

FRUTO, SEMILLA Y PLÁNTULA DE *QUARARIBEA* *ASTEROLEPIS* PITTIER (BOMBAÇACEAE): ANATOMÍA Y ECOLOGÍA

Héctor López Naranjo*
Jorge Parra*

RESUMEN

Se presenta la descripción detallada del fruto, semilla y plántula de *Quararibea asterolepis* Pittier (Bombacaceae) de los bosques nublados de montaña del Estado Mérida, Venezuela. También se incluyen datos fenológicos.

ABSTRACT

This study contains a detailed description of fruit, seed and seedling of *Quararibea asterolepis* Pittier (Bombacaceae) from mountain cloud forests in Mérida, Venezuela. Phenology data are included.

INTRODUCCIÓN

Quararibea Aublet es un género neotropical de Bombacaceae que comprende no menos de 25 especies de árboles y arbustos, distribuidos en los bosques húmedos de México, Las Antillas y Centro y Sur América (Robyns, 1964; Alverson, 1989). En Venezuela, donde se le conoce como Bodoque o Mampuesto, está representado por cinco especies, de las cuales tres crecen en bosques nublados de montaña (*Q. asterolepis* Pittier, *Q. magnifica* Pittier, *Q. gigantiflora* Pittier) y dos (*Q. obovalifolia* Pittier y *Q. guianensis* Aublet) en bosques bajos de la tierra caliente (Pittier & Col., 1947).

Algunos autores que han estudiado la taxonomía de las Bombacaceae (Baillon, 1871; Vischer, 1919; Robyns, 1964), tratan a *Quararibea* Aublet como sinónimo del género *Matisia* Humboldt & Bonpland. La opinión de Robyns (1964) sobre este punto es que los caracteres genéricos distintivos son sumamente variables, a parte de que es extremadamente difícil determinar las especies cuando no hay

* Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela

flores. Sin embargo, el criterio de Alverson (1986, 1989 a) es que hay caracteres morfológicos importantes, sobre todo a nivel de la columna estaminal, el ovario y los frutos, que permiten la diferenciación de los árboles de los dos géneros. Por lo tanto, *Quararibea* Aublet y *Matisia* Humboldt & Bonpland son taxa completamente distintos y como tal deben ser tratados (Alverson, 1989 b).

Todas las *Quararibea* spp. tienen fruto en cápsulas drupáceas (Robyns, 1964) y las plántulas son criptocotilares (hipogeas) (Duke, 1969, p. 154). López-Naranjo (1987) en un artículo sobre *Psychotria trichotoma* (Rubiaceae de bosque nublado) demuestra, entre otros aspectos, que: (a) desde el momento en que inicia la germinación hasta el instante en que se despliegan y se vuelven activos los cotiledones (proceso que dura 30 días), las reservas endospermicas (38,22 mg de materia seca) son consumidas para el crecimiento del vástago primario y el 53,48% son utilizadas para el desarrollo de las raíces; b) la plántula muestra crecimiento apical intermitente acoplado a un aumento significativo de la yema terminal. Sobre este mismo tema, Lamprecht & Hueck (1959) tratan las semillas, la germinación y el desarrollo de las plántulas de *Ochroma lagopus* (Balso) y *Bombacopsis sepium* (Saquisaquí), entre otras varias especies de importancia forestal. En *Bombacopsis quinata* algunos autores han señalado a los murciélagos como principales agentes polinizadores. Sin embargo, las observaciones de Parra (1977) señalan que al menos un coleóptero y un hemíptero (el pegón) son comenzales activos de la flor y actúan como agentes polinizantes.

En el presente trabajo, *Quararibea asterolepis* Pittier es analizada en cuanto a la morfología y estructura de los frutos y semillas, el mecanismo de dehiscencia y dispersión, así como el crecimiento de las plántulas bajo condiciones ambientales controladas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material botánico descrito e ilustrado corresponde a frutos, semillas, cúpulas y plántulas recién germinadas de *Quararibea asterolepis* Pittier. Se trata de una Bombacaceae arbórea que crece en altitudes de 1.100-1.250 m, en los bosques nublados de montaña situados a 10,1 Km de Estánquez, al sur del distrito Sucre en el Estado Mérida. La descripción taxonómica está contenida en el artículo de Robyns (1964, p. 56-57) sobre la Flora de Panamá.

Durante dos períodos seguidos de floración y fructificación se colectó suficiente material para los distintos análisis objetos del trabajo.

Una parte se usó para las determinaciones de los pesos frescos y pesos secos antes y después de la germinación de las semillas, utilizando para ello una balanza Bosch, p115, con precisión de 0,001 g y una estufa Memmert con rango de hasta 220 °C. Para el secado de las muestras fue suficiente una temperatura de 65°C durante una semana. Los cortes anatómicos se realizaron según las técnicas usuales conocidas en anatomía vegetal. Como sustrato para la germinación y crecimiento de las plántulas se utilizó suelo orgánico bruto (humus-hojarasca en descomposición). La ventaja de este medio está en que contiene en las cantidades exactas el o los componentes portadores de hongos micorrizógenos y de otros macro y microorganismos propios del suelo forestal, cuya actividad es fundamental para el enraizamiento y el desarrollo normal de las plántulas.

Para extraer las raíces en plántulas ya establecidas, el método consistió en disolver el sistema suelo-raíces-rozosfera en un cubo de agua durante cinco días, pero dejando los vástagos libres. Por este procedimiento sencillo el sistema de raíces de cada una de las plántulas, creciendo en envases apropiados, quedó libre de toda suerte de partículas minerales y orgánicas, sin sufrir daños significativos, lavándoseles una vez más en agua limpia por una hora.

RESULTADOS

FRUTO (Fig. 1 y 2)

El fruto de *Quararibea asterolepis* es una cápsula drupácea cupulada, esférica o subovoide, de 2,5 - 3,0 cm largo por 2,5 - 3,0 cm ancho, de superficie anaranjada, densamente lepidota (escamosa), provista de dos semillas planoconvexas, o sólo una (ovoide) por aborto. Los frutos dispersmos constituyen la forma usual en la especie y predominan sobre los monospermos en una proporción no inferior de 35:10. En consecuencia, aproximadamente el 78% de la fructificación corresponde a frutos de la primera clase. Este fruto se origina de un ovario semiínfero, sincárpico, 2-carpelar, 2-locular, con un óvulo apical en cada lóculo. En la flor, estas estructuras están embebidas en el tubo infundibuliforme del cáliz que, durante el desarrollo, forma una cúpula vascularizada y esclerótica en torno de la porción media inferior del fruto (Fig. 1).

