UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

MORFOLOGIA DE *Stryphnodendron excelsum* HARMS
(Leguminosae, Mimosaceae)

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias en la Escuela de Biología para optar al grado de Licenciado en Biología con énfasis en Botánica

Pablo Ignacio Acuña Chinchilla

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

1986

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
Escuela de Biología

Morfología de Stryphnodendrom excelsum Harms
(Leguminosae, Mimosaceae)

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

APROBADA

Eugenia Ma. Flores Vindas, Ph.D. — Directora de Tesis

Luis A. Fournier Origgi, Ph.D. — Miembro del Tribunal

Dora I. Rivera Luther, M.Sc. — Miembro del Tribunal

María I. Morales Zurcher, M.Sc. — Miembro del Tribunal

Carlos R. Villalobos Solé, M.Sc. — Director de Escuela
Miembro del Tribunal

Pablo Ignacio Acuña Chinchilla — Sustentante

DEDICATORIA

A Dios.

A mis padres.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su sincero agradecimiento a Eugenia María Flores V., Ph.D., Directora de Tesis, por sus valiosos consejos, su estímulo intelectual, su dedicación en la revisión del borrador y por financiar parcialmente este trabajo como parte del proyecto de investigación que lleva a cabo con el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) y la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

A Dora I. Rivera L. M.Sc., miembro del Tribunal, por su ayuda con el procesamiento del material y toma de fotografías de microscopía electrónica, sus recomendaciones y por la revisión final del texto.

A María Isabel Morales Z., M.Sc., Luis A. Fournier O., Ph.D., y Carlos R. Villalobos, M.Sc., miembros del Tribunal Examinador por su cooperación y sugerencias en la revisión del texto.

A la Lic. Isabel Ma. Carpio M. por su valiosa ayuda en la recolección del material, en el estudio de la madera y por el apoyo brindado.

Al personal de la Unidad de Microscopía Electrónica de la Universidad de Costa Rica, especialmente a las Biólogas Daisy Corrales y Ethel Sánchez por su valiosa colaboración.

Al personal de Laboratorio de Productos Forestales de la Universidad de Costa Rica, especialmente a la Ing. Ana Lorena Blanco, por su colaboración en el análisis químico de la madera.

A Adalberto Ramírez, Coordinador del Centro de Diseño y Ayuda Audiovisual (CEDAAINII) por su confianza y su valiosa ayuda, especialmente en la toma de fotografías de campo.

A los compañeros de la Cátedra de Anatomía Vegetal, especialmente a la Lic. Nelly Vásquez M. por sus recomendaciones y su valiosa ayuda.

A Nora María Rojas, por el trabajo mecanográfico.

A la Escuela de Biología y a su personal por toda la colaboración que me brindó durante mis años de estudio.

A mis padres y hermanos por su esfuerzo, comprensión y cariño.

A mi novia Shirley por su valiosa ayuda, su apoyo y su cariño.

A todos ellos y a todos aquellos que hoy escapan a mi mente, muchas gracias. Que Dios les pague.

INDICE

	Página
Tribunal Examinador	i
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Indice	v
Indice de Cuadros	vi
Indice de Figuras	vii
Resumen	viii
I: INTRODUCCION	1
II: REVISION DE LITERATURA	3
A. Posición taxonómica y distribución del género Stryphnodendrom	3
B. Descripción del género	4
C. Descripción de la especie	7
D. Importancia económica	10
E. Características climáticas y edáficas del sitio de colecta	10
III: MATERIALES Y METODOS	12
IV: RESULTADOS	16
A. Descripción de la especie	16
B. Distribución de la especie en Costa Rica	20
C. Secuencia de la progresión anual del patrón de crecimiento	30
D. Descripción anatómica	30
1. Anatomía del tallo	30
a. Crecimiento primario	30
b. Crecimiento secundario	32

i. Peridermis..... 32
ii. Floema secundario..... 33
iii. Cambium..... 33
c. Estudio de la madera..... 33
i. Características generales..... 33
ii. Descripción macroscópica..... 35
iii. Descripción microscópica..... 38
iv. Análisis químico..... 45
2. Anatomía de la raíz..... 45
a. Crecimiento primario..... 45
b. Crecimiento secundario..... 49
3. Anatomía de la hoja..... 51
a. Anatomía del nudo, pecíolo, pinnas y peciolulo..... 51
b. Venación del foliolulo..... 54
c. Anatomía del foliolulo..... 55
4. Morfología de la inflorescencia..... 58
a. Morfología general..... 58
b. Anatomía de la inflorescencia..... 61
c. Vascularización floral..... 61
d. Anatomía floral..... 66
i. Perianto..... 66
ii. Androceo..... 69
iii. Gineceo..... 72
5. Morfología del fruto..... 75
a. Anatomía del pericarpo..... 75
6. Morfología de la semilla..... 75

7. Germinación..... 78

V. DISCUSION..... 80

A. Consideraciones generales..... 80

B. Consideraciones taxonómicas..... 81

C. Consideraciones morfológicas..... 82

VI. LITERATURA CITADA..... 87

VII. APENDICE..... 91

INDICE DE CUADROS

CUADRO N°		PAGINA N°
1	Datos de los ejemplares de S. excelsum Harms (Leg. Mim., 1291) existentes en el Herbario Nacional (H.N.) del Museo Nacional de Costa Rica y en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (H.U.C.R.), San José, enero 1986.....	28
2	Características microscópicas (um) de los elementos de los vasos y rayos de S. excelsum (n-50) procedente de Horquetas de Sarapiquí, Costa Rica, marzo 1985.....	39
3	Tamaño de las fibras (um) de la madera de S. excelsum "Vainillo", (n-50) procedente de Horquetas de Sarapiquí, Costa Rica, marzo 1985.....	43
4	Contenido de humedad, cenizas y componentes químicos de la madera de S. excelsum.....	46
5	Propiedades físicas de S. excelsum, según la norma ASTM D 143-52. (Laboratorio de Productos Forestales, Universidad de Costa Rica, 1972).....	91
6	Propiedades mecánicas de S. excelsum obtenidas con material en condición verde según las normas de la ASTM D 143-52 (Laboratorio de Productos Forestales, Universidad de Costa Rica, 1972).....	92
7	Clasificación de las fibras según el factor Runkel en la fabricación de pulpa para papel.....	93

INDICE DE FIGURAS

FIGURA N°		PAGINA N°
1	Ramita terminal de S. excelsum que muestra la disposición de las hojas y los pulvinos en la base del peciolo.....	17
2	Fotografía al microscopio electrónico de barrido de un primordio foliar recubierto por un tomento de tricomas unicelulares (20X).....	18
3	Detalle de la figura anterior que muestra los tricomas unicelulares (400 X).....	18
4	Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la glándula del peciolo (40 X).....	21
5	Dibujo esquemático de la hoja de S. excelsum que muestra todas sus partes.....	22
6	Porción de una ramita terminal que muestra la disposición fascicular de las espigas en la axila de la hoja.....	23
7	Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una flor de S. excelsum Harms. La mayoría de las flores maduras pierden las anteras.....	24
8	Fotografía de primordios florales de S. excelsum al microscopio electrónico de barrido (50 X)....	25
9	a. Esquema de la flor de S. excelsum b. Diagrama y fórmula floral de S. excelsum.....	26
10	Fruto maduro de S. excelsum que muestra la disposición alterna de las semillas a ambos lados de la sutura ventral.....	27
11	Mapa de Costa Rica (Escala 1:200.000) que muestra las localidades donde se han recolectado los ejemplares de herbario de S. excelsum Harms según el Cuadro 1.....	29
12	Transición de crecimiento primario o secundario en una sección transveral de S. excelsum visto al microscopio de luz (10 X), se muestra la epidermis unicelular, la cutícula, la corteza, la médula y el tejido vascular.....	31

13 Sección longitudinal de la corteza externa del tallo de S. excelsum, que muestra la peridermis, una lenticela y el ritidoma (40 X)..... 34

14 Corte transversal de madera de S. excelsum en donde se observan los elementos de los vasos y el parénquima de los rayos (4 X)..... 36

15 Detalle de la figura 14 (10 X)..... 36

16 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de un corte transversal de madera de S. excelsum en donde se observa la forma ovalada de los elementos de los vasos (150 X)..... 37

17 Detalle de la figura 16 (1000 X) en donde se observan las puntuaciones de la pared de los elementos de los vasos. Observe la disposición interna de tejido en la pared que da la apariencia de revestimiento..... 37

18 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de un macerado de madera de S. excelsum mostrando un elemento de los vasos aislado (350X)..... 40

19 Detalle de la figura 18 (1000 X) en donde se observan las puntuaciones revestidas (Vestured pits"; Jane, 1956)..... 40

20 Detalle de un corte radial de madera de S. excelsum vista del microscopio electrónico de barrido en donde se observan los elementos de los vasos con sus paredes terminales (70 X)..... 41

21 Corte tangencial de madera de S. excelsum que muestra la distribución desordenada de los rayos uniseriados (10 X)..... 42

22 Sección radial de madera de S. excelsum que muestra un campo de cruce. Se observan los rayos homogéneos (40 X)..... 44

23 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de un macerado de S. excelsum que muestra las fibras (500 X)..... 47

24 Sección transversal de la raíz de S. excelsum que muestra la transición de crecimiento primario a secundario. Se observa la epidermis unicelular, una exodermis multiseriada, la corteza, la médula y el tejido vascular (10 X)..... 48

INDICE DE FIGURAS

FIGURA N°		PAGINA N°
1	Ramita terminal de S. excelsum que muestra la disposición de las hojas y los pulvinos en la base del peciolo.....	17
2	Fotografía al microscopio electrónico de barrido de un primordio foliar recubierto por un tomento de tricomas unicelulares (20X).....	18
3	Detalle de la figura anterior que muestra los tricomas unicelulares (400 X).....	18
4	Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la glándula del peciolo (40 X).....	21
5	Dibujo esquemático de la hoja de S. excelsum que muestra todas sus partes.....	22
6	Porción de una ramita terminal que muestra la disposición fascicular de las espigas en la axila de la hoja.....	23
7	Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una flor de S. excelsum Harms. La mayoría de las flores maduras pierden las anteras.....	24
8	Fotografía de primordios florales de S. excelsum al microscopio electrónico de barrido (50 X)....	25
9	a. Esquema de la flor de S. excelsum b. Diagrama y fórmula floral de S. excelsum.....	26
10	Fruto maduro de S. excelsum que muestra la disposición alterna de las semillas a ambos lados de la sutura ventral.....	27
11	Mapa de Costa Rica (Escala 1:200.000) que muestra las localidades donde se han recolectado los ejemplares de herbario de S. excelsum Harms según el Cuadro 1.....	29
12	Transición de crecimiento primario o secundario en una sección transveral de S. excelsum visto al microscopio de luz (10 X), se muestra la epidermis unicelular, la cutícula, la corteza, la médula y el tejido vascular.....	31

25 Corte transversal de raíz con crecimiento secundario de S. excelsum que muestra la peridermis, el floema y el xilema..... 50

26 Corte transversal de raíz con crecimiento secundario de S. excelsum; se observan los vasos agrupados (4X)..... 50

27 Diagrama del patrón de venación del pecíolo, raquis, pinnas, y los pulvinos de S. excelsum..... 52

28 Sección transversal de la porción media distal del pecíolo de la hoja de S. excelsum, mostrando la distribución de los tejidos (4 X)..... 53

29 Dibujo de un corte transversal del foliolulo de S. excelsum que muestra la distribución de los haces y de los parénquimas de empalizada y esponjoso..... 56

30 Dibujo que muestra la venación del foliolulo de S. excelsum..... 56

31 Microfotografía de la superficie adaxial del peciolulo y base de la lámina del foliolulo de S. excelsum que muestra un denso núcleo de tricomas unicelulares (80 X)..... 57

32 Microfotografía de la superficie abaxial del foliolulo de S. excelsum que muestra la agrupación de tricomas distribuidos unilateralmente sobre la vena media..... 57

33 Detalle de la figura 32 (300 X)..... 57

34 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de la superficie abaxial del foliolulo de S. excelsum que muestra una gran cantidad de estomas anomocíticus (500 X)..... 57

35 Corte transversal del margen derecho del foliolo de S. excelsum visto al microscopio de luz (20 X) que muestra la epidermis unicelular, el mesófilo y la vena intramarginal..... 59

36 Detalle de las venas del foliolulo de S. excelsum visto al microscopio de luz (40 X); se observa la vaina del haz formada por células rectangulares paralelas a las venas..... 60

37 Fotografía al microscopio electrónico de barrido del primordio de la inflorescencia protegida por una bráctea geminada; ambas estructuras están cubiertas de un tomento denso de tricomas aciculares (30 X)..... 62

38 Detalle de la figura 37 (500 X)..... 62

39 Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la porción distal del pedúnculo de la inflorescencia que muestra la bráctea geminada (20 X)..... 63

40 Sección transversal del pedúnculo de la inflorescencia de S. excelsum visto al microscopio de luz que muestra la epidemis unicelular, la corteza y el anillo vascular rodeado de esclerénquima (20 X)..... 64

41 Detalle de una sección transversal de la médula parenquimatosa del raquis de la inflorescencia de S. excelsum visto al microscopio de luz (40 X) se observan algunas células conteniendo drusas..... 64

42 Sección transversal del raquis de la espiga de S. excelsum vista al microscopio de luz (20 X). Se observan los tres haces que se proyectan del anillo vascular central y entran a la flor..... 65

43 Diagrama tridimensional de la flor de S. excelsum..... 67

44 Serie de diagramas de secciones transversales de la flor de S. excelsum (20 X)..... 68

45 Fotografía al microscopio electrónico de barrido de el cáliz de la flor de S. excelsum; se observan tricomas en toda su superficie (60 X)..... 70

46 Detalle de la figura 47 (600 X), que muestra los tricomas unicelulares..... 70

47 Fotografía al microscopio electrónico de barrido de el ápice de un pétalo de la flor de S. excelsum que muestra la superficie de aspecto papiloso y tricomas en la superficie externa (200 X)..... 71

48 Fotografía al microscopio electrónico de barrido de un primordio floral de S. excelsum, que muestra la posición doblada que tienen los filamentos y el estilo (60 X)..... 73

49 Detalle de la figura 48 (150 X)..... 73

50 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de una antera de la flor de S. excelsum que muestra la glándula pedicelada con epidermis papilosa (200 X)..... 74

51 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de una antera de la flor de S. excelsum mostrando la dehiscencia longitudinal (150 X)..... 74

52 Vascularización del gineceo de S. excelsum visto en un microscopio de luz (10 X)..... 76

53 Dibujos del fruto y de la semilla de S. excelsum.
a. Legumbre madura.
b. Esquema de una sección transversal del pericarpo del fruto inmaduro, se observa la distribución de los tejidos.
c. Semilla..... 77

54 Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la región proximal de la semilla de S. excelsum, que muestra el funículo y la interrupción del pleurograma (20 X)..... 79

55 Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la porción distal de la semilla de S. excelsum, se observa el pleurograma y la ornamentación fisurada de la testa (20 X)..... 79

56 Fotografía al microscopio electrónico de barrido del pleurograma de la semilla de S. excelsum, que muestra las grandes fisuras que tiene la testa (200 X)..... 79

57 Detalle de la figura 58 (1000 X)..... 79

RESUMEN

Se revisó la colección existente de Stryphnodendrom excelsum Harms en los herbarios nacionales y se realizaron varias giras de campo con el fin de conocer la distribución de la especie en el país. Se observó que la mayor incidencia de colectas se localiza en la región noreste.

A nivel morfológico y anatómico se encontró que la especie presenta el típico patrón estructural de las Mimosoide y algunas otras características distintivas del género.

Es un estudio pionero que tiene como objetivo conocer la distribución y morfología de la especie, con el fin de que sirva de base para futuras investigaciones que permitan un mejor conocimiento biológico de la misma para su posible uso en planes de reforestación y mejor aprovechamiento económico; así mismo, que contribuya a una mejor interpretación de la posición taxonómica de la especie.

I: INTRODUCCION

Los planes de investigación y acción en el campo de la reforestación en nuestro país, se han desarrollado con fuerza en las últimas décadas. Dichos esfuerzos están encausados a ordenar y recuperar nuestros bosques, así como a ofrecer una importante alternativa para la empresa privada, mediante uso racional de sus tierras, por medio de la reforestación artificial. Sin embargo, en muchos casos, se necesita recuperar otros factores (recuperación del suelo, protección, fomento de la flora y fauna naturales, etc.) que no pue ofrecer una masa coetánea compuesta de una o pocas especies (Fournier y Herrera de Fournier, 1977). Para esto, es necesario efectuar un estudio natural de recuperación del bosque, que permita el desarrollo de un ecosistema más diverso y estable (Fournier, 1981), junto con un plan de reforestación integrado de especies forestales nativas.

Para poder elaborar y desarrollar programas de planificación forestal se requiere un profundo conocimiento de la biología de las especies nativas y de las condiciones climáticas y edáficas de las diferentes regiones; además de estos conocimientos científicos, es necesario disponer de tecnología adecuada y recursos financieros y humanos.

Las diferentes especies utilizables en cada caso, dependen de las características propias del lugar y de las exigencias de la especie. No obstante, existen pocos estudios morfológicos, anatómicos y ecológicos de las especies forestales tropicales, en especial, de aquellas que tienen un estrecho ámbito de distribución; esto representa un factor limitante para cualquier proyecto de manejo y aprovechamiento de nuestros bosques.

La especie maderable Stryphnodendron excelsum Harms (Leguminosae, Mimosaceae) es la única del género registrada en América Central (Costa Rica) en bosques pluviales con altitudes entre los 150 a 300 m.s.n.m.; también se encuentra en algunos países suramericanos (Occhioni, 1981). En General, es muy poca la información existente sobre la misma (Camacho, 1981).

Los objetivos de la presente investigación son los siguientes: a) describir la morfología de Stryphbodendron excelsum Harms (Leguminosae, Mimosaceae) y b) determinar la distribución natural de la especie en Costa Rica.

II. REVISION DE LITERATURA

A. Posición taxonómica y distribución del género Stryphnodendrom.

La etimología del nombre de este genero es la siguiente: del griego Stryphnos=duro; dendron-madera; Stryphnodendrom = madera dura. Este taxón constituido por un número relativamente pequeño de especies, mantiene su "status" desde que fue descrito por Martius en 1837 (Occhioni, 1981). Bentham (1842) coloca a Stryphnodendrom en la Tribu Eumimosae, con base en los siguientes caracteres: floración valvar, número definido de estambres (doble respecto al número de pétalos), filamentos libres o levemente fusionados en la base y numerosos granos de polen; por la presencia de glándulas caducas coronando las anteras le incluye en la Subtribu Adenatherae. Bentham y Hooker (1865) ubican a Stryphnodendrom en el Orden Leguminosae, Suborden Mimosaceae, Tribu Adenantherae. En el Sistema de Engler (1964), Stryphnodendrom pertenece al Orden Rosales, Familia Leguminosae y a la Subfamilia Mimosoidae (Occhioni, 1981). Algunos autores consideran a las Mimosoidae como el grupo más primitivo entre las plantas provistas de legumbres (Takhtajan, 1969); otros las consideran bastante avanzadas (Hutchinson, 1964).

El área de distribución del género se limita al continente americano. Se caracteriza por ser un taxon neotropical cuyo centro de dispersión y mayor incidencia de especies se encuentran en la región del Amazonas, Costa Rica es el límite norte de distribución del género y el Estado de Paraná (Brasil) constituye el límite sur (Occhioni, 1981).

El género consta de 25 especies, una sub-especie y dos variedades. Los 28 taxa están distribuidos de la siguiente manera: 27 en Brasil, cinco en Venezuela, cuatro en Guayana y Guayana Francesa, tres en Suriman, Perú y Bolivia, dos en Colombia y uno en Paraguay y Costa Rica (Occhioni, 1980; 1981).

El género incluye una gama de formas y tamaños; existen desde plantas pequeñas, menores de un metro de altura, características de áreas en sucesión secundaria, hasta árboles mayores de 30 m de altura, típicos de la selva amazónica (Occhioni, 1981).

B. Descripción del género.

El tallo de Stryphnodendrom es ramificado, cilíndrico, estriado longitudinalmente o liso, con lenticelas o sin ellas y siempre desprovisto de espinas o aguijones. Las ramas jóvenes oscilan de glabras a densamente pubescentes (Occhioni, 1981).

Las hojas son siempre bipinnadas, alternas, rara vez subopuestas y miden de 6-30 cm de longitud. Los peciolos son generalmente cilíndricos y a veces, estriados longitudinalmente. Su superficie varía de glabra y densamente pubescente. La mayoría de las especies se caracteriza por la presencia de una pequeña glándula verruciforme redondeada u ovalada, que se localiza cerca de la base del pecíolo; raramente se observa en el ápice. El raquis es cilíndrico, algunas veces cuadrangular y puede tener estrías longitudinales. En general, es pubescente o ferruginoso y está provisto de glándulas verruciformes entre unos pares de pinnas; el número varía con la especie. Las pinnas son opuestas o subopuestas, raramente al-

ternas y variables en número. Existen algunas especies con 2-4 pares, y otras hasta con 12 a 16 pares. Algunas especies presentan glándulas verruciformes entre los pares de foliolulos. Estos varían en número y a veces permiten caracterizar las especies. Los peciolulos siempre son cortos, cilíndricos, glabros o pubescentes (Occhioni, 1981).

Puede haber de 20 a 23 pares de foliolulos, pequeños, de 0,5 a 2,0 cm de longitud. En algunas especies existen sólo de 2 a 5 pares; en estos casos, los foliolulos son de mayor tamaño y alcanzan de 10 a 12 cm de longitud. La disposición es opuesta o subopuesta, a veces alterna. La forma es bastante variable; hay desde foliolulos lineales, oblongos y elípticos, hasta casi orbiculares. La consistencia es subcoriácea, raras veces coriácea. El ápice es obtuso y en alguna ocasión nítidamente retuso; la base es asimétrica, redondeada, truncada o atenuada. La dorsiventralidad de la lámina es bastante evidente; la nervadura es prominente hacia la superficie abaxial. La superficie adaxial es brillante, la abaxial opaca; existen desde formas glabras hasta densamente pubescentes y pilosas. La mayoría de las especies se caracterizan por tener en la base inferior del foliolulo un núcleo de pelos dispuestos unilateralmente en la nervadura central (núcleo barbado) (Occhioni, 1981).

La inflorescencia de dispersión variada; puede ser geminada, fasciculada o racemosa. Existen también espigas bastante ramificadas; generalmente son densifloras, con número y dimensiones variables de acuerdo a la especie. El pedúnculo es cilíndrico, glabro o tomentoso, a veces estriado longitudinalmente. Las flores son pequeñas de 2,0 a 6,0 mm de longitud. Las brácteas son siempre geminadas, pubescentes, pulverulentas,

raramente glabras. Las brácteas son generalmente conchiformes, pubescentes y caudcas (Occhioni, 1981).

El cáliz es campanulado y levemente denticulado, glabro o velloso, algunas veces con sólo l s márgenes ciliados y mide de 1 a 2 mm de longitud. La corola mide de 2,0 a 6,0 mm de longitud, los pétalos forman un tubo desde la base hasta la mitad o tres cuartas partes de su longitud y varían según la especie . Tienen lacinias agudas o lanceoladas. El androceo consta de 10 estambres libres fusionados en la base; los filamentos son siempre filiformes, y miden de 2,0 a 6,0 mm de longitud. Las anteras son alargadas, a veces levemente curvadas, con dehiscencia longitudinal y coronadas por una pequeña glándula redondeada y caduca; mide más o menos 0,5 mm y tiene numerosos granos de polen. El gineceo está formado por un ovario súpero, en ocasiones estipitado, unicarpelar, unilocular, pluriovulado, alargado, de 1,0 a 2,0 mm de longitud. Puede ser glabro o piloso. El estilo es filiforme, algunas veces levemente curvado o sinuoso y mide cerca de 2,0 mm de longitud; el estigma es terminal (Occhioni, 1981).

El fruto es una legumbre sésil o subsésil, alargada, subdilatada o comprimida. Puede ser curvada, glabra o pubescente, con dehiscencia tardía, septado entre las semillas. Estas son casi siempre elipsoides, aunque hay ovoides u orbiculares, miden hasta 6,0 mm de longitud (Occhioni, 1981).

En el género podemos encontrar algunas especies de importancia económica. Stryphnodendrom adystringens es una delas mayores fuentes naturales de tanino; su cáscara contiene cerca de 22,6% de este compuesto fenólico. Los frutos y semillas de S. coriaceum y S. obavatum son tóxicos para los animales domésticos. La corteza de S. microstachyum se utilizá em

píricamente contra la lepra. Otras especies como S. puleherrimum, S. plystachyum y S. racemiferum secretan una resina rojiza que se emplea como colorante (Occhioni, 1981).

C. Descripción de la especie.

La especie fue primeramente descrita por Harms en 1923 según cita que se transcribe y traduce a continuación:

"54. Stryphnodendrom excelsum Harms, nev. spec.: arber magna, ramulis crassiusculis puberulis subcinereis, juventute dense brevis imeferrugineo-pubescentibus: folia majuscula, rhachi cum petiolo fere medio vel altius glandula majuscula i structo pubescente vel puberula 20-25 cm longa, pinnae 9-11 jugae, elengatae, pubescantes, 8-15 cm lengae, foliola brevissime vel vix petiolulata (petiolulis puberulis), 12-18 juga, sub-rhombeo-obovata vel subrhombeo-ovata vel obovata vel oblongo-obovata, bast valde obliqua (latere antice basi multo majore), apice rotundata vel subtruncata vel emagimulata, plerumque alterna, supra dissite puberula vel subglavra, subtus minute puberula, 1-2 x 0,6-1 cm spicae elengatae, crassiusculae, rhachi ferrugineopubescemte, 10-17 cm longae; flores sessiles: calix brevissimus, minute 5-denticulatus pubesceus, 1/2 mm vel vix longus: petale 5 lanceolata, acuta, calyee fere 3- plo lengiora, apice breviter incanopuberula, cire 2 mm longa; stamina 10, antheris glanduliferis; ovarium stipitatum, glabrum stylo glaro. -Costarica: Atlant.. Kuste, Savannen und Walder am Rio Hondo, 150-300 m (Pittier n°. 16997 -- Juni 1903; groBer Baum).

Scheint dem S. microstachyum Peepp. et Endl. (Nord-Brasillien) nahe

zustehen, dan ebenfalls schwach behaarte Bluten hat, sich aber duch-dunnere Kurzere Ahren und geringere Zahl der Blattehen unterscheider". (Harms, 1923).

Stryphnodendrom excelsum Hams. Nueva especie: árbol alto, ramas con grueso corcho a la madurez; jóvenes con densa pubescencia parduzca; hoja grande de 20-25 cm de longitud, el raquis con un pecíolo pubescente que tiene una gran glándula ubicada aproximadamente a la mitad de su longitud. Tiene 9-11 pares de pinnas alargadas, pubescentes, de 8-15 cm de largo. Foliolulos pequeños, peciolulados, pubescentes, en número de 12-18 pares, de forma subromboide-obovada, subromboide-ovada, u oblongo-obovada; la base muy oblícua (lateral con respecto a la base anterior). El ápice varía de redondeado a emarginado. La superficie adaxial es pubescente o subglabra y la abaxial pobremente pubescente, de 1-2 x 0,6-1 cm La espiga es alargada, gruesa, con un pedúnculo ferruginoso-pubescente, de 10-7 cm de longitud; las flores son sésiles, de cáliz muy pequeño, pentadenticulado o pobremente pubescente con sólo 0,5 mm de longitud. Hay 5 pétalos lanceolados, agudos, tres veces más grandes que el cáliz, el ápice es levemente pubescente de 2 mm de longitud, existen 10 estambres, de anteras glandulares. El ovario es estipitado, glabro; el estilo es glabro. Costa Rica: Costa Atlántica. Río Hondo, 150-300 m (Pittier No 16997-Junio 1903).

Se parece a S. microstachyum Poepp et Endl. (Norte de Brasil), que también tiene hojas suaves y pubescentes , pero se diferencia de ella, por tener espinas cortas y delgadas y reducido número de hojuelas.

En la literatura se encuentran varias descripciones posteriores de S. excelsum (Camacho, 1981; Hartshorn, 1972; Holdridge y Poveda, 1975; Occhioni, 1981; Standley, 1937), que modifican y amplían la original. Con base en ellas, actualmente se puede describir la especie de la siguiente manera:

Arbol grande, de 30 a 35 metros de altura y 100 cm de diámetro, de copa extendida, gambas desarrolladas, de 1 a 2 m de altura y fuste circular. Las ramitas están cubiertas con una pubescencia ferruginosa. La corteza es gruesa, de color anaranjado y con lenticelas conspícuas; exuda resina en poca cantidad, de color transparente anaranjado, ésta se torna roja después de pocos minutos.

Las hojas son bipinnadas, alternas, de 20 a 25 cm de longitud, pubescentes, de 8 a 15 cm de longitud con 11 a 13 pares de foliolulos alternos o subopuestos. Estos miden de 1-2 x 0,6-1 cm, son de forma subromboide abovada, subromboide ovada u oblonga abovada, la base es oblícua y ápice redondeado, truncado o subtruncado.

Las espigas son axilares, cilíndricas, de 10 a 17 cm de longitud, con un pedúnculo pubescente, ferruginoso. Las flores son pequeñas, verde-amarillentas, sésiles, el cáliz es muy pequeño, con sépalos lanceolados, agudos, de ápice levemente pubescente. El androceo está formado por 10 estambres; las anteras son glandulares y el ovario estipitado.

El fruto es una legumbre de 10-20 cm de largo y 1 cm de ancho; las semillas son elipsoides, de testa dura, de 5-8 mm de longitud, 5 mm de ancho y cerca de 5 mm de grosor.

S. excelsum se encuentra distribuida en las tierras bajas de Costa Rica, donde prevalecen los climas muy húmedos, principalmente, en la vertiente norte y noreste del Atlántico (Laboratorio de Productos Forestales, 1972). Se establece en crecimiento secundario (Camacho, 1981; Holdridge y Poveda, 1975).

D. Importancia económica.

El Laboratorio de Productos Forestales de la Universidad de Costa Rica (1972) estudió las propiedades físicas, mecánicas y de preservación de la madera de Stryphnodendrom excelsum Harms (Apéndices I y II) y determinó que ésta se puede usar en: carpintería en general, construcción interna, cajas, cajones, molduras, muebles baratos, postes (preservados), construcción de vagones de ferrocarril y paredes de contención.

E. Características climáticas y edáficas del sitio de colecta.

Horquetas de Sarapiquí tiene el patrón climático tropical clásico y presenta poca variación a lo largo del año. La lluvia es impredecible en períodos húmedos y secos que exceden la diferencia del ámbito promedio diario de temperatura, entre los meses más fríos y más calurosos. El patrón predecible es un período de abundancia lluviosa que se extiende desde abril o mayo a noviembre (Hartshorn, 1972). Según Holdridge (1967), esta zona corresponde a un Bosque muy Húmedo Tropical (Bmh-T), cuya precipitación anual promedio oscila entre los 4000 y 5000 mm, con un promedio aproximado de 4255 mm. La temperatura promedio es de 25 °C.

Los suelos se clasifican como Aquepts (suelos aluviales mal dre - nados), así como Humults y Udults (suelos desarrollados sobre terrazas anti

guas disectadas, de relieve suavemente colinado). Entre otras características, se anotan, además, la capacidad de retención de humedad y lenta permeabilidad, con un pH ácido a través del perfil. El contenido de materia orgánica es elevado; los suelos son bajos en fósforo, calcio, magnesio y potasio y altos en hierro (Laboratorio de Productos Forestales, 1985).

III. MATERIAL Y METODOS

El material se colectó en Horquetas de Sarapiquí, provincia de Heredia. La zona se encuentra a 100 m.s.n.m. y está situada a 10°20' N y 83°58' E, cerca de la confluencia de los Ríos San Rafael y Puerto Viejo.

Se colectaron muestras de todos los órganos vegetativos (raíz, tallo y hojas), y reproductivos (flores y fruto) de S. excelsus para su estudio al microscopio de luz y al electrónico de barrido; el material se fijó en formalina aceto-alcohol (F.A.A.) (Johansen, 1959).

