Araucaria angustifolia* en el noroeste de la Provincia de Misiones, Asociación Plantadores Forestales de Misiones. *Boletín 7*. [Localidad desconocida], Argentina: [Editorial desconocida]. 128 p.
- Garwood, N. C. 1986.** Constraints of the timing of seed germination in a tropical forest. In: Estrada, A.; Fleming, T.H., eds. Frugivores and seed dispersal. Dordrecht, The Netherlands: Junk: 347-355. Chapter 26, TV 15.
- Garwood, N. C. 1989.** Tropical soil seed banks: a review. In: Leck, M.A.; Parker, T.V.; Simpson, R.L., eds. *Ecology of soil seed banks*. New York: Academic Press: 149-215.
- Gautier-Hion, A. 1990.** Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. In: Bawa, K.S.; Hadley, M., eds. Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Group, Ltd.: 219-230. Vol. 7.
- Gautier-Hion, A. et al., 1985.** Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical vertebrate community. *Oecologia*. 65: 324-337.
- Gavinlertvatana, P.; Matheson, A. C.; Sim, E. P. 1987.** Feasibility study on tissue culture for multipurpose tree species. F/FRED Project, Multipurpose Tree Species Network Research Series 1. Arlington, VA: Winrock International. 78 p.

Referencias Bibliográficas

- Geary, T. F. 1998.** *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) S.T. Blake. In: Burns, R.M.; Menandra, M.; Whitmore, J.L., eds. Useful trees of the tropical region of North America. Pub. 3. Washington, DC: North American Forestry Commission: 207-216.
- Geary, T. F.; Meskimen, G. F.; Franklin, E. C. 1983.** Growing eucalypts in Florida for industrial wood production. Gen. Tech. Rep. SE-23. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. 43 p. Geary, T. F.; Pattinson, J. V. 1969. Seed production potential of cones of *Pinus kesiya* and *Pinus patulain* Central Africa. Rhodesian Journal of Agriculture Research. 7: 111-115.
- Gee, O. H.; Probert, R. J.; Coomber, S. A. 1994.** Dehydrin-like proteins and desiccation tolerance in seeds. Seed Science Research. 4: 135-141.
- Geilus, F. 1994.** El árbol al servicio del agricultor. Guía de especies. Turrialba, Costa Rica: Enda-Caribe. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 597 p. Vol. 2.
- Geiss, F.; Henrich, M.; Hunker, D.; Rimpler, H. 1995.** Proanthocyanidins with (+)-epicatechin units from *Byrsonima crassifolia* bark. Phytochemistry. 39(3): 635-643.
- Gentry, A. H. 1973.** *Tabebuia guayacan* Seem. In: Woodson, R.E.; Schery, R.W., eds. Flora of Panamá, Bignoniaceae. Part IX. Annals of the Missouri Botanical Garden. 60(3): 944-945.
- Gentry, A. H. 1982.** Bignoniaceae. Flora de Veracruz. Fascículo 24. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 222 p.
- Gentry, A. H. 1979.** Transfer of the species of *Dialyanthera* to *Otoba* (Myristicaceae). Taxon. 28(4): 417.
- Gentry, A. H. 1982.** Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology. 15: 1-84.
- Gentry, A. H. 1983.** *Tabebuia ochracea* spp. *Neochrysantha* (Guayacán, corteza, cortex, cortexa Amarilla). In: Janzen, D., ed. Costa Rican natural history. Chicago: The University of Chicago Press: 335-336.
- Gentry, A. H. 1992.** Bignoniaceae-part II (Tribe Tecomeae). Flora neotropica. New York: The New York Botanical Gardens. 370 p.
- Gentry, A. H. 1993.** Woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru). Washington, DC: Conservation International. 895 p.
- Gentry, A. H. 1996.** A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). Chicago: The University of Chicago Press. 895 p.
- George, J.; Kohli, R. C. 1957.** Nitrogen content of some Indian trees. Indian Forester. 83(4): 287-288.
- Gerhardt, K. 1994.** Seedling development of four tree species in secondary tropical dry forest in Guanacaste, Costa Rica. Uppsala, Sweden: Uppsala University. [Not paged]. Ph.D. dissertation.
- Ghazoul, J. 1997.** Field studies of forest tree reproductive ecology: a manual. Muak-Lek, Saraburi, Thailand: Association of Southeast Asian Nations Forest Tree Seed Centre Project. 94 p.
- Ghosh, R. C.; Singh, R. P.; Sharma, K. K. 1974a.** Standardization of nursery techniques of tropical pines. I. Hastening germination of *Pinus caribaea* (var. *hondurensis*) and *P. patula* seeds. Indian Forester. 100(7): 407-421.
- Ghosh, R. C.; Singh, R. P.; Sharma, K. K. 1974b.** Standardization of nursery techniques of tropical pines. II. Germination medium for *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barr. et Golf. and *P. patula* Schiede & Deppe. Indian Forester. 100(8): 491-496.
- Gibbs, P. E.; Taroda, N. 1983.** Heterostyly in the *Cordia alliodora* - *C. trichotoma* complex in Brazil. Revista Brasileira de Botânica. 6: 1-10.
- Gibson, I. A. S. 1957.** Saprophytic fungi as destroyers of germinating pine seeds. The East African Agricultural Journal. 22: 203-206.
- Gibson, I. A. S. 1975.** Report on a visit to the Peoples Republic of Bangladesh, 28 February to 1 April and 13 to 17 April 1975. Unpublished report. On file with: Overseas Development Administration, London, U.K. 28 p.
- Gibson, I. A. S.; Nyland, J. 1977.** Sudden death, a disease of *Anthocephalus chinensis*. Forestry Abstracts. 38(7): 370.
- Gill, L.S.; Jaqede, R.O.; Husaini, S.W.H. 1986.** Studies on the seed germination of *Acacia farnesiana* (L.) Willd. Journal of Tree Science. 5: 92-97.
- Glover, N.; Beer, J. 1984.** Spatial and temporal fluctuations of litterfall in the agroforestry associations *Coffea arabica* var. *Caturra*, *Erythrina poeppigiana*, and *C. arabica* var. *Caturra* - *Erythrina poeppigiana* - *Cordia alliodora*. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 42 p.
- Goforth, H. W.; Thomas, J. R. 1980.** Planting of red mangroves (*Rhizophora mangle* L.) for stabilization of marl shorelines in the Florida Keys. In: Cole, D.P., ed. Proceedings of the 6th annual conference on wetlands restoration and creation, [Date of meeting unknown]; Hillsborough Community College, Tampa, FL. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]: 207-230.
- Goldsmith, T. H. 1990.** Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. Quarterly Review in Biology. 65: 281-322.
- Golovina, E. A., Hoekstra, F. A. and Hemminga, M. A. (1998).** Drying increases intracellular partitioning of amphiphilic substances into the lipid phase. Plant Physiology 118, 975-986.
- Gomez Aristizabal, A. 1992.** Especies forestales para áreas cafeteras. Santa fé de Bogotá: FEDERACAFE: 59-67.
- Gomez Restrepo, M. L.; Piedrahita Cardona, E. 1994.** Heteromorphism in seeds of *Acacia melanoxydon*. Cronica Forestal y del Medio Ambiente. 9: 9-24.
- Gómez, L. D. 1986.** Vegetación de Costa Rica; apuntes para una biogeografía costarricense. Vegetación y Clima. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad Estatal a Distancia. 327 p. Vol. I.
- Gómez, T. J. 1996.** Deterioro de la viabilidad de las semillas de *Swietenia macrophylla* King, bajo distintas condiciones de almacenamiento. Montecillo, México: Programa Forestal. Colegio de Postgraduados. 88 p.
- Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C. 1974.** Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species. In: Proceedings, First International Congress on Ecology; [Date of meeting unknown]; The Hague, The Netherlands. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 336-342.
- Gómez-Pompa, A.; Vázquez-Yanes, C.; del Amo Rodríguez, S.; Butanda Cervera, A., eds. 1976.** Regeneración de selvas. Xalapa Veracruz, Mexico: Instituto de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos. 676 p.
- González, E. 1991.** Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. Revista de Biología Tropical. 39: 47-51.
- González, E.; Butterfield, R.; Segleau, J.; Espinoza, M., eds. 1990.** Memoria del primer encuentro regional sobre especies forestales nativas de la zona norte y atlántica. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica. 46 p.
- González, G.; Wiessel, C.; Chaverri, R. 1973.** Propiedades y usos de quince especies maderables del noreste de Nicaragua. Laboratorio de Productos Forestales. Informe Técnico 8. FO:SF/NIC 9. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. [Sin página].
- Gonzalez, J. E. 1993.** Effect of seed size on germination and seedling vigour of *Virola koschnyi*; Warb. Forest Ecology and Management. 57: 275-281.
- González, R. 1980.** Plantaciones forestales a nivel experimental en Costa Rica. Agronomía Costarricense. 4(1): 99-109.
- González Ayala, J. C. 1994.** Botánica medicinal popular: Etnobotánica Medicinal de El Salvador. San Salvador, El Salvador: Jardín Botánico La Laguna. Cuscatlania. 189 p. Vol. 2.
- González-Benito, M. E.; Pérez, C. 1994.** Cryopreservation of embryonic axes of two cultivars of hazelnut (*Corylus avellana* L.). Cryo-Letters. 15: 41-46.
- González-Benito, M. E.; Perez-Ruiz, C. 1992.** Cryopreservation of *Quercus faginea* embryonic axes. Cryobiology. 29: 685-690.
- González Vale, M. L. 1950.** Terminología forestal. [Localidad de publicación desconocida]; [Editorial desconocida]. [Sin página].
- Go, D. 1997.** Personal communication. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute of Pacific Islands Forestry, 1643 Kilauea Ave, Hilo, HI 96720.
- Gordon, A. G. 1992.** Seed manual for forest trees. Forestry Commission Bulletin 83. London, U.K.: Her Majesty's Stationary Office. 132 p.
- Gordon, L. R. 1967.** Fungi associated with Douglas-fir seed during cone development, seed processing and storage. Corvallis, OR: Oregon State University. 71 p. M.S. thesis.
- Gosling, P. G.; Samuel, Y. K.; Jones, S. K. 1995.** A systematic examination of germination temperature, chipping and water temperature/soak duration pretreatments on the seeds of *Leucaena leucocephala*. Seed Science and Technology. 23: 521-532.

Referencias Bibliográficas

- Götterman, Y.; Evenari, M. 1972.** The influence of day length on seed coat colour, an index of water permeability, on the desert annual *Ononis sicula*. *Journal of Ecology*. 60: 713-719.
- Gottlieb, O. R. 1977.** Chemical studies on medicinal Myristicaceae from Amazonia. *Journal of Ethnopharmacology*. 1: 309-323.
- Gottsberger, G. 1978.** Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica*. 10: 170-183.
- Gottsberger, G. 1983.** Dispersal and distribution in the Cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg*. 7: 315-352.
- Gottsberger, G. 1989a.** Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*. 167: 165-187.
- Gottsberger, G. 1989b.** Comments on flower evolution and beetle pollination in the genera *Annona* and *Rollinia* (Annonaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 167: 189-194.
- Gottsberger, G. 1993.** Floral ecology: report on the years 1988 (1987) to 1991 (1992). *Progress in Botany*. 54: 461-504.
- Gottwald, H.; Parameswaran, N. 1966.** Das sekundäre xylem der familie Dipterocarpaceae, anatomische untersuchungen jurtaxonomic and phylogenie. *Botanical Journal*. 85(3): 410-508.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. Berkeley, CA: University of California Press. 420 p.
- Gowdam, J. V. N.; Jayanthi, R. 1988.** Role of rooting cofactors in rooting of *Michelia champaca* L. by air layering. Bangalore, India: Lal Baugh, GKVK, University of Agricultural Sciences: 30(1): 59-60.
- Gózman, J.E. 1989.** El aguacate: Su cultivo y producción. Espasande, S. R. L., ed. Chacaito, Caracas, Venezuela: [Editorial desconocida]. 101 p.
- Grabe, D. F. 1989.** Report of the seed moisture working group on recalcitrant seeds 1986- 1989. *Seed Science and Technology*. [Volume unknown] (Suppl.): 87-93.
- Graham, S. A. 1964.** The genera of Rhizophoraceae and Combretaceae in the south eastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*. 45: 285-301.
- Grant-Reid, J. S. 1985.** Cell wall storage carbohydrates in seeds. *Biochemistry of the seed gums and hemicelluloses*. *Advances in Botanical Research*. 11: 125-155.
- Greaves, A. 1978.** Description of seed sources and collections for provenances of *Pinus caribaea*. *Tropical Forestry Paper 12*. Oxford, U.K.: University of Oxford, Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institute. 98 p.
- Greaves, A. 1979.** Description of seed sources and collections for provenance of *Pinus oocarpa*. *Tropical Forestry Paper 13*. Oxford, U.K.: University of Oxford, Oxford Forestry Institute. 137 p.
- Greaves, A.; McCarter, P.S. 1990.** *Cordia alliodora*: a promising tree for tropical agroforestry. *Tropical Forestry Paper 22*. Oxford, U.K.: University of Oxford, Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institute. 37 p.
- Green, D. S. 1980.** The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany*. 67: 1218-1224.
- Greene, D. F.; Johnson, E. A. 1995.** Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Canadian Journal of Botany*. 73: 1036-1045.
- Greene, D. F.; Johnson, E. A. 1996.** Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology*. 77: 595-609.
- Greenway, P. J. 1947.** Mahogany in East Africa. *The East African Agricultural Journal*. 13: 8-14.
- Grijalva, A. 1992.** Plantas útiles de la Cordillera de los Maribios. Managua, Nicaragua: Universidad Centroamericana. 169 p.
- Grime, J. P. 1979.** Plant strategies and vegetation processes. New York: John Wiley and Sons. 222 p.
- Grime, J. P.; Jeffrey, D. W. 1965.** Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*. 53: 621-642.
- Grisebach, A. H. R. 1864.** Flora of the British West Indies. London, U.K.: Lovell Reeve and Co. 789 p.
- Groombridge, B. 1992.** Global biodiversity, status of the Earth's living resources. World Conservation Monitoring Centre. New York: Chapman and Hall. 585 p.
- Grout, B. W. W.; Shelton, K.; Pritchard, H. W. 1983.** Orthodox behaviour of oil palm and cryopreservation of the excised embryo for genetic conservation. *Annals of Botany*. 52: 381-384.
- Grübb, P. J. 1977.** The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Revue*. 52: 107-145.
- Grubb, P. J.; Coomes, D. A. 1997.** Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rain forests in Venezuela. *Seed Science Research*. 7: 269-280.
- Grünmeier, R. 1990.** Pollination by bats and non-flying mammals of the African trees *Parkia bicolor* (Mimosaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55: 83-104.
- Guacaneme, M.; Suárez, A.; Acero, L. E. 1996.** Propagación vegetativa de *E. edulis* por estacas y acodos aéreos con aplicación de fitohormonas a campo abierto. In: [Author/ed. unknown]. Chachafruto, *E. edulis*. Cultivo y aprovechamiento. Santa fé de Bogotá, Colombia: Universidad Distrital: 92-95.
- Guardamma, G. K. 1956.** Studies in the Meliaceae. I. Development of embryo in *Azadirachta indica* A. Juss. *The Journal of the Indian Botanical Society*. 40: 227-231.
- Guil, F. A. M. 1967.** Ebenaceae, Symplocaceae et Sapotaceae. *Flora Brasiliensis*. 2: 2-118.
- Guinet, P. 1978.** Mimosoideae: the characteristics of their pollen grains. In: Polhill, R.M.; Raven, P.H., eds. *Advances in legume systematics*. Part 1. *Proceedings of the international legume conference*, Kew; 1978 July 24-29; Royal Botanic Gardens, Kew, U.K. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, U.K.: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food: 835-858. Vol. 1.
- Guinet, P. 1981.** Mimosoideae: the characters of their pollen grains. In: Polhill, R.M.; Raven, P.H., eds. *Advances in legume systematics*. Part 2. *Proceedings of the international legume conference*; 1981 July 24-29; Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. Held under the auspices of the Royal Botanic Gardens, Kew, the Missouri Botanical Garden, and the University of Reading. Kew, London, U.K.: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food: 835-857. Vol. 2.
- Gunaratne, de Silva. 1992.** Multipurpose medicinal trees for small farmers. Paper presented at the regional workshop on multipurpose tree species; 1992 May 1-3; Kandy, Sri Lanka. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Gunasena, H. P. M. 1993.** Documentary survey on *Artocarpus heterophyllus* (jackfruit) in Sri Lanka. Multipurpose Tree Species Network Research Series. [Place of publication unknown]: Winrock International Institute of Agricultural Development. 59 p.
- Gunn, C. R. 1981.** Seed topography in the Fabaceae. *Seed Science and Technology*. 9: 737-757.
- Gunn, C. R. 1984.** Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). *Tech. Bull.* 1681. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture. 194p.
- Gunn, C. R. 1991.** Fruits and seeds of genera in the subfamily Caesalpinioideae (Fabaceae) *Tech. Bull.* 1755. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 408 p.
- Gupta, B. N.; Kumar, A. 1976.** Estimation of potential germination of teak (*Tectona grandis* L.f.) from twenty-three Indian sources by cutting test. *Indian Forester*. 102(11): 808-813.
- Gupta, B. N.; Pattanath, P. G. 1975.** Factors affecting germination behavior of teak seeds of eighteen Indian origins. *Indian Forester*. 101(100): 584-588.
- Gupta, M., ed. 1995.** 270 plantas medicinales. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo-Secretariat of the Andres Bello Convention. Colombia: Editorial Presencia. 617 p.
- Gupta, M. P.; Arias, T. D.; Correa, M.; Lamba, S. S. 1979.** Ethnopharmacognostic observations on Panamanian medicinal plants. Part I. *Quarterly Journal of Crude Drug Research*. 17(3/4): 115-130.
- Gurgel, J. 1973.** Caracterização de Ecotipos para o Pinheiro Brasileiro, *Araucaria angustifolia*. [City unknown], Brazil: Silvicultura, Instituto Florestal Estado Sao Paulo: 127-132. Vol. 8.
- Gustafson, D. 1997.** El cultivo del aguacate - distribución mundial, razas, variedades. In: *Fruticultura Tropical*. IV Edición. Santa Fé de Bogota, Colombia: Federación Nacional de Cafeteros de Colombia: 205-220.
- Gutiérrez, A. E. 1996.** Personal communication. National Seed Bank, Guatemala City, Guatemala.
- Gutiérrez, E.; Murillo, O.; Camacho, P. 1987.** Algunos aspectos epidémicos del jaól *Alnus acuminata* (HBK) O. Kuntze en Costa Rica. *Turrialba*. 37: 105-111.
- Gütterman, Y. 1991.** Maternal effects on seeds during development. In: Fenner, M., ed. *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Oxon, U.K.: Commonwealth Agricultural Bureau International: 27-59.

Referencias Bibliográficas

- Guzman, D. J. 1950.** Especies útiles de la flora Salvadoreña. 2ded. San Salvador, El Salvador: Imprenta Nacional. 691 p.
- Guzmán, D. J. 1980.** Especies útiles de la flora salvadoreña. Medico Industrial. Tomo 1. 4th ed. San Salvador, El Salvador: Dirección de Publicaciones, Ministerio de Educación. 703 p.
- Guzmán Grajales, S. M.; Walker, L. R. 1991.** Differential seedling responses to litter after Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica*. 23: 407-413.
- Gyimah, A. 1987.** Fungi associated with seeds of some forest trees of Ghana. Technical Bulletin of the Forest Products Research Institute. 7: 14-27.
- Haas, A.; Wilson, L., eds. 1985.** Coconut wood: processing and use. FAO Forestry paper 57. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 58 p.
- Hack, R. B. 1950.** Notes on trees of Chirinda Forest, Mount Selinda. The Rhodesia Agricultural Journal. 47: 398-404.
- Hagedorn, S. F.; Raubenheimer, G. L. 1996.** Flowering and pollination studies of *Pinus patula*: First results. ICFR Bulletin Series 04/96, Pietermaritzburg, South Africa: [Publisher unknown]. 13 p.
- Haines, R. J.; Nikles, D. G. 1987.** Seed production in *Araucaria cunninghamii*—the influence of biological features of the species. *Australian Forestry*. 50(4): 224-230.
- Hall, J. S.; Seymour, F. C. 1978.** Combretaceae in Nicaragua. *Phytologia*. 38(5): 369-383.
- Hall, P.; Orrell, L. C.; Bawa, K. S. 1994.** Genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *American Journal of Botany*. 81: 1104-1111.
- Hallé, F.; Oldeman, R. A. A. 1975.** An essay on the architecture and dynamics of growth of tropical trees. Kuala Lumpur, Malaysia: Penerbit Universiti Malaya. 156 p.
- Hallé, F.; Oldeman, R. A. A.; Tomlinson, P. B. 1978.** Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, Germany: Springer Ver-lag. 441 p.
- Halliday, J. 1984.** Register of nodulation reports for leguminous trees and other arboreal genera with nitrogen fixing trees. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports*. 2: 38-45.
- Halliday, J.; Nakao, P. 1984.** Technical note on the germination of leguminous trees. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 19 (special issue): 231-234.
- Halma, F. F.; Frolich, E. 1949.** Storing avocado seeds and hastening germination. [Place of publication unknown]: California Avocado Society Yearbook: 136-138.
- Han, B. et al., 1997.** The recalcitrant plant species, *Castanospermum australe* and *Trichilia dregeana*, differ in their ability to produce dehydrin-related polypeptides during seed maturation and in response to ABA or water-deficit-related stresses. *Journal of Experimental Botany*. 48: 1717-1726.
- Hangyal-Balul, W. 1973.** Microflora examinations of Scots and Black pine seeds. *Erd. Kut.* 69 (2): 171-179.
- Hanna, P. J. H. 1984.** Anatomical features of the seed coat of *Acacia kempeana* (Mueller) which relate to an increased germination rate induced by heat treatment. *New Phytologist*. 96: 23-29.
- Hannan, A. 1981.** Ganges flow and salinity problems. *Bangladesh Journal of Water Resource Research*. 2(1): 20-27.
- Haque, M. A.; Rahman, A. H. M. M.; Choudhury, J. H. 1984.** Effect of harvesting time and sowing interval of Garjan seeds on germination.
- Bano Biggyan Patrika**. 14(1&2): 30-35. **Harding, J.H. 1952.** The effect of mechanical dewinging on *Pinus pinaster* seedlings. *Australian Forester*. 16: 47-52.
- Hargreaves, D.; Hargreaves, B. 1965.** Tropical trees. Lahaina, HI: Ross-Hargreaves. 64 p.
- Harley, J. L.; Smith, S. E. 1983.** Mycorrhizal symbiosis. New York: Academic Press. [Not paged].
- Harlow, W. M.; Harrar, E. S. 1969.** Textbook of dendrology. 5th ed. New York: MacGraw Hill Book Company. 512 p.
- Harms, K. E.; Dalling, J. W.; Alzprúa, R. 1997.** Regeneration from cotyledons in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica*. 29: 234-237.
- Harper, J. L. 1967.** A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*. 55: 247-270.
- Harper, J. L. 1977.** Population biology of plants. New York: Academic Press. [Not paged].
- Harper, J. L.; Lovell, P. H.; Moore, K. G. 1970.** The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 327-356.
- Harper, J. L.; White, J. 1974.** The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 419-463.
- Harries, H. C. 1978.** The evolution, dissemination, and classification of *Cocos nucifera* L. *Botanical Review*. 44: 265-319.
- Harrington, J. F. 1972.** Seed storage and longevity. In: Kozłowski, T.T., ed. *Seed biology*. London, U.K.: Academic Press: 145-245. Vol. 3.
- Harris, L. D.; Silva-López, G. 1992.** Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. In: Fiedler, P.L.; Jain, S.K., eds. *Conservation biology*. New York: Chapman & Hall: 197-237.
- Harrow, W. M.; Ellwood, S. H. 1950.** Textbook of dendrology. 3rd ed. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 555 p.
- Harsh, N. S. K.; Dadwal, V. S.; Jamaluddin, N. 1992.** A new post-emergence damping off disease of *Eucalyptus* seedlings. *Indian Forester*. 118: 279-283.
- Harsh, N. S. K.; Joshi, K. C. 1993.** Loss assessment of *Albizia lebbek* seeds due to insect and fungus damage. *Indian Forester*. 119: 932-935.
- Hartshorn, G. 1972.** The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant, and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Washington, DC: George Washington University. 119 p. Ph.D. dissertation.
- Hartshorn, G.; Poveda, L. 1983.** Checklist of trees. In: Costa Rican Natural History. Chicago: University of Chicago Press. 816 p.
- Hartshorn, G. A. 1980.** Neotropical forest dynamics. *Biotropica*. 12 (Suppl.): 23-30.
- Hartshorn, G. S. 1978.** Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P. B.; Zimmerman, M. H., eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press: 617-638.
- Hartshorn, G. S. 1983a.** *Hura crepitans* (Jabillo, Sandbox Tree). In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican Natural History*. Chicago: University of Chicago Press: 251-252.
- Hartshorn, G. S. 1983b.** *Pentaclethra macroloba* (Gavilán). In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 301-303.
- Harwood, C. 1990.** Provenance collections of *Grevillea robusta* (silky oak). *Forest Genetic Resources Information*. 18: 17-20.
- Harwood, C. E. 1994.** Human food value of the seeds of some Australian dry-zone acacias. *Journal of Arid Environments*. 27: 25-27. Harwood, C. E.; Applegate, G. B.; Robson, K. J.;
- Haines, M. W. 1994.** In: Drysdale, R. M.; John, S. E. T.; Yapa, A. C., eds. *Proceedings of an international symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed*; 1993 June 14-16; Chiang Mai, Thailand. [Place of publication unknown]: Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Center: 233-239.
- Harwood, C. E.; Matheson, A. C.; Gororo, N.; Haines, M. W. 1991.** Seed orchards of *Acacia auriculiformis* at Melville Island, Northern Territory, Australia. In: Turnbull, J.W., ed. *Advances in tropical acacia research: Proceedings of an international workshop held in Bangkok, Thailand*. Australian Centre for International Agricultural Research Proceedings Series. 35: 87-91.
- Hasan, K. A. 1963.** Shade trees for tea: their functions and behavior. *Tea Journal of Pakistan*. 1(2): 14.
- Hassan, S. M.; Howlader, N. I. 1970.** Coastal afforestation in Noakhali District. *Forest Dale News*. 2(3): 41-49.
- Hassan, S. M.; Howlader, N. I. 1979.** Coastal afforestation in Noakhali District. In: White, K.J., ed. *Research consideration in coastal afforestation*. Food and Agriculture Organization, United Nations, UNDP/FAO Project BGD/72/005. Chittagong, Bangladesh: Forest Research Institute: 3-10.
- Hay, F. R.; Probert, R. J. 1995.** Seed maturity and the effects of different drying conditions on desiccation tolerance and seed longevity in foxglove (*Digitalis purpurea* L.). *Annals of Botany*. 76: 639-647.
- Hayes, W. R. 1953.** Fruit growing in India. 2ded. Allahabad, India: Kitabistan: 355-359.

Referencias Bibliográficas

- Hazlett, D. L. 1979. A first report on the vegetation of Celaque. Ceiba. 23: 11-128.
- Hazlett, D. L. 1987. Seasonal cambial activity for *Pentaclethra Goethalsia* and Carapa trees in Costa Rican lowland forest. Biotropica. 19(4): 357-360.
- Heaney, L. R. 1983. *Sciurus granatensis*. In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 489-490.
- Heck, G. E. 1937. Average strength and related properties of five foreign woods tested at the Forest Products Laboratory. Lab. Rep. R1139. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 5 p.
- Heckel, E. M. 1898. Sur quelques phénomènes morphologiques de la germination dans *Ximenia americana*L. Bulletin de la Société Botanique, France. 45: 438-441.
- Hedegart, T.; Lauridsen, E. B.; Keiding, H. 1975. Teak. In: Faulkner, R., ed. Seed orchards: International Union of Forest Research Organizations Working Party on Seed Orchards (S2.03.3). Forestry Commission Bulletin 54. London, U.K.: Forestry Commission: 139-142. Chapter 13, Part D.
- Hedlin, A. F.; Eungwijarnpanya, S. 1984. Some observations on damage to seeds of *Acacia catechu* Willd., by a seed beetle, *Bruchus bilineatophygus* Pic. (Coleoptera: Bruchidae). Embryon. 1: 57-65.
- Hegde, N. G. 1992. Neem: Silviculture and production. Neem Newsletter. 9: 1-4.
- Heithaus, E. R.; Fleming, T. H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). Ecology Monographs. 48: 127-143.
- Henderson, A. 1988. Pollination biology of economically important palms. Advances in Economic Botany. 6: 36-41.
- Hendricks, S. B.; Borthwick, H. A. 1967. The function of phytochrome in regulation of plant growth. Proceedings, National Academy of Sciences. 58: 2125-2139.
- Hendry, G. A. F. 1993. Oxygen, free radical processes and seed longevity. Seed Science Research. 3: 141-153.
- Hendry, G.A.F. et al., 1992. Free radical processes and loss of viability during desiccation in the recalcitrant species *Quercus robur* L. New Phytologist. 122: 273-279.
- Henriques, R. P. B.; Sousa, E. C. E. G. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. Biotropica. 21: 204-209.
- Hernández. 1980. Magnoliacea. Flora de Veracruz, México. Fascículo 14. [Sin página].
- Hernández, H. M. 1967. Hibridación de tres especies del género *Pinus*. México, D.F., Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México. 55 p. Tesis Profesional.
- Hernández, H. M. 1991. Taxonomía, distribución, geográfica y biología reproductiva de *Calliandra calothyrsus* (Leguminosae: Mimosoideae), una especie con potencial agroforestal. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. 62: 121-132.
- Hernández-González, J. J. 1986. Variación morfológica de acículas, conos y semillas de *Pinus chiapensis* de Oaxaca y Chiapas. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 91 p. Tesis Profesional.
- Herrera, C. M.; Jordano, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecology Monographs. 51: 203-218.
- Herrera, F. L. 1941. Sinopsis de la flora de Cusco. Tomo 1. Lima, Perú: [Editorial desconocida]. [Sin página].
- Herrera, Z.; Morales, A. 1993. Propiedades y usos potenciales de 100 maderas nicaragüenses. Laboratorio de Tecnología de la Madera, Servicio Forestal Nacional, Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente. Managua, Nicaragua: Editorial Hispamer. 178 p.
- Hershey, C. H. 1992. Manihot genetic diversity. In: International Plant Genetics Resources Institute, ed. International network for cassava genetic resources. Cali, Colombia: International Plant Genetics Resources Institute, Centro Internacional de Agricultura Tropical: 111-134.
- Heslop-Harrison, J. 1968. The pollen cell wall. Science. 161: 230-237.
- Heslop-Harrison, J. 1979a. Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of rye (*Secale cereale* L.). Annals of Botany. 1 (Suppl.): 1-47.
- Heslop-Harrison, J. 1979b. Pollen walls as adaptive systems. Annals of the Missouri Botanical Garden. 66: 813-829.
- Heslop-Harrison, J. et al., 1973. Pollen-wall proteins: gametophytic and sporophytic functions in pollen walls of Malvaceae. Annals of Botany. 37: 402-412.
- Hesse, M. 1979. Entwicklungsgeschichte und ultrastruktur von pollenkitt und exine beinahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der Oleaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae und Asteraceae. Plant Systematics and Evolution. 132: 107-139.
- Heywood, V. H. 1978. Flowering plants of the world. London, U.K.: Oxford University Press.
- Heywood, V. H. 1993. Flowering plants of the world. London, U.K.: B.T. Batsford Ltd. 335 p.
- Hickey, L. J. 1974. Foliar venation. In: Radford, A.E.; Dickson, W.C.; Massey, J.R.; Bell, R.C., eds. Vascular plant systematics. New York: Harper & Row: 192-198.
- Hieppo, P. 1993. 102. Olacaceae. In: Gerts-Van Rijn, A.R.A., ed. Flora of the Guianas. Koenigstein, Germany: Koeltz Scientific Books. Series A: Phanerogams, Fascicle 14: 3-35.
- Higgins, T. J. V. 1984. Synthesis and regulation of major proteins in seeds. Annual Review of Plant Physiology. 35: 191-221.
- Hijoyo, S. 1993. Applied procedure in vegetative propagation of *Gmelina arborea*. In: Proceedings of the regional symposium on recent advances in mass clonal multiplication of forest trees for plantation programmes; 1992 December 1-8; Cisarua, Bogor, Indonesia. Food and Agriculture Organization/ RAS/91/004 Field Document 4. Manila, Philippines: [Publisher unknown]: 305-309.
- Hilhorst, H. W. M.; Torop, P. E. 1997. Review on dormancy, germinability and germination in crop and weed seeds. Advances in Agronomy. 61: 111-165.
- Hillman, W. S. 1969. The physiology of phytochrome. Annual Review of Plant Physiology. 18: 301-324.
- Hilty, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. Biotropica. 12: 292-306.
- Hirano, R. T. 1990. Propagation of the sandal-wood tree. In: Proceedings of the symposium on sandalwood in the Pacific; 1990 April 9-11; Honolulu, HI. Gen. Tech. Rep. PSW-122. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: 43-45.
- Hiratsuka, Y.; Langor, D. W.; Crane, P. E. 1995. A field guide to forest insects and diseases of the prairie provinces. Special Report 3. [City unknown], Canada: Canadian Forest Service. 297 p.
- Hladik, A.; Hladik, C. 1969. Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). Terre et Vie. 1: 27-117.
- Hocking, D., ed. 1993. Trees for drylands. New Delhi, India: Oxford & IBH Publishing Co. 370 p.
- Hodge, G. R.; Dvorak, W. S. 1998. A cross country assessment of *P. tecunumanii* for adaptability and productivity. Manuscript in preparation. [No additional information available.]
- Hoekstra, F. A. et al., 1997. Membrane stabilization in the dry state. Comparative Bio-chemistry and Physiology. 117A: 335-341.
- Hoekstra, F. A.; Crowe, J. H.; Crowe, L. M. 1992. Germination and ion leakage are linked with phase transitions of membrane lipids during imbibition of *Typha latifolia* pollen. Physiologia Plantarum. 84: 29-34.
- Hoekstra, F. A.; Van Roekel, T. 1988. Desiccation tolerance of *Papaver dubium* L. pollen during its development in the anther: possible role of phospholipid and sucrose content. Plant Physiology. 88: 626-632.
- Hofmann, P.; Steiner, A. M. 1989. An updated list of recalcitrant seeds. Landwirtschaftliche Forschung. 42: 310-323.
- Holbrook, N. M.; Whitbeck, J. L.; Mooney, H. A. 1995. Drought responses of neotropical dry forests. In: Bullock, D.H.; Mooney, H.A.; Medina, E., eds. Seasonally dry tropical forests. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 243-276.
- Holdridge, L. R. 1940a. Some notes on the man- grove swamps of Puerto Rico. Caribbean Forester. 1: 19-29.
- Holdridge, L. R. 1940b. A rapid method of extracting balsa seed. Caribbean Forester. 1(2): 25.
- Holdridge, L. R. 1942. Trees of Puerto Rico. Occas. Pap. 2. Río Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Tropical Forest Experiment Station. 105 p. Vol. 2.

Referencias Bibliográficas

- Holdridge, L. R. 1946. [A proposed system of classification of the plant formations of the world]. Science. (April). [Not paged].
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. San José, Costa Rica: Tropical Science Center. 206 p.
- Holdridge, L. R. 1970. Manual dendrológico para 1000 especies arbóreas en la República de Panamá. Ciudad de Panamá, Panamá: Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. 325 p.
- Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. San José, Costa Rica: Editorial IICA. 220 p.
- Holdridge, L.R. *et al.*, 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Oxford, U.K.: Pergamon Press. 747 p.
- Holdridge, L.R.; Poveda, L.J. 1975. Árboles de Costa Rica. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical. 546 p.
- Holdridge, L. R.; Poveda, L. J.; Jiménez, Q. 1997. Árboles de Costa Rica. Palmas, otras monocotiledóneas arbóreas y árboles de Hojas compuestas o lobuladas. 2nded. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical. 522 p. Vol. 1.
- Holmes, G. D.; Buszewicz, G. 1958. The storage of seed of temperate forest tree species. Forestry Abstracts. 19: 313-322.
- Homfray, C. K. 1935. Nursery and plantation notes for Bengal. Calcutta, India: Bengal Government Press. [Not paged].
- Homfray, C. K. 1936. Notes on thinning in plantations. Bengal Forest Bull. No. 1. Silviculture Series No. 1. Alipore, Bengal, India: Government Printing. [Not paged].
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1990. A comparison of maturation drying, germination, and desiccation tolerance between developing seeds of *Acer pseudoplatanus* L. and *Acer platanoides* L. New Phytologist. 116: 598-596.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1992a. Optimum air-dry seed storage environments for arabica coffee. Seed Science and Technology. 20: 547-560.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1992b. Development of desiccation tolerance in Norway maple (*Acer platanoides* L.) seeds during maturation drying. Seed Science Research. 2: 169-172.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1995. Interspecific variation in seed storage behaviour within two genera – *Coffea* and *Citrus*. Seed Science and Technology. 23: 165-181.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1996. A protocol to determine seed storage behaviour. IPGRI Technical Bulletin 1. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute. 64 p.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1997a. The effect of the initial rate of drying on the subsequent ability of immature seeds of Norway maple (*Acer platanoides* L.) to survive rapid desiccation. Seed Science Research. 7: 41-45.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1997b. Ex situbiodiversity conservation by seed storage: multiple-criteria keys to estimate seed storage behaviour. Seed Science and Technology. 25: 157-161.
- Hong, T. D.; Ellis, R. H. 1998. Contrasting seed storage behaviour among different species of Meliaceae. Seed Science and Technology. 26: 77-95.
- Hong, T. D.; Linington, S.; Ellis, R. H. 1996. Seed storage behaviour: a compendium. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute. 656 p.
- Hooker, J. D. 1872. Flora of British India. Part I. London, U.K.: L. Reeve & Co. 42p.
- Hooker, J. D. 1879. The flora of British India. Ashford, Kent, U.K.: L. Reeve & Co. 290 p. Vol. 2.
- Hopkinson, J. Personal communication. [n.d.]. Department of Primary Industries, Research Station, Walkamin, Queensland 4872, Australia.
- Hor, Y. L. 1993. Seed testing for selected tropical trees in ASEAN Region. Review Paper 2. Muak Lek, Saraburi, Thailand: Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Center Project. 83 p.
- Hor, Y. L.; Pukittayacamee, P. 1993. Seed testing for selected tropical trees in ASEAN region. Review Paper 3. Muak-Lek, Saraburi, Thailand: Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Centre Project. 83 p.
- Hor, Y. L.; Stanwood, P. C.; Chin, H. F. 1990. Effects of dehydration on freezing characteristics and survival in liquid nitrogen of three recalcitrant seeds. Pertanika. 13: 309-314.
- Hor, Y. L.; Stanwood, P. C.; Chin, H. F. 1993. Cryopreservation of *Coffea liberica* seeds and embryos following desiccation and freezing treatments. Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science. 16: 75-80.
- Horbowicz, M.; Obendorf, R. L. 1994. Seed desiccation tolerance and storability: Dependence on flatulence-producing oligosaccharides and cyclitols - review and survey. Seed Science Research. 4: 385-405.
- Hossain, M. A. A. 1993. Early growth of *Albizia odoratissimain* Bangladesh. Nitrogen Fixing Tree Research Reports. 11: 62-63.
- Hou, J. Q.; Kendall, E. J.; Simpson, G. M. 1997. Water uptake and distribution in non-dormant and dormant wild oat (*Avena fatua* L.) Caryopses. Journal of Experimental Botany. 48: 683-692.
- Houkal, D. 1983. Cone and seed production of *Pinus oocarpa*. Proceedings: International Union of Forest Research Organizations symposium and workshop on genetic improvement and productivity of fast growing forest species; 1983 August 8-12; Aguas de São Pedro, Brazil. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 27-30.
- House, P. R. *et al.*, 1995. Plantas medicinales comunes de Honduras. Tegucigalpa, Honduras: Litografía López, S. de R. L. 555 p.
- Howard, A. L. 1951. A manual of the timbers of the world. London, U.K.: MacMillen Co. [Not paged].
- Howard, R. A. 1988. Flora of the Lesser Antilles: Leeward and Windward Islands. Dicotyledoneae - Part 1. Jamaica Plain, MA: Harvard University, Arnold Arboretum. 673 p. Vol. 4.
- Howe, E. E.; Jansen, G. R.; Giffilan, E. W. 1965. Amino acid supplementation of cereal grains as related to the world food supply. American Journal of Clinical Nutrition. 16: 315-320.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology. 58: 539-550.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. Ecology. 61: 944-959.
- Howe, H. F. 1981. Dispersal of a neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. Auk. 98: 88-98.
- Howe, H. F. 1982. Fruit production and animal activity in two tropical trees. In: Leigh, E.G., Jr.; Rand, A.S.; Windsor, D.M., eds. The ecology of tropical forests: seasonal rhythms and long-term changes. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press: 189-199.
- Howe, H. F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. In: Bawa, K.S.; Hadley, M., eds. Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere Series. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Group, Ltd.: 191-218. Vol. 7.
- Howe, H. F. 1993. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. Vegetatio. 107-108; 149-162.
- Howe, H. F.; DeSteven, D. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* Panama. Oecologia. 39: 185-196.
- Howe, H. F.; Ritcher, W. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*, within and between tree analysis. Oecologia. 53: 347-351.
- Howe, H. F.; Schupp, E. W.; Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). Ecology. 66: 781-791.
- Howe, H. F.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics. 13: 201-228.
- Howe, H. F.; Vande Kerckhove, G. A. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. Science. 210: 925-927.
- Howe, H. F.; Vande-Kerckhove, G. A. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. Ecology. 62: 1093-1106.
- Howe, R. W. 1972. Insects attacking seeds during storage. In: Kozłowski, T.T., ed. Seed Biology. New York: Academic Press: 247-300. Vol. 2.
- Hoyos, J. 1979. Los árboles de Caracas. Monografía No. 24. Segunda Edición. Caracas, Venezuela: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. 381 p.
- Hoyt, E. 1992. Conservando los parientes silvestres de las plantas cultivadas. [Localidad desconocida], DE: Addison Wesley Iberoamericana. 52 p.
- Hrazdina, G.; Jensen, R. A. 1992. Spatial organization of enzymes in plant metabolic pathways. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology. 43: 241-267.

Referencias Bibliográficas

- Hu, J.; Guo, C. G.; Shi, S. X. 1994. Partial drying and post-thaw preconditioning improve the survival and germination of cryopreserved seeds of tea (*Camellia sinensis*). Food and Agriculture Organization/International Board for Plant Genetic Resources Newsletter 94: 25-28.
- Hu, T. W. 1986. Pulp and paper uses of nitrogen fixing tree species. Nitrogen Fixing Tree Association Development Publications Series. Waimanalo, HI: Nitrogen Fixing Tree Association. 13 p.
- Huang, A. H. C. 1992. Oil bodies and oleosins in seeds. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology. 43: 177-200.
- Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1990. The fate of juvenile trees in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In: Bawa, K.S.; Hadley, M., eds. Reproductive ecology of tropical forest plants. Paris, France: Parthenon Publishing Group and United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization: 317-341.
- Hubbell, S. P.; Werner, P. A. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. American Naturalist. 113(2): 277-293.
- Hubert, J. D. 1997. Interspecific hybrids of the important multipurpose tree, *Calliandra calothyrsus* Meisn. Oxford, U.K.: University of Oxford, Balliol College. 73 p. M.S. thesis.
- Hudson, J. M.; Guevara, J.; Rodríguez, W. 1981. Diseminación natural de semillas de *Pinus oocarpa* en Honduras e implicaciones para la regeneración natural. Artículo Científico 3. Siguatepeque, Honduras: Escuela Nacional de Ciencias Forestales. 13 p.
- Hueck, K. 1978. Walder Sudamerikas (Los bosques de Sudamerica). Serie de publicaciones de la Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit. Bad Hersfeld, Alemania: [Editorial desconocida]. [Sin páginas].
- Hughes, C. 1988. Phytochemical mimicry of reproductive hormones and modulation of herbivore fertility by phytoestrogens. Environmental Health Perspectives. 78: 171-175.
- Hundley, H. G. 1956. Padauk, *Pterocarpus macrocarpus* Kurz. Burma Forester. 7(1): 6-38.
- Hurly, R. F.; Van Staden, J.; Smith, M. T. 1991. Improved seed germination in seeds of guayule (*Parthenium argentatum*) following polyethylene glycol and gibberellic acid pretreatments. Annals of Applied Biology. 118: 175-184.
- Hurtado, F. 1996. Efecto del manejo del bosque sobre la estructura poblacional de seis especies arbóreas en la Península de Osa, Costa Rica. San Pedro de Montes de Oca, Colombia: Universidad de Costa Rica. 101 p.
- Huss, E. 1956. Research into damage to tree seeds by dewinging. Medd. Stockholm: Skogsforsknings-institute. 39:3.
- Hutchinson, J. 1964. The genera of flowering plants (Angiospermae) Dicotyledones. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 516 p. Vol. 1.
- Hutchinson, J. 1967. The genera of flowering plants. Dicotyledones. Oxford, UK: Clarendon Press. 659 p. Vol. 2.
- Hutchinson, J. 1969. Evolution and phylogeny of flowering plants. London, UK: Academic Press. 717 p.
- Hutchinson, J.; Dalziel, J. M. 1958. Flora of West Tropical Africa, 2nded. London: Crown Agents for Overseas Governments and Administrations. 828 p.
- Hutton, E. M.; Gray, S. G. 1959. Problems in adapting *Leucaena glauca* as a forage in the Australian tropics. Empire Journal of Experimental Agriculture. 27(107): 187-196.
- Hyde, E. O. 1954. The function of the hilum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and the permeability of the testa. Annals of Botany. 18: 241-256. IBPGR (See International Board for Plant Genetic Resources)
- Ibrahim, A. E.; Roberts, E. H. 1983. Viability of lettuce seeds. I. Survival in hermetic storage. Journal of Experimental Botany. 34: 620-630.
- Ibrahim, Z. 1993. *Acacia mangium* growing and utilization. Chapter 2: Reproductive biology. In: Awang, K.; Taylor, D., eds. Monograph of the Winrock International and Food and Agricultural Organization of the United Nations. Bangkok, Thailand: [Publisher unknown]: 21-34. ICRAF (See International Center for Research in Agroforestry).
- Iji, P. A.; Tarawali, G.; Baba, M. 1993. The influence of stage of development and sowing depth on seed quality and seedling emergence of *Gliricidia sepium*. Seed Science and Technology. 21: 197-202.
- Ijlin, W. S. 1957. Drought resistance in plants and physiological processes. Annual Review of Plant Physiology. 3: 341-363.
- Imam, S. A. 1982. The Sunderbans and its future. In: Proceedings of the second Bangladesh national conference on forestry; 1982 January 21-26; Dhaka, Bangladesh. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 19-24. INCAP (See Instituto Nutrición de Centro América y Panamá)
- Indian Standards Institution. 1955. Code of practice for preservation of timber. Delhi, India: Indian Standards Institution: 401-1954.
- Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge. 1952. Manioc (*Manihot utilissima*). [Place of publication unknown]: Institut National pour l'etude Agronomique du Congo Belge. [Not paged].
- Inouye, D. W. 1975. Why don't more humming-bird-pollinated flowers have dark-colored pollen? American Naturalist. 109: 377-378.
- Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente. 1992. Descripción Anatómica y Propiedades Físico - Mecánicas de 23 maderas Nicaragüenses. Managua, Nicaragua: Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente, Laboratorio de Tecnología de La Madera. 2 p. Ficha Técnica.
- Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente. 1993a. Secado al aire de 37 maderas nicaragüenses. Managua, Nicaragua: Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente, Laboratorio de Tecnología de la Madera, Servicio Forestal Nacional. 124 p.
- Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente. 1993b. Preservación de 34 maderas nicaragüenses. Managua, Nicaragua: Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente, Laboratorio de Tecnología de la Madera, Servicio Forestal Nacional, 42 p.
- Instituto Nutrición de Centro América y Panamá—Comite Internacional de Nutrición para la Defensa Nacional (ICNND). 1961. Tabla de Composición de Alimentos para América Latina. [Localidad desconocida], Guatemala: Instituto de Nutrición de Centro América y Panamá. [Sin página].
- International Board for Plant Genetic Resources. 1976. Report of the IBPGR working group on engineering, design and cost aspects of long-term seed storage facilities. International Board for Plant Genetic Resources: Rome, Italy. [Not paged].
- International Board for Plant Genetic Resources. 1992. Annual report 1991. Rome, Italy: International Board for Plant Genetic Resources. [Not paged].
- International Center for Research in Agroforestry. 1992. A selection of useful trees and shrubs for Kenya. Nairobi, Kenya: International Center for Research in Agroforestry. 225 p.
- IRENA (Ver Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente)
- Irvine, F. R. 1961. Woody plants of Ghana. London, U.K.: Oxford University Press. 868 p.
- Irwin, H. S.; Barneby, R. C. 1982. The American Cassiinae. A synoptical revision of Leguminosae tribe Cassiinae subtribe Cassiinae in the New World. Memoirs of the New York Botanical Garden. 35(1): 1-454.
- Isaza, N. 1996. Personal communication. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia.
- Isely, D. 1973. Leguminosae of the United States: I. Subfamily Mimosoideae. Memoirs of the New York Botanical Garden. 25(1): 1-152.
- Isely, D. 1975. Leguminosae of the United States: II. Subfamily Caesalpinioideae. Memoirs of the New York Botanical Garden. 25(2): 1-228.
- International Seed Testing Association. 1996. International rules for seed testing, 1996. Seed Science and Technology. 24, (Suppl.) [Not paged].
- Ivanov, P. V.; Zlatanova, J. S. 1989. Quantitative changes in the histone content of the cytoplasm and the nucleus of germinating maize embryo cells. Plant Physiology and Biochemistry. 27: 925-930.
- Jackson, G. 1974. Cryptogean germination and other seedling adaptations to the burning of vegetation in Savanna regions: the origin of the pyrophytic habit. New Phytologist. 73: 771-780.
- Jackson, J. F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. Biotropica. 13: 121-130.
- Jacobson, J. V. 1984. The seed: germination. In: Johri, B.M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 611-646.
- Jahn, S. A. A. 1986. Proper use of African natural coagulants for rural water supplies. Rossdorf, Germany: TZ Verlagsgesellschaft. 541 p.

Referencias Bibliográficas

- Jahn, S. A. A. 1989.** Moringa oleifera for food and water purification-selection of clones and growing of annual short stem. *Entwicklung und Ländlicher Raum*. 4: 22-25.
- Jahn, S. A. A. 1991.** The traditional domestication of a multipurpose tree *Moringa stenopetala* (Balk.f.) Cuf. in the Ethiopian Rift Valley. *Ambio*. 20(6): 244-247.
- Jaiswal, V. S.; Amin, M. N. 1990.** Tissue culture abstracts. Seventh international conference on plant cell tissue culture; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. [City unknown], Bangladesh: University of Rajshahi, Department of Botany. [Not paged].
- James, R. L. 1983.** Fusarium root disease of containerized seedlings at the Montana State Nursery. Missoula, MT. [Publisher unknown]. [Not paged].
- James, R. L. 1985.** Diseases of conifer seedlings caused by seed-borne Fusarium species. Symposium on conifer tree seed in the inland Mountain West; [Date of meeting unknown]; Missoula, MT. Missoula, MT: University of Montana: 5-7.
- James, R. L.; Genz, D. 1981.** Ponderosa pine seed treatments: Effects on seed germination and disease incidence. *Northern Region* 81(6). Missoula: MT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 13 p.
- Janerette, C. A. 1979.** The pathogenicity of fungi, isolated from sugar maple seeds. *Tree Planter's Notes*. 30(2): 12-14.
- Janos, D. P. 1980.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect tropical rainforest plant growth. *Ecology*. 61: 151-162.
- Jansen, D. H. 1974.** Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting in the Dipteroocarpaceae. *Biotropica*. 6: 69-103.
- Jansen, D. L. 1975.** Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science*. 189(4194): 145-147.
- Jansen, D. L. 1983.** *Costa Rican Natural History*. Chicago: University of Chicago Press. 816 p.
- Janson, C. H. 1983.** Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*. 219: 187-189.
- Janson, C. H.; Emmons, L. H. 1990.** Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. In: Gentry, A.H., ed. *Four neotropical rainforests*. New Haven, CT: Yale University Press: 314-338.
- Janzen, D. H. 1982.** Cenizaro tree (Leguminosae: *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *American Journal of Botany*. 69: 1296-1276.
- Janzen, D. H. 1970.** Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1971a.** Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1971b.** Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology*. 52: 964-979.
- Janzen, D. H. 1977.** Intensity of predation on *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Merobruchus columbinus* and *Stator limbata* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Tropical Ecology*. 18: 162-176.
- Janzen, D. H. 1982.** Ecological distribution of chlorophyllous developing embryos among perennial plants in a tropical deciduous forest. *Biotropica*. 14: 232-236.
- Janzen, D. H. 1983a.** Coendu mexicanum. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 460-461.
- Janzen, D. H. 1983b.** *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press. 816 p.
- Janzen, D. H. 1983c.** *Eira barbara*. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 469-470.
- Janzen, D. H. 1983d.** *Odocoileus virginianus*. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 481-483.
- Janzen, D. H. 1983e.** *Pithecellobium saman* (Cenizaro, Genizero, Raintree). In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 305-307.
- Janzen, D. H. 1983f.** *Tapirus bairdii*. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 496-497.
- Janzen, D. H. 1991.** *Historia Natural de Costa Rica*. Traducido del Inglés por: Chavarría M. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica. 822 p.
- Janzen, D. H.; Liesner, R. 1980.** Annotated check-list of plants of lowland Guanacaste province, Costa Rica, exclusive of grasses and non-vascular cryptogams. *Brenesia*. 18: 15-90.
- Janzen, D. H.; Martin, P. S. 1982.** Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*. 215: 19-27.
- Janzen, D. H. et al., 1976.** Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*. 57: 1068-1075.
- Janzen, D. H.; Vázquez-Yañez, C. 1991.** Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M., eds. *Rain forest regeneration and management*. Man and the biosphere series. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Co., Ltd.: 137-157. Vol. 6.
- Janzen, D. H.; Wilson, D. E. 1983.** Mammals. In: Janzen, D.H., ed. *Costa Rican natural history*. Chicago: University of Chicago Press: 426-442.
- Jara, L. F. 1996.** Catálogo de semillas forestales. Ministerio de Agricultura y Ganadería. San Andrés, El Salvador: Unidad de Producción de Medios, Centro Agronómico Tropical de Capacitación y Enseñanza. 19 p.
- Jara, L. F.; Valle, M. A. 1997.** Producción y rendimiento de semilla de diez especies tropicales en América Central. In: Salazar, R., ed. *Avances en la producción de semillas forestales en América Latina*. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 229-248.
- Jarquín, B. H. J.; Cervantes, G. E. 1980.** El Júcaro. INIREB Informa. Comunicado No. 39. Sobre recursos bióticos potenciales del país. Xalapa, Ver. México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 3 p.
- Jarret, F. M. 1959.** Studies on *Artocarpus* and allied genera. III. Revision of *Artocarpus* sub-genus *Artocarpus*. *Journal of Arnold Arboretum* 40: 113-368.
- Jasso-Mata, J. 1982.** Ensayo preliminar de selección y cruzamientos en una población natural de *Pinus montezumae* Lamb. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 109 p. Tesis Profesional.
- Jasso-Mata, J.; Jiménez-Casas, M. 1994.** Fenología vegetativa y reproductiva de *Pinus leiophylla* en un huerto semillero sexual. In: XI Congreso Latinoamericano de Genética y XV Congreso de Fitogenética, Sociedad Mexicana de Fitogenética; 1994 Noviembre; Monterrey, N.L., México. [Lugar de publicación desconocido]; [Editorial desconocida]. 193.
- Jasso-Mata, J.; Martínez, H. I.; Jiménez-Casas, M.; Solís, P. 1995.** Manejo y floración de un huerto semillero sexual de *Pinus leiophylla* Schl. et. Cham. In: II Congreso Mexicano Sobre Recursos Forestales, Sociedad Mexicana de Recursos Forestales A.C.; 1995 Noviembre; Montecillo, México. [Lugar de publicación desconocido]; [Editorial desconocida]. 25 p.
- Jayawardena, V. P.; Perera, A. N. F. 1991.** Evaluation of feeding value of underutilized fodder species for small ruminants in Sri Lanka. 3rd annual congress, Post Graduate Institute of Agriculture; [Date of meeting unknown]; University of Peradeniya, Sri Lanka. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]. [Not paged].
- Jayaweera, D. M. A. 1982.** Medicinal plants (indigenous and exotic) used in Ceylon. Part IV. Colombo, Sri Lanka: National Science Council of Sri Lanka. 8 p.
- Jennings, D. L. 1976.** Breeding for resistance to African cassava mosaic disease: progress and prospects. Report of an interdisciplinary workshop; [Date of meeting unknown]; Muguga, Kenya. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]: 39-44.
- Jensen, M. 1995.** Trees commonly cultivated in Southeast Asia—an illustrated field guide. Publication: 1995/38. Bangkok, Thailand: Food and Agriculture Organization, Regional Office for Asia and the Pacific. 229 p.
- Jensen, W. A.; Salisbury, F. B. 1972.** Botany: an ecological approach. Belmont, CA: Wadsworth Publishers. 748 p. + Index.
- Jim, C. Y. 1991.** Diversity of amenity-tree species in Hong Kong. *Quarterly Journal of Forestry*. 85(4): 233-243.
- Jimenez, J. A. 1985.** *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.f. White mangrove. SO-ITF-SM-3. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, Institute of Tropical Forestry. 4 p.
- Jiménez, Q. 1993.** Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. San José, Costa Rica: INCAFO. 124 p.
- Jiménez Madrigal, Q. 1995.** Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. San José, Costa Rica: INBIO-The Nature Conservancy-National Heritage Foundation. [Sin página].

Referencias Bibliográficas

- Jiménez Madrigal, Q. 1997.** ¿Porqué se da la sinonimia? Un vistazo a los últimos cambios de nombres en especies forestales Costarricenses. Boletín Kuru 22, Mayo 1997. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Cartago. [Sin páginas].
- Jiménez, Q.; Estrada, A.; Arroyo, M. 1996.** Manual dendrológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica. 165 p.
- Jiménez, Q.; Poveda, J. L. 1991.** Árboles maderables nativos de Costa Rica. Contribución del Departamento de Historia Natural, Museo Nacional de Costa Rica. 5: 1-32.
- Jiménez-Saa, J. H. 1967.** Los árboles más importantes de la región de Upala, Costa Rica; Manual de identificación de Campo. Informe No. 3. San José, Costa Rica: Proyecto de Desarrollo Forestal en Zonas Selectas. FAO-Gobierno de Costa Rica. 183 p.
- John, T. V. 1990.** Mycorrhizal inoculation of container stock for restoration of self-sufficient vegetation. In: Berger, J. J., ed. Environmental restoration. Washington, DC: Island Press: 103-112.
- Johnson, C. D.; Lewis, G. P. 1993.** New host records for *Stator sordidus* and *S. limbatus* (Coleoptera: Bruchidae), with comments on bruchid feeding guilds. Coleopterists Bulletin. 47: 246-248.
- Johnson, C.D.; Siemens, D.H. 1992.** Observations on host plant and biogeographical differences in bruchid beetles in southern Ecuador. Biotropica. 24: 195-199.
- Johnson, R.A. et al., 1985.** Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant birds. Ecology. 66: 819-827.
- Johnston, I. M. 1930.** Studies in the Boraginaceae, VIII. Observations on the species of *Cordia* and *Tournefortia* known from Brazil, Paraguay, Uruguay and Argentina. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University. 92: 3-95.
- Johnston, I. M. 1935.** Studies in the Boraginaceae, X. The Boraginaceae of Northeastern South America. Journal of the Arnold Arboretum. 16: 1-64.
- Johnston, I. M. 1950.** Studies in the Boraginaceae, XIX. Cordiagerascanthusin Mexico and Central América. Journal of the Arnold Arboretum. 31: 172-195.
- Johnston, I. M. 1966.** Boraginaceae. Flora of Suriname. 4(1): 306-333.
- Jordano, P. 1983.** Fig-seed predation and dispersal by birds. Biotropica. 15: 38-41.
- Jordano, P. 1988.** Diet, fruit, choice, and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. Ardea. 76: 193-209.
- Jorgensen, J. 1990.** Conservation of valuable gene resources by cryopreservation in some forest tree species. Journal of Plant Physiology. 136: 373-376.
- Jorgensen, P. M.; León-Yáñez, S. 1999.** Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monographs from the Missouri Botanical Garden. 75: i-viii, 1-1182.
- Jorgensen, P. M.; Ulloa, C. 1994.** Seed plants of the high Andes of Ecuador—a checklist. AAU Reports. 34: 1-443.
- Joseph, H. C. 1929.** Germination and vitality of birch seeds. Botanical Gazette. 87: 127-151.
- Joshi, H. B. 1980.** The silviculture of Indian trees. Dipterocarpaceae. Delhi, India: The Controller of Publications. 471 p. Vol. 11.
- Joshi, H. B. 1987.** The silviculture of Indian trees. Revised. Delhi, India: Government of India Press. 344 p. Vol. 4.
- Juárez G., V.; Espinosa B., A.; Cedeño S., O. 1989.** Observaciones fenológicas en 70 especies forestales tropicales y su importancia en la producción. En: Memoria del Congreso Forestal Mexicano. Tomo 2. Toluca, México: [Editorial desconocido]: 874-882.
- Judd, C. S. 1920.** The koa tree. Hawaii Forester and Agriculturalist. 17: 30-35.
- Jurado, E.; Westoby, M.; Nelson, D. 1991.** Diaspore weight, dispersal, growth form and perennality of central Australian plants. Journal of Ecology. 79: 811-830.
- Kadambi, K. 1959.** Afforestation practices adopted in arid zone of Mysore State. In: Proceedings, Dry zone afforestation symposium, State experience papers; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. Dehradun, India: Forest Research Institute. [Not paged].
- Kalin-Arroyo, M. T. 1978.** Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill, R.M.; Raven, P.H., eds. 1978 Proceedings of the international legume conference. Advances in legume systematics; [Date and location of conference unknown]. Kew, U.K.: Royal Botanic Gardens: 723-769. Vol. 2.
- Kamaluddin, M. 1984.** Forest Ecology. Chittagong, Bangladesh: University of Chittagong, Institute of Forestry. 164 p.
- Kamaluddin, M.; Ali, M.; Bhuiyan, M. K. 1996.** Effects of auxin on rootings of cuttings and growth of seedlings of jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lam.). Chittagong University Studies, Part II. Science. 20(1): 71-75.
- Kamil, R. N.; Serwandi, K. 1975.** Tests on light wood species from lanjung, S. Sumatra, and Jasinga, W. Java for wood board. Forestry Abstracts. 36(7): 389.
- Kamra, S. K. 1989.** Collecting, processing, testing and storage of forest seed. FAO Field Document 2. Strengthening the capacity of forest seed production and supply in Vietnam. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 99 p.
- Kanzler, A. 1992.** Cone and seed production in *P. patula* measured at 5 sites in Natal. South African Pulp and Paper Industry forests research report (unpublished). P. O. Box 473, Howick 3290, South Africa. 5 p.
- Kapelle, M. 1996.** Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca de Costa Rica. Amsterdam, Holland: Universidad de Amsterdam. 319 p.
- Karsen, C. M. 1980/1981.** Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. Israel Journal of Botany. 29: 45-64.
- Kartasubrata, J. 1996.** Culture and uses of *Calliandra calothyrsus* in Indonesia. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*: Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 101-107.
- Kass, D. L. 1994.** *Erythrina* species: pantropical multipurpose tree legumes. In: Gutteridge, R.C.; Shelton, H.M., eds. Forage tree legumes in tropical agriculture. Oxon, U.K.: CAB International. 394 p.
- Kass, M.; Pérez, A.; Rodríguez. 1993.** Valor nutritivo de la biomasa comestible de diferentes especies y clones del género. In: Westley, S.B.; Powell, M.H., eds. *Erythrina* in the New and the Old Worlds. Nitrogen Fixing Trees Research Reports, Special Issue. 1993: 217-230.
- Kaufmann, J. H. 1983.** *Nasua narica*. In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 478-480.
- Keay, R. W. J. 1989.** Trees of Nigeria. Oxford, U.K.: Oxford Science Publications. 476 p.
- Kennard, W. C.; Winters, H. F. 1960.** Some fruits and nuts for the tropics. Misc. Pub. 801. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 134 p.
- Kerdelhué, C.; Hochberg, M. E.; Rasplus, J. Y. 1997.** Active pollination of *Ficus* sur by two sympatric fig wasp species in West Africa. Biotropica. 29: 69-75.
- Kermode, A. R. 1990.** Regulatory mechanisms involved in the transition from seed development to germination. Critical Reviews in Plant Science. 9: 155-195.
- Kermode, A. R. 1995.** Regulatory mechanisms in the transition from seed development to germination: interactions between the embryo and the seed environment. In: Galili, G.; Kigel, J., eds. Seed development and germination. New York: Marcel Dekker, Inc.: 273-332.
- Kermode, A. R. 1997.** Approaches to elucidate the basis of desiccation-tolerance in seeds. Seed Science Research. 7: 75-95.
- Kermode, A. R.; Bewley, J. D. 1985a.** The role of maturation drying in the transition from seed development to germination. I. Acquisition of desiccation-tolerance and germinability during development of *Ricinus communis* L. seeds. Journal of Experimental Botany. 36: 1906-1915.
- Kermode, A. R.; Bewley, J. D. 1985b.** The role of maturation drying in the transition from seed development to germination. II. Post-germination enzyme production and soluble protein synthetic changes within the endosperm of *Ricinus communis* L. seeds. Journal of Experimental Botany. 36: 1916-1927.
- Kermode, A. R.; Bewley, J. D. 1986.** The role of maturation drying in the transition from seed development to germination. IV. Protein synthesis and enzyme activity changes within the cotyledons of *Ricinus communis* L. seeds. Journal of Experimental Botany. 37: 1887-1898.