Como resultado del crecimiento paralelo del fruto y la cúpula la distribución longitudinal de los tejidos periféricos e internos de ambos órganos muestra desarrollo correlativo. En efecto, la parte apical expuesta del fruto es sumamente rígida debido a la proliferación de tejido fibroso,

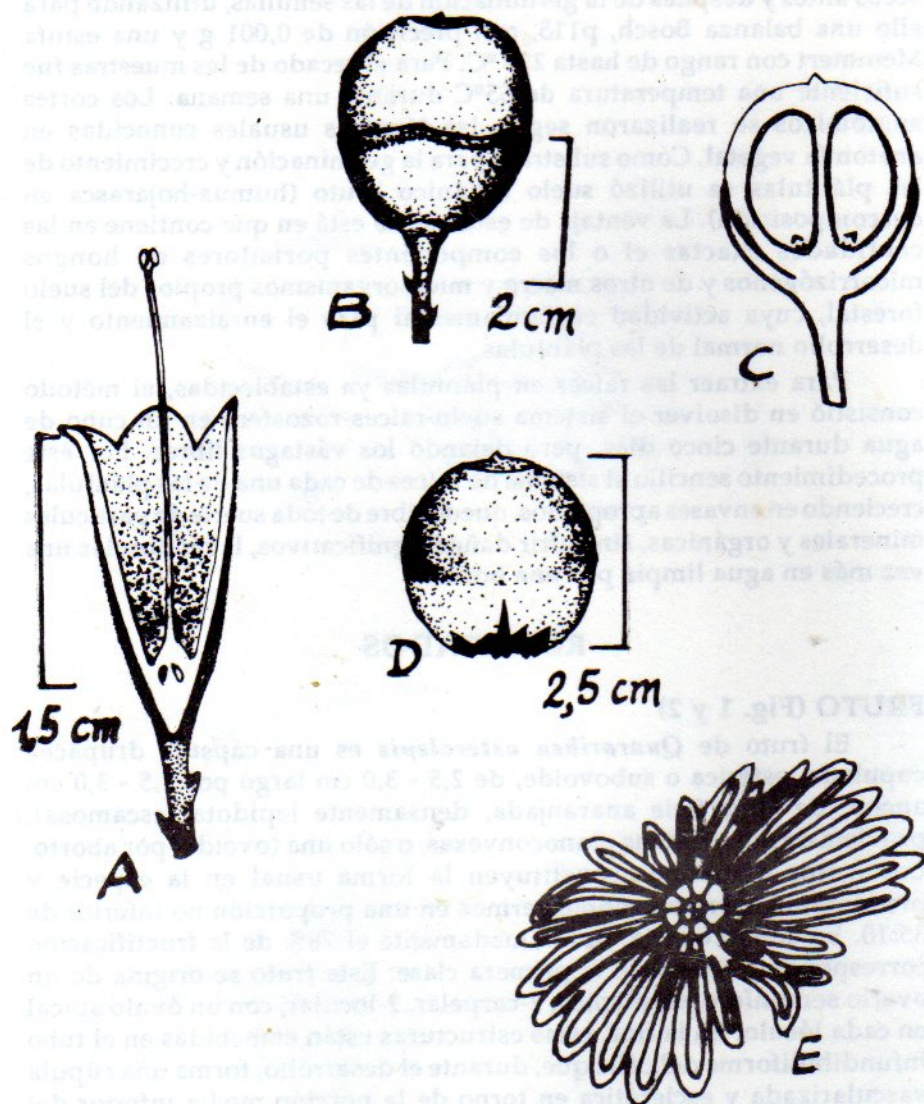


Fig. 1. *Quararibea asterolepis* Pittier: A) Pedúnculo floral bracteolado, cáliz y gineceo, en sección longitudinal; B) Fruto con la cúpula; C) El mismo en sección longitudinal; D) Fruto sin la cúpula; E) Tricoma escamoso típico de la especie; presente en el pedúnculo, las bractéolas, el cáliz, la cúpula y el fruto. Original de H. López-Naranjo, 1990.