Los especímenes procesados para microscopía de luz fueron deshidratados en una serie ascendente de alcohol butílico terciario (Jensen, 1962) e infiltrados en parafina (Paraplast-Plus de punto de fusión 56-57 °C). Se hicieron secciones transversales de 6-15 um de espesor en un micrótomo rotatorio Richter, se tiñeron según la técnica de Sharman (1943) y se montaron utilizando Permount. La observación de las mismas se hizo en un microscopio Leitz Dialux 20.

Los especímenes preparados para microscopía óptica de alta resolución se imbibieron en resina (Spurr, 1969) y se seccionaron a 2,5-4 um de espesor en un micrótomo Sorvall JB-4, con cuchilla de vidrio. Las secciones se recogieron en agua destilada y se trasladaron al portaobjetos con una astilla de madera, la adhrencia del corte se obtuvo calentando la lámina a 60 °C durante cuatro horas. La resina se extrajo del tejido mediante inmersión en Etóxido de sodio Tolueno (2:1); luego se hidrató en una escala decreciente del alcohol etílico. Las secciones se tiñeron con toluidina azul, se secaron al aire y se montaron con Permount.

Para el estudio en el microscopio electrónico de barrido, las muestras se deshidrataron en una serie ascendente de alcohol etílico, y se llevaron hasta el punto de secado crítico con CO_2 líquido, en un desecador Hitachi HCP-2. Luego, los especímenes se montaron en soportes de aluminio empleando pintura conductora de plata y se cubrieron con una capa de oro durante tres minutos en un cobertor iónico Eiko IB-3. Las muestras se obervaron en un microscopio electrónico de barrido Hitachi HHS-2R y se tomaron fotografías empleando película Verichrome Pan Kodak VP-120.

Se diafanizaron hojas y flores para el estudio de la epidermis y del sistema vascular. Los foliolulos fueron hervidos durante dos minutos en alcohol etílico de 95% para eliminar la clorofila. Luego, al igual que las flores, se colocaron en una solución de NaOH 5% por varios días, hasta alcanzar su transparencia; seguidamente se tiñeron con safranina y se deshidrataron utilizando una batería ascendete de etanol-xileno. Las láminas se montaron en Permount.

Además, se obtuvo medidas de: hoja (longitud del peciolo, longitud del raquis, número y longitud de las pinnas, número de foliolulos por pinna, largo, y ancho de los foliolulos), fruto (longitud y diámetro) y semilla (tamaño y número de semillas por fruto). También se anotó el número de inflorescencias por fascículo, la longitud del raquis de la inflorescencia y el número de flores por inflorescencia. En todos los casos, se obtuvo un promedio a partir de una muestra N = 30.

Se hicieron dibujos de secciones transversales de flor, pecíolo, foliolulo y fruto, con una cámara lúcida adaptada a un microscopio American Optical One-Ten y, una panorámica del sistema de venación de un foliolulo

utilizando un proyector de imágenes Olympus Tokyo.

Los estudios macroscópicos y microscópicos de la madera, así como los análisis para determinar su contenido de humedad y cenizas y la prepara - ción de la madera libre de extractivos, se realizaron en el Laboratorio de Maderas de la Universidad de Costa Rica. Fueron utilizados discos de 15 cm de espesor tomados cerca del extremo proximal del tallo.

El análisis de las características macroscópicas se realizó con base en la guía de descripción para especies maderables usada por el Laboratorio de Productos Forestales, con una lupa de 20% y un estereoscopio. El color de la albura y el duramen se describió de acuerdo a la Tabla Mundial de Colores "Standard Soil Color Chart, 1965".

Para el estudio microscópico se hicieron cortes transversales y longitudinales de muestras de aproximadamente 1 cm. Se hicieron secciones de 20 um en un micrótomo de deslizamiento, se deshidrataron en una serie ascendente de alcohol-xileno, y se tiñeron con safranina. Además, se hizo un macerado con el método de Jeffrey (1928); luego, se tiño con safranina, se deshidrató en alcohol-xileno y se montó en un portaobjetos con Permount. Los elementos de la madera se midieron empleando una pantalla de 14 cm de diámetro adaptada a un microscopio Olympus. Se obtuvieron fotografías de algunos de los cortes con una película Kodak Panatonic FX-135.

Con base en las características de las fibras se obtuvo la clasificación de pulpa para papel de acuerdo al Factor Runkel (Runkel, 1952) y el Coeficiente de Flexibilidad de Peteri, el cual nos indica el grado de flexibilidad de la fibra (Apéndice III). Se consideró una muestra de 50 uni-

dades para la obtención de los promedios y ámbitos de cada uno de los elementos de la madera estudiados.

Se obtuvo el porcentaje de humedad y de cenizas, según los métodos ASTM-D 143 (78) y ASTM-D 1102-56 (78), respectivamente. El método para la obtención de cenizas consiste en obtener el porcentaje de los residuos remanentes de la madera después de una oxidación seca (580-600 °C). Para la preparación de la madera, libre de extractivos, se utilizó el método ASTM-D 56 (79) y se estrajo aquellos componentes que son solubles neutros y que no forman parte de las sustancias de la madera.

Al material colectado para el herbario se le aplicó formalina al 35%, para evitar el excesivo desprendimiento de los foliolulos durante el secado.

Se obtuvo fotografías de los árboles observados en el campo utilizando película para diapositivas en color Asa 120.

Para conocer la distribución de S. excelsum en Costa Rica se revisó el material existente en el Herbario Nacional del Museo Nacional de Costa Rica y en el Herbario de la Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología.

IV. RESULTADOS

A. Descripción de la especie.

Stryphnodendrom excelsum Harms se conoce en la región del Atlántico Norte de Costa Rica con el nombre vernáculo de Vainillo. Es un árbol de 20 a 25 m de altura y 70-95 cm D.A.P.; de copa redondeada e irregular, el fuste es recto, aunque algunas veces se ramifica cerca de la base. El tallo es acanalado y de ramificación dicotómica.

La corteza es de color pardo-verdoso ó pardo grisaceo con gran cantidad de lenticelas longitudinales, de forma y distribución irregular, que sobresalen de la superficie. Con alguna frecuencia, aparecen restos de una secreción resinosa anaranjada por las fisuras lenticelares. Dependiendo de la altura del árbol, encontramos gambas que llegan a alcanzar hasta 2 m de longitud.

El ápice se caracteriza por tener un tomento pardo-rojizo a parto-oscuro; los entrenudos son muy cortos y las hojas se distribuyen en forma de espiral en los extremos distales de las ramas de orden menor (Fig. 1). Al caer las hojas dejan cicatrices foliares muy conspicuas. A poca distancia del ápice empiezan a aparecer pequeñas lenticelas cuya cantidad y tamaño aumenta hacia el tallo.

Las hojas son alternas, bipinnadas, paripinnadas, de 15 a 35 cm de longitud. El primordio está recubierto de un tomento parduzco formado por tricomas unicelulares caducos (Figs. 2 y 3).

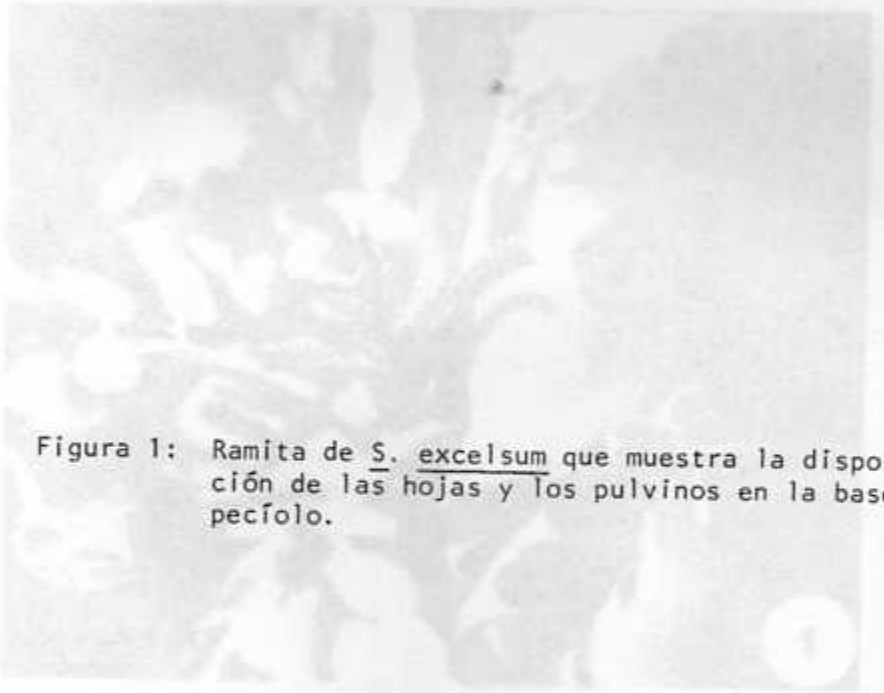
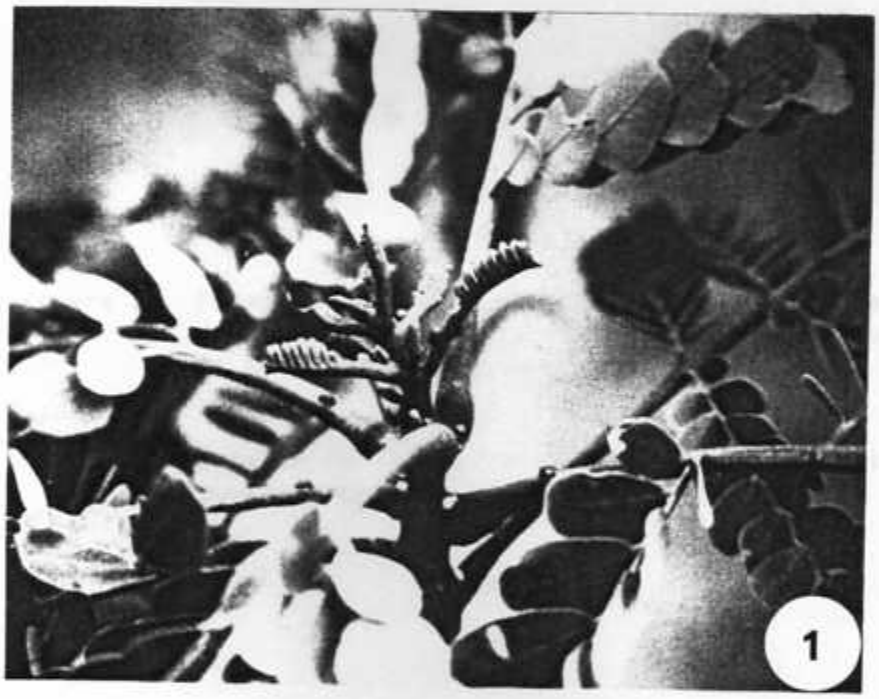


Figura 1: Ramita de S. excelsum que muestra la disposición de las hojas y los pulvinos en la base del pecíolo.


1

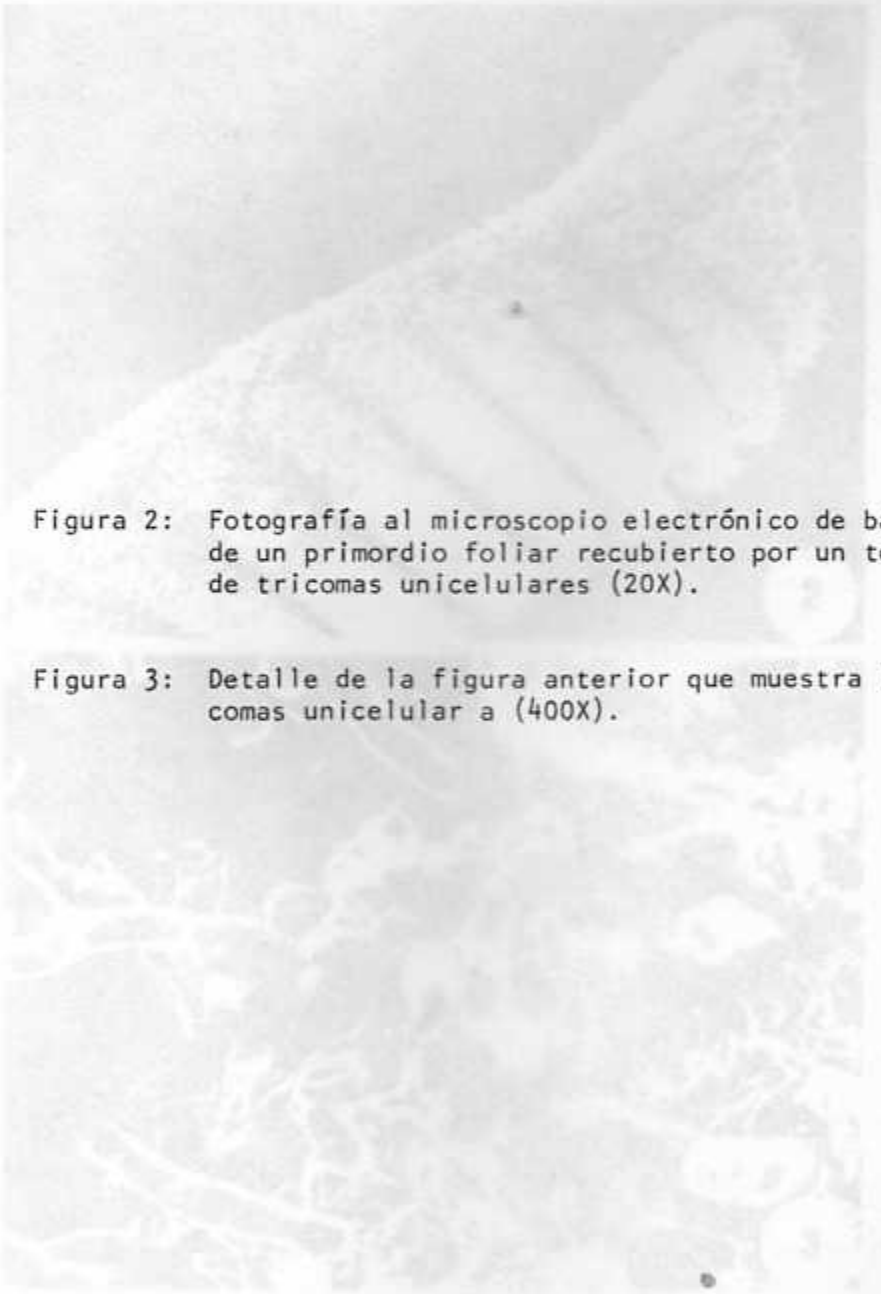
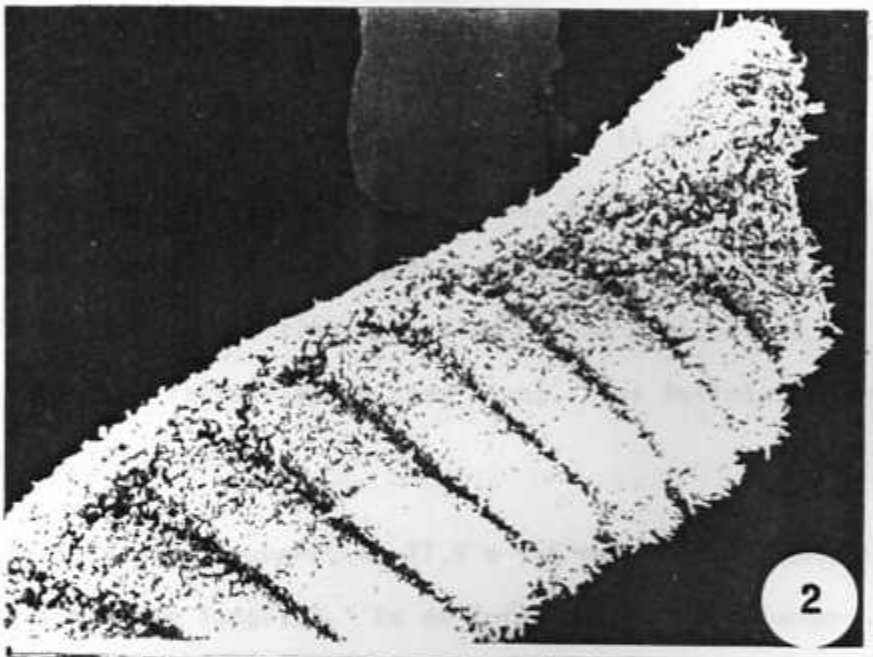
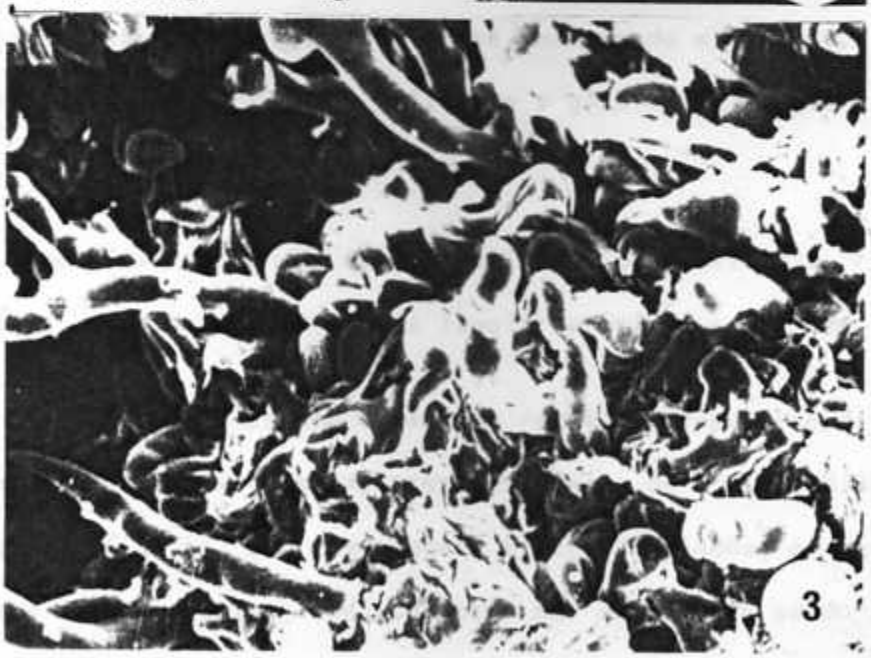


Figura 2: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de un primordio foliar recubierto por un tomento de tricomas unicelulares (20X).

Figura 3: Detalle de la figura anterior que muestra los tricomas unicelular a (400X).



2



3

El pecíolo es terete, estriado longitudinalmente, ferruginoso, de 4,5 cm de longitud. Tiene un pulvino en su extremo proximal (pulvino primario) (Fig. 1) y una glándula verruciforme de 1 a 2 mm, ubicada a 1,3 cm dela base (Fig. 4).

El raquis tiene una longitud promedio de 14 cm; la lámina foliar consta de 8 a 10 pares de pinnas subopuestas, de 10 cm de longitud. Existen dos glándulas verruciformes pequeñas en el extremo distal del raquis, que alternan con los tres últimos pares de pinnas y otras dos que alternan con los tres últimos foliolulos de cada pinna. Los foliolulos son alternos o subopuestos (Fig. 5).

El foliolulo es pequeño, de 11,5 a 7,5 mm, con un pequeño peciolulo de 0,5 a 1,0 mm de longitud. Es de forma oblonga u oblongo-lanceolado, de base asimétrica, margen entero y ápice emarginado o redondo. La superficie adaxial es de color verde brillante y glabra; la abaxial, verde-amarillenta y pubescente.

La superficie derecha o dextro semilimbo del foliolulo, respecto a la vena media, es más angosta que la izquierda o levo semilimbo (Fig. 5).

La inflorescencia es una espiga de raquis carnoso, espadiciforme, que se encuentra en fascículos axilares, en número de 1 a 3. Mide 11-13 cm de longitud (Fig. 6), con una pequeña bráctea geminada; el pedúnculo es subterete de 3 cm de longitud, cubierto por un tomento pardo-rojizo.

Las flores son pequeñas, de 3 a 4 mm de longitud, sésiles, actinomórficas, hermafroditas, de color pardo-amarillento (Fig. 7). El primordio floral es muy pequeño, aproximadamente de 2,0 mm de longitud, elipsoide y

de un color pardo-amarillento intenso (Fig. 8). En los primeros estadios de desarrollo el primordio está protegido por una brácteola pequeña, pubescente y caduca. El cáliz es campanulado, pardo-verdoso, de 0,5 mm de longitud, denticulado y pubescente. La corola está formada por 5 pétalos de 2,0 a 2,5 mm de longitud, fusionados en la base. El androceo consta de 10 estambres libres, diplostémonos, de 2,5 a 3,0 mm de longitud; las anteras son dorsifijas y están coronadas por una pequeña glándula caduca. El gineceo está constituido por un ovario súpero, estipitado, glabro, alargado, unicarpelar, de placentación parietal (Fig. 9). El fruto es una vaina dehiscente, alargada, subdilatada, de 15 a 17 cm de longitud (Fig. 10). Las semillas son elipsoidales, de 8 mm de longitud y 6,5 mm de diámetro. Muchas semillas presentan un orificio producido por una larva de mariposa que destruye total o parcialmente el embrión.

Durante la época de floración las yemas vegetativas axilares se transforman en yemas reproductivas, produciéndose, al mismo tiempo, una disminución en el tamaño de las hojas. Varias especies de hormigas mirmecofílicas visitan las glándulas de las hojas, principalmente en los primeros estadios de desarrollo de los primordios.

B. Distribución de la especie en Costa Rica.

El Cuadro 1 y la Figura 11 contienen la información obtenida en los herbarios nacionales, con el fin de determinar el ámbito de distribución de la especie. Es claro que la mayor incidencia de colectas se localiza en diversos puntos de la Costa Atlántica y de la región nor-este del país.

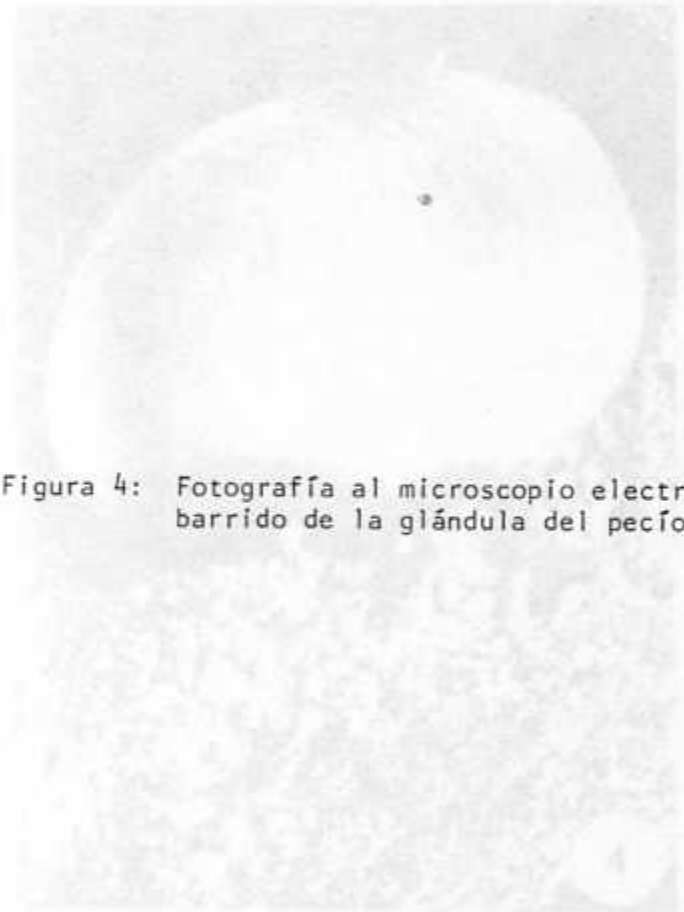
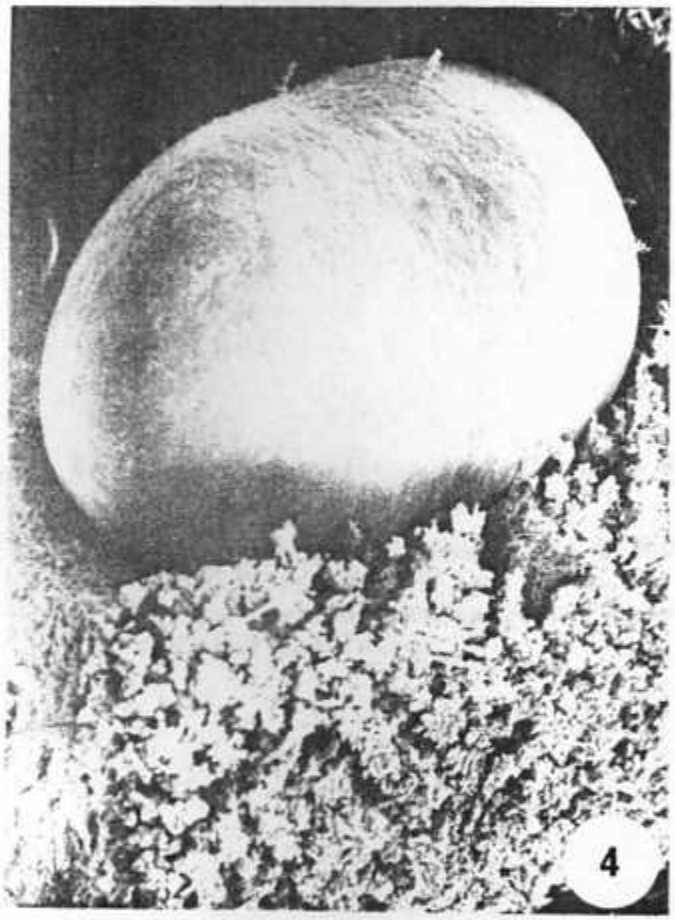


Figura 4: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la glándula del pecíolo (40X).


4

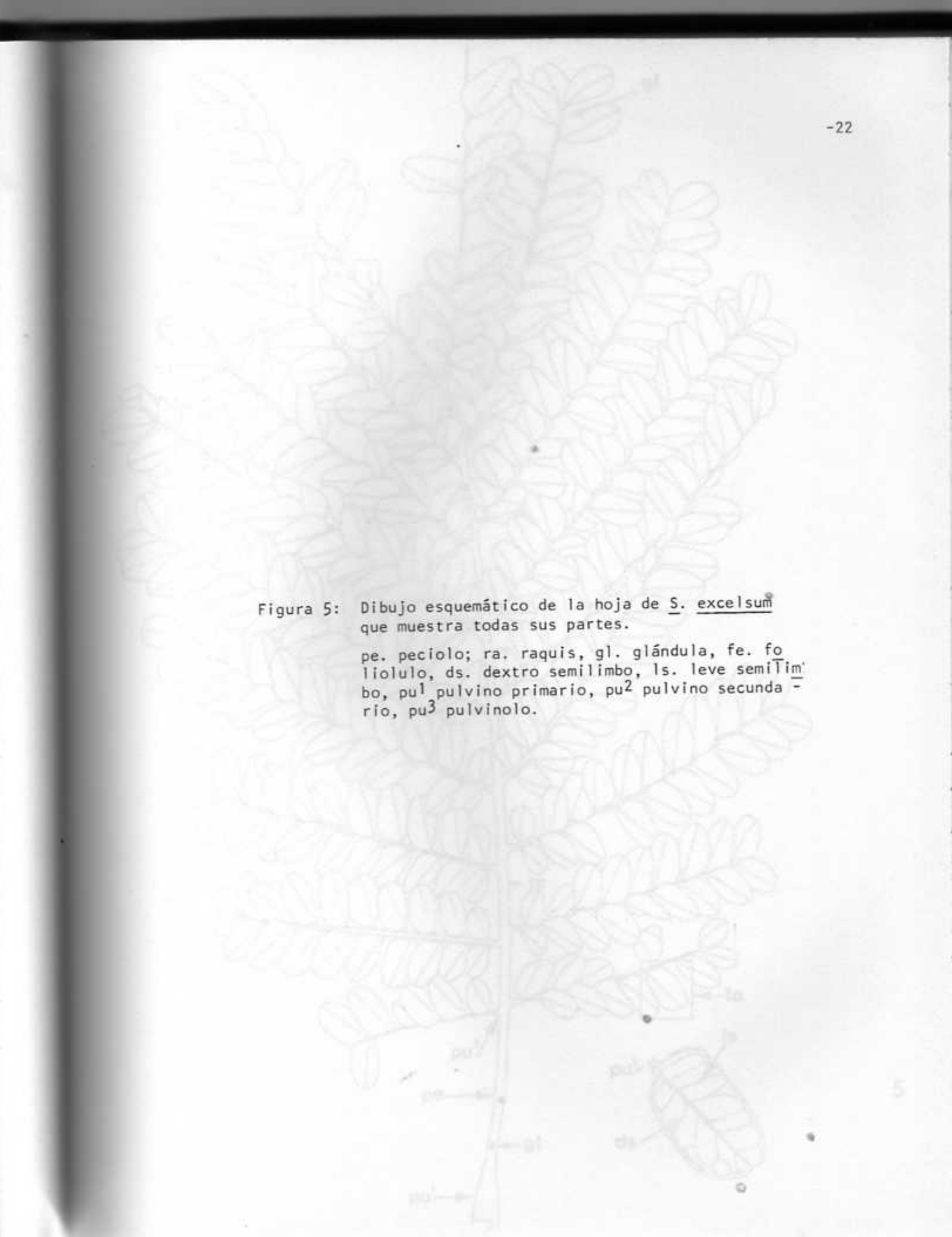


Figura 5: Dibujo esquemático de la hoja de S. excelsum que muestra todas sus partes.

pe. peciolo; ra. raquis, gl. glándula, fe. foliolulo, ds. dextro semilimbo, ls. leve semilimbo, pu^1 pulvino primario, pu^2 pulvino secundario, pu^3 pulvinolo.