Referencias Bibliográficas

- Kermode, A. R.; Jiang, L. 1994.** The role of desiccation in the termination of storage protein gene expression. In: Programme and abstracts. International workshop: desiccation tolerance and sensitivity of seeds and vegetative plant tissues; [Date of workshop unknown]; Kruger National Park, South Africa. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]: 26.
- Kermode, A. R.; Pramanik, S. K.; Bewley, J. D. 1989.** The role of maturation drying in the transition from seed development to germination. VI. Desiccation-induced changes in messenger RNA populations within the endosperm of *Ricinus communis* L. seeds. *Journal of Experimental Botany*. 40: 33-41.
- Kermode, C. W.; Tin Htut, U.; Aung Din, U. 1975.** The forest types of Burma. *Burmese Forester*. 7(1): 6-38.
- Kessler, P. J. A. 1993.** Annonaceae. In: Kubitzki, K.; Rohwer, J.G.; Bittrich, V., eds. The families and genera of vascular plants. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 93-152.
- Kha, L. D. 1996.** Study on natural hybrids of *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* in Vietnam: Proceedings of the Queensland Forest Research Institute – International Union of Forest Research Organizations conference on tree improvement for sustainable tropical forestry; 1996 October 27-November 1; Caloundra, Queensland, Australia. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]: 328-332. Vol. 2.
- Khan, I. R. M. Z. H. 1977.** Management of the principal littoral tree species of the Sunderbans. *Bano Biggyam Parika*. 6(2): 1-5.
- Khan, R. P.; Wheeler, W. H.; Monroe, R. L.; Watson, A. 1965.** A reevaluation of the quarantine significance of *Cryptospora longispora* Servazzi on imported seed of the Norfolk Island pine, *Araucaria excelsa*. *Plant Disease Report*. 49: 656-659.
- Khatua, A. K.; Chakrabati, S. 1990.** Life history and seasonal activity of sal seed weevil, *Sitophilus* (Calandra) *rugicollis* Casey (Coleoptera: curculionidae). *Indian Forester*. 16: 63-70.
- Kietzka, E. 1997.** Personal communication. Mondi Paper Co., Pietermaritzburg, South Africa.
- Kietzka, J. E.; Denison, N. P.; Dvorak, W. S. 1996.** *Pinus greggii*, a promising new species for South Africa. In: Dieters, M.J.; Matheson, A.C.; Nikles, D.G. [and others], eds. Tree improvement for sustainable tropical forestry: Proceedings, Queensland Forest Research Institute-International Union of Forest Research Organizations conference; [Date of meeting unknown]; Caloundra, Australia. Gympie, Australia: Queensland Forestry Institute: 42-45.
- Kigel, J.; Ofir, M.; Kohler, D. 1977.** Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photothermal environment. *Journal of Experimental Botany*. 28: 1125.
- Kijkar, S. 1992.** Handbook: Vegetative propagation of *Acacia mangium* x *Acacia auriculiformis*. Muak-Lek, Saraburi, Thailand: Association of Southeast Asian Nations Forest Tree Seed Centre Project. 19 p.
- Kijkar, S. 1995.** *Azadirachta excelsa* (Jack) Jacobs: a lesser known species. Review paper 3. Muak Lek, Saraburi, Thailand: Association of Southeast Asian Nations Forest Tree Seed Centre Project. 33 p.
- Killeen, T. J.; Emilia, G. E.; Beck, S. G. 1993.** Guía de árboles de Bolivia. La Paz, Bolivia: Herbario Nacional de Bolivia y Missouri Botanical Garden, Quipus S.R.L. 958 p.
- Kiltie, R. A. 1981.** Stomach content of rain forest peccaries (*Tajassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*. 13: 234-236.
- Kimariyo, P. E. 1973.** Handling hardwood seeds in Tanzania. In: Seed problems. Paper 16. Stockholm, Sweden: International Union of Forest Research Organizations, Working Party S2.01.06. [Not paged]. Vol. 2.
- King, M. W.; Roberts, E. H. 1979.** The storage of recalcitrant seeds: achievements and possible approaches. Rome, Italy: International Board for Plant Genetic Resources. 96 p.
- Kirkbride, J. H. 1984.** Leguminosas do cerrado. Pesquisa Agropecuária Brasileira. 19: 23-46.
- Kirtikar, K. R.; Basu, B. D. 1918.** Indian medicinal plants. Delhi, India: Periodical Experts. [Not paged].
- Kirtikar, K. R.; Basu, B. D.; An, I. C. S. 1935.** Indian medicinal plants. 2nd ed. Allahabad, India: Lalit Mohan Basu. 2,793 p.
- Kitajima, K. 1994.** Relative importance of photo synthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98: 419-428.
- Klein, R. M. 1984.** Meliáceas. Flora Ilustrada Catarinense. [Localidad de publicación desconocida]: [Editorial desconocida]. 138 p.
- Klein, S.; Pollock, B. M. 1968.** Cell fine structure of developing lima bean seeds related to seed desiccation. *American Journal of Botany*. 55: 658-672.
- Knowles, O. H.; Parrotta, J. A. 1995.** Amazonian forest restoration: an innovative system for native species selection based on phenological data and performance indices. *Commonwealth Forestry Review*. 74: 230-243.
- Knowles, O. H.; Parrotta, J. A. 1997.** Phenological observations and tree seed characteristics in an equatorial moist forest at Trombetas, Para State, Brazil. In: Lieth, H.; Schwartz, M.D., eds. Phenology in seasonal climates I. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers: 67-86.
- Knox, R. B. 1984.** The pollen grain. In: Johri, B. M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 197-271.
- Knudsen, J. T.; Mori, S. A. 1996.** Floral scents and pollination in neotropical Lecythidaceae. *Biotropica*. 28: 42-60.
- Kobmoo, B. 1990.** Pretreatments for *Peltophorum dasyrachis* Kurz. seeds. Embryon. Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Centre, Muak Lek, Saraburi, Thailand. 3: 16-19.
- Kobmoo, B.; Hellum, A. K. 1984.** Hot water and acid improve the germination of *Cassia siamea* Britt. seeds. Embryon. Association of Southeast Asian Nations Canada Forest Tree Seed Centre, Muak Lek, Saraburi, Thailand. 1: 27-33.
- Koenig, A.; Venegas Tovar, L. 1978.** Ensayos con *Pinus caribaea* en las Gaviotas (Vichada). Bogotá: Proy, Investigación y Desarrollo Indu Forestal. [Not paged].
- Kokubo, A. 1987.** Mortality factors in seed of the Dipterocarpaceae (preliminary study). *Tropical Forestry*. 8: 21-25.
- Koptur, S. 1994.** Floral and extrafloral nectars of Costa Rican Ingatrees: A comparison of their constituents and composition. *Biotropica*. 26: 276-284.
- Kosasih, A.S. 1987.** The effect of *Shorea ovalis* fruit ripeness upon germination and seedling growth. *Bulletin Penelitian Kehutan*. 3: 19-27.
- Koster, K. L.; Leopold, A. C. 1988.** Sugars and desiccation tolerance in seeds. *Plant Physiology*. 88: 829-832.
- Kostermans, A. J. G. H. 1980.** Mimosaceae. Flora of Ceylon. Washington, DC: Smithsonian Institution. 1: 459-508.
- Kotter, M. M.; Farentinos, R. C. 1984.** Formation of penderosa pine ectomycorrhizae after inoculation with faeces of tassel-eared squirrels. *Mycologia*. 76: 758-760.
- Kovach, D. A.; Bradford, K. J. 1992a.** Imbibitional damage and desiccation tolerance of wild rice (*Zizania palustris*) seeds. *Journal of Experimental Botany*. 43: 747-757.
- Kovach, D. A.; Bradford, K. J. 1992b.** Temperature dependence of viability and dormancy of *Zizania palustris* var. *interior* seeds stored at high moisture contents. *Annals of Botany*. 69: 297-301.
- Kozłowski, T. T. 1971.** Growth and development of trees. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. New York: Academic Press. 443 p. Vol. 1.
- Kozłowski, T. T. 1986.** Effects on seedling development of direct contact of *Pinus resinosa* seeds or young seedlings with Captan. *European Journal of Forest Pathology*. 16(2): 87-90.
- Kraemer, J. H. 1951.** Trees of the Western Pacific region. Cincinnati: Tri-State Offset Co. 436 p.
- Kramer, P. J.; Kozłowski, T. T. 1979.** Physiology of woody plants. New York: Academic Press: [Not paged].
- Kress, W. J.; Beach, J. H. 1994.** Flowering plant reproductive systems. In: McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S., eds. La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago: University of Chicago Press: 161-182.
- Kribs, D. A. 1968.** Commercial foreign woods on the American market. London, U.K.: Constable. 241 p.
- Krishnapillay, B. et al., 1991.** Determination of seed testing standards - moisture content of *Hopea odorata* seeds. *Journal of Tropical Forest Science*. 4(2): 170-178.
- Krishnappa, D. G.; Geetha, K. S. 1977.** Cytotaxonomical studies in the genus *Thespesia*. *Indian Academy of Sciences Proceedings*. 85B(3): 156-159.

Referencias Bibliográficas

- Kroll, B. S.; Rios, J. T. 1992.** Las bombacáceas arbóreas del dantas. Revista Forestal del Perú. 19(1): 35-68.
- Krugman, S. L. 1966.** Artificial ripening of sugar pine seeds. Res. Pap. PSW-32. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. 7 p.
- Krugman, S. L.; Stein, W. I.; Schmitt, D. M. 1974.** Seed biology. In: Schopmeyer, C.S., coord. Seeds of woody plants in the United States. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture: 1-40.
- Krukoff, B. A. 1969.** Supplementary notes on the American species of *Erythrina*. III. Phytologia. 19(3): 113-175.
- Krukoff, B. A. 1982.** Notes on the species of *Erythrina*. Allertonia. 3(1): 121-138.
- Krukoff, B. A.; Barneby, R. C. 1974.** Conspectus of species of the genus *Erythrina*. Lloydia (Journal of Natural Products). 37: 332-459.
- Kubitzki, K. 1993.** Fagaceae. In: Kubitzki, K.; Rohwer, J.G.; Bittrich, V., eds. The families and genera of vascular plants. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 301-309.
- Kubitzki, K.; Kurz, H. 1984.** Synchronized dichogamy and dioecy in Neotropical Lauraceae. Plant Systematics and Evolution. 147: 253-266.
- Kubitzki, K.; Ziburski, A. 1994.** Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. Biotropica. 26: 30-43.
- Kuck, L. E.; Tongg, R. C. 1960.** Hawaiian flowers and flowering trees: a guide to tropical and semitropical flora. Rutland, VT: Charles E. Tuttle Co. 158 p.
- Kumar, A. V.; Prasad, S. V.; Rao, G. R. 1982.** Influence of growth regulators on germination of pollen of three tree species. Indian Journal of Plant Physiology. 25(2): 158-166.
- Kumar, P.; Purkayastha, B. K. 1972.** Note on germination of the seeds of lac hosts. Indian Journal of Agricultural Sciences. 42(5): 430-431.
- Kuo, W. H. J.; Shan, M-L.; Tseng, M-T. 1990.** Effects of temperature and seed moisture content on the longevity of sorghum seeds. Journal of the Agricultural Association of China. New Series. 149: 41.
- Kushalappa, K. A. 1977.** Teak plantations in Thailand. Indian Forester. 103(5): 323-328.
- Kyoach, W.; Norton, N. A. 1938.** Mechanical properties of certain tropical woods, chiefly from South America. Bull. 7. Ann Arbor, MI: University of Michigan, School of Forestry and Conservation. 87 p.
- Laboratorio de Productos Forestales. 1981.** Propiedades y usos de cuarenta y ocho especies maderables de Llanos de Cortés, Guanacaste. Convenio Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza-Universidad de Costa Rica-Ministerio de Agricultura y Ganadería. San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica. 296 p.
- Lackey, J. A. 1981.** Phaseolaceae. In: Polhill, R.M.; Raven, P.H., eds. Advances in legume systematics. Kew, U.K.: Royal Botanic Gardens: 301-327.
- Lagos, J. A. 1977.** Árboles del Campo Experimental. Editorial Universitaria. San Salvador, El Salvador: Universidad de El Salvador. 65 p.
- Laharrague, P. 1967.** Contribución al conocimiento de la reproducción espontánea en bosques cultivados de *Araucaria angustifolia*. Revista Forestal Argentina. XI: 3 [Sin páginas].
- Lakshmanan, K. K. 1972.** The monocot embryo. In: Varghese, M.; Grovel, R.K., eds. Vistas in plant sciences. New Delhi, India: Hissar: 61-110. Vol. 2.
- Lama Gutierrez, G. 1986.** Atlas de eucalipto. Sevilla, España: Ministerio de Agricultura. [Not paged].
- Lamb, A. F. A. 1955.** Forestry on private estates. Journal of the Agricultural Society of Trinidad and Tobago. 55: 169-183.
- Lamb, A. F. A. 1968.** *Gmelina arborea*: Fast growing timber tree of the lowland tropics. Commonwealth Forestry Review. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford, U. K. 33/34; 21-51.
- Lamb, A. F. A. 1993.** *Pinus caribaea*. Fast growing timber trees of lowland Tropics 6. Oxford, U. K.: Oxford University, Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institute. 254 p.
- Lamb, F. B. 1966.** Mahogany of tropical America. Ann Arbor, MI: The University of Michigan Press. 220 p.
- Lamberts, M.; Crane, J. H. 1990.** Tropical fruits. In: Janick, J.; Simon, J. E., eds. Advances in new crops. Portland, OR: Timber Press: 337-355.
- Lambeth, C. C.; Dvorak, W. S.; Endo, M. 1990.** White pine plantings in the highland of Colombia. Proceedings of a symposium on white pine provenances and breeding, International Union of Forest Research Organizations; 1990 August 5-11; Montreal, Canada. Gen. Tech. Rep. NE-155. U. S. Department of Agriculture, Forest Service: 11-18.
- Lambeth, C. C.; Vallejo, C. 1988.** Cone and seed production of *Pinus patulain* relation to elevation. Research Report 119. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia. 5 p.
- Lamont, B. B.; Ralph, C. S.; Christensen, P. E. S. 1985.** Mycophagous marsupials as dispersal agents for ectomycorrhizal fungi on *Eucalyptus calophylla* and *Gastrolobium bilbum*. New Phytologist. 101: 651-656.
- Lamprecht, H. 1990.** Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Eschborn, República Federal de Alemania: Gesellschaft für Technische Zusammenarbeir. 340 p.
- Lamprecht, H.; Liscano, C. 1957.** Estudios sobre la germinación de *Podocarpus rospigiosii* Pilger y su desarrollo en la juventud. Boletín IFLAIC, Mérida. (2): 43-72.
- Lane. 1991.** [No additional information available].
- Lang, B. T.; Ladipo, D. O.; Ofeimu, O. 1995.** Phosphorus and liming effects on early growth of selected plant species grown on a Ultisol. Communications in Soil Science and Plant Analysis. 26: 1659-1673.
- Lang, G. E.; Knight, D. H. 1983.** Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10 year period in a tropical moist forest. Ecology. 64: 1075-1080.
- Lanjouw, J. et al. 1952** and later revisions. International code of botanical nomenclature. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 228 p.
- Lanzara, P.; Pizzetti, M. 1977.** Guía de Árboles. Barcelona, España: Grijalbo S.A. 300 p.
- Lapongan, J. 1987.** Introduction to the Acacia hybrid. Proceedings of the international workshop on multipurpose tree species for small farm use; 1987 November 2-5; Pattaya, Thailand. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 273-275.
- Larson, S. S. 1974.** Pollen morphology of Thai species of *Bauhinia* (Caesalpinaceae). Grana. 14: 114-131.
- Laurence, G. 1951.** Taxonomy of vascular plants. New York: MacMillan Publishing Co., Inc. 823 p.
- Laurie, M. V. 1945.** Fodder trees in India. Indian Forest Leaflet 82 (Silviculture). Dehra Dun, India: Forest Research Institute. 17 p.
- Lavender, D. P. 1958.** Viability of Douglas fir seed after storage in the cones. Research Note 31. [Place of publication unknown]: Oregon Forest Lands Research Center. [Not paged].
- Lawrence, A. 1993.** *Inga edulis*: un árbol para suelos ácidos en los trópicos húmedos. [City unknown], HI: Nitrogen Fixing Tree Association: 93-03s. 2 p.
- Lawrence, G. H. M. 1969.** Taxonomy of vascular plants. New York: Macmillan Company. 823 p.
- Leadem, C. L. 1989.** Stratification and quality assessment of *Abies lasiocarpa* seeds. FRDA Report 095. Forestry Economic & Regional Development. Victoria, BC, Canada: Pacific Forestry Centre, Ministry of Forests. [Not paged].
- Lebrón, M. L. 1977.** An autecological study of *Palicourea riparia* Benth. (Rubiaceae). An ecologically important species in the recovery of a disturbed tropical rain forest in Puerto Rico. Chapel Hill, NC: University of North Carolina, Department of Botany. 238 p. Ph.D. dissertation.
- Lebuf, T. 1993.** Sistemas agroforestales con *Erythrina fusca* y su efecto sobre la pérdida de suelo y la escorrentía superficial en tierras de ladera. San Juan, Sur. Turrialba, Costa Rica: [Publisher unknown]: 175-184.
- Ledezma, J. F. 1994.** Las especies nativas y sus usos en: Candelaria, Millu-Mayu Zapata Rancho. Cochabamba, Bolivia: Programa de Repoblamiento Forestal, Unidad de Investigación. [Not paged].
- Lee, H-Y. 1967.** Studies in *Swietenia* (Meliaceae): observations on the sexuality of the flowers. J. Arnold Arboretum. 48(1): 101-104.
- Lee, H-Y. 1968.** Preliminary report on the juvenile characters and heterosis of the hybrids between *Swietenia mahoganix* s. *macrophylla*. Taiwania. 14: 43-52.
- Lefèvre, J. C. 1971.** Revue de la littérature sur le tamarinier. Fruits. 26(10): 687-695.

Referencias Bibliográficas

- Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. 21: 1-18.
- Lemus, S. M.; Castro, O. 1989. Potential antifungal meolignans from *Virola koschnyi* fruits. *Spectroscopy International Journal*. 7: 353-358.
- Lentz, D. L. 1985. Ethnobotany of the Jicaque of Honduras. *Economic Botany*. 40(2): 210-219.
- León, J. 1987. Botánica de los cultivos tropicales. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. 445 p.
- Léonard, J. 1957. Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines. *Mémoires, Académie royale de Belgique*. 30(2): 200-201.
- Leopold, A. C.; Bruni, F.; Williams, R. J. 1992. Water content in dry organisms. In: Somero, G. N.; Osmond, C. B.; Bolis, C. L., eds. *Water in life: comparative analysis of water relationships at the organismic, cellular and molecular level*. Tenth international conference on comparative physiology; [Date of conference unknown]; Crans-sur-Sierre, Switzerland. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 161-169.
- Leopold, A. C.; Kriedemann, P. E. 1975. *Plant growth and development*. New York: McGraw-Hill Book Co. 545 p.
- Leopold, A. C.; Sun, W. Q.; Bernal-Lugo, I. 1994. The glassy state in seeds: analysis and function. *Seed Science Research*. 4: 267-274.
- Leopold, A. C.; Vertucci, C. W. 1986. Physical attributes of desiccated seeds. In: Leopold, A. C., ed. *Membranes, metabolism and dry organisms*. Ithaca, NY: Cornell University Press: 22-34.
- Leprince, O. et al. 1995. Changes in chromatin structure associated with germination of maize and their relation with desiccation tolerance. *Plant Cell and Environment*. 18: 619-629.
- Leprince, O.; Bronchart, R.; Deltour, R. 1990a. Changes in starch and soluble sugars in relation to the acquisition of desiccation tolerance during maturation of *Brassica campestris* seeds. *Plant Cell and Environment*. 13: 539-546.
- Leprince, O.; Deltour, R.; Thorpe, P. C. et al. 1990b. The role of free radicals and radical processing systems in loss of desiccation tolerance in germinating maize. *New Phytologist*. 116: 573-580.
- Leprince, O.; Hendry, G. A. F.; McKersie, B. D. 1993. The mechanisms of desiccation tolerance in developing seeds. *Seed Science Research*. 3: 231-246.
- Leprince, O.; Van Aelst, A.; Pritchard, H. W.; Murphy, D. J. 1997. The role of oleosins and oil body stability in preventing desiccation and/or chilling injury in recalcitrant and intermediate type seeds: A field emission scanning electron microscope study. Abstracts of the 2nd international workshop on desiccation tolerance and sensitivity of seeds and vegetative plant tissues; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. [City unknown], South Africa: Franschhoek: 35.
- Leprince, O.; Van der Werf, A.; Deltour, R.; Lambers, H. 1992. Respiratory pathways in germinating maize radicles correlated with desiccation tolerance and soluble sugars. *Physiologia Plantarum*. 85: 581-588.
- Leslie, P. H. 1948. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. 33: 183-212.
- Lesueur, D. et al. 1996a. Study of the *Calliandra calothyrsus* – *Rhizobium* nitrogen fixing symbiosis. In: Evans, D. O., ed. *International workshop on the genus Calliandra: Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia*. Morrilton, AR: Winrock International: 62-76.
- Lesueur, D.; Tassin, J.; Enilorac, M. P. et al. 1996b. Improving *Calliandra* growth. *Agroforestry Today*. July-September: 12-13.
- Leuschner, W. A.; Khaleque, K. 1987. Homestead agroforestry in Bangladesh. *Agroforestry Systems*. 5: 139-151.
- Levey, D. J. 1987. Sugar-tasting ability and fruit selection in tropical fruit-eating birds. *Auk*. 104: 173-179.
- Levey, D. J.; Moermond, T. C.; Denslow, J. S. 1994. Frugivory: an overview. In: McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. A.; Hartshorn, G. S., eds. *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press: 282-294.
- Levin, D. A. 1972. Plant density, cleistogamy, and self fertilization in natural populations of *Lithospermum carolinense*. *American Journal of Botany*. 59: 71-77.
- Lewis, R. R. III. 1990. Creation and restoration of coastal plain wetlands in Florida. In: Kusler, J. A.; Kentula, M. E., eds. *Wetland creation and restoration: the status of the science*. Washington, DC: Island Press: 73-101.
- Lewis, R. R. III; Haines, K. C. 1981. Large scale mangrove planting on St. Croix, Virgin Islands: second year. In: Cole, D. P., ed. *Proceedings of the 7th annual conference on wetlands restoration and creation*; [Date of meeting unknown]; Hillsborough Community College, Tampa, FL. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]: 137-148.
- Lewis, W. H.; Elvin-Lewis, M. P. F. 1977. *Medical botany: plants affecting man's health*. New York: John Wiley and Sons. 515 p.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. In: Baker, H. G.; Stebbins, G. L., eds. *The genetics of colonizing species*. New York: Academic Press: 77-91.
- Liberty Hyde Bailey Hortorium, Cornell University. 1976. *Hortus third: A concise dictionary of plants cultivated in the United States and Canada*. New York: MacMillan Publishing Company, Inc. 1,290 p.
- Liegel, L. H.; Venator, C. R. 1987. A technical guide for forest nursery management in the Caribbean and Latin America. Gen. Tech. Rep. SO-67. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 156 p.
- Liengsiri, C.; Hellum, A. K. 1988. Effects of temperature on seed germination in *Pterocarpus macrocarpus*. *Journal of Seed Technology*. 12: 66-75.
- Lin, T. P. 1992. A method of breaking the deep dormancy of *Sassafras randaense* (Hay.) Rehder. seed. In: SABRAO international symposium proceedings on impact of biological research on agricultural productivity; 1992 March 10-13; Taichung, Taiwan. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]: 365-368.
- Lin, T.P. 1994. Personal communication. Taiwan Forestry Research Institute, Taipei, Taiwan.
- Lin, T. P.; Chen, M. H.; Kin, C. H. 1994. Dormancy in seeds of *Phellodendron wilsoni* mediated in part by abscisic acid. *Plant and Cell Physiology*. 35: 115-119.
- Lin, T. P. 1996. Seed storage behaviour deviating from the orthodox and recalcitrant type. *Seed Science and Technology*. 24: 523-532.
- Lin, T. P.; Wu, J. C. 1995. Seed storage behaviour of *Michelia compressa* (Max.) Sargent. *Seed Science and Technology*. 23: 309-319.
- Lindley [first name unknown]. 1993. *Guía de Árboles de Bolivia*. Killeen, T. J.; Garcia E. E.; Beck, S. G., eds. La Paz, Bolivia: Herbario Nacional de Bolivia and Missouri Botanical Garden. 958 p.
- Lindsey, K.; Topping, J. F. 1993. Embryogenesis: a question of pattern. *Journal of Experimental Botany*. 44: 359-374.
- Linington, S. 1994. List of seeds 1994. Kew, U. K.: Royal Botanic Gardens. [Not paged]. Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum* (Species of plants). Sweden: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Linnaeus, C. 1759. *Systema naturae*. 10th ed. Laurenti Salvii, Holmiae. [Not paged]. Vol. 2.
- Liogier, A. H. 1978. *Árboles Dominicanos*. Santo Domingo, Dominican Republic: Academia de Ciencias de la República Dominicana. 220 p.
- Liogier, H. A.; Martorell, L. F. 1982. *Flora of Puerto Rico and adjacent islands: a systematic synopsis*. Río Pedras, PR: Editorial de la Universidad de Puerto Rico. 342 p.
- Liogier, H. H. 1983. *La flora de la Española II*. [City unknown], República Dominicana: Universidad Central del Este. [Not paged].
- Little, E. L., Jr. 1979. Checklist of United States trees (native and naturalized). *Agric. Handb.* 541, Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service. 375 p.
- Little, E. L., Jr. 1983. *Common fuelwood crops. A handbook for their identification*. Morgantown, WV: Communi-Tech Associates. 354 p.
- Little, E. L., Jr.; Dixon, R. G. 1983. *Árboles comunes de la Provincia de Esmeraldas, Ecuador*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 536 p.
- Little, E. L., Jr.; Skolmen, R. G. 1989. *Common forest trees of Hawaii* (native and introduced). *Agric. Handb.* 679. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture. 321 p.

Referencias Bibliográficas

- Little, E. L., Jr.; Wadsworth, F. H. 1964. Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands. Agric. Handb. 249. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture. 548 p.
- Little, E. L., Jr.; Woodbury, R. O.; Wadsworth, F. H. 1974. Trees of Puerto Rico and the Virgin Islands. Agric. Handbook 449. Washington, DC: USDA Forest Service p. 266-269.
- Little, E. L., Jr.; Wadsworth, F. H.; Marrero, J. 1967. Árboles comunes de Puerto Rico y las Islas Vírgenes. [City unknown], PR: Editorial UPR. 827p.
- Little, E. L., Jr.; Woodbury, R. O.; Wadsworth, F. H. 1988. Árboles de Puerto Rico y las Islas Vírgenes. Agric. Handb. 449-S. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture. 1,177 p. Vol. 2.
- Liu, S. W. 1988. A preliminary study on legume brown spot of *Acacia mearnsii*. Forest Pest and Disease. 4: 11-12.
- Llach, L. 1971a. Inventario y demostraciones forestales, Panamá. Características generales macroscópicas y microscópicas de 113 especies panameñas. FO: SF/Pan 6, Informe Técnico 3. Parte III. San José, Costa Rica: Laboratorio de Maderas, Universidad de Costa Rica: 454-752.
- Llach, L. 1971b. Propiedades físicas y mecánicas de ciento trece especies de maderas panameñas. Informe Técnico 3. San José, Costa Rica: Laboratorio de Productos Forestales, Universidad de Costa Rica. 752 p.
- Loiselle, B. A. 1987. Birds and plants in a neotropical rainforest: seasonality and interactions. Madison, WI: University of Wisconsin. [Not paged] Ph.D. dissertation.
- Loiselle, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. Oecologia. 82: 494-500.
- Loiselle, B. A. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. Ecology. 72: 180-193.
- Loiselle, B. A.; Ribbens, E.; Vargas, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. Biotropica. 28: 82-95.
- Long, S. R.; Dale, R. M. K.; Sussex, I. M. 1981. Maturation and germination of *Phaseolus vulgaris* embryonic axes in culture. Planta. 153: 405-415.
- Longwood, F. R. 1961. Puerto Rican woods: their machining, seasoning, and related characteristics. Agric. Handb. 205. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 98 p.
- Longwood, F. R. 1962. Present and potential commercial timbers of the Caribbean with special reference to the West Indies, the Guianas and British Honduras. Agric. Handb. 207. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 167 p.
- Loock, E. E. M. 1950. The pines of Mexico and British Honduras. Bulletin 26. [Place of publication unknown]: South Africa Department of Forestry: 1-244.
- López Flores, C. 1996. Comunicación Personal. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo, Coahuila, México.
- López, J.; Little, E.; Ritz, G. 1987. Árboles comunes del Paraguay; Cuerpo de Paz; Colección e intercambio de información. 1987-164-039/70233. Washington, DC: U.S. Government Printing Office. 425 p.
- López-Upton, J. 1996. Personal communication. University of Florida, Gainesville, FL. López-Upton, J.; Donahue, J. K. 1995. Seed production of *Pinus greggii* in natural stands in Mexico. Tree Planter Notes. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 46 (3): 86-92.
- Lötschert, W. Y.; Beese, G. B. 1992. Tropical plants. London: William Collins Sons & Co. Ltd. 256 p.
- Lozano, G. 1983. Flora de Colombia. Bogotá, Colombia: Universidad de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural. 49 p.
- Lozano, O.; Shimada, A.; Avila, G. 1978. Valor alimenticio de la semilla del ramón (*Brosimum alicastrum*) para el pollo y el cerdo. Técnica Pecuaria en México. 34: 100-104.
- Lu, T. H. 1972. The classification and distribution of *Dipterocarpus* timber plants. Quarterly Journal of Chinese Forestry. 6(1): 174-185.
- Lugo, A. 1970. Photosynthesis studies of four species of rain forest seedlings. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F., eds. A tropical rain forest. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information: [Not paged]. Chapters 1-7.
- Lugo, A. E. 1980. Mangrove ecosystems: successional or steady state? Supplement to Biotropica. 12: 65-72.
- Lugo, A. E. 1996. Caribbean island landscapes: indicators of the effects of economic growth on the region. Environment and Development Economics. 1: 128-136.
- Lugo, A. E.; Scatena, F. N. 1995. Ecosystem level properties of the Luquillo Experimental Forest with emphasis on the tabonuco forest. In: Lugo, A. E.; Lowe, C., eds. Tropical forest: management and ecology. New York: Springer Verlag: 59-108.
- Lugo, A. E.; Scatena, F. N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. Biotropica. 28: 585-599.
- Lugo, A. E.; Bokkestijn, A.; Scatena, F. N. 1995. Structure, succession, and soil chemistry of palm forests in the Luquillo Experimental Forest. In: Lugo, A. E.; Lowe, C., eds. Tropical forest: management and ecology. New York: Springer-Verlag: 142-177.
- Lugo, A. E.; Brown, S. 1991. Comparing tropical and temperate forests. In: Cole, J.; Lovett, G.; Findlay, S., eds. Comparative analysis of ecosystems. New York: Springer-Verlag: 319-330.
- Lugo, A. E.; Figueroa Colón, J.; Scatena, F. N. 2000. The Caribbean. In: Billings, D.; Barbour, M., eds. Vegetation of North America. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press. [Not paged].
- Lugo, A. E.; González Liboy, J. A.; Cintrón, B.; Dugger, K. 1978. Structure, productivity, and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. Biotropica. 10: 278-291.
- Lum, J. 1997. Personal communication. Hawaii Division of Forestry and Wildlife, P.O. Box 457, Kamuela, HI 96743.
- Luna, R. K. 1996. Plantation trees. Dehra Dun, India: International Book Distributors. [Not paged].
- Maas, P. J. M.; Gradstein, S.; Van Reenen, G. B. A.; Ter Steege, H. 1988. Handleiding bij de cursus Tropische Flora. Rijksuniversiteit Utrecht: Instituut voor Systematische Plantkunde. 269 p.
- Mabberley, D. J. 1983. Tropical rain forest ecology. New York: Chapman & Hall. 156 p.
- Mabberley, D. J. 1997. The plant book: a portable dictionary of the vascular plants. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 858 p.
- Macbride, J. F. 1941. Combretaceae. Flora of Peru. Field Museum of Natural History, Botanical Series. 13 (4/1): 221-229.
- Macbride, J. F. 1943. Leguminosae. Flora of Peru. Field Museum of Natural History, Botanical Series. 13 (3/1): 1-506.
- Macbride, J. F. 1951. Euphorbiaceae. Flora of Peru. Field Museum of Natural History, Botanical Series. 13 (3A/1): 3-200.
- Macbride, J. F. 1956. Bombacaceae. In: Macbride, J.F., ed. Flora of Peru. Field Museum of Natural History. Botanical Series. 13, pt. 3A(2): 593-622.
- MacDicken, K. G. 1988. Nitrogen fixing trees for wastelands. RAPA Publication 1988/9. Bangkok, Thailand: Food and Agriculture Organization of the United Nations, Regional Office for Asia and the Pacific. 104 p.
- Macmillan, H. F. 1962. Tropical plants and gardening. 5th ed. London, U.K.: Macmillan and Co. 560 p.
- Macqueen, D. J. 1991. Exploration and collection of *Calliandra calothyrsus* as a foundation for future genetic improvement. Nitrogen Fixing Tree Research Reports. 9: 96-98.
- Macqueen, D.J. 1992. *Calliandra calothyrsus*: Implications of plant taxonomy, ecology and biology for seed collection. Commonwealth Forestry Review. 71: 20-34.
- Macqueen, D.J. 1993a. *Calliandra* series *Racemosae*: Taxonomic information; OFI seed collections; trial design. 157 p. Unpublished report. On file with: Oxford Forestry Institute, South Parks Road, Oxford, U.K.
- Macqueen, D. J. 1993b. Exploration and collection of *Calliandra calothyrsus*. 106 p. Unpublished report. Available from: Oxford Forestry Institute, South Parks Road, Oxford, U.K.
- Macqueen, D. J. 1995. Strategies for seed collection, storage and testing in Central America. 17 p. Unpublished paper presented at an international seed technology workshop, July 1995. Available from: Institute of Forest Genetics and Tree Breeding, Coimbatore, India.

Referencias Bibliográficas

- Macqueen, D. J. 2001.** Propagation and establishment. In: Chamberlain, J.R., ed. *Calliandra calothyrsus*: an agroforestry tree for the humid Tropics. Tropical Forestry Paper 38. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute. [Not paged].
- Macqueen, D. J.; Hernández, H. M. 1997.** A revision of *Calliandra* series *Racemosae* (Leguminosae: Mimosoideae). *Kew Bulletin*. 52: 1-50.
- MacVean, A. L. de. 1995.** Diversidad y densidad de plantas con potencial de uso sustentable en el bosque húmedo tropical de Petén, Guatemala. [Localidad desconocida], Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala. 83 p. Tesis de Licenciatura.
- Madrigal, T. A. 1997.** Fenología y ecofisiología de *Quercus oocarpa* (Fagaceae) en Cartago, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 45(1): 117-123.
- Mahapol, S. 1954.** Teak in Thailand. Report R16. Bangkok, Thailand: Ministry of Agricultural Research, Forest Department. 31 p.
- Mahecha Vega, G. E.; Echeverri Restrepo, R. 1983.** Árboles del Valle del Cauca. Bogotá, Colombia: Litografía Arco. 208 p.
- Mahedevan, N. P. 1991.** Phenological observations of some forest tree species as an aid to seed collection. *Journal of Tropical Forestry*. 7: 243-247.
- Maheshwari, P. 1950.** Embryology of angiosperms. New York: McGraw-Hill Book Co. 453 p.
- Maheshwari, P.; Vasil, V. 1961.** *Gnetum*. New Delhi, India: Council of Scientific Industrial Research. [Not paged].
- Mahjoub, S. 1993.** Effects of the seedgun impaction mechanical scarifier on hard coated seeds of six tropical species. In: Some, L.M.; De Kam, M., eds. Proceedings: International Union of Forest Research Organizations symposium; 1992 November 23-28; [City unknown], Burkina Faso. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 161-169.
- Makuwila, M. 1997.** Collecting, processing, and storing seed of *Khaya anthotheca* (Mbawa). Leaflet 11. Zomba, Malawi: Forestry Research Institute of Malawi. 4 p.
- Malan, F. S. 1994.** The basic wood properties and quality of *Pinus pringlei*, *Pinus greggii*, and the *Pinus elliotii* x *P. caribaea* hybrid. CSIR/FORDEA 726. Pretoria, South Africa: [Publisher unknown]. 97 p.
- Malan, F. S.; Hoon, M. 1991.** The wood properties of three *Pinus tecunumanii* provenances from Tweefontein State Forest. CSIR Report for I-146. Pretoria, South Africa: [Publisher unknown]. 36 p.
- Mamani, G.; Apaza, V. 1995.** Propagación vegetativa de colle y queñua, *Buddleja coriacea* Remy (Logan) y *Polylepis incana* H.B.K. (Ros.). Puna, Perú: Proyecto, Apoyo al Desarrollo Forestal Comunal en la región Andina, Arbolandino. [Sin páginas].
- Mandal, R. K.; Chaudhari, D. C.; Chauhan, R. S. 1985.** Troup's The silviculture of Indian trees. Shimla, India: Government of India Press. [Not paged]. Vol. 6.
- Mangelsdorf, P. C. et al., 1967.** Prehistoric wild and cultivated Maize. In: Byers, D., ed. The prehistory of the Tehuacan Valley: Environment and subsistence. Austin, TX: University of Texas Press: 220-255.
- Mangelsdorf, P. C.; Reeves, R. G. 1943.** El origen del maíz indio y sus congéneres (Trad. E. Quintana). [Localidad desconocida], Guatemala: Tipografía Nacional. 377 p.
- Manokaran, N.; Kochummen, K. M. 1987.** Recruitment growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*. 3(4): 315-330.
- Manta, M. I. 1988.** Análisis silvicultural de la regeneración natural de árboles maderables en tres tipos de bosques, zona Sarapiquí, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza/Universidad de Costa Rica. 120 p. Tesis M.C.
- Marchal, E. 1967.** Heredaceae. *Flora Brasiliensis*. 11(1): 230-258.
- Marín Velez, A. 1998.** Ecología y silvicultura de las Podocarpaceas Andinas de Colombia, Smurfit Cartón de Colombia. Cali, Colombia: [Editorial desconocida]. 142 p.
- Markley, J.; McMillan, C.; Thompson, G. 1992.** Latitudinal differentiation to chilling temperatures among populations of three mangroves: *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, and *Rhizophora mangle*; from western tropical Atlantic and Pacific Panama. *Canadian Journal of Botany*. 60: 2704-2715.
- Marquetti, J. R.; Gainza, M. A.; León Acosta, J. L.; Monteagudo, R. 1975.** Algunos aspectos del comportamiento genético de las especies de *Swietenia*. *Barrocoa*. 5(1/2): 1-26.
- Marquis, R. J.; Braker, H. E. 1994.** Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. In: McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. A.; Hartshorn, G. S., eds. *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press: 261-281.
- Marrero, J. 1942.** A seed storage study of maga. *Caribbean Forester*. 3(4): 103-184.
- Marrero, J. 1943.** A seed storage study of some tropical hardwoods. *Caribbean Forester*. 4(3): 99-106.
- Marrero, J. 1949.** Tree seed data from Puerto Rico. *Caribbean Forester*. 10: 11-30.
- Marshall, R. C. 1930.** Notes on the silviculture of the more important trees of Trinidad and Tobago with information on the formation of woods. Port of Spain, Trinidad: Forest Department: 50 p.
- Marshall, R. C. 1939.** Silviculture of the trees of Trinidad and Tobago. London, U.K.: Oxford University Press. 249 p.
- Martin, A. C. 1946.** The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist*. 36: 513-660.
- Martin, G. J. 1995.** *Ethnobotany: a methods manual*. London, U.K.: Chapman and Hall. 268 p.
- Martindale. 1958.** The extra pharmacopocia. London, U.K.: Pharmaceutical Press. [Not paged]. Vol. 2.
- Martínez, H. 1991.** *Camaldulensis (Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.) Especie de árbol de uso múltiple en América Central. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 60 p.
- Martínez, M. 1948.** Los pinos mexicanos. Ciudad de México, México: Editorial Botas. 361 p.
- Martínez, M. 1959.** Plantas útiles de la flora mexicana. México City, México: Ediciones Botas. 621 p.
- Martínez, M. 1979.** Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. México, D. F., México: Fondo de Cultura Económica. 1,120 p.
- Martínez, M. 1987.** Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. México, D.F., México: Fondo de Cultura Económica. 1,247 p.
- Martínez Santacruz, J. B. 1996.** Guía para el manejo y cultivo del Inchi *Caryodendron orinocense* Karsten. Secretaría Ejecutiva del Convenio Andrés Bello. Ciencia y Tecnología No. 59. Santa Fé de Bogotá, Colombia: convenio Andrés Bello, Commonwealth Agricultural Bureau, Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia. 35 p.
- Martino, S. O. Pinheiro Brasileiro.** [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 80 p.
- Marunda, C. 1996.** Personal communication. Forest Research Centre, Forestry Commission, Harare, Zimbabwe.
- Marunda, C. T. 1990.** Effects of seed pretreatments on the development of *Acacia auriculiformis* and *A. holosericea* seedlings. In: Turnbull, J.W., ed. *Tropical tree seed research: Proceedings of an international workshop held at the Forestry Training Centre; 1989 August 21-24; Gympie, Queensland, Australia*. Australian Centre for International Agricultural Research Proceedings Series. 28: 33-36.
- Marx, D. H. 1975.** Mycorrhizae of exotic trees in the Peruvian Andes and synthesis of ectomycorrhizae on Mexican pines. *Forest Science*. 21(4): 353-358.
- Masano, D. 1988.** The effect of using colour on the germination of *Shorea pinanga* and *Shorea stenoptera*. Bogor, Indonesia: Buletin Penelitian Hutan. 503: 45-53.
- Mason, G. N.; Van Arsdell, E. P. 1978.** Fungi associated with *Pinus taeda* seed development. *Plant Disease Report*. 62: 864-867.
- Mastan, K. M. 1969.** Prospects of *Anthocephalus cadamba* (Roxb) Miq. as a plantation species. Oxford, UK: Commonwealth Forestry Institute. Special subject thesis. [Not paged].
- Masters, C. 1984.** Interactions between glycolytic enzymes and components of the cytomatrix. *Journal of Cell Biology*. 99: 222s-225s.
- Mather, J. 1996.** Personal communication. South African Forest Company, Ltd. Pretoria, South Africa.
- Mathur, R. N.; Sing, B. 1957.** A list of insect pests of forest plants in India and the adjacent countries. *Indian Forest Bulletin*. (N.S.) No. 171, Entomology. Delhi, India: Manager of Publications: 1-100.

Referencias Bibliográficas

- Mathur, S. B. 1974.** Fungi recorded in seeds of forest tree species at Danish Government Institute of Seed Pathology. Copenhagen, Denmark: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Matin, M. A.; Rashid, M. H. 1992.** Seed morphology, germination, and seedling survival of *Albizia* trees in the nursery. *Bangladesh Journal of Forest Science*. 21(1&2): 40-45.
- Maumont, S. 1993.** Seed-coat anatomy of the non-pleurogrammic seeds in the tribe Ingeae (Leguminosae, Mimosoidea). *Brittonia*. 45: 249-259.
- Maun, M. M. 1980.** Effects of stump-planting and fertilization on growth and survival of narra (*Pterocarpus vidalianus* Rolfe). *Sylvatrop Philippine Forestry Research Journal*. 5(1): 67-72.
- Mayer, A. M.; Poljakoff-Mayber, A. 1989.** The germination of seeds. 4th ed. [Place of publication unknown]: Pergamon Press: [Not paged].
- Mayer, A. M.; Shain, Y. 1974.** Control of seed germination. *Annual Review of Plant Physiology*. 25: 167-193.
- Mayer, R. E.; Bovey, R. W. 1982.** Establishment of honey mesquite and huisache on native pasture. *Journal of Range Management*. 35(5): 548-550.
- Mayer, U. et al., 1991** Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo. *Nature*. 353: 402-407.
- McCann, M. C. 1997.** Tracheary element formation: building up to a dead end. *Trends in Plant Science*. 2: 333-338.
- McCarter, P. S. 1986.** The evaluation of the international provenance trials of *Cordia alliodora* and *Cedrela* spp. Annual report to the Overseas Development Administration on project R4101. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute. 41 p.
- McCarter, P. S.; Birks, J. S. 1985.** *Pinus patula* ssp. *tecunumanii*: The application of numerical techniques to some problems of its taxonomy. *Commonwealth Forestry Review*. 64(2): 117-132.
- McConnell, J.; Muniappan, R. 1991.** Introduced ornamental plants that have become weeds on Guam. *Micronesia* 3 (Suppl.): 47-49.
- McCormick, J. F. 1995.** A review of the population dynamics of selected tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. In: Lugo, A.E.; Lowe, C., eds. *Tropical forest: management and ecology*. New York: Springer-Verlag: 224-257.
- McDiarmid, R. W.; Ricklefs, R. E.; Foster, M. S. 1977.** Dispersal of *Stemmadenia donnellsmithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*. 9: 9-25.
- McKee, K. L.; Mendelsohn, I. A.; Hester, M. W. 1988.** Reexamination of pore water sulfide concentrations and redox potentials near the aerial roots of *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans*. *American Journal of Botany*. 75(9): 1352-1359.
- McKersie, B. 1991.** The role of oxygen free radicals in mediating freezing and desiccation stress in plants. In: Pell, E.; Staffen, K., eds. *Active oxygen and oxidative stress in plant metabolism*. Current Topics in Plant Physiology, American Society of Plant Physiologists Series. 8: 107-118.
- McNeill, W. M. 1937.** Jack (*Artocarpus integrifolia* Linn.) plantations in Ceylon. *Indian Forester*. 65: 1-13.
- McVaugh, R. 1963.** Flora of Guatemala. 7(3). Chicago: Chicago Natural History Museum. [Not paged]. Vol. 24.
- McVaugh, R. 1987.** Leguminosae. *Flora Novo-Galiciana*. 5: 1-786.
- Mead, M. A.; Dolezal, W. E.; Tainter, F. H. 1978.** Eighteen newly discovered pine hosts of comandra blister rust fungus. *Plant Disease Report*. 62(10): 885-887.
- Medellín, R. 1994.** Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossum in the selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotropica*. 26(4): 400-407.
- Medina, E. 1995.** Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. In: Bullock, S.H.; Mooney, H.A.; Medina, E., eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press: 221-242.
- Medina, E. [In press].** Seedling establishment and endurance in tropical forests: ecophysiology of stress during early stages of growth. XLVII Congreso Brasileiro de Botânica; 1996 August; Nova Friburgo, R.J. Brasil. [City unknown], Brazil: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Mehrotra, M. D. 1992.** Rhizoctonia leaf spotting and blight of *Michelia champaca*, a new nursery disease and its management. *Indian Forester*. 118(3): 227-229.
- Mejía, M. 1993.** Estudios preliminares sobre morfología y almacenamiento de semilla de chachafruto *Erythrina edulis*. Sede Palmira, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. 100 p. M.C.Tesis.
- Mejía, M.; Jaramillo, A.; Barrera, N. 1996.** Evaluación de los efectos de algunos factores sobre el porcentaje de emergencia de la semilla del chachafruto, *Erythrina edulis*. In: [Editorial desconocida]. Chachafruto, *E. edulis*. Cultivo y aprovechamiento. Santa Fé de Bogotá, Colombia: Universidad Distrital: 87-91.
- Mena Guerrero, M. G. 1994.** Obtención y aprovechamiento de extractos vegetales de la flora salvadoreña. San Salvador, El Salvador: Editorial Universitaria: 564.
- Méndez, L. F. et al., 1994.** Guauhitemala. Lugar de bosques. [Lugar de publicación desconocido]: Asociación Becaria Guatemalteca. Ciudad de Guatemala. Centro Impresor Piedra Santa. 72 p. Vol. 3.
- Mendieta, R. M.; del Amo, S. 1981.** Plantas medicinales del Estado de Yucatán. [Localidad desconocida], México: CECSA, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. 428 p.
- Menninger, E. A. 1962.** Flowering trees of the world. For tropics and warm climates. New York: Hearthsides Press. 336 p.
- Menninger, E. A.; Soderholm, P. K.; Greensmith, P.; MacKenzie, G. 1976.** Propagating the yellow African tulip tree. In: Proceedings of the Florida State Horticultural Society; 1975; [Place of meeting unknown]. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 88: 443-444.
- Menzel, R.; Backhaus, W. 1989.** Color vision in honey bees: phenomena and physiological mechanisms. In: Stavenga, D.G.; Hardie, R.C., eds. *Facets of vision*. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 281-297.
- Menzel, R.; Schmida, A. 1993.** The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollination: the Israeli flora as study case. *Biological Reviews*. 68: 81-120.
- Merlin, M.; Ravenswaay, D. 1990.** The history of human impact on the genus *Santalum* in Hawaii. In: Proceedings of the symposium on sandalwood in the Pacific; 1990 April 9-11; Honolulu. Gen. Tech. Rep. PSW-122. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: 46-60.
- Meryman, H. T.; Williams, R. J. 1981.** Mechanisms of freezing injury and natural tolerance and the principles of artificial cryoprotection. In: Withers, L.A.; Williams, J.T., eds. *Crop genetic resources the conservation of difficult materials*. Paris, France: International Union of Biological Sciences: 5-37.
- Michail, S. H.; El-Sayed, A. B.; Salem, M. A. 1986.** Fusarium postemergence damping-off of *Eucalyptus* and its control measures in Egypt. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*. 21: 127-133.
- Micheli, M. 1892.** *Erythrina edulis*. In: Les legumineuses de L'Ecuador at de la Nouvelle Grenade, de la collection de monsieur E. Andre. *Journal de Botanique*. Paris. 145.
- Midgley, S. J. 1990.** The collection and distribution of *Casuarina* seed by the Australian Tree Centre. In: El-Lakany, M.H.; Turnbull, J.W.; Brewbaker, J.L., eds. *Advances in casuarina research and utilization: Proceedings of the second international Casuarina workshop*; [Date of meeting unknown]; Cairo, Egypt. Cairo, Egypt: American University, Desert Development Center: 55-68.
- Midgley, S. J.; Turnbull, J. W.; Hartney, V. J. 1986.** Fuelwood species for salt affected sites. *Reclamation and Revegetation Research*. 5: 285-303.
- Midgley, S. J.; Turnbull, J. W.; Johnson, R. D., eds. 1983.** *Casuarina* ecology, management, and utilization: Proceedings, international workshop; 1981 August 17-21; Canberra, Australia. Canberra, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. 286 p.
- Millat-E-Mustafa, M. 1989.** Effect of hot water treatment on the germination of seeds of *Albizia lebbbeck* and *Delonix regia*. *Bano Biggyan Patrika*. 18: 63-64.
- Miller, J. S. 1985.** Systematics of the genus *Cordia* (Boraginaceae) in Mexico and Central America. St. Louis, MO: St. Louis University. 686 p. Ph.D. dissertation.
- Miller, T.; Bramlett, D. L. 1979.** Damages to reproductive structures of slash pine by two seedborne pathogens: *Diplodia gossypina* and *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans*. In: Bonner, F., ed. *Proceedings, Symposium on flowering and seed development in trees*. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station: 347-355.
- Milton, K. 1980.** The foraging strategy of howler monkeys: study in primate economics. New York: Columbia University Press. [Not paged].
- Mindawati, N.; Rohayat, N. 1994.** Effect of fruit colour of *Gmelina arborea* L. on germination and seedling growth. *Bulletin Penilitian Hutan*. 560: 43-54.
- Ministerio del Ambiente y Energía. 1997.** Decreto No. 25700-MINAE. Gaceta. 11: 9-10.

Referencias Bibliográficas

- Miranda, F. 1975.** La vegetación de Chiapas. Primera Parte. Ediciones del Gobierno del Estado. Chiapas, México: Tuxtla Gutiérrez. 265 p.
- Miranda, F. 1976.** La vegetación de Chiapas. Segunda Parte. Ediciones del Gobierno del Estado. Chiapas, México: Tuxtla Gutiérrez. 324 p.
- Mirov, N.T. 1967.** The genus pinus. New York: The Ronald Press Company. 602 p.
- Missouri Botanical Garden. 1999a.** *Diphysa americana*. W3Tropicos. Nomenclatural data base: http://mobot.mobot.org/cgi-bin/search_pick.
- Missouri Botanical Garden. 1999b.** *Guajacum sanctum*. W3Tropicos. Nomenclatural data base: http://mobot.mobot.org/cgi-bin/search_pick.
- Mittak, W. L.; Perry, J. P. 1979.** *Pinus maximinoi*, its taxonomic status and distribution. Journal of the Arnold Arboretum. 60(3): 386-395.
- Mittal, R. K. 1995.** Surface treatment of *Picea glauca* and *Pinus strobus* seeds in relation to their germination and health. Presented at the global conference on advances in research on plant diseases and their management; 1995 February 12-17; Rajasthan Agricultural University, Udaipur, India. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: [Not paged].
- Mittal, R. K. 1986.** Studies on the mycoflora and its control on the seeds of some forest trees. III. *Eucalyptus* hybrid. Malaysian Forester. 49: 151-159.
- Mittal, R. K.; Anderson, R. L., Mathur, S. B. 1990.** Microorganisms associated with tree seeds: world checklist 1990. Information Report PI- X-96. Chalk River, ON, Canada: Forestry Canada, Canadian Forestry Service, Petqawawa National Forestry Institute. 57 p.
- Mittal, R. K.; Sharma, M. R. 1980.** Chemical control of *Aspergillus niger* on the seeds of *Shorea robusta*. Indian Phytopathology. 33: 597-598.
- Mittal, R. K.; Sharma, M. R. 1981.** Evaluation of fungicides to control some common seed-borne fungi. Indian Forester. 107: 589-591.
- Mittal, R. K.; Sharma, M. R. 1982.** Studies on the mycoflora and its control on the seeds of some forest tree seeds. II. *Shorea robusta*. Indian Journal of Mycological Plant Pathology. 12: 170-174.
- Mittal, R. K.; Wang, B. S. P. 1986.** Emergence failure and top decay in white spruce germinants due to three fungi. Canadian Plant Disease Survey. 66(1): 5-7.
- Mittal, R. K.; Wang, B. S. P. 1987.** Fungi associated with seeds of eastern white pine and white spruce during cone processing and seed extraction. Canadian Journal of Forest Research. 17: 1026-1034.
- Mittal, R. K.; Wang, B. S. P. 1989.** Fungi on eastern white pine seeds with high moisture content can survive ultra-low temperatures. Tree Planter's Notes. 40(4): 34-37.
- Mittal, R. K.; Wang, B. S. P. 1990.** Effect of laboratory and greenhouse conditions on pathogenicity of *Alternaria alternata* and *Fusarium sporotrichioides* to *Pinus strobus* seeds. Malaysian Forester. 53(4): 141-148.
- Mittal, R. K.; Wang, B. S. P. 1993.** Effects of some seed-borne fungi on *Picea glauca* and *Pinus strobus* seeds. European Journal of Forest Pathology. 23(3): 138-146.
- Mittal, R. K.; Wang, B. S. P.; Harmsworth, S. D. 1987.** Effect of extended prechilling on laboratory germination and fungal infection in seeds of white spruce and eastern white pine. Tree Planter's Notes. 38(4): 6-9.
- Moermond, T. C.; Denslow, J. S. 1985.** Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. Journal of Analytical Ecology. 52: 407-420.
- Mohanani, C.; Sharma, J. K. 1988.** Diseases of exotic acacias in India. Journal of Tropical Forestry. 4: 357-361.
- Mohanani, C.; Sharma, J.K. 1989.** Occurrence of new diseases of *Casuarina equisetifolia* in India. Indian Forester. 115: 33-37.
- Mohanani, C.; Sharma, J. K. 1991.** Seed pathology of forest tree species in India – present status, practical problems, and future prospects. Commonwealth Forestry Review. 70: 133-151.
- Mohanani, C.; Sharma, J. K. 1993.** Diseases of *Casuarina equisetifolia* in India. Common-wealth Forestry Review. 72: 48-52.
- Mojtahedi, H.; Danesh, D.; Haghghi, B.; Barnett, R. 1978.** Post harvest pathology and mycotoxin contamination of Iranian pistachio nuts. Phytopathology. 68(12): 1800-1804.
- Moldenke, H. N. 1973.** Avicenniaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden. 60(1): 150-153.
- Molina, A. 1975.** Enumeración de las plantas de Honduras. Ceiba. 19: 1-118.
- Molina, M.; Brenes, G.; Morales, D. 1996.** Descripción y viverización de 14 especies forestales nativas del bosque tropical seco. VI. San José, Costa Rica: Ed. Esfera. 91 p.
- Molina Colón, S. 1998.** Long-term recovery of a Caribbean dry forest after abandonment of different land uses in Guánica, Puerto Rico. Río Piedras, PR: University of Puerto Rico. [Not paged] Ph.D. dissertation.
- Molina-Cruz, A.; Curley, L. M.; Bressani, R. 1997.** Redescubriendo el valor nutritivo de las hojas de chaya (*Cnidoscylus aconitifolius*; Euphorbiaceae). Ciencia En Acción No. 3, July 1997. Institute of Research, Universidad del Valle de Guatemala. [Sin páginas]. http://www.uvg.edu.gt/facs/boletines_ii/intro.html.
- Molofsky, J.; Augspurger, C. K. 1992.** The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. Ecology. 73: 68-77.
- Montana, R. L. E.; Duran, A.; Corredor, A. 1974.** Ensayos forestales en el Valle del Cauca; resultados preliminares sobre adaptación y crecimiento de especies forestales. [Localidad de publicación desconocida]: Seminario Nacional de Reforestadores: 315-332.
- Montero Mata, M. 1995.** Guachipelin: *Diphysa Americana* (Mill) M. Sousa. Turrialba, Costa Rica: Revista Forestal Centroamericana. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 2 p.
- Montero Nino, C.; Estevez Moscoso, J. E. 1983.** Respuesta de las semillas de 16 especies forestales a diferentes tratamientos pregerminativos. Bogotá, Colombia: University Distrital A Francisco José de Caldas, Facultad de Ingeniería Forestal. 150 p. tesis.
- Montoya, J. M. 1966.** Notas fitogeográficas sobre el *Quercus oleoides* Cham. & Schlecht. Turrialba. 16: 57-66.
- Moore, H. E., Jr. 1973.** The major groups of palms and their distribution. Ithaca, New York: Cornell University, L.H. Bailey Hortorium, New York State College of Agriculture and Life Sciences. 115 p.
- Moore, R.; Evans, M. L. 1986.** How roots perceive and respond to gravity. American Journal of Botany. 73: 574-587.
- Morales, J. 1986.** Las plantas útiles de Guatemala. San Carlos, Guatemala: Universidad de San Carlos, CUNOC, División de Ciencia y Tecnología, Carrera de Agronomía. 274 p.
- Morden-Moore, A. L.; Willson, M. F. 1982.** On the ecological significance of fruit color in *Prunus* and *Rubus*: Field experiments. Canadian Journal of Botany. 60: 1554-1560.
- Moreira, F. M. de S.; Moreira, F. W. 1996.** Nursery germination and seedling characteristics of 64 native species in the Amazon forest. Acta Amazonica. 26: 3-16.
- Moreira, I.; Arnáez, E. 1992.** Estudio morfológico de once especies forestales de baja. Informe Final de Proyecto. Vicerrectoría de Investigación y Extensión. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica. 7 p.
- Moreira, I.; Arnáez, E. 1994.** Morfológico de las estructuras reproductoras y germinación de nueve especies forestales nativas de Costa Rica. Revista Tropical. 42(2, Suppl.): 73-83.
- Moreira, I.; Rojas, F.; Torres, G.; Arnáez, E. 1992a.** Gaulín. Especies Forestales Tropicales. Subserie Cuadernos Científicos y Tecnológicos 4. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. 7 p.
- Moreira, I.; Rojas, F.; Torres, G.; Arnáez, E. 1992b.** Tirrã., Especies forestales tropicales. Subserie de Cuadernos Científicos y Tecnológica de Costa Rica. No. 8. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica. 8 p.
- Moreno Díaz de la Espina, S. 1995.** Nuclear matrix isolated from plant cells. International Review of Cytology. 162B: 75-139.
- Moreno, R. 1985.** Do southern pine species benefit from cold stratification? In: South, D.B., ed. Proceedings, international symposium on nursery management practices for the southern pines; 1985 August 4-9; Montgomery, AL. Auburn, AL: Auburn University: 113-117.
- Mori, S. A.; Prance, G. T.; Bolten, A. B. 1978.** Additional notes on the floral biology of Neotropical Lecythidaceae. Brittonia. 30(2): 113-130.
- Mori, S. A.; Prance, G. T.; de Zeeuw, C. H. 1990a.** Lecythidaceae. Part II. The zygomorphic-flowered New World genera (*Couroupita*, *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweilera*, and *Lecythis*). Flora Neotropica. 21: 1-333. [Monograph].