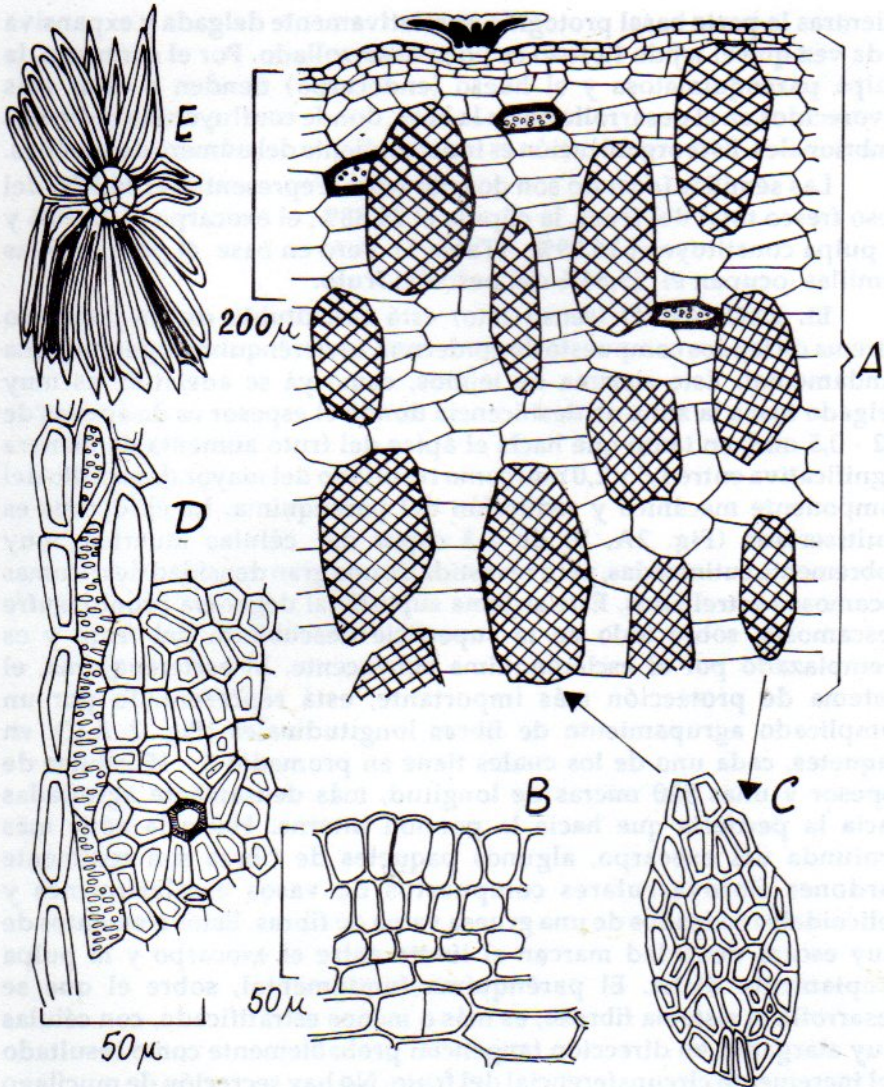


Fig. 2. *Quararibea asterolepis* Pittier. Estructura del fruto adulto, secciones transversales: A) Exocarpo (sensu lato), a nivel de la porción media del fruto, mostrando epidermis múltiple con un tricoma escamoso, hipodermis fibrosa (áreas cuadrículadas) y parénquima fundamental; B) Epidermis múltiple y parénquima subyacente; C) Paquete de fibras, detalle; D) Hueso fibrovascular; E) Tricoma escamoso en vista superficial, detalle. La pulpa no está representada. Original de H. López-Naranjo, 1990

mientras la parte basal protegida es relativamente delgada y expansiva toda vez que el tejido fibroso es poco desarrollado. Por el contrario, la pulpa parenquimatosa y el hueso (endocarpo) tienden a estar más favorecidos en el desarrollo hacia la base, donde confluyen las radículas embrionales. Esta organización es independiente del número de semillas.

Las semillas (cuando son dos por fruto) representan el 36,37% del peso fresco total del fruto, la cúpula el 25,38%, el exocarpo el 22,16% y la pulpa constituye el 16,09% (Tabla 1). Pero en base al peso seco las semillas ocupan el 55,64% del peso del fruto.

EL EXOCARPO (sensu lato) está constituido de un complejo sistema de tejidos compuesto de epidermis, esclerénquima y parénquima fundamental. Este sistema de tejidos, como ya se adelantó, es muy delgado hacia la zona de deshiscencia donde el espesor es de apenas de 0,2 - 0,5 mm, en tanto que hacia el ápice del fruto aumenta de manera significativa entre 1,5 y 2,0 mm como resultado del mayor desarrollo del componente mecánico y reducción del parénquima. La epidermis es multiseriada (Fig. 2A, B) de 2-3 capas de células muertas, muy pobremente cutinizadas, pero revestida de una gran densidad de tricomas escamosos estrellados. Este sistema superficial degenera pronto, sufre descamosis, sobre todo en la superficie descubierta del fruto y es reemplazado por el esclerénquima subyacente. El esclerénquima, el sistema de protección más importante, está representado por un complicado agrupamiento de fibras longitudinales (Fig. 2 A,C), en paquetes, cada uno de los cuales tiene en promedio 5 - 15 células de espesor y unas 520 micras de longitud, más densamente agrupadas hacia la periferia que hacia la porción interna. Hacia la zona más profunda del exocarpo, algunos paquetes de fibras son realmente cordones fibrovasculares compuestos de vasos escalariformes y helicoidales rodeados de una gruesa vaina de fibras. Estos elementos de muy escasa densidad marcan el límite entre el exocarpo y la pulpa propiamente dicha. El parénquima fundamental, sobre el que se desarrolla el sistema fibroso, es más o menos estratificado, con células muy alargadas en dirección tangencial probablemente como resultado del incremento circunferencial del fruto. No hay secreción de mucílago al menos en la porción periférica de este tejido ni presencia de almidón; algunas de las células se esclerifican.

EL MESOCARPO consiste de una pulpa de tejido parenquimático interrumpido por grandes cavidades y conductos llenos de mucílago. En el fruto maduro, este parénquima, bastante desarrollado hacia la base del fruto, degenera pronto y forma una masa pegajosa de mucílago que, al secarse, deja libre una matriz de tejido esponjoso. No hay

almidón en la pulpa.

EL ENDOCARPO (hueso) es fibrovascular, de 100 a 200 micras de espesor, constituido de dos capas de células epidérmicas esclerificadas y de una combinación de bandas y paquetes irregulares de fibras longitudinales entrecruzadas, entre las cuales se hallan embebidos los cordones vasculares. El hueso es de textura suave y flexible, no está completamente adnato a la semilla, y se halla algo interrumpido en la base que colinda con las radículas. La figura 2D muestra un detalle de esta estructura.

En la literatura botánica especializada, el fruto de *Quararibea* había sido considerado según el concepto estricto de Cave (1869, in Roth, 1977, p. 9) que restringe el exocarpo exclusivamente a la epidermis. Como se puede deducir, el "mesocarpo" resulta entonces "fibroso-pulposo" o simplemente "fibroso". Exocarpo sencillo, consistente de una capa de células epidérmicas, sin colénquima ni esclerénquima subyacente, caracteriza a ciertas drupas como las de *Psychotria trichotoma* (López-Naranjo, 1987). En *Quararibea asterolepis* el componente fibroso del exocarpo, tal como se ha descrito, parece tener origen meristemático distinto al de la pulpa y el hueso. Es decir, el desarrollo del parénquima mucilagoso de la pulpa y el hueso fibrovascular probablemente sea el resultado de la actividad celular de los meristemas ventrales del ovario, mientras el complejo fibroso periférico podría derivarse de un sistema múltiple de meristemas dorsales subepidérmicos. La importancia de estos meristemas en la diferenciación de los tejidos del fruto adulto es discutida por Roth (1977, p. 21-25)

TABLA1. PESO FRESCO, PESO SECO Y CONTENIDO DE HUMEDAD DE LOS FRUTOS, CÚPULAS CALICINAS Y SEMILLAS. PESO EN GRAMOS. CADA ESTRUCTURA ES EL PROMEDIO DE 24 UNIDADES.

ESTRUCTURA	PESO FRESCO (g)	PESO SECO (g)	CONTENIDO DE HUMEDAD (%)
Fruto Cupulado	9,137	1,887	79,34
Fruto Excupulado	8,817	1,690	80,83
Cúpula Aislada	2,319	0,419	81,93
Semilla Plano-convexa	1,662	0,525	68,41
Semilla Ovoide	1,135	0,458	59,64

CUPULA

La cúpula fructífera, de borde subtruncado o irregularmente 5-lobado y hendido, recubre estrechamente la mitad inferior del fruto o un poco más de la mitad cuando la fructificación es monosperma. La epidermis dorsal (externa) está revestida de tricomas escamosos; la ventral (interna) de un indumento escabroso compuesto de pelos lignificados muy cortos, erectos y adpresos. La superficie es anaranjada.