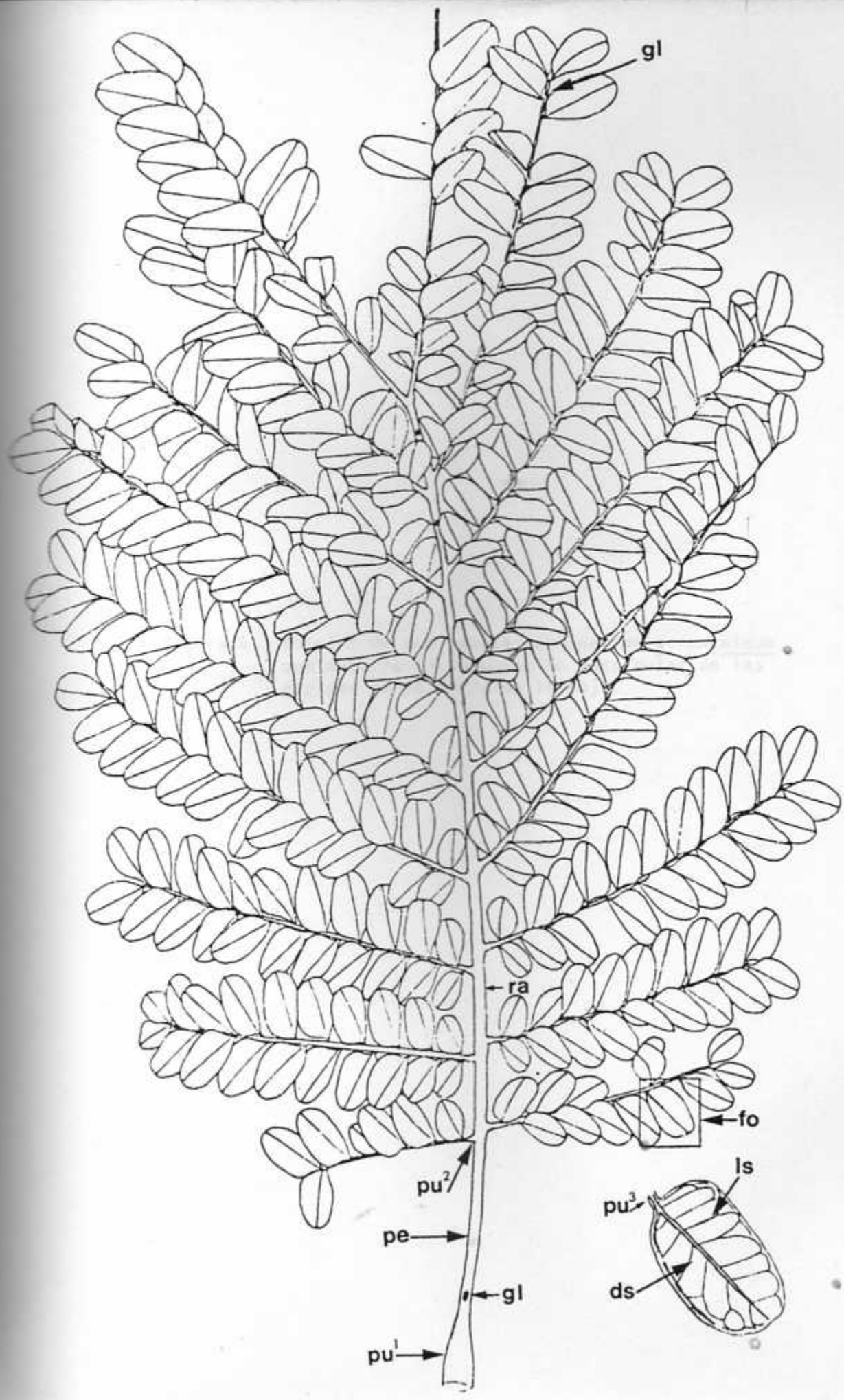
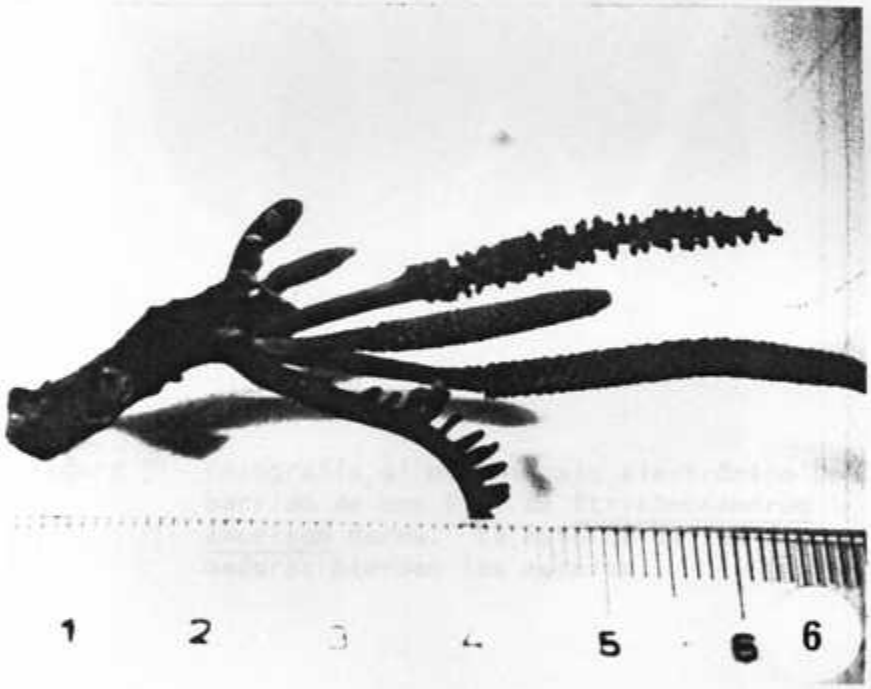

gl
ra
fo
ls
pu3
pu2
pe
ds
gl
pu1

Figura 6: Porción de una ramita terminal de S. excelsum que muestra la disposición fascicular de las espigas en la axila de la hoja.


1
2
5
6
6

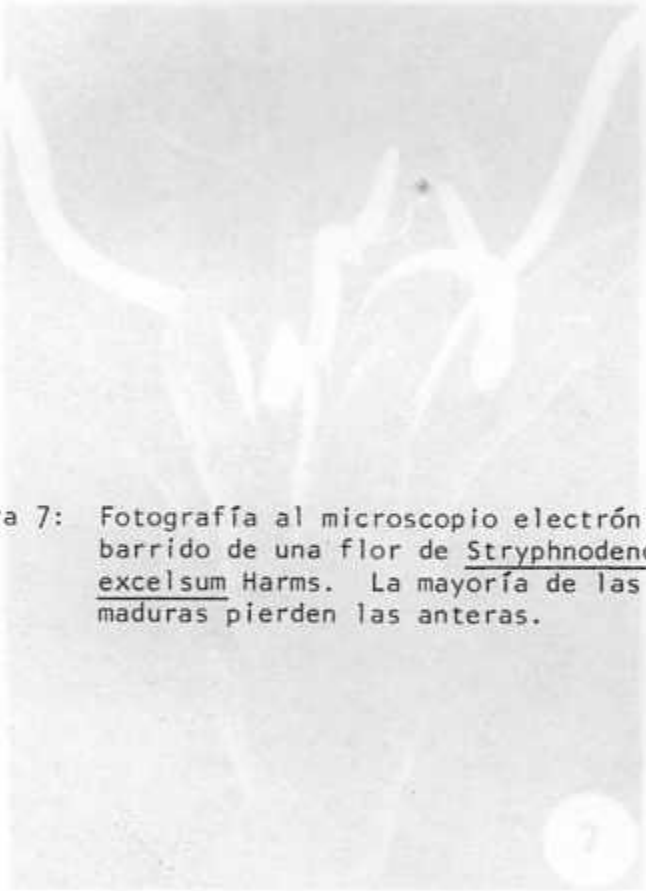
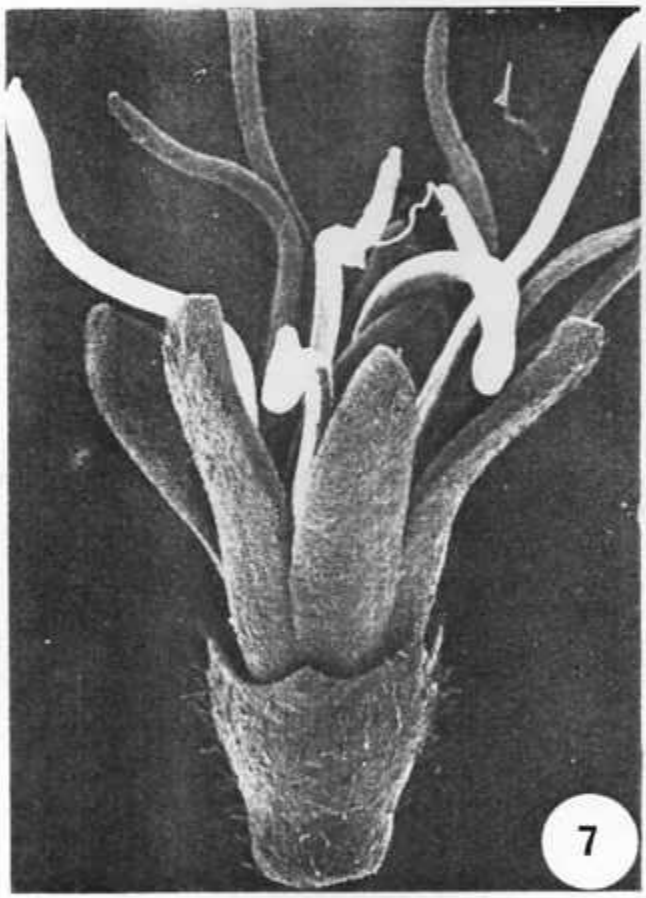


Figura 7: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una flor de Stryphnodendrom excelsum Harms. La mayoría de las flores maduras pierden las anteras.


7

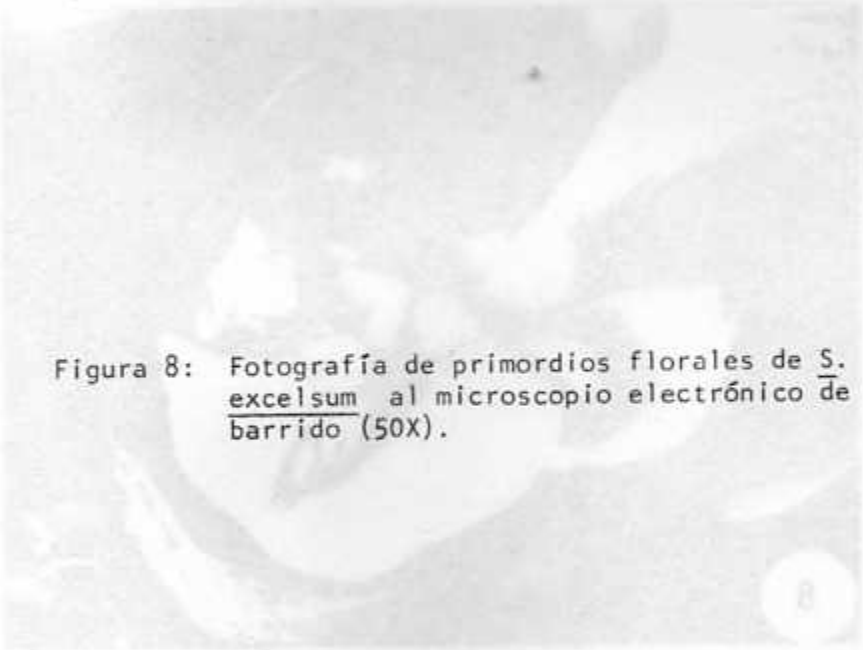
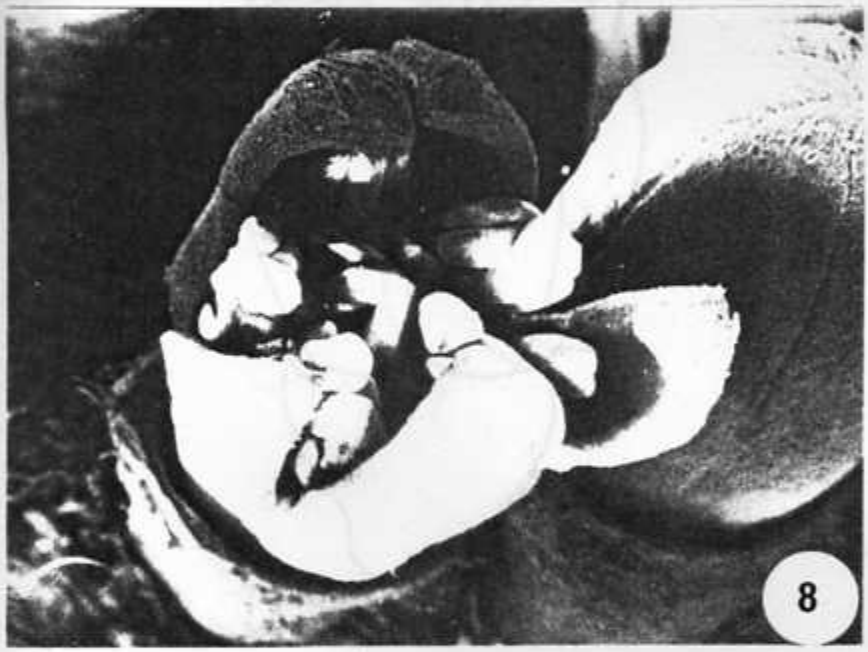
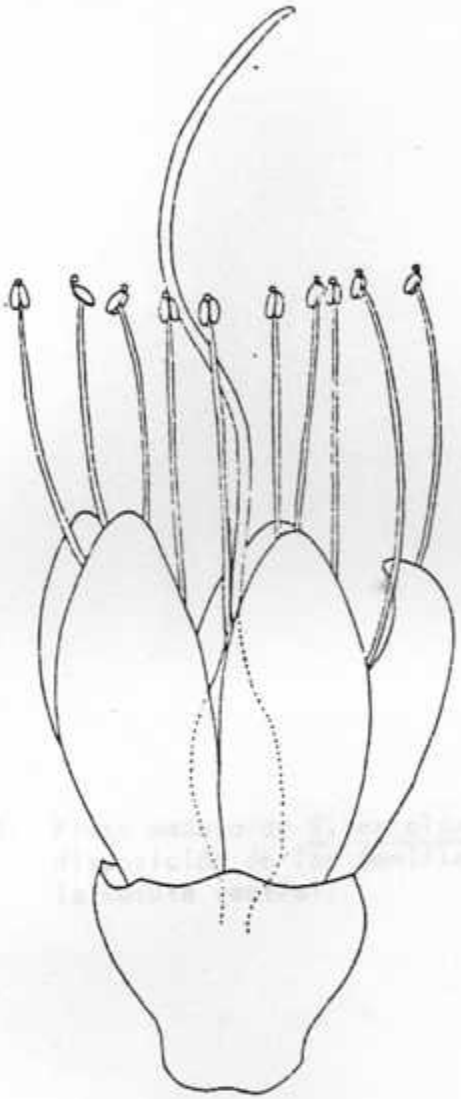
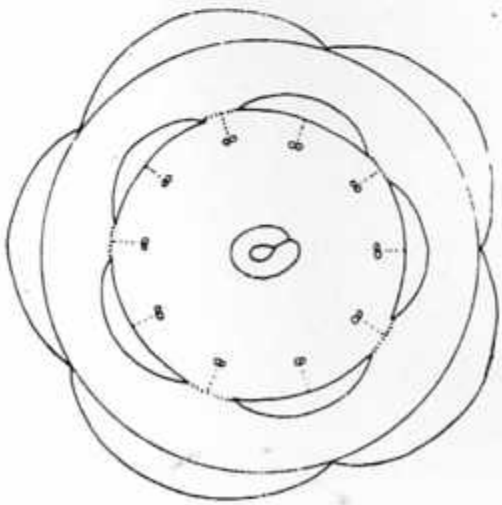


Figura 8: Fotografía de primordios florales de S. excelsum al microscopio electrónico de barrido (50X).


8



A



B

9

* K(5)[C5 A10]<u>G(1)</u>

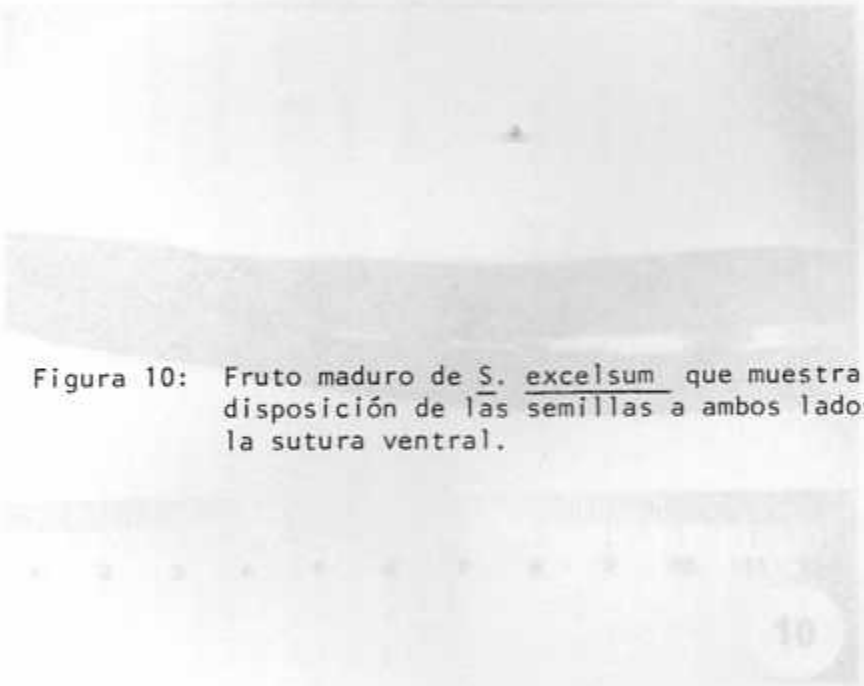
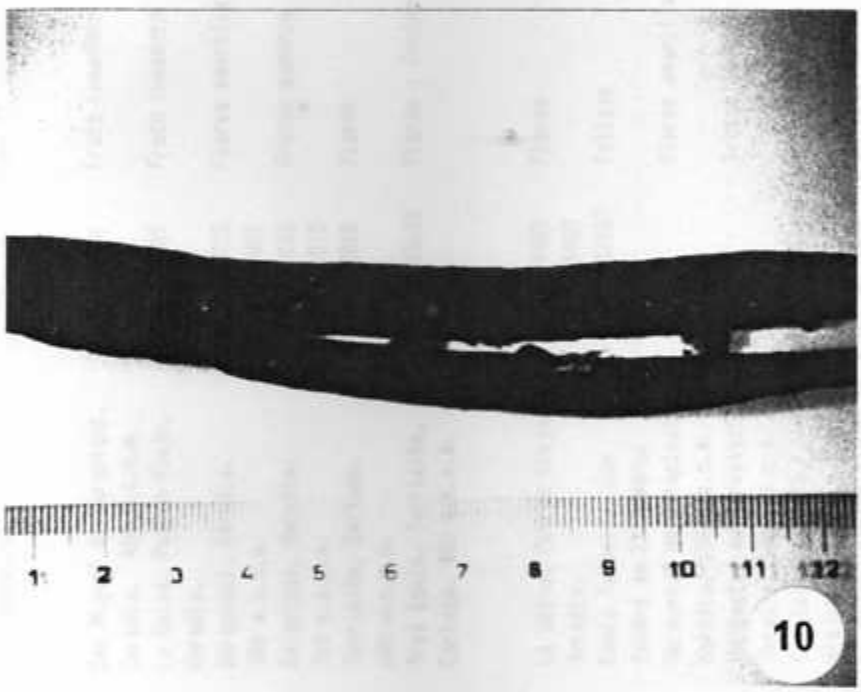


Figura 10: Fruto maduro de S. excelsum que muestra la disposición de las semillas a ambos lados de la sutura ventral.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
10

CUADRO N.1

Datos de los ejemplares de S. excelsus Harms (Leg. Min., 1291) existentes en el Herbario Nacional (H.N.) del Museo Nacional de Costa Rica y en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (H.U.C.R.), San José, enero 1986.

Colector	Número de colecta	Fecha de colecta	Localidad	Número de herbario	Tipo de especimen	Características vegetativas
Holdridge,L.R.	3175	23-01-1955	San Miguel de Sarapiquí, Heredia. 400 m.s.n.m.	H.N. 74346	Fruto inmaduro	Arbol de 10 m.
Hartshorn,G.S.	1288	30-08-1973	La Selva, Puerto Viejo, Heredia.	H.N. 71889	Fruto inmaduro	Arbol de 90 cm de D.A.P.
Hartshorn,G.S.	1201	18-05-1973	Sarapiquí, Heredia. 300 m.s.n.m.	H.N. 71725 H.N. 91821	Flores amarillas	Arbol de 15 m. y 25 cm. D.A.P.
Hartshorn,G.S.	1331	05-01-1974	Sarapiquí, Heredia. 300 m.s.n.m.	H.N. 71513 H.N. 91875	Frutos maduros	Arbol de 15 m. y 25 cm. D.A.P.
Umaña,L.C.	24	15-03- 1981	Turrialba, Cartago. 600 m.s.n.m.	H.N. 82818	Flores	
Liesner,R.; Judziewicz,E.; Pérez,B.	15373	10-05-1983	Tres Equis, Turrialba, Cartago. 480 m.s.n.m.	H.N. 103610	Flores y frutos	Arbol de 20 m.
Chacón,I	1020	02-07-1983	La Selva, Puerto Viejo, Heredia.	H.N. 94482 H.N. 94483	Flores	Arbol de 15 m. y 75 cm. D.A.P.
Zamora,N.	863	16-11-1984	Santa Teresita, San Isidro de El General	H.N. 107167	Follaje	Arbol de 8 m.
Acuña,P.	1	30-03-1985	Horquetas de Sarapiquí, Heredia. 100 m.s.n.m.	H.N.	Flores amarillas	Arbol de 12 m. y 25 cm. D.A.P.
Acuña,P.	5	28-08-1985	Horquetas de Sarapiquí, Heredia. 100 m.s.n.m.	H.N.	Frutos jóvenes	Arbol de 12 m. y 25 cm. D.A.P.
Jiménez,H.	79	15-10-1966	Canalete de Upala, Alajuela. 100 m.s.n.m.	H.U.C.R. 4018	Follaje	Arbol de 20 m. y 30 cm. D.A.P.
Fournier,L.A.	1760	24-03-1970	La Selva, Puerto Viejo, Heredia.	H.U.C.R. 7690	Follaje	Plántula de 70 cm.
Fournier,L.A.	1750	24-03-1970	La Selva, Puerto Viejo, Heredia. 150 m.s.n.m.	H.U.C.R. 7690	Follaje	Arbol de 25 m. y 40 cm. D.A.P.
Poveda,L.J.	602	23-08-1973	Ciudad Quesada, Alajuela.	H.U.C.R. 14396	Follaje	Arbol de 20 m. y 70 cm. D.A.P.
Acuña,P.	3	22-06-1985	Horquetas de Sarapiquí, Heredia. 100 m.s.n.m.	H.U.C.R.	Pos-floración	Arbol de 12 m. y 25 cm. D.A.P.
Acuña,P.	7	23-08-1985	Horquetas de Sarapiquí, Heredia. 100 m.s.n.m.	H.U.C.R.	Frutos jóvenes	Arbol de 12 m. y 25 cm. D.A.P.

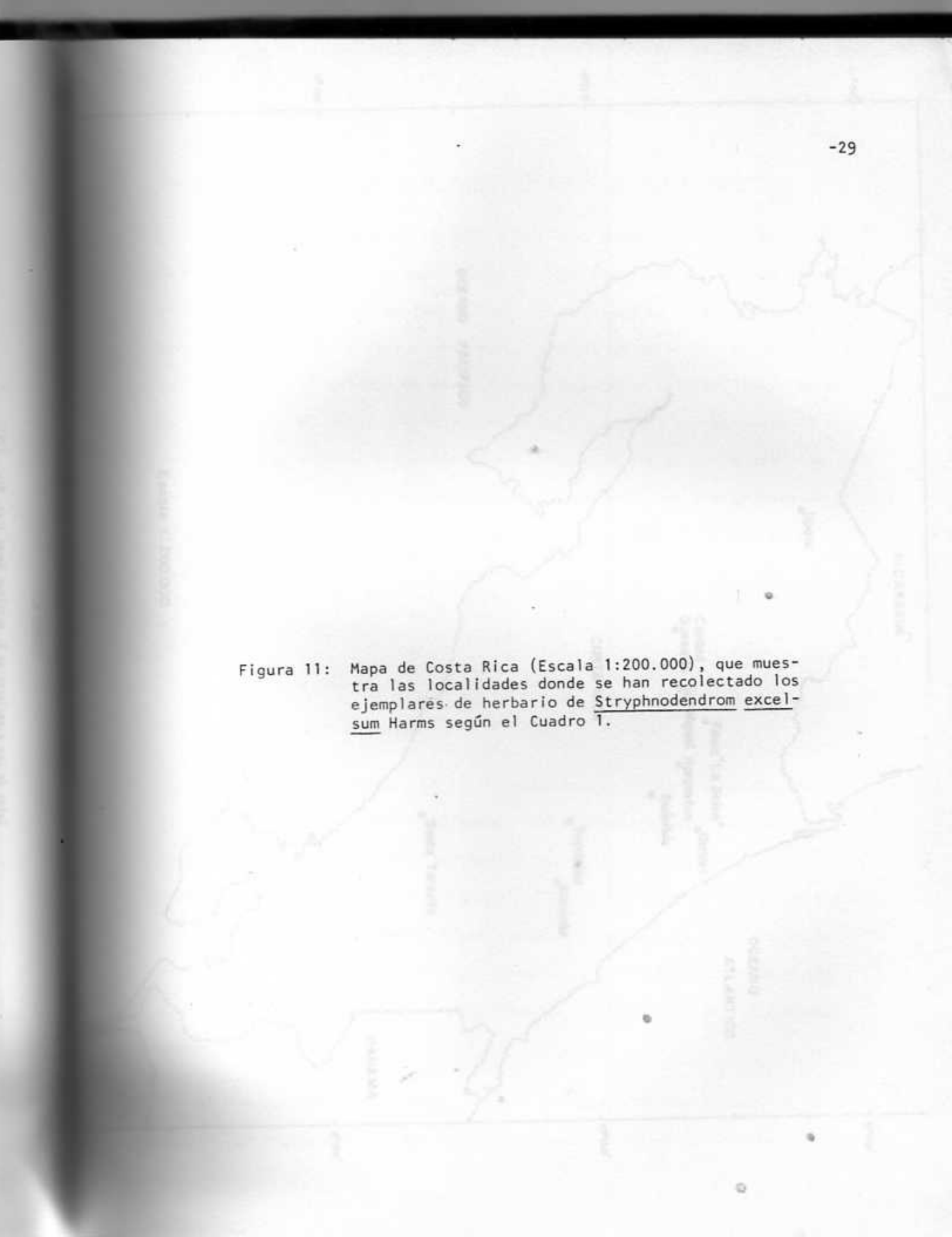
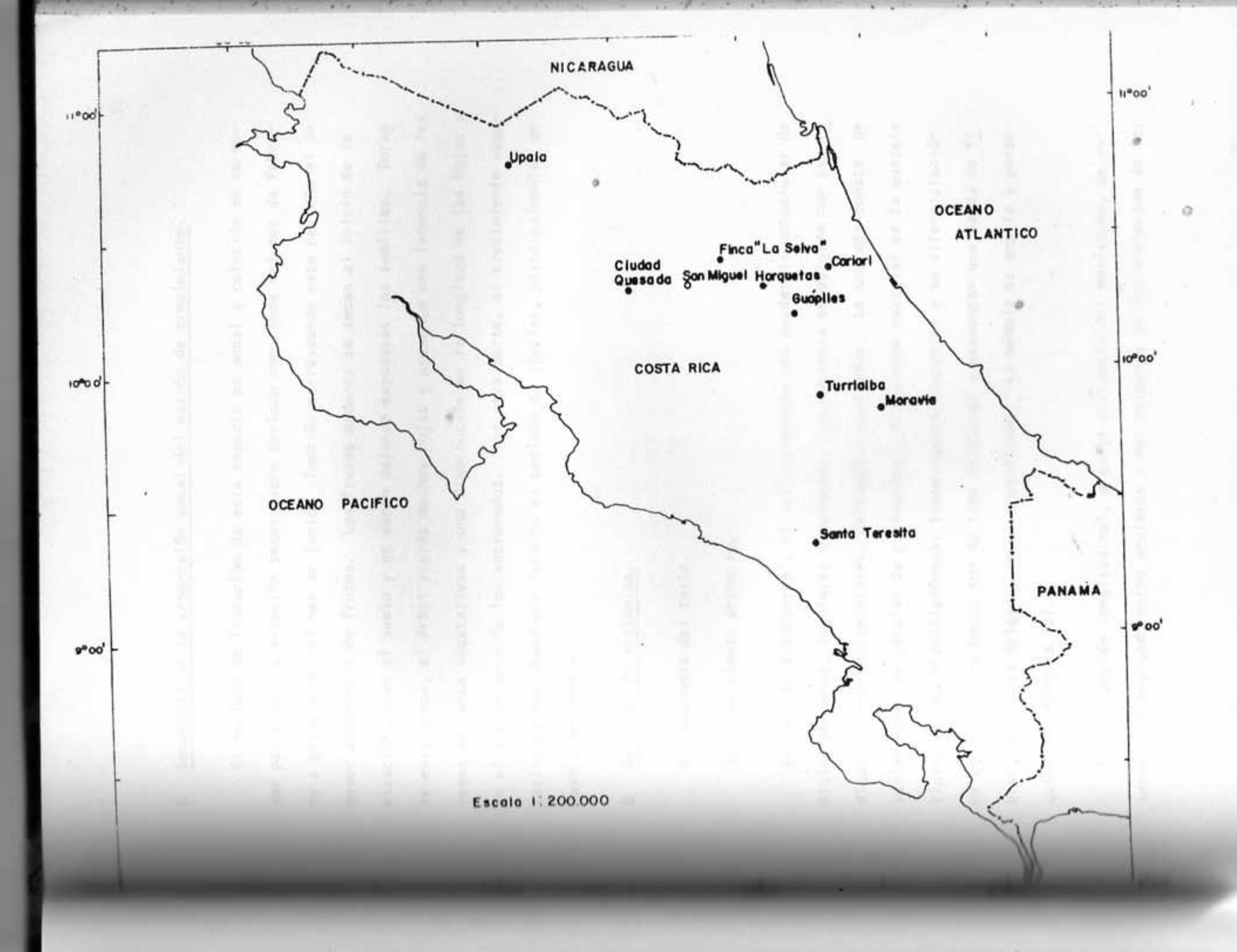


Figura 11: Mapa de Costa Rica (Escala 1:200.000), que muestra las localidades donde se han recolectado los ejemplares de herbario de Stryphnodendrom excelsum Harms según el Cuadro 1.


NICARAGUA
Upala
OCEANO
ATLANTICO
Finca "La Selva"
Cariari
Ciudad
Quesada
San Miguel
Horquetas
Guápiles
COSTA RICA
Turrialba
Moravia
OCEANO PACIFICO
Santa Teresita
PANAMA
11°00'
10°00'
9°00'
Escala 1: 200.000

C. Secuencia de la progresión anual del patrón de crecimiento.

El período de floración de esta especie es anual y coincide en su mayor parte con la estación seca; dicho período comprende del mes de febrero a principios del mes de junio. También corresponde este período al de mayor abundancia de frutos. Los frutos maduros se secan al inicio de la estación, caen al suelo y se abren dejando expuestas las semillas. Durante esta época, el árbol pierde muchas hojas y presenta una latencia de las yemas axilares vegetativas y una disminución en la longitud de las hojas y en el crecimiento de los entrenudos. Por otra parte, el crecimiento vegetativo es más abundante durante el período de lluvias, principalmente de mayo a setiembre.

D. Descripción anatómica.

1. Anatomía del tallo.

a) Crecimiento primario.

En sección transversal, el tallo presenta una epidermis unicelular de élulas pequeñas, tubulares y delgadas. La cutícula es delgada con esporádicos tricomas unicelulares, deltados o capitados. La corteza consta de varias capas de células de parénquima. El sistema vascular es la eustela típica de las dicotiledóneas; tiene cuatro simpodios y su diferenciación es endarca. Los haces son de tipo colateral y presentan una banda de fibras, de pared delgada, en el protofloema. La médula es amplia y parenquimatosa (Figura 12).