Referencias Bibliográficas

- Mori, T.; Nakashizuka, T.; Sumizono, T.; Yap, S.K. 1990b.** Growth and photosynthetic responses to temperature in several Malaysian tree species. *Journal of Tropical Forest Science*. 3: 44-57.
- Morris, A.; Molony, K. 1993.** Observation on the impact of the 1991/92 drought on the Usutu forest. *Forest Research Document 6/93*. Mbabane, Swaziland: Usutu Pulp Co. 20 p.
- Morrison, D. A. et al., 1992.** Patterns of testa-imposed seed dormancy in native Australian legumes. *Annals of Botany*. 70: 157-163.
- Morrison, D. W. 1978.** Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*. 59: 716-723.
- Morton, J. F. 1991.** The horseradish tree, *Moringa pterygosperma* a boon to arid lands? *Economic Botany*. 45(3): 318-333.
- Morton, J. F. 1965.** The jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lamk.)—its culture, varieties, and utilization. In: *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*. 78: 336-344.
- Morton, J. F. 1987.** Fruits of warm climates. *Whiterville, NC: Creative Resource Systems*: 115-121.
- Moscoso, R. M. 1945.** Palmas dominicanas. Santo Domingo, República Dominicana: Universidad de Santo Domingo. 82 p.
- Msanga, H.P. 1998.** Seed germination of indigenous trees in Tanzania. *Edmonton, Canada: Canadian Forest Service, Northern Forestry Centre*. 292 p.
- Msanga, H. P.; Maghembe, J. A. 1986.** Effect of hot water and chemical treatments on the germination of *Albizia schimperana* seed. *Forest Management and Ecology*. 17: 137-146.
- Msanga, H. P.; Maghembe, J. A. 1989.** Physical scarification and hydrogen peroxide treatments to improve germination of *Vangueria infausta* seed. *Forest Management and Ecology*. 28: 301-308.
- Müller, E. U. 1997.** Investigaciones en frutos y semillas de árboles individuales de cinco especies forestales de la Región Huetar Norte de Costa Rica, con especial consideración en el almacenamiento. [Localidad de publicación desconocida]: Universidad de Hamburgo. Trad. Olman Murillo. Cooperación en los Sectores Forestal y Maderero convenio Costarricense-Alemán, Documento del Proyecto No. 51. 237 p. Ph.D. disertación.
- Mugasha, A. G. 1978.** Tanzania natural forests' silvicultural research. Lushoto, Tanzania: Review Report. Tanzania Silviculture Tech. Note (New Series) 39. 40 p.
- Mukherjee, T. N. 1884.** List of Indian economic products. [City of publication unknown], India: Superintendent of Government Printing. 93 p.
- Muller, C. H. 1955.** The origin of *Quercus* in Cuba. *Revista Sociedad Cubana de Botánica*. 12(3): 41-47.
- Muller, C. H. 1960.** Fagaceae. In: Woodson, R.E.; Schery, R.W., eds. *Flora of Panama, Part IV*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 43(2): 98-103.
- Muller, E. 1995.** Almacenamiento de semillas de cuatro especies forestales nativas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. In: *Simposio sobre Avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina*. Memoria, Managua, Nicaragua. [Sin páginas]. Mimeo.
- Müller, E. 1997.** Investigaciones en frutos y semillas de árboles individuales de cinco especies forestales de la Región Huetar Norte de Costa Rica, con especial consideración en el almacenamiento. Hamburg, Germany: University of Hamburg. 237 p. Ph.D. disertación.
- Mumford, P. M.; Brett, A. C. 1982.** Conservation of cacao seed. *Tropical Agriculture (Trinidad)*. 59: 306-310.
- Mungkorndin, S. 1993.** Spotlight on species: *Azadirachta excelsa*. Winrock International Forest/Fuelwood Research and Development Project, Bangkok, Thailand. *Farm Forestry News*. 6(1): 3-6.
- Muñiz Meléndez, E. 1978.** Demographic analysis of the life history of *Inga vera* Subsp. *Vera*. Knoxville, TN: University of Tennessee, Ecology Department. 48 p. M.S. thesis.
- Munjal, R. L.; Sharma, A. D. 1976.** Control of seed mycoflora of some important conifers. *Indian Journal of Mycology Plant Pathology*. 6: 135-139.
- Murdoch, A. J.; Ellis, R. 1992.** Longevity, viability and dormancy. In: Fenner, M., ed. *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Oxon, UK: CAB International: 193-229.
- Murillo, O. 1988.** Natural variation in wood specific gravity of *Pinus greggii*, *P. leiophylla*, and *P. pringlei*. *CAMCORE Bulletin on Tropical Forestry* 5. Raleigh, NC: North Carolina State University, College of Forest Resources. 24 p.
- Murphy, P. G.; Lugo, A. E. 1986a.** Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 67-88.
- Murphy, P. G.; Lugo, A. E. 1986b.** Structure and biomass of a subtropical dry forest. *Biotropica*. 18: 89-96.
- Murphy, P. G.; Lugo, A. E. 1995.** Dry forests of Central America and the Caribbean. In: Bullock, S.H.; Mooney, H.A.; Medina, E., eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press: 9-34.
- Murphy, P. G.; Lugo, A. E.; Murphy, A. J.; Nepstad, D. 1995.** The dry forests of Puerto Rico's south coast. In: Lugo, A.E.; Lowe, C., eds. *Tropical forest: management and ecology*. New York: Springer-Verlag: 178-209.
- Musálem-Santiago, M. A. 1984.** Effect of environmental factors on *Pinus montezumae* Lamb., in a temperate forest of Mexico. New Haven, CT: Yale University. 262 p. Ph.D. thesis. Mycock, D.; Berjak, P. 1990. Fungal contaminants associated with several homoiohydrous (recalcitrant) seed species. *Phytophylactica*. 22: 413-418.
- Mycock, D. J., Berjak, P. and Finch-Savage, W. E. (2000).** Effects of desiccation on the subcellular matrix of the embryonic axes of *Quercus robur*. In: *Seed Biology: Advances and Applications*, (eds M. Black, K. J. Bradford and J. Vásquez-Ramos) pp. 197-203. Wallingford, UK, CAB International. Nagaveni, H.C.; Srimathi, R. A. 1980. Studies on the germination of sandal seeds. *Santalum album* Linn. II. Chemical stimulant for germination. *Indian Forester*. 106: 792-799.
- Nagaveni, H. C.; Srimathi, R. A. 1981.** Studies on the germination of sandal (*Santalum album* Linn.): pretreatment of sandal seeds. *Indian Forester*. 107: 348-354.
- Nair, P. K. R. 1984.** Multipurpose leguminous trees and shrubs for agroforestry. *Agroforestry Systems*. 2: 145-163.
- Nair, P. K. R. 1993.** An introduction to agroforestry. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers in cooperation with International Centre for Research in Agroforestry. 499 p.
- Nair, P. K. R.; Fernandes, E. C. M.; Wambugu, P. N. 1984.** Multipurpose leguminous trees and shrubs for agroforestry. *Agroforestry Systems*. 2: 145-163.
- Nakasone, H. Y.; Rauch, F. D. 1973.** Ornamental hibiscus: propagation and culture. *Research Bulletin* 175. Honolulu: University of Hawaii- Manoa, College of Tropical Agriculture, Hawaii Agricultural Experiment Station. 12 p.
- Nalawadi, U. G.; Gowda, J. V. N.; Sulladmath, U. V. 1980.** Varied season of flowering of *Spathodea campanulata* (Beauv.) under Bangalore conditions. [Horticultural Abstract 1973+]. *Current Research*. 9(4): 48-59.
- Nalawadi, U. G.; Patil, A. A.; Swamy, P. N. 1988.** Softwood wedge grafting a successful method of grafting for Champaca. *Current Research*. 17(4): 53-54.
- Namkoong, G.; Kang, H. C.; Brouard, J. S. 1988.** Tree breeding: principles and strategies. In: Frankel, R. et al., series eds. *Monographs on theoretical and applied genetics*. New York: Springer Verlag. Vol. 2.
- Narayanan, C.; Sharma, J. K. 1996.** Epidemiological studies on blister bark disease of *Casuarina equisetifolia* caused by *Trichosporium vesiculosum*. In: Pinyopusarerk, K.; Turnbull, J.W.; Midgley, S.J., eds. *Proceedings of the third international Casuarina workshop*. [Date of meeting unknown]; Da Nang, Vietnam. Canberra, Australia: CSIRO Forestry and Forest Products. 247 p.
- Narayanan, C. et al., 1996.** The extent, recognition, and management of Casuarina blister bark disease. In: Pinyopusarerk, K.; Turnbull, J.W.; Midgley, S.J., eds. *Proceedings of the third international Casuarina workshop*. [Date of meeting unknown]; Da Nang, Vietnam. Canberra, Australia: CSIRO Forestry and Forest Products. 247 p.
- Nartey, F. 1978.** Cyanogenesis, ultrastructure and seed germination. Copenhagen, Denmark: University of Copenhagen. [Not paged]. Ph.D. thesis.
- Nash, D. L.; Moreno, N. P. 1981.** Boraginaceae. *Flora de Veracruz*. Fascículo 18. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. 149 p.
- Natesh, S.; Rau, M. A. 1984.** The embryo. In: Johri, B.M., ed. *Embryology of angiosperms*. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 377-443.
- National Academy of Sciences. 1975.** Underexploited tropical plants with promising economic value. Washington, DC: National Academy of Sciences. 189 p.

Referencias Bibliográficas

- National Academy of Sciences. 1979.** Tropical legumes: Resources for the future. Washington, DC: National Academy of Sciences. 331 p.
- National Academy of Sciences. 1980.** Firewood crops. Shrubs and tree species for energy production. Washington, DC: National Academy of Sciences. 236 p.
- National Academy of Sciences. 1983.** Firewood crops: shrub and tree species for energy production. Washington, DC: National Academy Press. 92 p. Vol. 2.
- National Academy of Sciences. 1984.** Casuarinas: Nitrogen-fixing trees for adverse sites. Washington, DC: National Academy Press. 118 p.
- National Germplasm Repository. 1995.** U.S. Department of Agriculture; ARSGRIN, Miami. FL. <http://www.ars.grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl.23319>.
- National Research Council. 1979.** Tropical legumes: resources for the future. Washington, DC: National Academy Press. 332 p.
- National Research Council. 1983a.** *Calliandra*: a versatile small tree for the humid tropics. Report of an ad hoc panel of the advisory committee on Technology Innovation Board on Science and Technology for International Development, National Research Council. Washington, DC: National Academy Press. 52 p.
- National Research Council. 1983b.** Mangium and other fast-growing acacias for the humid Tropics. Washington, DC: National Academy Press. 62 p.
- National Research Council. 1984a.** Casuarinas: Nitrogen-fixing trees for adverse sites. Washington, DC: National Academy Press. 118 p.
- National Research Council. 1984b.** Leucaena: promising forage and tree crop for the Tropics. 2nd ed. Washington, DC: National Academy Press. 100 p.
- Natural Resources Defense Council. 1996.** Coffee, conservation, and commerce in the Western hemisphere. NRDC Online Pro, home page. Email: proinfo@nrdc.org.
- Navare. 1983.** Juglandaceae. Flora de Veracruz. México, Fascículo 31. Sept.: 17.
- Navarette, E.T. [n.d.].** Información básica y tratamientos pregerminativos en semillas forestales. Estación Forestal la Florida, Colombia: Ministerio de Agricultura. 28 p.
- Navarette-Tindall, N.; Aragón, H. (Unpublished data.)** Department of Biology, Box 3AF, New Mexico State University, Las Cruces, NM 88001, nrtindall@zianet.com. Navarette-Tindall, N.; Van Sambeek, J.W. (Unpublished data.) Department of Biology, Box 3AF, New Mexico State University, Las Cruces, NM 88001, nrtindall@zianet.com.
- Navarrete-Tindall, N. 1997.** Personal observations. San Salvador, El Salvador.
- Navarrete-Tindall, N.; Aragón, H. 1997.** Report of nodulation of *Inga paterno* in El Salvador. Arlington, VA: Forest, Farm, and Community Tree Research Reports: 56-58.
- Navarrete-Tindall, N. E. 1996.** Biological variation in rhizobial bacteria from *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. across an elevational gradient in El Salvador. Carbondale, IL: Southern Illinois University. 222 p. Ph.D. dissertation.
- Navarrete-Tindall, N. E. 1998.** Personal observations. San Salvador, El Salvador.
- Navarrete-Tindall, N. E.; Van Sambeek, J. W. Unpublished data.** On file with: Department of Biology, Box 3AF, New Mexico State University, Las Cruces, NM 88001.
- Navarrete-Tindall, N. E.; Van Sambeek, J. W.; Klubek, B. 1996.** Symbiotic promiscuity of rhizobial strains from *Gliricidia sepium* on legumes native to El Salvador. Forest, Farm, and Community Tree Research Reports. 1: 1-9.
- Navi, P. R. 1989.** Distribución geográfica de *Schinus molle* en Bolivia. Cochabamba, Bolivia: Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias y Tecnología. 42 p.
- Neal, M. C. 1948.** In gardens of Hawaii. Special Publication 40. Honolulu: Bernice P. Bishop Museum Press. 805 p.
- Neal, M. C. 1965.** In gardens of Hawaii. Bishop Museum Special Publication 50. Honolulu: Bernice P. Bishop Museum Press. 923 p.
- Nee, M. 1985.** Brunelliaceae. Flora de Veracruz. Fascículo 44. Mexico, D.F., Mexico: [Publisher unknown]. 5 p.
- Negi, S.; Gupta, V. K. 1987.** A note on physical and mechanical properties of *Michelia champaca* (Champ) from Digboi Division, Assam. Indian Forester. 113: 202-213.
- Neill, D. 1993.** The genus *Erythrina*: taxonomy, distribution, and ecological differentiation. In: Westley, S.B.; Powell, M.P. *Erythrina* in the New and Old Worlds. Bangkok, Thailand: Nitrogen Fixing Tree Association: 15-27.
- Neill, D. A. 1988.** Experimental studies on species relationships in *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae). Annals of the Missouri Botanical Garden. 75: 886-969.
- Nellis, D. W. 1994.** Seashore plants of south Florida and the Caribbean: A guide to identification and propagation of xeriscape plants. Sarasota, FL: Pineapple Press, Inc. 160 p.
- Nevling, L. I. 1960.** *Cecropia obtusifolia*. In: Woodson, R.E.; Schery, R.W. Flora of Panama, Part IV., Fascicle 2, Annals of the Missouri Botanical Garden. 43(2): 199-202.
- Newcomb, W. 1973.** The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* L. after fertilization. Canadian Journal of Botany. 51: 879-890.
- Newman, V. 1989.** Effects of pretreatments on germination of *Acacia mangium* Willd. Sabah. FRC Publication 3/89. Sandakan, Sabah, Indonesia: Forest Research Centre. 21 p.
- Neyra Román, M. G. 1980.** Ensayos sobre técnicas de vivero con especies del bosque húmedo tropical de la Costa Pacífica de Colombia. COL/74/005 PIF 28. [Lugar de publicación desconocido]: Proyecto Investigaciones y Desarrollo Industrial Forestales. 87 p.
- Ng, F. S. P. 1980.** Germination ecology of Malaysian woody plants. Malaysian Forester. 44: 406-437.
- Ng, F. S. P. 1983.** Ecological principles of tropical lowland rain forest conservation. In: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C.; Chadwick, A. C., eds. Tropical rain forest: ecology and management. Oxford, U.K.: Blackwell Scientific Publications: 359-375.
- Ng, F. S. P. 1992.** Manual of forest fruits, seeds and seedlings. Malaysian Forest Record 34. Kuala Lumpur, Malaysia: Forest Research Institute of Malaysia. 444 p. Vol. 2.
- Ng, F. S. P. 1996.** Manual of forest fruits, seeds and seedlings: version 1. [Place unknown]: Center for International Forestry Research. [1 CD-ROM]
- Ng, N. Q.; Lapido, D. O.; Kang, B. T.; Atta-Krah, A. N. 1993.** Multipurpose tree and shrub germplasm evaluation and conservation at IITA. In: Proceedings of the international consultation on the development of the ICRAF MTP-Germplasm Resource Centre; 1992 June 2-5; Nairobi, Kenya. Nairobi, Kenya: International Center for Research in Agroforestry: 144-156.
- Nguyen, X. Q. 1996.** Planting Casuarina in Vietnam. In: Pinyopusarerk, K.; Turnbull, J. W.; Midgley, S. J., eds. Recent Casuarina research and development. Proceedings of the third international Casuarina workshop; 1996 March 4-7; Da Nang: Vietnam. Canberra, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization Forestry and Forest Products. 247 p.
- Nichols, D.; González, E. 1991a.** Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica. Memoria del II encuentro sobre especies forestales; 1991 de febrero 12-14; Jardín Botánico Wilson, San Vito de Coto Brus. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia. 73 p.
- Nichols, D.; González, E. 1991b.** Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica. II. Encuentro sobre especies forestales, Memoria; 1991 Febrero 12-14; Jardín Botánico Wilson, San Vito de Coto Brus, Costa Rica. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica. 822 p.
- Nichols, D.; González, E. 1992a.** Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica. San José, Costa Rica: Organización Para Estudios Tropicales y Dirección General Forestal. 84 p.
- Nichols, D.; González, E. 1992b.** Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica. Memoria del II Encuentro sobre Especies Forestales. San José, Costa Rica: Coedición Universidad Estatal a Distancia, Organización para Estudios Tropicales y Dirección General Forestal. 73 p.
- Nichols, D.; Rodríguez, E. 1990.** Costa Rica nitrogen-fixing trees with possibilities for greater use. Nitrogen-fixing tree research reports. Waimanalo, HI: Nitrogen Fixing Tree Association. 56 p. Vol. 8.
- Nicholson, M. S.; Arzeni, C. B. 1993.** The market medicinal plants of Monterrey, Nuevo León, México. Economy Botany. 47(2): 184-192.
- Nielsen, I. 1979.** Notes on the genus *Albizia* Durazz. (Leguminosae-Mimosaceae) in mainland S.E. Asia. Adansonia. 19(2): 199-229.

Referencias Bibliográficas

- Niembro, A. 1986.** Árboles y arbustos útiles de México. México, D.F., México: Editorial LIMUSA. 306 p.
- Niembro R., A. 1982.** Caracterización morfológica y anatómica de semillas forestales. Serie Premio Nacional Forestal. No. 5. México, D.F., México: Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Subsecretaría Forestal y de la Fauna. 212 p.
- Niembro R., A. 1983.** Estructura y clasificación de semillas de especies forestales mexicanas. En: Memoria de la Reunión sobre Problemas en Semillas Forestales Tropicales. Tomo II. Publicación Especial No. 40. México, D.F., México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Subsecretaría Forestal, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos: 77-119.
- Niembro R., A. 1989.** Semillas de plantas leñosas. Morfología comparada. [Localidad desconocida], México: Editorial Limusa. 224 p.
- Niembro R., A. 1992.** Morfología de las semillas de *Inga jinicuil* Schlech. Una planta leñosa tropical de importancia agroforestal. SEMINA. 1(1): 4 p.
- Niembro R., A. 1995a.** Producción de semillas de cedro *Cedrela odorata* L. bajo condiciones naturales en Campeche, México. Memorias del Simposio Avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina. Managua, Nicaragua: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 215-228.
- Niembro R., A. 1995b.** Producción de semillas de caoba *Swietenia macrophylla* King. bajo condiciones naturales en Campeche, México. Memorias del Simposio Avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina. Managua, Nicaragua: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 249-263.
- Niembro R., A. 1996.** Germinación y crecimiento inicial del ramón *Brosimum alicastrum* Sw. en relación al peso fresco de sus semillas. En: Memoria de la Novena Reunión Científica-Tecnológica, Forestal y Agropecuaria. Villahermosa, Tabasco, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias Produce: 35-41.
- Niembro R., A. 1997a.** Germinación de las semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* King.) Al tiempo de su colecta y después de 120 días de almacenamiento. In: Memoria de la Décima Reunión Científica-Tecnológica, Forestal y Agropecuaria. Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias: 295-300.
- Niembro R., A. 1997b.** Efecto del peso de las semillas de la caoba (*Swietenia macrophylla* King.) sobre su germinación y crecimiento inicial de las plantulas bajo condiciones de vivero. In: Memoria de la Décima Reunión Científica-Tecnológica, Forestal y Agropecuaria. Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias: 289-294.
- Niembro R., A. 1997c.** Influencia del peso de las semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* King.) sobre la formación de raíces endormaje J. In: Memoria de la Décima Reunión Científica-Tecnológica, Forestal y Agropecuaria. Veracruz, Mexico: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias: 272-274.
- Niembro R., A. 1997d.** Efecto de la orientación de siembra de las semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* King.) sobre la germinación y desarrollo de raíces en forma de J. In: Memoria de la Décima Reunión Científica-Tecnológica, Forestal y Agropecuaria. Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias: 265-272.
- Niembro-Rocas, A. 1979.** Semillas Forestales. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Bosques. 137 p.
- Nikles, D. G. 1989.** Early growth and potential value of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* x *P. tecunumanii* and x *P. oocarpa* F 1 hybrids in Australia. In: Gibson *et al.*, eds. Breeding tropical trees: population and genetic improvement strategies in clonal and seedling forestry. Proceedings, International Union of Forest Research Organizations conference; 1998 November; Pattaya, Thailand. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute; and Arlington, VA: Winrock International: 412-414.
- Nikles, D. G.; Robinson, M. J. 1989.** The development of *Pinus* hybrids for operational use in Queensland. In: Gibson, G.L.; Griffin, A.R.; Matheson, A.R., eds. Breeding tropical trees: Proceedings: International Union of Forest Research Organizations conference; 1998 November; Pattaya, Thailand. Oxford, U.K.: Oxford Forestry Institute; Arlington, VA: Winrock International: 272-282.
- Nilsen, I. 1981.** Ingeae. In: Polhill, R.M.; Raven, P.H., eds. Advances in legume systematics. Part 1. Proceedings of the international legume conference; 1981 July 24-29; Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. Held under the auspices of the Royal Botanic Gardens, Kew, the Missouri Botanical Garden, and the University of Reading. Kew, London, U.K.: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food: 173-190. Vol. 2.
- Nitrogen Fixation by Tropical Agricultural Legumes Center. 1984.** Legume inoculants and their use. Rome: Food and Agriculture Organisation. 17 p.
- Nitrogen Fixing Tree Association. 1987a.** *Acacia mangium*—a fast-growing tree for the humid Tropics. NFTA 87-04. Waimanalo, HI: Nitrogen Fixing Tree Association. 2 p.
- Nitrogen Fixing Tree Association. 1987b.** The multipurpose rain tree *Samanea saman*. NFTA Highlights. Waimanalo, Hawaii: Nitrogen Fixing Tree Association. 2p.
- Nitrogen Fixing Tree Association. 1992.** *Pterocarpus indicus*—the majestic N-fixing tree. NFTA 92-02. Waimanalo, HI: Nitrogen Fixing Tree Association. 2 p.
- Nitsch, J. P. 1965.** Physiology of flower and fruit development. In: Ruhland, W., ed. Handbuch der pflanzenphysiologie 15. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 1537-1647.
- Noad, T.; Birnie, A. 1994.** Trees of Kenya. Nairobi, Kenya: Prudential Printers. 308 p.
- Nobles, R. W.; Briscoe, C. B. 1966.** Height growth of mahogany seedlings, St. Croix, Virgin Islands. Res. Note ITF-10. Río Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Tropical Forest Research Center. 4 p.
- Noland, T. L.; Creasey, K. R.; Wang, B. S. P. [In press].** Seed management for regenerating Ontario's forests. In: Wagner, R.G.; Colombo, S.J., eds. Regenerating the Canadian forests: principles and practice in Ontario. Markham, ON, Canada: Sitzhery Whitestied. [Not paged].
- Norberg, R. A. 1972.** Autorotation, self-stability, and structure of single-winged fruits and seeds (samaras) with comparative remarks on animal flight. Biological Review. 48: 561-596.
- Normah, M. N.; Chin, H. F.; Hor, Y. L. 1986.** Desiccation and cryopreservation of embryonic axes of *Hevea brasiliensis* Muell.-Arg. Pertanika. 9: 299-303.
- Normah, M. N.; Reed, B. M.; Yu, X. 1994.** Seed storage and cryoexposure behavior in hazelnut (*Corylus avellana* L. cv. Barcelona). Cryo-Letters. 15: 315-322.
- Normah, M. N.; Serimala, M. N. S. D. 1997.** Cryopreservation of seeds and embryonic axes of several *Citrus* species. In: Ellis, R.H.; Black, M.; Murdoch, A.J.; Hong, T.D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995; [Place of meeting unknown]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 817-823.
- Normah, M. N.; Vengadasalam, M. 1992.** Effect of moisture content on cryopreservation of *Coffea* and *Vigna* seeds and embryos. Cryo-Letters. 13: 199-208.
- Nowicke, J. W. 1969.** Boraginaceae. Flora of Panama. Annals of Missouri Botanical Garden. 56(1): 33-69.
- Ntuli, T. M.; Berjak, P.; Pammenter, N. W.; Smith, M. T. 1997.** Effects of temperature on the desiccation responses of seeds of *Zizania palustris*. Seed Science Research. 7: 145-160.
- Nygren, P. 1995.** Leaf CO₂ exchange of *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae: Phaseolaceae) in humid tropical field conditions. Tree Physiology. 15: 71-83.
- Nygren, P.; Ramirez, C. 1995.** Production and turnover of N₂ fixing nodules in relation to foliage development in periodically pruned *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae) trees. Forest Ecology and Management. 73(1995): 59-73.
- Obendorf, R. L. 1997.** Oligosaccharides and galactosyl cyclitols in seed desiccation tolerance. Seed Science Research. 7: 63-74.
- Obroucheva, N. V.; Antipova, O. V. 1997.** Physiology of the initiation of seed germination. Russian Journal of Plant Physiology. 44: 250-264. [Translated from Fizologiya Rastenii 44: 287-302.]
- Odum, H. T. 1970.** Summary: an emerging view of the ecological system at El Verde. In: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information. [Not paged]. Chapters 1-10.
- Odum, H. T.; Lugo, A.; Cintrón G.; Jordan, C. F. 1970.** Metabolism and evapotranspiration of some rain forest plants and soil. In: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information. [Not paged]. Chapters 1-8.
- Odum, W. E.; McIvor, C. C.; Smith, T. J. III. 1982.** The ecology of the mangroves of south Florida: a community profile. FWS/OBS-81/24. Washington, DC: U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services. 144 p.
- Okigbo, B. N. 1984.** Leguminosas arbóreas na África: prioridades para pesquisa sobre exploração múltipla. Pesquisa Agropecuária Brasileira. 19: 325-330.

Referencias Bibliográficas

- Oliveira, P. S.; Galetti, M.; Pedroni, F.; Morellato, L. P. C. 1995. Seed cleaning by *Mycoccephalus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica*. 27: 518-522.
- Old, K.M. et al., 1993. Foliar pathogens of tropical acacias in Australia. Kerala, India: International Union of Forest Research Organizations work- shop on pests and diseases of tropical plantations. 16 p.
- Old, K. M.; Hood, I.; Yuan, Z. Q. 1997a. Diseases of tropical acacias in Australia. In: Old, K.M.; Lee, S.S.; Sharma, J.K., eds. Diseases of tropical acacias: Proceedings of an international workshop. 1996 April 28-May 3; Subanjerji, Indonesia: CIFOR Special Publication: 62-69.
- Old, K. M.; Hood, I.; Yuan, Z. Q. (eds.). 1997b. Diseases of tropical acacias. Proceedings of an international workshop. 1996 April 28-May 3; Subanjerji, Indonesia: CIFOR Special Publication: 62-69.
- Oliveira-Filho, A. T.; Camisão-Neto, A. A.; Volpato, M. M. L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*. 28: 762-769.
- Oliver, D. 1868. Flora of tropical Africa. London, UK: Reeve and Co. 479 p.
- Olmstead, I.; Alvarez-Buylla, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees; demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*. 5: 484-500.
- Olson, D.F.; Petteys, E.Q.P. 1974. *Casuarina* L. In: Seeds of woody plants in the United States. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture: 278-280.
- Omari, M. A. 1993. Effects of temperature and seed treatment on germination of five *Acacia* species. *Dirasat. Series B, Pure and Applied Sciences*. 19: 297-315.
- Opeke, L. K. 1982. Tropical tree crops. New York: John Wiley and Sons. 312 p.
- Opler, P. A.; Baker, H. G.; Frankie, G. W. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican Cordiaspecies (Boraginaceae). *Biotropica*. 7: 234-247.
- Opler, P. A.; Frankie, G. W.; Baker, H. G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 68: 167-188.
- Opler, P. A.; Janzen, D. H. 1983. *Cordia alliodora* (Laurel). In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 219-221.
- Ordoñez, A. W. 1981. Producción y conservación de semilla de tres especies de *Pinus* importantes in Guatemala. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Universidad de San Carlos. 83 p. M.S. Tesis.
- Orian, G. 1961. Diseases of Filao *Casuarina equisetifolia* Forst. in Mauritius. *Revue Agricole et Sucriere de l'île mauricie*: 17-45.
- Orjuela, J. A.; Rubio, R. C.; Garzón, C. A.; Cuadros, de C. M. 1996. Reconocimiento de Nemátodos asociados al chachafruto, *Erythrina edulis*, T. In: [Autor desconocido]. Chachafruto, *E. edulis* cultivo y aprovechamiento. Santa Fé de Bogotá, Colombia: Universidad Distrital: 152-157.
- Orozco, C. 1986. Contribución al estudio de Brunelliaceae de Colombia-III. *Cladasia*. 15(71-75): 177-184.
- Ortiz, R. 1995. Fenología de especies nativas. Asunción, Paraguay: Revista Forestal del Paraguay. 11: 27-33.
- Osborne, D. J.; Boubriak, I. I. 1994. DNA and desiccation tolerance. *Seed Science Research*. 4: 175-185.
- Osorio, L. F. 1992. Propagación vegetativa de dos especies promisorias de *Pinus* para la reforestación en Colombia. Informe de Investigación 137. Cali, Colombia: Smurfit Cartón Colombia. 22 p.
- Osorio, L. F. 1998. Comunicación Personal. Smurfit Cartón de Colombia, Cali, Colombia.
- Ospina, J. A. 1996. Aporte al entendimiento de la latencia en semillas de Euphorbiaceas con énfasis en algunas especies del género *Manihot*. Palmira, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. [Sin páginas].
- Osundina, M. A. 1998. Nodulation and growth of mycorrhizal *Casuarina equisetifolia* Jr. and G. First in response to flooding. *Biology and Fertility of Soils*. 26: 95-99.
- Owens, J. N.; Blake, M. D. 1985. Forest tree seed production. A review of literature and recommendations for future research. Information Report PI-X-53. [Place of publication unknown]: Canadian Forest Service. 23 p.
- Owens, J. N.; Molder, M. 1979. Sexual reproduction of *Larix occidentalis*. *Canadian Journal of Botany*. 58: 886-901.
- Owens, J. N.; Morris, S. J. 1990. Cytological basis for cytoplasmic inheritance in *Pseudotsuga menziesii*. I. Pollen tube and archegonial development. *American Journal of Botany*. 77: 453-445.
- Pacho, M. V. 1985. Survey of seed-borne fungi and effect of fungicide treatments on certain Philippine forest tree seeds and selected samples from the DANIDA Forest Seed Centre. Report submitted to Danish Government. Copenhagen, Denmark: Institute for Seed Pathology. 41 p.
- Padilla, S. 1985. Experiencias en la producción de plantones en viveros para algunas especies nativas. Cajamarca, Perú: CICAFOR. 48 p.
- Padron, C. M. 1996. Mangrove ecosystem restoration in Cuba: a case study in Havana Province. In: Field, C., ed. Restoration of mangrove ecosystems. Okinawa, Japan: International Society for Mangrove Ecosystems: 160-169.
- Palacios, O. I. 1979. Metodología para almacenamiento de semillas de Balso. En: curso sobre Semillas Forestales; 1979 June 4-8; Bogotá. [Lugar de publicación desconocido]; [Editorial desconocida]. [Sin páginas].
- Palacios, S. et al., 1997. Reconocimiento de la Antropofauna asociada al chachafruto, *Erythrina edulis* (Fabaceae) en el Valle del Cauca. Trabajo sin publicar. Sede Palmira, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. 120 p.
- Palada, M. C. 1996. Moringa (*Moringa oleifera* Lam.): A versatile tree crop with horticultural potential in the subtropical United States. *Horticultural Science*. 31(5): 794-797.
- Palmer, B.; Ibrahim, T. M. 1996. *Calliandra calothyrsus* forage for the Tropics - a current assessment. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*: Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 183-194.
- Paloma Lozano, E. 1994. Investigaciones forestales: resultados de dos ensayos de investigación con 12 especies cada uno, en suelos degradados. Bucaramanga, Colombia: Ministerio del Medio Ambiente, Instituto de Recursos Naturales-Regional Santanuder. 40 p.
- Pammenter, N. W.; Berjak, P. 1999. A review of recalcitrant seed physiology in relation to desiccation-tolerance mechanisms. *Seed Science Research*. 9. [In press].
- Pammenter, N. W.; Motete, N.; Berjak, P. 1997. The response of hydrated recalcitrant seeds to long-term storage. In: Ellis, R.H.; Black, M.; Murdoch, A.J.; Hong, T.D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995; [Place of meeting unknown]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 673-687.
- Pammenter, N. W.; Vertucci, C. A.; Berjak, P. 1991. Homeohydrous (recalcitrant) seeds: dehydration, the state of water and viability characteristics in *Landolphia kirkii*. *Plant Physiology*. 96: 1093-1098.
- Pammenter, N. W.; Vertucci, C. W.; Berjak, P. 1993. Responses of dehydration in relation to non-freezable water in desiccation-sensitive and -tolerant seeds. In: Côme, D.; Corbineau, F., eds. Fourth international workshop on seeds: basic and applied aspects of seed biology; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. Paris, France: ASFIS: 867-872.
- Pammenter, N. W.; Greggains, V.; Kioko, J. I.; Wesley-Smith, J.; Berjak, P. y Finch-Savage, W.E. (1998). The time factor during dehydration of non-orthodox (recalcitrant) seed: effects of differential drying rates on viability retention in *Ekebergia capensis*. *Seed Science Research* 8, 463-471.
- Pancel, L. 1993. Tropical forestry handbook. Berlin, Germany: Springer-Verlag. 632 p. Vol. 1.
- Panggabean, G. 1979. Effect of storage on the germination of jack seeds. *Bulletin Penelitian Hortikultura*. 7(4): 39-42.
- Pankow, H. 1957. Über den pollenkitt bei *Galanthus nivalis*. *Flora*. 146: 240-253.
- Panochit, J.; Wasuwanich, P.; Hellum, A. K. 1984. Collection, germination and storage of *Shorea siamensis* Miq. seeds. Saraburi, Thailand: Muak Lek. ASEAN Canada Forest Tree Seed Center. Embryon. 1: 1-34.
- Panochit, J.; Wasuwanich, P.; Hellum, A. K. 1986. Collection and storage of seeds of *Shorea roxburghii* G. don. Saraburi, Thailand: Muak Lek. ASEAN Canada Forest Tree Seed Center. Embryon. 2: 62-67.
- Pardo-Tejeda, E.; Gómez-Pompa, A.; Sosa O., V. 1976. El ramón. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias Informa. Comunicado No. 3 sobre recursos bióticos potenciales del país. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 3 p.

Referencias Bibliográficas

- Pardo-Tejeda, E.; Sánchez M., C. 1980.** *Brosimum alicastrum* (ramón, capomo, ojite, ojoche) recurso silvestre tropical desaprovechado. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones Bióticas, Cuaderno de Divulgación. 31 p.
- Parfitt, R. C. 1996.** Stem breakage in Colombia and South Africa of *Pinus tecunumanii* from high elevation sources. Pretoria, South Africa: University of Pretoria, Faculty of Biological and Agricultural Sciences. 67 p. M.S. thesis.
- Parras, V. 1939.** Comparison of different methods of germinating bitaog. Philippine Journal of Forestry. 2: 57-62.
- Parrotta, J. A. 1988a.** *Albizia lebbek* (L.) Benth. Res. Note SO-ITF-SM-7. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- Parrotta, J.A. 1988b.** *Albizia procera* (Roxb.) Benth. Res. Note SO-ITF-SM-6. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Parrotta, J. A. 1990.** *Tamarindus indica* L. SO-ITF-SM-30. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5p.
- Parrotta, J. A. 1992a.** *Acacia farnesiana* (L.) Willd. aroma, huisache. Res. Note SO-ITF-SM-49. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 6 p. Parrotta, J.A. 1992b. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. Res. Note SO-ITF-SM-52. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 8p.
- Parrotta, J. A. 1993.** *Cocos nucifera* L. Res. Note SO-ITF-SM-57. Río Pedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute for International Tropical Forestry. 7 p.
- Parrotta, J. A. 1994.** *Thespesia populnea* (L.) Soland. ex Correa Portiatree, emajaguilla. Res. Note SO-ITF-SM-76. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- Parrotta, J. A. 1997.** *Acacia auriculiformis* A. Cunn. Ex Benth. Northern black wattle. Res. Note SO-ITF-SM-86. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. 4 p.
- Parrotta, J. A.; Francis, J. K. 1990.** *Senna siamea* Irwin & Barnaby. Yellow cassia, minjri. Leguminosae (Caesalpinioideae). Legume family. SO-ITF-SM-33. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, Institute of Tropical Forestry. 7 p.
- Parry, M. S. 1956.** Tree planting practices in tropical Africa. FAO Forestry Development Paper 5. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 302 p.
- Pascarella, J. 1992.** Notes on flowering phenology, nectar robbing, and pollination of *Symphonia globulifera* L.F. (Clusiaceae) in a lowland rainforest of Costa Rica. Brenesia. 38: 83-86.
- Paschoal, M.; Galetti, M. 1995.** Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. Biotropica. 27: 268-273.
- Passos, L.; Ferreira, S.O. 1996.** Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. Biotropica. 28: 697-700.
- Passos, M. A. A.; De Lima, T. V.; De Albuquerque, J. 1988.** Breaking dormancy in leucaena seeds. Revista Brasileira de Sementes. 10: 97-102.
- Paterson, R.; Cornelius, J.; Baeza, O. 1996a.** Comportamiento de procedencias de *Albizia guachapele* y *Bombacopsis quinata* en Costa Rica. Boletín de Mejoramiento Genético y Semillas Forestales. 13: 18-21.
- Paterson, R.T. et al., 1996b.** Experience with *Calliandra calothyrsus* as a feed for livestock in Africa. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*. Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 195-209.
- Patiño, F. V.; Kageyama, P. Y. 1991.** *Pinus patula* Schiede & Deppe. Seed Leaflet 8, March. Humleback, Denmark: Danish International Development Agency, DANIDA Forest Seed Center. 25 p.
- Patiño, V. F.; Rodríguez, A. A.; Marín Ch., P. J.; Díaz M., E. R. A. 1993a.** Paquete tecnológico para la producción de planta de caoba (*Swietenia macrophylla*) a raíz cubierta. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. [Localidad de publicación desconocido]: Paquetes Tecnológicos, Tecnología disponible para productores. 7 p.
- Patiño, V. F.; Rodríguez, A. A.; Marín Ch., P. J.; Díaz M., E. R. A. 1993b.** Paquete tecnológico para la producción de planta de cedro (*Cedrela odorata*) a raíz cubierta. Instituto Nacional de Investigaciones Forestal, Agronomía y Pecuaria. [Lugar de publicación desconocido]: Paquetes Tecnológicos, Tecnología disponible para productores. 7 p.
- Patiño, V. F.; Villagómez A., Y. 1976.** Los análisis de semillas y su utilización en la propagación de especies forestales. México, D.F., México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Bol. Div. 40. 26 p.
- Patiño-Valera, F. 1973.** Floración, fructificación y recolección de conos y aspectos sobre semilla de pinos mexicanos. Bosques y fauna (México). 10(4): 20-30.
- Pawuk, W. H. 1978.** Damping-off of container grown long leaf pine seedlings by seed borne fusaria. Plant Disease Report. 62: 82-84.
- Paz Pérez, O.; de la Olvera, C.P. 1981.** Anatomía de la madera de 16 especies de coníferas. Boletín Técnico 69. Ciudad de México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 111 p.
- Pearson, R. S.; Brown, H. P. 1932.** Commercial timbers of India. Calcutta: Government of India Publishing Branch. 1,150 p. Vol. 2.
- Pedersen, B. L.; Hallgren, I. H.; Eggum, B. O. 1987.** The nutritive value of amaranth grain (*Amaranthus caudatus*). 2. As a supplement to cereals. Plant Foods Human Nutrition. 36: 325-334.
- Pedley, L. 1975.** Revision of the extra-Australian species of *Acacia* subgenus *Heterophyllum*. Contributions of the Queensland Herbarium. 18: 1-24.
- Pelton, J. F. 1953.** Ecological life cycle of seed plants. Ecology. 34: 619-628.
- Pena, A.; Montalvo, J. M. 1986.** Environmental conditions for germination tests on five forest species. Havana, Cuba: Revista Forestal Baracoa. 16: 7-29.
- Pena, R. 1976.** Fora Crucena. La Paz, Bolivia: Universidad Gabriel Rene Moreno. 137 p.
- Pence, V. C. 1990.** Cryostorage of embryo axes of several large-seeded temperate tree species. Cryobiology. 27: 212-218.
- Pence, V. C. 1991a.** Cryopreservation of immature embryos of *Theobroma cacao*. Plant Cell Reports. 10: 144-147.
- Pence, V. C. 1991b.** Cryopreservation of seeds of Ohio native plants and related species. Seed Science and Technology. 19: 235-251.
- Pence, V. C. 1992.** Desiccation and the survival of *Aesculus*, *Castanea*, and *Quercus* embryo axes through cryopreservation. Cryobiology. 29: 391-339.
- Pennington, T. D. 1968.** Manual para identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. México, D.F.: México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 413 p.
- Pennington, T. D.; Górts van Rijn, A. R. A. 1984.** Meliaceae. Flora of Suriname 5(1): 519-569.
- Pennington, T. D.; Sarukhan, J. 1968.** Árboles tropicales de México. México, D.F., México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Organización para las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 413 p.
- Pennington, T. D.; Styles, B. T. 1975.** A generic monograph of the Meliaceae. Blumea. 22: 419-540.
- Pennington, T. D.; Styles, B. T. 1981.** Meliaceae. Flora Neotropica Monograph No. 28: 1-450.
- Peñalongo, B.; Zanotti, J. 1989.** El Pinabete (*Abies guatemalensis*) su producción para árbol de navidad. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Dirección General e Bosques y Vida Silvestre. 21 p.
- Pereira, A. P. 1982.** Ensaio em viveiro florestal e frutificacao de algumas especies Amazonicas. Silvicultura em Sao Paulo. 16A(2): 1135-1138.
- Pereira Villamil, G. 1989.** Comportamiento de varias especies maderables en cuatro ensayos entre nueve y dieciséis años. Medellín, Colombia: Instituto de Recursos Naturales. [Sin páginas].
- Pérez de la Rosa, J. 1998.** Comunicación Personal. Universidad de Guadalajara, Mexico.
- Pérez de la Rosa, J. A. 1983.** Una nueva especie de pino de Jalisco, México. Phytologia. 54(5): 289-298.
- Pérez, B. J. L. 1988.** Estimación de la producción de conos de *Pinus montezumae* en el Campo Experimental Forestal San Juan Tetla. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 60 p. Tesis Profesional.

Referencias Bibliográficas

- Pérez, E. A. 1956.** Plantas útiles de Colombia. 3a. edición corr y aum. Madrid, España: Sucesores de Rivadeneyra. 831 p.
- Pérez, J. W. 1970.** Relation of crown diameter to stem diameter in forests of Puerto Rico, Dominica, and Thailand. In: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information. [Not paged]. Chapters B-9. Perrier de la Bathie, H. 1954. Combretaceae. Flore de Madagascar et des Comores. 151:1-84.
- Perry, D. A.; Amaranthus, M. P. 1990.** The plant-soil bootstrap: microorganisms and reclamation of degraded ecosystems. In: Berger, J. J., ed. Environmental restoration. Washington, DC: Island Press: 94-102.
- Perry, J. P. 1991.** The pines of Mexico and Central America. Portland, OR: Timber Press. 231 p.
- Peters, C.; Gentry, A. H.; Mendelsohn, R. O. 1989.** Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature*. 339: 655-656.
- Peters, R. 1977.** Tablas de volumen para las especies coníferas de Guatemala. Proyecto Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo/Food and Agriculture Organization/GUA/72/006. Documento de Trabajo 17. Ciudad de Guatemala, Guatemala: [Editorial desconocida]. 162 p.
- Petrzell, L. 1986.** Wheat viability at high moisture content under hermetic and aerobic storage conditions. *Annals of Botany*. 58: 259-265.
- Philippine Council for Agriculture, Forestry and Natural Resources Research and Development. 1994.** Propagation of some indigenous reforestation species. Book Series 142. Laguna, Philippines: Department of Science and Technology, Los Banos. 47 p.
- Phillips, O. et al., 1994.** Quantitative ethnobotany and amazonian conservation. *Conservation Biology*. 8(1): 225-248.
- Phillips, O. L. B.; Gentry, A. 1993.** The useful plants of Tambopata, Peru. I. Statistical hypothesis tests with a new quantitative technique. *Economic Botany*. 47: 15-43.
- Picado, F.; Tuk, J.; Rojas, V. 1983.** Características dasométricas, propiedades físicas y mecánicas de 17 especies maderables de Costa Rica. In: Tuk, J., ed. Propiedades físicas, mecánicas, preservación, durabilidad, cepillado, taladrado, lijado, torneado de 18 especies maderables de Costa Rica. Informe final. Cartago, Costa Rica: Centro de Investigación en Ingeniería de maderas, Instituto Tecnológico de Costa Rica: 1-232.
- Pickett, S. T. A.; Parker, T.; Fiedler, P. L. 1992.** The new paradigm in ecology: implications for conservation above the species level. In: Fiedler, P. L.; Jain, S.K., eds. *Conservation biology*. New York: Chapman & Hall: 65-88.
- Pieta Filho, C.; Ellis, R. H. 1991a.** The development of seed quality in spring barley in four environments. I. Germination and longevity. *Seed Science Research*. 1: 163-177.
- Pieta Filho, C.; Ellis, R. H. 1991b.** The development of seed quality in spring barley in four environments. II. Field emergence and seedling size. *Seed Science Research*. 1: 179-185.
- Pilz, G. E. 1981.** Sapotaceae of Panama. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 68: 172-203.
- Piñero, D.; Martínez Ramos, M.; Sarukhán. 1984.** A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its rate of increase. *Journal of Ecology*. 72: 977-991.
- Pinso, C.; Nasi, R. 1991.** The potential use of *Acacia mangium* x *A. auriculiformis* hybrid in Sabah. Workshop on hybridization and vegetative propagation of Australian tropical acacias; 1991 July 1-4; Tawau, Sabah, Malaysia. [Place of publication unknown]: Australian Centre for International Agricultural Research: 17-21.
- Pinyopusarek, K.; Turnbull, J. W.; Midgley, S. J., eds. 1996.** Recent Casuarina research and development: Proceedings, third international Casuarina workshop; 1996 March 4-7; DaNang, Vietnam. Canberra, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Forestry and Forest Products. 247 p.
- Pinzón Florian, O. 1997.** Guía de Insectos dañinos en plantaciones forestales. [Lugar de publicación desconocido]: Ministerio del Medio Ambiente, Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. 99 p.
- Piotto, B. 1993.** The effects of scarification on the germination of seeds of *Trachycarpus fortunei* (Hookes) Wendl. In: Some, L.M.; De Kam, M., eds. Proceedings: International Union of Forest Research Organizations symposium on tree seed problems, with special reference to Africa; 1992 November 23-28; Ouagadougou, Burkina Faso: Centre National de Semences Forestieres: 154-160.
- Pittier, H. 1926.** Manual de las plantas usuales de Venezuela. Caracas, Venezuela: Litografía del Comercio. 458 p.
- Pittier, H. 1957.** Ensayo sobre Plantas Usuales de Costa Rica. San José, Costa Rica: Editorial Universitaria, Universidad de Costa Rica. 264 p.
- Pleva, J. R. 1973.** Some remarks on seed procurement in Tanzania. In: Seed problems. Paper 24. Stockholm, Sweden: International Union of Forest Research Organizations, Working Party S2.01.06. [Not paged]. Vol. 2.
- Plotkin, M. 1988.** The outlook for new agricultural and industrial products from the Tropics. In: Wilson, E.O., ed. *Biodiversity*. Washington, DC: National Academy Press: 106-116.
- Plowman, T. 1984.** The ethnobotany of coca (*Erythroxylon* spp., Erythroxylaceae). *Advances in Economic Botany*. 1: 62-111.
- Plumptre, A. J. 1995.** Importance of seed trees for the natural regeneration of selectively-logged tropical forests. *Commonwealth Forestry Review*. 74: 253-258.
- Polak, A. M. 1992.** Major timber trees of Guyana. A field guide. Wageningen, Netherlands: Tropenbos Foundation. 272 p.
- Polhill, R. M.; Raven, P. H. 1978.** Advances in legume systematics. Part 1. Kew, U.K.: Royal Botanic Gardens. 425 p.
- Pollard, J. F. 1969.** A note on the nursery treatment of ten species in Sabah. *Malay Forester*. 32(3): 269-271.
- Pongpanich, K. 1990.** Fungi associated with forest tree seed in Thailand. In: International Union of Forest Research Organizations Regional workshop on pests and diseases of forest plantations in the Asia-Pacific region. Publication 9. [Place of publication unknown]: Food and Agriculture Organization, Regional Office for the Asia and the Pacific. [Not paged].
- Pongpanich, K. 1997.** Diseases of *Acacia* species in Thailand. In: Old, K.M.; Lee, S.S.; Sharma, J.K., eds. *Diseases of tropical acacias: Proceedings of an international workshop*. 1996 April 28-May 3; Subanjeriji, Indonesia: CIFOR Special Publication: 62-69.
- Pongpanich, K.; Luangviriasaeng, V.; Dudzinski, M. J. 1996.** Diseases in international provenance trials of *Casuarina equisetifolia* in Thailand. In: Pinyopusarek, K., Turnbull, J.W.; Midgley, S.J., eds. *Proceedings of the third international Casuarina workshop*. [Date of meeting unknown]; Da Nang, Vietnam. Canberra, Australia: CSIRO Forestry and Forest Products. 247 p.
- Ponnamal, N. R.; Anthony, K. A.; Arjunan, M. C. 1992.** Seed polymorphism, seed germination and seedling biomass in *Syzgium cumini*(L.) Skeels. *Journal of Tropical Forestry*. 8: 155-159.
- Pons, T. L. 1992.** Seed responses to light. In: Fenner, M., ed. *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*. Oxford, U.K.: Commonwealth Agricultural Bureau International: 259-284. Chap. 9.
- Porter, C.L. 1967.** Taxonomy of flowering plants. 2d ed. San Francisco: W. H. Freeman and Co. 472 p.
- Porter, D. M.; Elias, T. S. 1979.** *Zanthoxylum panamense*. In: Woodson, R. E.; Schery, R. W., eds. *Flora of Panama, Part VI. Rutaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 66(2): 156-157.
- Porter, M. 1981.** The Aztecs, Maya, and their predecessors: Archaeology of Mesoamerica. 2nd ed. New York: Academic Press. 597 p.
- Potlaichuk, V. I. 1953.** Vrednaja mikroflora Zeludei I ee zavitic v zavisimosti of uslovii proizrastaniya i khraneniya: Harmful microflora of acorns and its development in relation to the conditions of growth and storage. *Bot. Z.* 38: 135-142. (In Russian.)
- Pottinger, A. J. 1996.** The international *Calliandra* network co-ordinated by the Oxford Forestry Institute. In: Evans, D.O., ed. *International workshop on the genus Calliandra: Proceedings of a workshop*; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 97-100.

Referencias Bibliográficas

- Poulsen, K. 1996.** Case study: neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) seed research. In: Ouedraogo, A.S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. Proceedings of an international workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds; 1995 June 8-10; Humlebaek, Denmark. Humlebaek, Denmark: Danish International Development Agency Forest Seed Centre: 14-22.
- Poulsen, K.; Paratt, M.; Gosling, P. 1998.** Tropical and subtropical tree and shrub seed handbook. 1sted. Zurich, Switzerland: International Seed Testing Association. [Not paged].
- Poulsen, K. M. 1992.** Sensitivity to desiccation and low temperature (-196 °C) of embryo axes from acorns of the pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Cryo-Letters*. 13: 75-82.
- Poulsen, K. M.; Eriksen, E. N. 1992.** Physiological aspects of recalcitrance in embryonic axes of *Quercus robur* L. *Seed Science Research*. 2: 215-221.
- Poulsen, K. M.; Stubsgaard, F. 1995.** Three methods for mechanical scarification of hard-coated seed. Technical Note 27. Humlebaek, Denmark: Danish International Development Agency Forest Seed Centre. 15 p.
- Poveda, L. J.; Zamora, N.; Sánchez, P. 1989.** Una nueva especie de *Copaifera* L. (Caesalpiniaceae: Leguminosae) para Costa Rica. *Brenesia*. 31: 117-120.
- Powell, A. A.; Matthews, S. 1979.** The influence of testa condition on the imbibition and vigour of pea seeds. *Journal of Experimental Botany*. 30: 193-197.
- Powell, A. A.; Matthews, S. 1991.** The significance of seed coat damage in the production of high-quality legume seeds. *Acta Horticulturae*. 3: 227-233.
- Powell, M. H.; Nakao, P. L. S. B. 1993.** *Erythrina sandwicensis*: a unique Hawaiian tree. Bangkok, Thailand: [Publisher unknown]: 72-76.
- Powell, Mark. 1997.** Personal communication. Forest, Farm, and Community Tree, Winrock International, Rt. 3, Petit Jean Mountain, Morrilton, AR 72110.
- Prado D., J.; Barros A., S. 1991.** *Eucalyptus*. Principios de silvicultura y manejo. Santiago, Chile: Instituto Forestal, Corporación de Fomento de la Producción. 203 p.
- Prance, G. 1991.** What is ethnobotany today? *Journal of Ethnopharmacology*. 32: 209-216.
- Prance, G. T. 1978.** The poisons and narcotics of the Dení, Paumari, Jamamadi and Jarawara Indians of the Purus river region. *Revista Brasileira de Botânica*. 1: 71-82.
- Prance, G.T.; Mori, S.A. 1977.** What is lecythis? *Taxonomy*. 26(2/3): 209-222.
- Prance, G. T.; Mori, S. A. 1978.** Observations on the fruits and seeds of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia*. 30: 21-33.
- Prance, G. T.; Mori, S. A. 1979.** Lecythidaceae. Part I. The actinomorphic-flowered New World Lecythidaceae (*Asteranthus*, *Gustavia*, *Grias*, *Allantoma* and *Cariniana*). *Flora Neotropica*. 21: 1-170. [Monograph].
- Prasad, P.; Nautiyal, A. R. 1995.** Influence of seed orientation on seedling emergence in *Bauhinia retusa* Ham. ex. Roxb. *Seed Science and Technology*. 23: 861-864.
- Prem Gupta, A.; Mukherjee, D. 1989.** Physiological and biochemical studies with bold and small germinating seeds of *Albizia lebbek*. *Indian Journal of Plant Physiology*. 32: 288-293.
- Price, M. L. 1993.** The moringa tree. Technical Note A-5. North Ft. Meyers, FL: Educational Concerns for Hunger Organization. 6 p.
- Priestley, D. A. 1986.** Seed aging. Implications for seed storage and persistence in the soil. Ithaca, NY and London, U.K.: Comstock Publishing Associates. 304 p.
- Primack, R. B. 1987.** Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 409-430.
- Prisyazhnyuk, A. A. 1960.** Gribnye bolezni semyan i shishek khvoynykh porod: Fungal diseases of seeds and cones of conifers. *Lesnoi Zhurnal (Journal of Forestry)*. 3(1): 31-37. (In Russian.)
- Pritchard, H. W. 1991.** Water potential and embryonic axis viability in recalcitrant seeds of *Quercus rubra*. *Annals of Botany*. 67: 43-49.
- Pritchard, H. W. 1996.** Biochemical, biophysical and physiological methods for the assessment of recalcitrant and intermediate seed quality. In: Ouedraogo, A.S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds. Proceedings of a workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/ recalcitrant tropical forest tree seeds; 1995 June 8-10; Humlebaek, Denmark. Humlebaek, Denmark: International Plant Genetic Resources Institute, Rome and Danish International Development Agency Forest Seed Centre: 144-147.
- Pritchard, H. W.; Haye, A. J.; Wright, W. J.; Steadman, K. J. 1995.** A comparative study of seed viability in Ingaspecies: desiccation tolerance in relation to the physical characteristics and chemical composition of the embryo. *Seed Science and Technology*. 23: 85-100.
- Pritchard, H.W.; Manger, K.R.; Prendergast, F.G. 1988.** Changes in *Trifolium arvenseseed* quality following alternating temperature treatment using liquid nitrogen. *Annals of Botany*. 62: 1-11.
- Pritchard, H. W.; Prendergast, F. G. 1986.** Effects of desiccation and cryopreservation on the in vitro viability of embryos of the recalcitrant seed species *Araucaria hunsteinii*. *Journal of Experimental Botany*. 37: 1388-1397.
- Pritchard, H. W.; Tompsett, P. B.; Manger, K. R. 1996.** Development of a thermal time model for the quantification of dormancy loss in *Aesculus hippocastanum* seeds. *Seed Science Research*. 6: 127-135.
- Pukittayacamee, P. 1996.** Personal communication. Association of Southeast Asian Nations Forest Tree Seed Centre, Muak Lek, Saraburi, Thailand.
- Pukittayacamee, P.; Saelim, S.; Bhodthipuks, J. 1995.** Seed storage of *Swietenia macrophylla*. Association of Southeast Asian Nations forest tree seed centre project. Technical Publication 25. Muak-Lek, Thailand: Association of Southeast Asian Nations Forest Tree Seed Centre Project. 11 p.
- Pukittayacamee, P.; Saelim, S.; Bhodthipuks, J. 1996.** Results of germination test. In: Bhodthipuks, J.; Pukittayacamee, P.; Saelim, S. [and others], eds. Rapid viability testing of tropical tree seed: training course proceedings 4; 1994 February 15; Muak Lek, Saraburi, Thailand. [Place of publication unknown]: Association of Southeast Asian Nations Forest Tree Seed Centre: 59-63.
- Puntarulo, S.; Galleano, M.; Sanchez, R. A.; Boveris, A. 1991.** Superoxide anion and hydrogen peroxide metabolism in soybean embryonic axes during germination. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1074: 277-283.
- Purseglove, J. W. 1968.** Tropical crops. Dicotyledons-2. [City of publication unknown], U.K.: Longman Group, U.K. Ltd. 719 p.
- Putz, F. E.; Brokaw, N. V. L. 1989.** Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*. 70: 508-512.
- Quesada, F.J. et al., 1997.** Árboles de la Península de Osa. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad. 412 p.
- Quiniones, S. S. 1987.** Fungi associated with forest tree seeds in the Philippines. *Journal of Seed Technology*. 11(2): 144-150.
- Quiñones, J. O. 1974.** Características físicas y mecánicas de la madera de 5 especies mexicanas. *Boletín Técnico* 42. Mexico D.F.; México: Instituto Nacional de Investigación Forestal. 21 p.
- Quintanilla, R. 1997.** Comunicación Personal. Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad de El Salvador, Final Avenida Universitaria, San Salvador, El Salvador.
- Quirós, L. 1990.** Caracterización, almacenamiento y conservación de semillas de encino (*Quercus costaricensis*). Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional. 50 p. tesis.
- Quirós, L. M.; Chavarría, M. I. 1990.** Storage and germination of seeds, and seedling development in the nursery of 14 species indigenous to the dry Pacific region of Costa Rica. *Noticiero mejoramiento Genético y Semillas Forestales para América Central* 5. San José, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 8-14.
- Rabinowitz, D. 1978a.** Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica*. 10: 47-57.
- Rabinowitz, D. 1978b.** Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. *Journal of Ecology*. 66: 45-51.
- Rabinowitz, D.; Rapp, J. K. 1981.** Dispersal abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie. *American Journal of Botany*. 68: 616-624.
- Radford, A. E. et al., 1974.** Vascular plant systematics. New York: Harper & Row. 891 p.

Referencias Bibliográficas

- Radhamani, J.; Chandel, K. P. S. 1992.** Cryopreservation of axes of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*(L.) Raf.). *Plant Cell Reports*. 11: 204-206.
- Rahman, M. A. 1982.** Problems and success of coastal afforestation on Sitakunda - Mirsrria Zone. In: Proceedings, Bangladesh second national conference on forestry; 1982 January 21-26; Dhaka, Bangladesh. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 198-203.
- Rahman, M. A. 1988.** A comprehensive report on Sundri trees with particular references to top dying in the Sunderbans. In: Proceedings of the seminar on top dying of Sundri (*Heritiera fomes*) trees; 1988 August 11; Dhaka, Bangladesh. [Place of publication unknown]: Bangladesh Agricultural Research Council: 12-63.
- Rajaselvam, R. J.; Gunasena, H. P. M.; Chamberlain, J. R. 1996.** Reproductive biology of *Calliandra calothyrsus* in relation to its seed production in Sri Lanka. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*. Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 41-48.
- Ramamonjsoa, L. 1994.** Deficiencies in germination of forest tree seeds: what are the main causes? *Akon'ny Ala*. 15: 9-15.
- Ramasastri, B. V.; Shenolikar, I. S. 1974.** Nutritive value of two unusual foods: adda (*Bauhinia vahili*) and marking nut (*Semecarpus anacardium*) kernels. *Indian Journal of Medical Research*. 62 (11): 1673-1677.
- Ramirez, H.L. 1985.** Determinación de la época de colecta de conos de *Pinus montezumae* Lamb. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo. 78 p. Tesis Profesional.
- Ramirez, J.; Morillo, J. M. 1987.** Semillas forestales. Informe final. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional, Escuela de Ciencias Ambientales. 159 p.
- Rand, A. S. 1978.** Reptilian arboreal folivores. In: Montgomery, G.G., ed. The ecology of Arboreal folivores. Washington, DC: Smithsonian Institution Press: 115-122.
- Randhawa, N. S.; Parmar, B. S. 1993.** Neem research and development. New Delhi, India: Society of Pesticide Science. 283 p.
- Rashid, M. A., ed. 1975.** The silviculture of Indian trees. Revised ed. Delhi, India: Government of India Press. 307 p. Vol. 1.
- Rashid, M. H.; Serajuddoula, M. 1984.** Vegetative propagation of Dhakimj and Garjan by air-layering. *Bano Biggyan Patrika*. 13(1&2): 67-73.
- Rashid, M. H. U.; Serajuddoula, M.; Banik, R. L.; Matin, M. A. 1986.** Species studies. In: Vegetative propagation of forest trees on Bangladesh. Bulletin No. 1. Chittagong, Bangladesh: Bangladesh Forest Research Institute, Silviculture Genetics Division. 64 p.
- Rathbun-Gravatt, A. 1931.** Germination losses of coniferous seeds due to parasites. *Journal of Agricultural Research*. 42: 71-92.
- Raven, P.; Evert, R. F.; Eichhorn, S. E. 1992.** Biology of plants. 5th ed. New York: Worth Publishers. 791 p.
- Ray, A. 1998.** New paradigms in plant embryogenesis: maternal control comes in different flavors. *Trends in Plant Science*. 3: 325-327.
- Ray, G. J.; Brown, B. J. 1995.** Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology*. 3: 86-94.
- Record, S. J.; Hess, R. W. 1942.** Timbers of the New World. New Haven, CT: Yale University Press. 640 p.
- Record, S. J.; Hess, R. W. 1943.** Timbers of the New World. New Haven, CT: Yale University Press. 640 p.
- Record, S. J.; Hess, R. W. 1949.** Timbers of the New World. New Haven, CT: Yale University Press. 640 p.
- Reddell, P.; Rosbrook, P. A.; Ziehl, A.; Yun Yang, L. K. 1996.** Frankiaculture and inoculation technologies for *Casuarina* species. In: Pinyopusarerk, K.; Turnbull, J.W.; Midgley, S.J., eds. Recent *Casuarina* research and development. Proceedings, third international *Casuarina* workshop; 1996 March 4-7; DaNang, Vietnam. Canberra, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Forestry and Forest Products: 63-67.
- Reddell, P.; Spain, A. V. 1991.** Earthworms as vectors of viable propagules of mycorrhizal fungi. *Soil Biological Biochemistry*. 23: 767-774.
- Reddell, P.; Spain, A. V.; Hopkins, M. 1997.** Dispersal of spores of mycorrhizal fungi in scats of native mammals in tropical forests of north-eastern Australia. *Biotropica*. 29: 184-192.
- Rediske, J. H.; Shea, K. R. 1965.** Loss of Douglas-fir seed viability during cone storage. *Forest Science*. 11(4): 463-472.
- Reddy, B. S.; Sehgal, H. S.; Manoharachary, C. 1982.** Studies on seed mycoflora of certain species of *Eucalyptus*. *Acta Botanica Indica*. 10: 302-303.
- Reed, B. M.; Normah, M. N.; Yu, X. 1994.** Stratification is necessary for successful cryopreservation of axes from stored hazelnut seed. *Cryo-Letters*. 15: 377-384.
- Reena, J.; Bagyaraj, D. J. 1990.** Response of *Acacia nilotica* and *Calliandra calothyrsus* to different VA mycorrhizal fungi. *Arid Soil Research and Rehabilitation*. 4: 261-268.
- Rees, A. A.; Webber, J. F. 1988.** Pathogenicity of *Shaeropsis sapinea* to seed, seedlings and saplings of some Central American pines. *Transactions of the British Mycological Society*. 91(2): 273-277.
- Regional Office for the Asia and the Pacific. 1985.** Dipterocarps of South Asia. RAPA Monograph 1985/4. [Place of publication unknown]: Regional office for the Asia and the Pacific. 321 p.
- Rehm, S.; Espig, G. 1991.** The cultivated plants of the tropics and subtropics. Weikersheim, West Germany: Margraf. 522 p.
- Reitz, P. R. 1968.** Sapotáceas. Flora Ilustrada Catarinense. [Localidad de publicación desconocida]: [Editorial desconocida]: 1-72.
- Reitz, P. R. 1984.** Casuarináceas. En: Flora Ilustrada Catarinense. [Localidad de publicación desconocida]: [Editorial desconocida]: 3-14.
- Rendle, A. B.; Baker, E. G.; Moore, S.; Gepp, A. 1911.** A contribution to our knowledge of the flora of Gazaland. *Journal of Linnaeus Society Botanical*. 40: 42p.
- Rendle, B. J. 1970.** World timber. Asia, Australia, and New Zealand. London: Ernest Benn Ltd. 175 p. Vol. 3.
- Renner, S. S.; Balslev, H.; Holm-Nielsen, L. B. 1990.** Flowering plants of Amazonian Ecuador. A checklist. *AAU Reports*. 24: 1-241.
- Reynolds, E. R. C.; Thompson, F. B. 1988.** Forests, climate, and hydrology. Regional impacts. Singapore: The United Nations University, Kefford Press. 217 p.
- Ricardi, M.; Torres, F.; Hernández, C.; Quintero, R. 1977.** Morfología de plántulas de árboles Venezolanos—parte 1. *Revista Forestal Venezolana*. 27: 15-56.
- Richards, P. W. 1964.** The tropical rain forest, an ecological study. London, UK: Cambridge University Press. 450 p.
- Richardson, M. J. 1983.** Supplement to an annotated list of seed-borne diseases. 3rd ed. Zurich, Switzerland: International Seed Testing Association. [Not paged].
- Richter, H. G. 1971.** Características generales macroscópicas y microscópicas de 113 especies panameñas. Parte II. Informe Técnico 3, FO:SF/PAN 6. San José, Costa Rica: Publicado por el Laboratorio de Maderas, Universidad de Costa Rica: 104-332.
- Richter, H. G. 1973.** Características generales macroscópicas y microscópicas de ciento trece especies panameñas. Informe Técnico 3. Parte 2. San José, Costa Rica: Laboratorio de Productos Forestales, Universidad de Costa Rica. 332 p.
- Rico-Arce, M. T. 1991.** New species, combinations, and synonyms for *Zygia*, *Cojoba*, *Marmaroxylon*, and *Pithecellobium* (Leguminosae-Mimosoideae, Ingeae). *Kew Bulletin*. 46 (3): 493-521.
- Rico-Gray, V.; Chemás, A.; Mandujano, S. 1991.** Uses of tropical deciduous forest species by the Yucatecan Maya. *Agroforestry Systems*. 14: 149-161.
- Ridgley, R. S.; Tudor, G. 1989.** The birds of South America. Austin, TX: University of Texas Press. 515 p. Vol. I.
- Ried, J. L.; Walker-Simmons, M. K. 1993.** Group 3 late embryogenesis abundant proteins in desiccation-tolerant seedlings of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*. 102:125-131.
- Rincon, Sepulveda Ovidio. 1996.** Manual para el cultivo del caucho. Santa Fé de Bogotá, Colombia: CORDICAFE. 193 p.
- Ritcher, H. 1971.** Características generales macroscópicas de 113 especies panameñas. Parte II. [Localidad desconocida], Panamá: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 732 p.
- Robbins, A. M. J. 1983.** *Pinus oocarpa* Schiede. Danida Forest Seed Centre, Seed Leaflet 3. Humlebaek, Denmark: Danish International Development Agency: 3-6.