Los caracteres anatómicos de la cúpula están organizados de tal modo que la parte interna es bastante sólida lo cual compensa el escaso desarrollo de tejidos mecánicos en la mitad inferior del fruto. Mientras tanto, la parte externa, es más bien esponjosa y asume la función de producir mucílago. Durante el desarrollo el incremento en espesor es poco y el aumento en longitud es escaso o nulo. Más importante es el crecimiento circunsferencial que conduce a un incremento notable de la superficie, con lo cual la cúpula se adapta al aumento volumétrico del fruto.

LA EPIDERMIS DORSAL es uniestratificada y se halla reforzada por una hipodermis esclerenquimatosa de unas 4 ó 5 capas de células pétreas. **EL MESOFILO CENTRAL** consiste de dos zonas claramente diferenciadas: una dorsal, esponjosa, de grandes cavidades y canales llenos de mucílago, compuesta de células parenquimáticas igualmente grandes, alargadas en todas las direcciones como resultado del incremento en espesor; otra ventral, resistente y compacta, de células parenquimáticas relativamente pequeñas, reforzada por una densa región de haces fibrovasculares concéntricos. A veces dos o más haces se reúnen dentro de una vaina esclerenquimática común. La **EPIDERMIS VENTRAL** es multiseriada, compuesta de células muy pequeñas alargadas en el plano tangencial, lo mismo que el tejido parenquimático subyacente. Esta organización estructural de la cúpula no existe en el cáliz floral. En éste, el mesófilo es un parénquima casi completamente homogéneo y uniforme y los haces vasculares son colaterales, muy distantes entre sí y de muy baja densidad, por tanto.

DEHISCENCIA

La dehiscencia se debe al desprendimiento basal e irregularmente circunciso de la cúpula después de la maduración. Dos fenómenos están asociados a este proceso: la capacidad que tiene el mucílago para absorber y retener agua, de una parte, y la descomposición de los tejidos que unen la cúpula con el fruto, de la otra. Ambos procesos deben combinarse para provocar una expansión considerable en la base del fruto y, por consiguiente, una fuerte presión sobre la cúpula. El mucílago presente tanto en la pulpa como en la cúpula, sin lugar a dudas, es el

factor primario más importante debido las propiedades hidrofílicas de dicha substancia. En efecto, al comparar los pesos frescos de los frutos antes e inmediatamente después de la dehiscencia se comprueba que los contenidos de agua son mayores en el fruto dehiscente y en la propia cúpula que en el fruto intacto cupulado (Tabla 1). De acuerdo con esto, debe llegar un momento, después que la imbibición ha cesado, en el cual el peso fresco del fruto asciende a once o doce gramos antes de la dehiscencia. Por otro lado, cuando el fruto cae al piso del bosque es invadido por una variedad de microorganismos que inician su actividad en la venticidad de las radículas donde el poder hidrofílico del mucílago parece ser mayor.

La invasión por hongos y otros microorganismos saprófitos, así como la desorganización fisiológica y la descomposición de las substancias pécticas en la pulpa, entre otros procesos importantes, son fenómenos comunes en muchos frutos carnosos que coinciden con la caída repentina de la respiración celular al inicio de la senescencia (Ulrich, 1952; Biale, 1960).

Una vez desprendida la cúpula, la pulpa mucilaginosa prolifera un poco hacia el exterior y se convierte en una materia pegajosa que se aglutina alrededor de las semillas (el hueso), impidiendo que éstas sean expulsadas al exterior. Por lo tanto, la dehiscencia en *Q. asterolepis* no está relacionada con la diseminación ni se verifica mediante una línea de dehiscencia preformada anatómicamente, como es el caso de las verdaderas cápsulas.

SEMILLA (Fig. 3)

Q. asterolepis produce semillas planoconvexas y semillas ovoides o subovoides, según que el fruto sea dispermo o monospermo. Las de la primera clase son grandes, con un peso medio de 1,662 gramos; las segundas son algo más pequeñas, con un peso medio de 1,135 gramos (Tabla 1). El tamaño de las semillas en general, muy variable, oscila entre 1,2 - 1,9 cm largo por 1,0 - 1,5 cm ancho. La reducción en el número de semillas no implica obligatoriamente un incremento en el peso de éstas, pero sí alguna tendencia a que la relación cúpula/fruto sea mayor que lo usual.

La semilla, independientemente de la forma y tamaño, consiste de una testa membranacea indiferenciada (de unas 3-5 células de espesor) y de un embrión muy grande y curvo (Fig. 3A). El embrión, a su vez, está constituido de un pequeño eje radícula-hipocótilo-plúmula de 1,2 - 1,5 mm largo por 1,2 - 1,5 mm ancho, y dos cotiledones connatos extremadamente voluminosos que empalman al eje embrional mediante dos pecíolos vascularizados muy pequeños (Fig. 3A).