En una sección longitudinal, a corta distancia del meristema, se observan los engrosamientos anulares y helicoidales de los elementos de los

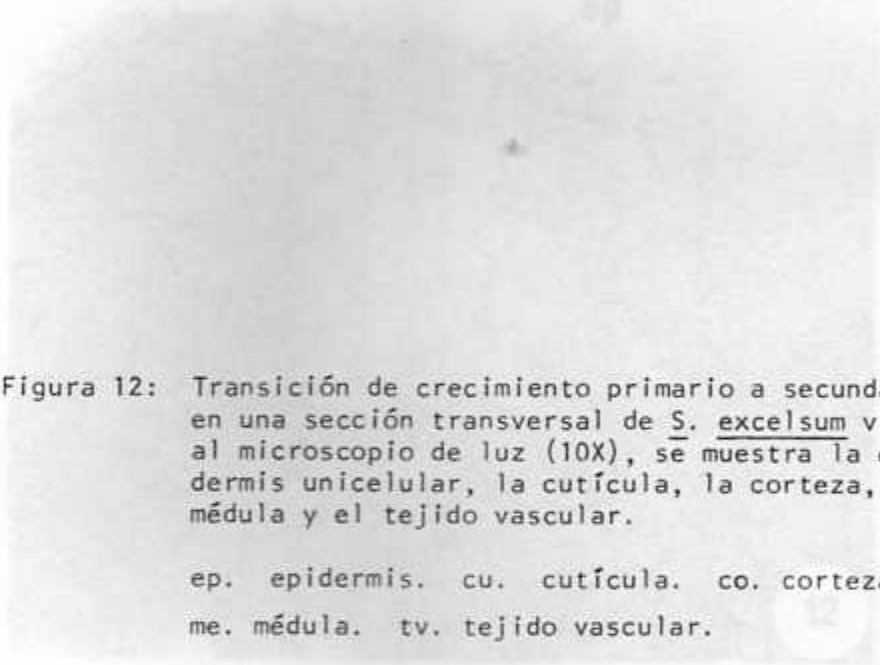
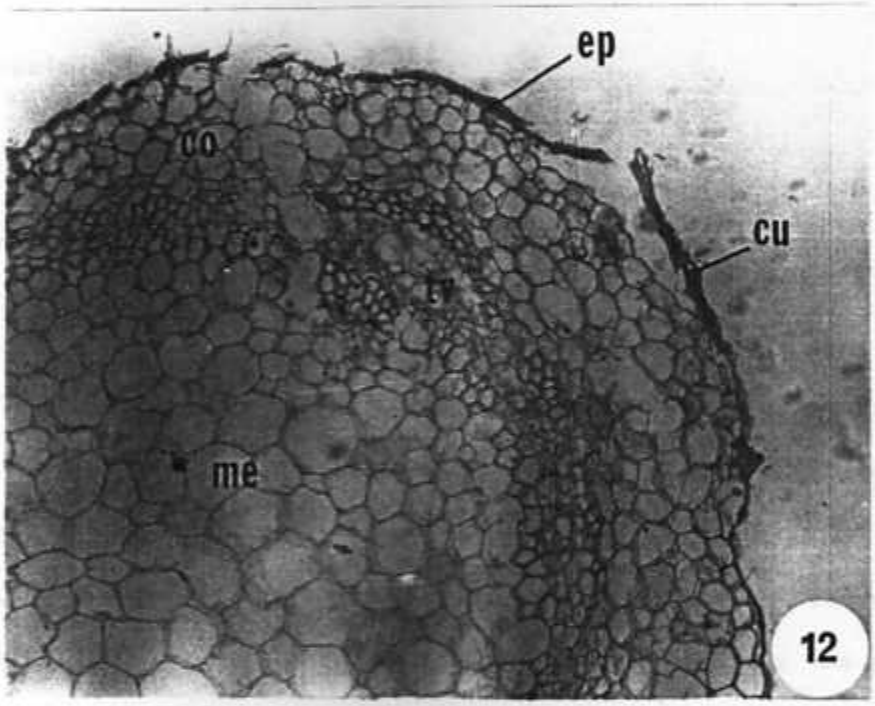


Figura 12: Transición de crecimiento primario a secundario en una sección transversal de S. excelsum visto al microscopio de luz (10X), se muestra la epidermis unicelular, la cutícula, la corteza, la médula y el tejido vascular.

ep. epidermis. cu. cutícula. co. corteza.

me. médula. tv. tejido vascular.


ep
co
cu
me
12

vasos del protoxilema y poco después se diferencia el metaxilema, cuyos elementos traqueales se caracterizan por presentar engrosamientos secundarios escalariformes, reticulados y punteados; con alargados y con paredes terminales oblícuas. El floema tiene miembros de los tubos cribosos largos, con células parenquimáticas y células compañeras asociadas.

b. Crecimiento secundario.

i. Peridermis.

La peridermis es de origen subepidérmico y su desarrollo es posterior al de tejido vascular secundario.

El felógeno, que resulta de la división periclinal de células subepidérmicas se caracteriza por presenta células rectangulares en sección transversal, con el eje más corto en sentido radial; en sección longitudinal aparecen como polígonos regulares. El súber es estratificado, de grosor variable, 7 a 22 células de profundidad y, al igual que las células del felógeno, son poligonales en sección longitudinal y comprimidas radialmente en sección transversal. (Figura 13).

La felodermis es multiseriada y las células mantienen en sección transversal una disposición radial idéntica a la del felógeno, que se distorsiona centrípetamente.

Entre la felodermis y el floema encontramos una porción de tejido no peridérmico formado por la acumulación de tejido cortical muerto y de floema no funcional. Esta corteza externa, que junto con la peridermis constituye el ritidoma, posee gran cantidad de fibras de pared gruesa.

Las lenticelas están constituidas por una gran cantidad de tejido de relleno, producido por el felógeno, que causa la ruptura de la peridermis (Figura 13).

ii. Floema secundario:

Las células del floema secundario, al igual que las del xilema secundario, presentan un patrón estratificado; los rayos son uniseriados; homogéneos y se dilatan hacia el exterior. Los miembros de los tubos cribosos a menudo están asociados con varias células compañeras. En sección longitudinal, las células parenquimáticas y las fibras se encuentran formando bandas angostas que alternan más o menos regularmente con los tubos cribosos.

iii. Cambium:

El cambium se diferencia muy tempranamente en el desarrollo de la planta; es estratificado y comienza a producir periódicamente floema hacia afuera y xilema hacia adentro.

En sección longitudinal, se observa que está constituido por células iniciales fusiformes alargadas, angostas y células iniciales de los rayos, rectangulares y pequeñas.

c. Estudio de la madera.

i. Características generales.

La corteza de esta especie es de 1,5 mm de grosor, tiene color pardo grisáceo a pardo verdoso, es lisa, con ligeras fisuras y abundantes lenticelas que sobresalen de la superficie. En condición verde, secreta una sustancia que se oxida a la luz y toma una coloración anaranjado oscuro.

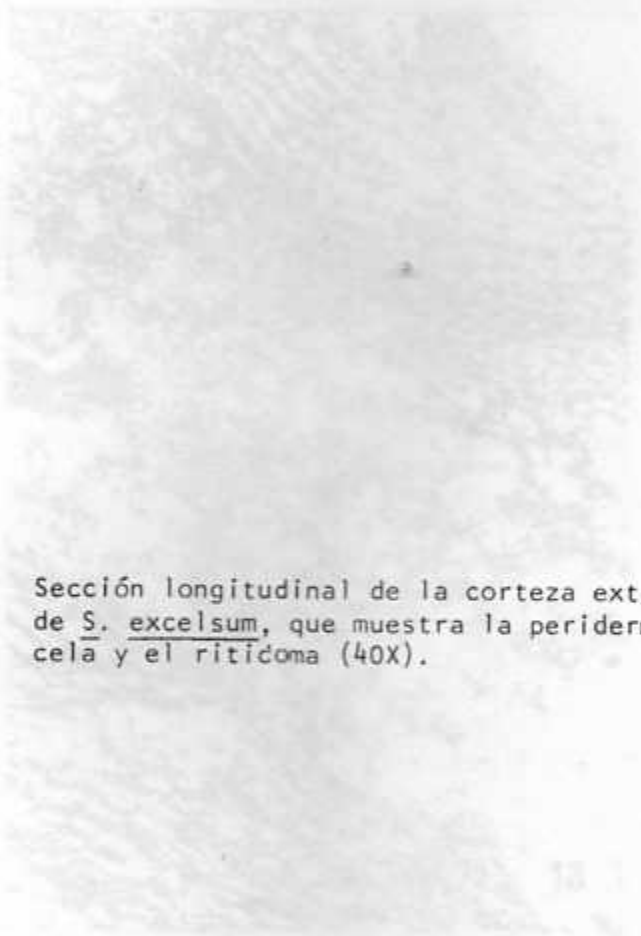


Figura 13: Sección longitudinal de la corteza externa del tallo de S. excelsum, que muestra la peridermis, una lenticela y el ritidoma (40X).

13

La madera seca no muestra diferencia de color en la transición de albura a duramen. Cerca de la corteza existe una banda amarillo-grisáceo clara (HUE 5Y 8/3), que cambia gradualmente a gris pardo claro (HUE 10YR 8/2) en sentido centrípeto. La médula es de diámetro pequeño y del mismo color que la madera.

Los anillos de crecimiento son irregulares y están marcados por bandas de color claro, con un promedio de 5,8 anillos por pulgada (2,5 cm).

La superficie de la madera es de textura fina y homogénea; de grano entrecruzado, con líneas verticales en la cara tangencial y tipo merejada en la cara radial, que produce un lustre alto en esta cara, en relación con el lustre regular mostrado en las otras caras. En condición verde, la madera presenta un olor característico y sabor a ajo.

ii. Descripción macroscópica.

En sección transversal, la porosidad es difusa; predominan las hileras radiales y poros múltiples, con alguna frecuencia aparecen hileras oblícuas principalmente cerca de la corteza. Se observan agrupaciones de poros múltiples radiales y tangenciales en número de 2-6 (aprox. 60%). También se encuentran poros solitarios (aprox. 40%), (Figuras 14 y 15). Los elementos de los vasos (poros) son ligeramente visibles a simple vista (0,1 a 0,2 mm), de forma ovalada y abundantes (un promedio de 160 poros por 100 mm^2). A veces se observan tílides que obstruyen los vasos (Figuras 16 y 17). El parénquima es vasicéntrico formando una pequeña banda de color más claro alrededor del vaso.

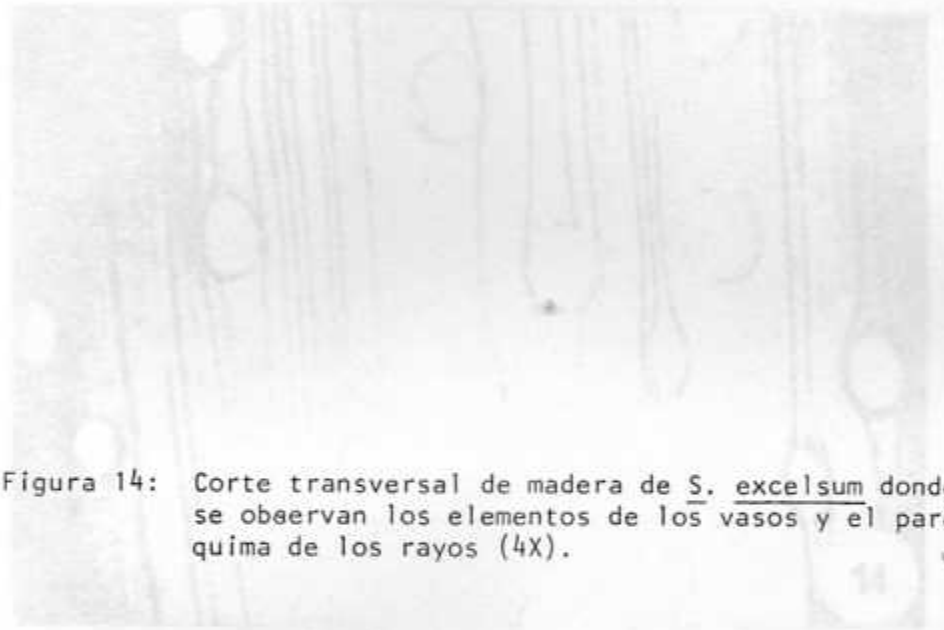
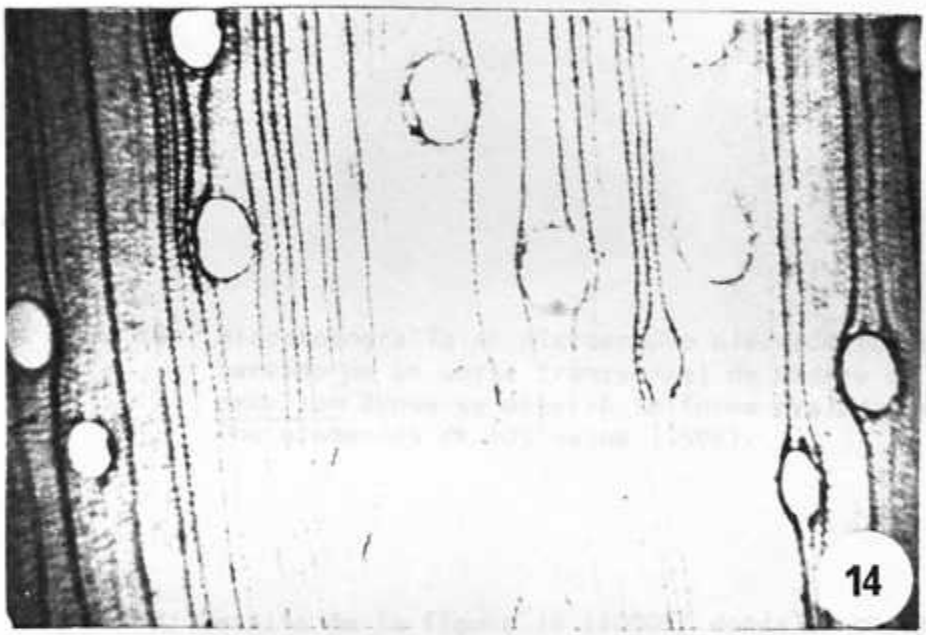


Figura 14: Corte transversal de madera de S. excelsum donde se obaervan los elementos de los vasos y el parén quima de los rayos (4X).

Figura 15: Detalle de la figura 14 (10X).


14

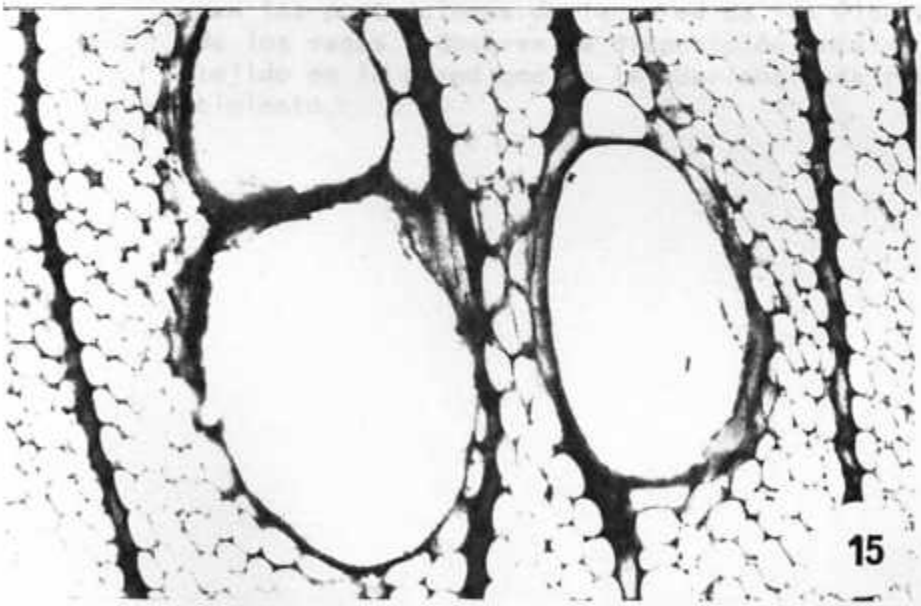
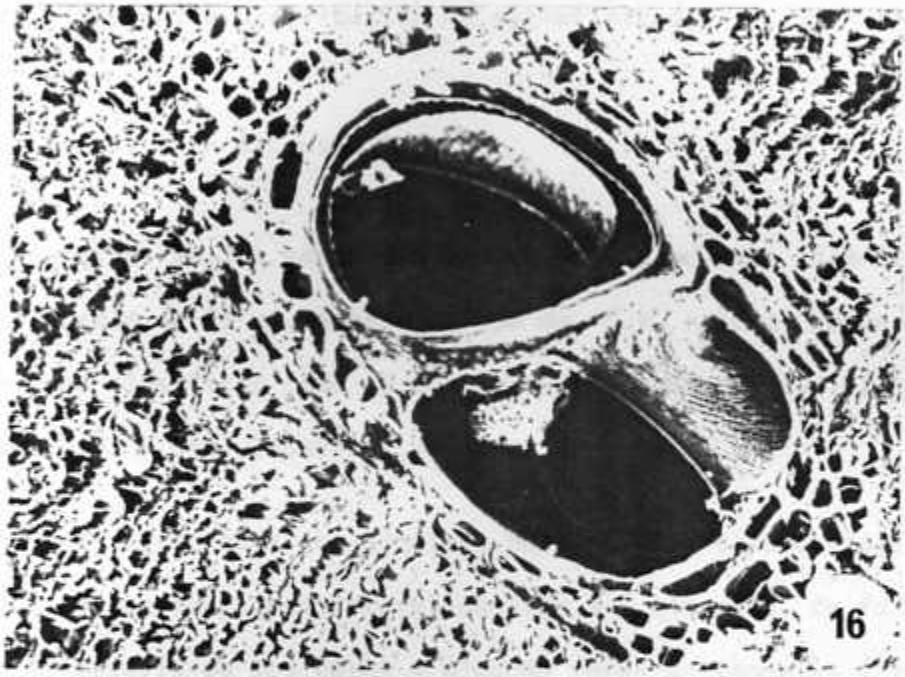
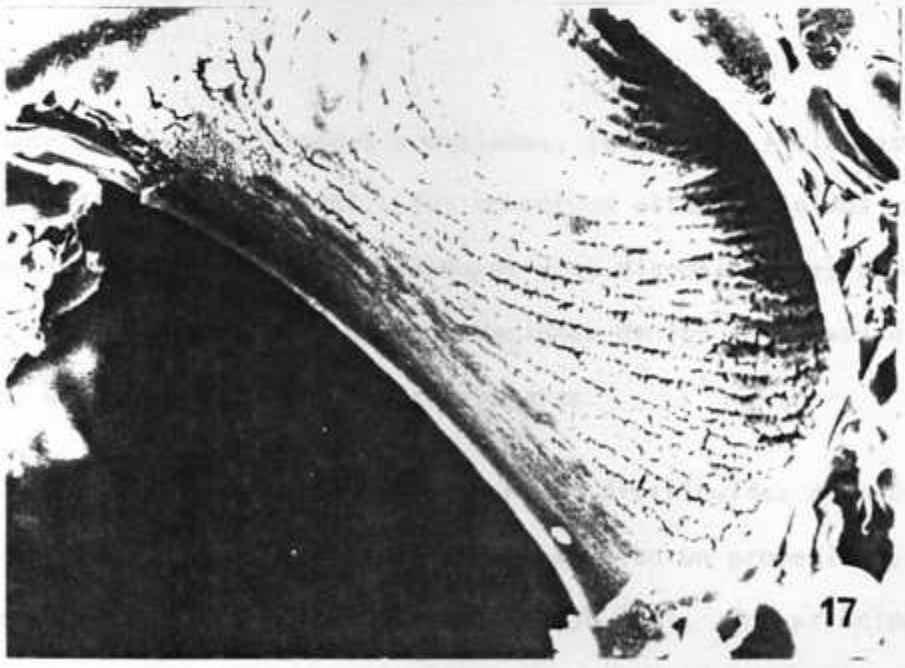

15

Figura 16: Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de un corte transversal de madera de S. excelsum donde se observa la forma ovalada de los elementos de los vasos (150X).

Figura 17: Detalle de la figura 16 (1000X) donde se observan las puntuaciones de la pared de los elementos de los vasos. Observe la disposición interna de tejido en la pared que da la apariencia de revestimiento.



16



17

Los rayos son apenas visibles a simple vista, abundantes; hay más de 80 rayos por cada 10 mm lineales en sección transversal, de menos de 1 mm de altura. Presentan distribución no estratificada.

iii. Descripción microscópica.

Los elementos de los vasos son de tamaño muy pequeño (diámetro tangencial promedio de 97 um, ámbito 30-198 um, C.V. = 60%); según su longitud se pueden clasificar como cortos (diámetro promedio de 112 um, ámbito 59-373 um, C.V. = 45%) (Cuadro 2, Figuras 18 y 19).

Las placas perforadas son simples, horizontales o poco inclinadas (Figura 20). Las puntuaciones intervasculares son alternas, de forma redondeada en la mayoría de los casos y algunas veces poligonales (Figuras 18 y 19).

Las aberturas son alargadas u ovaladas, la mayoría incluídas (aprox. 90%) o extendidas (aprox. 10%). Sus contornos están incluídos en los contornos de las areolas de las punteaduras y su disposición es opuesta con respecto a otros elementos. Las puntuaciones de los rayos vasculares son similares a las puntuaciones intervasculares.

Los rayos son homogéneos y se encuentran distribuidos desordenadamente (Figura 21). En un corte tangencial presentan un promedio de 11 células de altura (ámbito 3-20 células, C.V. = 38,85%). Son principalmente uniseriados, aunque se observan algunos biseriados (aprox. 5%), con una altura promedio de 354 um (ámbito 197-912 um, C.V. = 39,76%) y un ancho promedio de 34 um (ámbito 22-58,4 um C.V. = 25,00%) (Cuadro 2, Figura 22).

Cuadro N. 2

Características microscópicas (um) de los elementos de los vasos y rayos de S. exelsum (n=50) procedente de Horquetas de Sarapiquí, Costa Rica, marzo de 1985

	ELEMENTOS DE LOS VASOS		RAYOS	
	Diámetro	Longitud	Altura	Ancho
Promedio	97	112	354	34
Máximo	30	59	197	22
Mínimo	298	373	912	58.4
Coefic. Variac.	60.0	45.33	39.76	25.0

Figura 18: Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de un macerado de madera de S. excelsum que muestra un elemento de los vasos aislado (350X).

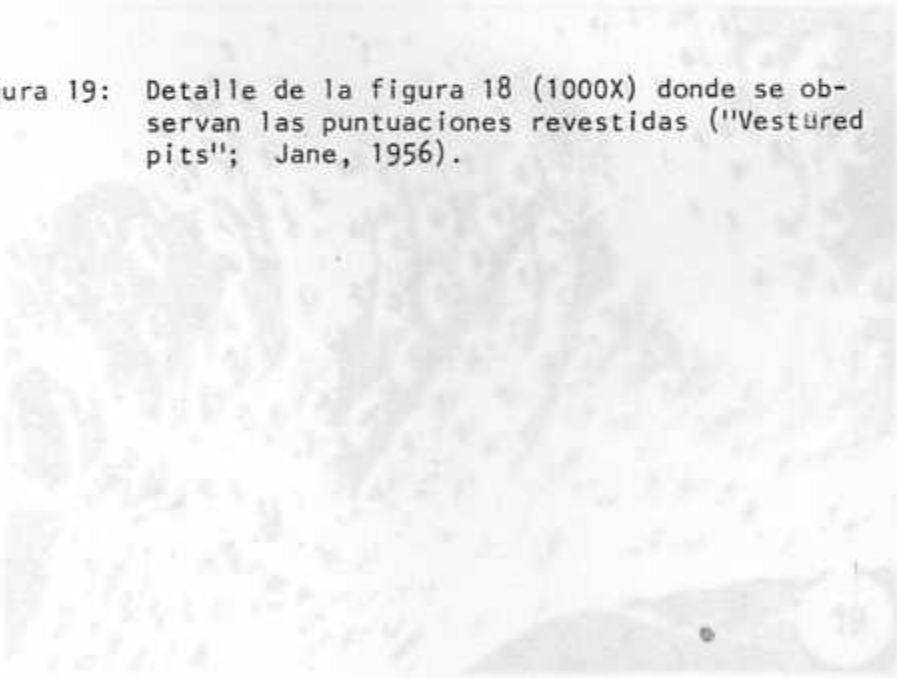
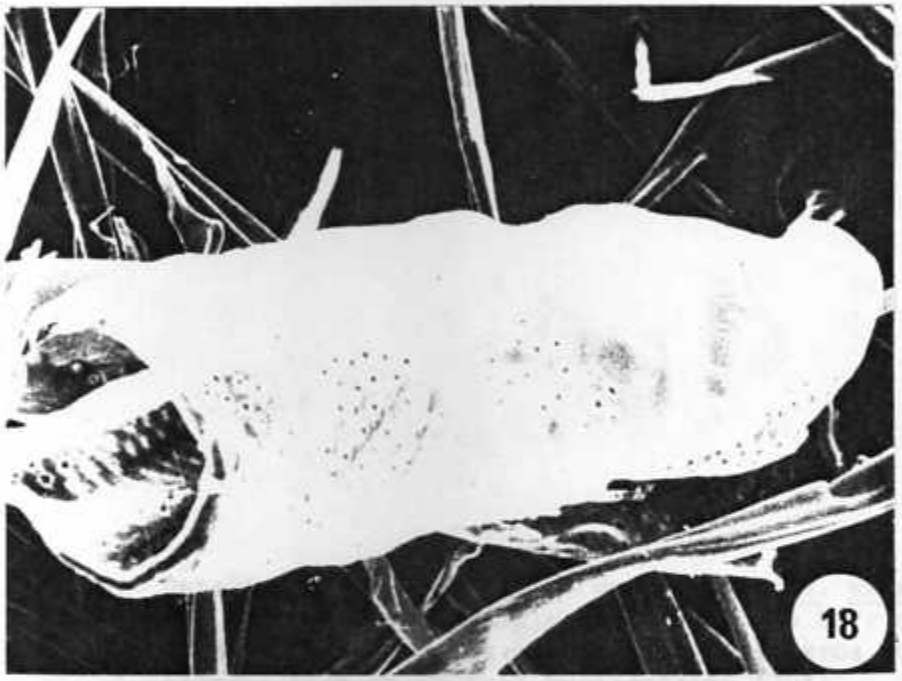


Figura 19: Detalle de la figura 18 (1000X) donde se observan las puntuaciones revestidas ("Vestured pits"; Jane, 1956).


18

19

Figura 20: Detalle de un corte radial de madera de S. excelsum, visto al microscopio electrónico de barrido donde se observan los elementos de los vasos con paredes terminales casi horizontales (70X).

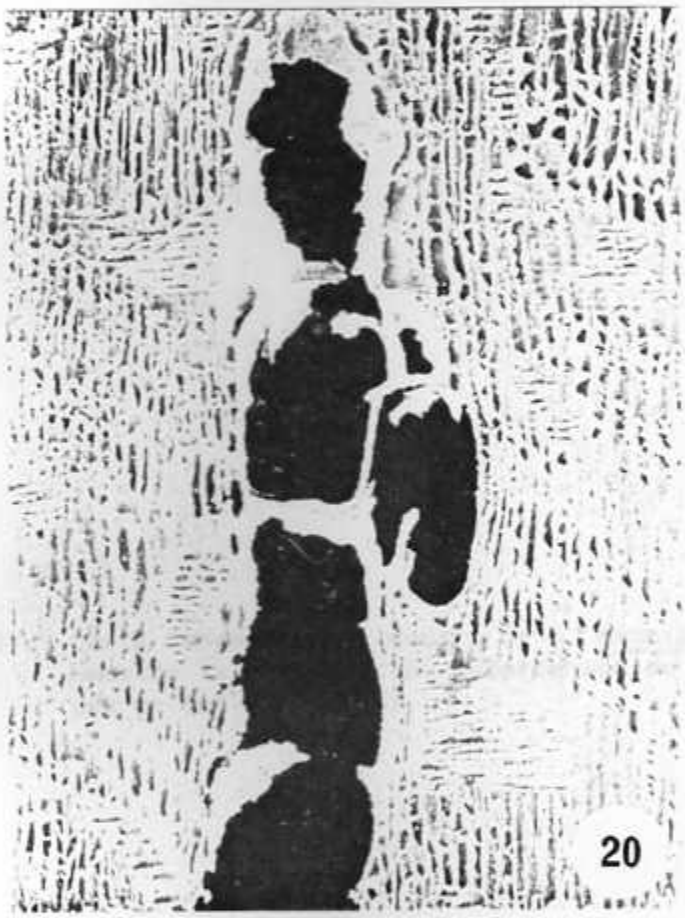

20

Figura 21: Corte tangencial de madera de S. excelsum que muestra la distribución desordenada de los rayos uniseriados (10X).

Cuadro N. 3

Tamaño de las fibras (um) de la madera de *S. excelsum* "Vainillo", (n=50) procedente de Horquetas de Sarapiquí, Costa Rica, marzo 1985

	Longitud	Diámetro tangencial	Diámetro del lumen	Grosor de la pared
Promedio	826	24	15	8
Máximo	1258	37	30	15
Mínimo	694	22	8	4

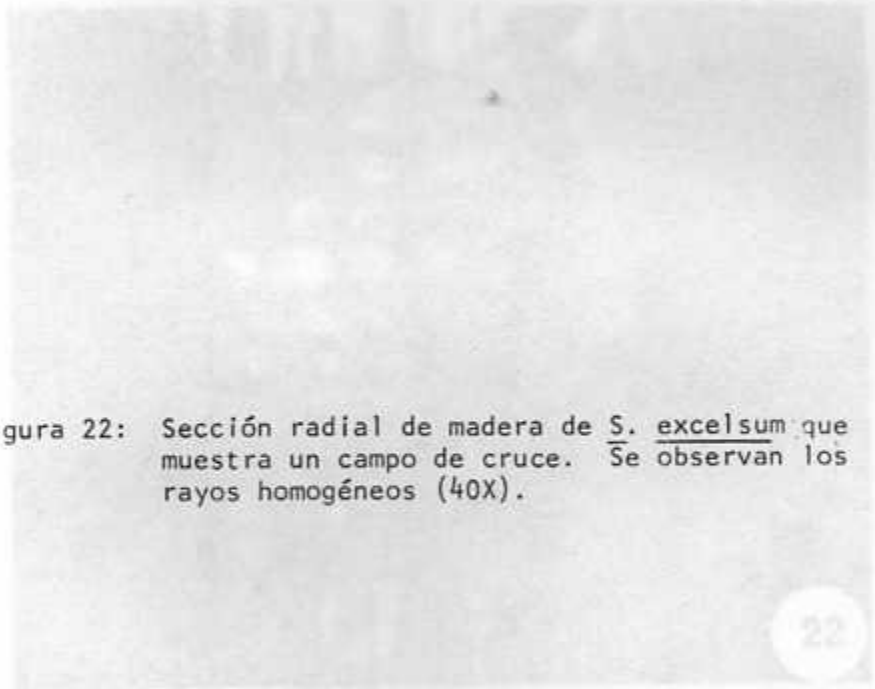
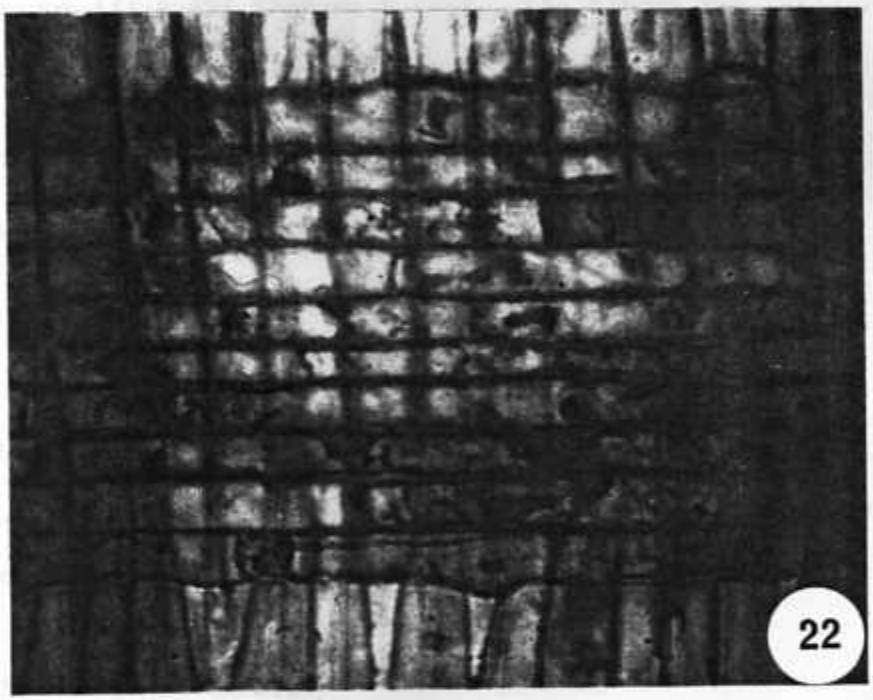


Figura 22: Sección radial de madera de S. excelsum que muestra un campo de cruce. Se observan los rayos homogéneos (40X).


22

Las fibras son cortas, con una longitud promedio de 826 um (ámbito 694-1258 um), diámetro tangencial promedio de 24 um (ámbito 22-34 um), diámetro promedio del lumen de 15 um (ámbito 8-30 um); la pared tiene un grosor promedio de 8 um (ámbito 4-15 um) (Cuadro 3, Figura 23).

El Coeficiente de Flexibilidad es P = 34 y el Factor de Runkel, F.R. = 1,0 (Grupos III y IV) (Apéndice III). Las fibras son fusiformes y se encuentran localmente estratificadas.

En algunas células de los extremos de los rayos se observan cristales solitarios de forma prismática (Figura 22).

iv. Análisis químico.

El porcentaje de el contenido de humedad fue de 16,48%, el de cenizas de 0,80% y el procentaje de los residuos remanentes (materia soluble) de la madera después de la oxidación seca fue de 8,17% (Cuadro 4).

2. Anatomía de la raíz.

. a. Crecimiento primario.