Referencias Bibliográficas

- Robbins, A. M. J. 1985.** A versatile, low cost drying kiln for opening pine cones. Oxford, U.K.: University of Oxford, Oxford Forestry Institute. 54 p.
- Roberts, E. H. 1972a.** Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. In: Roberts, E.H., ed. Viability of seeds. London, U.K.: Chapman & Hall: 321-359.
- Roberts, E. H. 1972b.** Storage environment and the control of viability. In: Roberts, E.H., ed. Viability of seeds. London, U.K.: Chapman and Hall: 14-58.
- Roberts, E. H. 1973.** Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*. 1: 499-514.
- Roberts, E. H.; Ellis, R. H. 1982.** Physiological, ultrastructural and metabolic aspects of seed viability. In: Khan, A.A, ed. The physiology and biochemistry of seed development dormancy and germination. Amsterdam, Holland: Elsevier Biomedical Press: 465-485.
- Roberts, E. H.; Ellis, R. H. 1989.** Water and seed survival. *Annals of Botany*. 63: 39-52.
- Roberts, E. H.; King, M. W. 1980.** The characteristics of recalcitrant seeds. In: Chin, H.F.; Roberts, E.H., eds. Recalcitrant crop seeds. Kuala Lumpur, Malaysia: Tropical Press: 1-5.
- Robyns, A. 1963.** Essai de mono graphie du genre *Bombax* s. l. (Bombacaceae). *Bulletin Jardin Botanic*. 33: 1-316.
- Robyns, A. 1964.** *Luehea seemanii* Triana & Planchon. In: Woodson, R.E.; Schery, R.W., eds. Flora of Panamá. Tiliaceae. Part VI. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. LI(1-4): 5-7.
- Rock, J. F. 1917.** The *ohia lehua* trees of Hawaii. A revision of the Hawaiian species of the genus *Metrosideros* Banks, with special reference to the varieties and forms of *Metrosideros collina* (Forster) A. Gray subspecies *polymorpha* (Gaud.) Rock. *Hawaii Board of Agriculture, Forestry and Botany Bulletin*. 4: 1-76.
- Rodale Institute. 1992.** Legume seed source directory. [Place of publication unknown]: Rodale Institute Research Center. 23 p.
- Rodríguez Montenegro, L. 1988.** Caracterización anatómica de las maderas latifoliadas y claves macro y microscópica para la identificación de 120 especies. Bogotá. Colombia: Universidad Distrital, Francisco José de Caldas, Facultad de Ingeniería Forestal. 750 p. tesis.
- Rodríguez Sánchez, L. 1995.** Tratamientos pregerminativos para algunas especies forestales nativas, de la Región Huetar Norte de Costa Rica. In: Salazar, R., ed. Memorias del Primer Simposio Latinoamericano sobre Avances en la Producción de Semillas Forestales; 1995 Octubre 16-20; Managua, Nicaragua. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 395 p.
- Rodríguez Sánchez, L. 1996.** Experiencias en Procesamiento y Manejo de Semillas de Especies Forestales Nativas en la Región Huetar Norte. In: I. Curso Nacional sobre Recolección y Procesamiento de Semillas Forestales, Ministerio del Ambiente y Energía Proyecto de Semillas Forestales/Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza; 1996 Febrero; [Localidad de reunión desconocida]. Santa Clara, Costa Rica: Laboratorio de Semillas Forestales, Sede Regional Instituto Tecnológico de Costa Rica. [Sin páginas].
- Rodríguez Sánchez, L. 1997.** Evaluación del comportamiento, adaptabilidad y crecimiento de siete especies forestales nativas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. In: Memoria del III Congreso Forestal Nacional; 1997 Agosto 27-29; Hotel Corobicí, San José, Costa Rica. [Localidad desconocida], Costa Rica: Ministerio del Ambiente y Energía: 123-125.
- Rodríguez, L. 1996a.** Almendro (*Dipteryx panamensis* Pitt) Record & Mell. *Revista Forestal Centroamericana* No. 15. Poster. [Localidad desconocida].
- Rodríguez, L. 1996b.** Tratamientos pregerminativos para algunas especies nativas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. In: Curso Nacional de Recolección y Procesamiento de Semillas Forestales. San Carlos, Costa Rica: PROSEFOR, Ministerio de Ambiente y Energía, Instituto Tecnológico de Costa Rica. [Sin páginas].
- Rodríguez, R. P. 1983.** Flora arbórea de Chile. Santiago, Chile: Universidad de Concepción Chile. [Sin páginas].
- Rodríguez, Z.; Benavides, J.; Chávez, C.; Sánchez, G. 1984.** Producción de leche de cabras alimentadas con follaje de madero negro (*Gliricidia sepium*) y poró (*Erythrina poeppigiana*) y suplementadas con fruto de plátano pelipita (*Musa* sp. c.v. *pelipita*). En: Russo, R.O., ed. *Erythrina*: un género versátil en sistemas agroforestales del trópico húmedo, revisión bibliográfica. Turrialba, Costa Rica: Centro Científico Tropical: 295-303.
- Rodríguez, L.; Van An del, T. 1994.** Reforestación con especies nativas en una comunidad campesina de San Miguel, Talamanca. Sabánilla, Costa Rica: Asociación ANAI. 15 p. [Mimeo].
- Rogers, D. J.; Appan, S. G. 1973.** Flora neotropica. Monograph 13. Manihot Manihotoides (Euphorbiaceae). New York: Hafner Press. 272 p.
- Rogers, G. K. 1982.** The casuarinaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*. 63(4): 357-373.
- Rogerson, N. E.; Matthews, S. 1977.** Respiratory and carbohydrate changes in developing pea (*Pisum sativum*) seeds in relation to their ability to withstand desiccation. *Journal of Experimental Botany*. 28: 304-313.
- Rohwer, J. G. 1993.** Moraceae. In: Kubitzki, K.; Rohwer, J.G.; Bittrich, V., eds. The families and genera of vascular plants. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 438-453.
- Roitman, G. G.; Montaldo, N. H.; Medan, D. 1997.** Pollination biology of *Myrrhineumtrop urpureum* (Myrtaceae): sweet, fleshy petals attract frugivorous birds. *Biotropica*. 29: 162-168.
- Rojas, E. 1989.** Aportes para el manejo de semillas y viveros de *Cedrela tonduzii* (cedro dulce) y *Alfaroa costaricensis* (gaulín). Práctica de especialidad. Cartago, Costa Rica: Departamento de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 76 p.
- Rojas, F.; Torres, G. 1990.** Especies forestales con potencial para las zonas altas de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Informe final proyecto de investigación, Instituto Tecnológico de Costa Rica. [Sin páginas].
- Rojas, F.; Torres, G.; Arnaez, E.; Moreira, I. 1990.** Especies forestales tropicales: Jaól. No. 1. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. (Cuadernos Científicos y Tecnológicos). 11 p.
- Rojas, F.; Torres, G.; Arnáez, E.; Moreira, I. 1992a.** Ciprecillo. Especies Forestales Tropicales. Subserie de Cuadernos Científicos y Tecnológicos No. 9. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. 4 p.
- Rojas, F.; Torres, G.; Arnáez, E.; Moreira, I. 1992b.** Magnolia. Especies Forestales Tropicales. Subserie Cuadernos Científicos y Tecnológicos No. 5. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica. 6 p.
- Rojas, V. 1983.** Maderas tropicales en la industria fosforera. *Tecnología en Marcha*. 6(3): 9-14.
- Rojas Rodríguez, F. E. 1993.** Árboles nacionales. América Latina y El Caribe. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. 98 p.
- Rojo, J. P. 1972.** *Pterocarpus* (Leguminosae-Papilionaceae) revised for the world. Phanerogam Monograph 5. Lehre, Germany: Verlag von J. Cramer. 119 p.
- Rojo, J. P. 1977.** Pantropic speciation of *Pterocarpus* (Leguminosae-Papilionaceae) and the Malesia-Pacific species. *Pterocarpus*. 3(1): 19-32.
- Romero, C. S. 1991.** Control genético de algunas características de progenies de medios hermanos de *Pinus patula* Schiede & Deppe, procedentes de Sudáfrica y probadas en Veracruz, México. Chapingo, México: Universidad Autónoma de Chapingo. 67 p. M.S. Tesis.
- Romme, W.H. et al., 1998.** Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? *Ecosystems*. 1: 524-534.
- Roosmalen, M. G. M. 1985.** Fruits of the Guianan flora. Wageningen, Netherlands: Drukkerij Veenman. 483 p.
- Roshetko, J. M. et al., 1996.** Recommendations for establishing and managing *Calliandra calothyrsus* as a fodder resource in Jamaica. In: Evans, D.O., ed. International workshop on the genus *Calliandra*. Proceedings of a workshop; 1996 January 23-27; Bogor, Indonesia. Morrilton, AR: Winrock International: 168-179.
- Roshetko, J. M.; Lesueur, D.; Sarraih, J. M. 1997.** Establishment. In: Powell, M.H., ed. *Calliandra calothyrsus* production and use: A field manual. Morrilton, AR: Winrock International. 62 p.
- Roskoski, J. P. 1981.** Nodulation and N₂ fixation by *Inga jinicuil*, a woody legume in coffee plantations. I. Measurements of nodule biomass and field C₂H₂ reduction rates. *Plant and Soil*. 59: 201-206.
- Rowan, S. J.; De Barr, G. L. 1974.** Moldy seed and poor germination linked to seedbug damage in slash pine. *Tree Planter's Notes*. 25(1): 25-27.
- Roy, M. M. 1985.** Seed polymorphism and germination in *Albizia lebbek*. *Van Vigyan*. 23: 23-28.
- Rudd, V. E. 1972.** Leguminosae-Faboideae-Sophoreae. North American Flora. Series II, Part 7. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 1-53.

Referencias Bibliográficas

- Rudolf, P. O.; Dorman, K. W.; Hitt, R. G.; Plummer, A. P. 1974. Production of genetically improved seed. In: Schopmeyer, C.S., ed. Seeds of woody plants in the United States. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture: 53-74.
- Rufelds, C. W. 1987. Quantitative comparison of *Acacia mangium* Willd. versus hybrid *A. auriculiformis*. Forest Research Centre Publication 40. Sepilok, Sabah, Malaysia: Forest Research Centre: 20 p.
- Rufelds, C. W. 1988. *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* and hybrid *A. auriculiformis* seedling morphology study. Forest Research Centre Publication 41. Sepilok, Sabah, Malaysia: Forest Research Centre: 109 p.
- Rugenstein, S. R.; Lersten, N. R. 1981. Stomata on seeds and fruits of *Buahinia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). American Journal of Botany. 68(6): 873-876.
- Russell, S. D.; Cass, D. D. 1983. Unequal distribution of plastids and mitochondria during sperm cell formation in *Plumbago zeylanica*. In: Mulcahy, D. L.; Ottaviano, E., eds. Pollen. Biology and implications for plant breeding. Amsterdam, Holland: Elsevier: 135-140.
- Russo, O. R. 1993. The use of *Erythrina* species in the Americas. In: Westley, S.B.; Powell, M.P., eds. *Erythrina*; production and use. Bangkok, Thailand: Nitrogen Fixing Tree Association: 28-45.
- Russo, R. O. 1984. *Erythrina*: Un género versátil en sistemas agroforestales del trópico húmedo: revisión bibliográfica. [Localidad desconocida], Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 14 p.
- Russo, R. O. 1990. *Erythrina*: A versatile nitrogen-fixing woody legume genus for agroforestry systems in the tropics. Journal of Sustainable Agriculture. 1(2): 89-109.
- Russo, R. O. 1993. The use of *Erythrina* species in the Americas. In: Westley, S.B.; Powell, M.H., eds. *Erythrina* in the New and the Old Worlds. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. Nitrogen Fixing Trees Research Reports, Special Issue 1993: 28-45.
- Russo, R. O. 1995. *Stryphnodendron excelsum* Harms (Fabaceae: Mimosoideae): a potential candidate for recovering abandoned pasture lands in the humid Tropics. In: Proceedings of the international conference on nitrogen fixing trees for acid soils; 1994 July 4-8; Tropical Agriculture Research and Training Center, Turrialba, Costa Rica. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. Nitrogen Fixing Trees Research Reports, Special Issue 1995: 164-173.
- Russo, R. O. 1997. La reforestación con especies forestales nativas como una opción para recuperar pastizales abandonados en la Región Tropical Húmeda de Costa Rica. Agro Enfoque (Perú). 89: 21.
- Russo, R. O. 1999. Actualización del crecimiento al séptimo año de ocho especies forestales nativas en parcelas demostrativas de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda, Guácimo, Costa Rica. Reporte no publicado; Disponibilidad desconocida. 2 p.
- Russo, R. O.; Sandí, C. 1993. Parcelas forestales demostrativas de ocho especies nativas en la región tropical húmeda de Costa Rica. Limón, Costa Rica: Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda, Guácimo. [Sin páginas]. (Handout).
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. México, D.F.: Editorial Limusa. 432p.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. México, D.F.: Editorial Limusa. 432p.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. México, D.F.: Editorial Limusa. 431p.
- Rzedowski, J.; Vela, L. 1966. *Pinus strobus* var. *chiapensis* en la Sierra Madre del Sur de México. Ciencia (México). 24 (5-6): 211-216.
- Sacandé, M. et al., 1997a. Cell cycle events in developing neem (*Azadirachta indica*) seeds: are they related to intermediate storage behaviour? Seed Science Research. 7: 161-168.
- Sacandé, M. et al., 1997b. Intermediate storage behaviour of neem tree (*Azadirachta indica*) seeds from Burkina Faso. In: Workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/recalcitrant forest tree seed, 1995 June 8-10; Humlebaek, Denmark. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute. [Not paged].
- Sacher, J. A. 1973. Senescence and postharvest physiology. Annual Review of Plant Physiology. 24: 197-224.
- Saenz de Tejada, E. 1988. Descripción analítica de los patrones alimenticios en Mesoamérica desde tiempos prehistóricos hasta el presente, con especial atención a la triada. [Localidad desconocida], Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala. 439 p. Tesis de Licenciatura.
- Sahagún, B. 1582. Historia general de las cosas de Nueva España, escrita por Fray Bernardino de Sahagún, franciscano y fundada en la documentación en lengua mexicana recogida por los mismos nativos. 5th ed. Garibay, A. M., ed. México: Editorial Porrúa. [Sin páginas].
- Sahai, A.; Mehrotra, B. S. 1982. Mycoflora associated with seeds of forest trees and their effect on germination. Proceedings of the Indian National Science Academy. [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. 48: 706-713.
- Salas, G. 1981. El laurel (*Cordia alliodora*); una especie forestal prometedor para el trópico americano: evidencias en Colombia y Costa Rica. In: Whitmore, J.L., ed. Wood production in the Neotropics via plantations: Proceedings: International Union of Forest Research Organizations/MAB/Forest Service Symposium; [Date of meeting unknown]; Rio Pedras, PR. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]. [Not paged].
- Salas, G.; Valencia, J. 1979. Notas sobre la reforestación con *Cordia alliodora* (Ruiz and Pav.) Oken en dos zonas tropicales de bajura; Tumaco y Carare-Opon, Colombia. Serie Técnica 10. [Localidad desconocida], Colombia: Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. 34 p.
- Salas, J. B. 1993. Árboles de Nicaragua. Managua, Nicaragua: Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente. 390 p.
- Salas Estrada, J. B. 1993. Árboles de Nicaragua. Instituto Nicaragüense de Recursos Nat y del Ambiente. Managua, Nicaragua: Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y de Ambiente. 390 p.
- Salazar, M.E. 1991. Development of treatments to improve seed germination, and effects of nitrogen on seedling growth of *Abies guatemalensis* Rehder. Raleigh, NC: North Carolina State University. 118 p. M.S. Tesis.
- Salazar, R.; Boshier, D. H. 1989. Establecimiento y manejo de rodales semilleros de especies forestales prioritarias en America Central. Serie Técnica, Informe Técnico 148. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 80 p.
- Salisbury, P. J. 1955. Molds of stored Douglas-fir seed in British Columbia. Interim report. Victoria, BC: Department of Agriculture, Forest Biology Laboratory. 1954(8). 13 p.
- Salt, G. A. 1967. Pathology experiments on Sitka spruce seedlings. Report on forest research. London, U.K.: H.M. Stationery Office: 141-146.
- Salter, E. 1956. De la flora nicaraguense. Managua, Nicaragua: Bluefield Impresora. 121 p.
- Samaniego, J.; Jara, L.F.; Trujillo, E. 1997a. Costos de recolección de semillas de *Swietenia macrophylla* y *Cordia alliodora* en Costa Rica. In: Salazar, R., ed. Avances en la producción de semillas forestales en América Latina. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 355-364.
- Samaniego, J.; Trujillo, E.; Jara, L. F.; Oñoro, P. 1997b. Estandarización de laboratorio para el manejo de semillas de *Swietenia macrophylla* y *Cordia alliodora*. In: Salazar, R., ed. Avances en la producción de semillas forestales en América Latina. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 273-286.
- San Román, L. 1987. Observaciones fenológicas en un bosque secundario premontano Muy Húmedo en Turrialba, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica: University of Costa Rica, Programa de Posgrado CATIE. 170 p. M.S. Tesis. San Román, M. et al., 1981. Propiedades y usos de cuarenta y ocho maderas de Llanos de Cortés, Guanacaste. San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica, Laboratorio de Productos Forestales. 296 p.
- Sana, D.L. 1989. Tea science. Dhaka, Bangladesh: Ashrafia Boighar. 272 p.
- Sánchez, J.; Moreno, R.; Muñoz, F. 1993. *Erythrina fusca*. Un árbol leguminosa de la Costa Norte de Colombia con potencial forrajero. In: Westley, E.B.; Powell, M.P., eds. *Erythrina* in the New and Old Worlds. Bangkok, Thailand: Nitrogen Fixing Tree Association: 55-57.
- Sanchez, L. L.; Torres, M. R.; Castro, S. R.; Castaño, R. D. 1985. Comportamiento de cuarenta frutales tropicales no explotados comercialmente en Colombia. In: Revista ICA (Instituto Colombiano Agropecuario); 1985 March 20; Bogotá, Colombia. [Localidad de publicación desconocida]: [Editorial desconocida]: 1-12.
- Sánchez, P. E. 1983. Flora del Parque Nacional Cahuita. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad Estatal a Distancia. 37 p.

Referencias Bibliográficas

- Sandiford, M. 1988.** Burnt offerings: an evaluation of the hot-wire seed scarifier. *Common-wealth Forest Review*. 67(3): 285-292.
- Sang Arap, F. K.; Munga, F. M. 1973.** Investigations into deaths of *Pinus patula* Schl. and Cham. seedlings at Kapserat and Eldoret forest nurseries. *East African Agricultural and Forestry Journal*. 39(1): 37-40.
- Sanhewe, A. J.; Ellis, R. H. 1996.** Seed development and maturation in *Phaseolus vulgaris*. I. Ability to germinate and to tolerate desiccation. *Journal of Experimental Botany*. 47: 949-958.
- Sankaram, K. V.; Florence, E. J. M.; Sharma, J. K. 1987.** Two new species of *Phomopsis* from India. *Transactions of the British Mycological Society, Kerala, India: Kerala Forest Research Institute, Division of Forestry Pathology*. 89(3): 404-407.
- Santander, C.; Albertin, W. 1980.** *Anacardium excelsum*, especie forestal de los trópicos americanos. *Turrialba*. 30: 17-23.
- Santos, I. R. 1996.** Recalcitrant or intermediate tree seed species of socioeconomic importance in Brazil: state of knowledge of seed physiology. In: Ouedraogo, A.S.; Poulsen, K.; Stubsgaard, F., eds. *Intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds: Proceedings of a workshop on improved methods for handling and storage of intermediate/recalcitrant tropical forest tree seeds*; 1995 June 8-10; Humlebaek, Denmark. Humlebaek, Denmark: Danish International Development Agency: 141-143.
- Sargent, J. A.; SenMandi, S.; Osborne, D. J. 1981.** The loss of desiccation tolerance during germination: an ultrastructural and biochemical approach. *Protoplasma*. 105: 225-239.
- Sargent, S. 1990.** Neighborhood effects on fruit removal by birds: A field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). *Ecology*. 71: 1289-1298.
- Sastre de Jesús, I. 1979.** Ecological life cycle of *Buchenavia capitata* (Vahl) Eichl., a late secondary successional species in the rain forest of Puerto Rico. Knoxville, TN: University of Tennessee, Ecology Department. 45 p. M.S. thesis.
- Sastry, T. C. S., ed. 1990.** *Plants for reclamation of wastelands*. New Delhi, India: Publications and Information Directorate, Council of Scientific and Industrial Research. 684 p.
- Satter, R. L.; Galston, A. W. 1981.** Mechanisms of control of leaf movements. *Annual Review of Plant Physiology*. 32: 83-110.
- Satter, R.L. et al., 1981.** The effects of blue and far red light on rhythmic leaflet movements in *Samanea* and *Albizia*. *Plant Physiology*. 67: 965-968.
- Satter, R. L. et al., 1997.** Phytochrome and circadian clocks in *Samanea*. Rhythmic redistribution of potassium and chloride within the pulvinus during dark periods. *Plant Physiology*. 59: 231-235.
- Sayed, W. F.; Wheeler, C. T.; Zabran, H. H.; Shoreit, A. A. M. 1997.** Effect of temperature and soil moisture on the survival and symbiotic effectiveness of Frankiaspp. *Biology and Fertility of Soils*. 25: 349-353.
- Saxena, R. M. 1985.** Seedling mortality of *Eucalyptus* spp. caused by mycoflora. *Indian Phytopathology*. 38: 151-152.
- Scatena, F. N.; Lugo, A. E. 1995.** Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steep-land watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology*. 13: 199-213.
- Scatena, F. N.; Moya, S.; Estrada, C.; Chinea, J. D. 1996.** The first five years in the reorganization of aboveground biomass and nutrient use following Hurricane Hugo in the Bisley Experimental Watersheds, Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica*. 28: 424-440.
- Schaefer, C. 1990.** Storage and germination of seeds of *Podocarpus milanjanus*. Technical Note, Kenya Forestry Research Institute. 11: 1-14.
- Scheffel, M. 1990.** Sandalwood: current interest and activity by the Hawaii Division of Forestry and Wildlife. In: *Proceedings of the symposium on sandalwood in the Pacific*; 1990 April 9-11; Honolulu. Gen. Tech. Rep. PSW-122. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: 61.
- Schenck, N. C. 1982.** Introduction. In: Schenck, N.C., ed. *Methods and principles of mycorrhizal research*. St. Paul, MN: American Phytopathology Society: ix-x.
- Schery, R. W. 1950.** Leguminosae—Mimosoideae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 37 (2): 184-314.
- Schery, R. W. 1952.** *Plants for man*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, Inc. 564 p.
- Schimper, A. F. W. 1898.** *Plant geography upon a physiological basis*. [City unknown], Germany: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Schimper, A. F. W. 1903.** *Plant-geography upon a physiological basis*. English translation by W.R. Fisher. London, U.K.: Oxford at the Clarendon Press. 839 p.
- Schlönvoight, M. 1993.** Aufwuchsentwicklung von *Cordia alliodora* (Ruiz & Pavon) Oken in Abhängigkeit verschiedener Pflanzmethoden in agroforstlichen Systemen in der Atlantikzone von Costa Rica. *Göttinger Beiträge zur Land und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen*. No. 80. Göttingen, Germany: Institut für Pflanzenbau und Tierhygiene in den Tropen und Subtropen. 194 p.
- Schopmeyer, C. S. 1974.** *Seeds of woody plants of the United States*. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 883 p.
- Schubert, G. H. 1960.** Fungi associated with viability losses of sugar pine seed during cold storage. In: *Proceedings, Society of American Foresters meeting*; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 18-21.
- Schubert, T. 1979.** *Trees for urban use in Puerto Rico and the Virgin Islands*. Gen. Tech. Rep. SO-27. Rio Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 91 p.
- Schubert, T. H. 1974.** *Tectona grandis*. In: Schopmeyer, C.S., tech. coord. *Seeds of woody plants of the United States*. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture: 803-804.
- Schubert, T. H. 1985.** Árboles para uso urbano en Puerto Rico e Islas Vírgenes. Gen. Tech. Rep. SO-57. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 87 p.
- Schubert, T. H.; Zambrana, J. 1978.** West Indies or small-leaf mahogany: an ornamental and shade tree for semi-confined areas and adverse conditions. *Urban Forestry Bulletin*. Rio Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Area State and Private Forestry. 4 p.
- Schulte, A.; Rojas, C.; Rojas, R. 1992.** Reforestación y agroforestería en Los Andes - Uso sostenido, conservación y restauración de suelos con árboles y arbustos nativos: Apuntes sobre el moll (*Schinus molle*). [Localidad de publicación desconocido]: ETSFOR/FUPAGEMA/AGRUCO/ECO. 75 p.
- Schultes, R.; Raffauf, R. 1990.** The healing forest: medicinal and toxic plants of the northwest Amazonia. Hong Kong: Dioscorides Press. 484 p.
- Schultes, R. E.; Hoffmann, A. 1983.** *Botanica e chimica degli allucinogeni*. Roma, Italia: Ciapanna Editore. 350 p.
- Schulz, J.P. 1960.** *Ecological studies on rain forests in northern Surinam*. Amsterdam, Holland: Holland North. 267 p.
- Schulz, P.; Jensen, W. A. 1968a.** *Capsella* embryogenesis: the early embryo. *Journal of Ultrastructural Research*. 22: 376-392.
- Schulz, P.; Jensen, W. A. 1968b.** *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote, and young embryo. *American Journal of Botany*. 55: 541-552.
- Schulz, P.; Jensen, W.A. 1969.** *Capsella* embryogenesis: the suspensor and the basal cell. *Protoplasma*. 67: 139-163.
- Scifres, D. J. 1974.** Salient aspects of huisache seed germination. *Southwestern Naturalist*. 18(4): 383-392.
- Scott, D. F.; Lesch, W. 1997.** Streamflow responses to afforestation with *Eucalyptus grandis* and *Pinus patula* and to felling in the Mokobulaan experimental catchments, South Africa. *Journal of Hydrology*. 199: 360-377.
- Scowcroft, P. G. 1998.** Personal communication. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute of Pacific Islands Forestry, 1151 Punchbowl St., Rm. 323, Honolulu, HI 96813.
- Secretaría Ejecutiva del Convenio Andrés Bello (SECAB). 1992.** *Especies vegetales promisorias de los países del convenio Andrés Bello*. Bernal, H.Y.; Correa, J.E., eds. Santafé de Bogotá, D.C., Colombia: Secretaría Ejecutiva del Convenio Andrés Bello: 231-278. Tomo VIII.
- Segundo Encuentro Regional Sobre Especies Forestales Nativas de la Zona Norte y Atlántica de Costa Rica. 1994.** Asociación Costarricense para el Estudio de Especies Forestales Nativas (Cop.) Estación Biológica La Selva; 1992 Setiembre 24-25; Sarapiquí, Costa Rica. 86 p. [Mimeo].
- Seigler, D. S.; Conn, E. E.; Dunn, J. E.; Janzen, D. H. 1979.** Cyanogenesis in *Acacia farnesiana*. *Phytochemistry*. 18: 1389-1390.
- Semillas Tropicales (Sigufapegue, Honduras). 1998.** Internal report on tropical seeds. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. [Not paged].

Referencias Bibliográficas

- Sen, S.; Osborne, D. J. 1974. Germination of ryeembryos following hydration-dehydration treatments: enhancement of protein and RNA synthesis and earlier induction of DNA replication. *Journal of Experimental Botany*. 25: 1010-1019.
- Senaratna, T.; McKersie, B. D. 1986. Loss of desiccation tolerance during seed germination: a free radical mechanism of injury. In: Leopold, A.C., ed. *Membranes, metabolism and dry organisms*. Ithaca, NY: London, U.K.: Comstock: 85-101.
- Serrano, Ma. del S. 1994. Germinación de *Stryphnodendron excelsum*. Boletín Mejoramiento Genético y Semillas Forestales No. 8. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 12.
- Serrato Patiño, J. J. 1985. Los principales árboles en cada una de las formaciones vegetales de Colombia. Santa Fé de Bogotá, Colombia: Ministerio de Agricultura, Instituto de Recursos Naturales. 109 p.
- Serrato-Valenti, G.; De Vries, M.; Cornara, L. 1995. The hilar region in *Leucaena leucocephala* Lam. (De Wit) seed: structure, histochemistry and the role of the lens in germination. *Annals of Botany*. 75: 569-574.
- Servicio Autónomo Forestal Venezolano. 1993. Autoecología de la especie: Pino caribe. Caracas, Venezuela: Servicio Forestal Venezolano. 13 p.
- Sharma, J. K.; Maria Florence, E. J. 1997. Fungal pathogens as a potential threat to tropical Acacias, case study of India. In: Old, K.M.; Lee, S.S.; Sharma, J.K., eds. *Diseases of tropical Acacias: Proceedings of an international workshop*. 1996 April 28-May 3; Subanjeriji, Indonesia: CIFOR Special Publication: 62-69.
- Sharma, R.; Dakshini, K. M. M. 1996. Ecological implications of the native *Prosopis cineraria* and the alien *Prosopis juliflora*. *Vegetatio*. 124: 101-105.
- Shaw, G. R. 1909. The pines of Mexico. *Journal of The Arnold Arboretum*. 1. 30p.
- Shaw, G. R. 1914. The genus *Pinus*. *Journal of The Arnold Arboretum*. 5. 96 p.
- Shea, K. R. 1957. Problem analysis: Molds of forest tree seed. [Place of publication unknown]: Weyerhaeuser Timber Company, Forestry Research Centre. 14 p.
- Shea, K. R. 1960. Mold fungi on forest tree seed. *Forestry Research Note* 31. [City unknown], Washington: Weyerhaeuser Timber Company. 11 p.
- Shepherd, K.D. et al., 1996. Infection potential of farm soils as mycorrhizal inocula for *Leucaena leucocephala*. *Biology and Fertility of Soils*. 22: 16-21.
- Sherwani, M.R.K. et al., 1982. Studies on Leguminosae seed oils. *Journal of the Oil Technologists' Association of India*. 14(2): 66-67.
- Shigo, A. L.; Yelenosky, G. 1963. Fungus and insect injury to yellow birch seeds and seedlings. Res. Pap. NE-11. Radnor, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. [Not paged].
- Shivanna, K. R.; Sastri, D. C. 1981. Stigma-surface esterase activity and stigma receptivity in some taxa characterized by wet stigmas. *Annals of Botany*. 47: 53-64.
- Shyam, A. K.; Vartak, V. D. 1985. Seed morphology of Indian Caesalpinaceae: *Cassia*. *Seed Science and Technology*. 13: 699-712.
- Sibilia, C. 1927. Deperimento di pinoli nelle pine. *Bull. R. Staz. Pat.Veg. N.S.* 7: 454-457.
- Silander, S. R. 1979. A study of the ecological life history of *Cecropia peltata* L., an early successional species in the rain forest of Puerto Rico. Knoxville, TN: University of Tennessee, Ecology Department. 94 p. M.S. thesis.
- Silba, J. 1985. A supplement to the international census of the Coniferae I. *Phytologia*. 58(6): 365-370.
- Silberbauer-Gottsberger, I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton*. 30: 213-233.
- Silver, W.; Lugo, A. E.; Keller, M. 1999. Soil oxygen availability and biogeochemical cycling along topographic and rainfall gradients in Puerto Rico. *Biogeochemistry*.
- Silvertown, J.; Franco, M.; Pisanty, I.; Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. 81: 465-476.
- Simon, E.; Satter, R. L.; Galston, A. W. 1976a. Circadian rhythmicity in excised *Samanea pulvini*. I. Sucrose-white light interactions. *Plant Physiology*. 58: 417-420.
- Simon, E.; Satter, R. L.; Galston, A. W. 1976b. Circadian rhythmicity in excised *Samanea pulvini*. II. Resetting the clock by phytochrome conversion. *Plant Physiology*. 58: 421-425.
- Simpson, B.; Conner-Ogorzaly, M. 1986. *Economic botany, plants in our world*. New York: McGraw Hill. 640 p.
- Simpson, B. B. 1977. A revision of the genus *Polylepis*. *Smithsonian Contr. Botany*. 43: 1-62.
- Simpson, W. T.; Sagoe, J. A. 1991. Relative drying times of 650 tropical woods. Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-71. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 27 p.
- Singh, D.; Dathan, A. S. R. 1972. Structure and development of seed-coat in Cucurbitaceae. VI. Seeds of Cucurbita. *Phytomorphology*. 22: 29-45.
- Singh, H.; Johri, B. M. 1972. Development of gymnosperm seeds. In: Kozlowski, T.T., ed. *Seed biology. Importance, development, and germination*. London, U.K.: Academic Press: 21-75. Vol. I.
- Singh, I. B. 1960. A new technique for inducing early bearing in jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lamk). Annual report of horticulture research institute. Saharanpur, India: [Publisher unknown]: 40-46.
- Singh, N. B.; Deori, M. L. 1988. Heterosis in genetic improvement of *Gmelina arborea* (gamari) in north east India. *Journal of Tropical Forestry*. 4: 334-338.
- Singh, P.; Mathur, S. B. 1993. Disease problems of forest tree seeds: diagnosis and management. In: Some, L.M.; De Kam, M., eds. *Tree seed problems with special reference to Africa. Proceedings, International Union of Forest Research Organizations Symposium of Project Group P.2.04.00: Seed Problems: [Date of meeting unknown]; Ouagadougou, Burkina Faso. The Netherlands: Backhuys Publ.: 309-324.*
- Singh, R. V. 1982. *Fodder trees of India*. New Delhi, India: Oxford & IBH Publishing Co. 663 p.
- Singh, S. P. 1994. *Handbook of agroforestry*. Udaipur, India: Agrotech Publishing Academy. 208 p.
- Skolmen, R. G. 1968. Wood of koa and black walnut similar in most properties. Res. Note PSW-174. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. 4 p.
- Skolmen, R. G. 1974. Some woods of Hawaii: properties and uses of 16 commercial species. Gen. Tech. Rep. PSW-8. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. 30 p.
- Skolmen, R. G. 1990. Where koa can be grown. In: Proceedings of the RC&D koa conference; 1986 December 17-19; Hilo, HI. Hilo, HI: Big Island Resource Conservation and Development Council: II-1 to II-15.
- Skoupy, J.; Vaclav, E. 1976. Growing of shade trees in the tea gardens of Bangladesh. *Silvaecultura Tropica et Subtropica*. 5(1): 77-84.
- Sleumer, H. O. 1984. Olacaceae. *Flora Neotropica Monograph*. 38: 1-59.
- Slooten. 1969. Maderas latinoamericanas, II. Turrialba. 19(3): 412-418.
- Smirnoff, N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *Tansy Review* 52, *New Phytologist*. 125: 27-58.
- Smith, A. C. 1944. *Araliaceae*. *North American Flora*. 28b(1): 3-41.
- Smith, A. C.; Johnston, I. M. 1945. A phylogeographic sketch of Latin America. In: Verdoorn, F. *Plants and plant science in Latin America*. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 11-18; map.
- Smith, A. C.; Woodhouse, R. P. 1937. The American species of *Myristicaceae*. *Brittonia*. 2: 393-510.
- Smith, C. E. 1965. *Meliaceae*. In: Woodson, R.E.; Schery, R.W., eds. *Flora of Panama*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 52(VI): 1-60.
- Smith, E. 1967. Plant remains. In: Byers, D., ed. *The prehistory of the Tehuacan Valley. Environment and subsistence*. Austin, TX: University of Texas Press: 220-255.
- Smith, M. T.; Berjak, P. 1995. Deteriorative changes associated with the loss of viability of stored desiccation-tolerant and sensitive seeds. In: Kigel, J.; Galili, G., eds. *Seed development and germination*. New York: Marcel Dekker, Inc.: 701-746.
- Smith, N.J. et al., 1992. *Tropical forests and their crops*. New York: Cornell University Press. 568 p.
- Smith, R. F. 1970. The vegetation structure of a Puerto Rican rain forest before and after short-term gamma irradiation. In: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. *A tropical rain forest*. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information. [Not paged]. Chapters D-3.

Referencias Bibliográficas

- Smith, S. E.; Read, D. J. 1996.** Mycorrhizal symbiosis. 2nded. [Place of publication unknown]: Academic Press. [Not paged].
- Smith, W. H.; Parker, J. C. 1966.** Prevention of ethylene injury to carnations by carbon dioxide. *Nature*. 211: 100-101.
- Smitinand, T. et al., 1975.** Economic tree species in Thailand. Part II. Bangkok, Thailand: Royal Forest Department: 136-137.
- Smits, W. T. M. 1993.** Mass propagation of dipterocarps by vegetative methods in Indonesia. In: Davidson, J., ed. Proceedings, regional symposium on recent advances in mass clonal multiplication of forest trees for plantation programmes; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. Los Banos, Philippines: Food and Agriculture Organization of the United Nations: 38-45.
- Smythe, N. 1970.** Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist*. 104: 25-35.
- Snedaker, S. C.; Biber, P. D. 1996.** Restoration of mangroves in the United States of America: A case study in Florida. In: Field, C., ed. Restoration of mangrove ecosystems. Okinawa, Japan: International Society for Mangrove Ecosystems: 170-188.
- Snedaker, S. C.; de Sylva, D.; Cottrell, D. 1977.** A review of the role of fresh water in the estuarine ecosystems. In: Final report to the South- west Florida Water Management District. Miami: University of Miami. 126 p.
- Society of American Foresters. 1944.** Forest terminology (Spanish translation: Terminología forestal, by Gonzalez Vale, M.A. 1950). [Place of publication unknown]: Society of American Foresters: [Not paged].
- Soerianegara, I.; Lammens, R. H. M. J. 1994.** Plant resources of Southeast Asia. Timber trees: Major commercial timbers. Plant resources of Southeast Asia No. 5(1). Bogor, Indonesia: [Publisher unknown]. 610 p.
- Solis Alpizar, C. 1992.** Características de la madera de 20 especies nativas de la Región Huetar Norte de Costa Rica. Alajuela, Costa Rica: Cooperación en los Sectores Forestal y Maderero Convenio-Costarricense-Alemán . 65 p. + anexos.
- Somarriva, E.; Beer, J. W. 1987.** Dimensions, volumes, and growth of *Cordia alliodora* in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management*. 18: 113-126.
- Some, L. M.; Sary, H.; Bellefontaine, R. 1990.** Cold chamber storage of seeds of mixed Sahelo-Sudanese tree species. *Bois et Forêts des Tropiques*. 225: 42-46.
- Sorensen, A. E. 1983.** Taste aversion and frugivore preference. *Oecologia*. 56: 117-120.
- Sosa, V. 1979.** Araliaceae. Flora de Veracruz. Fascículo 8. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. 38 p.
- South African Department of Environmental Affairs. 1993.** Report on commercial timber resources and primary roundwood processing in South Africa. Pretoria, South Africa: Directorate National Forest Planning and Extension, Department of Environmental Affairs. 129 p.
- South African Forest Corporation Ltd. 1996.** Research report. Pretoria, South Africa: South Africa Forest Company Ltd. 33 p.
- South African Pulp and Paper Industry. 1993.** Forests research report. Tweedie, South Africa: South African Pulp and Paper Industry Forests Ltd. 61 p.
- South African Pulp and Paper Industry. 1994.** Forests research report. Tweedie, South Africa: South African Pulp and Paper Industry Forests Ltd. 65 p.
- Southwell, C. R.; Bultman, J. D. 1971.** Marine borer resistance of untreated woods over long periods of immersion in tropical waters. *Biotropica*. 3: 81-107.
- Soux, J. A. 1987.** Manual agrícola. La Paz, Bolivia: Wayar & Soux LTDA. 171 p.
- Souza, F. H. D.; Marcos-Filho, J. 1993.** Physiological characteristics associated with imbibition by *Calopogonium mucunoides* Desv. seeds. *Seed Science and Technology*. 21: 561-572.
- Sowa, S. et al., 1991.** FTIR analyses of desiccation in seeds of tea. *Agronomy Abstracts*. P. 170.
- Sowls, L. K. 1983.** *Tayassu tajacu*. In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 497-498.
- Spalding, D. H.; Knight, R. J.; Reeder, W. F. 1976.** Storage of avocado seeds. Proceedings, Florida State Horticultural Society. 89: 257-258.
- Specht, C. E.; Schaefer, C. 1990.** Interim recommendations for the presowing treatment of *Terminalia brownii* and *Terminalia spinosa*. Technical Note, Kenya Forestry Research Institute. 9: 1-18.
- Spichiger, R. et al., 1989.** Los árboles del Aboretum Jenaro Herrera. Moraceae a leguminosae. Boissera. 43: 1-359. Vol. 1.
- Spjut, R. W. 1994.** A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 70: 1-182.
- Sporne, K. R. 1965.** The morphology of gymnosperms. The structure and evolution of primitive seed-plants. London, U.K.: Hutchinson & Co. 216 p.
- Sprague, S. C. 1965.** Manual of the trees of North America. New York: Dover Publications, Inc. 934 p. Vol. 2.
- Sprague, T. A.; Riley, L. A. 1923.** XL-decades Kewensis. *Kew Bulletin of Miscellaneous Information*. 1923: 371-372.
- Squillace, A. E.; Perry, J. P., Jr. 1992.** Classification of *Pinus patula*, *P. tecunumanii*, *P. oocarpa*, *P. caribaea* var. *hondurensis* and related taxonomic entities. Res. Pap. SE-285. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. 23 p.
- Srivastava, K. K.; Kalyani, K. B. 1990.** Charcoal root rot in *Acacia nilotica* nursery – a new disease from India. *My Forest*. 26: 163-164. Ssu-Hsieh, Chia. 535. (Republished in 1978). Essential techniques for the peasantry. Taipei, Taiwan: Chung Hwa Book Company Ltd. 404 p.
- St. John, H. 1979.** *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae) and its variations: Hawaiian plant studies 88. *Phytologia*. 42: 215-218.
- Standley, 1950.** *Prunus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 37: 150-152.
- Standley, P. 1937.** Flora of Costa Rica. *Field Museum Natural History Botanical*. 18: 511, 658-703.
- Standley, P. 1938.** Flora of Costa Rica. *Field*. Parts I-IV. [Place of publication unknown]: Museum of Natural History. 2,345 p. Vol. 18.
- Standley, P.; Steyermark, J. 1946a.** Brunelliaceae. In: Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany*. 24(4): 423-424.
- Standley, P.; Steyermark, J. 1946b.** Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany*. 24: 124-126.
- Standley, P.; Steyermark, J. A. 1949.** Myristicaceae. Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany*. 24(VI): 294-299.
- Standley, P.; Steyermark, J. 1958.** Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany*. 24(1). Chicago: Natural History Museum. 478 p.
- Standley, P. C. 1922.** Trees and shrubs of Mexico. Contributions from the United States National Herbarium. Washington, DC: Smithsonian Institution. 23(2): 397-398.
- Standley, P.C. 1924.** Boraginaceae. Borage family. In: Trees and shrubs of Mexico. Contributions from the United States National Herbarium. 23: 1216-1234.
- Standley, P. C. 1926.** Trees and shrubs of Mexico. In: Contributions from the national herbarium. Part 5. Washington, DC: Smithsonian Institution. 1721 p. Vol. 23.
- Standley, P.C. 1930.** Flora of Yucatan. *Field Museum of Natural History, Botanical Series*. 3(3): 157-492.
- Standley, P. C. 1931.** Flora of the Lancetilla Valley, Honduras. Chicago: Field Museum of Natural History. [Not paged].
- Standley, P. C. 1936.** The forests and flora of British Honduras. *Field Museum of Natural History, Botanical Series*. 12: 159-160.
- Standley, P. C. 1937.** Flora of Costa Rica. Part LI. *Botanical Series, Publication No. 392*. Chicago: Field Museum of Natural History. 780 p. Vol. XVIII.
- Standley, P. C. 1938.** Flora de Costa Rica. *Field Museum of Natural History, Botanical Series*. 18(3): 1-1130.
- Standley, P. C., Steyermark, J. A. 1946a.** Leguminosae. Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany*. 24(5):1-368.
- Standley, P. C., Steyermark, J. A. 1946b.** Meliaceae. Flora de Guatemala, Part V. *Fieldiana Botany*. 24(5): 444-468.
- Standley, P. C.; Steyermark, J. A. 1946c.** Moraceae. Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany*. 24(6): 10-58.
- Standley, P. C.; Steyermark, J. A. 1946d.** Myristicaceae. Flora de Guatemala IV. *Fieldiana Botany*. 24(4): 294-299.
- Standley, P. C.; Steyermark, J. A. 1946e.** Zygophyllaceae. In: Standley, P.C.; Steyermark, J.A., eds. Flora of Guatemala - Part V. *Fieldiana Botany*. 25(5): 393-398.

Referencias Bibliográficas

- Standley, P. C.; Steyermark, J. A. 1949.** Sapindaceae. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. 24(6): [Not paged].
- Standley, P. C.; Steyermark, J. A. 1952.** Casuarinaceae. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. 24(3): 227-228.
- Standley, P.C. et al., 1946.** Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. [Not paged].
- Standley, P.C. et al., 1975.** Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. [Not paged].
- Standley, P. C.; Williams, L. O. 1961.** Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. Part VII. Chicago: Chicago Natural History Museum: 407- 570. Vol. 24.
- Standley, P. C.; Williams, L. O. 1962.** Combretaceae. In: Standley, P.C.; Williams, L.O., eds. Flora of Guatemala. Part VII. Fieldiana Botany. 24(7/2): 268-281.
- Standley, P. C.; Williams, L. O. 1966.** Araliaceae. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. 24(8): 1-21.
- Standley, P. C.; Williams, L. O. 1967.** Sapotaceae. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany. 24(8): 211-244.
- Stanger, T. K. 1994.** Personal communication. Tweedie, South Africa: South African Pulp and Paper Industry Forests Ltd.
- Stanger, T. K. 1996.** Flowering, cone and seed production in *Pinus patula*. SAPPI Forests research. Unpublished paper presented at the 1996 CAMCORE annual meeting, Bali, Indonesia. Available from T. K. Stanger, Box 473, Howick 3290, South Africa.
- Stanwood, P. C. 1985.** Cryopreservation of seed germplasm for genetic conservation. In: Kartha, K.K., ed. Cryopreservation of plant cells and organs. [City unknown], FL: CRC Press, Inc.: 199-226.
- Stanwood, P. C.; Bass, L. N. 1981.** Seed germplasm preservation using liquid nitrogen. Seed Science and Technology. 9: 423-437.
- Stanwood, P. C.; McDonald, M. B. 1989.** Seed moisture. Special Publication 14. Madison, WI: Crop Science Society of America. 32 p.
- Stapanian, M. A. 1982.** A model for fruiting display: Seed dispersal by birds of mulberry seeds. Ecology. 63: 1432-1443.
- Stead, J. W. 1980.** Commonwealth Forestry Institute international provenance trials of *Cordia alliodora* (R. & P.) Oken. Proceedings, Eleventh Commonwealth Forestry Conference, Trinidad, Tobago, and Jamaica; 1980 September; [Place of meeting unknown]. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 17 p.
- Stead, J. W. 1983.** A study of variation and taxonomy of the *Pinus pseudostrobus* complex. Commonwealth Forestry Review. 62(1): 25-35.
- Stead, J. W.; Styles, B. T. 1984.** Studies of Central American pines: a revision of the *pseudostrobus* group (Pinaceae). Botanical Journal of the Linnean Society. 89(3): 249-275.
- Stearns, S. C. 1992.** The evolution of life histories. Oxford, U.K.: Oxford University Press. 384 p.
- Stebbling, E. P. 1914.** Indian forest insects of economic importance. London, U.K.: Eyre & Spottis Woode, Ltd. 428 p.
- Stehlé, H. 1946.** Les types forestiers des isles caraibes. Caribbean Forester. 7 (Suppl. 2): 337-709.
- Stein, W. I.; Slabaugh, P. E.; Plummer, A. P. 1974.** Harvesting, processing, and storage of fruits and seeds. In: Schopmeyer, C.S., ed. Seeds of woody plants in the United States. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 98-125.
- Steiner, A. M.; Ruckenbauer, P. 1995.** Germination of 110-year-old cereal and weed seeds, the Vienne sample of 1877. Verification of effective ultra-dry storage at ambient temperature. Seed Science Research. 5: 195-199.
- Steiner, K. E. 1981.** Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. Annals of the Missouri Botanical Garden. 68: 505-513.
- Stemmermann, L. 1980a.** Observations of the genus *Santalum* (Santalaceae) in Hawaii. Pacific Science. 34: 41-54.
- Stemmermann, L. 1980b.** Vegetative anatomy of the Hawaiian species of *Santalum* (Santalaceae). Pacific Science. 34: 55-75.
- Stemmermann, L. 1990.** Distribution and status of sandalwood in Hawaii. In: Proceedings of the symposium on sandalwood in the Pacific; 1990 April 9-11; Honolulu. Gen. Tech. Rep. PSW-122. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: 62-65.
- Stern, W. L.; Curry, K. J.; Pridgeon, A. M. 1987.** Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae). American Journal of Botany. 74: 1323-1331.
- Stevens, G. 1983.** *Bursera simaruba* (Indio desnudo, jiñocuave, gumbo lindo). In: Janzen, D., ed. Costa Rican natural history. Chicago: The University of Chicago Press: 201-202.
- Stevenson, A. G. 1981.** Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics. 12: 253-279.
- Steward, F. C. 1970.** From cultured cells to whole plants: the introduction and control of their growth and morphogenesis. Proceedings of the Royal Society of London B. 175: 1-30.
- Steward, F. C.; Ammirato, P. V.; Mapes, M. O. 1970.** Growth and development of totipotent cells; some problems and perspectives. Annals of Botany. 34: 761-787.
- Stiles, F. G. 1985.** On the role of birds in the dynamics of neotropical forests. In: Diamond, A.W.; Lovejoy, T.E., eds. Conservation of tropical forest birds. ICBP Technical Paper 4. Cambridge, MA: ICBP: 49-59.
- Stiles, F. G.; Skutch, A. F. 1989.** A guide to the birds of Costa Rica. Ithaca, NY: Comstock Publishing Associates. 511 p.
- Still, D. W.; Kovach, D. A.; Bradford, K. J. 1994.** Development of desiccation tolerance in rice (*Oryza sativa*) and wild rice (*Zizania palustris*). Dehydrin expression, abscisic acid content, and sucrose accumulation. Plant Physiology. 104: 431-438.
- Stoffers, A. L. 1973.** Caesalpiniaceae. Flora of the Netherlands Antilles. 3(75): 32-60.
- Stoffers, A. L. 1980.** Casuarinaceae. Flora of the Netherlands Antilles. 2(102): 109-110.
- Stoffers, A. L. 1984.** Meliaceae. Flora of the Netherlands Antilles. 3(113): 315-320.
- Stokes, P. 1965.** Temperature and seed dormancy. In: Ruhland, W., ed. Handbuch der Pflanzenphysiologie 15. Jena, [Country where published unknown]: Springer-Verlag: 746-803.
- Storey, H. H.; Doughty, L. R. 1951.** Virus diseases of cassava. [Place of publication unknown]: East African Agriculture and Forestry Research Organization. [Not paged].
- Storrs, A. E. G. 1979.** Know your trees. Some of the common trees found in Zambia. Ndola, Zambia: Forest Department. 380 p.
- Strasburger, E. et al., 1908.** A textbook of botany. London, UK: MacMillan & Co. 746 p.
- Streets, R. J. 1962.** Exotic forest trees in the British Commonwealth. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 765 p.
- Sturgeon, K. B.; Milton, J. B. 1980.** Cone color polymorphism associated with elevation in white fir, *Abies concolor*, in southern Colorado. American Journal of Botany. 67: 1040-1045.
- Styles, B. T. 1972.** The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. Silva Genetica. 21(5): 175-182.
- Styles, B. T.; Khosla, P. K. 1976.** Cytology and reproductive biology of Meliaceae. In: Burley, J.; Styles, B.T., eds. Tropical trees: variation, breeding, and conservation. London, U.K.: Academic Press: 61-67.
- Styles, B. T.; White, F. 1991.** Meliaceae. In: Polhill, R.M., ed. Flora of tropical East Africa. Rotterdam, The Netherlands; Brookfield: A.A. Balkema: 1-65.
- Sun et al., 1994.** [No additional information available].
- Surange, S.; Wollum, A.G.; Nautiyal, C.S. 1997.** Characterization of rhizobium from root nodules of leguminous trees growing in alkaline soils. Canadian Journal of Microbiology. 43: 891-894.
- Suri, R. K.; Mehrotra, A. 1996.** Neem: A wonder tree. Dehradun, India: Society of Forest and Environmental Managers. 62 p.
- Suszka, B. 1978.** Germination of tree seed stored in a partially after ripened condition. Acta Horticulturae. 83: 181-187.
- Suszka, B.; Tylkowski, T. 1981.** Storage of acorns of the English oak (*Quercus robur* L.) over 1-5 winters. Arboretum Kórnickie. 25: 199-229.
- Suszka, B.; Tylkowski, T. 1982.** Storage of acorns of the northern red oak (*Quercus borealis* Michx. Q. rubra L.) over 1-5 winters. Arboretum Kórnickie. 26: 253-306.
- Sutherland, J. R. 1979.** The pathogenic fungus *Caloscypha fulgensin* stored conifer seeds in British Columbia and relation of its occurrence to ground and squirrel-cache collected cones. Canadian Journal of Forest Research. 9: 129-132.

Referencias Bibliográficas

- Sutherland, J. R. 1985.** Influence of disease on seed production. Paper (review) presented at the symposium on conifer tree seed in the Mountain West; 1985 August 5-7; Missoula, MT. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: [Not paged].
- Sutherland, J. R. 1995.** Fungi on conifer seeds as related to seed health testing and the production of quality seeds. In: Mathur, S.B.; Mortensen, C.N., eds. Seed health testing in the production of quality seed: Proceedings, International Seed Testing Association pre-congress seminar on seed pathology; 1995 June 6; Copenhagen, Denmark. [City unknown], Switzerland: International Seed Testing Association: 75-80.
- Suvarnasuddi, K. 1950.** Some commercial timbers of Thailand: their properties and uses. Bangkok, Thailand: Royal Forest Department. 52 p.
- Swaine, M. D.; Hall, J. B.; Alexander L. I. J. 1987a.** Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology*. 3(4): 331-345.
- Swaine, M. D.; Lieberman, D. 1987.** The dynamics of tree populations in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*. 3(4): 289-369.
- Swaine, M. D.; Lieberman, D.; Putz, F. E. 1987b.** The dynamics of tree populations in tropical forests: a review. *Journal of Tropical Ecology*. 3(4): 347-358.
- Swaine, M. D.; Whitmore, T. C. 1988.** On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*. 75: 81-86.
- Swofford, T. F. 1965.** Official correspondence to J.W. Andressen, USDA Forest Service, Eastern Tree Seed Testing Laboratory, Contact: North-eastern Forest Experiment Station, 100 Matsonford Road, 5 Radnor Corporate Center, Suite 200, Radnor, PA 19087.
- Szolnoki, T. W. 1985.** Food and fruit trees of the Gambia. Hamburg, Germany: Stiftung Walderhaltung in Afrika. 132 p.
- Szott, L. T. 1995.** Growth and biomass production of nitrogen fixing trees on acid soils. In: Evans, D.O.; Szott, L.T., eds. Nitrogen Fixing Tree Research Reports: Nitrogen fixing trees for acid soils. Waimanalo, HI: Nitrogen Fixing Tree Association: 61-76.
- Tanaka, T.; Edwards, D. G. W. 1986.** An improved and more versatile method for prechilling *Abies procera* seeds. *Seed Science and Technology*. 14: 457-464.
- Tang, J.-L. 1986.** Property and utilization of wood from fast grown *Leucaena* in Taiwan. In: Proceedings, 18th International Union of Forest Research Organizations World Congress, Division 2; 1986 September 7-21; Ljubljana, Yugoslavia. Ljubljana, Yugoslavia: Razmnoze-vanje Plesko: 469-478. Vol. 2.
- Tang, W. 1987.** Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). *American Journal of Botany*. 74: 90-99.
- Taylor, D.A.H. 1981.** Chemotaxonomy. The occurrence of limonoids in the Meliaceae. In: Pennington, T.D.; Styles, B.T., eds. Meliaceae. Flora Neotropica Monograph. 28:450-470.
- Teel, W. 1984.** A pocket directory of trees and seeds in Kenya. Nairobi, Kenya: Kenya Energy and Environment Organization. 151 p.
- TeKrony, D. M.; Egli, D. B. 1997.** Relationship between standard germination, accelerated ageing germination and field emergence in soyabean. In: Ellis, R.H.; Black, M.; Murdoch, A.J.; Hong, T.D., eds. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the fifth international workshop on seeds; 1995. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 593-600.
- Ten Houten, J. G. 1939.** Keimplantenziekten van Coniferen: Conifer seedling diseases. [Place of publication unknown]: University of Utrecht. 125 p. M.S. thesis.
- Terborgh, J. 1986.** Community aspects of frugivory in tropical forests. In: Estrada, A.; Fleming, T.H., eds. Frugivores and seed dispersal. Amsterdam, The Netherlands: W. Junk: 371-384.
- Terborgh, J. 1990.** Seed and fruit dispersal. Commentary. In: Bawa, K.S.; Hadley, M., eds. Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series. [City unknown], NJ: The Parthenon Publishing Co.: 181-190. Vol. 7.
- Tesdorff, J. N. 1969.** Enraizamiento de las estacas de híbridos de *Araucaria* con la ayuda de hormonas. Buenos Aires, Argentina: Actas 1 Congreso Forestal Argentino. 290 p.
- Thampan, P. K. 1981.** Handbook on coconut palm. New Delhi, India: Oxford and IBH Publishing Company. 311 p.
- Thapa, R. S. 1970.** Notes on some insect pests of laran *Anthocephalus chinensis* Sabah. Sabah, Malaysia: Annual report of the Research Branch, Forest Department. [Not paged].
- Thapa, R. S. 1971.** Bionomics and control of laran defoliator (*Margaronia hilaraois*). *Forestry Abstracts*. 32(4): 781.
- Thapar, H. S.; Vijyan, A. K.; Uniyal, K. 1992.** Vesicular-arbuscular mycorrhizal associations and root colonization in some important tree species. *Indian Forester*. 118(3): 207-212.
- Thomlinson, J.R. et al., 1996.** Land use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape. *Biotropica*. 28: 525-536.
- Thompson, E. S. 1956.** Notes on the use of cacao in Middle America; notes on Middle American Archaeology and Ethnology (No. 128), Department of Archaeology. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington. [Not paged].
- Thompson, J. N. 1981.** Elaiosomes and fleshy fruits: phenology and selection pressures for ant-dispersal seeds. *American Naturalist*. 117: 104-108.
- Thomson, L. A. J.; Cole, E. G. 1987.** Woody plant seed collections in tropical, arid and semiarid Australia and recommendations for international species trials. *Forest Genetic Resources Information, Food and Agriculture Organization*. 15: 37-49.
- Thornthwaite, C. W. 1933.** The climates of the earth. *Geographical Review*. 33: 433-440. Illus.; map.
- Tietema, T.; Merkesdal, E.; Schroten, J. 1992.** Seed germination of indigenous trees in Botswana. Nairobi, Kenya: ACTS Press. 106 p.
- Tilton, V. R. 1980.** Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiospermous ovules. *Canadian Journal of Botany*. 58: 2059-2066.
- Timm, R.M. et al., 1989.** Mammals of La Selva-Braulio Carrillo complex, Costa Rica. *North American Fauna*. [Place of publication unknown]: U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service. 162 p.
- Timonin, M. I. 1964.** Interaction of seed coat microflora and soil microorganisms and its effects on pre and post-emergence of some conifer seedlings. *Canadian Journal of Microbiology*. 10: 17-32.
- Timyan, J. 1996.** Bwa yo. Important trees of Haiti. Washington, DC: Southeast Consortium for International Development. 418 p.
- Tissaoui, T.; Côme, D. 1975.** Mise en évidence de trois phases physiologiques différentes au cours de la germination de l'embryon de pommier non dormant, grâce à la mesure de l'activité respiratoire. *Physiologie Végétale*. 13: 95-98.
- Tiwari, B. K.; Sharma, G. D. 1981.** Seed mycoflora of eleven tree species of northeastern India. *India Phytopathology*. 31: 83.
- Todaría, N. P.; Negim, A. K. 1992.** Pretreatment of some Indian *Cassia* seeds to improve their germination. *Seed Science and Technology*. 20: 583-588.
- Todd-Bockarie, A. H.; Duryea, M. L.; West, S. H.; White, S. L. 1993.** Pretreatment to overcome seed coat dormancy in *Cassia sieberiana*. *Seed Science and Technology*. 21: 383-398.
- Tokura, Y.; Rondon, M. A.; Villanueva, G.; Botero, L. F. 1996.** Especies forestales del Valle del Cauca. Bogotá, Colombia: Lerner Ltda. 349 p.
- Toledo, A. P. 1963.** Anatomia e desembolvemento ontogenético do fruto e da semente de mandioca. *Bragantia*. 22: 71-76.
- Tomlinson, P. B. 1960.** Seedling leaves in palms and their morphological significance. *Journal, Arnold Arboretum*. 41: 414-428.
- Tomlinson, P. B. 1980.** The biology of trees native to tropical Florida. Cambridge, MA: Harvard University Press. 480 p.
- Tomlinson, P. B. 1986.** The botany of mangroves. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press. 413 p.
- Tompsett, P. B. 1983.** Handling and storage of *Agathis* and *Araucaria* seed. *Sylvicultura Ano*. 8(30): 290-293.
- Tompsett, P. B. 1984a.** The effect of moisture content and temperature on the seed storage life of *Araucaria columnaris*. *Seed Science and Technology*. 12: 801-816.
- Tompsett, P. B. 1984b.** Desiccation studies in relation to the storage of *Araucaria* seed. *Annals of Applied Biology*, 105: 581-586.
- Tompsett, P. B. 1986.** The effect of temperature and moisture content on the longevity of seed of *Ulmus carpiniifolia* and *Terminalia brassii*. *Annals of Botany*. 57: 875-883.