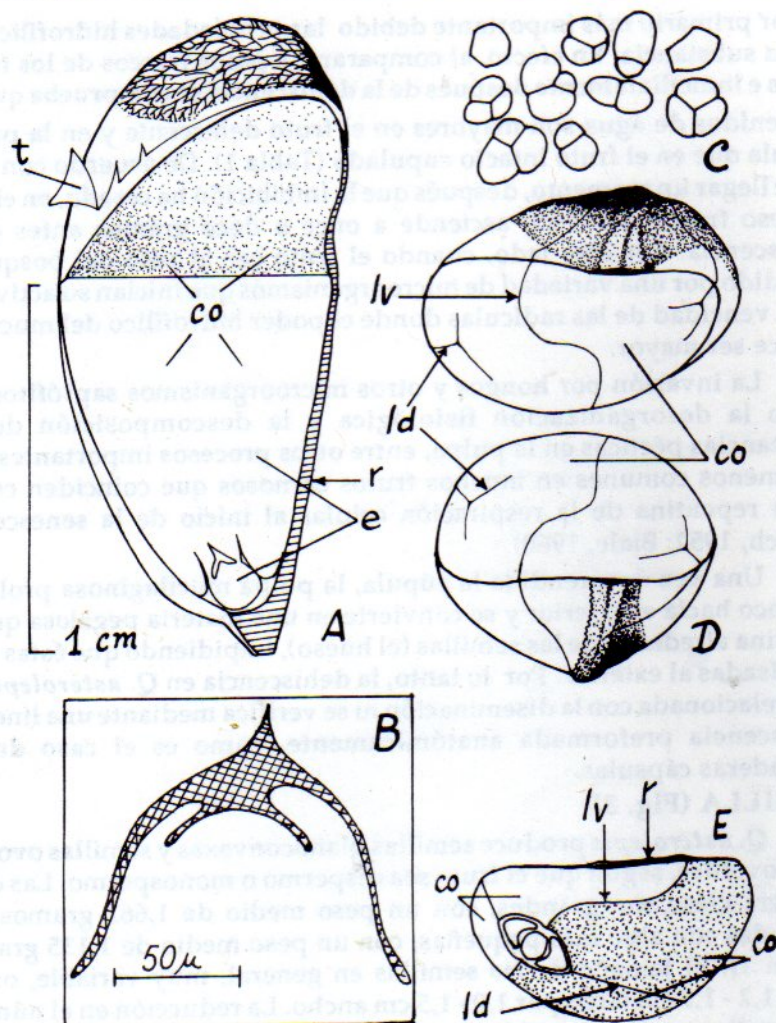


Fig. 3. *Quararibea asterolepis* Pittier. Semilla: A) Diagrama de la semilla mostrando el embrión (e), la testa (t) y la rafe ventral (r). Los cotiledones (co) son connatos. B) Sección mediana del ápice vegetativo mostrando el domo embrional y dos catafilos. C) Granos de almidón del parénquima amilífero. D) Sección transversal de la semilla mostrando los dos cotiledones (co), la línea principal de connación (lv), las líneas de concrescencia intracotiledonar (ld) y rafe (área punteada). E) Sección transversal a nivel de los pecíolos cotiledonares destacando los dos cotiledones (co), uno de ellos punteado, la línea principal de connación (lv), la línea de concrescencia intracotiledonar (ld) en el cotiledon punteado, y la rafe (r). El círculo es la plúmula. Original de H. López-Naranjo, 1990.

Los cotiledones son reservantes y almacenan grandes cantidades de almidón combinado con corpúsculos de mucílago. El almidón de reserva consiste de granos simples y compuestos (Fig. 3C), los cuales oscilan entre 15 y 23 micras de diámetro y llenan por completo el lumen de las células amilíferas.

El eje radícula-hipocótilo-plúmula está bien diferenciado y se halla periféricamente sobre un lado de la superficie dorsal de la semilla (Fig. 3 A,E); una caliptra es evidente en el ápice de la radícula, mientras el meristema apical de la plúmula es protegido por una cobertura de catáfilos (Fig. 3B).

Con el objeto de precisar la línea de connación cotiledonar, y como consecuencia la forma y tamaño de los cotiledones, se realizaron cortes de 18 y 20 micras de espesor en semillas planoconvexas. Los resultados se pueden resumir:

Cortados transversalmente los cotiledones, presentan tres figuras: una cen-tral no ramificada que corresponde a la línea principal de connación, y dos peri-féricas ramificadas que son líneas de concrescencia intracotiledonar (Fig. 3 D,E).

La línea principal de connación consiste de una doble capa de pequeñas células protodérmicas, apareadas alternativamente, carentes de almidón y de mucílago y probablemente de origen ventral. Comúnmente tiene forma parecida a una "S" y a veces es casi una línea oblícua, pero no es raro que la referida línea sea completamente paralela a la superficie ventral de la semilla. En los tres casos la línea en cuestión divide a la masa cotiledonar en dos partes completamente desiguales (dos cotiledones), pero en el modelo último el cotiledón mayor es siempre ventral.

Cada uno de los cotiledones, por su parte, exhibe una línea de concrescencia intracotiledonar ramificada internamente a modo de "Y", pero sin establecer nexo alguno con la línea principal de connación. La profundidad de estas líneas disminuye hacia el ápice de la masa cotiledonar, hasta hacerse casi superficiales. A veces el "punto" de bifurcación es más bien una zona celular clara de baja densidad citoplasmática.

Con relación al origen y significado de estas líneas en "Y", creemos que las mismas representan el lado morfológicamente dorsal de cada uno de los cotiledones o las márgenes abaxiales fusionadas de las primitivas hojas cotiledonares.

El plano medial de la plúmula embrional también es muy variable, pudiendo ser perpendicular a la superficie ventral o bien tangencial a la superficie dorsal de la semilla.

Los cortes longitudinales del embrión entero, en concordancia a la forma usual que este presenta, también revelan la existencia de tres líneas curvas; una central no ramificada y dos laterales con bifurcaciones hacia el ápice, tal como se han descrito.

En suma, los cotiledones que concrecen son desiguales y curvos. La semilla, por tanto, es más bien asimétrica y no dorsiventral "sensu stricto". Por lo general los dos cotiledones tienen una parte ventral y otra dorsal, pero el cotiledón mayor con frecuencia está asociado al eje longitudinal de la rafe y no es raro que sea completamente ventral. En ninguno de los casos examinados los cotiledones no muestran la condición contortuplicada referida por Robyns (1964) para el género. No siendo, pues, foliáceos ni libres estos órganos la prefoliación no puede ser definida. Además, hay mucha variación en este carácter.

Por lo demás, la masa cotiledonar como un todo está constituida de un parénquima amilífero bastante homogéneo y compacto, con células mayores de 100 micras muchas de las cuales segregan mucílago; no hay canales ni conductos comparables a los del fruto. La vascularización, por otro lado, es escasa y muy pobremente desarrollada, representada sólo por algunos cordoncillos primarios distribuidos en ciertas áreas pero sin un patrón definido.

Otros dos caracteres por citar son la ausencia de endosperma y la posición ventral de la rafe. Esta arranca muy cerca de la radícula y se extiende hacia el polo apical de la semilla donde se ramifica; aquí forma un casquete finamente vascularizado y adquiere una tonalidad marrón-rojiza que contrasta con el amarillo-crema del resto de la semilla.

FENOLOGÍA Y DISPERSIÓN

Q. asterolepis florece especialmente durante los meses de octubre y diciembre, hacia el final de la época de sequía, la cual, en el bosque nublado es de corta duración y a veces imperceptible. La fructificación, por otro lado, se observa a final de marzo y es máxima durante todo el mes de abril y primeros días de mayo, coincidiendo con el inicio de la época lluviosa y crecida de quebradas y ríos.

Aunque los frutos y las semillas son incapaces de flotar, pues carecen de especializaciones que posibiliten tal condición, se pudo comprobar que las semillas son arrastradas por las corrientes de agua protegidas firmemente por las paredes fibrosas del fruto. En este proceso de dispersión, verificado en ambiente de montaña, sobre suelo pedregoso y caídas rápidas y escalonadas del agua, se supone que las semillas están sometidas a fuertes presiones debido a la acción mecánica del medio acuático y los materiales que transporta.