La radícula es axonomorfa. La epidermis está formada por una capa de células de pared delgada; debajo de ella hay una exodermis multiseriada, generalmente con tres capas de células. La corteza es gruesa, parenquimatosa y con idioblastos, con sustancias fenólicas (Figura 24).

El sistema vascular es tetrarca y de maduración exarca, con una médula central y rodeado por un periciclo uniseriado, que está separado de la corteza por una endodermis anular bien diferenciada.

CUADRO N. 4

Contenido de humedad, cenizas y componentes químicos de la madera de S. excelsum.

Materia soluble en			Cenizas (%)	Humedad (%)
Alcohol benceno	Alcohol etílico	Agua caliente		
5.10	0.46	2.61	0.80	16.48

Figura 23: Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de un macerado de S. excelsum, se muestra las fibras (500X).

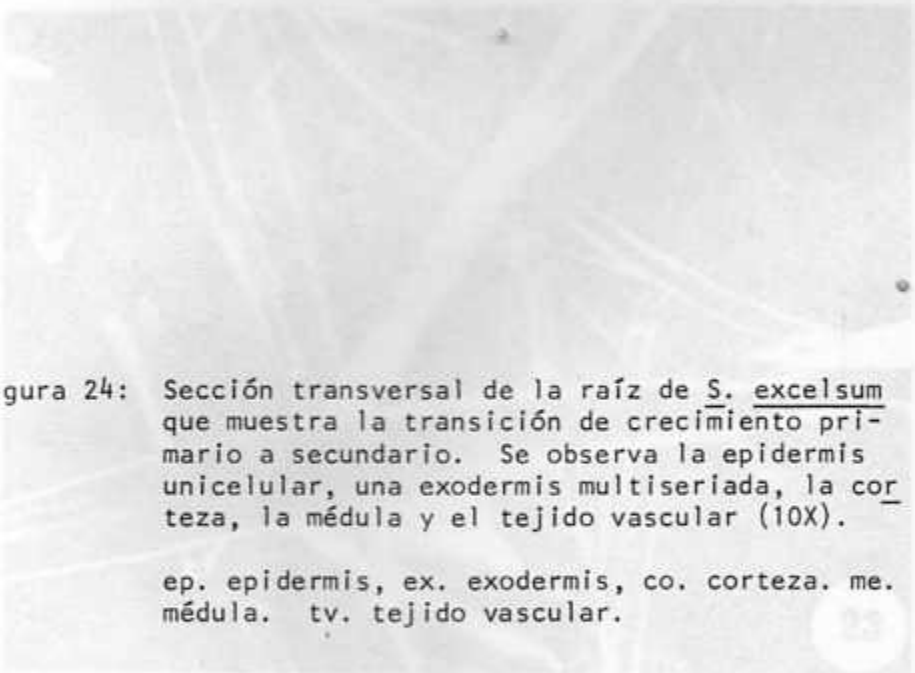
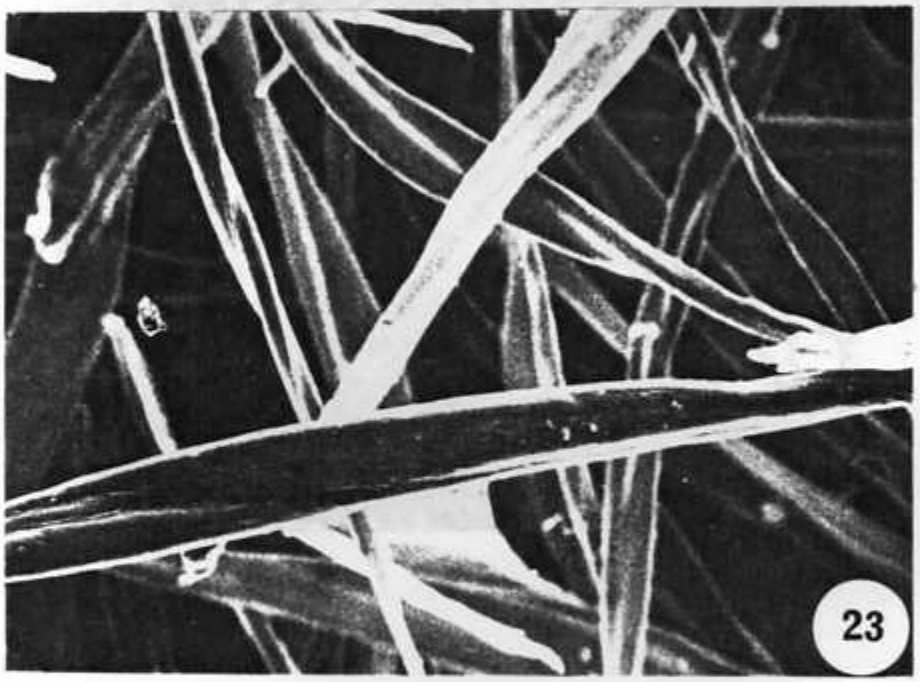
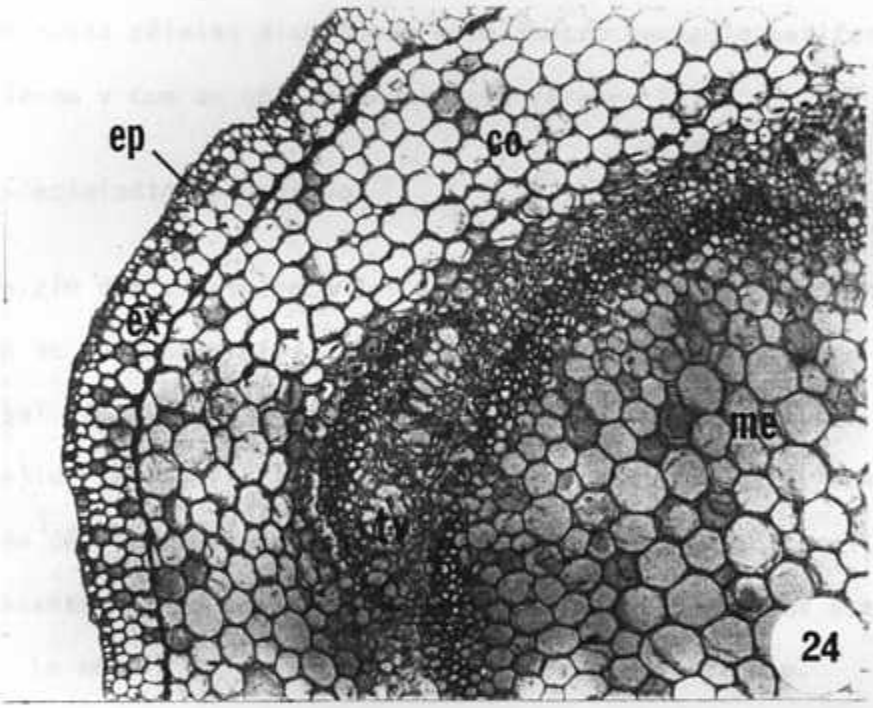


Figura 24: Sección transversal de la raíz de S. excelsum que muestra la transición de crecimiento primario a secundario. Se observa la epidermis unicelular, una exodermis multiseriada, la corteza, la médula y el tejido vascular (10X).

ep. epidermis, ex. exodermis, co. corteza. me. médula. tv. tejido vascular.


23


ep
co
ex
me
tv
24

Los elementos de los vasos son alargados, con paredes laterales helicoidales, anulares, reticuladas o con puntuaciones simples, alternas y opuestas. El floema está compuesto por miembros de los tubos cribosos, células compañeras y parénquima. En la porción central tenemos una médula parenquimática cuyas células disminuyen en diámetro hacia la periferia, ricas en citoplasma y con un núcleo prominente (Figura 24).

b. Crecimiento secundario.

El inicio del crecimiento del tejido vascular secundario antecede a la formación de la peridermis. Inicialmente el cambium, visto en sección transversal tiene forma ondulada; conforme aumenta la cantidad de elementos de tejido secundario, adquiere una forma anular. Está formado por una capa de células rectangulares, angostas y pequeñas en sección transversal y presenta varias capas de células derivadas dispuestas estratificadamente. La médula se desintegra después de cierto tiempo.

En sección transversal los elementos de los vasos son de gran diámetro, con frecuencia agrupados en número de 2 ó 3 y más escasos que los del tallo (madera) (Fig. 26). Las paredes tienen puntuaciones simples, alternas u opuestas. Las células parenquimáticas no son muy abundantes; los rayos son uniseriados y homocelulares y el parénquima axial es predominantemente vasicéntrico, aunque también se encuentra del tipo paratraqueal unilateral.

El floema presenta rayos uniseriados y homogéneos. Los miembros de los tubos cribosos son anchos y largos, y están asociados a una o dos células compañeras. Las fibras son alargadas y se presentan en bandas tangenciales uniseriadas. Los rayos se dilatan centrífugamente.

Los elementos de los vasos son alargados, con paredes laterales helicoidales, anulares, reticuladas o con puntuaciones simples, alternas y opuestas. El floema está compuesto por miembros de los tubos cribosos, células compañeras y parénquima. En la porción central tenemos una médula parenquimática cuyas células disminuyen en diámetro hacia la periferia, ricas en citoplasma y con un núcleo prominente (Figura 24).

b. Crecimiento secundario.

El inicio del crecimiento del tejido vascular secundario antecede a la formación de la peridermis. Inicialmente el cambium, visto en sección transversal tiene forma ondulada; conforme aumenta la cantidad de elementos de tejido secundario, adquiere una forma anular. Está formado por una capa de células rectangulares, angostas y pequeñas en sección transversal y presenta varias capas de células derivadas dispuestas estratificadamente. La médula se desintegra después de cierto tiempo.

En sección transversal los elementos de los vasos son de gran diámetro, con frecuencia agrupados en número de 2 ó 3 y más escasos que los del tallo (madera) (Fig. 26). Las paredes tienen puntuaciones simples, alternas u opuestas. Las células parenquimáticas no son muy abundantes; los rayos son uniseriados y homocelulares y el parénquima axial es predominantemente vasicéntrico, aunque también se encuentra del tipo paratraqueal unilateral.

El floema presenta rayos uniseriados y homogéneos. Los miembros de los tubos cribosos son anchos y largos, y están asociados a una o dos células compañeras. Las fibras son alargadas y se presentan en bandas tangenciales uniseriadas. Los rayos se dilatan centrífugamente.

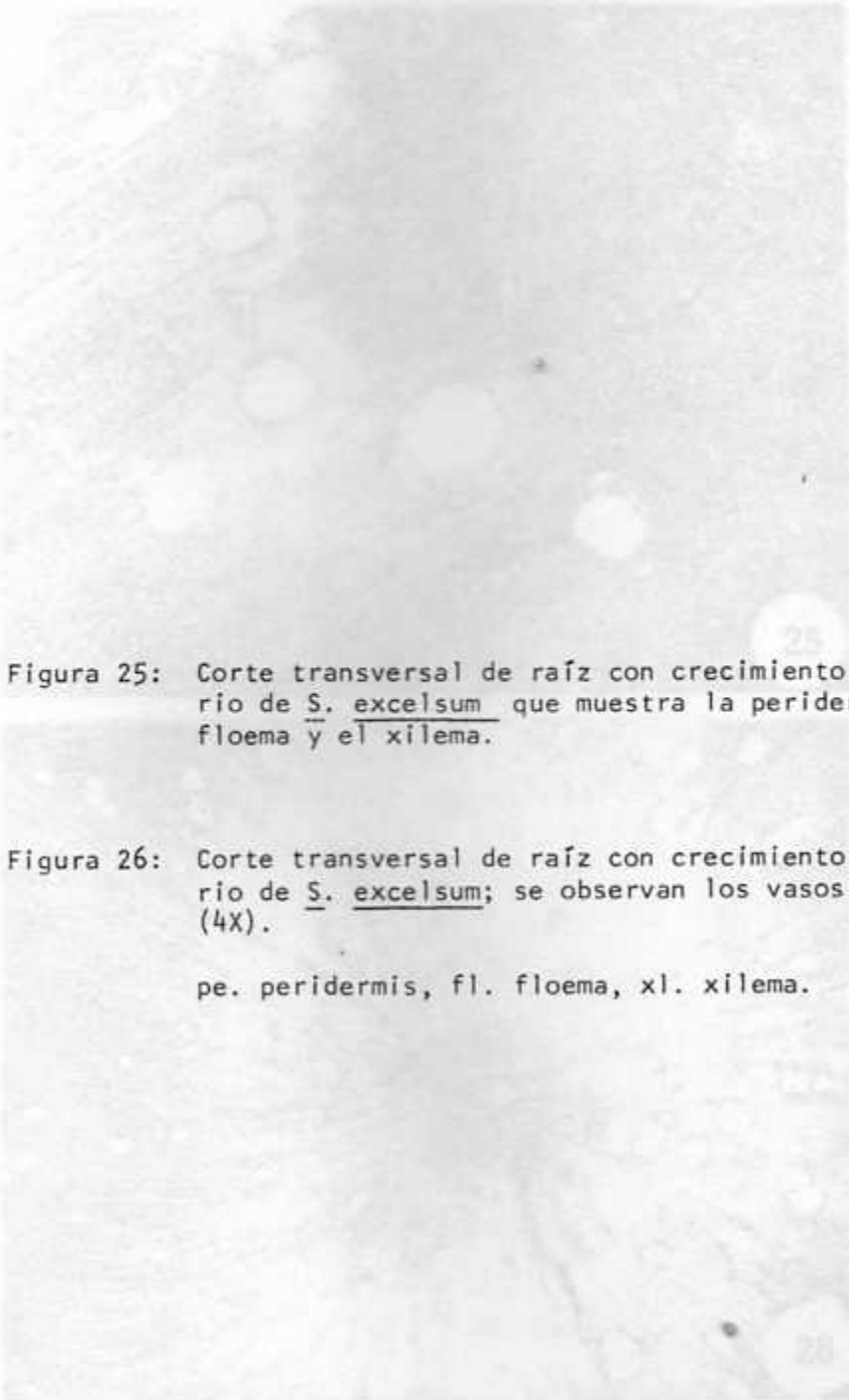
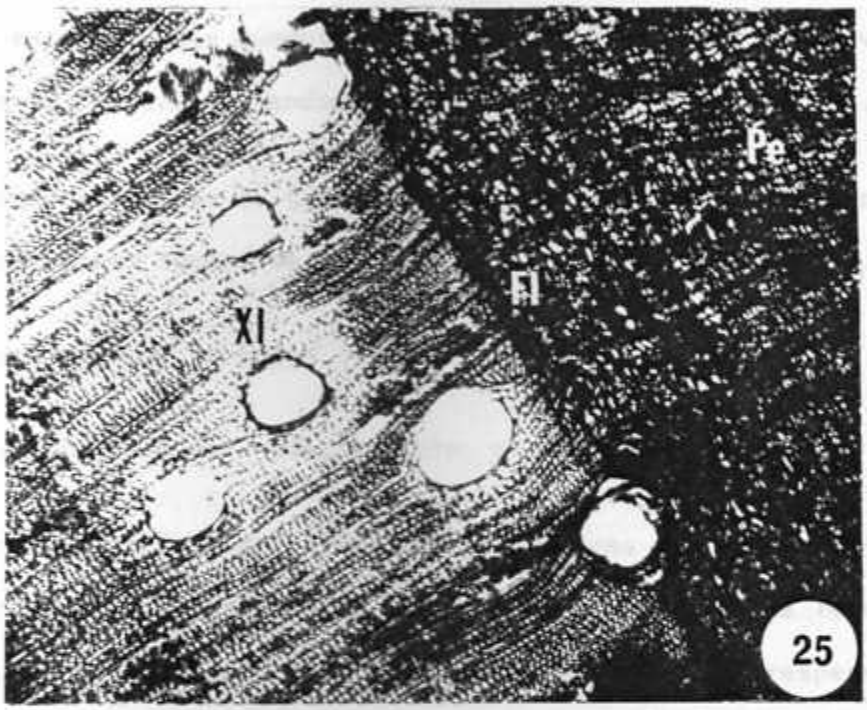


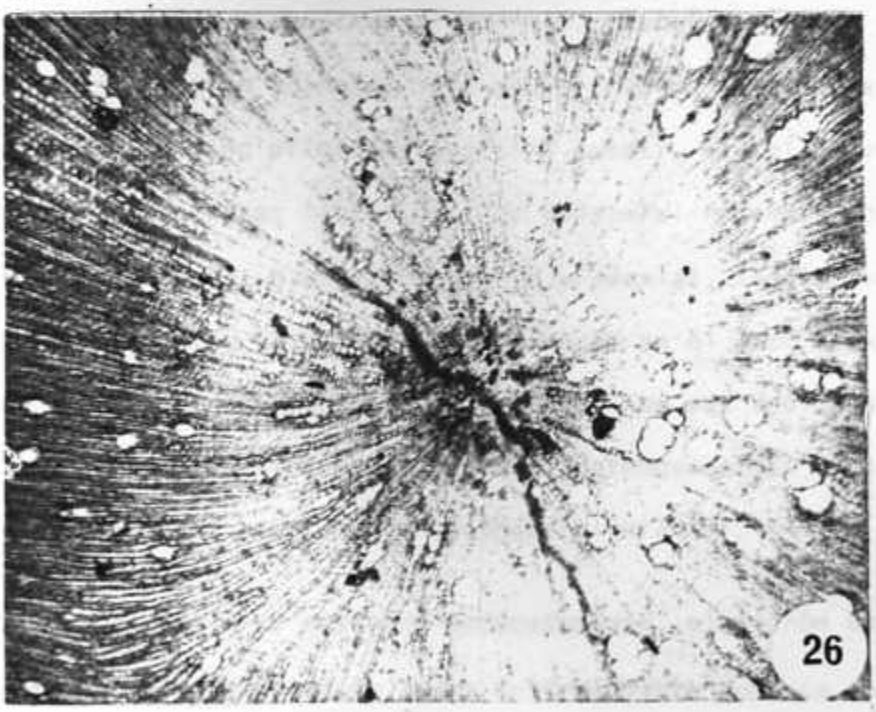
Figura 25: Corte transversal de raíz con crecimiento secundario de S. excelsum que muestra la peridermis, el floema y el xilema.

Figura 26: Corte transversal de raíz con crecimiento secundario de S. excelsum; se observan los vasos agrupados (4X).

pe. peridermis, fl. floema, xl. xilema.



25



26

La división periclinal de las células del periciclo forma el felógeno hacia el exterior. Este produce una peridermis con varias capas de felema hacia el exterior, que aumentan el grosor de la raíz, y causa un desprendimiento de la corteza, la endodermis y la epidermis (Figura 25).

El número de capas de felema varía a lo largo del perímetro del eje presentando menos número de capas en los contornos angulosos o corrugados.

3. Anatomía de la hoja.

a. Anatomía del nudo, pecíolo, pinnas y peciolulos.

El nudo es trilacunar. Tres trazas foliares emergen del cilindro vascular central; la del centro es un poco más grande que las laterales. Dichas trazas se tienden formando un ángulo cercano a 40° respecto al eje longitudinal del tallo y penetran al pecíolo. En el pecíolo y la vena media, la vascularización primaria está oscurecida por algún crecimiento secundario. En el pulvino primario (peciolar basal), el tejido vascular está formado por tres trazas libres de tipo colateral rodeadas por una banda de fibras protofloicas. Hacia la superficie adaxial, se observa un arco de colénquima angular. La corteza es más ancha en el lado abaxial del pulvino y las células son de paredes más delgadas que sus análogos en el lado adaxial. La médula es levemente acéntrica, parenquimatosa y angosta; las células contienen gran cantidad de taninos (Figura 27).

Conforme el pecíolo se extiende acrópetamente, el patrón de vascularización se modifica. Primero, la traza central libre aumenta de tamaño; luego, se forma un cilindro medulado con dos trazas laterales (l) y una central pequeña (tc) (Figuras 27 y 28). Cerca del extremo distal del pe-

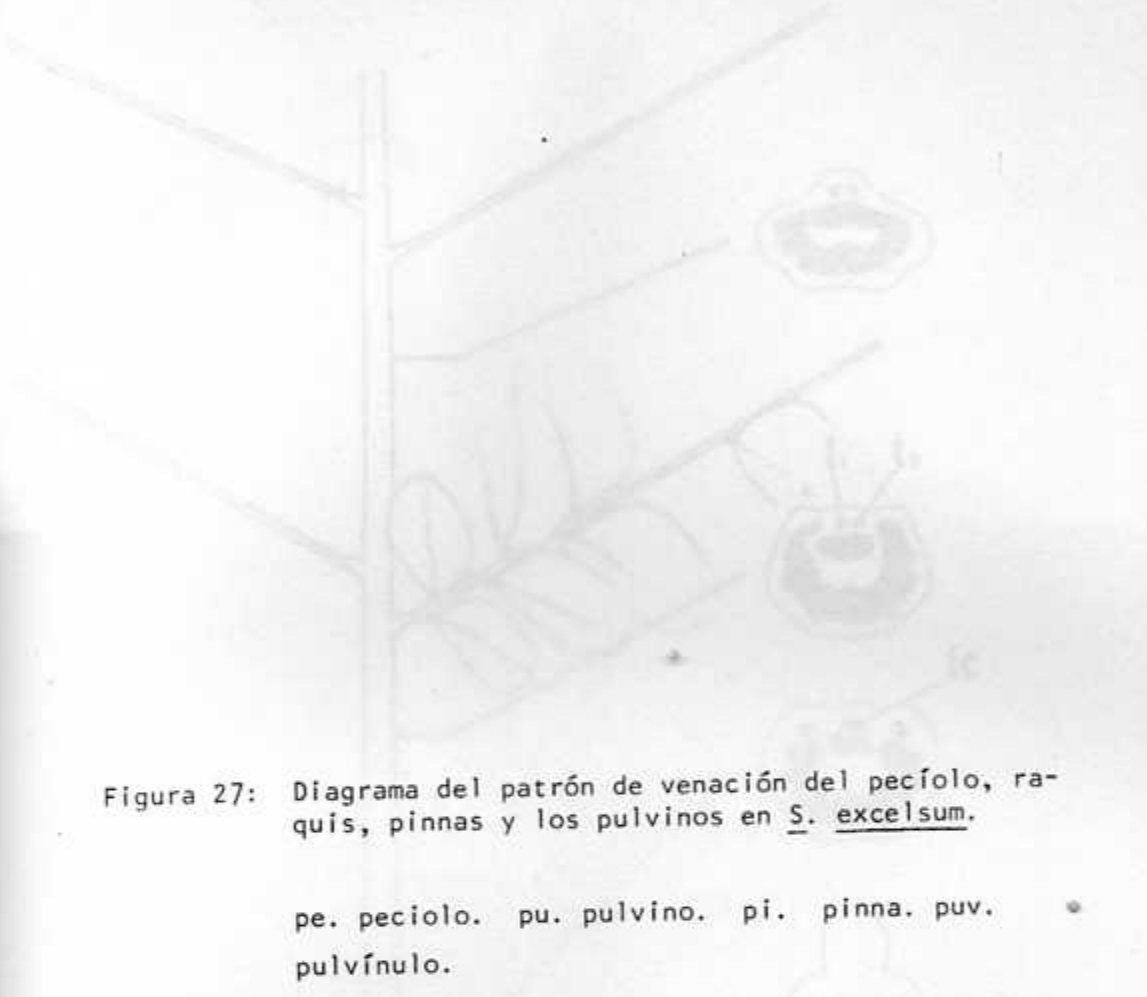
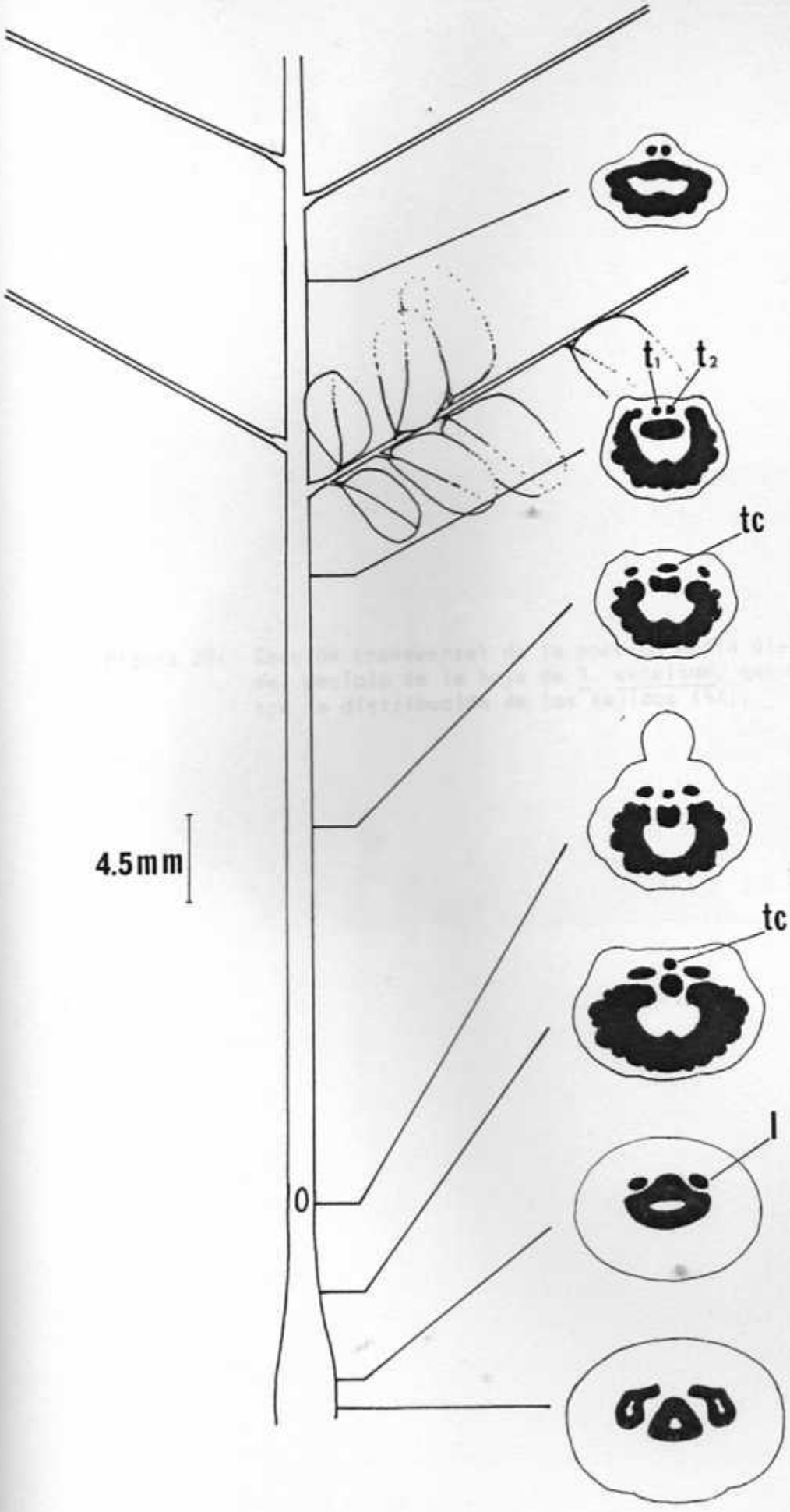


Figura 27: Diagrama del patrón de venación del pecíolo, raquis, pinnas y los pulvinos en S. excelsum.

pe. peciolo. pu. pulvino. pi. pinna. puv. pulvínulo.


t1
t2
tc
4.5mm
tc
l
0

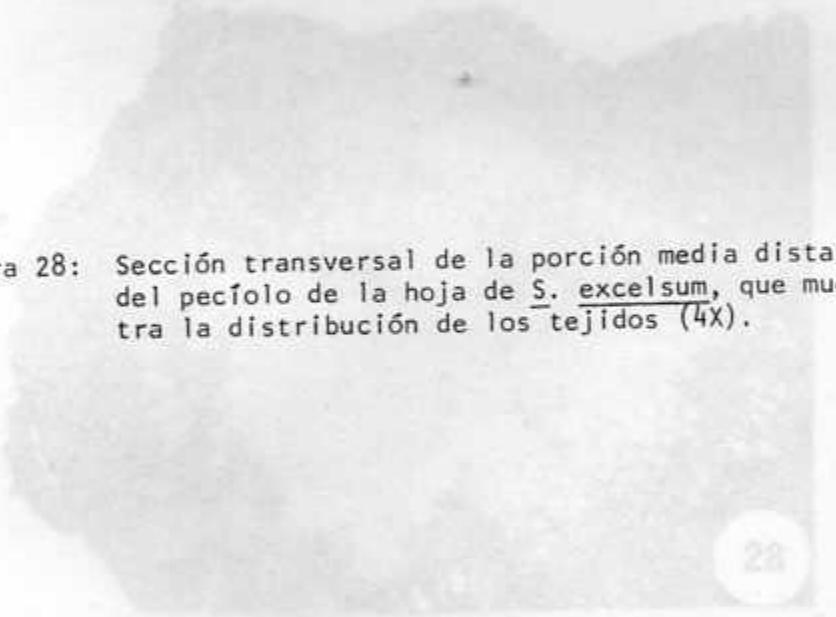
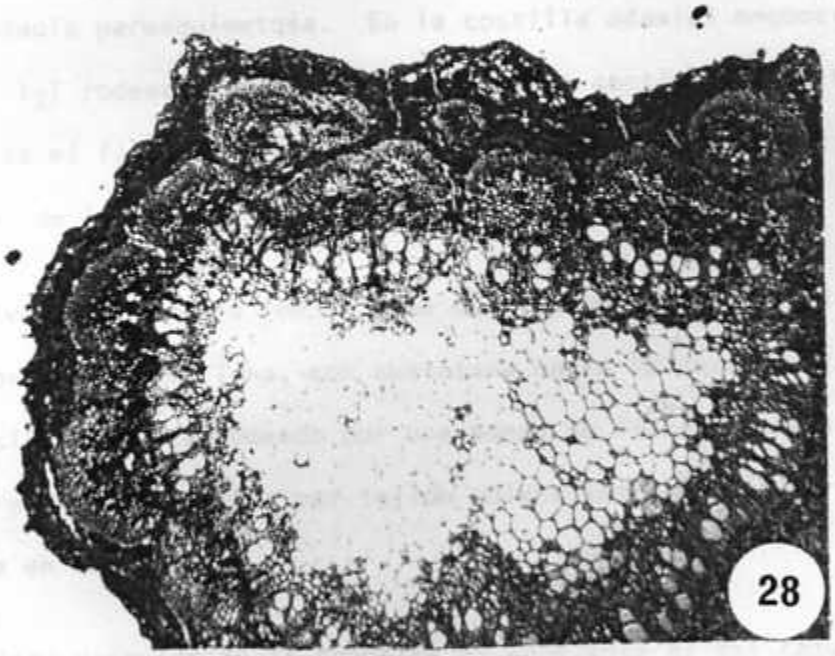


Figura 28: Sección transversal de la porción media distal del pecíolo de la hoja de S. excelsum, que muestra la distribución de los tejidos (4X).


28

cíolo, las traz as laterales se fusionan con el cilindro medulado. Inmediatamente después, la traza central pequeña (tc) se ramifica formando dos trazas (t_1, t_2) que se ramifican y producen las trazas que suplen el primer par de pinnas.

El raquis tiene una corteza delgada y un gran cilindro vascular central con médula parenquimatosa. En la costilla adaxial encontramos dos haces (t_1, t_2) rodeados de fibras y parénquima cortical. Los haces van juntos hasta el final del raquis y producen alternamente una traza lateral en el nivel de inserción de cada pinna.

El pulvino secundario (en la base de la pinna) tiene un cilindro central en forma de media luna, con curvatura hacia la cara adaxial del pulvino. El cilindro está rodeado por una banda de fibras protofloicas que está separada de la corteza por tejido colenquimatoso. La corteza es ancha y rica en taninos.

El tejido vascular de la raquilla es semejante al del raquis: un cilindro o anillo vascular central rodeado de fibras protofloicas, dos haces adaxiales que se proyectan alternamente, hacia los foliolulos.

El pulvino terciario o pulvínulo (base de la pinnula o foliolulo) tiene una corteza parenquimatosa ancha, rica en taninos, un cilindro vascular central rodeado de fibras protofloicas y una banda de colénquima.

b. Venación del foliolulo.

La lámina foliar del foliolulo es asimétrica y la venación del dextro semilimbo difiere de la del levo semilimbo.