Referencias Bibliográficas

- Tompsett, P. B. 1987.** Desiccation and storage studies on *Dipterocarpus* seeds. *Annals of Applied Biology*. 110: 371-379.
- Tompsett, P. B. 1992.** A review of the literature on storage of Dipterocarp seeds. *Seed Science and Technology*. 20: 251-267.
- Tompsett, P. B. 1994.** Capture of genetic resources by collection and storage of seed. In: Leakey, R.R.B.; Newton, A.C., eds. *Tropical trees: the potential for domestication and the rebuilding of forest resources*. ITE Symposium 29. London, U.K.: Her Majesty's Stationary Office: 61-71.
- Tompsett, P. B.; Kemp, R. 1996.** Database of tropical tree seed research (DABATTS). Database contents. Kew, U.K.: Royal Botanic Gardens. 263 p.
- Tompsett, P. B.; Pritchard, H. W. 1993.** Water status changes during development in relation to the germination and desiccation tolerance of *Aesculus hippocastanum* L. seeds. *Annals of Botany*. 71: 107-116.
- Toole, V. K. 1973.** Effects of light, temperature, and their interactions on the germination of seeds. *Seed Science and Technology*. 1: 339-396.
- Toole, V. K.; Toole, E. H.; Borthwick, H. A. 1962.** Responses of seeds of *Pinus taeda* and *Pinus strobus* to light. *Plant Physiology*. 37: 228-233.
- Topark-Ngarm, A. 1990.** Shrubs and tree fodders in farming systems in Asia. In: Devendra C., ed. *Shrubs and tree fodder for farm animals*. Ottawa, Canada: [Publisher unknown]: 319-330.
- Torres, G. et al., 1992a.** Especies forestales tropicales; Lloro. No. 2. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. (Cuadernos Científicos y Tecnológicos). 8 p.
- Torres, G.; Arnáez, E.; Moreira, I.; Rojas, F. 1992b.** Cedrillo. Especies forestales tropicales. Subserie de Cuadernos Científicos y Tecnológicos No. 10. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica. De Costa Rica 6 p.
- Torres, G.; Arnáez, E.; Moreira, I.; Rojas, F. 1992c.** Roble. Especies forestales tropicales. Subserie Cuadernos Científicos y Tecnológicos No. 6. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. 8 p.
- Torres-Romero, J. H. 1988.** Podocarpaceae. In: Pinto, P.; Lozano G., eds. *Flora de Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia: 3-53.
- Torrey, J. G. 1983.** Root development and root nodulation in *Casuarina*. In: Midgley, S.J.; Turnbull, J.W.; Johnston, R.D., eds. *Casuarina: ecology, management and utilization: Proceedings, international workshop; 1981 August 17- 21; Canberra, Australia*. Melbourne, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization: 180-192.
- Tortorelli, L. 1956.** Maderas y Bosques Argentinos. Buenos Aires, Argentina: Editorial Acme. 910 p.
- Touchell, D. H.; Dixon, K. W. 1993.** Cryopreservation of seed of Western Australian native species. *Biodiversity and Conservation*. 2: 594-602.
- Trappe, J. M. 1988.** Lessons from alpine fungi. *Mycologia*. 80: 1-10.
- Trappe, J. M.; Schenck, N. C. 1982.** Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonales). In: Schenck, N.C., ed. *Methods and principles of mycorrhizal research*. St. Paul, MN: American Phytopathological Society: 1-11.
- Tresemmer, J. 1989.** A brief report on reforestation efforts near Uvita de Osa, Costa Rica. Moravia, Costa Rica: Organization of Tropical Studies Library. [Not paged]. (Mimeo.)
- Trino Triviño, D.; de Acosta, R. S.; Castillo, A. 1990.** Técnicas de manejo de semillas para algunas especies forestales neotropicales en Colombia. Serie de Documentación 19. Bogotá, Colombia: Proyecto Cooperativo: National Forestry Research Commission-Instituto de Recursos Naturales-CIID. 91 p.
- Trivino, D. T.; De Acosta, R. S.; Castillo, A. 1990.** Seed handling techniques for some neotropical forest species in Colombia. Serie Documentacion-Corporacion Nacional de Investigación y Fomento Forestal 19. Bogotá, Colombia: CONIF: 91 p.
- Troll, W. 1957.** *Praktische einföhrung in die planzenmorphologie*. Jena, Germany: Gustav Fisher. 240 p.
- Troup, R. S. 1921.** The silviculture of Indian trees. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 1,195 p.
- Troup, R. S. 1932.** Exotic forest trees of the British Empire. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 259 p.
- Trujillo, J. E. 1996a.** Algunos reportes de almacenamiento de semillas forestales. In: *Curso Nacional de Recolección y Procesamiento de Semillas Forestales*. PROSEFOR, Ministerio de Ambiente y Energía, Instituto Tecnológico de Costa Rica; 1996 Febrero 6-8; San Carlos, Costa Rica. [Lugar de publicación desconocido]; [Editorial desconocida]. 27 p.
- Trujillo, J. E. 1996b.** Tratamiento pregerminativo en semillas de especies forestales. In: *Curso Nacional de Recolección y Procesamiento de Semillas Forestales*. PROSEFOR, Ministerio de Ambiente y Energía, Instituto Tecnológico de Costa Rica; 1996 Febrero 6-8; San Carlos, Costa Rica. [Lugar de publicación desconocido]; [Editorial desconocida]: 12-25.
- Trujillo, N. E. 1986.** Manual general sobre uso de semillas forestales. Bogotá, Colombia: Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Medio Ambiente, Ministerio de Agricultura, Estación Forestal La Florida. 22 p.
- Trujillo Navarrete, E. 1983.** Manual general sobre uso de semillas forestales. Bogotá, Colombia: Instituto de Recursos Naturales. 36 p.
- Trujillo Navarrete, E. 1984.** Información básica y tratamientos pregerminativos en semillas forestales. Santa Fé de Bogotá, Colombia: Ministerio de Agricultura, Instituto de Recursos Naturales. 35 p.
- Trujillo Navarrete, E. 1995.** Manejo de semillas forestales: guía técnica para el extensionista forestal. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Programa de Manejo Integrado de Recursos Naturales. 55 p.
- Trujillo Navarrete, E. 1996.** Algunos reportes de almacenamiento y tratamientos pregerminativos de semillas forestales. En: *Simposio Avances en la Producción de Semillas Forestales en América Latina; 1995 October 16-20; Managua. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: 317-327.*
- Tschinkel, H. 1967.** La madurez y el almacenamiento de semillas de *Cordia alliodora* (Ruiz and Pav.) Cham. Turrialba. 17: 89-90.
- Tsou, C. H. 1994.** The embryology, reproductive morphology, and systematics of Lecythidaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 71: 1-110.
- Tsuyuzaki, S. 1993.** Seed viability after immersion in K₂CO₃ solution. *Seed Science and Technology*. 21: 479-481.
- Tulasne, L. R. 1856.** Florae madagascariensis fragmenta. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*. 4(6): 75-138.
- Turnbull, J. W. ed. 1986.** Multipurpose Australian trees and shrubs: lesser-known species for fuel wood and agroforestry. AGIAR Monograph 1. Canberra, Australia: Australian Centre for International Agricultural Research. 316 p.
- Turnbull, J. W.; Doran, J. C. 1987.** Seed development and germination in the Myrtaceae. In: Langkamp, P.J., ed. *Germination of Australia native plant seed*. Melbourne, Australia: Inkata Press: 46-57; 186-198.
- Turner, B. L.; Miksicek, C. H. 1984.** Economic plant species associated with prehistoric agriculture in the Maya lowlands. *Economic Botany*. 38(2): 179-193.
- Turner, I. M. 1990.** The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 6: 469-478.
- Tylkowski, T. 1989.** Short-term storage of afterripened seeds of *Acer platanoides* L. and *A. pseudoplatanus* L. *Arboretum Kórnickie*. 34: 135-141.
- U. S. Department of Agriculture. 1974.** Seeds of woody plants in the United States. Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 883 p.
- U. S. Department of the Interior. 1979.** Endangered and threatened wildlife and plants: determination that *Abies guatemalensis* a threatened species. Federal Register. 44(218): 65,002-65,005.
- Uanikrishnan, K.; Rajeeve, J. P. 1990.** On germination of Indian teak (*Tectona grandis* L.f.). *Indian Forester*. 102(10): 650-658.
- Ucán E., E. 1983.** El ciricote. INIREB Informa. Comunicado No. 56 sobre recursos bióticos potenciales del país. Xalapa, Veracruz, México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 2 p.
- Uetsuki, Y. 1988.** Some characteristics of 16 commercial tree species in the tropical forests of Peru-Amazon: fundamentals of seed propagation. *Bulletin of the Forest Tree Breeding Institute*. 6: 1-45.
- Ulate, C. 1996.** Métodos de producción y respuesta inicial en plantación de *Hieronyma oblonga* (Tulasne) Müller Arq. y *Vochysia ferruginea* Mart. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional. 112 p. Tesis de Licenciatura en Ciencias Forestales.

Referencias Bibliográficas

- Unidad Evaluación de Bosques y Unidad Planificación y Monitoreo (UEB/UPM).** 1996. Agenda Forestal. Cochabamba, Bolivia: CORDE-CU/IC/COTESU. [Not paged].
- Universidad Nacional de Colombia.** 1988. Anatomía descriptiva de semillas forestales tropicales. Informe 1 y 2. Bogotá, Colombia: Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. 41 p.
- Unwin, A. H. [n.d.].** West African forests and forestry. New York: E.P. Dutton and Company. 527 p.
- Urošević, B.** 1959. The influence of pests and fungus diseases on acorn harvest. Commun. Inst. For. Cech 1: 39-54. (In Slavik.)
- Urošević, B.** 1961. The influence of saprophytic and semiparasitic fungi on the germination of Norway spruce and scots pine seeds. Proceedings, International Seed Testing Association; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]: 26(3): 537-556.
- Urošević, B.** 1964. More important seed borne diseases of Czechoslovak forest trees. Proceedings, Food and Agriculture Organization/International Union of Forest Research Organizations symposium on internationally dangerous forest diseases and insects; 1964 July 20-30; Oxford, U.K. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 5 p.
- Urquidí, D. E. A.** 1988. Aspectos silviculturales de especies forestales nativas de Independencia. Cochabamba, Bolivia: Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias. 239 p.
- Urquidí, G.** 1954. Monografía del Departamento Cochabamba. Cochabamba, Bolivia: [Editorial desconocido]. [Sin páginas].
- Utomo, D.; Sugiharti, S.; Komar, E; Komar, T.** 1990. In: Tropical tree seed research: Proceedings of an international workshop held at the Forestry Training Centre, Gympie; 1989 August 21-24; Queensland, Australia. Canberra, Australia: Australian Centre for International Agricultural Research Proceedings. 28: 51-54.
- Vaartaja, O.** 1964. Chemical control of seed beds to control nursery diseases. Botanical Review. 30: 1-91.
- Valderrama Plata, L. E.** 1984. El cultivo del caucho y su bondad económico-social para Colombia. Bogotá, Colombia: Ministerio de Agricultura, Recursos Naturales Renovables. 74 p.
- Valdés, M.** 1986. Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site. Journal of Botany. 64(4): 885-888.
- Van den Beldt, R. J.; Brewbaker, J. L. (eds.).** 1985. *Leucaena* wood production and use. Waimanalo, HI: Nitrogen Fixing Tree Association. 50 p.
- Van der Berg, M. E.** 1993. Plantas medicinais na Amazônia: contribuição ao seu conhecimento sistemático. PR/MCT/CNPq. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém. Para, Brazil: Editora Supercores. 206 p.
- Van der Merwe, L.** 1996. Personal communication. South African Forest Co. Ltd.. Sabie, South Africa.
- Van der Pijl, L.** 1957. The dispersal of plants by bats. Acta Botanica Neerlandica. 6: 291-315.
- Van der Pijl.** 1972. Principles of dispersal in higher plants. Berlin, Germany: Springer-Verlag. 161 p.
- Van der Sijde, H. A; Denison, N. P.** 1967. Tree breeding in South Africa for the production of improved pine sawtimber. Forestry in South Africa. 8 (November): 9-29.
- Van der Slooten, H.** 1970. Propiedades y uso de 113 especies maderables de Panamá. Parte 2. Ciudad de Panamá, Panamá: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 752 p.
- Van der Slooten, H. J.** 1971. Propiedades y usos de 113 especies maderables de Panamá. Informe Técnico 3. FO/SF/PAN 6, Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo. San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica, Laboratorio de Maderas. [Sin páginas].
- Van der Slooten, H. J.; Acosta Contreras, I.; Aas, P. S.** 1969. Maderas latinoamericanas II. *Quercus aata*, *Q. costaricensis* y *Q. eugeniaefolia*. Turrialba. 19: 412-418.
- Van der Slooten, H.J. et al.,** 1971. Propiedades y usos de 113 especies maderables de Panamá. Informe Técnico 3. FO/SF/PAN 6. Parte I. San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica, Laboratorio de Maderas: 1-103.
- Van der Slooten, J.** 1968. Maderas Latinoamericanas: II *Quercus alata*, *Q. costaricensis*. Turrialba. 19(3): 412-418.
- Van der Slooten, J. J.; Acosta-Contreras, Y.; Aas, P. S.** 1970. Maderas latinoamericanas. IV. *Nectandra* sp., *Ocotea austinii*, *Persea* sp. aff. *vesticula*, *Persea schiedeana*. Turrialba. 20(2): 223-232.
- Van der Vossen, H. A. M.** 1979. Methods of preserving the viability of coffee seed in storage. Seed Science and Technology. 7: 65-74.
- Van der Werff, H.** 1991. A key to the genera of Lauraceae in the New World. Annals of the Missouri Botanical Garden. 78: 377-387.
- Van Devender, R. W.** 1983. *Basiliscus basiliscus*. In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 379-380.
- Van Dijk, K.** 1979. El cacay o inchi (*Caryodendron orinocense* Karst) evaluación del estado de la investigación de la especie; perspectivas y propuestas para futuras investigaciones. Indu-Forestal Col/74/005. Bogotá, Colombia: Instituto de Recursos Naturales/Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo/Food and Agriculture Organization/National Forestry Research Commission Proy. Investigaciones y Desar. 70 p.
- Van Italie, L.** 1932. *Pithecellobium saman* Benth. Pharmaceutische Weekblad. 69: 941-963.
- Van Roosmalen, M. G. M.** 1985. Fruits of the Guianan flora. Institute of systematic botany. Wageningen, Netherlands: Utrecht University. 483 p.
- Van Staden, J.; Manning, J. C.; Kelly, K. M.** 1989. Legume seeds - the structure: function equation. In: Stirton, C.H.; Zarucchi, J.L., eds. Advances in legume biology: monographs on systematic botany of the Missouri Botanical Garden. 29: 417-450.
- Van Valen, L.** 1975. Life, death, and energy of a tree. Biotropica. 7: 260-269.
- Van Went, J. L.; Willemse, M. T. M.** 1984. Fertilization. In: Johri, B.M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 273-318.
- Vandermeer, J.; Boucher, D.; Perfecto, I.; Granzow de la Cerda, I.** 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after Hurricane Joan. Biotropica. 28: 600-613.
- Varshney, I. P.; Khanna, N.** 1978. Partial structure of a new saponin samanin D from the flowers of *Pithecellobium saman*. Indian Journal of Pharmaceutical Science. 40: 60-61.
- Varshney, I. P.; Vyas, P.** 1976. Samanin A, a new saponin from the seeds of *Pithecellobium saman*. Indian Journal of Chemistry. 14: 814-815.
- Vassal, J.** 1969. A propos des *Acacias heterophylla* et. koa. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse. 105: 443-447.
- Vazquez-Yanes, C.** 1974. Studies on the germination of seeds: *Ochroma lagopus* Schwartz. Turrialba. 24: 176-179.
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.** 1984. Ecophysiology of seed germination in tropical humid forests of the world: a review. In: Medina, E.; Mooney, H.A.; Vazquez-Yanes, eds. Physiological ecology of plants of the wet Tropics. [City unknown], The Hague: W. Junk: 37-50.
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.** 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annual Review of Ecology and Systematics. 24: 69-87.
- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.** 1996. Comparative longevity of seeds of five tropical rain forest woody species stored under different moisture conditions. Canadian Journal of Botany. 74: 1635-1639.
- Vazquez-Yanes, C.; Smith, H.** 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. New Phytologist. 92: 477-485.
- Vega E., C.; Patiño V., F.; Rodríguez y P., A. A.** 1981. Viabilidad de semillas en 72 especies forestales tropicales almacenadas al medio ambiente. En: Memoria de la Reunión sobre Problemas en Semillas Forestales Tropicales. San Felipe Bacalar, Quintana Roo. Tomo 1. Pub. Esp. No. 35. México, D.F., México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales: 325-345.
- Vega, C.; Patiño, F.; Rodríguez, A. A.** 1983. Viabilidad de Semillas en 72 especies forestales tropicales almacenadas al medio ambiente. Tomo II. Quintana Roo, México: Instituto de Investigaciones Forestales. 352 p.
- Vega, L.** 1977. La silvicultura de *Cordia alliodora* (R. and P.) Oken como especie exótica en Surinam. Instituto Forestal Latino-America de Investigaciones y Capacitación. 52: 3-26.
- Vegis, A.** 1964. Dormancy in higher plants. Annual Review Plant Physiology. 15: 185-224.

Referencias Bibliográficas

- Velez R., G. 1971.** Manejo de semillas de *Alnus jorullensis* H.B.K. Manizales, Colombia: Empresas Públicas de Manizales, Departamento Forestal. 10 p.
- Venator, C. R.; Zambrana, J. A. 1975.** Extraction and germination of Kadam seed. Res. Note. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute of Tropical Forestry. 14 p.
- Venegas Tovar, L. 1971.** Resumen sobre algunos aspectos silviculturales del *Alnus jorullensis* H. B. K. Manizales, Colombia: Foro de Corporaciones Forestales. 5 p.
- Venegas Tovar, L. 1978.** Distribución de once especies forestales en Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto de Recursos Naturales, Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo, Food and Agriculture Organization, National Forestry Research Commission. 74 p.
- Venegas Tovar, L. 1982.** Ensayos de procedencias de *Pinus caribaea* Morelet en los Llanos Orientales de Colombia - Sur América. (Instituto de Recursos Naturales. Investigaciones forestales; No. 6). Traducción del informe presentado como trabajo voluntario al XVII Congreso Mundial de IUFRO, Division II; 1981 September 6-17; Kioto, Japan. Bogotá, Colombia: Instituto de Recursos Naturales. 9 p.
- Venkataramany, P. 1968.** Silviculture of the genus *Albizia* and species. Silviculture of Indian trees 22. New Delhi, India: Government of India. 54 p.
- Verdcourt, B. 1985.** A synopsis of Moringaceae. Kew Bulletin. 40(1): 1-23.
- Verheij, E. W. M.; Coronel, R. E. 1991.** Plant resources of Southeast Asia. 2. Edible fruits and nuts. Wageningen, Holland: Pudoc. 447 p.
- Verhoef, L. 1939.** *Calliandra calothyrsus* Meisn. Korte Mededeelingen. Bogor, Indonesia: Boschbouwproefstation. 79: 704-711.
- Verma, S. C. 1973.** Studies on the factors affecting seed germination of *Morgina*. Plant Science. 5: 64-70.
- Vertucci, C. W. 1989.** The effects of low water contents on physiological activities of seeds. Physiologia Plantarum. 77: 172-176.
- Vertucci, C. W. 1993.** Towards a unified hypothesis of seed aging. In: Côme, D.; Corbineau, F., eds. Fourth international workshop on seeds: basic and applied aspects of seed biology; [Date of meeting unknown]; [Place of meeting unknown]. Paris, France: ASFIS: 739-746. Vertucci, C.W.; Berjak, P.; Pammenter, N.W.;
- Crane, J. 1991.** Cryopreservation of embryonic axes of an homeohydrous (recalcitrant) seed in relation to calorimetric properties of tissue water. Cryo-Letters. 12: 339-350.
- Vertucci, C. W.; Crane, J.; Porter, R. A.; Oelke, E. A. 1994.** Physical properties of water in *Zizania* embryos in relation to maturity status, water content and temperature. Seed Science Research. 4: 211-224.
- Vertucci, C. W.; Crane, J.; Porter, R. A.; Oelke, E. A. 1995.** Survival of *Zizania* embryos in relation to water content, temperature and maturity status. Seed Science Research. 5: 31-40.
- Vertucci, C. W.; Farrant, J. M. 1995.** Acquisition and loss of desiccation tolerance. In: Kigel, J.; Galili, G., eds. Seed development and germination. New York: Marcel Dekker, Inc.: 237-271.
- Vertucci, C. W.; Roos, E. E. 1990.** Theoretical basis of protocols for seed storage. Plant Physiology. 94: 1019-1023.
- Veira, M. F.; Carvalho-Okano, R. M. 1996.** Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in Southeastern Brazil. Biotropica. 28: 61-68.
- Viguez, E.; Camacho, Y. 1993.** Establishment of *Erythrina* 1. In: Powell, M.H.; Westley, S.B., eds. *Erythrina*; production and use: a field manual. Bangkok, Thailand: Nitrogen Fixing Tree Association: 7-11.
- Vijayan, A. K. 1988.** Studies on seed-borne mycoflora of some important forest tree species of northern India. Srinagar, India: University of Garhwal. [Not paged]. Ph.D. Dissertation.
- Vijayaraghavan, M. R.; Prabhakar, K. 1984.** The endosperm. In: Johri, B.M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 319-376.
- Vilchez, V. 1997.** Análisis fenológico de la biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pitt.) Unpublished document en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica. [Sin páginas].
- Viljoen, A.; Wingfield, M. J. 1994.** First report of *Fusarium subglutinans* f. sp. pinion pine seedlings in South Africa. Plant Disease. 78(3): 309-312.
- Villagra, P. E. 1995.** Temperature effects on germination of *Prosopis argentina* and *P. alpacato* (Fabaceae, Mimosoideae). Seed Science and Technology. 23: 639-646.
- Villiers, T. A. 1975.** Genetic maintenance of seeds in imbibed storage. In: Frankel, O.H.; Hawkes, J.G., eds. Crop genetic resources for today and tomorrow. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press: 297-316.
- Vinson, S. B.; Williams, H. J.; Frankie, G. W.; Shrum, G. 1997.** Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apiadae). Biotropica. 29(1): 76-83.
- Viquez, E.; Camacho, Y. 1993.** Establishment. In: Powell, M.H.; Westley, S.B., eds. *Erythrina* production and use: a field manual. Chapter 2. Paia, HI: Nitrogen Fixing Trees Association. 55 p.
- Vittien, H. 1937.** Sapindaceae. Flora of Surinam. 2(1): 345-396.
- Vogel, S. 1968.** Chiropterophilie in der neotropischen. Flora B. 157: 562-602. von Carlowitz, P.G. 1986. Multipurpose tree and shrub seed directory. Nairobi, Kenya: International Center for Research in Agroforestry. 265 p.
- von Carlowitz, P. G. 1991.** Multipurpose trees and shrubs: sources of seeds and inoculants. Nairobi, Kenya: International Council for Research in Agroforestry. 328 p.
- von Maydell, H. J. 1986.** Trees and shrubs of the Sahel: Their characteristics and uses. Rossdorf, Germany: TZ-Verlagsgesellschaft. 525 p.
- Wadsworth, F. H.; Englerth, G. H. 1959.** Effects of the 1956 hurricane on forests in Puerto Rico. Caribbean Forester. 20: 38-51.
- Wagner, W. L.; Herbst, D. L.; Sohmer, S. H. 1990.** Manual of the flowering plants of Hawaii. Bishop Museum Special Publication 83. Honolulu: Bishop Museum Press and University of Hawaii Press. 1,853 p. 2 vol.
- Walker, J. W.; Walker, A. G. 1983.** Comparative pollen morphology of the American myristicaceous genera *Otoba*, *Iryanthera* and *Osteophloeum*. American Journal of Botany. 70: 315-326.
- Walker, L. R. 1994.** Effects of fern thickets on woodland developments on landslides in Puerto Rico. Journal of Vegetation Science. 5(4): 525-532.
- Walker, L. R. et al., 1996a.** Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. Biotropica. 28: 566-576.
- Walker, L. R.; Zimmerman, J. K.; Lodge, D. J.; Guzmán-Grajales, S. 1996b.** An altitudinal comparison of growth and species composition in hurricane-damaged forests in Puerto Rico. Journal of Ecology. 84: 877-889.
- Wall, R. I. 1974.** Recent conifer disease problems in forest nurseries in the Maritime provinces. Canadian Plant Disease Surveys. 54: 116-118.
- Walsh, G. E. 1977.** Exploitation of mangal. In: Chapman, V.J., ed. Ecosystems of the world. Wet coastal ecosystems. Oxford, U.K.: Elsevier Scientific Publishing Co.: 347-362. Vol. 1.
- Walter, K. S. 1983.** Orchidaceae. In: Janzen, D.H., ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press: 282-292.
- Walters, C.; Ried, J. L.; Walker-Simmons, M. K. 1997.** Heat-soluble proteins extracted from wheat embryos have tightly bound sugars and unusual hydration properties. Seed Science Research. 7: 125-134.
- Walters, C., Pammenter, N.W. Berjak, P. and Crane J. (2001).** Desiccation damage, accelerated ageing and respiration in desiccation tolerant and sensitive seeds. Seed Science Research 11, 135-148.
- Wang, B. S. P. 1974.** Tree seed storage. Canadian Forestry Service Publication 1335. Ottawa, PQ, Canada: Department of the Environment. [Not paged].
- Wang, B. S. P. 1986.** The beneficial effects of stratification on tree seed germination. Presented at the International Seed Testing Conference; [Date of meeting unknown]; [City unknown], Australia. [Place of publication unknown]; [Publisher unknown]. [Not paged].
- Wang, B. S. P. 1987.** The beneficial effects of stratification on tree seed germination: Proceedings, Ontario Nurserymen's meeting; 1987 June 15-19; Dryden, ON, Canada. [Place of publication unknown]: Ministry of Natural Resources: 56-75.
- Wang, B. S. P.; Ackerman, F. 1983.** A new germination box for seed testing. Information Report PI-X-27. Chalk River, ON, Canada: Petawawa National Forestry Institute. 15 p.
- Wang, B. S. P.; Charest, P. J.; Downie, B. 1993.** Ex situ storage of seeds, pollen and in vitro cultures of perennial woody plant species. FAO Forestry Paper 113. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization, United Nations. 83 p.

Referencias Bibliográficas

- Wang, B. S. P.; Lin, T. P.; Chien, C. T. 1995. Classification of storage behaviour of forest tree seeds. Bulletin of Taiwan Forestry Research Institute New Series. 10(2): 255-267. In Chinese with English summary.
- Wang, B. S. P.; Nurhasybi. 1993. Personal communication. Petawawa National Forestry Institute, Chalk River, ON, Canada.
- Wangaard, F. F.; Muschler, A. F. 1952. Tropical woods: properties and uses of tropical woods III. No. 98. New Haven, CT: Yale University. [Not paged].
- Wangaard, F. F.; Stern, W. L.; Goodrich, S. L. 1955. Properties and uses of tropical woods. V. Tropical Woods. 103: 1-139.
- Warming, E. 1895. Oecology of plants. [City unknown], Denmark: [Publisher unknown]. [Not paged].
- Watson, L.; Dallwitz, M. J. 1983. The genera of Leguminosae-Caesalpinioideae. Anatomy, morphology, classification, and keys. Canberra, Australia: The Australian University Research School of Biological Sciences. 95 p.
- Watson, L.; Dallwitz, M. J. 1992a. The families of flowering plants: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 8 May 1998. URL <http://biodiversity.uno.edu/delta>.
- Watson, L.; Dalwitz, M. J. 1992b. The families of flowering plants. CD-ROM Version 1 for MS-DOS. Melbourne, Australia: CSICRO Publications.
- Wealth of India. 1985. Raw material. New Delhi, India: Publication and Information Directorate. 254 p. Vol. 1.
- Weaver, P. L. 1987. Tree growth in several tropical forests of Puerto Rico. Res. Pap. SO-152. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 15 p.
- Weaver, P.L. 1990a. *Calophyllum calaba* L. In: Burns, R.M.; Honkala, B.H., eds. Silvics of North America; Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 877 p. Vol. 2.
- Weaver, P. L. 1990b. Succession in the elfin woodland of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Biotropica. 22: 83-89.
- Weaver, P.L. 1993. *Tectona grandis* L.f. Teak. Res. Note SO-ITF-SM-64. New Orleans: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 18 p.
- Weaver, P. L. 1995. The Colorado and dwarf forests of Puerto Rico's Luquillo Mountains. In: Lugo, A.E.; Lowe, C., eds. Tropical forest: management and ecology. New York: Springer-Verlag: 109-141.
- Weaver, P. L.; Francis, J. K. 1988. Growth of teak, mahogany, and Spanish cedar on St. Croix, U.S. Virgin Islands. Turrialba. 38(4): 308-317.
- Webb, D. B.; Wood, P. J.; Smith, J. 1980. A guide to species selection for tropical and subtropical plantations. Tropical Forestry Papers. No. 15. London, U.K.: University of Oxford, Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institute: 342 p.
- Webb, D. B.; Wood, P. J.; Smith, J. P.; Henman, G. S. 1984. A guide to species selection for tropical and sub-tropical plantations. Tropical Forestry Papers, No. 15, 2d ed., Rev. Oxford, U.K.: University of Oxford, Commonwealth Forest Institute: 256 p.
- Weberbauer, A. 1945. El mundo vegetal de Los Andes Peruanos. Lima, Perú: [Editorial desconocida]. [Sin páginas].
- Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences. English translation by R.J. Pankhurst. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 342p.
- Wechsberg, G. E.; Bray, C. M.; Probert, J. 1993. The development of longevity and response to priming of *Ranunculus scleratus* seeds. In: Côme, D.; Corbineau, F., eds. Fourth international workshop on seeds: basic and applied aspects of seed biology. Paris, France: ASFIS: 845-850. Vol. 3.
- Weisner, K. et al., 1953. Pithecolobine, the alkaloid of *Pithecolobium saman* Benth. Canadian Journal of Chemistry. 30: 761-769. Wellendorf, H.K.; Lauridsen, E.B. 1986. Evaluation of an international series of teak provenance trials. Humlebaek, Denmark: Danida Forest Seed Centre. 81 p.
- Wellman, F. L.; Toole, V. K. 1960. Coffee seed germination as affected by species, disease and temperature. Proceedings of the Caribbean Section, American Society of Horticultural Sciences. [Date and place of meeting unknown]. [Publisher unknown]. 4: 1-6.
- Wendelken, P. W.; Martin, R. F. 1987. Avian consumption of *Guaiacum sanctum* fruit in the arid interior of Guatemala. Biotropica. 19: 116-121.
- Werker, E. 1980/1981. Seed dormancy as explained by the anatomy of embryo envelopes. Israel Journal of Botany. 29: 22-44.
- Wesley-Smith, J. et al., 1992. Cryopreservation of desiccation sensitive axes of *Camellia sinensis* in relation to dehydration, freezing rate and the thermal properties of tissue water. Journal of Plant Physiology. 140: 596-604.
- West, E.; Arnold, L. E. 1952. The native trees of Florida. Gainesville, FL: University of Florida Press. 2,112 p.
- Westley, S. B.; Powell, M. H. 1993. Erythrina in the New and Old Worlds. Bangkok, Thailand: Nitrogen Fixing Tree Association. 357 p.
- Westwood, S. 1987. The optimum growing period in the nursery for six important tree species in lowland Nepal. Banko Janakari. 1(1): 5-12.
- Wheelwright, N. T. 1983. Fruits and the ecology of resplendent quetzals. Auk. 100: 286-301.
- Wheelwright, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. Ecology. 66: 808-18.
- Wheelwright, N. T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds and heritability. Vegetatio. 107-108; 163-174.
- Wheelwright, N.T. et al., 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. Biotropica. 16: 173-192.
- White, K. J.; Cameron, A. L. [n.d.]. Silviculture techniques in Papua and New Guinea forest plantations. Bulletin 1. Port Moresby, Territory of Papua and New Guinea: Division of Silviculture, Department of Forests. 99 p.
- White, L. J. T.; Tutin, C. E. G.; Fernández, M. 1993. Group composition and diet of forest elephants, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie 1900, in the Lope Reserve, Gabon. African Journal of Ecology. 31: 181-199.
- White, R. H. et al., 1994. Wavelength discrimination and the role of ultraviolet vision in the feeding behavior of hawkmoths. Biotropica. 26: 427-435.
- White, S. C. 1974. Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. College Station, PA: University of Pennsylvania. [Not paged]. Ph.D. dissertation.
- White, W. C. 1951. Flowering trees of the Caribbean. New York: Rineland and Company, Inc. 125 p.
- Whitesell, C. D. 1990. *Acacia koa* A. Gray. In: Burns, R.M.; Honkala, B.H., eds. Silvics of North America; Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 877 p. Vol. 2.
- Whitesell, C. D. et al., 1986. Vegetation survey of Kosrae, Federated States of Micronesia. Resource Bull. PSW-17. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. 8 p + apps.
- Whitesell, C. D.; Walters, G. A. 1976. Species adaptability trials for man-made forests in Hawaii. Res. Pap. PSW-118. Berkeley, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. 30 p.
- Whitmore, J. L.; Hartshorn, G. S. 1969. Literature review of common tropical trees. Institute of Forest Products. Contribution 8. Seattle: University of Washington, College of Forest Resources. 113 p.
- Whitmore, J. L.; Hinojosa, G. 1977. Mahogany (*Swietenia*) hybrids. Res. Pap. ITF-23. Río Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute of Tropical Forestry. 8 p.
- Whitmore, J. L.; Otarola, T. A. 1976. *Acrocarpus fraxinifolius* Whight, especie de rápido crecimiento inicial, buena forma y de usos múltiples. Turrialba. 26(2): 201-204.
- Whitmore, T. C. 1977. A first look at *Agathis*. Tropical Forestry Papers 11. Oxford, U.K.: University of Oxford, Commonwealth Forestry Institute. 54 p.
- Whitmore, T. C. 1984a. The ecological basis of rain-forest silviculture. In: Tropical rain forests of the Far East. Oxford, U.K.: Oxford University Press: 102-103.
- Whitmore, T. C. 1984b. Tropical rain forests of the Far East. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 352 p.
- Whitmore, T. C. 1990. An introduction to tropical rain forests. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 226 p.
- Whitmore, T. C. 1991. An introduction to tropical rain forests. Oxford, U.K.: Clarendon Press. 226 p.
- Whitmore, T. C., ed. 1972. Tree flora of Malaya. Malayan Forest Records 26. London, U.K.: Longman. 471 p. Vol. 1.

Referencias Bibliográficas

- Whitten, W.M.; Young, A.M.; Williams, N.H. 1989.** Function of glandular secretions in fragrance collection by male euglossine bees (Apidae: Euglossini). *Journal of Chemical Ecology*. 15: 1285-1295.
- Wiersum, K. F.; Ramlan, A. 1982.** Cultivation of *Acacia auriculiformis* on Jaya, Indonesia. *Commonwealth Forestry Review*. 61(2): 135-145.
- Wilkinson, K. 1983.** Seed production for natural regeneration of *Pinus oocarpa* Schiede. Oxford, U.K.: University of Oxford. 62 p. M.S. thesis.
- Willan, R. L. 1985.** A guide to forest seed handling with special reference to the Tropics. Forestry paper 20/2. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization. [Not paged].
- Willan, R. L. 1995.** Problemas fitosanitarios en el abastecimiento de semillas. Serie Materiales de Enseñanza 32. In: Jara, L.F., ed. Programas de abastecimiento de semillas forestales. Turialba, Costa Rica: Danida Forest Seed Centre and Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. [Sin páginas].
- Willmense, M. T. M.; Van Went, J. L. 1984.** The female gametophyte. In: Johri, B.M., ed. Embryology of angiosperms. Berlin, Germany: Springer-Verlag: 159-196.
- Williams, E. R.; Gunn, B.; Reynolds, D.; Westcott, M. 1992.** Germination tests for small collections of *Acacia* seed. *Seed Science and Technology*. 20: 321-326.
- Williams, L. O. 1981.** The useful plants of Central America. CEIBA. 24(1-2): 265-266.
- Williams, N. H. 1983.** Floral fragrances as cues in animal behavior. In: Jones, C.E.; Little, R.J., eds. Handbook of experimental biology. New York: Van Nostrand Reinhold: 50-72
- Williams, N. H.; Whitten, W. M. 1983.** Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biological Bulletin*. 164: 355-395.
- Williams, R. J.; Leopold, A. C. 1989.** The glassy state in corn embryos. *Plant Physiology*. 89: 977-981.
- Williams, R. O.; Williams, R. O., Jr. 1941.** The useful and ornamental plants of Trinidad and Tobago. 3rd ed. Port of Spain, Trinidad and Tobago: A.L. Rhodes. 265 p.
- Williamson, M. 1996.** Biological invasions. London, U.K.: Chapman & Hall. 24 p.
- Willson, M. F. 1992.** The ecology of seed dispersal. In: Fenner, M., ed. Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. Oxon, U.K.: CAB International: 61-85.
- Willson, M. F.; Irvine, A. K.; Walsh, N. G. 1989.** Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica*. 21: 133-147.
- Willson, M. F.; Thompson, J.N. 1982.** Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are green. *Canadian Journal of Botany*. 60: 701-713.
- Willson, M. F.; Whelan, C. J. 1990.** The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist*. 136: 790-809.
- Wilson, P. 1924.** Meliaceae. *North American Flora*. 25(4): 263-296.
- Wilson, W. C.; Hendershott, C. H. 1982.** Anatomical and histological studies of abscission of oranges. *Proceedings of the American Society of Horticultural Sciences*. 92: 203-210.
- Wimann. [n.d.]** Tecnología de la madera. Heredia, Costa Rica: Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional. 46 p.
- Winter-Thommes, U. 1988.** Especies arbóreas autóctonas de la cuenca del río Tapacari. Tomo 2. Dr. Andreas Schulte/ECO. Cochabamba, Bolivia: [Editorial desconocido]. [Sin páginas].
- Witsberger, D.; Current, D.; Archer, E. 1982.** Árboles del Parque Deininger. San Salvador, El Salvador: Dirección de Publicaciones, Ministerio de Educación. 336p.
- Woessner, R. A.; McNabb, K. L. 1979.** Large scale production of *Gmelina arborea* Roxb. seed - a case study. *Commonwealth Forestry Review*. 58: 117-121.
- Wolcott, G. N. 1940.** A list of woods arranged according to their resistance to the attack of the polilla, the dry-wood termite of the West Indies. *Caribbean Forester*. 1(4): 1-10.
- Wolcott, G. N. 1946.** A list of woods arranged according to their resistance to the attack of the West Indian dry-wood termite, *Cryptotermes brevis* (Walker). *Caribbean Forester*. 7(4): 329-334.
- Wolf, H.; Kamondo, B. 1993.** Seed pre-sowing treatment. In: Albrecht, J., ed. Tree seed handbook of Kenya. Nairobi, Kenya: Kenya Forestry Research Institute/Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit: 55-62.
- Wolffsohn, A. 1984.** Estudios silviculturales de *Pinus oocarpa* en la República de Honduras. Serie Miscelánea 4. Siguatepeque, Honduras: Escuela Nacional de Ciencias Forestales. 55 p.
- Wong, S. M. 1983.** Seed biology of *Acacia mangium*, *Albizia falcataria*, *Eucalyptus* spp., *Gmelina arborea*, *Maesopsis eminii*, *Pinus caribaea* and *Tectona grandis*. *Malaysian Forester*. 46(1): 26-45.
- Wood, C. E., Jr.; Channel, R. B. 1960.** The genera of ebanales in the Southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*. 41(1): 1-35.
- Wood, P. J. 1976.** The development of tropical plantations and the need for seed and genetic conservation. In: Burley, J.; Styles, B.T., eds. Tropical trees: variation, breeding and conservation. Linnean Society Symposium Series 2. [Place of publication unknown]: Academic Press: [Not paged].
- Woodall, S. L.; Geary, T. F. 1985.** Identity of Florida Casuarinas. Res. Note SE-332. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. 10 p.
- Woodroof, J. G. 1979.** Coconuts: production, processing, products. Westport, CT: AVI Publishing Co., Inc. 307 p.
- Woodson, R. E., Jr.; Schery, R. W. 1943-1980.** Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. [not paged]. Vol. 47.
- Woodson, R. E.; Schery, R. E. 1950a.** Flora of Panama. Leguminosae. Part V. Fascicle 3. 37(2): 184-314.
- Woodson, R. E., Jr.; Schery, R. W. 1950b.** Mimosoideae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 37: 305-307.
- Woodson, R. E.; Schery, R. W. 1951.** Flora of Panama. Part V. Fascicle 3. Leguminosae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 38(1): 1-94.
- Woodson, R. E.; Schery, R. W. 1958.** Flora of Panama. Part II. Fascicle 2. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 45: 143-164.
- Woodson, R. E.; Schery, R. W. 1959.** *Cornus disciflora* Moc. & Sessé. Flora of Panama. Part VII. Cornaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 46(3): 255-256.
- Woodson, R. E.; Schery, R. W. 1967.** Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 54: 231-234.
- Wormald, T. J. 1975.** *Pinus patula*. Tropical Forestry Paper 7. Oxford, U.K.: Commonwealth Forestry Institute, Department of Forestry. 212 p.
- Worthington, T. B. 1959.** Ceylon trees. Colombo, Sri Lanka: Apothecaries Company, Ltd. 429 p.
- Wright, J. A. 1994.** Utilization of *Pinus patula*: An annotated bibliography. O.F.I. Occasional Papers 45. Oxford, U.K.: University of Oxford, Oxford Forestry Institute. 73 p.
- Wright, J. A.; Baylis, B. 1993.** Volume, pulp and paper-making traits of *Pinus maximinoi* provenances planted at two sites in South Africa. *South Africa Forestry Journal*. 165: 37-40.
- Wright, J. A.; Gibson, G. L.; Barnes, R. D. 1986.** Provenance variation in stem volume and wood density of *Pinus caribaea*, *P. oocarpa*, and *P. tecunumanii* in Zambia. *Commonwealth Forestry Review*. 65(1):33-39.
- Wright, J. A.; Jameel, H.; Dvorak, W. S. 1995.** Laboratory kraft pulping of juvenile tropical pines: *Pinus patula*, *P. tecunumanii*, *P. maximinoi*, and *P. chiapensis*. *Tappi Journal*. 79(4): 187-191.
- Wright, J. A.; Marin-V, A. M.; Dvorak, W. S. 1996.** Conservation and use of the *Pinus chiapensis* genetic resource in Colombia. *Forest Ecology and Management*. 88: 283-288.
- Wright, J. A.; Osorio, L. F. 1993.** Density variation in provenances of *Pinus maximinoi* at age 14.5 years in Colombia. Research Report 147. Cali, Colombia: Smurfit Cartón de Colombia. 5 p.
- Wright, J. A.; Osorio, L. F.; Lambeth, C. C. 1992.** Development of a tree improvement program with *Pinus maximinoi* in Colombia. *Forest Ecology and Management*. 62(3): 313-322.

Referencias Bibliográficas

- Wright, J. A.; Wessels, A. 1992. Laboratory scale pulping of *Pinus pseudostrobus*, *P. maximinoi* and *P. patula*. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF Internacional), Piracicaba. (2): 39-44.
- Wright, J. W.; Malan, F. S. 1991. Variation in wood and tracheid properties of *Pinus maximinoi*, *P. pseudostrobus* and *P. patula*. International Association of Wood Anatomy Bulletin. 12(4): 467-475.
- Wyatt-Smith, J. 1987. Foreword. Journal of Tropical Ecology. 3(4): iv.
- Yadav, J. P. 1992. Pre soak treatment of teak seed to enhance germination. Indian Forester. 118: 260-264.
- Yakolev, M.S.; Zhukova, G.Y. 1980. Chlorophyll in embryos of angiosperm seeds, a review. Botanische Notiser. 133: 323-336.
- Yamagiwa, J. et al., 1993. Field methodology for analyzing diets of eastern lowland gorillas in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. Tropics. 2: 209-218.
- Yáñez-Márquez, O.; Caballero-Deloya, M. 1982. Estudio de la variación de algunas características de *Pinus strobus* var. *chiapensis* Martínez de tres localidades de su distribución natural. I. Densidad relativa y longitud de traqueidas de la madera. Ciencia Forestal (México). 7(37): 3-18.
- Yap, S. K.; Wong, S. M. 1983. Seed biology of *Acacia mangium*, *Albizia falcataria*, *Eucalyptus* spp, *Gmelina arborea*, *Maesopsis eminii*, *Pinus caribaea*, and *Tectona grandis*. Malaysian Forester. 46:26-45.
- Yeung, E. C.; Cutler, M. E. 1978. Embryogeny of *Phaseolus coccineus*: growth and microanatomy. Protoplasma. 94: 19-40.
- Yih, K.; Boucher, D. H.; Zamora, H.; Vandermeer, J. H. 1991. Recovery of the rain forest of southeastern Nicaragua after destruction by Hurricane Joan. Biotropica. 23: 106-113.
- You, C. 1991. Population dynamics of *Manilkara bidentata* (A.DC.) Cher. in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Knoxville, TN: University of Tennessee, Ecology Department. 175 p. Ph.D. dissertation.
- You, C.; Petty, W. H. 1991. Effects of Hurricane Hugo on *Manilkara bidentata*, a primary tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Biotropica. 23: 400-406.
- Young, A. 1994. The chocolate tree. Washington, DC: Smithsonian Institution, New York. 200 p.
- Yuan, Z. Q.; Old, K. M.; Midgley, S. 1990. Investigation of mycoflora and pathology of fungi present on stored seeds of Australian trees. In: Turnbull, J.W., ed. Tropical tree seed research. Canberra, Australia: Australian Centre for International Agricultural Research: 103-110.
- Yuan, Z.Q. et al., 1997. Mycoflora and pathogenicity of fungi present on stored seeds from provenances of *Eucalyptus pellita*. Australasian Plant Pathology: (submitted).
- Yumoto, T. et al., 1995. Seed-dispersal by elephants in a tropical rain forest in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. Biotropica. 27: 526-530.
- Zabala, N. Q. 1990a. Silviculture of *Anthocephalus chinensis*. In: Silviculture of species. Chittagong, Bangladesh: Chittagong University, Institute of Forestry and Environmental Sciences: 15-17.
- Zabala, N. Q. 1990b. Silviculture of *Heritiera fomes*. In: Silviculture of species. Chittagong, Bangladesh: Institute of Forestry, Chittagong University (IFCU), and Food and Agriculture Organization, Rome, Italy: 55-57.
- Zabala, N. Q. 1990c. Silviculture of *Michelia champaca*. In: Silviculture of species. Chittagong, Bangladesh: Chittagong University, Institute of Forestry; Food and Agriculture Organization, Rome, Italy: 68-70.
- Zabala, N. Q. 1991. Plantation silviculture. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization. 236 p.
- Zabala, N. Q. 1994. Mass multiplication of clonal planting material and establishment of plantation of *Dipterocarps* in the Philippines. RAS/91/004, Field Document 8. [Place of publication unknown]: [Publisher unknown]. 36 p.
- Zadroga, F. 1981. The hydrological importance of the montane cloud forest area of Costa Rica. In: Lal, R.; Russell, E.W., eds. Tropical agricultural hydrology. [Place of publication unknown]: Wiley & Sons: 59-73.
- Zaka, S.; Saleem, M.; Shakir, N.; Khan, S. A. 1983. Fatty acid composition of *Bauhinia variegata* and *Bauhinia malabarica* seed oils comparison of their physico-chemical properties. Fette Seifen Anstrichmittel. 85(4): 169-170.
- Zamora, C. 1981. Algunos aspectos sobre *Pinus oocarpa* Schiede en el Estado de Chiapas. Mexico D.F., México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Ciencia Forestal. 6(32): 25-50.
- Zamora, N. 1991. Tratamiento de la familia Mimosaceae (Fabales) de Costa Rica. Brenesia. 36: 63-149.
- Zamora, N. 1993. Flora arborecente de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica. 262 p.
- Zamora-Martinez, M. C; Pola, C. N. P. 1992. Medicinal plants used in some rural populations of Oaxaca, Puebla and Veracruz, Mexico. Journal of Ethnopharmacology. 35 (3):229-257.
- Zamora-Serrano, C. et al., 1993. Manual para plantaciones de coníferas en Chiapas. Folleto Misceláneo 1. Campo Experimental Rancho Nuevo, Chiapas. Mexico: Centro de Investigación Regional del Pacífico Sur, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. 64 p.
- Zamora-Serrano, C.; Velasco-Fiscal, V. 1977. *Pinus strobus* var. *chiapensis*, una especie en peligro de extinción en el Estado de Chiapas. Ciencia Forestal (México). 8(2): 22-30.
- Zamora-Serrano, C.; Velasco-Fiscal, V. 1978. Contribución al Estudio Ecológico de los Pinos en el Estado de Chiapas. Boletín Técnico 56. [Localidad desconocida], México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 32 p.
- Zanakis, G. N.; Ellis, R. H.; Summerfield, R. J. 1993. Response of seed longevity to moisture content in three genotypes of soyabean (*Glycine max*). Experimental Agriculture. 29: 449-459.
- Zanakis, G. N.; Ellis, R. H.; Summerfield, R. J. 1994. Seed quality in relation to seed development and maturation in three genotypes of soyabean (*Glycine max*). Experimental Agriculture. 30: 139-156.
- Zarucchi, J. L. 1986. Towards a checklist of New World legumes. St. Louis: Missouri Botanical Garden. 117 p.
- Zasada, J. C.; Densmore, R. 1977. Changes in Salicaceae seed viability during storage. Seed Science and Technology. 5: 509-517.
- Zewdie, M.; Ellis, R. H. 1991. The upper-moisture-content limit to negative relations between seed longevity and moisture in niger and tef. Seed Science and Technology. 19: 295-302.
- Zhang, S. Y.; Wang, L. X. 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. Biotropica. 27: 397-401.
- Zimmerman, J.K. et al., 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forests in Puerto Rico: implications for tropical life histories. Journal of Ecology. 82: 911-922.
- Zobel, B. J. 1965. Variation in specific gravity and tracheid length for several species of Mexican pines. Silvae Genetica. 14(1):1-12.
- Zodape, S. T. 1991. The improvement of germination of some forest species by acid scarification. Indian Forester. 117: 61-66.

Página en Blanco

GLOSARIO DE TÉRMINOS

E. M. FLORES, ANÍBAL NIEMBRO ROCAS, RAFAELA CARVAJAL, J. A. VOZZO

Abiótico: caracterizado por la ausencia de vida u organismos vivos.

Absición: separación normal de flores, frutos y hojas de las plantas.

Ácaro: arador, especialmente uno del género *Acarus*.

Acicular: en forma de aguja.

Acodo: parte de la planta que se inserta en el tallo para un injerto.

Acródromo: punto apical de una estructura.

Acropétalo: desarrollándose hacia arriba, hacia el ápice.

Actinomorfo: divisible verticalmente en mitades similares por cada uno de un número de planos, pasando a través del eje.

Acuminado: afilándose gradualmente hasta terminar en una punta larga y fina. Compare con Aguda.

Adobe: suelos de composición arcillosa.

Aerénquima: células parenquimatosas asociadas con espacios de aire o canales abiertos.

Agudo: aplicado a la terminación o base de estructuras terminadas en puntas menores que un ángulo recto; compare con Acuminado y Obtusa.

Aguja: hoja delgada, usualmente rígida como en los pinos, abeto, pinabete.

Ala: membrana; fina o extensión seca, o apéndice de una fruta o semilla.

Alado: que tiene alas.

Aleta: fuera de lugar.

Aliforme: en forma de ala.

Almidón: polisacárido insoluble en agua encontrado como la principal fuente de almacenamiento de carbohidratos.

Alternada: una hoja, brote o rama por nódulo.

Ambiente: cuando se usa con temperaturas, 24 a 30 °C.

Amento: espiga, de flores unisexuales, apétalas, con brácteas escamosas y usualmente deciduas. Candelilla.

Amiloplástico: conteniendo una cantidad grande de almidón, pero no clorofila; especializado para almacenaje.

Anaeróbico: viviendo en ausencia de aire u oxígeno.

Anastomizado: unido.

Anátropo: invertido en una etapa temprana del crecimiento de tal manera que el micrópilo se dirige hacia el funículo, con tecalaza situada en la terminación opuesta.

Androceo: la agrupación de estambres de una flor.

Androginóforo: peciolo orientado tanto a los estambres como al pistilo, sobre el punto de unión del perianto.

Anemócoro: polinización causada por dispersión debido al viento.

Angiosperma: planta que florece; planta con óvulos encerrados en el ovario.

Anguloso: relacionado con ángulos.

Antera: parte del estamen que lleva el polen.

Anteridio: gametofito masculino donde se produce y almacena el esperma.

Antesis: período o acción de expansión en flores, especialmente la madurez de los estambres.

Anticlinal: perpendicular a la superficie; separándose en direcciones opuestas.

Antelmítico: preventivo en contra de gusanos.

Antípodos: tres núcleos haploides que se forman durante la megasporogénesis en las plantas, todos localizados en forma opuesta a la terminación del micrópilo en el óvulo.

Antirafe: parte del óvulo o semilla, localizado entre la calaza y el micrópilo.

Antocianina: pigmentos rojos, azules o púrpura solubles en agua.

Antotaxia: distribución de las partes de la flore en el receptáculo.

Apétalo: sin pétalos.

Apical: de, en, o formando un ápice.

Apiculado: terminado abruptamente en una punta corta, afilada y aguda.

Apocarpio: que tiene carpelos separados.

Apogamia: un tipo de apomixis que envuelve la supresión de gametofitos por lo que las semillas se forman directamente de células somáticas (cuerpo) del tejido parental.

Apomixis: reproducción sin fertilización o producción de gametos.

Aquenio: fruto pequeño y seco conteniendo una sola semilla, no adherida al pericarpio.

Aracnoide: formado o cubierto de pelos o fibras delicadas.

Arbusto: planta leñosa tamaño menor a un árbol, frecuentemente con varias ramas en o cerca de la base.

Areola: pequeña área mesófila delimitada por venas menores.

Arilado: que tiene un arilo o arilos.

Arilo: cubierta carnosa o pulposa cubriendo o como apéndice saliendo de la base de la semilla.

Aristado: apunzonado.

Glosario de Términos

ARN: ácido riboso nucleico (ácido ribonucleico)

Arquegonio: gametofito femenino multicelular; también, órganos femeninos reproductores en forma de frasco en el prototalium de criptógamas mayores; corresponde a un pistilo en plantas con flores y contiene los huevos los cuales se convierten en esporofitos.

Atenuado: reducción gradual hasta formar una extremidad estrecha.

Auriculada: en forma de oreja.

Auricular: estructura en forma de oreja o apéndice, usualmente en la base de un órgano; se aplica frecuentemente a las hojas y pétalos.

Aurículo: tejido en formas de pequeños dedos en la base de hoja laminar de los pastos, que se extienden parcialmente alrededor del tallo.

Axial: localizado en el eje.

Axil: espacio entre dos órganos adyacentes, como son el tallo y la hoja.

Axiliar: localizado en un eje.

Banda de Caspary: banda de suberina dentro de las paredes anticlinales de las células endodérmicas y exodérmicas.

Barbasco: venenoso para los peces.

Basitonía: que tiene más crecimiento de ramas en la parte basal del tallo.

Baya: fruta indehiscente, carnosa o pulposa con una o más semillas incrustadas en el tejido carnoso del pericarpo; puede estar formada por un ovario superior o inferior.

Bífido: hendido.

Biselado: inclinado a un ángulo.

Bisexual: los dos sexos están presentes y ambos son funcionales en el mismo individuo.

Bráctea: hoja reducida, particularmente en la base de la flor o pedúnculo.

Braquiblasto: ramas con pequeños internudos en los cuales las hojas y conos crecen juntos.

Brotos adventicios: brotes formados a lo largo de un tallo, usualmente después de que el tallo ha sufrido una lesión.

Bulbillos: bulbo pequeño formado en la axila de la hoja o bráctea funcionando para propagar la planta vegetativamente.

Bulbo: base del tallo alargada y carnosa, similar a un bulbo pero sólida.

Cabeza anteridial: estructura en forma de sombrilla que contiene el anteridio; crece unida a la parte superior del tallo de Marchantia y otros miembros de la familia de las hepáticas.

Caduceo: con tendencia a caerse; caída temprana de las hojas; deciduo.

Caducifolio: caída o pérdida de las hojas durante la etapa temprana de crecimiento.

Calaza: punto de un óvulo o semilla donde los tegumentos están unidos al nucelo opuestos al micrópilo, al cual el funículo está unido.

Calazal: en dirección a la calaza.

Calcáreo: que contiene carbonato de calcio.

Caliptra: masa de células que cubre el meristemo apical de la raíz.

Cáliz: término colectivo para todos los sépalos de una flor, separados o unidos; la serie exterior de partes de la flor y el perianto.

Callo: protuberancia pequeña y dura. Ej. en el lóbulo de algunas Orchidaceae; un punto duro antes del lema, en espiguillas de Poaceae; capa protectora de tejido sobre una lesión.

Calosa: polisacárido presente en las paredes de algunas células, compuesto de residuos de glucosa.

Cámaras de aire: cámara abierta en el tallo de Marchantia y otras hepáticas; localizada en la porción superior del tallo, la cual tiene un poro en la punta para el intercambio de gases.

Cambium fascicular: cambium vascular que se origina dentro los haces vasculares.

Cambium: capa interna de células vivas entre la corteza interna y la albura, donde crecimiento ocurre, produciendo xilema y floema secundarios.

Campanulada: orden de angiospermas.

Camptodroma: estructura curvada.

Canfer: cortado en un ángulo.

Capa aleuronar: capa de células ricas en proteínas rodeando las células de almacenaje del endospermo.

Capitular: con cabeza globular; reunido en la cabeza.

Cápsula: fruto seco dehiscente derivado de dos o más carpelos.

Carnosa: pulposa.

Carpelo: pistilo simple o unidad de pistilo compuesto.

Cartaceado: con textura de papel.

Cartáceo: arado o escavado.

Carúncula: protuberancia en una semilla cerca del hilio (cicatriz).

Cauliforo: en forma de espiga.

Célula arquesporial: célula del núcleo que se diferencia y da lugar a la célula que finalmente está destinada a sufrir meiosis y producir el megasporo de células madres.

Célula del parénquima: tipo de célula de las plantas relativamente no especializada que efectúa la mayoría del metabolismo, sintetiza y almacena productos orgánicos y se desarrolla en un tipo más diferenciado de célula.

Célula generativa: uno de dos nucleolos haploides encontrados en los granos de polen de plantas con flores; entra en el tubo polínico, se divide por mitosis y forma el núcleo de los gametos masculinos el cual se fusiona con la célula femenina al momento de la fertilización.

Célula guardián: planta epidermal especializada; célula que forma los extremos del estoma.

Célula huevo: célula sexual femenina sin movilidad (gameto); célula del saco embrionario (megagametofito).

Células compañeras: células del floema conectadas a los elementos del tubo criboso por numerosos plasmodesmos.

Células hijas: células resultantes después de la citocinesis.

Células madre: células especiales en la antera y óvulo que producen el polen en las células huevo.

Celulosa: cadena larga de complejos compuestos de carbohidratos (polisacáridos); sustancia principal formando la pared celular y partes leñosas de las plantas.

Cerda: En forma de pelo

Césped: superficie o áreas de pastos; turba.

Cicatriz de la hoja: marca que queda en una ramilla cuando una hoja se desprende.

Cicatriz de la yema: cicatriz dentro de la cicatriz de la hoja, donde el sistema de venas se rompió para que la hoja cayera.

Ciliado: bordeado de pelos.

Glosario de Términos

Cima escorpioide: tipo de inflorescencia en la cual la yema lateral de un lado es suprimida durante el crecimiento, resultando en un arreglo curvado o enrollado.

Cima: Inflorescencia en la cual el eje primario produce una flor simple terminal la cual se desarrolla primero.

Citocinesis: división del citoplasma inmediatamente después de la mitosis para formar dos células hijas separadas.

Citoplasma: parte viva de la célula excluyendo el núcleo.

Claviforme: en forma de garrote, gradualmente engrosado hacia arriba.

Clorénquima: células del parénquima que contienen cloroplastos en su citoplasma.

Cloroplasto: cuerpo microscópico dentro de las células; que contiene clorofila.

Colénquima: tejido compuesto de células con paredes celulares primarias desiguales y gruesas, que dan fortaleza a los tejidos en crecimiento.

Coleoptilo: en monocotiledóneas una vaina que rodea la plúmula.

Coleorizo: en monocotiledóneas una vaina que cubre la radícula.

Columnela: eje persistente de ciertas cápsulas.

Comensal: dos organismos compartiendo nutrientes.

Comoso: peludo.

Conespecíficas: de una misma especie.

Cónico: en forma de cono.

Conífera: planta con conos y óvulos descubiertos; planta del orden arbóreo o arbustivo que cuenta con conos verdaderos o semillas ariladas.

Cono: masa de brácteas o escamas arregladas espiralmente o cilíndricamente o en un eje globoso y que están cargadas de óvulos o polen.

Copete: integración de flores de tallos cortos, hojas etc., creciendo de un punto común.

Cordata: en forma de corazón en su periferia; descriptiva de un órgano oval (como la hoja) con dos lóbulos basales redondos.

Coriáceo: textura como el cuero.

Corimbo: agrupación de flores aplanadas o redondas en su parte superior en la cual los pedicelos externos son más largos que los internos, y las flores externas se abren primero que las del centro.

Cornáceo: perteneciente a la familia Cornaceae.

Corola: término colectivo para todos los pétalos de una flor separados o unidos; series internas del perianto.

Cotiledón: hoja primaria o rudimentaria del embrión de semillas de plantas.

Crasinucelada: condición nucelar en la cual el saco embrionario se origina y desarrolla profundo (varias capas de células) en la epidermis nucelar.

Crásula: engrosamiento del material intercelular y la pared primaria en los bordes de los pares de puntuaciones en las traqueidas.

Crecimiento intrusivo: crecimiento de una célula dentro de otra.

Crenado: margen escalopado con dientes cortos y redondeados.

Crenaduras: muescas o hendiduras.

Crenulado: crenado diminuto.

Criba: partición transversal con agujeros.

Cromoplasto: cloroplasto en el cual otros pigmentos cubren el color verde.

Crustáceo: con una cubierta dura o costra.

Cubierta seminal: capa protectora externa de una semilla que se desarrolla de los integumentos del óvulo; testa.

Cuerpo de Muller: cuerpo con celdas múltiples en el cual se acumula glicógeno.

Cuneada: en forma de cuña; triangular y reduciéndose a una punta hacia la base.

Cúpula: estructura en forma de domo.

Cutáneo: de, perteneciente a, o afectando la piel.

Cutícula: cubierta cerosa en la superficie de tallos y hojas, que actúan como una adaptación para prevenir la desecación de plantas terrestres.

Cutina: sustancia compleja grasosa o cerosa que se encuentra en la superficie de ciertas semillas u hojas, comúnmente haciéndolas impermeables al agua.

D.A.P.: diámetro a la altura del pecho; medida estandarizada generalmente aceptada para medir árboles a 137 cm. del nivel del suelo.

Dañado: material excavado, usualmente en minería y dragado.

Deciduo: despegándose o cayéndose de forma temprana; usualmente se refiere a las hojas, ápices o periantos; Caduco.

Decurrente: extendiéndose hacia abajo y unida al tallo, formando una cresta o ala.

Decusada: arreglada a lo largo del tallo en pares, cada par a un ángulo recto con relación al par inmediato superior o inferior, como hojas.

Dehiscencia: apertura regular que permite a las semillas o las esporas, escapar a través de las valvas, ranuras, etc., como en las cápsulas o anteras.

Dentada: con dientes filosos y ásperos perpendiculares al margen.

Denticulada: finamente dentada.

Descopado: cortado hasta cerca del tronco para producir una masa densa de ramas.

Dicasio: cima en la cual las ramas aparecen en pares opuestos regulares.

Dicotiledóneas: grupo mayor de las angiospermas (planta con flor) caracterizado por tener un embrión con dos cotiledones.

Dioceo: tienen órganos masculinos y femeninos separados y distintos individuales; también dioico.

Diploide (2 n): se refiere a dos grupos de cromosomas; células germinales tienen un grupo y se llaman haploide; células somáticas tienen dos grupos y se llaman diploides (con excepción de las plantas poliploides).