Entre los frutos que quedan libres de ser arrastrados por la fuerza de las aguas, una buena parte pierde la cúpula y otro tanto la retiene. Aparentemente la pulpa parenquimatosa no es apetecible por los animales frugívoros del bosque, pero sí las semillas que, en realidad, constituyen la parte comestible. En efecto, un pequeño porcentaje de los frutos que perdieron la cúpula, recolectados en la vecindad del árbol, tenía las semillas (embriones) comidos hasta la mitad, no observándose esta destrucción en el material cupulado. Esto hace pensar que la cúpula fructífera constituye una verdadera estructura de defensa contra los animales predadores del bosque, aunque tiene la desventaja de retardar mecánicamente la germinación, en concordancia al principio de Janzen (1969) y Baker (1973).

GERMINACIÓN

Material consistente de semillas planoconvexas, semillas ovoides, y frutos con y sin la cúpula, fue sembrado el 1º de mayo de 1989. Cada muestra fue colocada en un envase plástico de 33 cm de profundidad y 615 cm² de superficie libre, conteniendo 10 Kg de suelo forestal. Este medio se mantuvo constantemente húmedo, sombreado, fresco, sometido a las fluctuaciones diarias de temperatura.

A pesar del contraste en el tamaño y peso de las semillas (Tabla 1), no se encontró diferencia significativa en la tasa de germinación.

En ambos casos el poder germinativo es bastante elevado (90-100% de germinabilidad) y la germinación es rápida: se inicia exactamente a los 10 días, cuando la radícula en todas las muestras tiene una longitud de 3-5 mm. Entretanto, la activación y crecimiento de la plúmula se inicia a los 24 días después de la siembra, o sea, dos semanas después de la protrusión de la radícula.

La emergencia de la radícula coincide con la activación y alargamiento de los pecíolos cotiledonares, los cuales adquieren un color verde intenso que contrasta con el marrón crema de la raíz principal. Este crecimiento temprano de los pecíolos embrionales hace que la plúmula se exteriorice y quede libre de la protección cotiledonar. Paralelamente, el hipocótilo se alarga varios milímetros y se ensancha.

Durante el transcurso de la germinación las reservas de almidón almacenadas en los cotiledones (entre 458 y 525 mg de materia seca) son consumidas en su totalidad en un tiempo de desarrollo generalmente no mayor de 3,4 meses a temperatura ambiental, no siendo raro que el proceso se prolongue hasta cuatro meses. Se pudo comprobar, por otro lado, que la masa cotiledonar no se divide ni se fragmenta en sus unidades correspondientes. Por el contrario, la connación y conrescencia cotiledonar es tan firme que, después de la germinación y sobre todo

cuando uno de los pecíolos embrionales es artificialmente eliminado, el tejido amilífero es capaz de movilizar las reservas a través del otro pecíolo el cual se ensancha un poco y su yema axilar se activa. Bajo estas condiciones de injuria la tasa de crecimiento de la plántula se ve disminuida y el desarrollo general se prolonga más de lo normal. Estos hechos se pueden interpretar como un mecanismo positivo para la germinación y el establecimiento exitoso de la plántula, pues se evita una eventual pérdida de la energía almacenada en favor de un mejor uso de ésta. En efecto, al existir un solo cuerpo reservante con dos conductos de translocación vascularizados (dos pecíolos), uno de éstos puede obstruirse, degenerar o romperse sin que el crecimiento equilibrado de las raíces y el brote aéreo se vean afectados; esto es posible siempre que haya comunicación e intercambio recíproco entre los dos cotiledones. Para comprobar esta hipótesis se hizo la prueba de la incisión peciolar, que consiste en remover uno de los pecíolos en plántulas recién germinadas, con el resultado tal como se ha descrito. La doble capa protodérmica que configura la línea de connación, a pesar de estar constituida de células muy pequeñas comparadas con las grandes células del parénquima subyacente, aparentemente no representa una barrera para el intercambio de metabolitos respiratorios entre uno y otro cotiledón.

La germinación en los frutos difiere con relación a la de las semillas aisladas. En los frutos excupulados el fenómeno se manifiesta a los 20-21 días después de la siembra y algo más tarde, alrededor de los 24 - 25 días, en los frutos intactos cupulados. En este caso, la cúpula ya está algo reblandecida y la presión ejercida por las radículas termina por romperla. Aunque el poder germinativo se mantiene elevado, como se evidencia por el crecimiento longitudinal de las radículas, el desarrollo de los brotes aéreos se retrasa por los menos veinte días más de lo usual. Algunas unidades, entretanto, pierden la viabilidad. Es evidente, pues, que tanto la cúpula como el exocarpo fibroso actúan como barreras mecánicas que retardan la germinación y el establecimiento de las plántulas. La pulpa mucilagínosa que también podría influir negativamente, no interviene de esta manera pues la masa cotiledonar contiene esta sustancia en concentraciones no despreciables, y sin embargo la germinación es máxima, como quedó dicho.

PLANTULA (Fig. 4)

La plántula de *Q. asterolepis* es hipogea, sincótila, de tallo recto, con catafilos y pelos escamosos; las hojas primarias son opuestas, simples, estipuladas (estípulas libres), de láminas desiguales y glabras. El sistema de raíces es alorrido y profusamente ramificado. La figura 4 muestra el desarrollo de la plántula y sus órganos hasta los tres meses.

VASTAGO. El brote embrional emerge con el epicótilo curvado, pero sólo por un breve período de tiempo; al alcanzar una longitud de 0,5 - 1,5 cm se endereza y forma un tallo recto (Fig. 4A). El hipocótilo es cilíndrico, de unos 4-8 mm de largo, glabro y amarillento. Los primeros apéndices foliares son catafilos, dispuestos en serie alterna de 5 - 7 unidades, los cuales son substituidos por hojas primarias simples y estipuladas. Usualmente las hojas primarias son opuestas y desiguales; a veces verticiladas (verticilos 3-meros) o pseudoverticiladas, en cuyo caso las láminas son marcadamente desiguales. Las hojas primarias comienzan a desarrollarse a partir de los 30-33 días después de la germinación y alcanzan su tamaño máximo cuando el tallo tiene 8,5 - 9,0 cm de altura y un diámetro basal de unos 3,0 mm (Fig. 4B). Las hojas siguientes son alternas y aún más grandes (Fig. 4C). La yema terminal del tallo (Fig. 4D) muestra crecimiento apical intermitente bastante notable, lo cual explica que la longitud de los entrenudos, el tamaño de las hojas y la filotaxis varíen mucho durante el desarrollo. Esta actividad intermitente y discontinua del ápice vegetativo no está asociada con un aumento en el volumen de la yema terminal, como es el caso de *Psychotria trichotoma* (López-Naranjo, 1987)

RAMIFICACION. La primera ramificación del tallo, fenómeno que ocurre después de 6-7 meses, es un verticilo trímero de ramas horizontales. Estas ramas, cuyo desarrollo se verifica mientras la yema terminal está en período de reposo, son más o menos equivalentes entre sí y por lo general monofilas; es decir, cada una de ellas lleva una hoja colgante muy grande. Las ramas exhiben crecimiento periódico.