La venación es de tipo pinnado camptodrómica; la vena media es gruesa y recta. Hay una prominente vena intramarginal que recorre el margen del dextro semilimbo del foliolulo hasta un octavo antes del ápice; ésta se origina en la base de la lámina como una rama lateral de la vena media (Figura 30). El ángulo de divergencia de las venas secundarias, respecto a la vena media central, es estrecha (30-40°).

Las venas secundarias, próximas a la base, se fusionan distalmente con la vena intramarginal. Las venas secundarias que se encuentran en la porción media y distal del foliolulo se fusionan unas a otras, formando un arco antes de llegar al margen; en estos casos, son sus venas terciarias las que se fusionan con la vena intramarginal.

El levo semilimbo del foliolulo presenta una venación brochidódroma típica que se caracteriza por una fusión distal de las venas a manera de arco antes de llegar al margen; éste es rebordeado, interrumpidamente, por venas terciarias y cuaternarias cortas. Las venas terciarias y cuaternarias forman retículos al azar. Las areolas son de forma irregular, de 0,15 a 0,3 mm y la terminación de sus venillas es ciega (Figura 30).

c. Anatomía del foliolulo.

El foliolulo es dorsiventral. Sobre la superficie adaxial hay tricomas unicelulares cuya densidad aumenta hacia la vena media, se encuentran en mayor cantidad en la base (Figura 31). En esta superficie no se observan estomas; el foliolulo es hipoestomático.

En la superficie abaxial la vena media y las venas secundarias se proyectan hacia el exterior. Esta superficie es mucho más pilosa que la adaxial; hay una agrupación de tricomas en la base, dispuestas unilateralmen

Figura 29: Dibujo de un corte transversal del foliolulo de S. excelsum que muestra la distribución de los haces y de los parénquimas de empalizada y esponjoso.

pe. parénquima de empalizada, pes. parénquima esponjoso.

Figura 30: Dibujo que muestra la venación del foliolulo de S. excelsum.

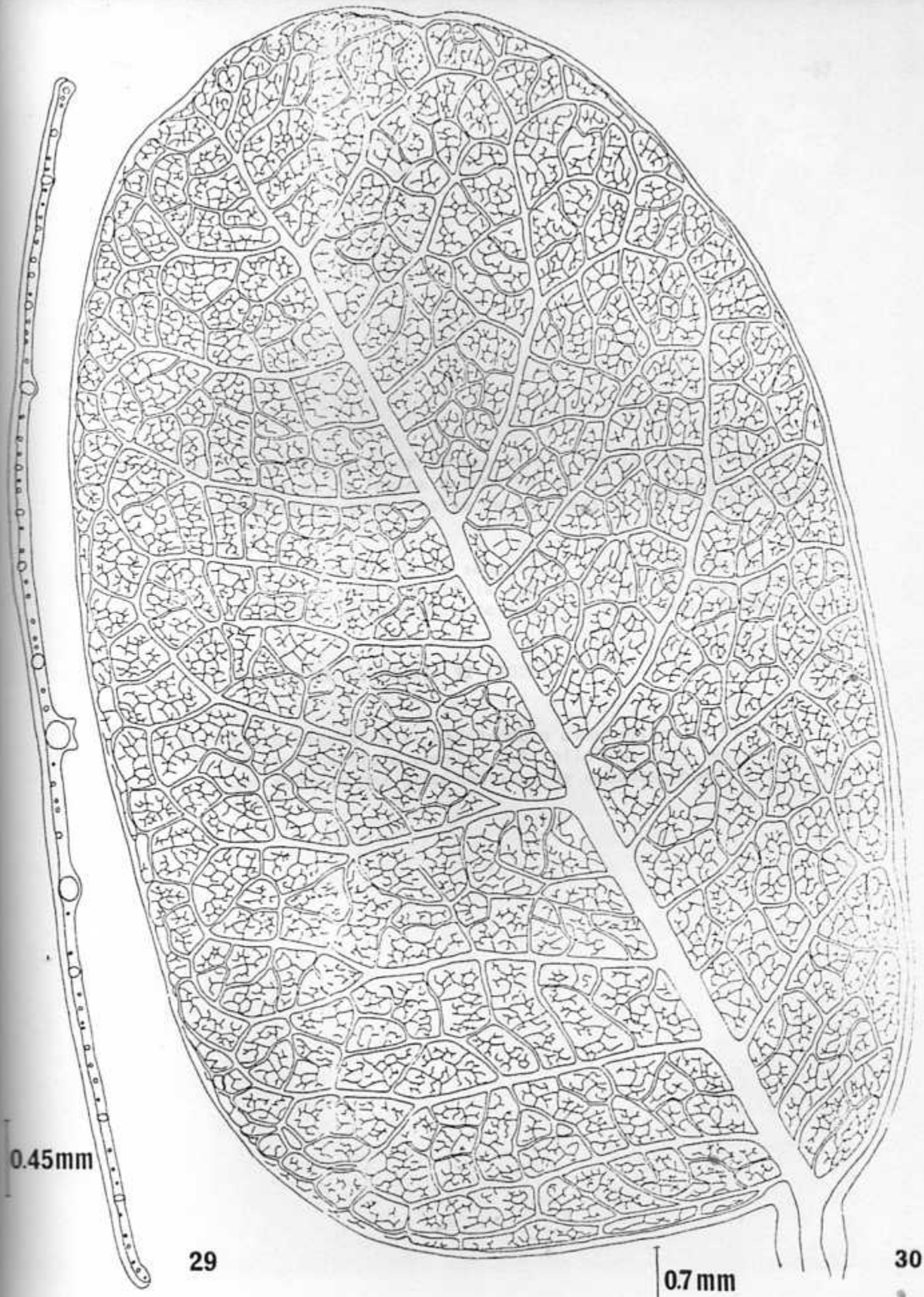
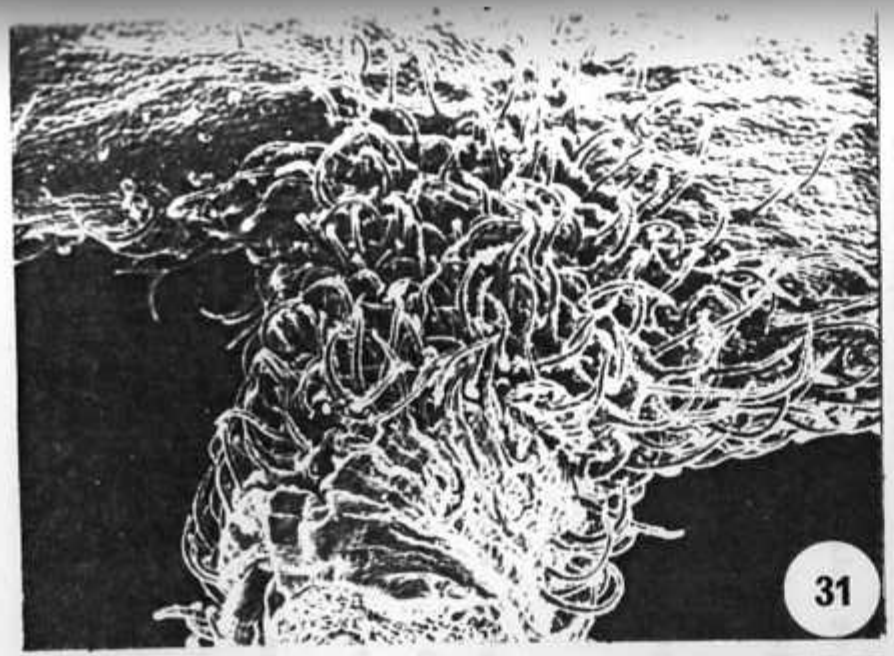

0.45mm
29
0.7 mm
30

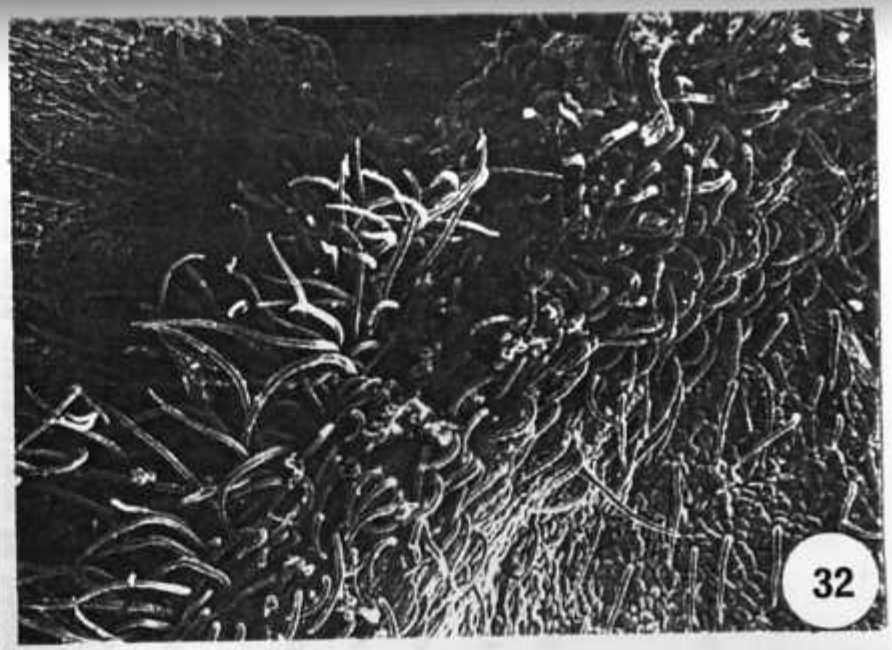
Figura 31: Microfotografía de la superficie adaxial del peciolulo y base de la lámina del foliolulo de S. excelsum que muestra un denso núcleo de tricomas unicelulares (80X).

Figura 32: Microfotografía de la superficie abaxial del foliolulo de S. excelsum muestra la agrupación de tricomas distribuidos unilateralmente sobre la vena media (80X).

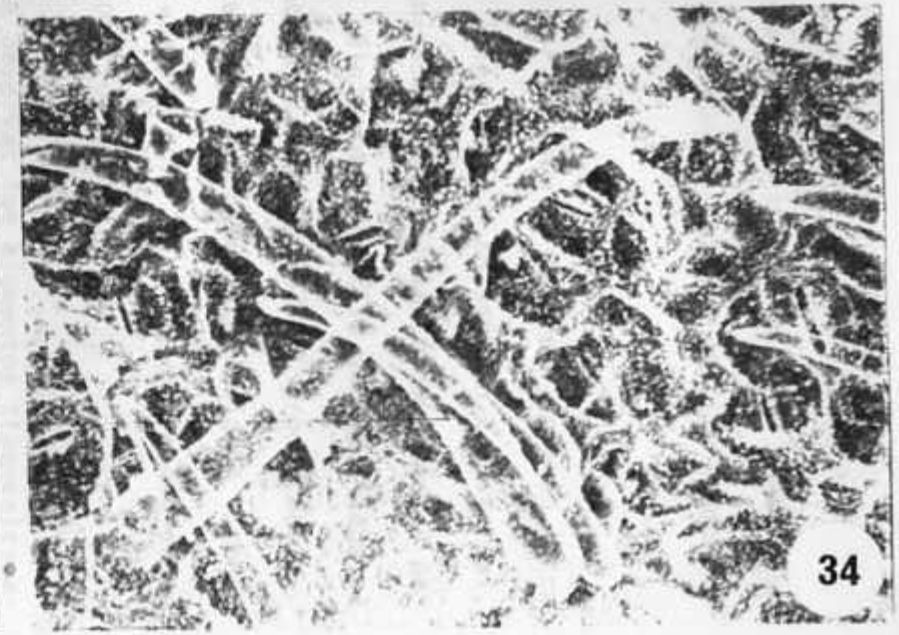
Figura 33: Detalle de la figura 32 (300X).

Figura 34: Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de la superficie abaxial del foliolulo de S. excelsum que muestra una gran cantidad de estomas anomocíticos (500X).


31


32

33


34

te a lo largo de la vena media. En géneral, éstas son de mayor tamaño que las de la superficie adaxial. Tienen abundantes estomas de tipo anomocítico (Figuras 32, 33 y 34).

El mesófilo se encuentra formado por parénquima de empalizada en la cara adaxial y esponjoso en la abaxial (Figura 29). En sección transversal, el foliolulo muestra una epidermis unicelular de células redondeadas y pequeñas con una cutícula gruesa. Las células del mesófilo de empalizada se disponen en 2-3 capas de células y ocupan casi la mitad del grosor de la lámina. Las células del parénquima esponjoso son de pared delgada y contienen numerosos espacios intercelulares (Figura 35). La vena media es colateral y tiene un arco de fibras protofloicas.

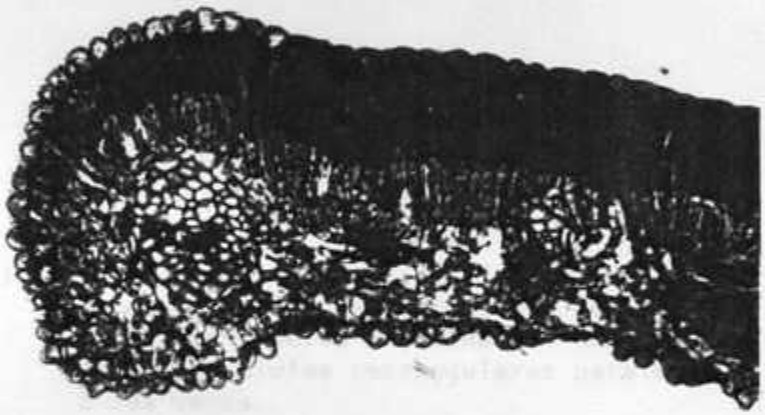
En una hoja diafanizada se pueden observar los elementos traqueales anulares y helicoidales y la vaina de los haces terciarios, cuaternarios y menores, formada por una banda de células rectangulares (Figura 36).

4. Morfología de la inflorescencia.

a. Morfología general.

Las espigas están agrupadas en fascículos axilares en número de 1-3, en el extremo distal de las ramas. Observaciones preliminares parecen indicar que las espigas se forman de yemas axilares accesorias (Figura 6).

El primordio de la espiga está protegido por una bráctea geminada, un lado de la bráctea es más grande que el otro, y recubierto de un tomento denso de tricomas glandulares, aciculares y caducos (Figuras 37 y 38).



35

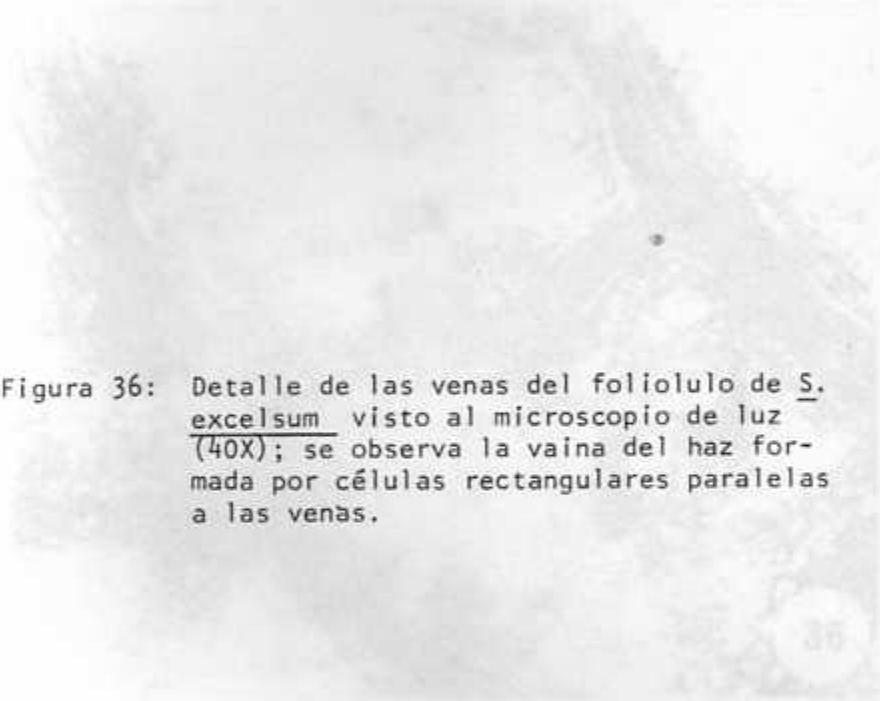
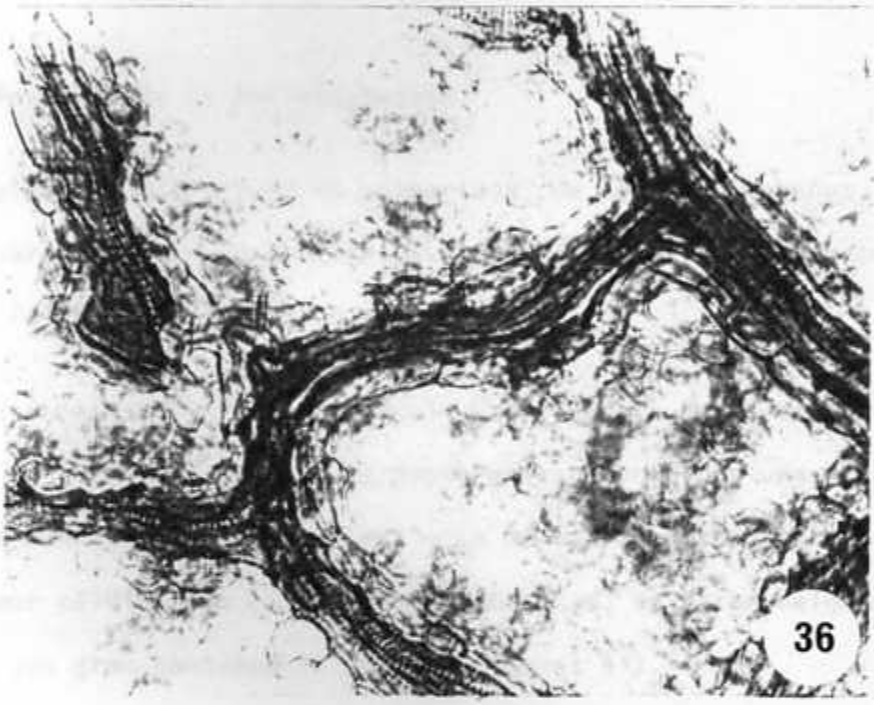


Figura 36: Detalle de las venas del foliolulo de S. excelsum visto al microscopio de luz (40X); se observa la vaina del haz formada por células rectangulares paralelas a las venas.


36

El desarrollo de la inflorescencia es cerrado o determinado; es decir, tiene una flor terminal que se abre primero que las flores laterales. Las primeras flores laterales en abrirse son las de la porción central de la inflorescencia divergiendo hacia los extremos proximal y distal. El patrón antotáctico es helicoidal.

b. Anatomía de la inflorescencia.

La epidermis del raquis es uniseriada, de células pequeñas, cuadrangulares y pared guesa. La corteza es parenquimatosa, angosta y con gran cantidad de idioblastos llenos de taninos.

El sistema vascular del pedúnculo y del raquis de la espiga, está formado por un cilindro medulado bordeado externamente por una pequeña banda de fibras protofloicas (Figura 40). La médula es ancha, parenquimatosa, formada por células más o menos isodiamétricas, de pared delgada en su mayoría y, con gran cantidad de drusas (Figuras 41).

c. Vascularización floral.

A la base de la flor entran tres haces (Figura 42) que se originan del anillo vascular central de la inflorescencia. Uno de los haces se ramifica y produce un haz ventral hacia la bráctea.

En la base del receptáculo, dos de los tres haces se bifurcan y producen 5 haces que ascienden (Figuras 43A y 44a,b).

Al extenderse en sentido acrópeta cada uno de los cinco haces centrales, produce dos ramas laterales derecha e izquierda); cada una de estas

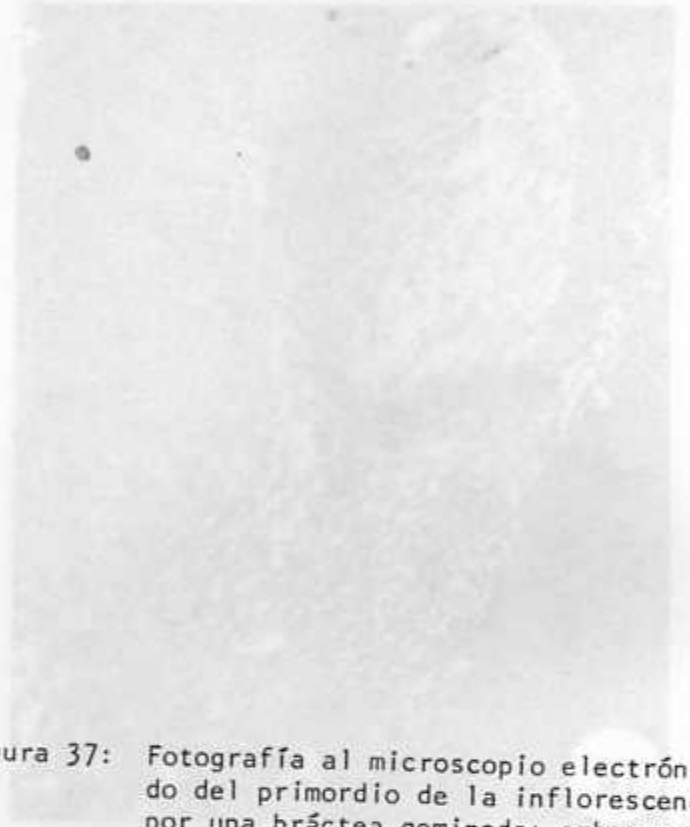
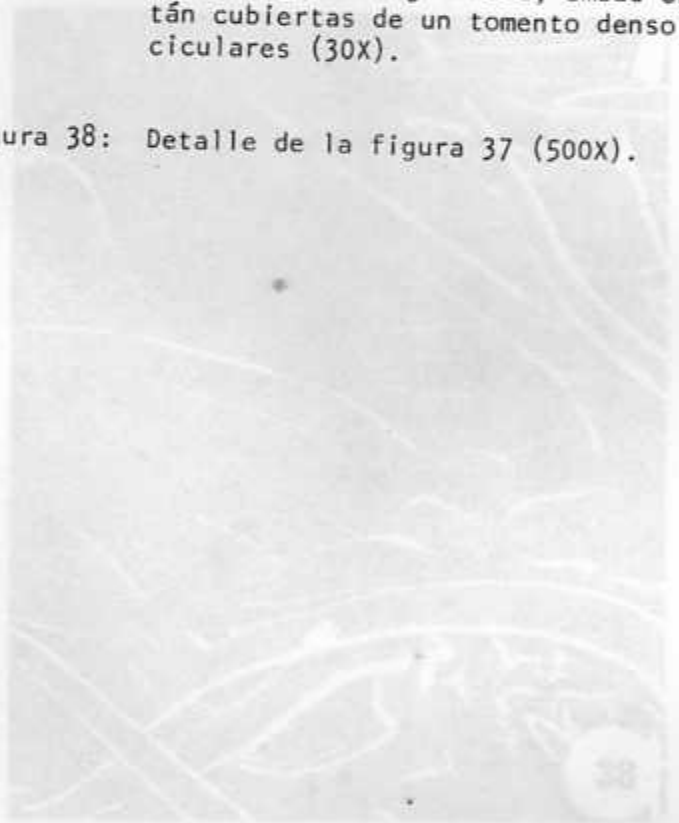


Figura 37: Fotografía al microscopio electrónico de barrido del primordio de la inflorescencia protegido por una bráctea geminada; ambas estructuras están cubiertas de un tomento denso de tricomas aciculares (30X).

Figura 38: Detalle de la figura 37 (500X).



37

38

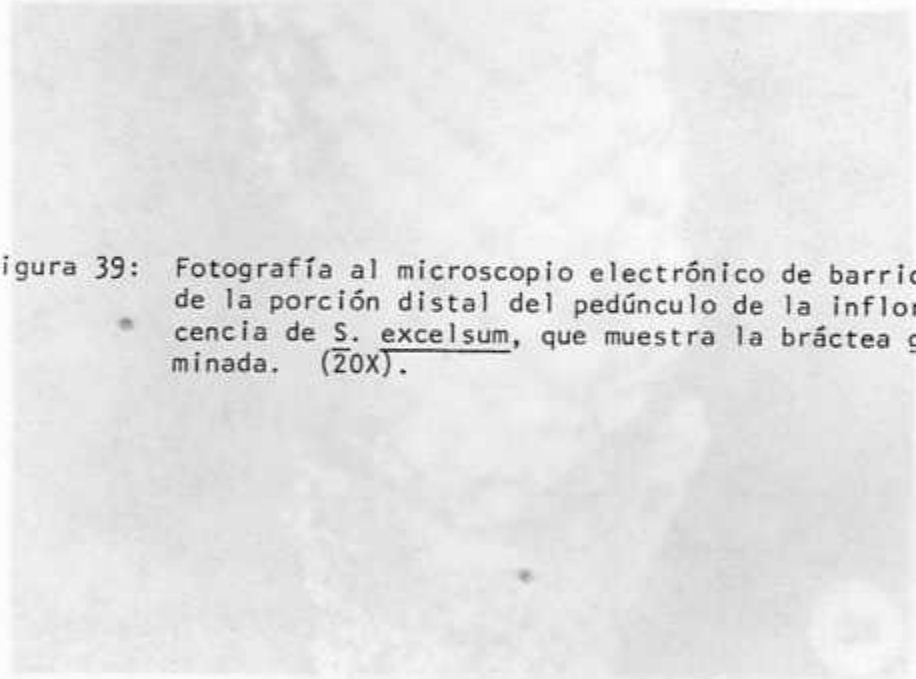


Figura 39: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la porción distal del pedúnculo de la inflorescencia de S. excelsum, que muestra la bráctea geminada. (20X).

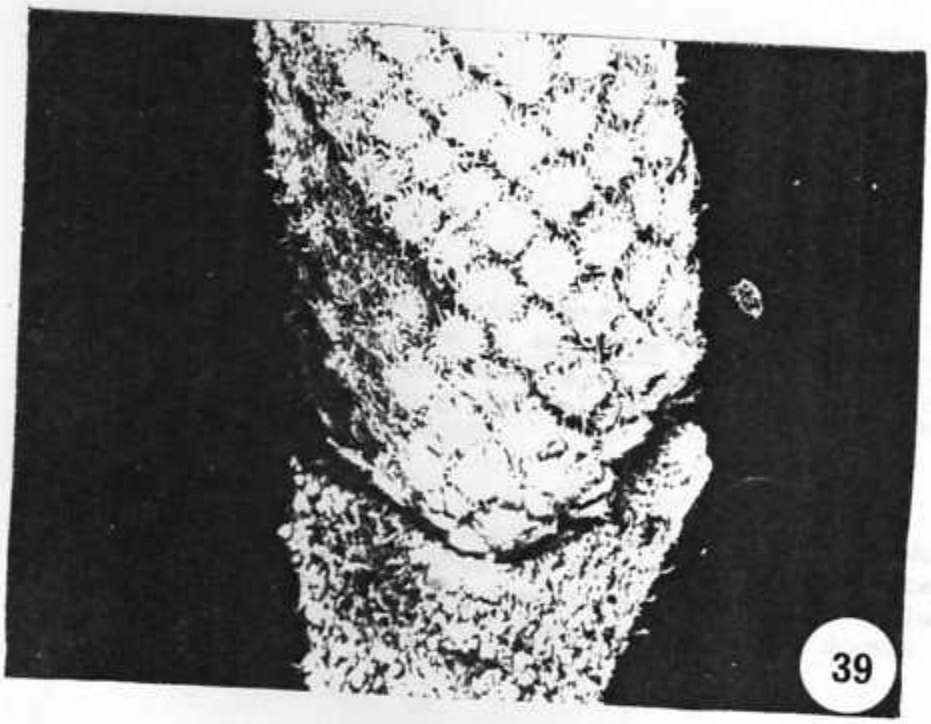
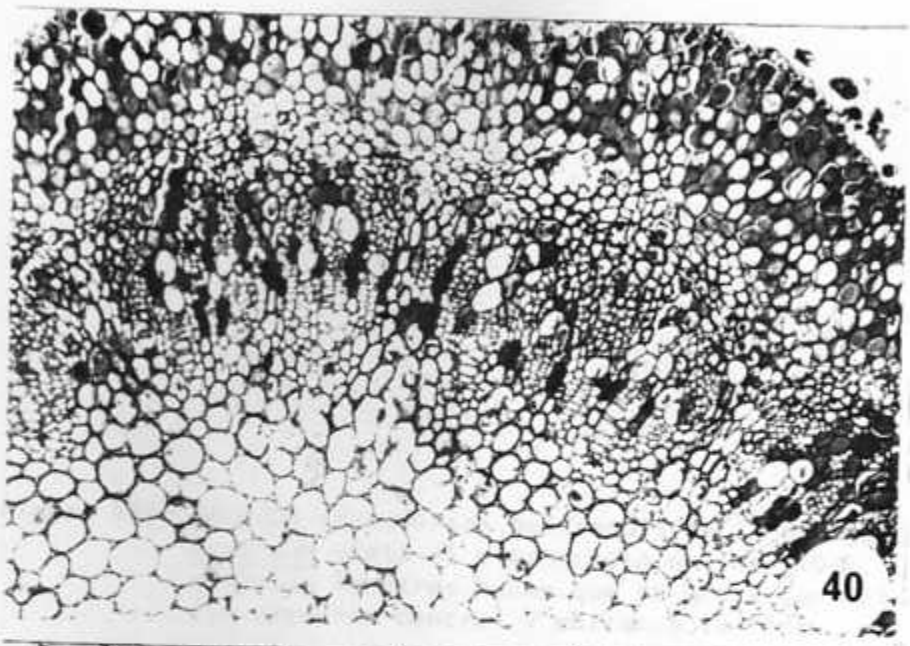
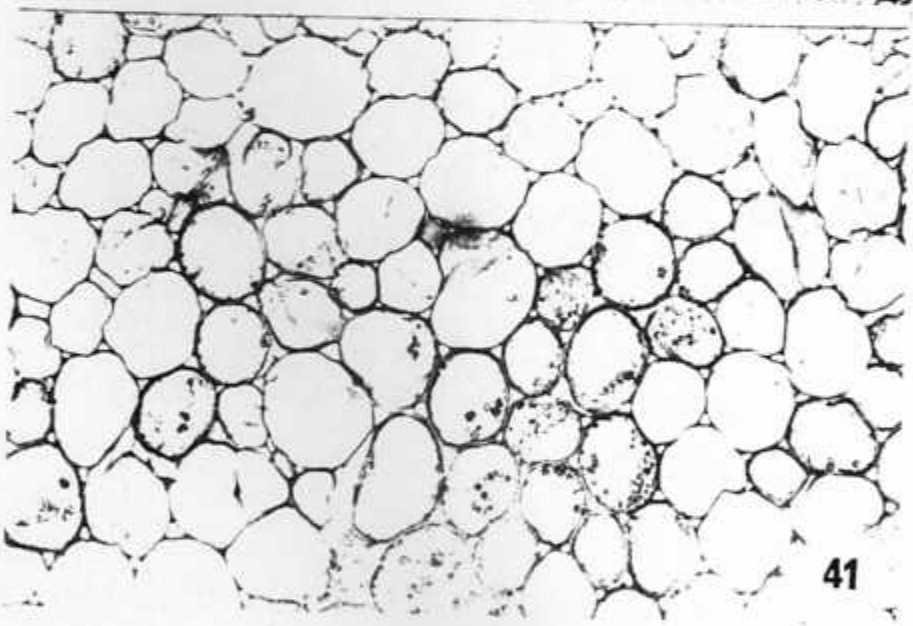

39

Figura 40: Sección transversal de el pedúnculo de la inflorescencia de S. excelsum visto al microscopio de luz que muestra la epidermis unicelular la corteza y el anillo vascular rodeado de esclerénquima (20X).

Figura 41: Detalle de una sección transversal de la médula parenquimatosa del raquis de la inflorescencia de S. excelsum vista al microscopio de luz (40X), se observa algunas células con drusas.