Discoidal: Consistente de un solo disco, sin rayos.

Distal: opuesto al punto de unión; apical; lejos del eje.

DN: Diámetro Normal; Diámetro de un árbol medido a 1.3 m del suelo. Cuando existe pendiente, la medición se hace del lado opuesto a ésta.

Drupa: fruto carnoso indehisciente que contiene una sola semilla encerrada por una cubierta dura y pétreo; a veces puede tener más de una semilla encerrada.

Drusa: cristal en forma de estrella.

Durámen: capas internas del xilema secundario que han perdido su función de conducción y almacenamiento.

Ecófeno: modificación por respuestas específicas adaptativas a factores ambientales.

Elaioplasto: tipo de plastidio conteniendo aceites esenciales o combinaciones de lípidos y proteínas.

Elemento criboso: elementos conductores que envuelven células cribosas y tubos cribosos.

Elementos traqueales (xilema): células conductoras en el xilema, caracterizadas por una forma elongada y pared secundaria lignificada.

Elipsoidal: cuerpo tridimensional cuyas secciones planas son todas elipses o círculos.

Elíptico: oblongo con las terminaciones iguales y casi redondeadas.

Emarginado: cortado en el ápice, como algunas flores y pétalos.

Embriogénesis: formación y desarrollo subsecuente de la plúmula, radícula y cotiledones en la planta.

Embrión: parte generativa de la semilla que se desarrolla a partir de la unión de un huevo y células espermáticas, y durante la germinación se transforma en una plántula.

Endocarpio: capa interna del pericarpio.

Endodermis: capa fina de células que forma una cubierta alrededor de la región vascular y la separa de la corteza.

Endospermo: tejido nutritivo embrionario en las angiospermas formado durante la doble fertilización por la fusión del esperma con el núcleo polar; en las gimnospermas es una reserva alimenticia derivada del megagametofito; material nutritivo en las semillas de plantas que es triploide (3 n), como resultado de la unión de tres núcleos durante la doble fertilización.

Endotecio: capa de tejido debajo de la epidermis de la antera.

Endotelio: capa interna del tegumento la cual cubre el saco embrionario en algunas taxas.

Entero: liso, sin dientes o muescas. Aplicado a los márgenes o bordes.

Entomófilo: con relación a insectos.

Envoltura: estructura tubular rodeando un órgano o parte de este. Como la parte basal de una hoja; el círculo de escamas alrededor de la base de las hojas de los pinos.

Eófilo: primera hoja encima de los cotiledones.

Epicarpio: capa externa del pericarpio u ovario maduro.

Epicótilo: porción del embrión o plántula encima de los cotiledones.

Epidermis: capa externa de las células.

Epigea: crecimiento en o cerca del suelo.

Epiginia: creciento o aparentando crecer encima del ovario.

Escabroso: tosco y áspero al tacto, debido a pequeños pelos u otras proyecciones.

Escala: se aplica a muchos tipos de estructuras pequeñas y aplanadas, usualmente hojas secas o brácteas, a menudo vestigiales; a veces crecimiento epidermiales en forma de disco o aplanados.

Escaliforme: en forma de escala.

Escapo: tallo largo que termina en una flor o inflorescencia.

Esclerida: tipo de células esclerenquimatosas, variables en forma y típicamente cortas, con paredes secundarias gruesas y lignificadas.

Esclerenquima: tejido compuesto de células con paredes celulares secundarias delgadas que usualmente están lignificadas.

Escutelo: órgano en forma de escudo en el embrión de las gramas; usualmente visto como un cotiledón altamente modificado en monocotiledones.

Espádice: espiga con eje carnoso envuelto en una bráctea coloreada llamada espata.

Espata: bráctea larga a la base de un espádice la cual encierra (por lo menos inicialmente) como una cubierta.

Espatulada: en forma de espátula; ensanchada hacia un terminal redondeado.

Espiga: tipo de inflorescencia en la cual flores sin tallos están unidas a lo largo de un eje elongado y común.

Espina: tallo duro y puntiagudo.

Esporofilo: hoja especializada para resguardar esporas.

Esporofito: planta diploide produciendo meiosporas después de la meiosis; ocurre en generaciones alternas.

Estambre: esporofilo masculino dentro de las flores; en angiospermas, el órgano floral que produce el polen.

Estaminodio: estambre en el cual los microesporogios de la antera permanecen reducidos y estériles.

Éster: compuesto químico formado entre un ácido y alcohol mientras elimina agua.

Estigma: parte receptiva del polen del pistilo; extremo usualmente alargado y distal del gineceo.

Estilo: porción de pistilo, usualmente atenuado, conectando el estigma y el ovario.

Estipitada: con un pedúnculo o en un estípite.

Estípite: pedúnculo del pistilo; no del pedicelo; pedúnculo de glándulas elevadas.

Estipular: uno de los pares de apéndices laterales en la base del pecíolo.

Estolón: tallo subterráneo, largo e indeterminado, que puede dar lugar a nuevas plantas.

Estoma: poro pequeño en la epidermis de la hoja; usado para el intercambio de gases.

Estratificación: húmedo, almacenaje frío.

Estrellado: en forma de estrella; aplicable cuando partes similares se distribuyen a partir de un centro común, al igual que en agrupaciones de pelos.

Estróbilo: estructura en forma de cono.

Estrófilo: apéndice en el hilo de ciertas semillas.

Etiolación: alargamiento, decoloración y pobre crecimiento debido a la falta clorofila.

Etiolado: alargado debido a la falta de clorofila.

Eucariótico: que tiene núcleos verdaderos.

Excrecente: alargamiento o crecimiento amorfo y anormal.

Exina: pared externa del microesporo de las angiospermas.

Exocarpio: capa más externa de la pared de los frutos (pericarpio).

Exodermis: capa externa de una o más cubiertas de grosor en la corteza de algunas raíces.

Exoestoma: apertura del tegumento externo de un óvulo que tiene dos tegumentos.

Exotecio: epidermis de la antera con bandas fibrosas semejantes a las del endotecio.

Falcada: en forma de media luna.

Feloderma: tejido similar al parénquima cortical producido centripétalmente por el felógeno (cambium del corcho) como parte del peridermo.

Felógeno: meristemo en forma de lámina que produce corcho.

Félum: tejido protector de la capa exterior derivada del corcho del cambium o felógeno.

Ferruginoso: conteniendo o similares a hierro; del color del hierro; herrumbre.

Fertilización: fusión del núcleo de un huevo y el esperma.

Fibra: uno de los tipos de esclerenquima que es largo derecho y fino; usualmente se encuentra en haces.

Filamento: porción del estambre en forma de pedúnculo que sostiene la antera.

Glosario de Términos

Filodio: pecíolo expandido similar y con función de una hoja.

Filotaxia: arreglo del orden de la hoja.

Fimbriado: margen dividido en segmentos angostos o filiformes a menudo de tamaño irregular.

Flagelo: apéndice celular largo especializado para la locomoción, incrustado en una extensión de membrana del plasma.

Floema: parte del haz vascular que consiste de tubos cribosos, células acompañantes, parénquima y fibras, formando el tejido conductor de alimentos de la planta; tejido conductor de fotosintato de las plantas.

Flor completa: tiene todos los componentes, pistilos, estambres, pétalos y sépalos.

Flor desnuda: sin perianto.

Flor imperfecta: flor unisexual, flor que carece de la parte femenina o masculina.

Flor incompleta: le falta por lo menos una de las cuatros partes básicas: pistilos, sépalos, estambres o pétalos.

Flor regular: flor que es radialmente simétrica: pétalo y sépalos son similares en tamaño y forma.

Flor sincárpica: flor con los carpelos fusionados.

Florigeno: hormona universal que supuestamente provoca que las plantas cambien de un estado vegetativo a uno reproductivo.

Foliáceo: en forma de hoja.

Folículo: fruto seco de una cámara con una placenta simple y dividiéndose en el eje opuesto.

Foliolo: hojuela.

Fotoperiodismo: respuesta (ej. floración, germinación) de los organismos a una duración relativa de los periodos diarios de luz y oscuridad.

Fruto fresco: fruto con pericarpio suculento.

Fruto seco dehiscente: fruto maduro que tiene pericarpio seco y se abre para permitir el escape de las semillas.

Fruto simple: fruto desarrollado de un solo ovario.

Funicular: que tiene la forma de un cordón o que esta asociado con éste.

Funículo: pedúnculo basal de un óvulo saliendo de la placenta, como en las angiospermas.

Galea: en las Orchidaceae, segmento del perianto o grupo de segmentos del perianto en forma de casco.

Gameto: célula reproductiva; una célula con un núcleo que se fusiona con otro en la reproducción sexual.

Gametofito: cuerpo que lleva gametos; producido por la espora germinativa.

Gamofilia: con la base de hojas opuesta fusionadas alrededor del tallo.

Geotropismo: crecimiento determinado por gravedad.

Germinación criptocotilar: manteniendo los cotiledones dentro de la semilla, la germinación puede ser epigea o hipógea.

Germinación epigea: relacionado con la emergencia de los cotiledones sobre la superficie del suelo.

Germinación fanerocotilar: con cotiledones libres y conspicuos.

Germinación Hipogea: de, o relacionada con la emergencia de los cotiledones debajo de la superficie del suelo.

Giberelina: cualquier clase de compuesto encontrado en cierto tipo de hongo del moho que regula crecimiento en las plantas.

Gimnosperma: planta como una conífera o cícada cuyas semillas están desnudas; los óvulos no se encuentran encerrados en el ovario.

Gimnospermo: que produce semillas descubiertas, sin ovario.

Gineceo: verticilo o grupo de carpelos en el centro o en la punta de la flor; todos los carpelos en una flor.

Ginobase: alargamiento o prolongación del receptáculo que se dirige al ovario.

Glabrecente: suave.

Glabro: sin pelos, cerdas o glándulas pedunculares.

Glándula de sal: hidátodo que secreta agua con un alto contenido de sal y minerales.

Glándula: depresión, protuberancia o apéndice en la superficie de un órgano que secreta un fluido o sustancia generalmente pegajosa; cualquier estructura que se parece a la estructura descrita.

Glaucoso: superficie con una sustancia blanca y fina que se desprende.

Glioxisoma: microcuerpos encontrados en semillas.

Globoso: en forma de globo, esférico.

Glomérulo: ramillete pequeño y compacto.

Glucogénesis: formación de glucosa o glicógeno de fuentes que no son un carbohidrato.

Gluma: una bráctea en la inflorescencia de ciertas monocotiledóneas; una de las dos brácteas en la base de las espiguillas de los pastos; también usada en las Cyperaceae y las Restionaceae refiriéndose a pequeñas brácteas sobre las espiguillas en la cual se encuentra la flor.

Glutinoso: gomoso, pegajoso; con consistencia de goma.

Gomosis: cualquiera de las sustancias viscosas que son exudadas por ciertas plantas y árboles, cuando se seca se convierte en un sólido soluble en agua y no cristalino.

Gramínea: de, en relación a, o característico de los pastos.

Grano de polen: estructura pequeña de plantas superiores que contiene un núcleo haploide de gametos masculinos y está rodeada por una pared doble, la exina e intina; transportado por el estambre masculino y el estigma femenino en el proceso denominado polinización.

Grasa: éster de ácido graso y glicerol (u otro alcohol) que se encuentra en plantas y animales. En su forma líquida se llaman aceites.

Gutación: proceso por el cual el agua pasa de la parte interna de la hoja y se deposita en la superficie externa.

Halófito: planta con capacidad de crecer en suelo calcáreo.

Haploide (1 n): la mitad de un diploide normal, complemento de cromosomas.

Haulum: tallo de las plantas una vez que se han removido las frutas o semillas comestibles.

Haustorio: órgano absorbente de algunas plantas parásitas a través del cual las sustancias pasan del hospedero al parásito.

Heteromórfico: con diferentes formas en diferentes periodos del ciclo de vida.

Heterosis: incremento en vigor u otras características superiores como resultado de reproducción cruzada de plantas genéticamente diferentes.

Hidátodo: estructura que secreta agua; se encuentra en el margen de las hojas.

Hidrócoro: ambiente acuoso.

Hilar: de, relacionado con, o localizado cerca del hilo.

Glosario de Términos

Hilo: marca o cicatriz en una semilla producida por la separación del funículo o la placenta.

Hipantio: tubo floral formado por la fusión de las partes basales de los sépalos, pétalos y estambres del cual surgen el resto de las partes florales.

Hipocótilo: porción del eje del embrión de una planta debajo del punto de unión de los cotiledones; forma la base entre el tallo y la raíz.

Hipógena: subterráneo, enterrada.

Hipogineo: situado en un receptáculo debajo del ovario y libre de este y del cáliz; teniendo los pétalos y sépalos situados de esta manera.

Hipostasa: condición en la cual la acción de un gene cubre o suprime la acción de otro gene que no es alelo pero que afecta el mismo órgano, parte o estado del cuerpo.

Hoja compuesta: dividida en dos o más láminas (pinas); hojas compuestas palmeadas que tienen tres o más hojuelas naciendo en un punto común, mientras que las pinnadas compuestas tienen hojuelas que nacen de un eje común.

Hoja sésil: hoja que carece de peciolo.

Hojuela: segmento simple (lámina) de una hoja compuesta.

Hueso: drupa.

Hueso: endocarpio duro que encierra la semilla de una drupa.

Imbricado: con los márgenes traslapados en un arreglo regular en las brácteas o sépalos de una planta, similar a las tejas en el techo.

Incumbente: describe a los cotiledones colocados con la parte trasera de uno, contra de la ridícula.

Indehiscente: no se abre de manera natural durante o después de la madurez.

Indumento: término general para las cubiertas escamosas o peludas de las plantas.

Inflorescencia: cualquier agrupación de flores completas, incluyendo ramas y brácteas; agrupaciones separadas por hojas son inflorescencias separadas.

Infundibuliforme: en forma de embudo.

Infusión: líquido derivado del filtrado o sumersión de hojas, cortezas o raíces; extracción de propiedades o ingredientes solubles.

Integumento: cubierta natural como son la piel, cáscara, pellejo etc.; también tegumento.

Intercalar: meristemo situado entre el ápice y la base.

Intina: pared interna del microesporo de las angiospermas.

Involucro: colección de rosetas o brácteas subtendidas a una agrupación floral, umbela o similares.

Jaspe (jaspeado): moteada, de apariencia matizada.

Kraft: papel fuerte y pardo, producto de pulpa de madera, usado para bolsas y envolturas.

Lámina: hoja o porción expandida de la hoja.

Lámina: la parte aplanada y expandida de la hoja o partes de una hoja compuesta.

Lanceolada: mucho más larga que ancha, más ancha en la base, afilada hacia el ápice, o ambos ápices y la base; parecida a la punta de una lanza.

Laticíferas: célula o conjunto de células longitudinales que contienen un fluido específico llamado látex.

Legumbre: miembro de la familia Fabaceae con frutos secos dehiscentes formados de un carpelo y con dos líneas de dehiscencia laterales.

Lentes: en forma de lentes biconvexos.

Lenticela: punto suberoso en la superficie de una ramilla; a veces persiste en la corteza de la rama para admitir aire en su interior.

Líber: floema

Lignina: material duro incrustado en la matriz de celulosa de las paredes celulares de las plantas vasculares; funciona como una importante adaptación para apoyar a las especies terrestres.

Lignoso: parecido a madera; leñoso.

Lignotubérculo: tallo subterráneo leñoso.

Lígula: corola en forma de banda, al igual que los rayos de las flores en Asteraceae; una delgada y a veces escasa proyección del tope de la vaina en pastos.

Lineal: angosta y elongada con lados paralelos o casi paralelos.

Lisosoma: organelo con pared celular simple conteniendo enzimas para hidrolizar proteínas y otras macromoléculas orgánicas.

Litoral: ambiente en la línea costera.

Lóbulo: segmento de una hoja entre indentaciones que no se extiende hasta la línea media o base de la hoja.

Locular: compartimiento o cavidad de un ovario, antera o fruto.

Loculicidal: dehiscente a lo largo, dividiéndose en dos partes.

Lóculo: célula o carpelo en el cual la semilla está localizada; célula de una antera en la cual se localiza el polen.

Macrofibrilla: paquete de microfibras que se encuentra en la pared celular.

Médula: tejido localizado en el centro del tallo o raíz.

Megagametofito: gametofito femenino; formado por el crecimiento vegetativo de un megasporo de una planta heterospora.

Megagametogénesis: desarrollo del gametofito femenino (megagametofito) de un megasporo funcional.

Megaspora: espora en plantas heterosporas que producen un gametofito femenino y es generalmente más largo que el microspora; la espora usualmente no se desprende pero permanece en la planta paterna y se desarrolla *in situ*.

Megasporangio: esporangio femenino conteniendo las megasporas.

Megasporofila: hoja dirigiendo la megasporangia.

Megasporogénesis: el desarrollo de la megaspora del arcosporal.

Megófila: hoja bien desarrollada.

Meiosis: división en dos etapas de un núcleo diploide en la cual ocurre la recombinación genética y el número de cromosoma característico de la especie se reduce a la mitad antes de la producción de gametos sexuales.

Membranoso: fino y transparente.

Mericarpo: porción de la fruta que parece madurar como si fuera una fruta individual.

Meristemo apical: meristemo localizado en la punta del tallo.

Meristemo: tejido indiferenciado a partir del cual las nuevas células se forman.

Mesocarpio: parte carnosa de la pared de una fruta suculenta; capa media del pericarpio en una drupa.

Mesocotiledón: internudo formado entre el nódulo suculento y el coleoptilo del embrión o plántula de pastos.

Mesófilo: tejido medio y fotosintético de una hoja.

Mesomórfico: suave y con poco tejido fibroso, sin ser suculento.

Glosario de Términos

Micorriza: asociación simbiótica de hongos y raíces.

Microcuerpos: pequeños organelos que contienen enzimas, los cuales tienen un papel especializado en el proceso metabólico.

Microespecies: especie segregada de una especie mayor o agregado de especies.

Microsporangios: esporangio del cual las microsporas se forman.

Microsporangium: microsporangio del cual las microsporas se forman, en plantas superiores es el saco polínico.

Microsporas: la más pequeña de los dos tipos de esporas producidos por helechos y plantas superiores, dando lugar a los gametofitos masculinos; en Tracheophytes el microesporo es el grano de polen.

Microsporocarpio: un cuerpo conteniendo el microsporangio.

Microsporocito: célula madre de polen.

Microsporogénesis: desarrollo de microsporas de las células madres de la microspora.

Microfilamentos: elementos fibrosos con alto contenido proteico y está involucrado en la producción de movimiento en el citoplasma.

Microfilos: con hojas pequeñas que son usualmente angostas y duras.

Microgametogénesis: el desarrollo de microgametofito (grano de polen) de un microesporo.

Micrópilo: apertura integumental del óvulo a partir de la cual el polen entra antes de la fertilización.

Mitocondria: organelo de células eucarióticas que sirve para la respiración celular.

Mitosis: división celular normal en la cual cada célula hija tiene exactamente el mismo número de cromosomas que la célula madre.

Monocotiledones: plantas con un cotiledón.

Monoico: con estambres y pistilos en flores separadas de una misma planta.

Monotípico: con un solo representante.

Morfología: estudio de la forma y estructura de un organismo.

Mucílago: cualquier secreción gomosa o sustancia gelatinosa.

Mucronada: con una punta proyectada abruptamente.

Nectario: glándula que segrega néctar.

Nervación: arreglo de venas como en una hoja; venación.

Nervadura central: vena central o principal de una hoja o parte similar.

Neumatóforo: raíces especializadas para aireación.

Nodo: la región angosta de un tallo donde la hoja u hojas se unen.

Nucelo: masa celular central del cuerpo de un óvulo, el cual contiene el saco embrionario; equivalente al megasporangio.

Núcleo polar: dos núcleos formados en cada polo del saco embrionario de las angiospermas; estos se fusionarán con el núcleo masculino para formar el endospermo primario del núcleo.

Nucleolos: cuerpo pequeño y generalmente esférico que se encuentra en el núcleo de las células eucarióticas; sitio de síntesis ribosómica del ARN.

Nucleoplasma: sustancia granular del núcleo.

Núcleos sinérgidos: dos de las ocho células del saco embrionario, permaneciendo usualmente sin ninguna función.

Nudoso: con nudos.

Nuez: fruto duro, indehisciente, de una cámara y una semilla; usualmente el resultado de un ovario compuesto.

Ob: prefijo que significa inversión como es en obcordado el opuesto de cordado.

Oblongo: de forma elongada con lados paralelos o casi paralelos y la punta truncada abruptamente y no disminuyendo lentamente; más ancho que largo.

Obovado: ovado con el lado angosto en la base; ovado inversamente.

Obtuso: punta truncada, ángulo en la punta mayor a 90 grados.

Oligosacarina: pequeñas moléculas producidas por proceso enzimático en la pared celular; afectando el crecimiento, morfogénesis, reproducción y mecanismos de defensa.

Ontogenia: desarrollo de un organismo; por ejemplo, desarrollo embrionario humano de un cigoto unicelular a un adulto.

Oosfera: huevo.

Opuesto: creciendo en pares, uno a cada lado del eje y 180 grados uno del otro.

Orbicular: circular en contorno.

Organelo: parte y función específica de una célula.

Organogénesis: periodo inicial del rápido crecimiento embrionario en el cual los órganos toman la forma de las primeras capas germinales.

Ovado: estructura bi-dimensional cuyo contorno tiene la forma de huevo cuya parte más ancha se encuentra por debajo de la mitad.

Ovario inferior: uno con las partes florales creciendo desde arriba; uno que es adnado al cáliz.

Ovario superior: ovario con las partes florales creciendo debajo de él.

Ovario: parte del pistilo que contiene los óvulos; produce semillas y éstas maduran en el fruto.

Ovoide: estructura tri-dimensional en forma de huevo cuya parte más ancha se encuentra por debajo de la mitad

Óvulo: estructura que se encuentra en plantas superiores y contienen una célula huevo que produce una semilla después de la fertilización.

Palmado: arreglo radial, costillar o lobular como los dedos de una mano.

Palminervado: con lóbulos radiando de un punto común.

Panicula: inflorescencia en la cual las ramas laterales que se elevan del pedúnculo, producen ramas que llevan múltiples flores en lugar de una sola flor.

Papila: una proyección en forma de tetilla.

Pared celular primaria: capa de pared celular establecida mientras la célula está creciendo; típicamente extensible.

Parénquima axial: células parenquimáticas del sistema axial; localizado en el tejido vascular secundario.

Pari-: prefijo que significa igual.

Partenocarpio: producción de frutos sin semillas como son algunos plátanos y uvas.

Partenogénesis: tipo de reproducción en la cual los órganos femeninos producen vástagos a partir de huevos no fertilizados.

Pecíolo: tallo de sujeción de una hoja; algunas veces ausente.

Pedicelo: eje que contiene la flor.

Pedúnculo: tallo principal de una inflorescencia soportando un grupo de flores de una sola inflorescencia.

Glosario de Términos

Peltado: con el tallo del pecíolo de una hoja unido a la superficie inferior de la hoja en un lugar dentro del margen.

Pelúcido: transparente.

Penduloso: moviéndose o colgando suelto.

Pentámero: en grupo de cinco.

Perennifolia: plantas con hojas que persisten a través de uno o más estaciones invernales.

Perennal: planta que vive por más de dos años.

Perfecta: flores que cuentan tanto con estambres como con pistilos funcionales.

Perianto: cáliz y corola colectivamente, o solo el cáliz si no existe la corola.

Pericarpio: paredes del óvulo o fruto maduro.

Periclinal: paralelo a la superficie.

Periginio: saco inflado que encierra el ovario en Carex.

Perigino: adnado al perianto; por lo tanto alrededor del ovario y no en su base.

Periodicidad: tendencia a ocurrir regularmente.

Perispermo cornudo: tipo de perispermo de algunas semillas; que tiene una consistencia dura.

Perispermo harinoso: un tipo de perispermo de algunas semillas; tiene la consistencia de harina.

Perispermo: alimento de reserva en el tejido encontrado en las semillas de ciertas plantas; derivado de un nucelo diploide; ej. café, remolachas, espinacas; a diferencia del endospermo este se forma fuera del saco embrionario.

Peroxisomas: microcuerpos que contienen grandes cantidades de enzima catalasa usada para remover otros biproductos dañinos del metabolismo.

Persistente: permaneciendo unida después del tiempo en que se espera que se caiga.

Pétalo: una de las partes de la corola, el conjunto interno del perianto; puede estar separado o unido a otro pétalo.

Petaloide: sépalos que tienen textura y color similar a pétalos.

Piloso: cubierto con pelo, especialmente de pelos suaves.

Pinnada: con lóbulos o láminas de las hojas arregladas a lo largo de los lados de un eje común; también se aplica a la vena principal lateral de la hoja.

Pínula: foliolo de segundo o tercer orden.

Pireno: endocarpio duro o pétreo, nuececilla.

Periforme: en forma de pera.

Piscidal: venenoso para los peces.

Pistilo: femenino, órgano femenino de una flor que produce óvulos, compuesto de estigma(s) y ovario, usualmente con un estilo o entre estilos; consiste de un carpelo simple o dos o más carpelos fusionados.

Placenta: sustancia en el ovario que origina el óvulo y superficie que lleva la semilla en el fruto.

Placentación: método de unión de las semillas en el ovario.

Plagiotrópico: unido a un lado.

Plano medio: plano que divide la semilla en dos partes iguales.

Plano transmedio: plano perpendicular al plano medio.

Plano transversal: plano perpendicular a los planos medio y transmedio.

Plasmalema: membrana que rodea al citoplasma.

Plasmodesma: canales citoplasmáticos que se recubren de membrana plasmática conectando los protoplastos de células adyacentes a lo largo de la pared celular.

Plasmolisis: disrupción del protoplasma debido a la falta de agua en el proceso de osmosis.

Plastidio: cualquiera de los diferentes organelos citoplasmáticos de las células que sirven en muchos casos como centros de actividades metabólicas especiales.

Plúmula: vástago del embrión.

Polaridad: diferencia estructural y/o fisiológica establecida en la planta, embrión, órgano, tejido y célula.

Polen: espora masculina, producida en las anteras en flores y conos masculinos.

Polimórfico: cuenta, asume o pasa por muchas o variadas formas o etapas; polimorfo.

Polinio: masa de granos de polen.

Polinización: proceso por el cual polen es transferido de la antera donde se produce hasta el estigma de la flor.

Polisoma: ribosoma asociado con la síntesis de proteínas.

Pomo: fruto en el cual la copa floral forma una capa carnosa externa que tiene una capa de pericarpio delgada como papel y pericarpio interno (endocarpio) formando un centro con semillas múltiples (ej. manzana y pera).

Poricidal: antera abierta por poros.

Presionando: plano en contra de una superficie.

Primordio de la hoja: crecimiento lateral del meristemo apical que se desarrolla en una hoja.

Primordio: órganos en un estado temprano de desarrollo, como una hoja primordial o meristemo.

Procambium: meristemo que se desarrolla en el tejido vascular.

Proembrión: embrión joven en estado primario de desarrollo.

Propágulo: parte propagativa como una yema o vástago.

Protocormo: tejido carnoso con pocas células formado de un embrión rudimentario en las semillas de las Orchidaceae.

Protodermo: se desarrolla en tejido del sistema cuticular.

Protófila: primer par de hojas en la planta después de los cotiledones.

Protoplastidio: plastidio que almacena proteína.

Protoplasto: organizado, porción viva de la célula.

Pseudocarpo: fruto que se desarrolla tanto del ovario maduro como a partir del tejido no ovárico de la pared.

Puberulento: con pubescencia diminuta.

Pubescente: cubierto de pelos cortos y finos.

Pulvino: inflamación en la base del pecíolo; relacionado al movimiento de la hoja.

Pulvinolo: pulvino en la base del pecíolo.

Punteado: moteado con depresiones o puntos coloreados o traslúcidos, perteneciendo usualmente a glándulas.

Puntiforme: en forma de vara.

Racimo: tipo de inflorescencia en la cual los pedicelos de una sola flor están arreglados a lo largo de los lados del eje del vástago floral.

Radicula: porción de un embrión debajo de los cotiledones que formarán las raíces, propiamente llamado caudícula.

Rafe: borde que conecta el hilo con la calaza.

Ramillas: ramas pequeñas o secundarias.

Raquis: eje principal de una espiga o una hoja pinnada compuesta, excluyendo el pecíolo.

Rayo fusiforme: rayo celular en forma de cigarro.

Receptáculo: porción del eje de la espiga floral en el cual nace la flor.

Reflejado: girado o torcido abruptamente hacia la base.

Reflejado: girado o torcido abruptamente hacia la base.

Refractado: clara torcido hacia atrás.

Reniforme: en forma de riñón.

Glosario de Términos

Reticulada: con venas o nervios organizados en forma de los hilos en una red.

Retosños: agrupación de vástagos o tallos emergiendo de la base de la raíz.

Retroversa: dirigido hacia atrás y hacia abajo.

Revoluta: enrollada hacia abajo del margen, esto es hacia el lado inferior.

Ribosomas: estructuras de síntesis proteica.

Rizoma: tallo subterráneo que usualmente crece de manera horizontal.

Rizosfera: suelo alrededor de la raíz.

Rudimento seminal: estructura ovoide formada sobre la placenta u hoja capilar; compuesta de nucelo y uno o dos tegumentos que la rodean.

Rugoso: tosco y arrugado; se aplica a hojas en las cuales la venación reticular es prominente en la parte de abajo.

Saco embrionario: gametofito femenino de las angiospermas formado del crecimiento y división del megasporo en estructuras multicelulares con ocho núcleos haploides.

Saco polínico: lóculo en la antera que contiene los granos de polen.

Sagitada: en forma de flecha.

Salino: con cierto grado de salinidad.

Sámara: fruto indehisciente y alado en el cual la cubierta seminal se encuentra en el interior del pericarpio. (Ejem. Maple, fresno)

Samaroide: en forma de sámara.

Sarcotesta: testa carnosa.

Senescencia: envejeciendo; una progresión de cambios irreversibles en organismos vivos, eventualmente conduciendo a la muerte.

Sépalo: una de las partes del cáliz o grupo externo de partes florales, puede estar separado o unido a otros sépalos.

Septado: dividido por el septo o septa.

Septo: pared o membrana divisoria en plantas.

Seríceo: cubierto con una pelusa sedosa.

Serritino: desarrollo y floración tardíos.

Serrada: con dientes en forma de sierra, filosos y apuntando hacia fuera.

Serrulada: finamente serrada.

Sésil: sin ningún tipo de pedúnculo.

Setiforme: en forma de cerda.

Silicua: fruto dehiscente, elongado y seco formado de un ovario superior de dos carpelos, con dos placentas parietales y dividido en dos locis por un septo falso entre las placentas; ocurre en plantas de las familias Cruciferae.

Simetría bilateral: dividida en dos partes iguales.

Simetría radial: cuando se corta en el centro a lo largo de un plano, produciendo dos mitades similares.

Simpodial: eje hecho de bases múltiples.

Sincarpia: con los carpelos del gineceo unidos en un ovario compuesto.

Sinpétalo: sin pétalos.

Sinsépalo: sin sépalos.

Sinus: depresión o receso entre dos lóbulos de un órgano expandido como son las hojas.

Sistema axial: sistema de transporte vascular que corre verticalmente en un tallo (de arriba hacia abajo) en contraste con el sistema lateral, el cual corre de la derecha a la izquierda o al margen del tallo; transportando agua y minerales crudos en el xilema hasta el tallo, y glucosa y el floema de arriba hacia abajo del tallo; compuesto de fibras que dan fortaleza, tubos de absorción, células integradas en el floema y fibras, vasos y traqueidas en el xilema; iniciales fusiformes producen el sistema axial.

Sodo-: estructura de soporte.

Sub-: prefijo que significa casi, menos que el total, algo, debajo.

Subbasal: relacionado con, situado en o formando la base.

Suberina: complejo de sustancias grasosas presentes en la pared del tejido de corcho que lo hace resistente al agua y a la descomposición.

Suberizado: que se convierte en tejido de corcho.

Sustancia ergástica: material celular no vivo.

Subterete: situado debajo.

Suspensor: grupo o cadena de células producidas del cigoto y promueve el desarrollo del embrión hacia el centro del óvulo y suministra nutrientes.

Sustrato: base sobre la cual viven organismos.

Tapete: capa de células nutritivas que cubre el saco polínico.

Tegmen: parte de la cubierta seminal, derivado del tegumento.

Tegumento: cobertura; integumento.

Tépalo: partes o segmentos del perianto; término usado para las partes del perianto que no están diferenciadas dentro de sépalos y pétalos distintos.

Terete: de plano circular.

Testa: cubierta externa de la semilla; cubierta seminal.

Tetrámero: relacionado a un grupo de cuatro.

Tocón: corte lateral del área.

Tomentosa: cubierta densamente con pelos relativamente cortos, suaves, finos y algodonosos.

Tonoplasto: membrana envolviendo la vacuola.

Toroso: cilíndrico con contracciones y abultamientos alternados.

Torulosa: en cierta manera torosa.

Transpiración: movimiento de agua a través de estomas o cutícula.

Trasplantar: mover una planta a un contenedor para proveerla de más espacio para su crecimiento.

Tricoma: pelo, cerda, escama o cualquier crecimiento parecido de la epidermis.

Truncado: con un ápice o base que si se corta es recto o casi recto a lo largo.

Tubérculo: tallo subterráneo en el cual se almacenan los carbohidratos.

Tubo polínico: tubo microscópico que crece debajo del estigma del grano de polen; a través de éste las células del esperma se depositan en el saco embrionario.

Turbinada: formación superior; estructura sólida con una reducción en la base y ápice redondo y amplio.

Umbela: inflorescencia en la cual un número de pedúnculos florales o pedicelos iguales en forma y tamaño se expanden de un centro común.

Unguiculada: con ganchos pequeños.

Vacuola: una cavidad pequeña.

Vaina: cualquier fruto seco y dehiscente.

Glosario de Términos

Valva: uno de los segmentos dentro de una cápsula dehiscente; estructura en forma de tapa en ciertas anteras.

Valvado: abierto por valvas, como ciertas cápsulas y anteras; reuniéndose sin traslapes como las partes de ciertas yemas del brote.

Velloso: cubierto densamente con pelos finos, suaves, inmaduros y relativamente largos.

Verticilo: tres o más estructuras (hojas, tallos etc.) en un círculo, sin espiralamiento.

Vestigial: de, o perteneciente a un órgano desarrollada de manera imperfecta o degenerativa, cuya estructura tiene mínima o nula utilidad, pero la cual en una etapa temprana o en un organismo diferente cumple una función útil.

Viscoso: pegajoso.

Xilema endarco: posición interna del protoxilema.

Xilema exarco: posición externa del protoxilema.

Xilema mesarco: posición media del protoxilema.

Xilema: tejido vascular, leñoso.

Yema apical: yemas que producen tallos y están localizados en la punta de éste.

Yema primordial: tejido meristemático que produce un brote lateral a partir de un brote primordial.

Yema terminal: el ápice de la hoja es la punta opuesta del pecíolo.

Yugado: en pares, apareado.

Zigomórfico: con simetría bilateral.

Zigoto: huevo fertilizado.

Un total de 63 autores contribuyeron al Manual de Semillas de Árboles Tropicales (Tropical Tree Seed Manual). Todos los autores y sus respectivas instituciones (en la fecha de impresión) se mencionan después del nombre de la especie o el título del capítulo; no obstante, los siguientes autores enviaron una breve autobiografía.

James A. Allen

Ha trabajado desde 1995 como investigador en ecología y silvicultura con el Instituto de Silvicultura de las Islas del Pacífico del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA-FS) en Honolulu, Hawaii. Su trabajo se ha enfocado principalmente en la ecología y el manejo de manglares y pantanos arbolados de agua dulce, en Micronesia y Hawaii. Su experiencia de trabajo incluye casi 10 años con el Servicio de Pesca y Fauna de los Estados Unidos, y el Servicio Biológico Nacional, donde condujo investigaciones, sobre el manejo y restauración de tierras pantanosas arboladas en el centro-sur de los Estados Unidos. Obtuvo su grado del Colegio Paul Smith; una Licenciatura en Ciencias en el Instituto Politécnico de Virginia y Universidad Estatal; una Licenciatura en Ciencias de la Universidad Cornell y un Doctorado en la Universidad Estatal de Louisiana.

Patrick Anderson

Se unió al Cuerpo de Paz en 1996. Trabajó en la educación ambiental en la municipalidad de Sipe, Departamento de Cochabamba, Bolivia. Obtuvo una Licenciatura en Botánica de la Universidad de Wyoming, y posteriormente se inscribió en el Programa Internacional de Maestría en la Facultad de Recursos Naturales en la Universidad de Wisconsin, en Stevens Point, antes de unirse al Cuerpo de Paz. Actualmente ha regresado a los Estados Unidos.

Elizabeth Arnaez

Profesora, investigadora y coordinadora de ingeniería biotecnológica en la Facultad de Biología en el Instituto Tecnológico de Costa Rica. Su trabajo incluye la biología reproductiva de plantas, la fenología de semillas de árboles tropicales, descripciones anatómicas y morfología de especies (principalmente endémicas) y ecología tropical. Habiendo recibido una Licenciatura en Biología, ahora ella está consiguiendo su Maestría en Ciencias en la Facultad de Biología en la Universidad de Costa Rica.

David Boshier

Científico de más alto rango en investigación en el Instituto Forestal de Oxford, Universidad de Oxford, Reino Unido. Antes de este puesto, trabajó durante 20 años en Centroamérica, inicialmente como un genetista de bosques en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) en Costa Rica. Trabaja principalmente en biología reproductiva y la genética de poblaciones de árboles neotropicales, y su aplicación a estrategias de conservación y cultivo de árboles.

Joanne Chamberlain

Científica en investigación postdoctoral en el Instituto Forestal de Oxford, Universidad de Oxford, Reino Unido. Es la líder de un proyecto para investigar la biología reproductiva y la diversidad genética de *Calliandra calothyrsus*. Su investigación básicamente se ha centrado en la genética forestal y conservación, particularmente, el uso y manejo de recursos genéticos de plantas, así como la biología reproductiva de árboles utilizados en sistemas agroforestales en los países tropicales en vías de desarrollo. Obtuvo su Doctorado de la Universidad de Cambridge por su trabajo en la sistemática y la genética de poblaciones de dos especies leñosas.

William S. Dvorak

Director de la Cooperativa de Recursos de Coníferas de Centroamérica y México (CAMCORE) y profesor investigador de Silvicultura en la Universidad Estatal de Carolina del Norte. Su especialidad es el desarrollo de la conservación de genes *ex situ* y estrategias de mejoramiento de especies de árboles tropicales. Ha trabajado desde 1974 en los trópicos y subtrópicos de África, Asia y Latinoamérica. Ha sido director de CAMCORE desde su inicio en 1980, en el programa internacional para la conservación genética y producción de plantas.

Richard H. Ellis (B.S., Ph.D., F.I., Biol.)

Catedrático de Fisiología de Cultivos en la Facultad de Agricultura de la Universidad de Reading en Berkshire, Reino Unido. Es director del Laboratorio de Ciencia de la Semilla en la universidad y ha publicado más de 200 ensayos, artículos y libros sobre la ciencia de la semilla, agricultura y silvicultura.

John K. Francis

Investigador forestal del Instituto Internacional de Silvicultura Tropical del Servicio Forestal, del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos en Río Piedras, Puerto Rico. Sus proyectos de investigación y publicaciones cubren una amplia gama de temas relacionados con la reforestación y manejo de plantaciones. También trabajó para el Servicio Forestal en Tennessee y Mississippi. Su experiencia previa incluye trabajar para compañías privadas y para el Departamento de Conservación de Suelos del estado de Idaho. Obtuvo una Licenciatura en Ciencias en silvicultura y un Doctorado en suelos forestales de la Universidad de Idaho.

Tran D. Hong (B.S., M.S., Ph.D.)

Oficial Científico del Laboratorio de Ciencias de la Semilla, Departamento de Agricultura en la Universidad de Reading en Berkshire, Reino Unido. Ha escrito y publicado más de 60 ensayos, artículos y libros sobre la ciencia de la semilla.

Mohammed Kamal Hossain

Catedrático asociado del Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales en Chittagong, Bangladesh. Su experiencia de trabajo incluye el desempeño como investigador en el Instituto de Investigación Forestal de Bangladesh y como un catedrático auxiliar del Instituto de Silvicultura y Ciencias Ambientales. Obtuvo Licenciatura y Maestría en Ciencias en botánica en la Universidad de Chittagong, y un Doctorado en silvicultura en la Universidad de Aberdeen, Reino Unido. Como miembro de varias organizaciones internacionales, ha escrito y publicado más de 25 ensayos y artículos.

Peter Laharraque

Maneja una plantación forestal perteneciente a una familia y un bosque natural en la Provincia de Misiones, Argentina. También maneja un arboretum ornamental en la región sur, en una provincia de Buenos Aires. Educado en ingeniería agrícola, se especializó en silvicultura y arboricultura.

Javier López Upton

En proceso de obtener el Doctorado en silvicultura de la Universidad de Florida en Gainesville. Trabajando en genética forestal de 1985 a 1995, supervisó las actividades de recolección de semillas (principalmente pinos mexicanos), el banco de semilla y los invernaderos del Colegio de Postgraduados en México. Fue catedrático auxiliar para un curso de postgrado sobre genética forestal. Obtuvo la Licenciatura en silvicultura en la Universidad Autónoma Chapingo y una Maestría en Ciencias en silvicultura, en el Colegio de Postgraduados.

Ana Lucrecia de MacVean

Encargada del Herbario (Instituto de Investigación) en la Universidad del Valle de Guatemala (UVG). Diseñó e implementó un mecanismo para poner la colección en la internet. Su investigación incluye etnobotánica cuantitativa en la Reserva de la Biosfera Maya, e inventarios florísticos en diversas regiones de Guatemala. También es instructora en varios laboratorios de biología, ecología y taxonomía en UVG; produce la Revista de la Universidad del Valle de Guatemala; y es miembro fundadora de la Red del Herbario Mesoamericano. Obtuvo su Licenciatura en Ciencias y su Maestría (similar a una Maestría en Ciencias en los Estados Unidos) en biología en UVG.

Suresh B. Mathur

Estableció y actualmente dirige el Instituto del Gobierno Danés de Patología de Semillas para Países en vías de desarrollo, en Copenhague, Dinamarca. De 1961 a 1964, trabajó en enfermedades transmitidas por el suelo en Canadá y los Países Bajos. Desde 1965, ha trabajado en varios aspectos de enfermedades transmitidas por semillas de cereales, mijos, legumbres, hortalizas, pastos, forraje, cultivos de fibra y aceite, y árboles forestales. Ha escrito más de 120 artículos técnicos y de investigación; ha publicado ensayos y manuales y ha editado actas y libros. También trabaja como consultor para la Agencia Danesa para el Desarrollo Internacional, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación y UNDP. Obtuvo un Doctorado en patología de plantas en la Universidad de Agra, en India.

Enrique Mayo Menéndez

Ha trabajado como investigador, administrador de investigación, y decano en la Facultad de Botánica en la Universidad de Panamá. Anteriormente, trabajó como ecólogo y director en el Servicio Forestal de Panamá. El punto central de su investigación es biodiversidad con cambios ambientales durante el desarrollo de proyectos hidroeléctricos y mejoras a recursos naturales renovables. Obtuvo una Licenciatura en biología y química en la Universidad de Panamá y una Maestría en Ciencias en Turrialba, Costa Rica.

Rajesh Jumar Mittal (M.S., Ph.D.)

Recientemente investigó hongos transmitidos por semillas y sus efectos en germinación y capacidad para almacenamiento de algunas semillas de árboles tropicales recalcitrantes. Llevó a cabo esta investigación como un científico visitante en el Instituto del Gobierno Danés de Patología de Semillas para países en vías de desarrollo, en Copenhague, Dinamarca. Investigación previa incluyó micorriza en *Pinus elliottii* y *Shorea robusta* en el Instituto de Investigación Forestal en Dehra Dun, India; hongos de pudrición de madera de árboles forestales en el este de los Himalayas en el Estudio Botánico de India en Calcuta; y patología de semillas de *Picea glauca* y *Pinus strobus* en el Instituto Forestal Nacional de Petawawa en Canadá (1984-1987). Dedicó más de 10 años a estudiar enfermedades de campo y a su manejo en cultivos de legumbres del noroeste de los Himalayas en Vivekananda Parvatiya Krishi Anusandhan Sansthan en Almora, India.

Ileana Moreira Gonzales

Catedrática, investigadora, y directora en la Facultad de Biología en el Instituto Tecnológico de Costa Rica. Su trabajo incluye la biología reproductiva de plantas, la fenología de semillas de árboles forestales, descripciones anatómicas y morfología de especies (especialmente especies nativas), y ecología tropical. Obtuvo su Licenciatura y su Maestría en Ciencias en biología en la Facultad de Biología, de la Universidad de Costa Rica.

H. B. Naithani

Oficial investigador en la división de botánica del Instituto de Investigación Forestal en Dehra Dun, India. Su interés primario es la biodiversidad y conservación de la flora de los Himalayas y ha estudiado extensamente bambúes, robles y orquídeas. El es autor de 100 ensayos publicados de investigación. Recibió su capacitación en tecnología de semillas de árboles en la Facultad de Silvicultura en la Universidad Estatal de Mississippi.

Víctor M. Nieto

Coordinador e investigador en mejoramiento genético para la Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal (CONIF) en Santa Fe de Bogotá, Colombia. Su investigación ha hecho hincapié en el desarrollo forestal, silvicultura, semillas de árboles, y mejoramiento genético. Obtuvo un título en silvicultura de la Universidad Regional Francisco José de Caldas en Bogotá, Colombia.

John A. Parrotta

Investigador y líder del equipo para el manejo forestal e investigación para la rehabilitación en el Instituto Internacional de Silvicultura Tropical del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, en Río Piedras, Puerto Rico. Durante los últimos 10 años, su investigación y publicaciones numerosas han hecho hincapié en productividad, ciclos de nutrientes, fijación biológica del nitrógeno, y desarrollo florístico en plantaciones forestales establecidas en sitios tropicales degradados en Puerto Rico, Brasil e India; evaluación de técnicas silviculturales para restauración de bosques tropicales en tierras severamente degradadas; dinámica de bosques tropicales secundarios; silvicultura tropical; y valores no maderables de especies de bosques tropicales. También trabaja como coordinador asistente de la Unión Internacional de Organizaciones de Investigación Forestal División I (Silvicultura) y coordinador del Grupo de Investigación 1.17.00 (Restauración de Lugares Degradados). Recientemente condujo un programa de investigación internacional de 2 años para evaluar el papel potencial de plantaciones forestales para catalizar procesos de recuperación de bosques naturales en tierras severamente degradadas en Latinoamérica, África, y la región del Pacífico. Obtuvo su Doctorado en silvicultura de la Universidad de Yale.

William A. Patterson IV

Trabajó como voluntario en el Cuerpo de Paz en Bolivia (1996-1998), donde trabajó con Vecinos Mundiales para implementar técnicas de conservación de suelos y fomentar el uso de especies nativas para proyectos de agroforestería. Obtuvo una Licenciatura en recursos naturales de la Universidad Cornell y una Maestría en Ciencias en silvicultura de la Universidad de Montana.

Elfriede Pöll

Directora del Herbario en el Instituto de Investigación en la Universidad del Valle de Guatemala (UVG). Su investigación en la UVG incluye la propagación de cardamomo y resistencia al virus. Por más de 25 años, ella fue la principal taxonomista para el Jardín Botánico Nacional y catedrática de botánica en la Universidad de San Carlos de Guatemala. Ha llevado a cabo investigación etnobotánica en todo el país y es reconocida como taxonomista y etnobotánica. Obtuvo una Maestría en ciencias naturales y un Doctorado en botánica de la Universidad de Viena.

P. K. Ralhan

Especialista en investigación forestal en la Facultad de Silvicultura y Recursos Naturales en la Universidad Agrícola de Punjab en Ludhiana, India. Anteriormente, trabajó en proyectos de investigación patrocinados por la Facultad de Ciencias y Tecnología y la Facultad del Ambiente en Nueva Delhi. Es autor de aproximadamente 30 ensayos publicados de investigación. Obtuvo un Doctorado en botánica con especialización en ecología forestal en la Universidad Kumaun en Nainital, India.

Javier Rodríguez

Investigador y coordinador del laboratorio de semillas de árboles para la Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal (CONIF) en Santa Fe de Bogotá, Colombia. Obtuvo un título en silvicultura de la Universidad Regional Francisco José de Caldas en Bogotá, Colombia.

Hans G. Schable

Catedrático de biología forestal y director del Manejo de Recursos Internacionales en la Universidad de Wisconsin en Stevens Point. Su experiencia profesional se extiende a todos los continentes forestales. En los trópicos, está familiarizado con las especies en Centroamérica y el este de África. Obtuvo una Licenciatura y una Maestría en Ciencias en Silvicultura en la Universidad Albert Ludwig en Freiburg, Alemania y un Doctorado en protección forestal en la Universidad Duke en Carolina del Norte.

Avtar Singh

Silvicultor asistente en la Facultad de Silvicultura y Recursos Naturales en la Universidad Agrícola de Punjab en Ludhiana, India. Anteriormente, trabajó en un proyecto de investigación patrocinado por la Facultad de Bosques y la Facultad de Agricultura, Gobierno de Punjab. Es autor 15 ensayos publicados de investigación. Obtuvo un Doctorado en silvicultura trabajando en tecnología de la semilla y tecnología de producción de patrones de *Dalbergia sissoo* en la Universidad Kumaun en Nainital, India.

Michael T. Smith (M.S., Ph.D)

Ha estado asociado con la Universidad de Natal en Durban y Pietermaritzburg, Sudáfrica, por 25 años como profesor e investigador. Actualmente es parte de la Facultad de Botánica en Pietermaritzburg, investigando mecanismos de defensa antioxidantes en semillas. Su investigación hace hincapié principalmente en semillas y en temas como latencia en *Fraxinus excelsior*, peroxidación y descomposición en semillas de lechuga, y cambios deteriorativos asociados con la pérdida de viabilidad en semillas almacenadas, resistentes y sensibles a deshidratación.

John Anthony Vozzo

Fisiólogo de plantas e investigador del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos en el campus de la Universidad Estatal de Mississippi. Actualmente, está estudiando tecnología de imágenes de semillas utilizando radiografía, tomografía computarizada, resonancia magnética, y microscopía de electrones para reconstrucciones tridimensionales de semillas de árboles, con énfasis en distribución de protones móviles. Su interés y experiencia en silvicultura tropical comenzó en 1964 en Río Piedras, Puerto Rico.

Ben S. P. Wang

Científico investigador emérito en el Bosque de Investigación Petawawa en Canadá. Su trabajo y experiencia abarca 6 años con el Departamento Forestal de Canadá como oficial en investigación silvícola, y más de 30 años en el antiguo Instituto Forestal Nacional de Petawawa, Recursos Naturales de Canadá. Obtuvo un B.Sc.F. en la Universidad Nacional Chung Hsing en Taiwan y un M.F. en la Universidad de British Columbia en Vancouver.

Zi Qin Yuan

Estudia la etiología de la enfermedad del cancro del tallo del eucalipto para su Doctorado en la Universidad de Tasmania. Su investigación ha hecho hincapié principalmente en taxonomía y patogenicidad de hongos transmitidos por semillas de árboles y otros hongos asociados con enfermedades de árboles. Autor de más de 60 ensayos publicados y ha propuesto muchas especies nuevas, incluyendo un género nuevo. Obtuvo una Licenciatura en protección de plantas con énfasis en patología forestal de la Universidad Agrícola de Xinjiang en China. Completó su tesis para su Maestría en Ciencias con el Dr. K. M. Old en Silvicultura y Productos Forestales CSIRO en Canberra, Australia.

ÍNDICE DE NOMBRES COMUNES

Abeto de Guatemala, 253
 Abrico do para, 539
 Abricotier d'Amerique, 539
 Abricotier des Antilles, 539
 Aca, 347
 Acabu, 767
 Acacia amarilla, 277
 Acacia blanc, 563
 Acacia blanca, 285
 Acacia de agüijote, 585
 Acacia de catarina, 641
 Acacia de mesones, 585
 Acacia japonesa, 267
 Acacia negra, 267
 Acacia odorant, 257
 Acacia palida, 525
 Acacia rosada, 363
 Acacia, 265, 277, 427, 525, 585
 Acaiquara da varzea, 559
 Acaiquara, 559
 Acajou amer, 375
 Acajou Amerique, 703
 Acajou de Saint Domingo, 711
 Acajou du Honduras, 703
 Acajou pays, 375
 Acajou, 353, 515, 711
 Acajú, 375
 Acapd, 559
 Acapúrana, 297
 Acari, 559
 Acaricoara, 559
 Acariquara, 559
 Acariquara roxa, 559
 Acariuba, 559
 Acary, 559
 Acatrus, 297
 Aceite de cayeput, 549
 Aceite, 347
 Aceito de maria, 347
 Aceito, 347
 Aceituno, 733
 Achiotillo, 287
 Achivare, 431
 Acoque, 649
 Acrocarpo, 271
 Acuapa, 495
 Acuapar, 495
 Acuje, 347
 Adamaram, 733
 African tulip tree, 699
 Agua inmortal, 449
 Aguacate, 593

Aguacatillo, 489, 499, 593
 Aguanillo, 579
 Aguano, 703
 Aguaraiba en guarani, 695
 Aguardientillo, 405
 Aguaribay, 695
 Aguijote, 393
 Aheyote, 449
 Aile, 291
 Ajahatsa (ahahsatsa), 405
 Ajo-ajo, 499
 Ajono, 499
 Ajowo, 499
 Akira, 519
 Akoelie kiererie, 297
 Akoelie tjerere, 297
 Álamo blanco, 747
 Álamo, 747
 Alas de ángel, 323
 Alasuhabu, 733
 Alata-odoe, 559
 Alata-udu, 559
 Alata-weri, 559
 Albizia, 285
 Alcabu, 767
 Alexandrian laurel, 351
 Alfaro, 347
 Algarrobo de las Antillas, 503
 Algarrobo de olor, 277
 Algarrobo de orejas, 441
 Algarrobo del país, 685
 Algarrobo, 313, 503, 641, 685
 Algodón de monte, 747
 Algodón, 571
 Aliso, 291
 Alizo, 293
 Alligator wood, 477
 Alligator, 593
 Almacigo blanco, 685
 Almacigo, 335
 Almendro amarillo, 439
 Almendro de montaña, 297, 439
 Almendro de playa, 737
 Almendro del río, 297
 Almendro macho, 297, 313
 Almendro montés, 297
 Almendro real, 297
 Almendro, 439, 733, 737
 Almendrón, 439
 Amansa caballo, 641
 Amansa mujer, 639
 Amapa asta (amapa hasta), 405

Amapa blanca, 405
 Amapa bola, 405
 Amapa rosa, 719,
 Amapa, 405, 719
 Amapaia, 499
 Amapola, 649, 719,
 Amargoseira Arishta, 321
 Amargoso, 287
 Amarilla, 255,
 Amarillo carabazuelo, 733
 Amarillo caraqueío, 733
 Amarillo carruajero, 733
 Amarillo del río, 733
 Amarillo pijua, 733
 Amarillo real, 733
 Amarillo sólido, 733
 Amarillo, 733
 Amarillón, 733
 Amasisa, 449, 451
 Ambay guasu, 693
 Ambay guazu, 693
 Amor platónico, 277
 Anacahuite, 409
 Anahuco, 449
 Anallo caspi, 405
 Anangostii, 733
 Andirá jareua, 297
 Andirá uchy, 297
 Andiroba branco, 353
 Andiroba do igapó, 353
 Andiroba vermelha, 353
 Andiroba, 353
 Angélica, 297, 429
 Angelim do igapo, 297
 Angelim morcegueira, 297
 Angelim rana, 297
 Angelim, 297
 Angelin, 297
 Angelino, 297
 Angiroba, 353
 Angsana, 655
 Anoniwana, 499
 Ante-poroto, 445
 Apae, 481
 Apamate, 499, 719
 Apple-blossom cassia, 363
 Apple-blossom senna, 363
 Apushpa, 309
 Araca d'agua, 733
 Araca, 733
 Aracuhy, 297
 Aralie grandes feuilles, 693

Índice de Nombres Comunes

Arantha, 313
Arary, 347
Arata o aratta, 559
Aratahoehoe, 559
Arataweri, 559
Arate, 431
Araucaria, 307,
Árbol de algodón, 571
Árbol de doncellas, 649
Árbol de fuego, 427
Arbol de la vida, 695
Arbol de las calabazas, 419
Árbol de las orejas, 441
Árbol de las perlas, 563
Árbol de lluvia (arbre a pluie), 685
Árbol de los aspárgos, 563
Árbol de señoritas, 649
Arbol del ajo, 405
Árbol del diablo, 495
Árbol del fuego, 427
Arbol del Peru, 695
Árbol guijarra, 271
Arbre a réglisse, 273
Arcabu, 767
Ardilla, 393
Ardillo, 393
Arenillero, 495
Arenillo, 297, 495
Areno colorado, 757
Aricurqua, 499
Arispin, 733
Aro, 749
Aroma blanca, 525
Aroma boba, 525
Aroma francesa, 277
Aroma mansa, 525
Aroma, 255, 277,
Aromo, 255, 587
Arpino, 733
Arrataweri, 559
Arrete-boeuf, 585
Arriero, 693
Arripin, 533
Asca, 405
Ashaya, 309
Assacú, 495
Atta vanji, 301
Australian pine, 365, 367
Auxemma Blanca, 405
Avineira, 297
Ayale, 419
Aycoy, 481
Azadirac de l'Inde, 321
Azote, 477, 481
Bacul, 361
Badam, 737
Baggie-baggie, 559
Bahama sabicú, 393
Bal-ché, 531
Balalabouá, 415
Balata blanc, 415
Balché, 531
Balsa real, 571
Balsa wood, 571
Balsa, 569, 571
Balsamaria, 347
Bálsamo amarillo, 269
Balsamo de cayepu, 549
Bálsamo de San Salvador, 567
Bálsamo de tolú, 567
Bálsamo del Perú, 567
Bálsamo, 567, 695

Balso, 569, 571
Balú, 445
Baluy, 445
Bambito rosado, 575
Banak, 755
Banco, 429
Banket, 515
Bansa, 283
Banun, 309
Barafa, 481
Barba chele, 763
Barba de caballero, 277
Barba de jolote, 393
Barba de león, 525
Barba di junkuman, 277
Barba jolote, 393
Barbachele, 757
Barbados almond, 737
Barbe jolote, 343
Barbe sol, 343
Barbillo, 343
Barbosquillo, 297
Barcino, 313
Baré, 347
Barí, 347
Baría, 347
Barillo, 347, 713
Bastard cabbage, 297
Bastard lignum-vitae, 475
Bastard mahogany, 353
Basul, 445
Bat seed, 297
Bateo, 353
Bauhinia, 325
Baujinia, 323
Bauwana, 313
Baypay, 321
Beach moho, 747
Beach she-oak, 367
Bean Tree, 445
Beauty leaf, 351
Beef-feed, 361
Beefwood, 367
Bejuco colorado, 477
Belbowie, 549
Ben ailé, 563
Ben tree, 563,
Benzolive tree, 563
Betsur, 495
Bevu, 321
Bilkumbi, 283
Bilwara, 283
Biorama, 255
Biták, 371
Black blossom berry, 297
Black cabbage bark, 533
Black ebony, 277
Black manwood, 559
Black tamarind, 393
Black wattle, 263,
Blue gum, 461
Bocot, 361
Boesi-amandra, 733
Bogabani, 755
Bogamani verde, 579
Bogamaní, 755
Bogum, 713
Bohunlanza, 405
Bois agouti, 559
Bois caille, 353
Bois Campeche, 485
Bois canot, 693

Bois cypre, 405
Bois d' amande, 499
Bois de fer, 367
Bois de gaoac, 473
Bois de Rhodes, 405
Bois de roge, 405,
Bois de rose, 405
Bois de vin, 499
Bois divin, 499
Bois du diable, 495
Bois flot, 571
Bois incorruptible, 559
Bois mulatre, 589
Bois négresse, 429
Bois noir, 277
Bois palmiste, 297
Bois rouge, 353
Bois saint, 473
Bois soumis, 405
Bois trembler, 693
Bois-lolo, 525
Bojón, 405
Bolaina, 405
Bolaquivo, 313
Bolsa de gato, 431
Bombast mahoe, 571
Bombay black-wood, 697
Bongo, 383
Boonchi strena, 585
Bordao de velho, 685
Bosch-katoen, 747
Botarrama, 757
Botoncillo, 405, 713
Bottlebrush tree, 549
Bourrac, 415
Braka ingie pipa, 415
Brazil beauty-leaf, 347
Brazilian mahogany, 353
Bread nut, 331
British Guiana mahogany, 353
British Honduras mahogany, 703
Broad-leaved paperbark, 549
Broad-leaved tea-tree, 549
Broadleaf, 733
Brown silver balli, 405
Bucare anauro, 449
Bucare, 449
Búcaro, 449
Bucate, 445
Bucayo, 449
Buddhist bauhinia, 329
Bully tree, 499
Bullywood, 733
Burillo, 571
Burma padauk, 659
Butterfly bauhinia, 323
Cabbage-bark, 297
Cabellito, 343
Cabello de angel, 343
Cabellos de ángel, 277
Cabimbo, 481
Cabirma de Guiana, 353
Cacahuatillo, 477
Cacao de monte, 583
Cacay, 357
Cachahua, 719
Cacheta, 693
Cachete toro, 499
Cachicamo, 347
Cachimbo, 415, 449, 627
Cachipou, 353
Cachito de aroma, 255

Índice de Nombres Comunes

Cachito do aromo, 255
Cacho de venado, 715
Cadeno, 651
Cagaste, 477
Caguairan, 503
Cahoba, 353
Cahobilla, 353
Cajeput-tree, 549
Cajeto, 749
Cajuela, 499
Calaba, 347
Calambuca, 347
Calinchuche, 649
Calliandra, 343
Calun calun, 499
Camacari, 353
Camaroncillo, 559
Cambrón, 255, 585, 641
Camentsa, 445
Camíbar, 397, 401, 639
Campano chile, 289
Campeche wood, 485
Campeche, 485
Caña fistula, 359
Cañadonga, 361
Cañafistola burrero, 361
Cañafistula cimarrona, 361
Cañafistula de Castilla, 361
Cañafistula, 359,
Canalete de humo, 405
Canalete, 405
Cañamazo, 393
Canasin, 533
Canatagallo, 449
Canéficier, 359
Canilla de mula, 751
Canime, 639
Canishte, 635
Canjuro, 277
Canolté, 733
Canshán, 733
Cantaj, 609
Canxán, 733
Canxón, 733
Caoba centroamericana, 703
Caoba de Santo Domingo, 711
Caoba híbrido, 707
Caoba hondureña, 703
Caoba, 703
Caobilla, 711
Capá de olor, 405
Capá de sabana, 405
Capá prieto, 405
Capá, 405
Capeputi, 549
Caquetá, 357
Caraba, 353
Carabali, 685
Caractère des hommes, 323
Carago, 361
Caragua, 361
Carámano, 361
Carao, 361
Carapa blanc, 353
Carapa rouge, 353
Carapa, 353, 481
Carapat bogamani, 353
Carapillo, 477
Carapote, 353
Carate, 431
Carbón, 297, 477, 481, 641
Carboncillo, 733

Carbonero de sombra, 277
Carbonero, 477, 589
Carimbo, 477
Carito, 685
Carne asada, 297
Caro, 441
Carreto real, 685
Carreto, 685
Cartan, 499
Cartancillo, 499
Cascabelillo, 431
Cascarillo, 347
Casco de mulo, 323
Casha, 255
Cashaw, 255
Casia amarilla, 277, 697
Casia de Siam, 697
Casia rosada, 363
Casia siamea, 697
Casse espangnole, 361
Cassia, 255
Cassie, 255
Castañeto, 495
Castaño del chocó, 583
Castaño, 357
Casuarina, 365, 367,
Casuarine, 367
Catahua, 495
Catalpa, 747
Cataú, 499
Cataua, 495
Cativo blanco, 639
Cativo negro, 639
Cativo, 639
Catzimec, 641
Catzin, 533
Caucho, 491
Caulote, 535
Cautivo, 639
Cayly, 405
Cazuarina, 367
Cebo, 755
Cedar, 379
Cedre, 375
Cedrilho, 481
Cedrillo blanco, 477, 481, 509
Cedrillo cimarrón, 481
Cedrillo macho, 333, ,
Cedrillo, 333, 373, 379, 477, 481, 755
Cedro amargo, 375
Cedro bastardo, 755
Cedro bateo, 353
Cedro blanco, 375
Cedro bogotano, 373
Cedro caoba, 375
Cedro cebolla, 373, 379
Cedro cimarrón, 347
Cedro clavel, 373
Cedro cóbano, 353
Cedro colorado, 373, 375, 379
Cedro de montaña, 373
Cedro de pantano, 347
Cedro de tierra fría, 373
Cedro dulce, 379
Cedro español, 375
Cedro granadino, 379
Cedro hembra, 375
Cedro macho, 353, 379, 477, 481, 499
Cedro maria, 347
Cedro mexicano, 375
Cedro mondé, 373
Cedro negro, 373, 511, 513