Dos de las ramificaciones primarias del tallo, a veces todo el verticilo, se originan a partir de yemas axilares cuyas hojas tectrices abortaron. En otras palabras, el verticilo rameal primario no tiene correspondencia con un verdadero verticilo foliar subapical, que nunca se constituye, pero sí con las estipulas laterales de las hojas abortadas. Después de este proceso, el ápice vegetativo del tallo tiende a reanudar su actividad meristemática y es capaz de formar un nuevo verticilo. Pero con mayor frecuencia ocurre la aborción o muerte de la yema terminal, en cuyo caso una de las ramas horizontales se vuelve ortótropa y asume el control del crecimiento. En consecuencia, el tallo, monopodial al principio, se convierte en pseudomonopodial.

RAIZ. La raíz primaria se ramifica prontamente a los 25 - 30 días después de la germinación (Fig. 4A). Durante el enraizamiento hay predominio en el desarrollo de las raíces laterales sobre el crecimiento en profundidad de la raíz principal, como suele ocurrir en los árboles de

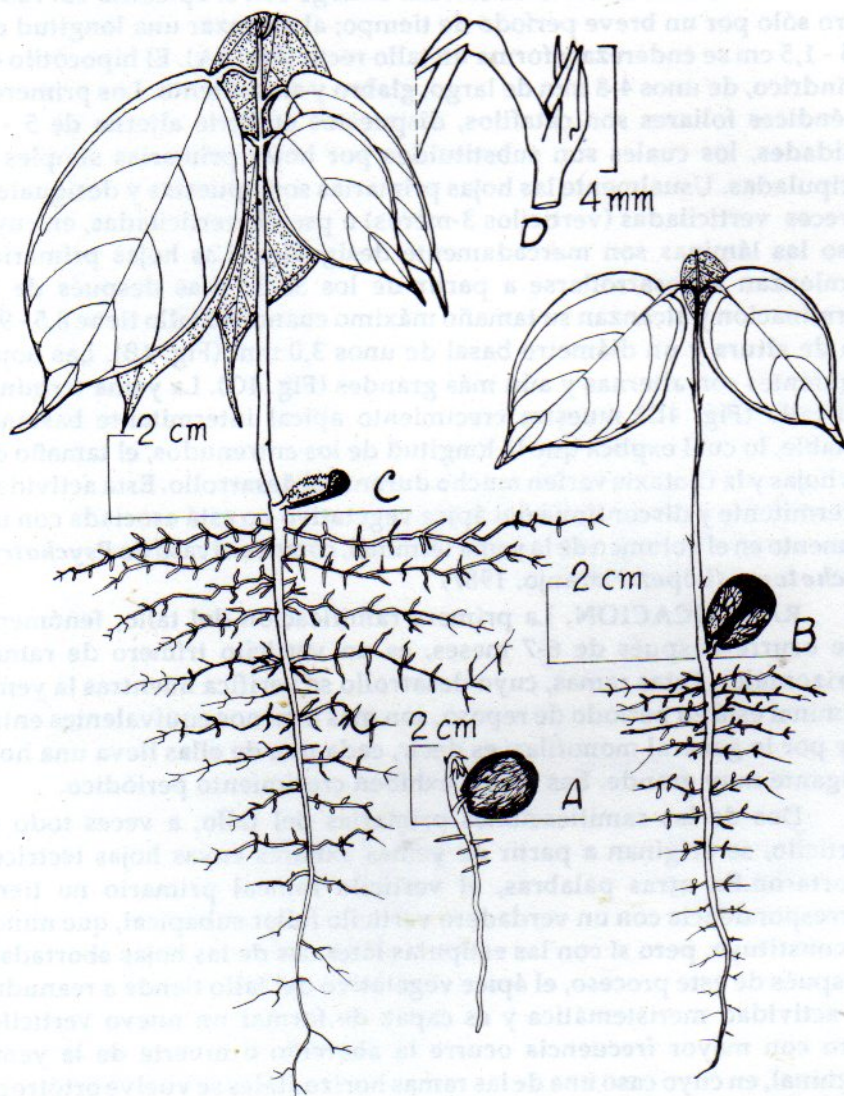


Fig. 4. *Quararibea asterolepis* Pittier. Desarrollo de la plántula a los 30, 60 y 90 días después de la germinación. A) Cotiledones protegidos por el hueso, vista dorsal; B) Igual que lo anterior, vista ventral; C) Cotiledones desprovistos del hueso, vista de perfil; nótese la manera en que se agota la reserva; D) Detalle de la yema terminal, mostrando las estípulas, en plántula de 90 días de crecida. Original de H. López-Naranjo, 1990.

bosques nublados de montaña. Las raíces laterales primarias crecen horizontalmente, pero las secundarias y de orden superior tienden a crecer en todas direcciones (Fig. 4 B,C).

RELACION RAIZ/VASTAGO. El brote aéreo o vástago embrional comienza a crecer 14 días después de la emergencia de la radícula. Sin embargo, la plántula, después de 30 días de desarrollo, muestra una relación de crecimiento vegetativo (R/V) con valores inferiores a la unidad, lo cual se pudo comprobar en base a los pesos secos antes y después de haberse agotado las reservas cotiledonares. Por lo tanto, el crecimiento del vástago es mayor que el crecimiento de las raíces, lo cual es la característica predominante de las especies leñosas de ambientes favorables para el desarrollo de la vida vegetal.

DISCUSION

Sobre la morfología y estructura de los frutos, semillas y plántulas de *Quararibea* spp. los caracteres genéricos y específicos son poco conocidos. La literatura en relación a estos tópicos es inexistente. Se demuestra en este trabajo, en primer lugar, que el fruto de *Quararibea asterolepis* Pittier es una cápsula drupácea. La cúpula fructífera actúa como órgano de dehiscencia, siendo ésta basal e irregularmente circuncisa. La presencia de un exocarpo fibroso (sensu lato) masivo, con un ordenamiento particular de las células, impide que la dehiscencia sea longitudinal (loculicida) como suele ocurrir en los géneros de cápsulas secas y semillas anemocoras. Cuando, a propósito, el fruto se rompe longitudinalmente las fibras del exocarpo se entrecruzan a manera de red, impidiendo con ello que las semillas sean expulsadas al exterior. Por lo tanto, la dehiscencia en un paso indispensable para que la germinación se inicie con prontitud. En otras especies de *Quararibea*, la cúpula, en general, no funciona de esta manera, aparentemente es persistente, según se deduce de los trabajos de Robyns (1964) Robyns & Nilson (1975) y Alverson (1986, 1989 a). El mayor obstáculo para la germinación de las semillas es la cúpula, razón por la cual sería interesante conocer la estructura de esta parte del fruto y su función en la germinación en las otras especies.