40



41

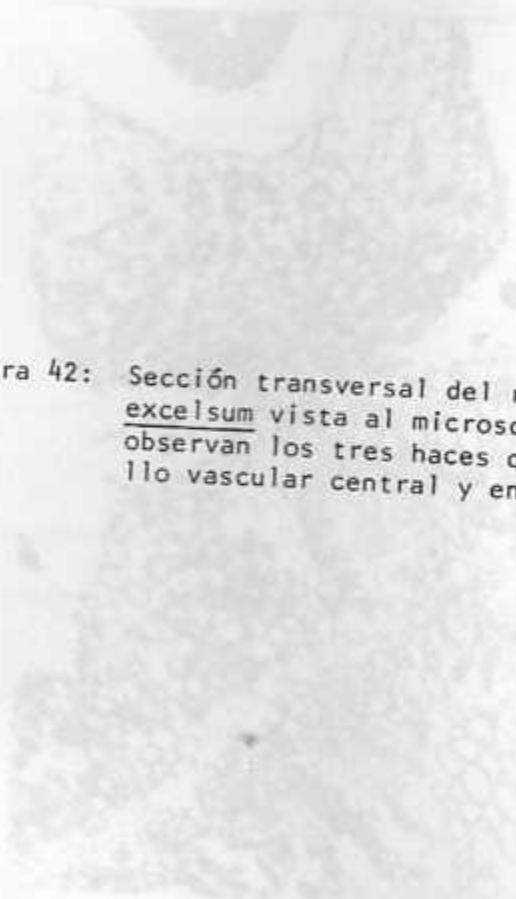


Figura 42: Sección transversal del raquis de la espiga de S. excelsum vista al microscopio de luz (20X). Se observan los tres haces que se proyectan del anillo vascular central y entran a la flor.

42

se fusiona a su homólogo vecino y forman los haces que suplen a los sépalos (sp) (Figuras 43 y 44).

Poco después, siempre en sentido acrópeta, los simpodios del eje floral emiten nuevas trazas a derecha e izquierda. Cada nueva traza se fusiona con la contigua y forman cinco haces que vascularizan los pétalos (pt). A nivel superior, cada simpodio produce un par de ramas laterales. Estos 10 nuevos haces penetran a los estambres (Figuras 43 y 44d). Posteriormente, los simpodios originales se fusionan y forman un haz central (B) (Figura 44 e,f). A este nivel, los pétalos permanecen aún fusionados y forman una corola tubular (corola gamopétala).

Siempre en sentido acrópeta el cáliz se abre hacia la periferia (cáliz campanulado) y los verticilos de la corola y el androceo se separan como entidades independientes del receptáculo (Figura 44f,g). Los pétalos permanecen fusionados formando una corola tubular (Figura 44d,e,f).

Más adelante, el haz central (B) se ramifica en dos haces de tamaño equivalente, un haz dorsal (hd) y un haz ventral (hv). El haz ventral (hv) se ramifica en la base del carpelo y forma dos venas ventrales que suben longitudinalmente y que mediante ramificaciones laterales forman los haces de los rudimentos seminales (Figura 44). El haz dorsal se dilata, asciende por el carpelo y se prolonga a través del estilo hasta la base del estigma (Figuras 43 y 44n,ñ). Aproximadamente, 2 mm antes del final del ovario, los haces ventrales desaparecen (Figuras 43 y 44n).

d. Anatomía floral.

i. Perianto.

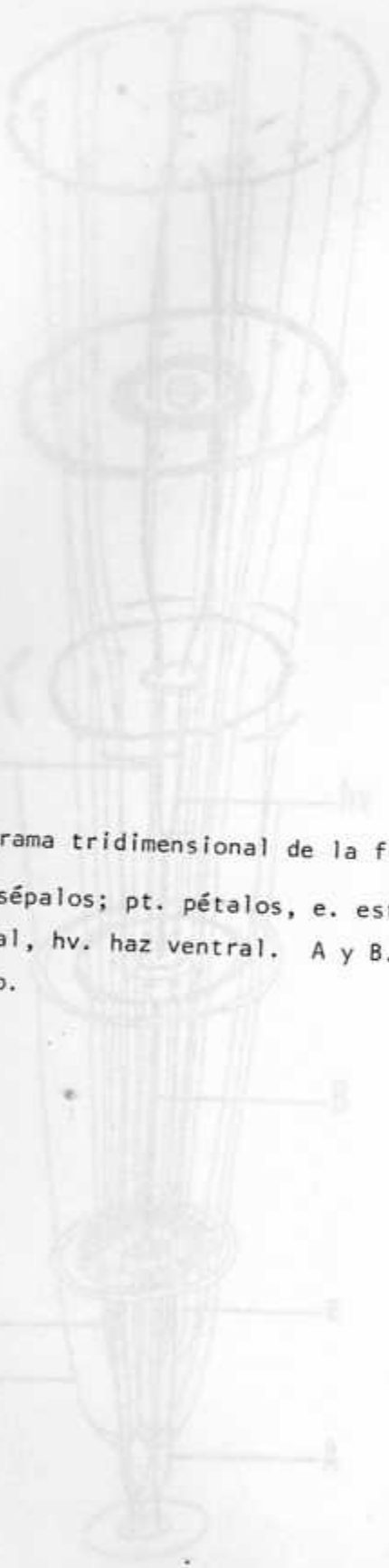
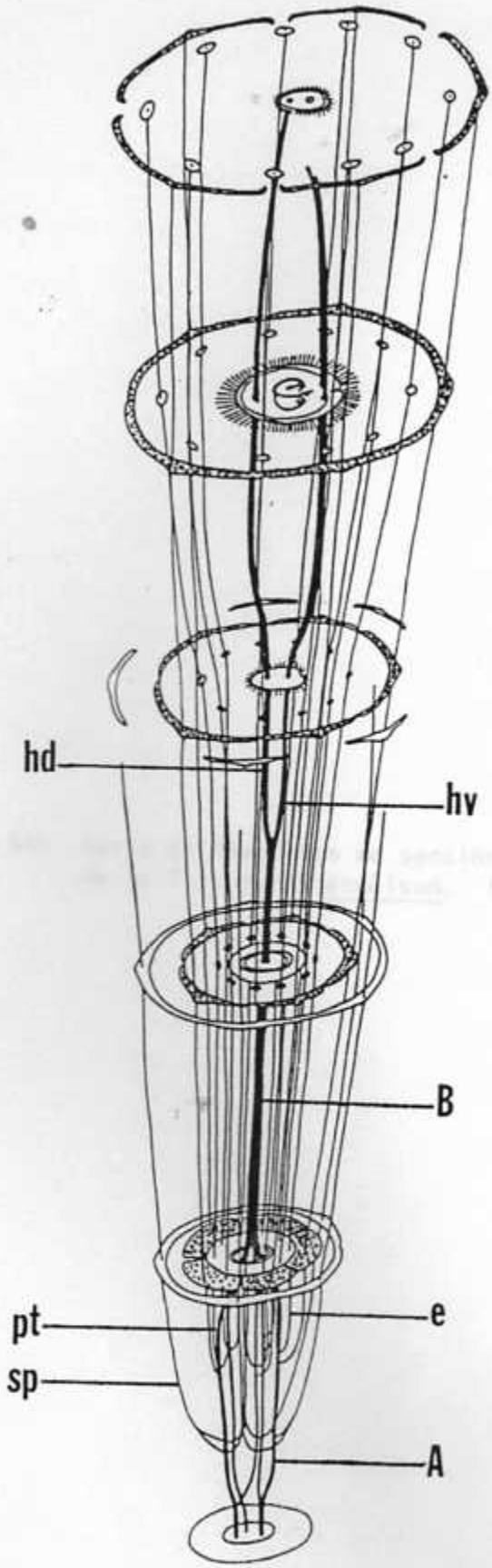


Figura 43: Diagrama tridimensional de la flor de S. excelsum. sp. sépalos; pt. pétalos, e. estambres. hd. haz dorsal, hv. haz ventral. A y B. explicadas en el texto.


hd
hv
B
pt
e
sp
A

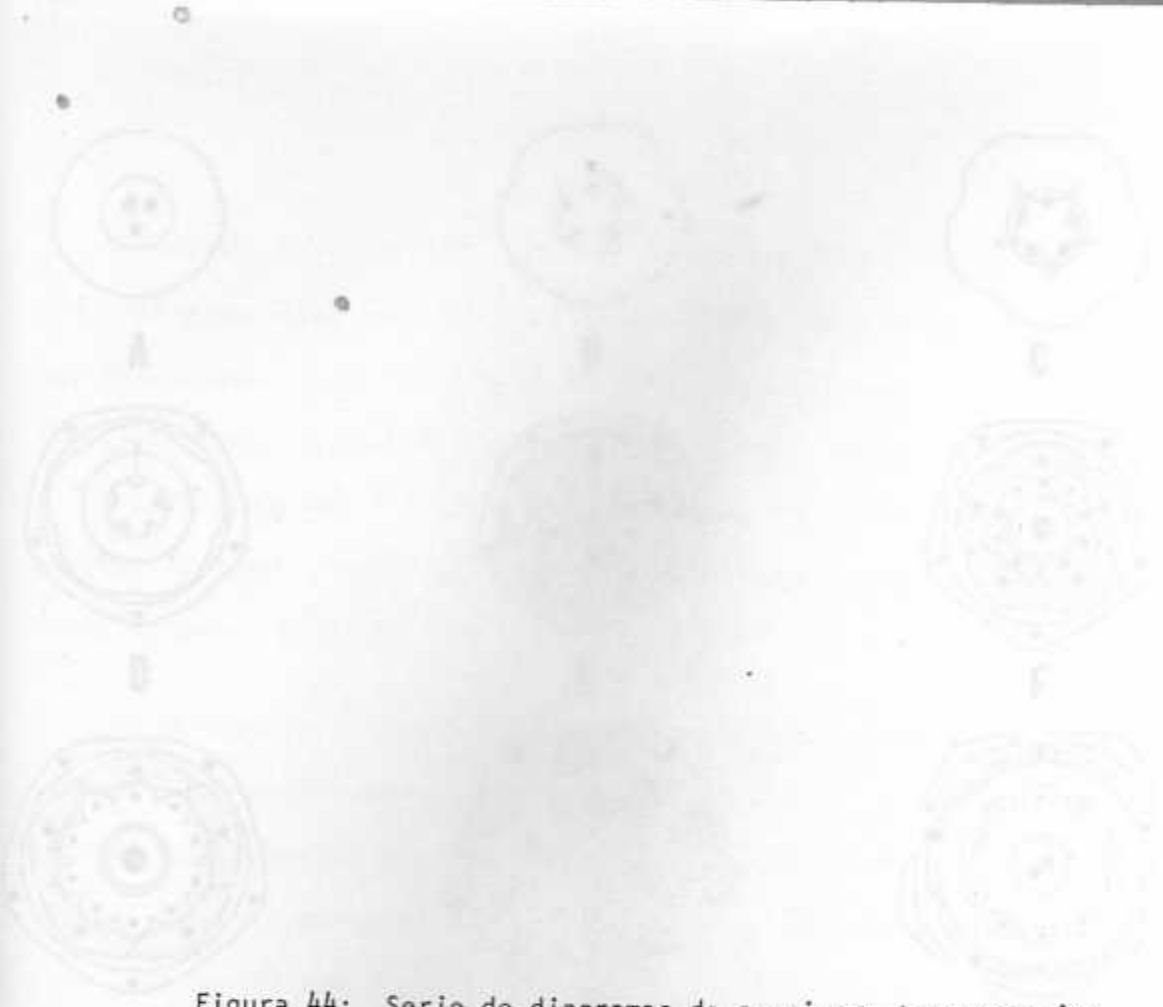
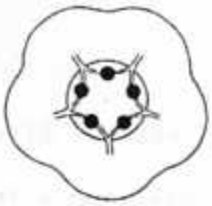


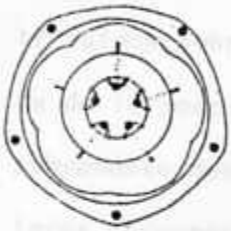
Figura 44: Serie de diagramas de secciones transversales de la flor de S. escelsum. (20X).

A

B

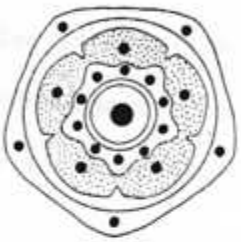


C

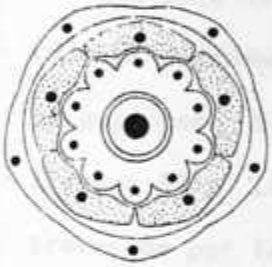


D

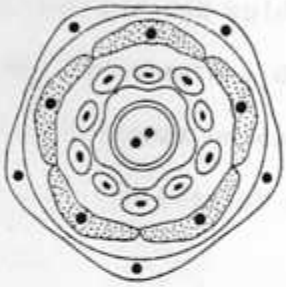
E



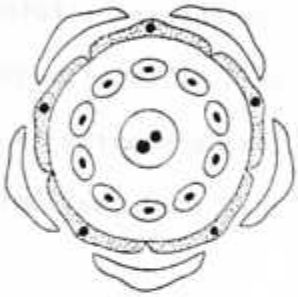
F



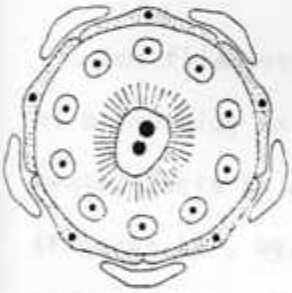
G



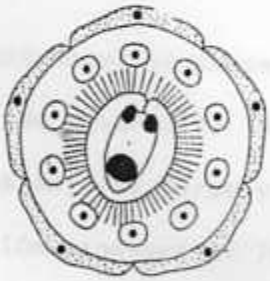
H



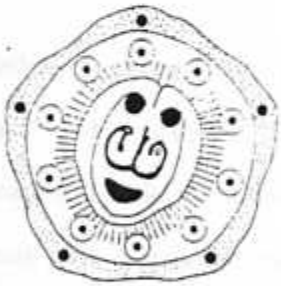
I



J



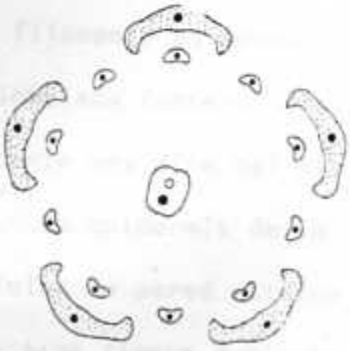
K



L

M

N



Ñ

En sección transversal, la epidermis de los sépalos está formada por una capa de células rectangulares en la superficie adaxial y por células muy irregulares en la superficie abaxial. Hay tricomas unicelulares distribuidos sobre la superficie del cáliz; la mayor densidad se localiza cerca de la porción media distal. Internamente, hay un parénquima esponjoso pobremente desarrollado, interrumpido periódicamente por los haces vasculares (Figuras 45 y 46).

Los pétalos están cubiertos por una epidermis unicelular formada de células redondeadas que tiñen densamente y dan a las superficies un aspecto papiloso. Existen algunos tricomas unicalulares en el extremo distal (Figura 47). La parte media de los pétalos es parenquimática; ésta es atravesada por la red vascular.

ii. Androceo.

Los filamentos de los estambres se encuentran doblados y retorcidos en el primordio; en esta etapa de desarrollo las anteras son intorsas; no obstante, hacia la antesis, las anteras giran y adoptan una posición extorsa; (Figuras 48 y 49). En sección transversal los filamentos son tipo terete. La epidermis está formada por células cilíndricas alargadas longitudinalmente y redondas en sección transversal. En el interior hay dos capas de tejido parenquimático rodeando a un haz central. El filamento es apendiculas y se inserta en la porción media de la antera bilobulada (antera dorsifija) y forma un conectivo que se extiende acrópetamente más allá del nivel de las tecas y culmina en una glándula redondeada. La epidermis de la glándula y de la antera se caracterizan por tener células de pared externa ornamentada, que dan una apariencia papilosa. Las anteras tienen dehiscen

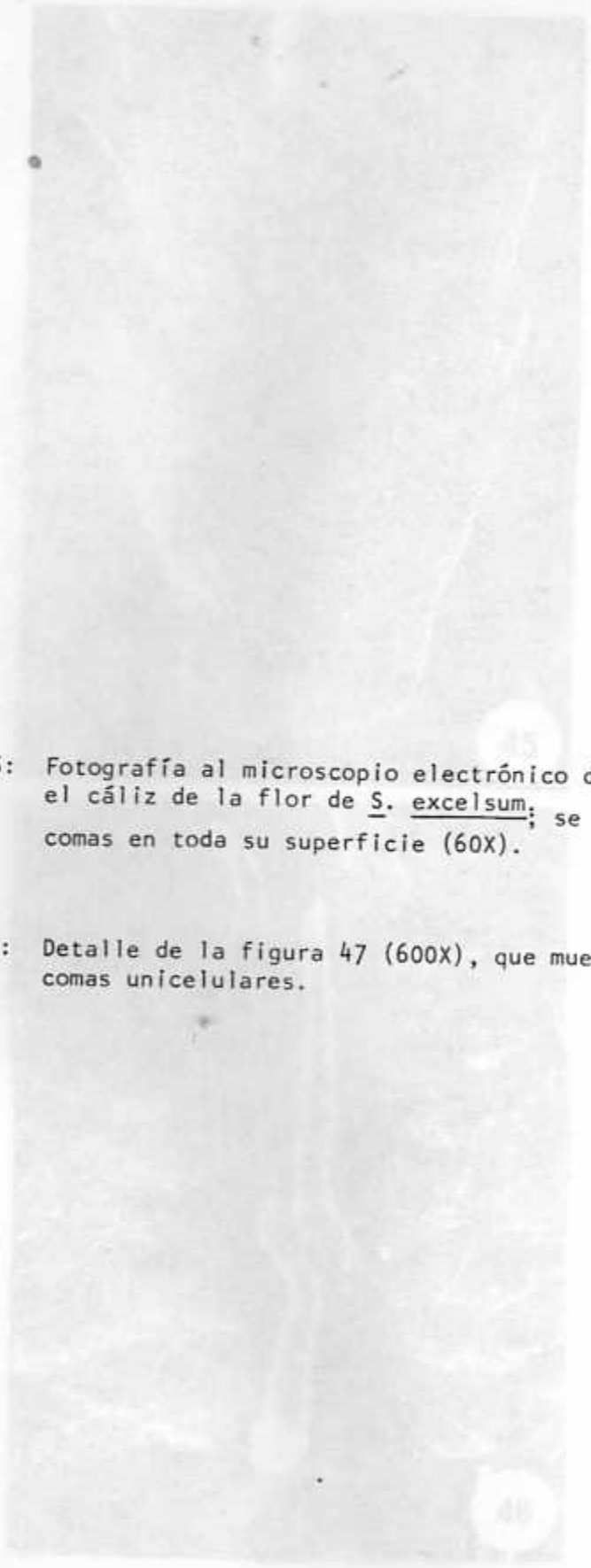
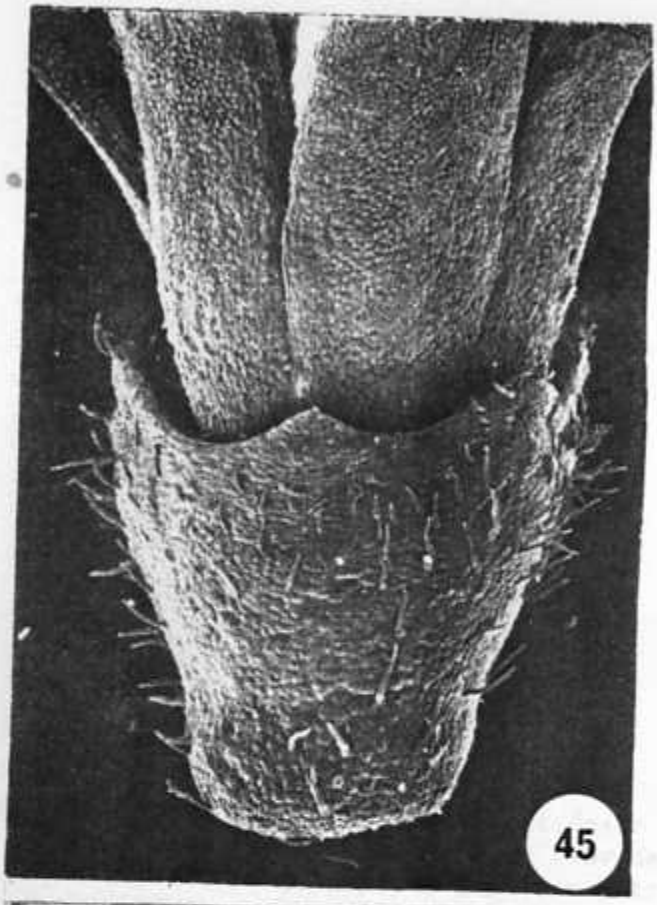
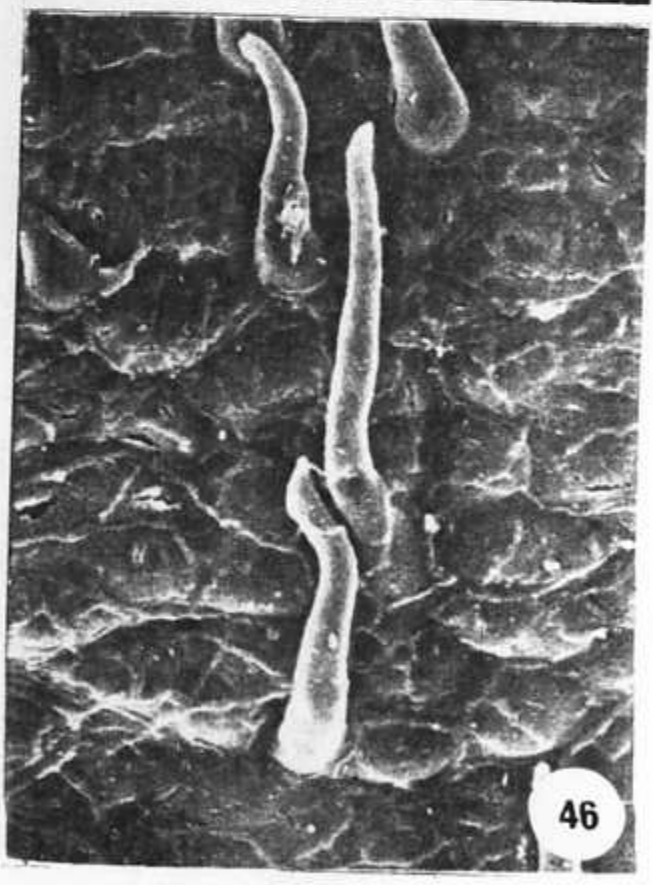


Figura 45: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de el cáliz de la flor de S. excelsum; se observan tricomas en toda su superficie (60X).

Figura 46: Detalle de la figura 47 (600X), que muestra los tricomas unicelulares.


45


46

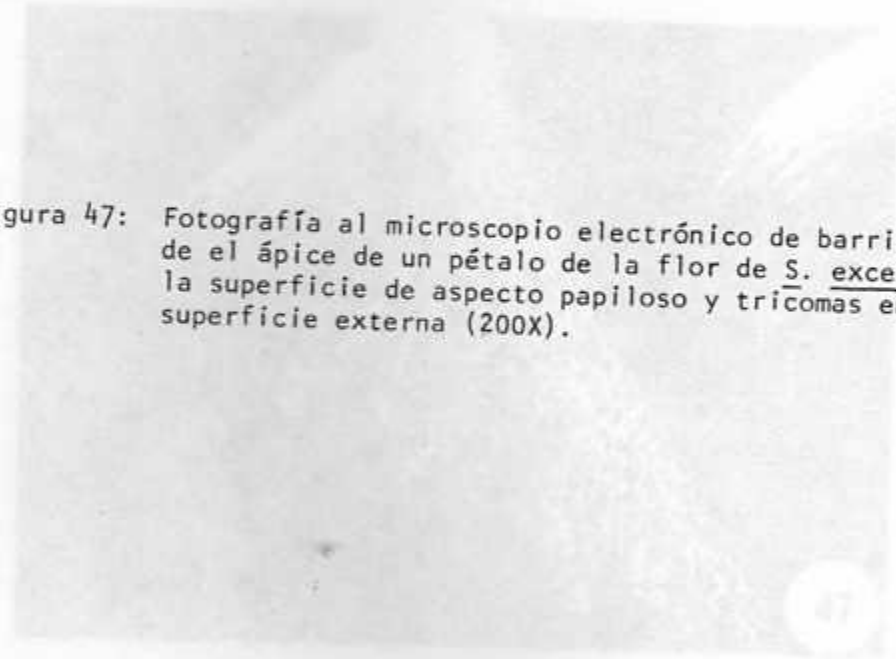
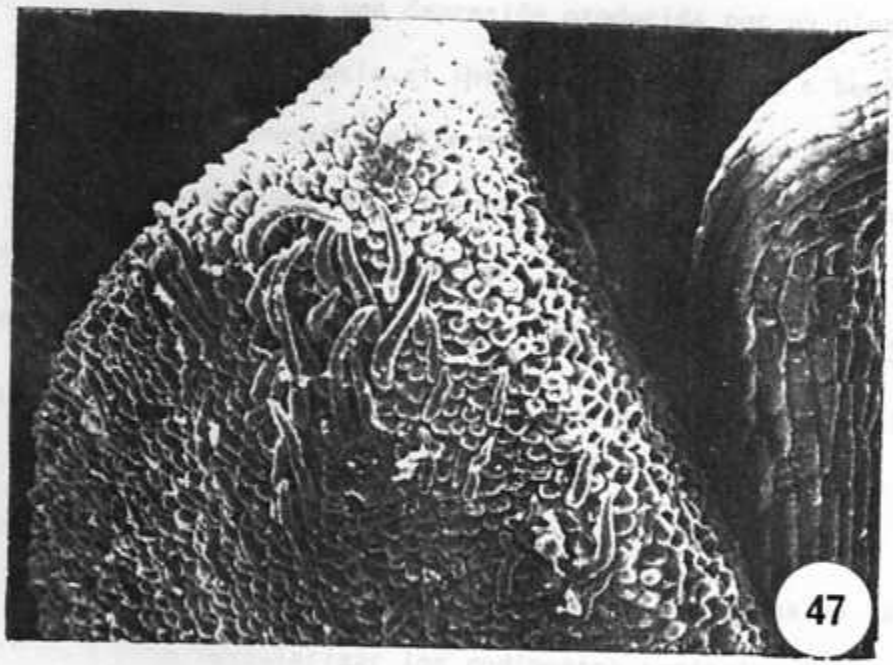


Figura 47: Fotografía al microscopio electrónico de barrido, de el ápice de un pétalo de la flor de S. excelsum, la superficie de aspecto papiloso y tricomas en la superficie externa (200X).


47

cia longitudinal (Figuras 50 y 51). Los granos de polen son poliados.

iii. Gineceo.

El gineceo es unicarpelar y estipitado. En sección transversal, el carpelo tiene una epidermis unicelular de células cuadrangulares y una cutícula delgada. Conforme madura se recubre de una gran cantidad de tricomas aciculares. Internamente, hay una serie de capas de tejido parenquimatoso, no especializado, que tiñe intensamente. En el área de cierre y sutura del carpelo se observa una depresión producida por un plegamiento de los extremos del carpelo hacia el interior. Este surco o hendidura se prolonga a lo largo del ovario y parte del estilo. La superficie interna del carpelo está cubierta por una capa epidérmica de células de pared y cutícula delgada. Los rudimentos seminales, son anátropos, bitégmicos y tienen un funículo largo y flexible. El saco embrional es de tipo Polygonum.

El carpelo tiene un haz dorsal y dos ventrales. El haz dorsal se dilata y su diámetro aumenta conforme se desarrolla el fruto. Este haz no se ramifica pero disminuye en diámetro a lo largo de su recorrido y desaparece en el extremo distal del estilo. Los haces ventrales se ramifican en forma alterna para vascularizar los rudimentos seminales. Las trazas funiculares son delgadas, pequeñas y se prolongan hasta la cálaza. Los haces ventrales desaparecen antes de llegar al extremo distal del ovario (Figura 52).

En el primordio floral el estilo se encuentra forzosamente doblado sobre sí mismo; sin embargo, hacia la antesis adopta una posición vertical (Figuras 48 y 49). En sección transversal, el estilo tiene una epidermis unicelular de células redondeadas y cutícula delgada que limita inter

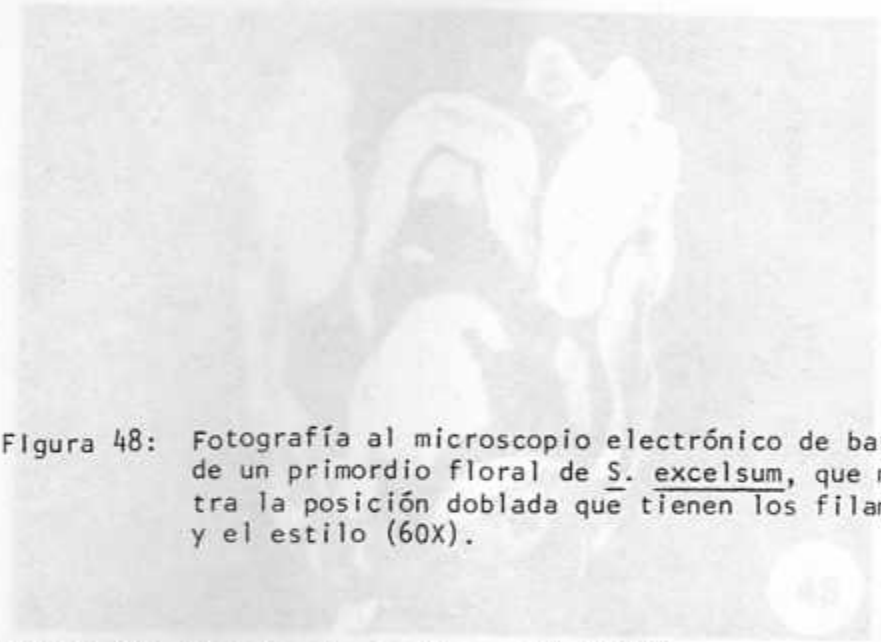


Figura 48: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de un primordio floral de S. excelsum, que muestra la posición doblada que tienen los filamentos y el estilo (60X).

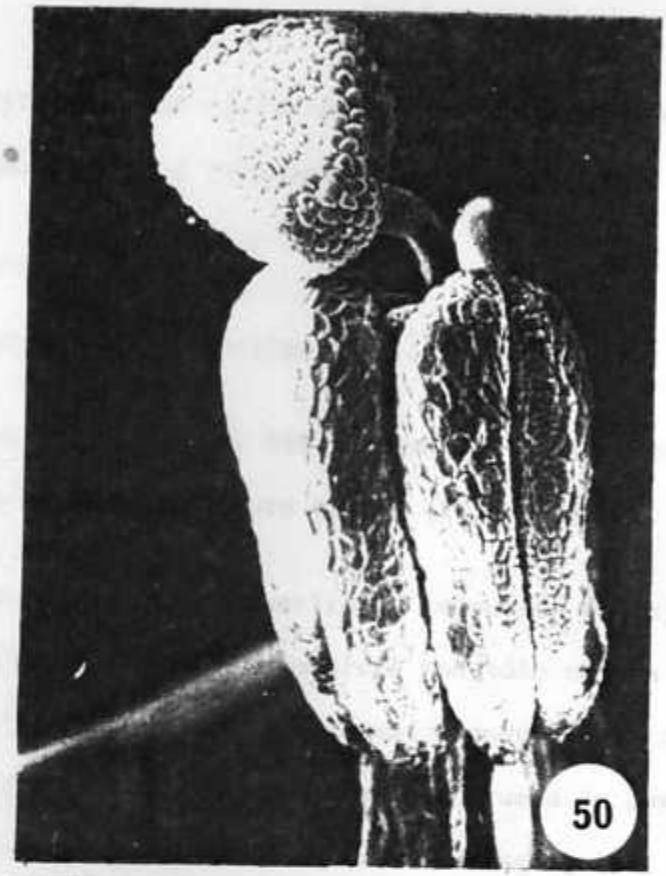
Figura 49: Detalle de la figura 48 (150X).

48

49

Figura 50: Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de una antera de la flor de S. excelsum, que muestra la glándula pedicelada con epidermis papilosa (200X).