Cedro nogal, 511
Cedro oloroso, 375
Cedro pochote, 379
Cedro rama, 757
Cedro real, 375
Cedro rojo, 271, 375
Cedro rosado, 373
Cedro vermelho, 375
Cedro, 375, 379,
Ceiba amarilla, 495
Ceiba blanca, 495
Ceiba de leche, 495
Ceiba habillo, 495
Ceiba lechosa, 495
Ceiba, 383, 583
Ceibo, 383, 495
Ceibón botija, 571
Ceibón de agua, 583
Ceibón lanero, 571
Cencerro, 269
Cenicero, 685
Cenísero claro, 685
Cenísero oscuro, 685
Cenísero, 685
Cenízaro macho, 651
Cenízaro, 685
Cenizo, 753
Central American cedar, 375
Central American mahogany, 703
Cerezo, 291, 293
Cerillo, 713
Cero, 313, 713
Chac-te-cook, 499
Chacah, 335
Chacaj, 335
Chacalte, 703
Chácara, 361
Chachá, 277
Chachaca, 641
Chachafuto, 445
Chachapurutu, 445
Chagualo, 347
Chaj, 613
Chak'opté, 409
Chakki, 309
Chakté, 269
Chakya, 547
Chalahuite de monte, 505
Chalahuite, 505
Chalmaite blanco, 611
Cham koroí, 283
Champ, 555
Champa, 309, 555
Champaca, 555
Champagam, 555
Champakam, 555
Champakamu, 555
Champige, 555
Chancaro blanco, 693
Chancharro, 371
Chancho colorado, 757
Chanco blanco, 763
Changugo, 337
Chapa, 555
Chaparro de sabana, 337
Chaparro manteca, 337
Chaparro manteco, 337
Chaparro, 337
Chaperno blanco, 275
Chaperno, 297, 529, 533
Chapulaltapa, 533

Índice de Nombres Comunes

Chaqualo, 347
 Chaquine, 405
 Chaquiro, 293
 Chempaka, 555
 Chêne caparo, 405
 Chevel, 405
 Chi, 337
 Chiboue, 335
 Chicharro, 733
 Chicharrón amarillo, 733
 Chicharrón de monte, 733
 Chicharrón prieto, 733
 Chicharrón, 733
 Chichipate, 269
 Chichola, 283
 Chichón de montaña, 481
 Chichunda, 283
 Chichwa, 283
 Chiciscua, 289
 Chicle, 547
 Chico, 547
 Chicozapote, 547
 Chictaj, 613
 Chictsápotl, 547
 Chiculte, 703
 Chigo, 297
 Chila blanca, 583
 Chinacahuite, 335
 Chinduga, 283
 Chingale, 509
 Chino, 335
 Chirai, 297
 Chiraca, 567
 Chispiador, 579
 Chohalate, 481
 Chuchum, 753
 Chucte, 567
 Chullachaqui blanco, 405
 Chupacté, 371
 Cichipate, 477
 Cimarróespinal, 255
 Cina-cina, 585
 Cinchado, 405
 Cincho, 529
 Cinchuite, 519
 Ciprecillo, 645
 Cipres, 367
 Circassian bean, 273
 Cirián, 419
 Ciricote, 409
 Ciruelillo, 313
 Ciruelo de montaña, 313
 Ciruelo, 647,
 Clamor, 747
 Claraiba parda, 405
 Clavelina, 649
 Clavellino, 343, 427
 Clemón, 747
 Coast she-oak, 367
 Cóbano, 353, 375, 703
 Cobola, 645
 Cochun, 733
 Coco cabuyo, 415
 Coco de aqua, 389
 Coco de mono, 521
 Coco salero, 521
 Coco-palm, 389
 Coco, 389, 579
 Cocobola, 421
 Cocobolo prieto, 421
 Cocobolo, 421
 Coconut, 389

Cocora, 481
 Cocotero, 389,
 Coctzán, 505
 Cocú, 297
 Coffee mortar, 733
 Cojoba, 393
 Cojobana, 393
 Cojón, 347
 Cola de marrano, 393
 Cola de mico, 393
 Cola de pavo, 477
 Collier, 393
 Coloradito, 631
 Colorado, 499,
 Comida de culebra, 715
 Common ironwood, 367
 Common lignumvitae, 473
 Compano, 685
 Conchudo, 393
 Congo, 297
 Congolo-garapelo, 415
 Copaiva, 313
 Copal, 503, 715
 Copinol, 503
 Cópite, 409
 Copo hediondo, 415
 Copon, 335
 Coquimbo, 477
 Coracáo de negro, 277
 Corail végétal, 273
 Coral shower, 361
 Coral, 273, 499
 Coralillo, 273,
 Coralín, 273
 Corallitos, 273
 Corallilo, 393, 405
 Corcho, 305, 549
 Cork-tree, 747
 Corkwood, 571
 Cornwood, 297
 Corobore, 503
 Corosillo, 763
 Cortez blanco, 715
 Cortez, 715, 717
 Corteza de Honduras, 269
 Corteza, 717
 Costa-mahogany, 441
 Costilla de danto, 693
 Cotonron, 535
 Cotoperiz, 723
 Couratari, 415
 Courbaril, 503
 Couroubara, 415
 Cow tamarind, 685
 Cowbush, 525
 Coyote, 627
 Crabbaum, 353
 Crabo, 337
 Crabwood, 347
 Cramantree, 477, 481
 Crapoo, 337
 Cremón, 747
 Cricamola, 559
 Criollo, 559
 Cristobal, 627
 Cuachepil, 431
 Cuaimire, 481
 Cuajada, 489
 Cuajinicuil, 505
 Cuamo blanco, 481
 Cuamo cimarrón, 481
 Cuapinol, 503

Cuartololoti, 297
 Cuatatachi, 499
 Cuautecomate, 419
 Cuban royal palm, 683
 Cubaril, 503
 Cuchi blanco, 313
 Cuctoj, 599
 Cuerillo, 753
 Cuairana, 733
 Cuilimbuca, 297
 Cují casha, 255
 Cují extranjero, 585
 Cujía, 297
 Cul, 719
 Culebra, 313
 Cullash, 695
 Cumarurana, 297
 Cuntich, 255
 Cupape, 409
 Cupia, 347
 Curiy, 307
 Curo, 593
 Curtidor, 499
 Cyp, 405
 Cypre, 405
 Cypress, 405
 D'ou lemon, 405
 Dalemarié, 347
 Dalina, 499
 Damage, 347
 Dame marie, 347
 Danta hediondo, 675
 Danto carne, 675
 Danto, 675
 Daugení, 685
 Dawoon-nambu, 321
 Decro rosado, 271
 Deux jumelles, 323
 Diomate, 313
 Dionkoimata, 499
 Djoemoe, 415
 Doncela, 337
 Dorita, 477
 Dormilón, 277, 441, 685, 757
 Down tree, 571
 Drago, 755
 Dreifi di laman, 387
 Dreifi, 387
 Druif, 387
 Drumstick tree, 563
 Dum, 571
 Duranza, 715
 Duraznillo, 477, 647
 Dze-uí, 405
 Ear leaf wattle, 255
 Earn form acacia, 255
 Earpod tree, 441
 East African mahogany, 515
 East Indian walnut, 277
 Eboe, 439
 Edaballi, 347
 Ek, 485
 Elequeme, 443, 451
 Emajagua, 493
 Emajagüilla, 747
 Emeri, 763
 Emery, 763
 Encino blanco, 673
 Encino prieto, 669
 Encino, 667, 669, 671, 673
 Enea, 571
 Envuelve cera, 287

Índice de Nombres Comunes

Espavé acanju, 295
 Espavé, 295
 Espavel amarillo, 295
 Espavel rosado, 295
 Espavel, 295
 Espinillo, 255
 Espino blanco, 255
 Espino del cairo, 585
 Espino negro, 585
 Espino ruco, 255
 Esponjeira, 255
 Estoraque, 567
 Eucalipto tereticornis, 461
 Eucalipto, 455, 457, 459, 463
 Evergreen ash, 465
 False pimiento, 695
 False Weymouth pine, 621
 Filao, 367
 Filho, 367
 Fine-leaf wadara, 415
 Fine-leaf, 589
 Firebell, 699
 Five-veined paperbark, 549
 Flamboyán blanco, 323
 Flamboyán colorado, 427
 Flamboyán cubano, 323
 Flamboyán extranjero, 323, 441
 Flamboyán orquídea, 329
 Flamboyán rojo, 427
 Flamboyán, 427
 Flamboyant-tree, 427
 Flamboyant, 427
 Flame-tree, 427
 Flor barbona, 341
 Flor de arco, 751
 Flor de fuego, 427
 Flor de garrobo, 751
 Flor de mayo, 585, 757, 763
 Flor de pavo, 427
 Flor de zope, 715
 Florecillo morado, 499
 Floresa, 639
 Flower crest, 341
 Foncotín, 313
 Forest red gum, 461
 Forestina, 277
 Formigueira, 751
 Fountain tree, 699
 Framboyán, 427
 Francillade, 341
 Freijo (frejoes Freijorge), 405
 French tamarind, 685
 Frescura, 747
 Fresno hindú, 271
 Fresno, 271, 465
 Freycinet sandalwood, 689
 Frijol de mico, 393
 Frijol de pobre, 445
 Frijol nopás, 445
 Frijolillo, 393
 Frisol de monte, 445
 Frisol, 445
 Fromager, 383
 Fruta dorada, 579, 755
 Fukadi, 733
 Funera, 421
 Gaïac franc, 473
 Gaïac, 473
 Gaïc mâle, 473
 Galipee, 429
 Galleto, 449
 Gallina, 297

Gallinazo, 279
 Gallito, 341, 443, 451, 751
 Galopa, 347
 Galpa, 347
 Gamar, 467
 Garjan, 435
 Gateado barcino, 313
 Gateado, 313, 703
 Gatillo, 571
 Gaulín, 289
 Gavalan, 693
 Gavilán, 275, 589, 651
 Gavilana, 275, 279
 Gavilancillo, 289
 Genízaro macho, 651
 Genízaro, 685
 Giant-tree, 427
 Giant, 427
 Gigantón, 361
 Gindja-oedoe, 733
 Ginicuite, 335
 Gipio, 685
 Glassy wood, 313
 Gmelina, 467
 Goajiro, 585
 Gold tree, 715
 Golden shower, 359
 Gomavel, 313
 Gomye blan, 335
 Gomye, 335
 Gonçaleiro, 313
 Gonçalo alves, 313
 Gonçalo do matto, 313
 Gonçalo, 313
 Gonote real, 571
 Gorgoran, 693
 Gouannegoul, 685
 Grains de lin pays, 525
 Granadillo bobo, 525
 Granadillo, 421, 627
 Granadino, 525
 Grape, 387
 Gravilea, 471
 Green turtle-bough, 519
 Grevilea, 471
 Grós hahaut, 747
 Grossblaettiger zedrach, 321
 Guaba, 733
 Guacamaya, 313, 341, 427
 Guacamayo, 427
 Guachapele, 651
 Guachepilí, 433
 Guachepilín, 433
 Guachipelí, 431
 Guachipelín, 431
 Guachipilín, 433
 Guacimilla, 405
 Guácimo blanco, 469
 Guácimo colorado, 535
 Guácimo de montaña, 535
 Guácimo macho, 535
 Guácimo molinero, 535
 Guacimo nogal, 405
 Guácimo, 535
 Guacimón llayo, 535
 Guacimón, 535
 Guaco, 489
 Guaje, 525
 Gualanday, 509
 Gualaguay, 695
 Guamarillo, 651
 Guanacaste blanco, 279

Guanacastle, 441
 Guanandi, 347
 Guancaste, 441
 Guango, 685
 Guano, 571
 Guapinal, 503
 Guapinol, 503
 Guaraguao macho, 477
 Guaraguillo, 477
 Guaritá, 313
 Guarmuche, 277
 Guarumbo, 371
 Guarumo, 371
 Guasango, 313
 Guásimo blanco, 305
 Guatapana, 641
 Guatemalan fir, 253
 Guaya, 347, 723
 Guayaba de montaña, 741
 Guayabí amarillo, 733
 Guayabí-ré, 733
 Guayabí-saiyu, 733
 Guayabillo, 733
 Guayabito, 751
 Guayabo de montaña, 733
 Guayabo de monte, 741
 Guayabo león, 733
 Guayabo negro, 741,
 Guayabo, 733, 751
 Guayabón, 741
 Guayacán amarillo, 517
 Guayacán colombiano, 473
 Guayacán de manizales, 517
 Guayacán de playa, 473
 Guayacán negro, 473
 Guayacán real, 475
 Guayacán, 269, 473, 717
 Guayaco, 473
 Guayaquil, 651
 Guayo, 733
 Guazu mandioca, 545
 Guiliqueme, 449
 Guiloche, 431
 Güiro, 419
 Gumbolimbo, 335
 Gumhar, 467
 Gurjan, 435
 Gurjank uroisal, 435
 Gusanero, 313
 Haba de indio, 495
 Haba, 495
 Habilla, 495
 Habilidad, 495
 Haití-haití, 747
 Hau, 493
 Hediondilla, 525
 Helequeme, 451
 Herali, 309
 Hevea, 491
 Hickory wattle, 263
 Hijuela, 445
 Hill fukadi, 733
 Hochi, 405
 Hoja blanca, 477
 Hoja dorada, 579
 Hokab, 719
 Holy tree, 751
 Honduras mahogany, 703
 Hori, 337
 Hormigo, 627, 751
 Hormiguero, 405, 751
 Hormiguillo, 371

Índice de Nombres Comunes

Horse cassia, 361
 Horsebean, 585
 Horseflesh mahogany, 499
 Horseradish tree, 367, 563
 Horsetail casuarina, 367
 Huacamayo-chico, 685
 Huacapd, 559
 Huachipilín, 431
 Huambula, 559
 Huaribay, 695
 Huaya, 723
 Huesillo, 269, 477, 741
 Huigan, 695
 Huignan, 695
 Huiloche, 431
 Huinan, 695
 Huisache, 255
 Hule, 491
 Hura wood, 495
 Huria, 337
 Hybrid mahogany, 707
 Ichtaj, 613
 Ícotl, 719
 Iguano, 393
 Igún, 495
 llamo, 291
 llite, 753
 Inchi, 357
 India padauk, 655
 Indian almond, 737
 Indian date, 725
 Indian laburnum, 359
 Indian lilac, 321
 Indio desnudo, 335
 Ingano, 445
 Ingie pipa, 415
 Ipipjo, 415
 Ira colorado, 575
 Ira de agua, 763
 Ira rosa, 575
 Irimariye, 415
 Itahuba blanca, 499
 Itahuba colorada, 499
 Itza, 753
 Iximche, 297
 Jabillo, 495
 Jacarandá morcega, 297
 Jacaréuba, 347
 Jack, 309
 Jackfruit, 309
 Jagua, 537
 Jalisco pine, 605
 Jamaican cedar, 375
 Jan, 365
 Jangli, 365
 Jaqueca, 747
 Jatauba, 481
 Jatikoroi, 283
 Jatoba, 503
 Jaúl, 291
 Jaulillo, 291
 Javarillo, 495
 Javillo, 495
 Javin, 481
 Jebe, 491
 Jejuira, 313
 Jekanazo, 487
 Jenízaro, 441
 Jerusalem-date, 323
 Jerusalem-thorn, 585
 Jerusalem, 585
 Jewelidanni, 559

Jícara, 419
 Jícaro, 419, 521
 Jilinsuche, 649
 Jimbay, 525
 Jinicuil, 505
 Jiñocuavo, 335
 Jiote, 335
 Jobo, 335
 Jocote de fraile, 313
 Johar, 697
 John crow bead, 393
 John crow, 393
 John-Bull-tree, 747
 Jonote real, 571
 Jopi, 571
 Josefina, 427
 Jovillo, 313
 Juana, 441
 Juar, 697
 Juatsembese, 445
 Jubiguy, 571
 Jucarillo, 733
 July-tree, 427
 Jumbie-bead, 273
 Jumbie-bean, 525
 Juncia, 611
 Junco marino, 585
 Jutaby, 503
 K'an-k'opte, 409
 K'anixté, 635
 Kabba matjauw djoemoe, 415
 Kabbes, 297
 Kadaga, 301
 Kadam, 301
 Kadambe, 301
 Kadambo, 301
 Kaddavailo, 301
 Kadwal, 301
 Kala siris, 283
 Kalem pagem, 301
 Kalempajan, 301
 Kalia siris, 283
 Kaliandra, 343
 Kalienja tamere, 415
 Kaligarjan, 435
 Kamani, 351
 Kamibar, 397
 Kanthal, 309
 Kanyin wettaung, 435
 Kanyin, 435
 Kanyinni, 435
 Kapok, 383
 Karalawai jakoenepete, 733
 Kariodan, 415
 Karmaru, 283
 Karu vagai siris, 283
 Kasa, 365
 Kasia, 255
 Kassod-tree, 697
 Kassod, 697
 Katoam bangkal, 301
 Katoelienja, 499
 Kaybevu, 321
 Kelantas, 319
 Keneb, 723
 Keñua, 631
 Kenya shade tree, 271
 Keru, 631
 Keshua, 631
 Ketapang, 737
 Kewiña, 631
 Khanon, 309

Kherjong, 435
 Khnor, 309
 Kiesiepolloe joelle malledie, 415
 Koa haole, 525
 Koa, 261,
 Koa'ohā, 261
 Koai'e, 261
 Koai'o, 261
 Kobakedive, 559
 Koeraro talaboe, 297
 Koeraro, 297
 Koeroebahara, 589
 Koeroeballi, 589
 Kokab, 719
 Koko, 277
 Konnings palm, 683
 Konthout, 559
 Kontoe-hoedoe, 559
 Kontoe, 559
 Koochlé, 371
 Koorooballi, 589
 Kopté, 409
 Korakrie, 347
 Koraro, 297
 Koroballi, 589
 Kos, 309
 Kou, 411
 Krathin tepnarong, 259
 Kroebara, 589
 Kulimche, 313
 Kur oil, 435
 Kurahara, 347
 Kurahura, 347
 Kural sal, 435
 Kurana, 375
 Kuraru, 297
 Kusimsakis, 481
 Kusipkakis, 481
 Lagartillo, 767
 Lagarto caspi-blanco, 347
 Lagarto-crespi, 347
 Lagarto, 767
 Laguno, 757
 Lana, 569, 571
 Lanero, 571
 Langka, 309
 Langousi, 733
 Lanilla, 571
 Lanza amarilla, 733
 Lanza, 733
 Lapachillo, 733
 Lapochillo, 405
 Lara, 685
 Latapi de hoja menuda, 481
 Latapi, 481
 Laurel blanco, 405
 Laurel de monte, 405
 Laurel de puna, 405
 Laurel macho, 405
 Laurel negro, 405
 Laurel prieto, 405
 Laurel, 405
 Lazcar, 271
 Leadtree, 525
 Lebbek albizia, 277
 Lebbek, 277
 Lech, 347
 Leche amarilla, 347
 Leche amarillo, 713
 Leche maria, 347
 Leche, 347
 Lechoso, 347

Índice de Nombres Comunes

Lehua, 551
 Leli, 375
 Lengua de mujer, 277
 Lengua de vaca, 429
 Lengua viperina, 277
 Lentisco del Peru, 695
 Leucaena, 525
 'Liahi, 689
 Li-ma-ña, 719
 Licurana, 499
 Lignumvitae, 473
 Limoncillo de Córdoba, 347
 Limpaga, 319
 Linden hibiscus, 493
 Lingoa, 655
 Lino criollo, 525
 Lino, 525
 Liquorice tree, 361
 Lloro, 413
 Llorón, 413
 Lluvia de oro, 359, 585
 Lluvia de rosas, 363
 Locus, 503
 Locust, 503
 Logwood, 485
 Loksi, 503
 Lombricero, 297
 Lombrigueira, 297
 Long John, 751
 Lorahara, 347
 Lorito, 393, 645
 Louro amarelo, 405
 Louro, 405
 Luch, 419
 Lurambo, 301
 Maats, 297
 Maca blanca, 763
 Macallo, 297
 Macano amarillo, 431
 Macano, 431
 Macata blanca, 525
 Macata, 525
 Macayo, 297
 Machete, 443
 Macochyaj, 621
 Macohtai, 621
 Macoi, 747
 Macuelis de bajo, 719
 Macuelizo, 719
 Macuil, 719
 Macuilís, 719
 Macuilixuatl, 719
 Maculigua, 719
 Maculís, 719
 Maculishuate, 719
 Maculiz prieto, 719
 Maculiz, 719
 Macut, 361
 Madam raíz, 585
 Madam yass, 585
 Madeira mahogany, 711, 725
 Maga colorada, 745
 Maga, 489, 745
 Magnolia, 537, 763
 Mago, 489
 Mahaudème, 571
 Mahault de Londres, 747
 Maho cigarre, 415
 Maho couratari, 415
 Maho fer, 415
 Maho, 571, 747
 Mahoe, 493

Mahogany du pays, 711
 Mahogany petites feuilles, 711
 Mahogany, 703,
 Mahok, 711
 Mahoni, 711
 Mahot bord-de-mer, 747
 Majagua de Florida, 747
 Majagua de playa, 493
 Majagua, 297
 Majagüilla, 747
 Maka, 559
 Makka, 559
 Makmi, 309
 Makoeroerian, 499
 Malagueto, 757
 Malangazote, 499
 Malinche, 427
 Mamecillo blanco, 477
 Mamey colorado, 637
 Mamey de Campeche, 635
 Mamey, 539, 637
 Mammee apple, 539
 Mammy fruit, 539
 Manca-caballo, 641
 Mancharro, 481
 Mand negro, 559
 Mand, 559
 Mandio guazu, 545
 Mandio quazu, 545
 Mandioca brava, 545
 Mandioca de veado, 545
 Mandioca do matto, 545
 Mandioca guazu, 545
 Mandioqueira, 693
 Manero, 337
 Mangabe, 693
 Mangel, 519
 Mangge hutan, 263
 Mangium, 263
 Mangle amarillo, 519
 Mangle blanco, 519
 Mangle bobo, 519
 Mangle caballero, 675
 Mangle colorado, 675
 Mangle de chifle, 675
 Mangle de sal, 317
 Mangle gateador, 675
 Mangle injerto, 675
 Mangle marequita, 519
 Mangle negro, 317
 Mangle prieto, 317, 519
 Mangle puyequé, 317
 Mangle rojo, 675
 Mangle saladó, 317, 675
 Mangle zapatero, 675
 Mangle, 519, 675
 Manglier blanc, 519
 Manglier rouge, 675
 Manglier, 675
 Mangro, 675
 Mangue branco, 519
 Mangue sapateiro, 675
 Mangue vermelho, 675
 Mangue, 347
 Mani kwaha, 347
 Manlettan-she, 301
 Mano de danta, 429
 Mano de león, 429, 489, 719
 Mano de oso, 429
 Manteco merey, 337
 Manteco, 337
 Manwood, 559

Manzano, 347
 Maou, 415
 Mapique, 499
 Mapurite blanco, 733
 Maqueliz, 719
 Maquile, 719
 Maquilicua, 719
 Maquilís, 719
 Mará-gonçalo, 499
 Mara, 347, 703
 Marango, 319, 563
 Margonçalo, 499
 Margosa tree, 321
 Margosier, 321
 Margousier, 321
 Maria blanco, 347
 Maria colorado, 347
 Maria, 347
 Maricao cimarrón, 337
 Maricao verde, 337
 Maricao, 337
 Marillo, 713
 Marimari preto, 361
 Marimari, 361, 415
 Mario, 347
 Mariposa, 323
 Mariquita, 647
 Marv's tree, 751
 Mascarey, 499
 Maseco, 331
 Mashipe, 733
 Masicarán, 313, 533
 Masicarón, 533
 Mataatiyo, 405
 Mataburro, 585
 Matabuy, 533
 Matachalpul, 533
 Matchwood, 693
 Maté bravo, 449
 Maté manso, 449
 Matías, 649
 Matilisquate, 719
 Mato colorado, 273,
 Maw, 301
 Mayflower, 719
 Mayo blanco, 763
 Mayo colorado, 757
 Mayo, 757
 Mecri, 757, 763
 Mekwa, 559
 Melaleuca, 549
 Membrillo, 733
 Merendiba branca, 733
 Mesquite, 641
 Meta, 357
 Mexican cedar, 375
 Mezcal, 753
 Mierenhout, 751
 Miguelarillo, 755
 Miguelario, 579
 Mij, 309
 Miihngang, 309
 Mil pesos, 495
 Milinillo, 495
 Mimosa, 525
 Mincoa, 559
 Mincouart, 559
 Minjri, 697
 Minquar, 559
 Minua, 499
 Mispel, 547
 Mispu, 547

Índice de Nombres Comunes

Mit, 309
Mjohoro, 697
Mkangazi, 515
Mo-hó, 571
Mo-ma-há, 571
Mo, 331
Moca colorada, 297
Moca, 297
Moco de chompipe, 393
Mogno, 703
Moho, 405
Molinillo, 535
Molle, 695
Mollejo, 755
Molli, 695
Momiguilla, 405
Monkey pod, 685
Monkey pot, 521
Monkey's dinner bell, 495
Montezuma pine, 611
Monval, 525
Morado, 587
Morcegueira, 297
Mori-mori, 415
Moringa pea tree, 563
Moringue aptère, 563
Morototo, 693
Morro, 419
Moruro rojo, 393
Mother's best friend, 563
Mountain ebony, 325, 329
Mountain gum, 461
Mountain trumpet, 693
Mountain-cabbage, 681
Mozambique mahogany, 515
Mrongo, 563
Msunobari, 697
Mti, 697
Muche, 277
Muelle, 695
Muir-catiara, 313
Muir-coatiara, 313
Muiracongalo, 499
Mulato, 589, 751
Mulle, 695
Mulli, 695
Mundani, 271
Muñeco, 405
Muong, 697
Muria-quatiara, 313
Músico, 277
Muvava, 515
My sore gum, 461
Nabá, 567
Nacascól, 641
Nacaste, 441
Nacastle, 441
Nacedero, 749
Nagosse, 733
Nagossi, 733
Naguapate, 431
Naharu, 733
Nambar, 421
Ñambar, 627
Nance agrio, 337
Nance verde, 337
Nance, 337, 499
Nanche, 337
Nancite, 337
Nancito, 337, 499
Nancitón, 499
Nangka, 309

Nangocoy, 733
Napoleon's plume, 323
Naranjo, 733
Nargusta, 733
Narra, 655
Naseberry, 547
Nazareno, 503, 587
Neem, 321
Negrito, 431
Nene, 587
Never-die, 563
Nim, 321
Nimba, 321
Nimmi, 321
Nimuri, 321
Níspero macho, 733
Níspero, 547
Niu, 389
No-choc-che, 481
Nodding cassia, 363
Nogal bogotano, 511
Nogal cafetero, 405
Nogal, 405, 511, 513
Noli, 583
Nopas, 445
Northern black wattle, 255
Nuculpat, 753
Numbah, 549
Nune, 495
Nupo, 445
Nyasaland mahogany, 515
Ochohó, 495
Ocora, 481
Ocote chino, 601, 613
Ocote colorado, 617
Ocote escobeton, 611
Ocote macho, 617
Ocote prieto, 607
Ocote, 599, 601, 605, 607, 609, 611, 613
Ocu, 347
Ocuje macho, 347
Ocuje, 347
Oelemali, 415
Oelemallie, 415
Oelemarie, 415
'Ohi'a, 551
Oil of ben tree, 563, 589
Ojite, 331
Ojoche, 331
Okotjo, 499
Olandi, 347
Olivier mangue, 733
Olla de mono, 521
Ollemellie, 415
Olmo, 753
Orcano, 757
Orchidtree, 327, 329
Oreja de mono, 441
Oreja, 441
Orejón, 441
Oremerie, 415
Oremerivadili, 415
Orighan, 695
Orocurana, 499
Orornoque, 449
Orumo, 719
Oruro, 703
Otaheita, 747
Otivo, 579
Otoba, 579
Otobo, 579

Otova, 579
Ovillo, 495
Ox, 331
Pacachaque, 253
Pacay, 297
Pagal, 309
Paini yayo, 559
Pajuro, 445
Pajurro, 445
Pala, 309
Palasu, 309
Palavu, 309
Palétuvier rouge, 675
Palétuvier, 519
Palma de coco, 389
Palma de costa, 681
Palma de yagua, 681, 683
Palma real cubana, 683
Palma real, 681, 683
Palo amarillo, 431, 433, 733
Palo bayo, 763
Palo blanco, 563, 715, 719
Palo chanco, 499
Palo chino, 335
Palo criollo, 559
Palo cucharo, 429
Palo curtidor, 499
Palo de aceite, 589
Palo de agua, 763
Palo de balsa, 571
Palo de bálsamo, 567
Palo de baqueta, 753
Palo de burro, 429
Palo de Campeche, 485
Palo de cera, 313
Palo de chancho, 763
Palo de cruz, 313
Palo de culebra, 313
Palo de incienso, 335
Palo de jaquica, 747
Palo de lana, 291
Palo de maria, 347
Palo de mato, 273
Palo de mayo rosado, 757
Palo de orquídeas, 329
Palo de piedra, 559
Palo de pollo, 429
Palo de rayo, 585
Palo de rosa, 719
Palo de sable, 693
Palo de sal, 519
Palo de seca, 297
Palo de tecolote, 763
Palo de tinta, 485
Palo de tinte, 485
Palo gusano, 531
Palo jote, 335
Palo malín, 757
Palo mulato, 313, 335, 589, 751
Palo negro, 421, 485
Palo obrero, 313
Palo prieto, 449, 733
Palo rey rosado, 347
Palo rosa, 499
Palo santo, 335, 431, 473, 475, 751, 757
Palo verde, 585
Palo yugo, 719
Palo-pique, 599
Paito, 593
Palu santu, 747
Palú, 255

Índice de Nombres Comunes

Panas, 309
Panasa, 309
Panasam, 309
Panelo, 525
Pansuba, 521
Pantana, 499
Papaturo, 387
Paperbark-tree, 549
Paperbark, 549
Papua New Guinea rosewood, 655
Paracachy, 589
Paradise flower, 341
Paraíso francés, 563
Paramaka, 559
Paraná-cachy, 589
Parchac, 253
Pardillo negro, 733
Pardillo, 405
Paroa-caxy, 589
Parota, 441
Partago, 405
Partridge wood, 297
Pashaque fir, 253
Pashigua, 445
Pashuello, 445
Pata de cabra, 325
Pata de liebre, 571
Pata de vaca, 323, 325, 327
Patabán, 519
Patabuey, 329
Patalillo, 753
Paterno, 505, 507
Patte de lièvre, 571
Pau de balsa, 571
Pau gonçalo, 313
Pau mulato brancho, 733
Pau santo, 473
Paují, 255, 585
Pava, 693
Pavilla, 693
Pavito, 509
Peacock crest, 341
Pear, 593
Pechiche barbasco, 559
Pechiche, 559
Pegle, 757
Peignai, 309
Peinemico, 305
Peinemono, 305
Pellejo de vieja, 529
Pelo de angel, 343
Peloto, 297
Pelquisache, 255
Penoga, 347
Peonia, 273
Pepe balsa, 571
Pepelote chaperno, 753
Pepper-tree, 695
Peraleja noro, 337
Peralejo blanco, 337
Peralejo de sabana, 337
Peralejo, 337
Pernila de casa, 443
Peronias chatas, 273
Peronias, 273
Pet du diable, 495
Petit flamboyant, 325
Pheasant wood, 297
Picana negra, 405
Picana, 405
Pich, 441
Picho, 441

Pico de oro, 477
Pie de cabra, 327
Piento-bolletrie, 499
Pila, 309
Pilinsuchil, 649
Pilón, 297, 499
Pimentero, 695
Pimientillo, 313, 713
Pimiento de Bolivia, 695
Pimiento, 695
Pin d'Australie, 367
Pinabete, 253, 599
Pinabeto, 599,
Pinguico, 429
Pinheiro do Brasil, 307
Pink bauhinia, 323
Pink cassia, 363
Pink cedar, 271
Pink orchidtree, 323
Pink shower cassia, 361
Pink shower, 363
Pinlekanazo, 487
Pino amarillo, 613
Pino australiano, 365, 367
Pino avellano, 613
Pino blanco, 599, 611, 621
Pino candelillo, 609
Pino canis, 609
Pino caribea, 597
Pino chino, 607, 617
Pino colombiano, 425
Pino colorado, 613, 617, 623
Pino cubano, 597
Pino de Australia, 365, 367
Pino de Jalisco, 605
Pino de las Sierras, 623
Pino de mar, 365
Pino de moctezuma, 611
Pino de montaña, 425, 629
Pino de pacho, 629
Pino del Paraguay, 307
Pino garabatillo, 601
Pino garabato, 601
Pino hayuelo, 425, 629
Pino lacio, 621
Pino liso, 621
Pino llorón, 609, 617
Pino Misionero, 307
Pino ocote, 613, 623
Pino Paraná, 307
Pino prieto, 601, 613
Pino real, 611, 621
Pino rojo, 471, 623
Pino romerón, 425, 629
Pino triste, 617
Pino xalocote, 617
Pino, 367, 425, 611, 613
Piñon francés, 449
Pirwi, 695
Pisonay, 445
Pisquín, 277
Pito, 443, 449
Piton, 481
Piú, 571
Plátano, 499, 559
Plumillo, 393
Plumo de oro, 641
Pochote, 383
Pocora, 481
Poinciana, 427
Poirier, 733
Pois quenique, 563

Poison lasinette, 393
Pokhout, 473
Polak, 571
Pomoy, 571
Pookadi, 733
Poor man's orchid, 323, 329
Poró blanco, 449
Poró de cerca, 443
Poró extranjero, 451
Poró gigante, 451
Poró, 449
Poroto, 445
Poroton, 445
Portiatree, 747
Poruto, 445
Possentrie, 495
Possum wood, 495
Postentrie, 495
Petro, 313
Powasa djoemoe, 415
Pracaxy, 589
Pradoo, 655
Pradu, 659
Prickly holly, 767
Pride of Barbados, 341
Primavera, 715, 719
Probado, 693
Pronto alivio, 477, 481
Pudding pipe tree, 359
Puerto Rico royal palm, 681
Puede, 733
Puh, 571
Pumpo, 649
Pumpunjuche, 583
Pung, 571
Punk-tree, 549
Purga, 297
Purging cassia, 359
Purple bauhinia, 327
Purple haiti-haiti, 745
Purple heart, 587
Putumayo, 357
Quaruba, 757
Quahuayo, 361
Quebracho blanco, 393
Quebracho, 313, 393, 589
Queñua, 631
Quenuina, 631
Querebere, 733
Quesillo, 287
Quesito, 429
Queuña, 631
Quewiña, 631
Quebra barriga, 749
Quebrahacha, 313
Quillu-sisa, 757
Quina silvestre, 269
Quina, 499, 567
Quindú canela, 499
Quinhuar, 631
Quini'cco, 559
Quinillo dorado, 297
Quiñual, 631
Quiñuar, 631
Quira, 297, 627
Quirei, 627
Quitacalzón, 313, 477
Rabito, 295
Rabo de lagarto, 767
Rac-champo, 555
Rain-tree, 685
Rainbow shower, 363

Índice de Nombres Comunes

Raisin bord-de-mer, 387
 Raisin la mer, 387
 Raisinier bord-de-mer, 387
 Rakuda, 495
 Ramo de orquídea, 327
 Ramón blanco, 331
 Ramón de costa, 429
 Ramón, 331
 Ranggu, 319
 Rarningobche, 699
 Ratón, 675
 Ratoncillo, 675
 Red bird of paradise, 341
 Red cabbage tree, 297
 Red cedar, 375
 Red iron gum, 461
 Red mahogany, 515
 Red mangrove, 675
 Red sandalwood, 273
 Red tamarind, 393
 Redietjabesi, 297
 Regenboom (Dutch), 685
 Réglisse, 273
 Requia de altura, 481
 Rere erepare, 297
 Resedá, 563
 Retama de cerro, 431
 Retama, 431, 585
 Retamola siempre-viva, 585
 Rhodesian mahogany, 515
 Rifari, 733
 River oak, 365
 River she-oak, 365
 Robanchab, 763
 Roble amarillo, 667, 733
 Roble australiano, 471
 Roble barcino, 663
 Roble blanco, 663, 667, 669, 671, 693, 719
 Roble colorado, 663, 667, 719
 Roble coral, 733
 Roble de pelota, 471
 Roble de sabana, 719
 Roble de San Luis, 719
 Roble de yugo, 719
 Roble del río, 719
 Roble gateado, 313
 Roble macuelizo, 719
 Roble morado, 719
 Roble negro, 667
 Roble prieto, 719
 Roble sabanero, 719
 Roble sedoso, 471
 Roble, 579, 663, 667, 669, 671, 673, 719,
 Rode kabbes, 297
 Rode locus, 503
 Roghu, 301
 Romerillo, 253
 Ronron, 313
 Rosa morada, 719
 Rosa, 499
 Rosadillo, 703
 Rough-branched mexican pine, 611
 Royal mahogany, 353
 Royal palm, 681, 683
 Ruanchap, 763
 Saaman, 685
 Saayab, 531
 Saba, 579, 583
 Sabah salwood, 263
 Sabana kwari moeleidan, 337

Sabana mango, 337
 Sabanero, 405
 Sabcú moruno, 393
 Sabcú, 393
 Sabino, 481
 Sable, 693
 Sablier, 495
 Sablito, 693
 Sacha mandioca, 545
 Sacha-poroto,
 Sachafruto, 445
 Sachapuroto, 445
 Sachapuruto, 445
 Sacpacche, 753
 Sacpucte, 753
 Sadao tiam, 319
 Sado, 321
 Sagua, 499
 Saibo, 449
 Saino, 291
 Saint Domingo apricot, 539
 Saint Martin rouge, 297
 Saint Martin, 297
 Sak-ya, 547
 Sakiab, 531
 Salaam, 405
 Saladillo, 757
 Salmwood, 405
 Salvadera, 495
 Sama, 685
 Samán blanco, 685
 Samán negro, 685
 Samán, 277, 685
 Samana, 685
 Samanigua, 651
 Sambogum, 713
 Sampige, 555
 San juan blanco, 763
 San juan peludo, 763
 San juan, 763
 San juanillo, 763
 San pedrano, 763
 Sandal beadtree, 273
 Sandal, 361
 Sándalo, 361, 567
 Sandbox tree, 495
 Sangolica, 313
 Sangre de drago, 579
 Sangre drago, 755
 Sangre, 755
 Sangredo falso trysil, 589
 Sangredo, 589
 Sangrillo, 627, 763
 Sangualica, 313
 Sangué-sugueira, 313
 Sanko, 301
 Santa maría, 347, 747
 Santa Rosa, 751
 Sapodilla, 547
 Sapote blanco, 547
 Sapote chico, 547
 Sapote colorado, 547
 Sapote, 547
 Sapotí, 547
 Sapucaia, 521
 Sapupira da varzea, 297
 Sarandí amarillo, 733
 Saru, 365
 Satanícuá, 719
 Sauce espino, 585
 Sauce, 367, 585
 Savanna serrette, 337

Sayuc, 763
 Scotch ebo, 499
 Sea trumpet, 411
 Sea-side grape, 387
 Seagrape, 387
 Seaside hibiscus, 493
 Seaside mahoe, 747
 Sebo, 579, 763
 Seda blanca, 495
 Sempangan, 555
 Sena, 655
 Senia'mba, 559
 Sentang, 319
 Seplina, 323
 Serdani, 499
 Seringueira, 491
 Shack-shack, 277, 525
 Shamba, 555
 Shamel ash, 465
 Shapana, 733
 Shaving bush, 649
 She-oak, 367
 Sheku, 697
 Shembuga, 555
 Shilo blanco, 649
 Shilo colorado, 649
 Shilo, 649
 Shingle tree, 271
 Shortleaf ironwood, 367
 Shweta garjan, 435
 Siamese cassia, 697
 Sikró, 431
 Silk cotton-tree, 383
 Silk tree, 279
 Silky oak, 471
 Simiri, 503
 Singer-tree, 277
 Singrá, 431
 Sipoeloejoeroe maladi, 415
 Sirguelito, 313
 Siricote, 409
 Siris-tree, 277
 Small redwood, 477
 Small-leaf mahogany, 711
 Smokewood, 405
 Smooth-leaved pine, 607
 Soeladan, 499
 Soeradan, 499
 Sohnja, 563
 Solera, 405
 Soleria (solerillo), 405
 Solerito, 405
 Sombra, 287
 Sombretere, 733
 Sor, 467
 Sorodon, 499
 Sorogá, 757
 Spanish carnation, 341
 Spanish cork, 747
 Spanish elm, 405
 Spanish mahogany, 711
 Spanish walnut, 639
 Spathodea, 699
 Spruce, 405
 St. Thomas tree, 323
 Stinking-toe, 361, 503
 Stutzuk, 431
 Subín, 255
 Subinche, 255
 Suchi amarillo, 733
 Suchil, 405
 Sulfatillo, 585

Índice de Nombres Comunes

- Sulfato, 585
 Sunder, 487
 Sundri, 487
 Sunzapote, 583
 Surá, 741
 Suradán, 499
 Suradanni, 499
 Surdina, 499
 Susuk, 431
 Swamp fukadi, 733
 Swamp inmortalle, 449
 Swamp kaway, 627
 Sweet acacia, 255
 Tabaca, 651, 685
 Tabachin, 341
 Tabaco de monte, 685, 751
 Tabaco, 751
 Tabacon, 751
 Tabarí, 415
 Tabasara, 639
 Tabeque, 755
 Tabuchín, 427
 Tacarigua, 571
 Tacay, 357
 Tachuelillo, 767
 Tacuraf, 405
 Taito, 639
 Talcoite, 331
 Talisai, 737
 Tall albizia, 285
 Tama palo santo, 405
 Tamaka, 321
 Tamarin, 725
 Tamarind, 725
 Tamarindier, 725
 Tamarindillo, 525
 Tamarindo, 393, 725
 Tamarinier, 725
 Tambor hormiguero, 405
 Tambor, 489, 571
 Tami, 571
 Tancar, 695
 Tangarana, 751
 Tanibouca, 733
 Tantan, 525
 Tapal, 337
 Tapaná, 499
 Tapanare, 499
 Taparo, 419
 Tapasquit, 535
 Tapatamal, 287
 Tapierín, 499
 Taray ulaya, 697
 Tarroema, 499
 Tauarí, 415
 Tawary, 415
 Tawekin oromariri, 415
 Tcha-tcha, 277
 Tea-tree, 549
 Teak, 729
 Teca, 729
 Teck, 729
 Tecla, 757
 Tecomate, 419
 Tekigurjan, 435
 Teloko-enoeroe, 499
 Telya garjan, 435
 Tentua koroi, 283
 Tepesóchil, 733
 Ternera, 287
 Terocarp, 655
 Terocarpus, 659
 Tesmol, 669
 Tetua koroi, 283
 Thitmagyi, 283
 Thitpyu, 283
 Tiacaciahuitt, 753
 Tiam, 319
 Tibet-tree, 277
 Tibigaro, 313
 Tikya gurjan, 435
 Tilia gurjan, 435
 Tillo, 331
 Tinto morado, 499
 Tinto, 485
 Tirigaro, 313
 Tirra o ira blanco, 753
 Tita-sopa, 555
 Toa, 367
 Toej, 613
 Tokadie-ballie, 499
 Toligarjan, 435
 Tomopio, 559
 Tonatzin, 599
 Tongke hutan, 263
 Tonka bean tree, 439
 Topa, 571
 Torito, 499
 Totumo, 419
 Trembler, 693
 Trementino, 639
 Tresmoles, 669
 Troko-enoeroe, 499
 Trompillo, 409, 481, 499
 Trompetillo, 371
 Trompette male, 693
 Trompillo de monte, 481
 Trompillo, 477,
 Tropical ash, 465
 Trovador, 495
 Trupillo, 641
 Tsikrá, 431
 Tsutsuc, 431
 Tulipán Africano, 699
 Tulipán de Japón, 745
 Tuliptree, 699, 747
 Tumarabu, 525
 Tural, 719
 Turkey gill, 393
 Turpentine tree, 335
 Turubuk, 481
 Tzapasnaca, 753
 Tzin, 609
 Tzoltzax, 331
 Uassacú, 495
 Uaxim, 525
 Uayab, 723
 Uayum, 723
 Uchy-rana, 297
 Uí, 495
 Ujushe blanco, 331
 Umbaua, 515
 Uña de cabra, 255
 Urana-u-yek, 559
 Urape, 323, 325
 Urari, 559
 Urero macho, 685
 Urero negro, 685
 Urero, 685
 Urimari, 415
 Urodibe, 559
 Urú, 571
 Uruazeiro (uraseiro), 405
 Urucurana de leite, 499
 Urucurana miri, 499
 Urucurana, 499
 Urunday-ibá, 313
 Urunday-para, 313
 Urunday-pytá, 313
 Urxk, 431
 Uswal, 445
 Utaatigo, 405
 Uurushi numi (murushinim), 405
 Uva caleta, 387
 Uva de mar, 387
 Uva de playa, 387
 Uva, 387
 Uvero, 387
 Vainilla, 701
 Vainillo, 509
 Vakai, 697
 Vaquero, 429
 Vara de humo, 405
 Vara santa, 751
 Varía amarilla, 405
 Varía colorada, 405
 Varía prieta, 405
 Varia, 405
 Varilla, 347
 Varillo, 713
 Varital variable, 323
 Velli kadambu, 301
 Venadillo, 703
 Vieille fille, 277
 Vivaseca, 431
 Vlinderbloem, 323
 Volador, 489, 733, 751
 Vreemoesoehoedoe, 297
 Wa-cheé-va, 495
 Wa, 697,
 Wadala, 415
 Wadara-kakawalli, 415
 Wadara, 415
 Waikwabia, 499
 Walnut, 513
 Wanania, 559
 Wanarin, 559
 Waraka, 309
 Waranaka, 415
 Wata dje, 415
 Wataala, 415
 Watala, 415
 Water inmortalle, 449
 Water purifying tree, 563
 Wayacá, 473
 Wayam, 723
 Weeping willow, 367
 Wela, 309
 West Indian cedar, 375
 West Indian mahogany, 711
 West Indies cedar, 379
 West Indies mahogany, 711
 West Indies mimosa, 525
 West Indies-ebony, 277
 West-Indian-locust, 503
 Whistling-bean, 277
 Whistling-pine, 367
 White bottlebrush, 549
 White cedar, 579
 White mahogany, 519, 715
 White olivier, 733
 White popinac, 525
 White shower, 363
 White siris, 285
 Wild almond, 737
 Wild cabash, 347

Índice de Nombres Comunes

Wild cashew, 295
Wild craboo, 337
Wild mimosa, 525
Wild nutmeg, 755
Wild olive, 297
Wild orange, 477
Wild ruda, 431
Wild taman, 525
Wild tamarind, 393, 525, 589
Wild-cherry, 337
Wildake, 481
Win oudou, 499
Wine wood, 579
Woman's-tongue, 277
Wonder tree, 585
Wormwood, 297
Xbabalché, 431
Xbal-che', 531
Xicontsapotl, 547
Xsusuc, 431
Ya', 547
Yaba amarilla, 297
Yaba colorada, 297
Yaba, 297
Yabo, 297, 585
Yacti, 269
Yacushapana amarilla, 741
Yaga-biche, 313
Yaga-guienite, 567
Yagpsuy, 669
Yagrumo macho, 693
Yagual, 631
Yaque, 641
Yass, 585
Yava, 297
Yaxté, 719
Yayo, 535
Yellow casia, 697,
Yemane, 467
Yerbabuena, 333
Yoke, 313
Yomate, 313
Yuco, 337
Yumbin, 733
Yumbingue, 733
Yumeri, 757
Yuwartu, 559
Zapatero, 499, 579
Zapatón, 693
Zapote amarillo, 635
Zapote bobo, 583
Zapote de agua, 583
Zapote de cerro, 445
Zapote mamey, 637
Zapote, 547
Zapotillo, 477, 547
Zapotolongo, 583
Zapotón, 583
Zapuyul, 635
Zeedreifi, 387
Zeedruif, 387
Zempoalehuati, 753
Zongolica, 313
Zopilote, 393, 703, 757
Zorra, 685
Zorrillo hediondo, 675
Zorrillo, 675
Zorro, 313
Zwarte ingie pipa, 415
Zwarte kabbes, 297

ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS

- Abarema adenophora*, 102
Abarema macradenia, 50
Abies balsamea, 187
Abies concolor, 41
Abies faseri, 187
Abies guatemalensis var. *tacanensis* (Lundell) Martínez, 253
Abies guatemalensis, 41, 253
Abies religiosa (Kunth) Chltr., 41
Abies sibirica, 185
Abies tacanensis Lundell, 253
Acacia albida, 172
Acacia arborea (L.) Willd., 393
Acacia aspidioides G. Meyer, 589
Acacia aulacocarpa, 195
Acacia auriculiformis A. Cunn. ex Benth, 172, 177, 183, 190, 193, 195, 197, 255
Acacia biceps DC., 525
Acacia burkei, 172
Acacia caringa Ham., 525
Acacia catechu, 197
Acacia cavenia Bert., 257
Acacia confusa, 197
Acacia crassicarpa, 195, 197
Acacia decurrens Wendl, 265
Acacia drepanolobium, 164
Acacia erioloba, 172
Acacia farnesiana (L.) Willd., 123, 126, 170, 257
Acacia frondosa Willd., 525
Acacia galpinii, 170
Acacia glauca DC., 525
Acacia guacamayo (Britton & Killip) Standl., 279
Acacia guachapele (Kunth) Dugand, 651
Acacia hawaiiensis (Rock) Degener y I. Degener, 261
Acacia hebeclada, 172
Acacia heterophylla Willd. var. *latifolia* Benth., 261
Acacia heterophylla, 107
Acacia holosericea, 197
Acacia Hybrid (mangium x auriculiformis), 259
Acacia karroo, 172
Acacia kauaiensis Hillebr., 261
Acacia koa A. Gray, 261
Acacia koa var. *hawaiiensis* Rock, 261
Acacia koa var. *lanaiensis* Rock, 261
Acacia koa var. *latifolia* (Benth.) St. John, 261
Acacia koa var. *waimeae* Hochr., 261
Acacia koaia Hillebrand, 261
Acacia koavar. waianaensis St. John, 261,
Acacia leptophylla DC., 257
Acacia leucocephala DC., 525
Acacia macroloba Willd., 589
Acacia mangium Willd., 107, 166, 171, 192, 195, 263,
Acacia mearnsii De Wild., 169, 171, 197, 265
Acacia melanoxylon, 165, 169, 171, 267
Acacia modesta, 197
Acacia mollissima De Willd., 265
Acacia nilotica, 166, 169, 172, 192, 195
Acacia procera Willd., 285
Acacia propinqua A. Rich., 685
Acacia raddiana, 197
Acacia saligna, 192
Acacia seyal, 169
Acacia tortilis, 133, 169, 172
Acer macrophyllum, 137
Acer platanoides, 131, 138
Acer pseudoplatanus, 59, 75, 135, 149
Acer saccharum, 187
Acosmium panamense, 269
Acrocarpus fraxinifolius Wight, 271
Acrocomia media, 126
Adansonia digitata, 171
Adenantha pavonina L., 273
Adenanthere mirosperma, 169
Aesculus hippocastanum, 20, 65, 72, 135, 146, 148, 149
Afrocarpus gracilior, 137
Agathis macrophylla, 137
Agelaea heterophylla, 159
Aglaia clarkii, 140
Agonandra racemosa, 39
Albizia adinocephala, 275
Albizia amara, 169
Albizia anthelmintica Brongn., 164
Albizia caribaea (Urb.) Britten y Rose, 279
Albizia guachapele (Kunth) Dugand, 651
Albizia gummifera (J.F. Gmel.) C.A. Sm., 169
Albizia hassleri (Chodat) Burkart, 279
Albizia lebbeck (L.) Benth, 122, 163, 165, 166, 167, 172, 277
Albizia longepedata (Pittier) Britton and Rose ex Record, 651
Albizia niopoides (Spruce ex Benth.) Burkart, 34, 70, 279
Albizia odoratissima (L. f.) Benth., 283
Albizia procera, 125, 169, 172, 285
Albizia richardiana King y Prain, 279
Albizia saman (Jacq.) F. Muell., 685
Albizia schimperana Oliv., 171
Albizia tanganyicensis, 164
Alchornea latifolia Sw., 287
Aldina latifolia, 88, 90
Alfaroa costaricensis, 11, 39
Alfaroa costaricensis Standl., 13, 289
Allanblackia stuhlmannii, 158
Allium cepa, 131
Alnus acuminata, 13, 20, 28, 38, 75, 291, 293
Alnus arguta (Schlecht) Spach, 291
Alnus ferruginea HBK, 291
Alnus jorullensis HBK, 291, 293

Índice de Nombres Científicos

- Alnus mirbellii* Spach., 291
Alnus spachii (Reg.) Call., 291
Alternaria alternata, 188
Alternaria longissima, 183
Amapa guianensis (Aublet) Steudel, 353
Amaranthus caudatus, 229
Amaranthus cruentus, 229
Amaranthus hypochondriacus, 229
Amerimnon lineatum (Pittier) Standl., 421
Amerimnon retusum (Hemsl.) Standl., 421
Amoora wallichii, 141
Amphitecna sessilifolia, 38, 49
Anacardium excelsum (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels, 35, 49, 96, 295
Anacardium occidentale, 10, 49
Anacardium rhinocarpus D.C., 295
Anaxagorea crassipetala, 59
Anaxagorea phaeocarpa, 59
Andira inermis (W.Wright) Kunth ex DC., 35, 50, 84, 101, 127, 297
Andira jamaicensis (W. Wright) Urb., 297
Andira surinamensis, 50
Anneslia acapulcensis Britton y Rose, 343
Anneslia confusa (Sprague & L. Riley) Britton y Rose, 343
Anneslia similis (Sprague & L. Riley) Britton y Rose, 343
Annona cherimola, 20
Annona hypoglauca, 88
Annona muricata, 22, 33, 59, 71
Annona pittieri, 59
Annona reticulata, 20, 59
Annona squamosa, 20
Anonidium mannii, 86
Anthocephalus chinensis (Lam.) Rich. ex Walp., 301
Anthocephalus indicus A. Rich., 301
Anthocephalus cadamba Miq., 301
Anthodiscus chocoensis, 38
Antiaris toxicaria, 159
Antrocaryon nannanii, 86
Apeiba aspera Aubl., 305
Apeiba tibourbou, 49
Arachis hypogaea, 9, 71
Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze, 307
Araucaria brasiliensis, 307
Araucaria columnaris, 132, 137
Araucaria cunninghamii Aiton ex D. Don, 126
Araucaria excelsa, 190
Araucaria heterophylla, 125
Araucaria nemorosa, 137
Araucaria rulei, 137
Araucaria scopulorum, 137
Ardisia brenesii, 75
Artocarpus altilis, 59
Artocarpus brasiliensis, 309
Artocarpus heterophyllus, 309
Artocarpus maxima, 309
Artocarpus philippensis, 309
Asimina triloba, 59
Aspergillus niger, 190, 192, 193
Aspidosperma cruenata, 160
Aspidosperma megalocarpon, 35
Astronium fraxinifolium Schott ex Spreng., 313
Astronium fraxinifolium var. *glabrum* Engl., 313
Astronium graveolens Jacq., 38, 50, 88, 90, 106, 313
Astronium graveolens var. *brasiliense* Engl., 313
Astronium graveolens var. *inodorum* Triana & Planch., 313
Astronium graveolens var. *planchoniana* Engl., 313
Astronium planchonianum Engl., 313
Ateleia herbert-smithii, 106
Avicennia bicolor, 62
Avicennia germinans (L.) L., 62, 150, 153, 317
Avicennia marina, 72, 134, 146, 147, 148, 149, 150, 154
Avicennia nitida Jacq., 317
Azadirachta excelsa (Jack) Jacobs, 140, 319
Azadirachta indica A. Juss, 137, 138, 140, 149, 166, 167, 321
Azadirachta integrifolia, 319
Bahuinia kápleri Sagot, 323
Balizia elegans, 102
Bauhinia krugii Urban, 323
Bauhinia megalandra Griseb., 325
Bauhinia monandra Kurz, 323
Bauhinia multinervia (H.B.K.) D.C., 325
Bauhinia petersiana, 159
Bauhinia purpurea DC. ex Walp., 327
Bauhinia refescens, 172
Bauhinia retusa, 180
Bauhinia triandra Roxb., 327
Bauhinia variegata L., 329
Beilschmiedia erythrophloia, 164
Benthamia disciflora (Moc. y Sessé) Nak., 413
Bernoullia flammea, 70
Bersama abyssinica, 164, 167
Bertholletia excelsa, 10, 72, 75, 90, 124, 137
Betula aleghanensis, 188
Bignonia copaia (Aubl), 509
Bilila columbiana, 68, 72, 91
Billia hippocastanum, 68, 91
Bixa orellana, 15, 50, 75, 82, 137
Boehmeria nivea, 10
Bombacopsis quintata, 38, 88, 160, 166
Bombax angulata Sessé y Moc., 571
Bombax ellipticum H.B.K., 649
Bombax pentandrum Linn, 383
Bombax pyramidale Cav. ex Lam., 571
Bombax valetonii, 177
Botryodiplodia theobromae, 183, 185, 190
Botrytis cinerea, 184, 193
Brachystegia spiciformis, 169
Brosimum alicastrum Sw., 19, 28, 331
Brunellia costaricensis Standl, 333
Brunfeldsia guianensis, 82
Buchenavia capitata, 216, 219
Buchenavia oxycarpa, 88
Buchenavia tetraphylla, 124
Bucida buceras L., 122, 222
Buddleja americana, 75
Burkea africana, 172
Burkea racemosa, 172
Bursera gummifera L., 335
Bursera ovalifolia (Schldl.) Engl., 335
Bursera simaruba (L.) Sarg., 35, 59, 75, 84, 105, 106, 222, 335
Byrsonima crassifolia H. B. K, 33, 234, 337
Byrsonima crispa, 33, 58
Byrsonima cumingana Juss., 337
Byrsonima fendleri Turcz, 337
Byrsonima panamensis Beurl, 337
Byrsonima pulchra Sessé and Mocino ex DC., 337
Byrsonima spicata, 124
Cabralea canjereana, 86
Caesalpina pulcherrima (L.) Sw., 341
Caesalpinia decapetala, 172
Cailliea macrostachya Steud, 589
Calatola costaricensis, 67, 74, 90, 96, 101
Calliandra acapulcensis (Britton & Rose) Standl., 343
Calliandra calothyrsus Meisn, 343
Calliandra calothyrsus, 171
Calliandra confusa Sprague y L. Riley, 343
Calliandra saman (Jacq.) Griseb., 685
Calliandra similis Sprague y L. Riley, 343
Calopogonium mucunoides, 167
Calophyllum antillanum Britton, 347
Calophyllum brasiliense Cambess., 10, 15, 47, 58, 65, 71, 76, 77, 78, 82, 84, 90, 115, 347
Calophyllum brasiliense var. *antillense* (Britton), 10
Calophyllum chiapense Standl., 347
Calophyllum inophyllum L., 351

Índice de Nombres Científicos

- Calophyllum lucidum* Benth, 347
Calophyllum mariae, 166
Calophyllum piaroanum A. Castillo y C. Gil, 347
Calophyllum rekoii Standl, 347
Caloscypha fulgens, 184, 185
Calycanthus occidentalis, 75
Calycophyllum candidissimum, 106
Camella sinensis, 137, 138, 152
Cananga odorata, 12, 20, 29, 59
Capparis pittieri, 38
Carapa guianensis Aubl., 10, 19, 47, 50, 71, 76, 88, 90, 140, 353
Carapa latifolia Willdenow, 353
Carapa macrocarpa Ducke, 353
Carapa nicaraguensis C. de Candolle, 353
Carapa procera, 140
Carapa slateri Standl, 353
Carapa trijuga Willd., 477
Carica papaya, 69, 137
Carolinea insignis, 649
Carum carvi, 71
Carya illinoensis, 10
Caryocar costaricense Donn, 38, 58, 75, 77, 78, 101
Caryocar villosum, 127
Caryodendron orinocense H. Karst, 357
Casearia arborea, 15, 82
Casearia decandra, 82
Casearia guianensis, 82
Caspereopsis monandra (Kurz) Britton y Rose, 323
Caspereopsis purpurea (L.) Pittier, 327
Cassia bakeriana, 183
Cassia fistula L., 172, 359
Cassia grandis L.f., 13, 50, 84, 96, 166, 361
Cassia javanica L., 126, 363
Cassia multijuga, 132
Cassia nodosa, 172
Cassia siamea, 172
Cassia sieberiana, 172
Castanea mollissima, 129
Castanea sativa, 149
Castanopsis carlesii, 173
Castanospermum australe, 150, 181
Castilla elastica, 13
Casuarina cunninghamiana Miq., 193, 196, 198, 365
Casuarina equisetifolia L. ex J.R. y G. Forst, 192, 196, 198, 367
Casuarina litoria Rumph., 367
Casuarina littoralis Salisb., 367
Catappa domestica Rumph., 737
Catostema fragrans, 49
Cecropia bicolor Kl., 371
Cecropia commutata Schott, 371
Cecropia concolor, 179
Cecropia digitata Ten. exMiq., 371
Cecropia latiloba, 88, 179
Cecropia membranacea, 88, 179
Cecropia mexicana Hemsl., 371
Cecropia mexicana var. *macrostachya* Donn. Sm., 371
Cecropia obtusifolia Bertol., 179, 205, 206, 371
Cecropia panamensis Hemsl., 371
Cecropia peltata L., 217
Cecropia schiediana Kl., 371
Cecropia schreberiana, 217, 221
Cecropia ulei, 179
Cecropia vogeleri Burret, 371
Cedrela bogotensis Triana y planchón, 373
Cedrela mexicana Roem., 140, 373
Cedrela montana Moritz ex Turcz., 373
Cedrela odorata L., 15, 34, 39, 88, 140, 190, 223, 375
Cedrela pacayana Harms, 379
Cedrela subandina Cuatrecasas, 373
Cedrela tonduzii C. DC., 379
Cedrela toona, 140
Cedrus deodara, 190
Ceiba pentandra (L.) Gaertn., 38, 75, 160, 166, 383
Celtis africana, 171, 172, 174
Celtis iguanae, 86
Celtis sinensis, 174
Ceratonia chilensis Mol., 641
Ceratozamia mexicana, 114
Cerdana alliodora R. y P., 405
Chaetopetelea mexicana L., 753
Chionanthus virginicus, 133
Cholophora tinctoria, 13
Chukrassia tabularis A. Juss., 140
Chuncoa amazonia J.F. Gmel., 733
Chuncoa amazonica, 733
Chuncoa obovata (Ruiz y Pav.) Pers., 733
Ciboria batschiana, 184, 190
Cinnamomum camphora, 171, 176
Cinnamomum philippinense, 167
Cinnamomum subavenicum, 164
Cinnamomum subavenium, 137
Cissus dinklagei, 86
Citharexylum mocinnii, 82
Citrus aurantifolia, 137, 138
Citrus halimii, 137, 138
Cleistopholis patens, 29
Clerodendrum cephalanthum, 159
Cnidoscylus aconitifolius, 228, 229
Coccoloba tueckheimi, 12, 88
Coccoloba uvifera (L.) L., 20, 387
Cocos nucifera L., 10, 71, 91, 127, 164, 389
Coffea arabica, 10, 71, 137, 138
Coffea canephora, 137
Cojoba arborea (L.) Britton y Rose, 34, 47, 50, 62, 69, 393
Cojoba austrina (Standl. y L. O. Williams) L. 393
Cojoba costaricensis, 62, 69
Cola nitida, 227
Columba angustifolia, 307
Colutea americana Mill., 431
Colletotrichum gloeosporoides, 183, 185, 190
Combretum binderaum, 160
Combretum fragrans, 160
Combretum molle, 160
Combretum sericeum, 160, 163
Compsonera sprucei, 67, 71, 74
Copaifera aromatica Dwyer, 50, 397
Copaifera camibar, 35, 401
Cordia alliodora (Ruiz y Pav.) Oken, 34, 88, 90, 96, 122, 125, 160, 405
Cordia alliodora var. *boliviana* Chodat y Vischer., 405
Cordia alliodora var. *glabra* DC., 22, 405
Cordia allodorata, 166
Cordia andina Chodat, 405
Cordia bicolor, 84
Cordia cerdana (R. & P.) R. & S., 405
Cordia chamissoniana var. *complicata* R. y P. 405
Cordia dodecandra A. DC., 409
Cordia gerascanthus forma *martinicensis* Chodat, 405
Cordia gerascanthus forma *micrantha* Chodat, 405
Cordia gerascanthus Jacq., 166, 405
Cordia gerascanthus sensu *Griseb.*, 405
Cordia gerascanthus var. *domingensis* Cham., 405
Cordia gerascanthus var. *subcanescens* DC., 405
Cordia goudoti Chodat., 405
Cordia macrantha Chodat., 405
Cordia sinensis, 171
Cordia subcordata Lam., 411
Cordia sulcata DC., 124
Cordia velutina Mart., 405
Cornus capitata Sessé y Moc., 413
Cornus disciflora DC., 75, 413
Cornus disciflora f. *floccosa* (Wanger) Rickett, 413
Cornus disciflora var. *floccosa* (Wanger Standl.), 413
Cornus floccosa Wanger, 413