Los frutos de *Q. asterolepis* son dispersados por las corrientes de agua, especialmente de las quebradas a orillas de las cuales crece el árbol. En este proceso el exocarpo fibroso ejerce su mayor papel de proteger las semillas contra el desgarrar mecánico, muchísimo más que el propio hueso; pero la correlación es más ecológica que anatómica: el árbol, que produce frutos decídúos, descarga su fructificación anual

justamente al inicio de la época lluviosa, según se pudo comprobar. Al contrario, en la *Q. pendula* Alverson, árbol de 20 m de los bosques bajos de Costa Rica y Panamá, los polinizadores primarios y dispersores de los frutos son murciélagos (Alverson, 1989 a). Se basa este autor en que las flores y frutos de esta especie son largamente pedicelados (hasta 19,3 cm de longitud) y como tal cuelgan de las ramas horizontales del árbol permitiendo el acceso al polinizador. Alverson, sin embargo, no es muy explícito en cuanto al fruto, el cual, según se deduce de su descripción, es una drupa seca de unos 2,5 cm longitud por 1,5 cm diámetro.

Las características estructurales de la semilla de *Q. asterolepis* son inconfundibles: la testa es membranácea e indiferenciada y el embrión muy grande y pesado debido al enorme desarrollo de los cotiledones. Estos son totalmente connatos (aparentemente formando una masa cotiledonar única), reservantes, amilíferos, con granos de almidón compuestos y simples (oscilando entre 15 y 23 micras de diámetro). El carácter connato de los cotiledones y la presencia de grandes cantidades de almidón de reserva en ellos habían permanecidos desconocidos en la literatura sobre Bombacaceae. La mayoría de los géneros de esta familia tiene semillas oleaginosas, sobre todo las especies de cápsulas secas y diásporas anemocoras, y el embrión usualmente exhibe los cotiledones foliáceos y plegados (Robyns, 1964). La *Ceiba pentandra*, por ejemplo, contiene 25% de aceite no-secante en sus semillas (Vaughan, 1970). De los caracteres generales de la semilla, *Q. asterolepis* recuerda a los Bombacaceae en la condición curva del embrión, la asimetría y desigualdad de los cotiledones y la ocurrencia de células mucilaginosas en éstos.

La *Quararibea asterolepis* Pittier, especie establecida en base al carácter estrellado de los tricomas escamosos, presentes tanto en los órganos vegetativos como en los reproductivos (asterolepis: del gr. áster, estrella; y lepis, escama), se aproxima mucho a la *Quararibea aurantiocalyx* de Alverson (1989 a, p. 68-70) oriunda de los bosques húmedos de montaña de Costa Rica y Panamá (1100-1200 m alt.), pero difiere esencialmente en el número de tecas de la columna estaminal: 40 y 50 respectivamente. Aunque Alverson no describe los caracteres del fruto, la semilla ni la plántula de su especie, es muy probable que estos órganos sean comparables también a los del taxon de Pittier.

AGRADECIMIENTO

Deseamos manifestar nuestro agradecimiento al Profesor Gerardo Aymard quien tuvo la amabilidad de enviarnos importante material

bibliográfico desde la ciudad de Nueva York; al Profesor Luis Marcano Berti por sus valiosas indicaciones de campo; y al Personal del Herbario MER por la colaboración prestada.

BIBLIOGRAFIA

- ALVERSON, W.S. 1986. *Quararibea* Aubl. s.l. (Bombacaceae) in Mexico, Central America and the Antilles: a taxonomic study. Ph. D. dissertation. University of Wisconsin, Madison.
- _____. 1989 a. *Quararibea* (Bombacaceae): five new species from moist and wet forest of Costa Rica and Panama. *Brittonia*, 41(1): 61-74.
- _____. 1989 b. *Matisia* and *Quararibea* (Bombacaceae) should be retained as separate genera. *Taxon*, 38 (3): 377-388.
- BAILLON, H.E. 1871-1873. Sur les *Quararibea*. *Adansonia* 10: 146-149.
- BAKER, H.G. 1973. Evolutionary Relationships Between Flowering Plants and Animals in American and African Tropical Forest. In: *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America; A comparative Review*, p. 145-159. Smithsonian Institution Press.
- BIALE, J.B. 1960. Respiration of fruits. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, W. Ruhland, ed. Springer - Verlag, Berlin, 12(2):536-592.
- DUKE, J.A. 1969. On tropical trees seedlings I: Seeds, Seedlings, Systems and Systematics. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 56(2): 125-161.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- LAMPRECHT, H. & K. HUECK. 1959. Estudios morfológicos y ecológicos sobre la germinación y el desarrollo en la primera juventud de unas especies forestales. *Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación*, 3: 21 p.
- LOPEZ-NARANJO, H. 1987. Semilla, germinación y plántula de *Psychotria trichotoma* Mart. & Gal. (Rubiaceae). *Rev. For. Venezolana*, 31: 119-137.
- PARRA, M., J. 1977. Estudio morfológico en *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand. Trabajo Especial de Grado, Lic. en Biología: Univ. de Los Andes, Fac. Ciencias, Venezuela, 68 p.
- PITTIER, H. & Col., 1947. Catálogo de la Flora de Venezuela. Litografía y Tipografía Vargas, Caracas. Tomo II, p. 132.
- ROBYNS, A. 1964. Bombacaceae, Family 116. *The Flora of Panamá*, Part VI. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 51: 37-68.
- ROBYNS, A. & NILSON. 1975. Bombacaceae neotropicae novae VI. A new species of *Quararibea* from Panama. *Bull. Jard. Bot. Nat. Bel.* 45: 323-325.

- ROTH, I. 1977. Fruits of Angiosperms. Encyclopedia of Plant Anatomy. Gebruder Borntraeger. Berlin. xvi + 675 p.
- ULRICH, R. 1952. La vie des fruits. Masson et Cie. Paris.
- VISCHER, W. 1919 (1920). Sur les Quararibea Aubl., un genre de Bombacées à ovaire infère. Bull. Soc. Bot. Geneve ser. 2, 11:199-210.
- VAUGHAN, J.G. 1970. The structure and utilization of oil seeds. Chapman and Hall LTD. xv + 279 p.