Figura 51: Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de una antera de la flor de S. excelsum, dehiscencia longitudinal (150X).


50

51

namente con tejido parenquimático que rodea el haz dorsal y el canal estilar; éste último tiene una epidermis interna papilosa y glandular.

5. Morfología del fruto.

a. Anatomía del pericarpo.

De un número aproximado de 250 flores que tiene la espiga, solamente una ó dos llegan a producir fruto maduro (Figura 53a).

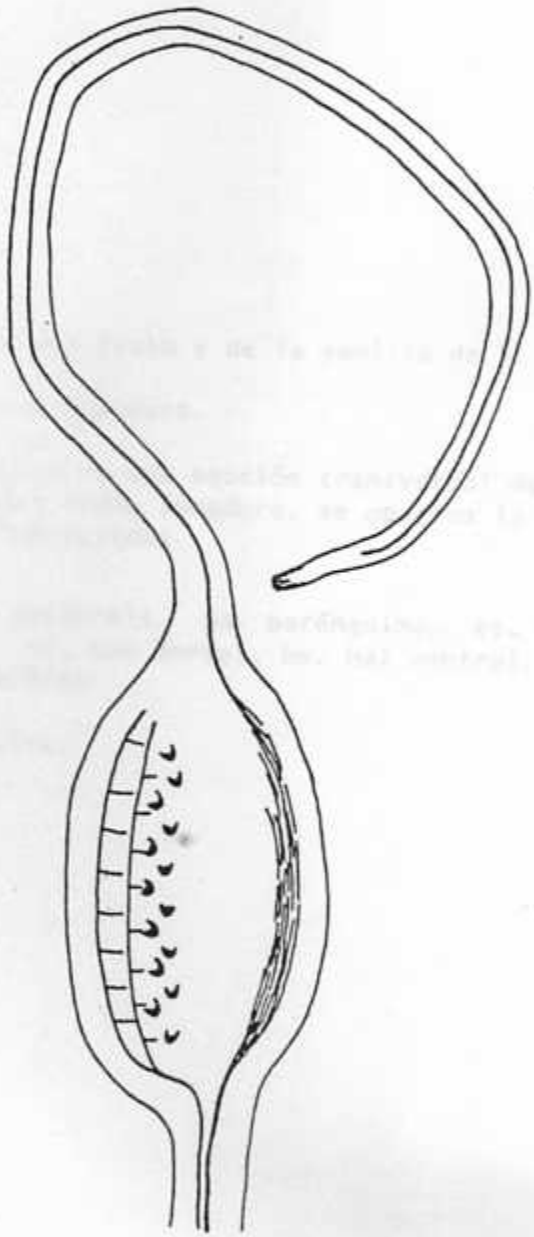
El fruto inmaduro tiene un pericarpo compuesto de tejido parenquimático, esclerénquima. El exocarpo consiste tan sólo de una epidermis delgada de células cuadrangulares con tricomas glandulares, capitados y deltados; el mesocarpo está formado por una capa gruesa de parénquima. El endocarpo está constituido por una banda de esclerénquima, esclereidas en los márgenes laterales y fibras en los extremos periféricos de los haces ventrales y dorsal; internamente, tiene una capa parenquimática y una epidermis formada por células rectangulares de pared gruesa. La banda de parénquima es atravesada periódicamente por las ramificaciones de los haces ventrales (Figura 53b). El tejido de la placenta se extiende durante el desarrollo del fruto, se invagina hacia el interior del lóculo y circunda las semillas.

6. Morfología de la semilla.

La testa es delgada, dura, de color pardo-amarillento, con un listón marginal pardo-oscuro ó negro, limitado centrípetamente por el pleurograma. Este último forma una estructura anular que en ambos lados de la semilla, se interrumpe cerca de la zona calazal (Figuras 54 y 55). La testa tiene gran cantidad de fisuras naturales, que dan una apariencia reticulada a la

Figura 52: Vascularización del gineceo de S. excelsum visto en un microscopio de luz (10X).

hd. haz dorsal. hv. haces ventrales. re. rudimentos seminales.



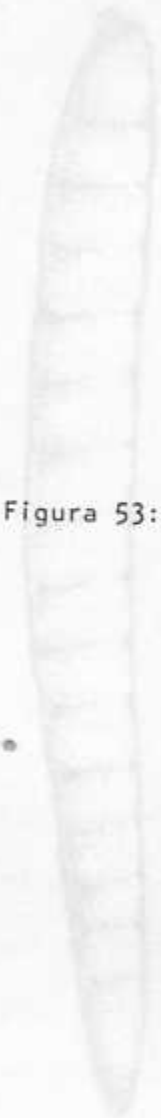


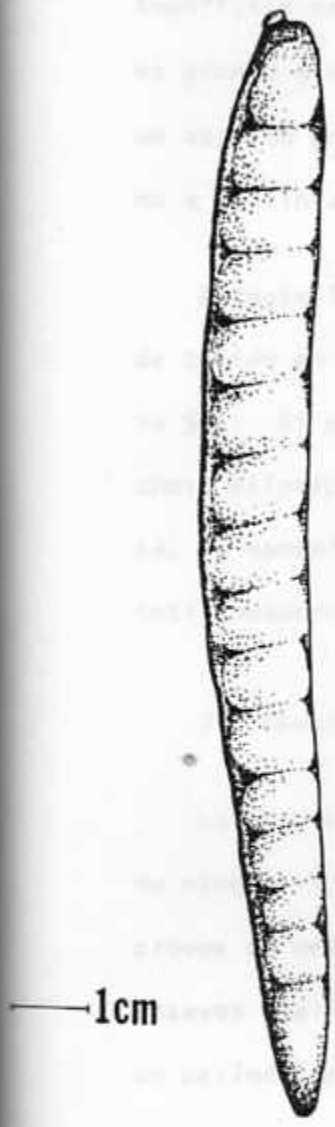
Figura 53: Dibujos del fruto y de la semilla de S. excelsum.

a. Legumbre madura.

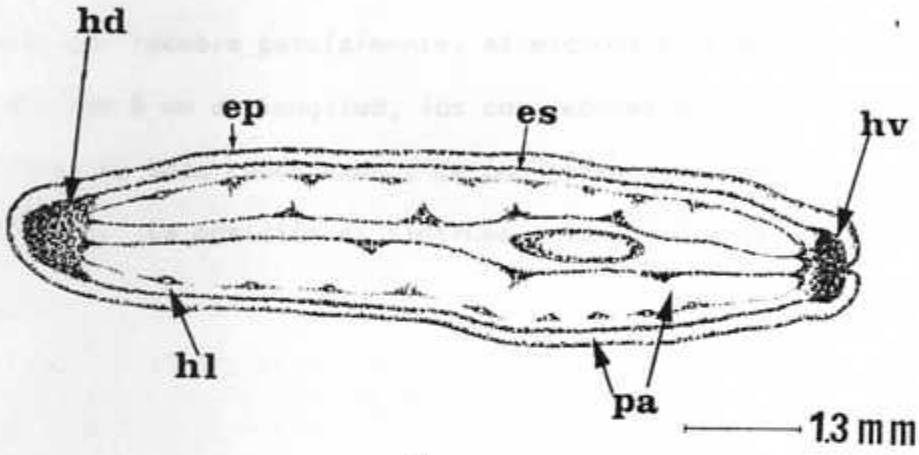
b. Esquema de una sección transversal del pericarpo del fruto inmaduro, se observa la distribución de los tejidos.

ep. epidermis. pa. parénquima. es. esclerénquima. hd. haz dorsal, hv. haz ventral. hl. hases laterales.

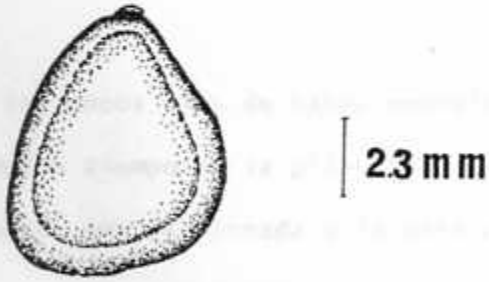
c. Semilla.



A



B



C

superficie externa de la semilla (Figuras 56 y 57). La cutícula externa es gruesa y el al ponerse en contacto con la humedad, se hidrata y toma un aspecto gelatinoso; más tarde se desprende junto con el tejido externo a la línea lúcida.

Durante la dehiscencia, el funículo se desprende y deja un remantente de tejido en la zona hilar que recubre parcialmente, al micrópilo (Figura 54). El embrión es de unos 6 mm de longitud, los cotiledones son anchos, elípticos, isocotilos, de base redondeada y de consistencia carnosa; la venación es reticulada. La posición es síntropa y la semilla es cotiledosperma.

7. Germinación.

La germinación es epígea y fanerocotilar. Las semillas no requieren de ningún tipo de escarificación para germinar. En el campo, el mantillo provee un medio húmedo adecuado para la germinación de las semillas. Los ensayos realizados en el Laboratorio revelan que la germinación ocurre en un período cercano a los 15 días.

Los cotiledones se expanden a los pocos días de haber emergido, permanecen verdes y persisten durante mucho tiempo en la plántula. Las primeras eofilas son opuestas; generalmente una es pinnada y la otra es bifoliada pinnada.

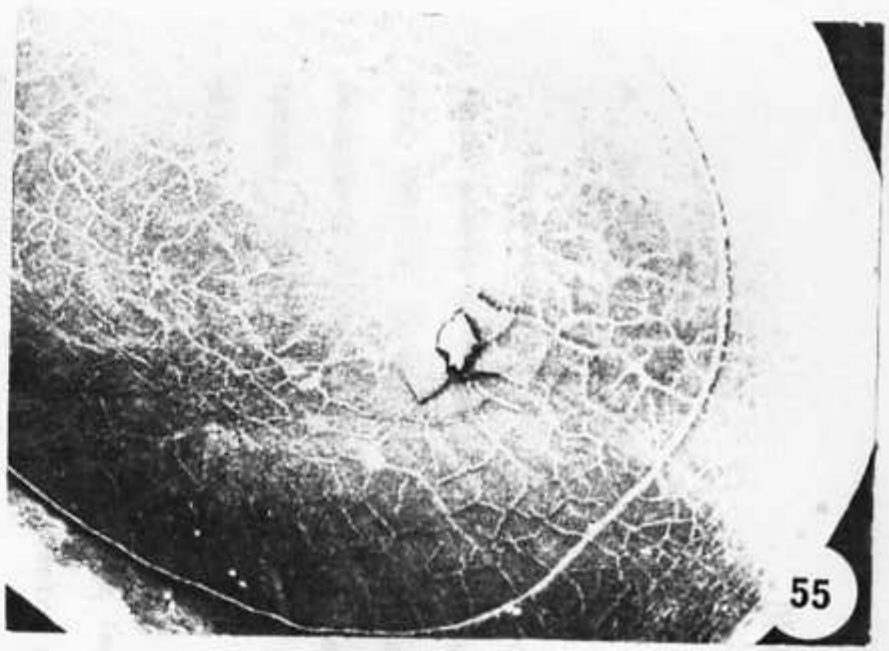
Figura 54: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la región proximal de lasemilla de S. excelsum., mostrando el funículo y la interrupción del pleurograma (20X).

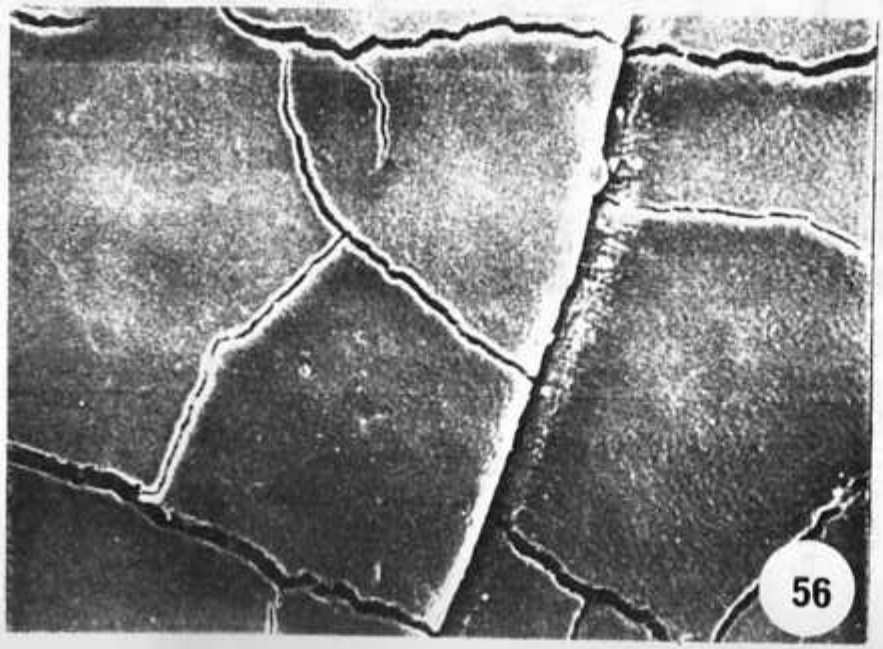
Figura 55: Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la porción distal de la semilla de S. excelsum. Se observa el pleurograma y la ornamentación fisurada de la testa (20X).

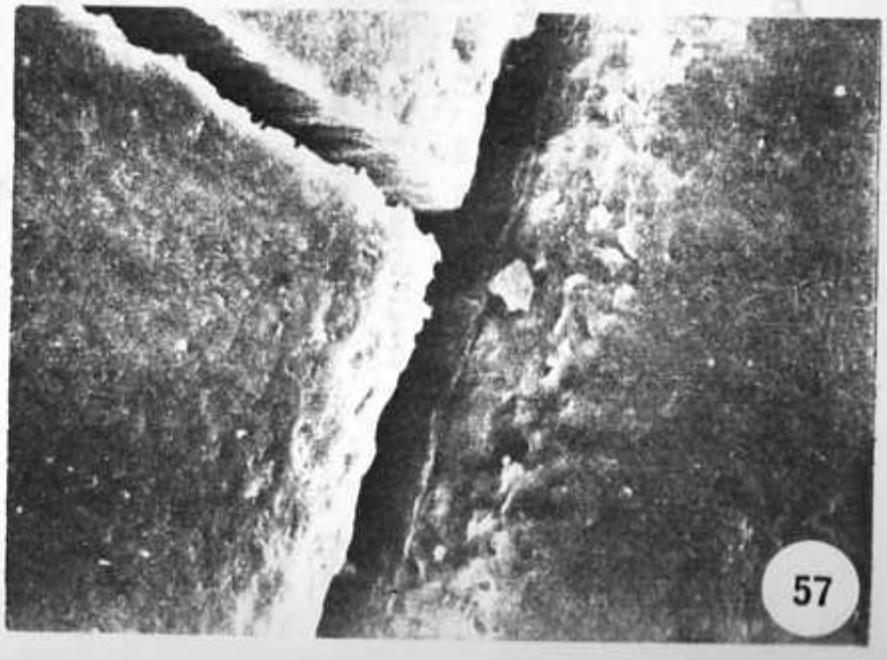
Figura 56: Fotografía al microscopio electrónico de barrido del pleurograma de la semilla de S. excelsum, muestra las grandes fisuras que tiene la testa (200X).

Figura 57: Detalle de la figura 58 (1000X).

54


55


56


57

DISCUSION

A. Consideraciones generales .

Los diversos usos potenciales que tiene la madera de esta especie (Laboratorio de Productos Forestales, 1972), su rápido crecimiento (Camacho, 1981) y, su capacidad para establacerse y desarrollarse en sucesión secundaria (Camacho, 1981; Holdridge y Poveda, 1975) y suelos pesados (Hartshorn, 1972) hacen que merezca ser objeto de estudios intensivos para su mejor aprovechamiento.

La información proveniente de investigación básica de las especies forestales refuerza los conocimientos sobre el manejo y mantenimiento de las áreas de bosque natural y del control de la sucesión en los ecosistemas tropicales. De acuerdo con Gómez-Pompa y Vásquez-Yáñes (1976) se han realizado muy pocos trabajos referentes a los modelos sucesionales tropicales y de las especies forestales en especial, de aquellas que tienen una distribución geográfica limitada y se adaptan con éxito a ambientes perturbados. Por su parte, Moreno (1976) indica que el desconocimiento de los sistemas naturales que actúan en la regeneración de los ecosistemas tropicales, radica en la carencia de datos que existe, en relación con los mecanismos reproductores de los árboles, que sin duda alguna, tienen una gran importancia en los procesos de regeneración bajo perturbación.

La estacionalidad que muestra la floración de S. excelsum es similar a la observada en un gran número de especies de árboles de la región Atlántica-Norte de Costa Rica. Fournier (1976), Fournier y Salas (1966) y To-

ledo (1975) realizaron observaciones similares para otros sitios del país y de Centroamêrica.

B. Consideraciones taxonómicas.

Aún no se han efectuado estudios morfológicos detallados de S. excelsum Harms ni de las posibles especies relacionadas. Las pocas investigaciones realizadas tratan principalmente sobre aspectos generales, descriptivos, que no permiten establecer la especie en una determinada posición taxonómica.

Harms (1923) describió a S. excelsum Harms y la separó de S. microstachyum Poepp et Endl, una especie del Norte de Brasil. Harms señala que S. excelsum a diferencia de S. microstachyum tiene el pedúnculo de la espiga ligeramente pubescente y pequeño número de foliolulos. Recientemente, Occhioni (1979) colocó a S. excelsum y a S. purpureum Ducke como sinónimos de S. microstachyum Poepp & Endl.

S. purpureum fue descrita por Ducke en Arq. Jard Bot R. Jan 1:16-(1915) y S. microstachyum por Poepping y Endlicher en Nov Gen. et Sp.3:82 (1845). Por lo tanto, el nombre de S. microstachyum tiene prioridad.

Occhioni (1979) argumentó en favor de esta decisión que S. purpureum Ducke y S. excelsum Harms presentan caracteres morfológicos similares a S. microstachym Poepp & Endl, y que algunas variaciones insignificantes respecto al tamaño y pilosidad de los foliolulos no se pueden considerar como un carácter importante que justifique mantenerlas como especies diferentes.

Sorsa (1969), en un estudio sobre la morfología del polen en Mimosaceae, considera a S. excelsum Harms, S. microstachyum Poepp & Endl y S. purpureum Ducke como especies diferentes. El autor señala que el estudio de la morfología del polen y su relación con la biogeografía, es un criterio usado en la taxonomía moderna.

No obstante, la controversia existente sobre la pertinencia de unificar o separar estas especies, en la actualidad es imposible comparar otros caracteres como estructura de la madera o morfología floral, ya que no se encontró información equivalente sobre las especies relacionadas, en la literatura consultada.

C. Consideraciones morfológicas.

Fahn (1978) señala que el modo de formación de la corteza influye en su forma y en la del ritidoma en particular. La presencia de fibras floemáticas en el tejido no peridérmico encerrado en el ritidoma, da un aspecto característico a la corteza y permite que ésta se quiebre formando una red.

Respecto a la madera, se puede decir que las características de los vasos coinciden con las anotadas por Metcalfe y Chalk (1950) para la subfamilia Mimosaceae. Los vasos son solitarios en sección transversal, cortos, con paredes terminales oblícuas, de perforación simple y puntuaciones intervasculares alternas y pequeñas.

El floema tiene rayos uniseriados en la vecindad del cambium, análogos a los rayos del xilema. En las partes más viejas del floema algunos

rayos se dilatan hacia el exterior, como respuesta al aumento de circunferencia en el eje. La dilatación se produce por divisiones radial-anticlinales y alargamiento tangencial de las células.

La madera de la raíz presenta mayor cantidad de parénquima axial que la del tallo. Esau (1977) señala que las diferencias histológicas entre las raíces y el tallo de un árbol están particularmente en la madera; las raíces tienen menor proporción de elementos traqueales con paredes secundarias lignificadas, y consecuentemente, una mayor cantidad de parénquima.

Las hojas de S. excelsum presentan un patrón típicamente mimosoide; son bipinnado-compuestas, imparipinnadas, con pulvinos en la base de sus ejes principales. En el desarrollo de este trabajo se utilizó una modificación de la terminología utilizada por Weintraub (1952).

La distribución del tejido vascular varía en los diferentes niveles de organización de la hoja. El tejido vascular del pulvino primario forma un cilindro amplio, más o menos contínuo, con una médula parenquimática central y dos haces en las costillas o márgenes dorsales. Este patrón tiende a repetirse en el pulvino secundario, pero desaparecen los dos haces dorsales. Finalmente, el sistema vascular del pulvínulo está formado por un pequeño cilindro compacto, que entra a la base del foliolulo. En todo su recorrido, el sistema vascular, que se extiende desde la base del pecíolo hasta el limbo del foliolulo, está asociado con tejido lignificado, dando al pecíolo y a las pinnas mayor resistencia.

La glándula que se encuentra cerca del extremo proximal del pecíolo es un nectario extrafloral. Su epidermis, inicialmente lisa, se vuelve

verrugosa a la madurez, lo que indica, en apariencia, que la glándula ha perdido su funcionalidad.

La existencia de una vena intramarginal y la presencia de una vena - ción brochidodroma en el dextro semilimbo, coincide con lo señalado por Radford et al (1974). Según estos autoresla vena intramarginal es, probablemente, el resultado de la fusión y tendencia a la verticalidad de los segmentos arqueados de las venas secundarias. La hoja es hipoestomática, es decir, tiene estomas sólo en la cara abaxial, tal y como lo señalan Metcalfe y Chalk (1950).

En la época reproductiva, las yemas axilares vegetativas se convierten en brotes florales laterales y producen las inflorescencias fasciculadas típicas de la especie. Este fenómeno ha sido definido como pleonantia por Hallé et al (1978). Según Cutter (1971), en la transición, la yema cambia considerablemente de forma y algunas veces de tamaño y se modifica la organización típica cuerpo-túnica, como producto de un aumento en la actividad mitótica y de cambios citohistoquímicos en las células meristemáticas.

La inflorescencia es una espiga con flores sésiles a lo largo de su eje subtendidos por una pequeña bráctea. Es de desarrollo determinado, o sea, que tiene una flor terminal que es la primera en madurar. Es interesante notar que el raquis de la inflorescencia es carnoso, adoptando una apariencia espadiciforme.

Los sépalos de la flor están fusionados filogenéticamente en la base, formando un anillo (cáliz gamosépalo) (Figura 44e,f). Por su parte, los pétalos experimentan dos tipos de fusión; fusión por cohesión debido a

que sus márgenes están unidos hasta más o menos la mitad de su longitud formando una corola tubular, y fusión por adnación porque su verticilo está unido en la base al del androceo (Figura 44e,f). Para Cusick (1966), la fusión de los órganos florales, ya sea ontogénica o filogenética, plantea numerosos problemas de desarrollo. De acuerdo con Cutter (1971) esta fusión se debe a que en los primeros estadios de desarrollo, los verticilos de la corola y el androceo se encuentran formando una región basal común; luego, por meristemas intercalares en las bases de los primordios de los estambres, éstos se alargan acrópetamente y diferencian los filamentos. Las anteras tienen dehiscencia longitudinal y están coronadas por una pequeña glándula caduca. Observaciones preliminares parecen indicar que ésta se forma por una proyección del conectivo, el cual está formado de tejido parenquimatoso. Aún no se conoce cuál es su función.

Durante la antesis, sólo una pequeña diferenciación histológica se observa en los carpelos. No constan más que de parénquima, tejido vascular y una cubierta epidérmica con cutícula. Cuando el ovario se transforma en fruto, es cuando ocurren grandes cambios histológicos en su pared. De acuerdo con lo señalado por Eames y Mac Daniels (1947) para los frutos secos, en las legumbres una gran cantidad de células maduran como esclerénquima de varios tipos. En el proceso de maduración, las células de parénquima pierden sus protoplastos, se secan y sus paredes, a menudo, se lignifican o suberizan.

La dehiscencia del fruto ocurre por la sutura que existe en el punto de unión de los márgenes del carpelo.

Corner (1951), citado por Fahn (1978), llamó la atención sobre el valor de la estructura de la semilla en la taxonomía de las leguminosas. Por su parte, Gunn (1981) clasifica las testas de las leguminosas en tres categorías según la textura: cartilaginosa, la testa que se rompe; coriácea, la testa que se dobla y ósea la que resiste al doblamiento. Según la clasificación de Gunn, la testa de S. excelsum es de tipo ósea.

Para Gunn (1981) el pleurograma en las semillas de Mimosaceae es una fisura en el risco exitestal y es una característica presente en un 65-70% de los géneros de la sub-familia, aunque su ontogenia puede diferir entre los diferentes taxa.

BIBLIOGRAFIA

Bentham, G. 1876. Leguminosae In: Martius Flora Brasiliensis. Monachii, Regia C. Wolf et Fil.; B. Keller, v. 15, pt. 2, p. 284-7.

Camacho, P. 1981. Ensayos de adaptabilidad y rendimiento de Especies Forestales en Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica y Ministerio de Agricultura y Ganadería, Cartago, Costa Rica. 287 p.

Cusick, F. 1966. An phylogenetic and ontogenetic fusions. In: Trends in Plant Morphogenesis, Cutter, E.G., et al, 170-183 Longmans, London.

Cutter, E.G. 1971. Plant Anatomy: Experiment and Interpretation; part 2: Organs. Edward Arnold. 343 p.

Eames, A.J. y L.H. Mac Daniels. 1947. An Introduction to Plant Anatomy. 2° Edition. Mc Graw-Hill Book Company. New York and London. 427 p.

Esau, K. 1970. On the phloem of Mimosa pudica L. Ann. Bot. 34: 505-515.

_____. 1977. Anatomy of Seed Plants. 2nd. Edition, John Wiley & Sons, Inc. U.S.A. 550 p.

Fahn, A. 1978. Anatomía Vegetal. Traducido de la 2a. Ed. en inglés por García A., F.; Fernández C., J. y Fernández P., J.H. Blume Ediciones. España. 643 p.

Foster, A.S. y E.M. Gifford. 1978. Comparative Morphology of Vascular Plants 2a. Edición, W.H. Freeman and Company, San Francisco, U.S.A. 751 p.

Fournier, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. Turrialba 26: 54-59.

_____. 1981. Ecología y Desarrollo en Costa Rica. Editorial UNED. San José, Costa Rica. 195 p.

_____, y M.E. Herrera de Fournier. 1977. La sucesión ecológica como un método eficaz para la recuperación del bosque en Costa Rica. Agronomía Costarricense. 1(1): 23-29.

_____, y S. Salas. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. Rev. Biol. Trop. 14: 75-85.

Gómez-Pompa, A. y Vásquez-Yañes, C. 1976. Estudio sobre Sucesión Secundaria en los Trópicos Cálido-Húmedos: El Ciclo de Vida de las Especies secundarias. En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México. Ed. A. Gómez-Pompa et al; Instituto de Investigación sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. pp. 579-593.

Gunn, C.R. 1981. Seed topography in the Fabaceae. Seed Sci. & Technol. 9, 737-757.

Hallé, F.; R.A.A. Odemar y P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forest: An architectural analysis. Springer Verlag, New York. 441 p.

Harms, H. 1923. Leguminosae Americanae Novae.V. Fedde. Repert. 19: 64.

Hartshorn, G.S. 1972. The Ecological life history and population dynamics of Pentaclethra macroloba, a Tropical Wet Forest Dominant and Stryphnodendron excelsum, and Occasional Associate. A dissertation submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Phylosophy. University of Washington, U.S.A.

Heywood, V.H. 1971. The Leguminosae. A Systematic Purview, Cap. I. (p.6-11). In: Chemotawonomy of the Leguminosae. Edited by Harborne, J.B.; Boulter, A. y Turner, B.L. Academic Press, London. 612 p.

Holdridge, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Edición revisada. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 206 p.

_____, y L.J. Poveda. 1975. Arboles de Costa Rica, Vol. 1. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 546 p.

Hutchinson, J. 1964. The genera of flowering plants (Angiospermae) v.1 Oxford, Claderon.

Jane, F.W. 1956. The Structure of Weed. 2nd. Edition. Adam & Charles Black. London. 478 p.

Jensen, A.W. 1962. Botanical histochemistry. Bekerly, W. Freeman & Co. 345 p.

Jeffrey, E.C. 1928. Improved method of soltening hard tissues Bot. Gaz. 456-458.

Johansen, D.A. 1959. Plant microtechnique. Mc Graw-Hill Book Co., New York.

Laboratorio de Productos Forestales. 1972. Las propiedades de 4 especies maderables de Costa Rica: ciprés (Cupressus lusitanica) lechoso (Brosimun utile), gavilán (Pentaclethra macroloba), y vainilla (Stryphodendrom excelsum). Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 13 p.

Laboratorio de Productos Forestales. 1985. Estudio de 10 especies forestales de Sarapiquí. Informe Final de Proyectos. Convenio Cooperativo, Universidad de Costa Rica, Ministerio de Agricultura y Ganadería, Agencia para el Desarrollo Internacional. San José, Costa Rica. 239 p.

Metcalfe, C.R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. I. Claredon Press. Oxford. pp. 476-487.

Moreno, C., P. 1976. Latencia y Viabilidad de semillas de Vegetación Primaria En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México. Ed. A. Gómez-Pompa et al; Instituto de Investigación sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. pp. 527-548.

Occhioni, M., E.M. 1979. Sobre a sininimia científica de especiés de Stryphnodendrom Mart. (Leg. Mim). Leandra, 8-9 (8-9): 85-89.

_____. 1980. Geographic distribution on the genus Stryphnodendrom with description of S. fussuratum new species. Rev. Brasil. Biol. 40(4): 729-732.

_____. 1981. Stryphnodendrom Mart. (Leguminosae Mimosaideae) Com. Especial Referéncia aos Taxa Amazonicos. Leandra 10-11 (10-11): 3-100.

Radford, A.E.; W.C. Dickinson; J.R. Massey y R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row, Publishers. New York. 891 p.

Runkel, R.O. 1952. Pulp from tropical wood. Tappi 35(4): 174-178.

Sharman, B.C. 1943. Tannic acid and iron alum with safranin and orange 6 in studies of the shoot apex. Stain Tech.; 18: 105-111.

Sorsa, P. 1969. Pollen morphological estudies on the Mimosaceae Ann. Fenn. 6: 1-34.

Spurr, A.R. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26: 31-43.

Standard Soil Color Chairt. 1965. 6th ed. Fujihira Industry Co., Ltd. Tokyo, Japan.

Standley, P.C. 1937. Flora de Costa Rica, Parte II. Chicago, U.S.A. 510 p.

Takhatajan, A. 1969. Flowering plants: origin and dispersal. Edimburg, Oliver and Biyer. 310 p.

Toledo, V.M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda de México. Biotropica 7: 63-70.

Weintraub, M. 1952. Leaf movements in Mimosa pudica L. New Phytol. 50, 357-82.

APENDICE I

APENDICE

Cuadro N.5

Propiedades físicas de S. excelsum
según la norma ASTM D 143-52.
(Laboratorio de Productos Forestales,
Universidad de Costa Rica, 1985.)

Contenido de humedad verde (%)			78
Peso específico	Peso y volumen verde		0.622
	Peso seco al horno volumen verde		0.34
	Peso y volumen secos al horno		0.37
Contracciones	Volumétrica (%)	De verde a seco al horno	7.0
	Radial (%)	De verde a seco al aire	1.2
		De verde a seco al horno	2.6
	Tangencial (%)	De verde a seco al aire	3.4
		De verde a seco al horno	6.2
Razón de contracciones	Rad./Tang.	De verde a seco al aire	2.8
		De verde a seco al horno	2.4

APENDICE

Cuadro N.7

Clasificación de las fibras seún el Factor de Runkel en la fabricación de pulpa de papel.

Valor numérico del Factor	Calidad de la fibra	Grupo
Hasta 0.25	Excelente para papel	I
0.25 a 0.50	Muy buena para papel	II
0.50 a 1.00	Buena para papel	III
1.00 a 2.00	Regular para papel	IV
Por encima de 2.00	Mala para papel	V

FACTOR RUNKEL

$$R = \frac{2\ e}{d}$$

R= Factor Runkel

e= Grosor promedio de la pared

d= Grosor promedio del lumen

2. Coeficiente de flexibilidad de Peteri

$$P = \frac{L}{D}$$

P= Coeficiente de flexibilidad de Peteri.

L= Longitud de la fibra

D= Diámetro tangencial promedio de la fibra.