Índice de Nombres Científicos

- Corylus americana*, 10
Corylus avellana, 137, 138
Corylus cornuta, 137
Corymbia citriodora, 193
Corypha umbraculifera L., 124
Coumarouna panamensis Pitt., 439
Couralia rosea (Bertol.) Donn. Sm., 719
Couratari bragancae R. Kunth, 415
Couratari guianensis Aubl., 50, 415
Couratari panamensis Standl., 415
Couratari pulchra Sandw., 415
Couratari scottmori, 35
Covanillesia platanifolia, 50
Crataeva benthamii, 88
Crataeva religiosa, 75
Crescentia amazonica, 88
Crescentia cujete L., 38, 49, 122, 419
Crotalaria longirostrata, 228, 229
Croton astroites, 222
Croton floribundus, 86
Croton priscus, 91
Croton rigidus, 222
Crudia amazonica, 88, 90
Cryptospora longispora, 190
Crysophyllum cainito, 75, 86, 137
Cucullaria ferruginea (Mart.) Spreng., 759
Cucurbita pepo, 226
Cupania glabra, 68
Curatella americana L., 88
Curvularia lunata, 192, 195
Cyathocalyx sumatranus, 29
Cybistax donnell smithii, 715
Cybistax millsii Miranda, 715
Cycas media, 41
Cydonia oblonga, 58
Cymbopetalum costaricense, 59
Cymbopetalum torulosum, 59
Cyrilla racemiflora, 206, 221
Cytospora intermedia, 184
Dacrycarpus dacrydioides, 137
Dacryodes excelsa, 217, 220
Dalbergia cochinchinensis, 183
Dalbergia hypoleuca Pittier, 421
Dalbergia lineata Pittier, 421
Dalbergia miscolobium, 22
Dalbergia retusa Hemsl., 22, 50, 117, 165, 421
Dalbergia sissoo Roxb., 126
Dalechampia pentaphylla, 86
Decussocarpus rospigliosii (Pilg.) De Laub., 425
Delonix elata, 169
Delonix regia (Bojer ex Hook.) Raf., 172, 234, 427
Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch., 429
Desmopsis bibracteata, 59
Dialium guianense, 82
Dialyanthera otoba (Humb. y Bonpl.) Warb., 579
Diclidanthera laurifolia, 86
Didymopanax morototoni, 166, 693
Dioiccia tetrandia L., 357
Diospyros kirkii, 158
Diospyros nicaraguense, 19, 88
Diphysa americana (Mill.) M. Sousa, 12, 50, 431, 433
Diphysa robinoides Benth., 431, 433
Dipterocarpus alatus Roxb. & G. Don, 137
Dipterocarpus grandiflorus, 164
Dipterocarpus intricatus, 137
Dipterocarpus jourdainii Pierre., 435
Dipterocarpus laevis Buch., 435
Dipterocarpus tuberculatus, 137
Dipterocarpus turbinatus Dyer, 435
Dipterocarpus turbinatus Gaertn., 435
Dipteryx odorata, 62, 137
Dipteryx oleifera, 13, 19, 35, 76, 439
Dipteryx panamensis (Pittier) Record y Mell, 10, 12, 13, 19, 22, 35, 47, 50, 62, 82, 101, 115, 117, 118, 120, 439
Dorstenia contrajerva, 227
Drimys granadensis, 12
Dryobalanops aromatica, 177
Duabanga grandiflora, 177
Dysoxylum cauliflorum, 140
Eganthus poeppigii van Teighem, 559
Ekebergia senegalensis, 140
Elaeis guineensis, 10, 71, 137, 138
Elaeis oleifera, 10
Elaeocarpus japonica, 173
Elaphrium ovalifolium, 335
Endusa punctata (Radlk.), 559
Entada scandens, 72
Entada werbaeana J. Presl., 589
Entandrophragma angolense, 140
Entandrophragma candollei, 140
Entandrophragma utile, 140
Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb., 34, 50, 69, 70, 72, 95, 106, 126, 441
Enterolobium saman (Jacq.) Prain ex King, 685
Ephedra nevadensis, 46
Erblichia odorata, 50
Erythrina atosanguinea, 449
Erythrina berteriana Urb., 443
Erythrina caffra, 449
Erythrina cochleata, 37
Erythrina crista-galli, 37
Erythrina edulis Triana ex Micheli, 445
Erythrina esculenta Spague, 445
Erythrina fusca Lour., 449
Erythrina glauca Willd., 449
Erythrina lorenoi F. Macbride, 445
Erythrina megistophylla Diels, 445
Erythrina micropteryx, 451
Erythrina neglecta, 443
Erythrina poeppigiana, 37, 451
Erythroxylum coca, 10, 22, 227
Escallonia myrtilloides, 15
Eschweilera costaricensis, 47, 50
Eschweilera ovalifolia, 88
Eschweilera panamensis, 47, 50
Eschweilera tenuifolia, 88
Espedicia macrophylla, 35
Eucalyptus alba, 194
Eucalyptus brassiana S.T. Blake, 455
Eucalyptus camaldulensis Dehnh., 164, 183, 193, 194, 457
Eucalyptus citriodora, 190, 193, 194
Eucalyptus crebra, 193, 194
Eucalyptus deglupta, 194
Eucalyptus globulus, 164, 194
Eucalyptus grandis, 193, 194
Eucalyptus hybrid, 190, 194
Eucalyptus melanophloia, 193, 194
Eucalyptus muculata, 164
Eucalyptus nitens, 194
Eucalyptus paniculata, 164
Eucalyptus pellita, 193, 194
Eucalyptus robusta, 124, 194
Eucalyptus rostrata, 457
Eucalyptus saligna Sm., 194, 459
Eucalyptus tereticornis Sm., 193, 194, 461
Eucalyptus umbrellata (Gaertn) Domin, 461
Eucalyptus urophylla S.T. Blake, 463
Eugenia fortida, 222
Eugenia ligustrina, 86
Euphorbia pulcherrima, 32
Faidherbia albida, 169, 172
Feuillea filicifolia (Lam.) Kuntze, 393
Feuillea niopoides (Spruce ex Benth.), 279
Ficus citrifolia P. Miller, 124

Índice de Nombres Científicos

- Fragaria vesca*, 59
Franixus americana var. *uhdei* Wenzig, 465
Franixus chiapensis Luncell, 465
Fraxinus uhdei (Wenz.) Lingelsh., 50, 465
Fueilleea saman (Jacq.) Kuntze, 685
Garcinia intermedia, 75
Garrya laurifolia, 75
Genipa americana L., 75, 96, 117
Geoffraea inermis (W. Wright) W. Wright, 297
Geoffroea jamaicensis var. *inermis* W. Wright, 297
Geoffroea jamaicensis W. Wright, 297
Gimbernatea obovata Ruiz y Pav., 733
Gimbernatia oblonga Ruiz & Pav., 741
Ginkgo biloba, 109, 114
Gliricidia sepium (Jacq.) Steud., 50, 106, 164
Gloeosporium quercinum, 184
Glycine max, 9, 131
Gmelina arborea Roxb., 166, 167, 180, 190, 467
Goethalsia isthmica, 469
Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret, 10, 35, 59, 75, 471
Gossypium arboreum, 10
Gossypium hirsutum, 10, 50
Granatum guianensis (Aublet) O.Kuntze, 353
Granatum nicaraguensis (C. de Candolle), 353
Grevillea robusta A. Cunn. ex R. Br., 169, 190, 471
Grewia milbraedii, 86
Grias cauliflora, 13, 90
Guaiabara uvifera House, 387
Guaiacum officinale L., 127, 473
Guaiacum sanctum, 12, 75, 82, 96, 107, 475
Guajacum sanctum, 475
Guamia mariannae, 29
Guarea bijuga C. DC., 477
Guarea borisii Harms, 481
Guarea brachystachya Sessé y Mocifo ex DC., 477
Guarea brevianthera C. DC., 477
Guarea bullata Radlk., 477
Guarea cedrata, 140
Guarea chiapensis Blake, 477
Guarea chichon C. DC., 481
Guarea chiricana Standl., 477
Guarea cook-griggsii C. DC., 477
Guarea culebrana C. DC., 481
Guarea donnell-smithii C. DC., 477
Guarea erythrocarpa C. DC., 477
Guarea excelsa Kunth, 477
Guarea excelsa var. *dubia* Blake, 477
Guarea filiformis Ruiz y Pav. ex C. DC., 477
Guarea filiformis var. *cinerascens* C. DC., 477
Guarea filiformis var. *pallida* C. DC., 477
Guarea fulva Triana y Planch., 477
Guarea fulva var. *mexicana* C. DC., 477
Guarea gigantea Triana y Planch, 481
Guarea glabra Vahl, 140, 477
Guarea glabrescens (Hooker & Arn.) Blake, 477
Guarea grandifolia DC., 86, 481
Guarea heterophylla Blake, 477
Guarea humilis Bertero ex DC., 477
Guarea kegelii Turczaninow, 477
Guarea lherminieri C. DC., 477
Guarea longipetiolata C. DC., 481
Guarea luxii C. DC., 477
Guarea makrinii Blake, 477
Guarea mancharra Cuatrec, 481
Guarea matudai Lundell, 477
Guarea megalantha Roem., 481
Guarea megantha A. Juss., 481
Guarea microcalyx Harms, 477
Guarea microcarpa C. DC., 477
Guarea mucronulata C. de Candolle, 353
Guarea obtusata Blake, 477
Guarea palmeri N. E. Rose ex C. DC., 477
Guarea pauciflora Sessé y Moc., 477
Guarea pittieri C. DC., 481
Guarea polyantha Blake, 477
Guarea purpurea C. DC., 477
Guarea rhopalocarpa Radlk., 19
Guarea rovirosae C. DC., 477
Guarea schomburgkii C. DC., 477
Guarea swartzii C. DC., 477
Guarea syringoides C.H. Wright, 477
Guarea ternifoliola C. DC., 477
Guarea thompsonii, 140
Guarea tonduzii C. DC., 477
Guarea trompillo C. DC., 481
Guarea tuerckheimii C. DC., 477
Guarea vahliana A. Juss., 477
Guarea virescens C. DC., 477
Guazuma ulmifolia Lam., 84, 86, 126, 222
Guilandina moringa Lam., 563
Gustavia hexapetala, 12
Gustavia superba, 90, 106, 179
Gyrocarpus jattrophifolius, 20, 88
Haematoxylum brasiletto H. Karst, 106
Haematoxylum campechianum L., 485
Hamamelis virginiana, 133
Hamelia patens, 37
Hampea platanifolia, 10
Hasseltia floribunda, 15
Helianthus annuus, 49, 71, 132
Helicteres guazumaefolia, 59
Heliocarpus americanus, 10
Heliocarpus appendiculatus, 10, 49, 88
Heritiera fomes Buch.-Ham., 487
Heritiera minor Roxb, 487
Hernandia didymantha, 12, 19, 88
Hernandia sonora L., 489
Hernandia stenura, 28
Hevea brasiliensis Müll, 50, 65, 90, 91, 135, 491
Hevea spruceana, 88
Hibiscus elatus, 124,
Hibiscus populneus Linn., 747
Hibiscus tiliaceus f. *albiflorus* (Degener y Greenwell, 493
Hibiscus tiliaceus f. *immaculatus* (Degener y Greenwell, 493
Hibiscus tiliaceus L., 123, 493
Hippomane mancinella L., 127
Hoerdum vulgare, 9, 132
Homalium racemosum, 15
Hopea ferrea, 157, 159, 164
Hopea odorata Roxb., 134, 176, 181
Howea forsteriana, 138
Hura crepitans L., 19, 91, 495
Hyeronima alchorneoides Allemão, 11, 19, 20, 20, 28, 65, 125, 499
Hyeronima alchorneoides var. *stipulosa*, 499
Hyeronima caribaea Urban, 499
Hyeronima chocoensis Cuatrec, 499
Hyeronima ferruginea (Tul.) Tul., 499
Hyeronima heterotrichia Pax y Hoff., 499
Hyeronima laxiflora (Tul.) Müll-Arg., 499
Hyeronima mattogrossensis Pax y Hoff., 499
Hyeronima mollis Müll-Arg., 499
Hyeronima oblonga, 125
Hyeronima ovatifolia Lundell, 499
Hyeronima tectissima L. A. Standl, 499
Hymenaea courbaril L., 13, 50, 84, 96, 122, 167, 168, 223, 503
Hymenolobium mesoamericanum, 12, 13, 50, 101, 107, 120
Hyperanthera moringa Willd., 563
Ilex skutchii, 74
Illisum anisatum, 59
Illisum verum, 59
Inga acreana, 170
Inga cinerea Humb. y Bonpl ex Willd., 685
Inga jinicuil Schltld, 505
Inga leiocalycina, 38

Índice de Nombres Científicos

- Inga paterno*, 62, 505
Inga salutaris Kunth, 685
Inga saman (Jacq.) Willd., 685
Inga vera Willd., 127, 217, 219
Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don, 50, 70, 166, 179, 509
Jacaranda copaia var. *paraensis* Huber, 509
Janipha loeflingii var. *multifida*, 545
Jugans andina Triana y Cortés, 511
Juglans colombiensis Dode, 511
Juglans honorei Dode, 511
Juglans jamaicensis C. DC., 126
Juglans neotropica Diels, 511
Juglans olanchana Standl, 513
Juniperus procera, 159, 173
Juniperus virginiana, 95
Khaya anthotheca (Welw.), 140, 159, 515
Khaya grandifoliola, 140
Khaya ivorensis, 140
Khaya nyasica Stapf ex Baker f, 515
Khaya senegalensis (Desr.) A. Juss., 137, 140
Klainedoxa gabonensis, 86
Laetia corymbulosa, 88, 177
Laetia procera, 35
Laetia suaveolens, 88
Lafoensia acuminata, 517
Lafoensia puniceifolia, 90
Lafoensia speciosa (Kunth) DC., 517
Lagerstroemia speciosa, 124
Laguncularia racemosa (L.) C.F. Gaertn., 62, 519
Landolphia kirkii, 136
Lansium domesticum, 140
Lantana arida, 222
Larix occidentalis, 45
Larix sibirica, 185
Laurus indica Siebmann, 593
Lectuca sativa, 229
Lecythis ampla, 10, 15, 19, 35, 50, 65, 70, 71, 72, 77, 78, 115, 521
Lecythis ampullaria Miers, 521
Lecythis armiliensis Pittier, 521
Lecythis bogotensis Miers, 521
Lecythis boyacensis R. Kunth, 521
Lecythis costaricensis Pittier, 521
Lecythis couratari Spreng, 415
Lecythis curranii Pittier, 521
Leucaena blancii Goyena, 525
Leucaena glabrata Rose, 525
Leucaena glauca (L.) Benth., 525
Leucaena greggii Watson, 525
Leucaena latisiliqua (L.) W.T. Gillis, 525
Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit, 72, 124, 125, 168, 169, 172, 174, 180, 183, 190, 222, 525
Leucaena salvadorensis Standl., 525
Licania arborea, 106
Licania platypus, 101
Lindera megaphylla, 137
Lingoum cambodianum Pierre, 659
Lingoum glaucinum Pierre, 659
Lingoum gracile Pierre, 659
Lingoum macrocarpum (Kurz) O. Ktze., 659
Lingoum oblongum Pierre, 659
Lingoum parvifolium Pierre, 659
Lingoum pedatum Pierre, 659
Linum usitatissimum, 10
Liquidambar styraciflua, 131
Liriodendron tulipifera, 59, 133
Lithocardium alliodorum (R. y P.) Kuntze, 405
Lithocardium gerascanthus var. *alliodorum*, 405
Lithocardium gerascanthus var. *domingense*, 405
Lithospermum caroliniense, 22
Litsea acuminata, 164
Lonchocarpus hondurensis Benth, 529
Lonchocarpus longistylus Pittier, 531
Lonchocarpus pentaphyllus, 165
Lonchocarpus rugosus Benth, 533
Lovoa trichiloides, 140
Loxopterygium sagotii, 90
Luehea meiantha, 469
Luehea seemannii Triana y Planch., 15, 50, 179, 535
Lupinus arboreus, 170
Lysiloma guachapele (Kunth) Benth., 651
Mabea fistulifera, 32, 35, 37
Macadamia integrifolia, 11, 50
Macadamia ternifolia, 10
Machaonia portoricensis, 222
Maclura tinctoria, 13, 39, 75
Macrobasseltia macroterantha, 70, 88
Macrozamia communis, 45
Macrozamia riedlei, 45
Maesopsis eminii Engl., 125, 169
Maga grandiflora (DC.) Urban, 745
Magnolia hondurensis A. Molina R., 537
Magnolia poasana (Pittier) Dandy, 12, 13, 59, 74
Malpighia crassifolia L., 337
Malpighia pulchra Sessé y Moc., 337
Malvaviscus arboreus, 37
Mammea africana, 86
Mammea americana L., 126, 127, 539
Mammea emarginata Moc. y Sesse ex DC, 539
Mangifera indica, 35, 58, 65, 84, 123, 134
Mangium montanum Rumph., 263
Manihot dichotoma Ule, 541
Manihot enneaphylla, 545
Manihot glaziovii, 177
Manihot grahami Hook., 545
Manihot lobata, 545
Manihot tweedieana f. *nana*, 545
Manihot tweedieana var. *lobata*, 545
Manihot tweedieana, 545
Manilkara bidentata, 216, 217, 218, 219, 221
Manilkara chicle, 68, 223
Manilkara zapota (L.) P. Royen, 68, 75, 547
Markhamia lutea, 159
Maronobea coccinea Aubl., 713
Maronobea esculenta Arrudo, 713
Melaleuca leucodendron (L.) L., 549
Melaleuca quinquenervia (Cav.) S.T. Blake, 127, 549
Melia azadirachta, 75
Melia azedarach Linn., 122, 140, 321
Melia excelsa, 319
Melia indica (A. Juss.) Brand, 321
Melia parviflora Moon., 321
Melia volkensii, 171
Melicoccus bijugatus, 58
Metrosideros collina, 551
Metrosideros polymorpha Gaudich., 179, 180, 551
Metrosideros polymorpha var. *macrophylla*, 179
Metrosideros polymorpha var. *polymorpha*, 179
Mezzetia leptopoda, 29
Mezzetopsis creaghi, 29
Michelia aurantiaca Wall, 555
Michelia champaca L., 134, 555
Michelia compressa, 134
Micropholis crotonioides, 68
Mimosa arborea L., 393
Mimosa divaricata Jacq., 393
Mimosa elata Roxb., 285
Mimosa filicifolia Lam., 393
Mimosa glauca L., 525
Mimosa juliflora Swartz, 641
Mimosa macroloba (Willd.) Poir., 589
Mimosa odoratissima Roxb., 283
Mimosa procera Willd., 285
Mimosa saman Jacq., 685
Minquartia guianensis Aubl., 10, 47, 58, 67, 71, 74, 77, 78, 82, 84,

Índice de Nombres Científicos

- 92, 96, 101, 102, 104, 106, 115, 559
Minuartia macrophylla Ducke, 559
Minuartia parvifolia A. C. Sm., 559
Minuartia punctata (Radlk.) Sleumer, 559
Monadera myristica, 35
Montezuma grandiflora DC., 745
Mora oleifera, 88, 90, 96, 158, 745
Mora paraensis, 88, 90
Moringa moringa (L.) Millsp., 563
Moringa nux-ben Perr., 563
Moringa oleifera Lam., 123, 563
Moringa pterygosperma Gaertn., 563
Mucor hiemalis, 186
Muelleria frutescens, 50
Muntingia calabura L., 75, 84, 127
Myrcia splendens, 75
Myrcianthes fragans, 58, 75
Myrica rubra, 157
Myriocarpa longipes, 39
Myristica fragans, 10, 13, 20, 50, 70, 74
Myristica otoa Humb. y Bonpl., 579
Myrobalanus obovatus (Ruiz y Pav.) Kuntze, 733
Myrosporum frutescens, 22, 50, 101
Myroxylon balsamum (L.) Harms, 50, 101, 567
Myroxylon balsamum var. *punctatum* (Klotzsch, 567
Myroxylon punctatum Klotzsch, 567
Myroxylon swartzia, 97
Myroxylon toluiferum A. Rich., 567
Myroxylon toluiferum Kunth, 567
Myrrhinium atropurpureum, 36
Nageia montana, 629
Nageia rospigliosii, 425
Nauclea cadamba Roxb., 301
Naucleopsis naga, 13
Neobalanocarpus heimii, 177
Neolitsea acuminatissima, 167
Neolitsea ariabilima, 161, 173
Neolitsea parvigemma, 137, 173
Neolitsea variabilima, 164
Nephelium lappaceum, 76
Ochroma bicolor Rowlee, 569, 571
Ochroma boliviana Rowlee, 571
Ochroma concolor Rowlee, 571
Ochroma grandifolia Rowlee, 569, 571
Ochroma lagopus Sw., 177, 569, 571
Ochroma lagopus var. *bicolor* (Rowlee) Standl., 571
Ochroma lagopus var. *occigranatisensis* Cuatrec., 571
Ochroma limonensis Rowlee, 571
Ochroma peruviana L. M. Johnst., 571
Ochroma pyramidale Cav., 38, 126, 569, 571
Ochroma pyramidale var. *bicolor* (Rowlee), 571
Ochroma pyramidale var. *concolor* (Rowlee), 571
Ochroma tomentosa Humb. y Bonpl., 571
Ochroma tomentosa var. *ibarrensis* Benoist, 571
Ochroma velutina Rowlee, 571
Ocotea austinii C.K. Allen, 10, 12, 84, 575
Ocotea irazuensis Lundell, 575
Ocotea usambarensis, 158, 159
Ocotea tenera, 20, 166
Oleocarpon panamensis (Pittier) Dweyer, 439
Ononis sicula, 165
Oreodoxa regia (HBK), 683
Oreomunnea pterocarpa (HBK), 11, 88
Ormosia krugii Urban, 122
Ormosia velutina, 96
Oryza sativa, 9, 138
Otoba novogranatensis Moldenke, 13, 19, 67, 71, 77, 78, 579
Otoba otoba (Humb. & Bonpl.) H. Karst., 579
Pachira aquatica Aubl., 38, 97, 583
Pachira quinata (Jacq.) Dugand., 38
Palmas cocos Miller, 389
Paramachaerium gruberi, 50
Paraserianthes falcataria, 175
Pariti tiliaceum (L.) Britton., 493
Paritium tiliaceum (L.) Juss. Ex St. Hill., 493
Parkia biglobosa, 172
Parkia bicolor, 20
Parkia discolor, 90,
Parkia pendula, 38
Parkinsonia aculeata L., 126, 172, 585
Parkinsonia aculeata, 172
Parkinsonia thornberi M.E. Jones, 585
Pauletia multinervia Kunth, 325
Pelliciera rhizophorae, 62
Peltogyne purpurea Pittier, 38, 50, 587
Peltophorum africanum, 172
Peltophorum lasyrachi, 172
Peltophorum pterocarpum, 172
Pentaclethra brevipila Benth., 589
Pentaclethra filamentosa Benth., 589
Pentaclethra macroloba (Willd.) Kuntze, 10, 19, 50, 76, 86, 91,
 106, 118, 589
Persea americana Mill., 19, 126, 127, 593
Persea gratissima Gaerthner, 593
Persea kusanoi, 167
Persea praecox Poep., 593
Persoonia guareoides Willdenow, 353
Pestalotiopsis disseminata, 193
Pettitia domingensis Jacq., 122
Phanera purpurea (L.) Benth., 327
Phanera variegata (L.) Benth., 329
Phaseolus vulgaris L., 9, 146, 147, 148
Phellodendron wilsonii, 173
Phoenix dactylifera, 71
Phomopsis quercella, 184
Phyllostylon brasiliense Capan ex Benth, 50
Phytelephas macrocarpa, 71
Phytolacca rivinoides, 221
Picea abies, 79, 185
Picea glauca, 186, 187
Picea sitchensis, 190
Pimenta dioica, 10
Pimenta guatemalensis, 75
Pinus ayacahuite C. Ehrenb, 41
Pinus banksiana, 178
Pinus caribaea Morelet, 41, 124, 169, 597
Pinus cembra, 79
Pinus chiapensis (Martínez) Andresen, 599
Pinus devoniana, 611
Pinus donnell-smithii, 611
Pinus douglasiana var. *maximinoi*, 609
Pinus ehrenbergii, 611
Pinus elliotii, 131, 132
Pinus filifolia, 611
Pinus gordoniana, 611
Pinus gracilis Roezl, 607
Pinus greggii Engelm. exParl., 601
Pinus grenvilleae, 611
Pinus jaliscana Pérez de la Rosa, 605
Pinus leiophylla Schiede and Dieppe, 607
Pinus leiophylla Schiede ex Schldl y Cham., 607
Pinus lindleyana, 611
Pinus macrophylla, 611
Pinus macvaughii Carbajal, 605
Pinus maximinoi H.E. Moore, 41, 609
Pinus montezumae Lamb., , 41, 611
Pinus monticola Douglas ex D. Don, 186
Pinus occidentalis, 611
Pinus oocarpa Schiede ex Schldl., 41, 613
Pinus oocarpa var. *ochoterena* (Mart.), 623
Pinus orizabae Gordon, 621
Pinus patula Schiede y Deppe, 41, 122, 185, 617
Pinus patula ssp. *tecunumanii* (Eguiluz y Perry), 623
Pinus patula var. *jaliscana* (Pérez de la Rosa) Silba., 605

Índice de Nombres Científicos

- Pinus pinea*, 188
Pinus ponderosa, 133
Pinus pseudostrobus Lindl., 621
Pinus pseudostrobus var. *tenuifolia* Shaw., 609
Pinus resinosa, 190
Pinus roxburghii, 190
Pinus rudis, 611
Pinus russeliana, 611
Pinus sinclairii, 611
Pinus strobus var. *chiapensis* Martínez, 599
Pinus strobus, 185, 186, 187
Pinus sylvestris L., 79, 185, 186
Pinus taeda, 131, 132, 190
Pinus tecunumanii Eguiluz y J. P. Perry, 623
Pinus tenuifolia Benth., 609
Pinus wallichiana, 190
Pinus winchesteriana, 611
Piscidia carthagenensis, 106
Pistacia simaruba, 335
Pisum sativum, 132
Pithecellobium adiantifolium (Kunth), 177
Pithecellobium adinocephalum Donn. Sm., 275
Pithecellobium arboreum (L.) Urban, 393
Pithecellobium austrinum Standl, 393
Pithecellobium caribaeum Urb., 279
Pithecellobium cochleatum, 170
Pithecellobium discolor Pitt., 275
Pithecellobium dulce, 70, 190
Pithecellobium filicifolium (Lam.) Benth., 393
Pithecellobium inaequale, 177
Pithecellobium longepedatum Pittier, 651
Pithecellobium niopoides Spruce ex Benth., 279
Pithecellobium saman (Jacq.) Benth., 685
Pithecellobium hassleri Chodat, 279
Pithecellobium samanigua (Pittier) J.F. Macbr., 651
Pithecolobium guachapele (Kunth), 651
Placospermum buxifolium, 50
Platanus occidentalis, 131, 186
Platylobium formosum, 165
Platymiscium pleiostachyum, 50
Platymiscium pinnatum (Jacq.) Dugand, 50, 627
Platypodium elegans, 165
Podocarpus costaricensis, 41, 80
Podocarpus falcatus, 157
Podocarpus guatemalensis, 39, 41, 43, 80
Podocarpus macrophyllus, 164
Podocarpus macrostachyus, 41, 80
Podocarpus milanjanus, 180
Podocarpus montanus (Humb. y Bonpl. Ex Willd.) Lodd., 629, 645
Podocarpus nagi, 164
Podocarpus rospigliosii Pilger, 425
Podocarpus standlleyi, 645
Podocarpus taxifolia, 629
Podocarpus usambarensis, 157
Poinciana pulcherrima L., 341
Poinciana regia Bojer, 234, 427
Poincianella pulcherrima L., 341
Pollicourea riparia, 217, 219, 221
Polygonum uvifera L., 387
Polylepis besseri Hieron, 631
Polylepis crista-galli Bitter, 631
Polylepis incana H.B.K. ssp. *brachypoda* Bitter, 631
Polylepis racemosa Ruiz y Pavón var. *lanata*, 631
Polylepis triacotandra Bitter, 631
Poncirus trifoliata, 138
Poulsenia armata, 19
Pouteria campechiana (Kunth) Baehni, 635
Pouteria congestifolia, 68
Pouteria cuprea, 178
Pouteria sapota (Jacq.) H.E. Moore y Stearn, 637
Pouteria viridis, 68
Prestoea montana, 216, 219, 221
Prestonia surinamensis, 59
Prioria copaifera Griseb., 47, 50, 62, 76, 101, 639
Prosopis chilensis (Mol.) Stuntz, 641
Prosopis juliflora (Sw.) DC., 125, 126, 641
Prosopis alata, 177
Prosopis argentina Burkart, 177
Prosopis chilensis, 177
Prosopis flexuosa, 177
Prumnopitys montana, 629
Prumnopitys standleyi (Buchholz & Gray) de Laub., 41, 43, 80, 645
Prunus africana, 134
Prunus annularis Koehne, 647
Pseudobersama mossambicensis, 140
Pseudobombax ellipticum (Kunth) Dugand, 649
Pseudobombax munguba, 177
Pseudobombax septenatum, 15
Pseudocedrela kotschyi, 140
Pseudosamanea guachapele (Kunth) Harms, 34, 70, 651
Pseudotsuga menziesii, 45, 133, 186
Psidium friederichsthalianum, 58
Psidium guajava, 58, 226
Psychotria elata, 37
Pterocarpus angolensis DC., 127
Pterocarpus bayesi, 50
Pterocarpus blancoi Merr., 655
Pterocarpus cambodianus var. *callicolus*, 659
Pterocarpus carolinensis Kaneh., 655
Pterocarpus casteelsii De Wild. var. *ealensis*, 655
Pterocarpus echinatus Pers., 655
Pterocarpus hayesii, 101
Pterocarpus indicus Willd., 183, 190, 655
Pterocarpus klemmei Merr., 655
Pterocarpus macrocarpus Kurz., 122, 126, 659
Pterocarpus obtusatus Miq., 655
Pterocarpus officinalis Jacq., 101
Pterocarpus pallidus Blanco, 655
Pterocarpus papuanus F.V.M., 655
Pterocarpus pubescens Merr., 655
Pterocarpus rohrii, 165
Pterocarpus vidualianus Rolfe, 655
Pterocarpus wallichii Wight y Arn., 655
Pteroceltis tartarinowii, 174
Punica granatum, 49, 69
Pyrus communis, 58
Pyrus malus, 58
Qualea paraensis, 12, 13, 35
Quararibea asterolepis, 34
Quassia amara, 76
Quercus boquetensis Standl., 673
Quercus borucanas Trel., 673
Quercus bumelioides Liebm. Fide Trelease, 673
Quercus chiriquiensis Trel. ex C.H. Muller, 673
Quercus citrifolia Liebm., 673
Quercus copeyensis C.H. Mull., 663
Quercus copeyensis Muller emend E. Little, 663
Quercus costaricensis f. *kuntzei* Tret, 663
Quercus costaricensis Liebm., 665
Quercus endres, 665
Quercus eugenifolia f. *petiolata* Trel., 673
Quercus eugenifolia Liebm., 673
Quercus frazuensis, 665
Quercus gilva, 173
Quercus glauca, 173
Quercus granulata Liebm., 673
Quercus humboldtii Bonpl., 667
Quercus oleoides, 174, 669
Quercus oocarpa Liebm., 671
Quercus panamandinaeae Muller, 673
Quercus robur, 65, 72, 135, 136, 146, 147, 149
Quercus rubra, 154
Quercus sapotaefolia, 673
Quercus seemannii Liebm., 673

Índice de Nombres Científicos

- Quercus spinosa*, 173
Quercus warscewiczii Liebm., 671
Quercus yunkerii Trel., 671
Racosperma kauaiense (Hillebr.) Pedley, 261
Racosperma koa (A. Gray) Pedley, 261
Retrophyllum rospigliosii (Pilg) C.N. Page, 425
Rhizophora hystrix, 137
Rhinocarpus excelsa Bert. y Balb., 295
Rhizophora mangle L., 221, 234, 675
Rhizophora mangle var. *samoensis* Hochr., 675
Rhizophora racemosa, 62
Rhizophora samoensis (Hochr.) Salvoza, 675
Rhizopus oryzae, 193
Rhopala boissieriana Meissn, 679
Rhopala complicata Kunth, 679
Rhopala dentata R. Br., 679
Rhopala gardneri Meissn., 679
Rhopala macropoda Klotzsch y Karst, 679
Rhopala media R. Br., 679
Rhopala ovalis Pohl, 679
Rhopala tomentosa a. *integrifolia* Meissn, 679
Rhopala veraguensis Klotzsch es Meissn, 679
Rhus verniciflua, 133
Ricinus communis, 19, 71
Rollinia membranacea, 20
Rollinia pittieri, 117
Roseodendron dennell-smithii (Rose) Miranda, 715
Roseodendron millsii (Miranda) Miranda, 715
Roupala borealist Hemsl., 679
Roupala dariensis Pitt., 679
Roupala discolor Rusby, 679
Roupala dissimilis Pitt., 679
Roupala montana Aubl., 11, 15, 50, 679
Roupala montana var. *dentate* (R. Br.) Sleumer, 679
Roupala panamensis Pitt., 679
Roupala pyriformis Salisb, 679
Roupala repanda Lundell, 679
Roystonea borinquena O.F. Cook, 681
Roystonea elata (Bartr.) F. Harper, 683
Roystonea jenmanii (C.H. Wright) Burret, 683
Roystonea regia (Kunth) O.F. Cook, 137, 683
Roystonea ventricosa (C.H. Wright) Burret, 683
Ruella gigantea Aro, 749
Saarocephalus cadamba Kurz, 301
Saccharum officinarum, 226
Samanea arborea (L.) Ricker, 393
Samanea saman (Jacq.) Merr., 19, 34, 69, 70, 95, 96, 106, 109, 126, 164, 685
Samanea samanigua Pittier, 651
Sandoricum koetjape, 140
Santalum freycinetianum Gaudich, 689
Santalum involutum St. John, 689
Santalum freycinetianum var. *auwahaense* Stemmermann, 689
Santalum freycinetianum var. *lanaiense* Rock, 689
Santalum freycinetianum var. *pyrularium*, 689
Santalum freycinetianum var. *longifolium*, 689
Santalum lanaiense (Rock) Rock, 689
Santalum longifolium Meurisse, 689
Santalum majus St. John, 689
Santalum pyrularium A. Gray, 689
Santalum pyrularium var. *sphaerolithos* Skottsb., 689
Sapindus glabrescens Hook. & Arn., 477
Sapindus saponaria, 75, 97
Sapium laurocerasus Desf., 127
Sassafras randaiense, 161, 173
Schefflera morototoni (Aubl.) Maguire, Steyerl. y Frodin, 693
Schinus huingan Mol., 695
Schinus molle L. var. *huingan* (Mol.), 695
Schinus molle L., 695
Schinus molle var. *areira* (L.) DC, 695
Schizolobium parahyba, 102
Schotia brachpetala, 170
Sclerocarya birrea, 65
Sclerolobium costaricense, 50
Secale cereale, 9
Secretania loranthea Mull-Arg., 559
Secropia peltata, 219
Senegalia guacamayo Britton y Killip, 279
Senegalia liebrmannii Britton y Rose, 279
Senna siamea (Lam.) H.S. Irwin y Barneby, 697
Senna skinneri, 50
Senna spectabilis, 122
Sesbania sesban, 171
Shorea assamica, 177
Shorea obtusa, 183
Shorea parviflora, 177
Shorea pinanga, 166
Shorea robusta Gaertn, 150, 190
Shorea roxburghii, 134, 167, 176
Shorea siamensis, 167
Shorea stenoptera, 166
Sideroxylon persimile, 19
Simaba orinocensis, 178
Simarouba amara, 35, 84, 179
Simarouba glauca, 106
Simira moxonii, 49, 75, 96, 106
Siparuna grandiflora, 20
Sirococcus conigenus, 184
Sloanea faginea, 50
Sloanea latifolia, 50
Solanum americanum, 228, 229
Sparattosperma rosea (Bertol.) Miers, 719
Spathodea campanulata Beauv, 123, 699
Spathodea nilotica Seem., 699
Spinacea oleracea, 229
Spondias mombin, 58
Spondias purpurea, 58
Stachycarpus montana, 629
Sterculia apetala, 11, 96, 127
Stilaginella amazonica Tul., 499
Stilaginella ferruginea Tul., 499
Stilaginella laxiflora Tul., 499
Strychnos cocculoides, 158
Stryphnodendron excelsum Harms, 701
Stryphnodendron inaequale Benth., 701
Stryphnodendron microstachyum Poepp y Endl., 19, 70, 95, 102, 120, 701
Swartzia polyphylla, 162, 177
Swietenia humilis, 140
Swietenia macrophylla King, 15, 39, 124, 137, 140, 167, 178, 183, 185, 203, 223, 233, 703
Swietenia macrophylla x *mahogani*, 39, 707
Swietenia mahogani C. DC., 140, 711
Swietenia x *aubrevilleana* Stehlé & Cusin, 707
Symphonia globulifera L., 21, 34, 58, 82, 134, 713
Syzgium comuni, 165
Syzgium cormiflorum, 166
Syzygium jambos (L.) Alston, 58
Syzygium suborbiculare, 181
Tabebuia barbata, 88
Tabebuia chrysantha, 50
Tabebuia donnell-smithii Rose, 715
Tabebuia guayacan (Seem.) Hemsl., 717
Tabebuia mexicana (C. Mart. ex DC.) Hemsl., 719
Tabebuia millsii (Miranda), 715
Tabebuia palustris, 88, 90
Tabebuia pentaphylla (L.) Hemsl., 719
Tabebuia punctatissima (Kraenzl.) Standl., 719
Tabebuia rigida, 221, 221
Tabebuia rosea, 50, 70, 88, 160, 166, 719
Tabernaemontana, 75
Tachigali versicolor, 50
Talisia oliviformis (Kunth) Radlk., 723
Tamarindus indica L., 50, 69, 71, 725

Índice de Nombres Científicos

- Tamarindus occidentalis* Gaertn., 725
Tamarindus officinalis Hook, 725
Tapirira guianensis, 38
Tapirira mexicana, 38
Taxus mairei, 157, 173, 176
Taxus montana, 629
Tecoma evenia Donn. Sm., 719
Tecoma guayacan Seem, 717
Tecoma mexicana C. Mart. ex DC., 719
Tecoma punctatissima Kraenzl., 719
Tecoma rosea Bertol., 719
Tectona grandis, 126, 169, 180, 729
Terminalia amazonia (J.F. Gmel.) Exell, 12, 15, 19, 20, 22, 38, 46, 50, 88, 90, 96, 117, 161, 733
Terminalia badamia sensu Tul., 737
Terminalia bucidoides, 90
Terminalia catappa L., 86, 97, 122, 737
Terminalia chiriquensis Pittier, 741
Terminalia excelsa Liebm, 733
Terminalia hayesii Pittier, 733
Terminalia ivorensis, 161
Terminalia oblonga (Ruiz y Pav.) Steud., 46, 50, 90, 96, 106, 117, 741
Terminalia obovata (Ruiz y Pav.) Steud., 733
Terminalia odontoptera van Heurck & Möll, 733
Terminalia rubrigemnis Tul., 737
Terminalia tarapotensis van Heurck & Müll.-Arg, 741
Tetrapleura tetraptera, 86
Theobroma cacao, 10, 12, 15, 35, 134, 226
Thespesia grandiflora, 127, 745
Thespesia populnea (L.) Sol. ex Corrêa, 747
Thouinidium dodecandrum, 59
Thuja plicata, 133
Ticodendron incognitum, 13
Tilia americana, 75
Toluidra balsamum L., 567
Toona australis, 140
Toona ciliata, 140
Tovomitia tovomitopsis, 75
Treculia africana, 86
Trema micrantha, 82, 84
Trewia nidiflora, 169
Trichanthera gigantea (Bonpl.) Nees, 749
Trichilia americana, 140
Trichilia degreana, 150
Trichilia emetica, 140, 167
Trichilia martineaui, 140
Trichilia megalantha, 140
Trichilia monadelpha, 140
Trichilia prieuriana, 140
Trichilia tessmannii, 140
Trichosporum vesiculosum, 196, 197
Triplaris americana L., 88, 751
Triplaris auriculata, 751
Triplaris macombii var. *rufescens*, 751
Triplaris macombii, 751
Triplaris melaenodendron (Bertol.) Standl. y Steyerm., 751
Triplaris surinamensis, 50
Triplaris weigeltiana, 178
Triplochiton scleroxylon K. Schum, 125, 162
Triticum aestivum, 9
Triticum durum, 132
Trophis racemosa, 39
Tsuga heterophylla, 133
Turnera ulmifolia, 22
Turraeanthus africanus, 141
Uapaca guineensis, 86
Uapaca kirkiana, 159, 163
Ulmus americana L., 133
Ulmus carpinifolia, 131, 132, 133
Ulmus mexicana (Liebm.) Planch., 39, 753
Urera caracasana, 39
Vachellia farnesiana (L.) Wight y Arn., 257
Vangueria infausta, 171
Varronia tuberosa S. y M., 405
Veitchia merrilli, 138
Velasquezia melaenodendron, 751
Vigna radiata, 132
Virola koschnyi Warb., 10, 15, 19, 20, 67, 71, 115, 117, 120, 165, 755
Virola merendonis Pittier, 755
Virola nobilis, 166
Virola sebifera Aubl., 67, 117
Virola surinamensis, 67, 137
Vitex cooperi, 58, 88
Vitex cymosa, 88
Vitex keniensis, 163
Vitex orinocensis, 84
Vitex stahelii, 84
Vochysia allenii, 118
Vochysia ferruginea Mart., 118, 759
Vochysia guatemalensis Donn. Sm., 19, 88, 118, 763
Vochysia hondurensis Sprague, 124, 763
Vochysia hondurensis Standl., 763
Vochysia tomentosa Seem, 759
Vouacapoua americana, 85
Warburgia salutaris, 157
Ximenia americana, 105
Xylocarpus carapa Sprengel, 353
Xylopiya aromatica, 59, 82
Xylopiya brasiliensis, 118
Xylopiya frutescens, 59
Xylopiya sericophylla, 12
Xylosma intermedia, 39
Xymalos monospora, 158
Zamia floridana, 41
Zamia pumila, 45
Zanthoxylum tachuelo, 166
Zanthoxylum flavum Vahl, 125
Zanthoxylum kellermanii, 75, 767
Zanthoxylum martinicense, 126
Zanthoxylum mayanum Standl., 767
Zanthoxylum panamense P. Wilson, 767
Zea mays, 9, 71, 226
Zizania palustris, 150
Ziziphus chloroxylon, 84
Ziziphus cinnamomum, 84
Zygia saman (Jacq.) Lyons, 685

ÍNDICE DE FAMILIAS

- Acanthaceae (Acanthus), 749
 Aceraceae (Maple), 59, 75
 Amaranthaceae (Amaranth), 228
 Anacardiaceae (Cashew), 29, 38, 49, 50, 58, 69, 82, 84, 86, 87, 88, 90, 107, 139, 160, 295, 313, 695
 Annonaceae (Custard-Apple), 20, 33, 59, 68, 71, 75, 82, 84, 86, 88, 118, 164
 Apocynaceae, 35, 59, 70, 75, 82, 84, 160
 Aquifoliaceae (Holly), 74
 Araliaceae (Ginseng), 82, 84, 429, 693
 Araucariaceae (Norfolk Pine), 41, 307
 Arecaceae (Palm), 91, 389, 681, 683
 Asteraceae, 49, 91
 Betulaceae (Birch), 12, 20, 38, 75, 291, 293
 Bignoniaceae (Bignonia), 38, 49, 50, 88, 90, 91, 107, 160, 419, 509, 699, 715, 717, 719
 Bixaceae, 29, 50, 75, 82
 Bombacaceae (Kapok-Tree), 38, 49, 50, 68, 69, 75, 84, 86, 88, 90, 160, 164, 383, 569, 571, 583, 649
 Boraginaceae (Borage), 22, 34, 82, 84, 86, 87, 88, 90, 160, 405, 409, 411
 Brunelliaceae (Cedrillo), 333
 Burseraceae (Bursera), 35, 59, 69, 75, 82, 84, 86, 88, 109, 160, 164, 335
 Cactaceae, 29, 68, 74
 Caesalpiniodeae (See Fabiaceae), 14, 15, 38, 50, 76, 84, 86, 90, 160
 Cappariaceae, 38, 75, 84, 88
 Casuarinaceae (Casuarina), 13, 160, 365, 367
 Cecropiaceae (Cecropia), 82, 84, 88, 371
 Celastraceae (Hippocrateaceae) (Staff-Tree), 105
 Calycanthaceae, 33, 75
 Canellaceae, 160
 Careaneae, 68
 Carollinae, 83
 Caryocaraceae, 38, 58, 75, 77, 84, 86
 Casuarinaceae, 109
 Chenopodiaceae, 139
 Chrysobalanaceae, 58, 84, 86
 Cicadaceae, 77
 Clethraceae (White Alder), 75
 Clusiaceae (Mangosteen), 15, 58, 68, 75, 76, 77, 82, 84, 86, 91, 104, 347, 351, 539, 713
 Combretaceae (Indian Almond), 20, 39, 50, 62, 82, 86, 88, 90, 139, 160, 519, 733, 737, 741
 Commelinaceae (Spiderwort), 74
 Compositae (Sunflower), 139
 Cornaceae (Dogwood), 75, 413
 Connaraceae, 68, 82, 164
 Cruciferae (Mustard), 139
 Cucurbitaceae, 139, 226
 Cupressaceae (Cypress), 41
 Dilleniaceae, 82, 88
 Dioscoreaceae (Yam), 74
 Dipterocarpaceae (Dipterocarp), 139, 160, 164, 435
 Elaeocarpaceae, 50, 75, 82, 87, 88
 Ebenaceae (Ebony), 75, 88, 164
 Elaeagnaceae (Oleaster), 69
 Ericaceae, 75
 Euphorbiaceae (Spurge), 13, 29, 32, 35, 37, 38, 39, 50, 58, 69, 75, 82, 84, 86, 88, 91, 139, 160, 287, 357, 491, 495, 499, 541, 545
 Eupomatiaceae, 33
 Fabaceae (Caesalpiniodeae) (Bean), 13, 34, 35, 37, 38, 50, 62, 67, 68, 69, 76, 81, 82, 83, 84, 86, 87, 88, 90, 91, 102, 106, 107, 109, 236, 255, 257, 259, 261, 263, 265, 267, 269, 271, 273, 275, 277, 279, 283, 285, 297, 323, 325, 327, 329, 341, 343, 359, 361, 363, 393, 397, 401, 421, 427, 431, 433, 439, 441, 443, 445, 449, 451, 485, 503, 505, 507, 525, 529, 531, 533, 567, 585, 587, 589, 627, 639, 641, 651, 655, 659, 663, 665, 667, 669, 671, 685, 697, 701, 725
 Fagaceae (Beech), 13, 20, 39, 49, 76, 91, 106, 107, 164, 673
 Flacourtiaceae, 35, 39, 75, 82, 88, 90
 Garryaceae (Silk Tassel), 75
 Glossophaginae, 83
 Gramineae (Grass), 139
 Guttiferae (Mangosteen), 164, 236
 Hernandiaceae (Hernandia), 28, 88, 489
 Hippocastanaceae, 68, 91
 Hippocrateaceae (Celastraceae), 13
 Icacinaceae, 67, 74, 91, 96
 Illiciaceae, 59
 Juglandaceae (Walnut), 13, 39, 86, 88, 91, 289, 511, 513
 Krameriaceae (Ratany), 33
 Labiatae (Mint), 139
 Lauraceae (Laurel), 20, 25, 28, 29, 58, 76, 81, 82, 84, 86, 88, 102, 160, 164, 575, 593
 Lecythidaceae (Brazil-nut), 13, 35, 50, 75, 77, 84, 86, 88, 90, 91, 106, 160, 164, 415, 521
 Leguminosae (Legume), 139, 160
 Loganiaceae, 50, 75
 Lythraceae (Loosestrife), 90, 517
 Magnoliaceae (Magnolia), 25, 33, 59, 68, 74, 82, 537, 555
 Malpighiaceae (Barbados Cherry), 33, 58, 82, 86, 88, 337
 Malvaceae (Mallow), 20, 37, 160, 493, 745, 747
 Melastomataceae, 82, 84, 160
 Meliaceae (Mahogany), 39, 50, 68, 69, 75, 76, 82, 83, 84, 86, 88, 90, 91, 106, 139, 160, 236, 319, 321, 353, 373, 375, 379, 477, 481, 515, 703, 707, 711
 Melioideae, 319
 Meliosaceae, 34
 Mimosoideae, 15, 34, 37, 38, 50, 62, 76, 82, 83, 84, 86, 87, 91, 102, 107, 160
 Monimiaceae, 28, 84

Índice de Familias

Moraceae (Mulberry), 13, 20, 25, 39, 59, 75, 82, 84, 86, 87, 88, 160, 227, 309, 331
Moringaceae (Horseradish Trees), 563
Myristicaceae (Nutmeg), 13, 50, 67, 68, 70, 71, 74, 77, 82, 84, 88, 105, 160, 164, 579, 755
Myrsinaceae, 75, 82, 86, 87
Myrtaceae (Myrtle), 35, 58, 75, 82, 84, 86, 160, 195, 455, 457, 459, 461, 463, 549, 551
Nyctaginaceae, 32, 84
Ochnaceae, 35, 83, 90
Olacaceae, 58, 67, 74, 77, 82, 84, 102, 104, 105, 559
Oleaceae (Olive), 39, 50, 465
Opiliaceae, 39, 84
Orchidaceae (Orchid), 75
Palmae (Palm), 164, 236
Papilionoideae, 14, 15, 35, 37, 50, 68, 76, 82, 83, 84, 86, 88, 90, 91, 107, 160
Pinaceae (Pine), 39, 41, 139, 253, 597, 599, 601, 605, 607, 609, 611, 613, 617, 621, 623
Piperaceae, 67, 82, 84
Poaceae, 91, 226
Podocarpaceae (Podocarp), 39, 41, 80, 109, 425, 629, 645
Polygalaceae, 71, 83, 84, 86
Polygonaceae (Buckwheat), 50, 90, 160, 387, 751
Proteaceae (Protea), 50, 160, 471, 679
Punicaceae (Pomegranate), 49
Quiinaceae, 84
Rhamnaceae, 69, 75, 84
Rhizophoraceae (Mangrove), 62, 91, 675
Rosaceae (Rose), 20, 58, 82, 139, 631, 647
Rubiaceae (Madder), 22, 37, 49, 58, 70, 75, 82, 84, 86, 88, 106, 109, 237, 301
Rutaceae (Rue), 39, 58, 75, 84, 767
Salicaceae (Willow), 13
Santalaceae (Sandalwood), 689
Sapindaceae (Soapberry), 58, 59, 68, 75, 76, 82, 84, 723
Sapotaceae (Sapodilla), 68, 75, 84, 86, 91, 160, 164, 547, 635, 637
Simaroubacaceae, 69, 76, 82, 84, 86
Solanaceae, 82, 139
Sterculiaceae (Sterculia), 59, 84, 86, 160, 226, 227, 487
Taxaceae (Yew), 41
Taxodiaceae (Taxodium), 41
Theaceae, 62, 82
Ticodendraceae, 13
Tiliaceae (Linden), 35, 49, 50, 59, 75, 84, 86, 90, 305, 469, 535
Tinamidae, 81
Ulmaceae (Elm), 25, 39, 50, 82, 84, 86, 753
Urticaceae (Nettle), 39
Verbenaceae (Avicenniaceae) (Verbena), 58, 62, 82, 84, 86, 88, 160, 317, 467, 729
Vitaceae (Grape), 86
Vochysiaceae (Vochysia), 12, 35, 90, 105, 160, 759, 763
Winteraceae, 25
Zygophyllaceae (Caltrop), 75, 82, 107, 160, 473, 475

ORGANISMOS ASOCIADOS

- Achyloides bursirus*, 767
Acromyrmex sp., 381, 652, 734, 742
Actinomices albil, 292
Agouti paca, 354
Alnicola sp., 291
Alternaria alternata, 188, 189
Alternaria sp., 184, 188, 422
Alternaria alternata, 188, 196
Amblycerus sp., 407
Apolychrosis ambogonium, 608
Apolychrosis candidus, 600
Apolychrosis synchysis, 608
Ara sp., 354
Armillaria sp., 267
Arthroschista hilaralis, 302
Ascalapha odorata, 686
Aspergillus flavus, 188
Aspergillus niger, 190, 192, 193
Aspergillus sp., 184, 185, 192, 422
Atta cephalotes, 500, 734, 742, 767
Atta sp., 292, 767, 503, 647, 652, 764
Aulacaspis pentagona, 465
Aulographina, 193
Basiliscus basiliscus, 85
Bostrychidae, 381
Botryodiplodia theobromae, 185, 190, 197, 198
Botryodiplodia sp., 185, 194, 197, 198
Botryosphaeria, 196
Botrytis cinerea, 184, 193, 194, 196
Botrytis sp., 185
Brachus sp., 166
Bradyrhizobium spp., 345, 452
Brasillianus mexicanus, 314
Brentidae, 381
Caeoma conigenum, 608
Calandra linearis, 726
Caloscypha fulgens, 184, 185
Caluromys derbianus, 85
Candelaria, 742
Captotermes niger, 348
Caryedon cerratus, 726
Cecidomyia bisetosa, 610, 622
Cerambycidae, 381
Cercospora, 195, 380
Chaetomium sp., 192
Ciboria batschiana, 184, 189
Cladosporium herbarum, 188
Cladosporium, 185
Coccotrypes rhizophorae, 676
Coleoptera, 642
Colletotrichum gloeosporioides, 190, 197
Colletotrichum graminicola, 185
Colletotrichum sp., 194, 197, 292
Coniella australiensis, 193, 194
Coniothyrium, 188
Conophthorus conicolens, 608
Conophthorus ponderosae, 622
Conotrachelus sp., 580
Conotrachelus neomexicanus, 608
Corcyra cephalonia, 726
Corticium salmonicolor, 265, 310
Cronartium comandrae, 610
Cronartium conigenum, 610
Cryptospora longispora, 190
Cryptotermes brevis, 681
Ctenocolum salvini, 422
Curculionidae, 381
Curvularia brachyspora, 197, 198
Curvularia eragrostidis, 194, 197
Curvularia fallax, 194
Curvularia geniculata, 194
Curvularia inequalis, 194
Curvularia lunata, 192, 194, 195, 197, 198
Curvularia pallescens, 194, 197, 198
Curvularia pubescens, 194
Curvularia senegalensis, 194, 196, 197, 198
Curvularia verruculosa, 194
Curvularia sp., 193, 195, 197
Cydia montezuma, 622
Cylindrocladium clavatum, 194
Cylindrocladium sp., 197
Cytospora intermedia, 184
Cytospora, 193
Daldinia, 742
Darcula filum, 439
Dasyprocta leporina, 85, 767
Dasyprocta punctata, 354
Dendroctonus, 254
Diaphorte cubensis, 459
Dicheirinia binata, 450
Didelphys derbianus, 85
Didelphys marsupialis, 32, 85
Diorctria erythropasa, 600, 608, 610
Diorctria pinicolella, 608
Diplodia pinea, 617
Diplodia sp., 197
Dirphiopsis flora, 674
Dorstenia contrajerva, 227
Drechslera australiensis, 194
Drechslera halodes, 194
Drechslera rostrata, 194
Drechslera australiensis, 193
Drechslera sp., 197
Dysdercus sp., 572
Eira barbara, 85
Eutachypter psidii, 663
Fomes durissimus, 310
Formicidae, 767
Frankia sp., 368, 369
Fusarium equiseti, 197
Fusarium moniliforme, 194, 197, 198
Fusarium oxysporum, 189, 194, 197
Fusarium poae, 194
Fusarium roseum, 627
Fusarium semitectum, 194, 196, 197, 198
Fusarium solani, 186, 197
Fusarium sp., 184, 188, 190, 193, 194, 197, 292, 380, 619
Fusarium sporotrichioides, 186
Fusarium subglutinans f. sp pini, 619
Ganoderma lucidum, 310
Gloeosporium quercinum, 184
Glomus merredum, 345
Glomus velum, 345
Glomus, 369
Gnorimoschema sp., 476
Gonipterus sp., 457
Hansfordia sp., 197
Harknessia fumaginea, 193, 194
Harknessia hawaiiensis, 194
Helicotylenchus sp., 446
Helminthosporium sp., 197
Hemipteran, 446
Heterotermes convexinotatus, 348
Heterotermes tenuis, 348
Hexagonia, 742
Hoplomys gymnurus, 354
Hoplotylus sp., 446
Hylesia alinda, 500
Hymenoptera, 446
Hypsiphyla, 354, 380
Hypsiphya ferrealis, 354, 482
Hypsipyla grandella, 380, 478
Iguana iguana, 85
Iridopsis sp., 476
Kirramyces, 193
Kricogonia castalia, 476
Lasiodiplodia theobromae, 197
Lasiodiplodia, 195, 197
Lepidoptera, 436, 446
Lepiota sp., 439
Leptoglossus occidentalis, 608, 610, 622
Longidorus, 446
Lycogala, 439
Macrophomina phaseolina, 190, 194, 196, 198
Macrophomina sp., 194
Margaronia hilaralis, 302
Megastigmus albifrons, 622
Megastigmus sp., 254, 608, 610
Melampsoridium, 292
Meloidogyne sp., 446
Merobruchis columbinus, 687

Organismos Asociados

Microcyclus ulei, 492
Miridae, 446
Mocis latipes, 686
Mucor hiemalis, 186
Mucor, 185
Mycosphaerella, 193
Myoprocta excilis, 85
Nasua narica, 85
Nasutitermes corniger, 348
Oidium sp., 380
Ochyromera artocarp, 310
Odocoileus virginianus, 85
Ophiostoma, 184
Ostrinia nubilalis, 381
Pachymerus gonogra, 726
Papilio anchisidiades, 767
Paralipsa gularis, 726
Penicillium canadense, 193
Penicillium variabile, 189
Penicillium, 184, 185, 188, 192
Pestalotia sp., 184, 190, 197, 198
Pestalotiopsis disseminata, 193, 197
Pestalotiopsis funerea, 194
Pestalotiopsis mangiferae, 194
Pestalotiopsis neglecta, 194, 197
Pestalotiopsis phoenicis, 197
Pestalotiopsis sp., 193, 195, 196, 197, 198
Phassus triangularis, 465
Philander opossum, 85,
Phoma sp., 190, 195, 196, 197, 198
Phomopsis casuarinae, 196, 198
Phomopsis micheliae, 556
Phomopsis quercella, 184
Phomopsis, 190, 194, 195, 197, 292
Phyllocnistis meliacella, 380, 381
Phyllophaga, 652
Phytophthora, 189
Phytophthora cinnamomi, 594
Pignoporus, 742
Pinnaspis sp., 381
Pisolithus tinctorius, 597, 608, 622
Plasmodium spp., 227
Platyrodidae, 381
Poecilips rhizophorae, 676
Potos flavus, 85
Puccinia psidii, 195
Polyporus, 755
Pygiopachymerus sp., 503
Pyrilidae, 446
Pythium, 189
Ramularia sp. 193, 194
Rhinoceros sp., 402
Rhinocherus sp., 503
Rhizobiaceae, 702
Rhizobium, 264, 278, 344, 345, 369, 526
Rhizoctonia solani, 190, 196, 556
Rhizoctonia, 380
Rhizopus oryzae, 193
Rhizopus, 185, 192, 354
Rhizophthera dominica, 726
Rosellinia, 292
Rynchothrips champakae, 556
Rhynoclemmys annulata, 85
Sciurus granatensis, 292
Sclerotium, 380
Scytalidium sp., 729
Sematoneura atroviosella, 380, 381
Sphaeropsis sapinea, 617, 624
Sirococcus conigenus, 184
Sirococcus strobilinus, 186
Sphaeropsis sapinea, 622
Stator limbatus, 687
Sylvilagus brasiliensis, 292
Tapirus bardi, 85
Tayassu tajacu, 85, 354
Tayassu pecari, 354
Tenthredinidae, 446
Telephora terrestris, 597
Terestia meticulosalis, 446
Tetyra bipunctata, 610, 622
Tortricidea, 446
Tremetes, 742
Trichoderma, 184, 185, 192, 292
Trichosporum vesiculosum, 196, 197
Trichothecium, 185, 188
Urotylis punctigera, 556
Verticillium albo-atrum, 194
Verticillium sp., 192, 194
Xylaria, 742

FACTORES DE CONVERSIÓN

El MSAT enlista las unidades descriptivas acorde al Sistema Métrico Decimal, con las siguientes abreviaciones estándares:

cal	Caloría
cm	Centímetro
cm ²	Centímetro cuadrado
cm ³	Centímetro cúbico
°C	Grados centígrados
g	Gramo
ha	Hectárea
hl	Hectolitro
Kg	Kilogramo
Km	Kilómetro
l	Litro
m	Metro
m ²	Metro cuadrado
m ³	Metro cúbico
mb	Milibar
mm	Milímetro
mm ²	Milímetro cuadrado
mm ³	Milímetro cúbico
MPa	Megapascal

Las siguientes reglas de conversión fueron debidamente seleccionadas para apoyar a los usuarios en conversiones de unidades del Sistema Métrico al Sistema Inglés:

Tabla 1
Conversión del Sistema Métrico al Sistema Inglés

De	A	Multiplique por
Calorías/gramo	Pie-libras	3090.4
Centígrados	Fahrenheit	1.800 (°C) +32
Centímetros	Pulgadas	0.3937
Centímetros	Pies	0.0328
Centímetros cúbicos	Pulgadas cúbicas	0.06102
Metros cúbicos	Pies cúbicos	35.314
Metros cúbicos	Yardas cúbicas	1.307
Metros cúbicos	Pulgadas cúbicas	61023.7
Milímetros cúbicos	Pulgadas cúbicas	6.10237 x 10 ⁻⁵
Gramos	Onzas	0.035
Gramos	Libras	0.0022
Gramos/cm ³	Libras/galón	8.345
Hectáreas	Acres	2.47
Hectáreas	Pies cuadrados	107639.1
Hectáreas	Millas cuadradas	0.00386
Hectolitros	Bushels	2.838
Joules/gramo	BTU/(Libras x °F)	0.239
Kilogramos	Libras	2.205
Kilogramos/m ³	Libras/in ³	3.6 x 10 ⁻⁵
Kilogramos/ha	Libras/Acre	0.89
Kilómetros	Millas	0.6214
Litros	Onzas	33.814
Litros	Pintas	2.113
Litros	Cuartos	1.056
Litro	Galones	0.264
Litros/minuto	Galones/minuto	0.2642
Megapascuales	Libras/Pulgada cuadrada	145.0
Metros	Pulgadas	39.37
Metros	Pies	3.28
Metros	Yardas	1.094
Milibares	Libras/pulgada cuadrada	0.0145
Milímetros	Pies	0.00328
Milímetros	Pulgadas	0.0393
Centímetro cuadrado	Pie cuadrado	0.0010
Centímetro cuadrado	Pulgada cuadrada	0.1550
Metro cuadrado	Yarda cuadrada	1.196
Metro cuadrado	Acres	0.00024
Metro cuadrado	Pie cuadrado	10.763
Milímetro cuadrado	Pulgada cuadrada	0.00155