

Ecología de Especies Menos Conocidas

# Verdolago Amarillo

*(Terminalia oblonga)*



**BOLFOR**

Proyecto de Manejo Forestal Sostenible  
Financiado por USAID y FIASI  
en convenio con el MEXF



**PROYECTO DE MANEJO FORESTAL  
SOSTENIBLE BOLFOR**

**ECOLOGIA Y SILVICULTURA DE ESPECIES  
MENOS CONOCIDAS**



Verdolago amarillo  
*Terminalia oblonga* (Ruiz & Pavón) Steudel  
Combretaceae

***Autores:***

M. Joaquín Justiniano  
William Pariona  
Daniel Nash

Santa Cruz, Bolivia  
2002

Copyright©2002 by  
Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)

Las opiniones y juicios técnicos expresados en las publicaciones del Proyecto BOLFOR, son emitidos por los consultores contratados por el proyecto y no reflejan necesariamente la opinión o políticas de la Secretaría Ejecutiva del PL480 o de USAID

Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)  
*Cuarto Anillo, Av. 2 de Agosto*  
*Casilla # 6204*  
*Santa Cruz, Bolivia*  
*Fax: 591-3-3480854*  
*Tel: 3480766-3480767*  
*Email: bolfor@bibosi.scz.entelnet.bo*

Citación: Justiniano, M.J.; Pariona, W.; Nash, D. 2002. "Ecología y Silvicultura de Especies Menos Conocidas – Verdolago amarillo *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pavón) Steudel, Combretaceae" Proyecto de Manejo Forestal Sostenible BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia

DISEÑO Y EDICIÓN GRAFICA: Delicia Gutiérrez  
FOTOGRAFIAS: Joaquín Justiniano

Para la reproducción íntegra o en parte de esta publicación se debe solicitar autorización al Proyecto BOLFOR.

---

Impreso en Editora El País  
Dirección: Cronembold No. 6  
Teléfono 3343996  
Santa Cruz, Bolivia

Impreso en Bolivia - Printed in Bolivia

---

BOLFOR es un proyecto financiado por USAID y PL480 en convenio con el MDSP



INDICE

	Página
INTRODUCCION.....	1
CLASIFICACION.....	2
Sinónimos y Denominaciones.....	3
MORFOLOGIA.....	4
Forma del Tronco y la Copa.....	4
Corteza y Madera.....	8
Hojas.....	10
Flores.....	11
Frutos.....	11
Semillas.....	12
Usos Aplicaciones.....	13
CARACTERISTICAS ECOLOGICAS.....	14
Distribución Geográfica.....	15
Asociaciones Fisiográficas y Bióticas.....	17
Asociaciones Ambientales.....	17
Asociaciones con Especies Arbóreas.....	18
Historia de Vida.....	19
Floración.....	19
Polinización.....	20



Ecología y Silvicultura de Especies Menos Conocidas

	Página
Dispersión de Semillas, Germinación y Establecimiento.....	20
Distribuciones Diamétricas.....	23
Crecimiento y Densidad.....	26
Plagas y Patógenos.....	27
Valor para la Fauna Silvestre.....	30
IMPLICACIONES PARA EL MANEJO.....	31
Regeneración y Requerimientos para la Sucesión.....	31
Reacción a la Competición y Perturbación.....	32
Recolección y Almacenamiento de Semillas.....	32
Recomendaciones para Ciclos de Corta y Tratamiento Silviculturales.....	33
Potencial para el Manejo Sostenible.....	33
BIBLIOGRAFIA.....	34



## Introducción

En Bolivia, el denominativo verdolago abarca un grupo de especies vegetales morfológica y taxonómicamente distintas. Dentro de este grupo existen plantas de considerable tamaño, en muchos casos con fustes ideales para el aprovechamiento forestal (Centurión & Magne, 1992) y, también, plantas herbáceas o de pequeño porte utilizadas en la medicina tradicional (obs. pers.).

Las especies maderables que reciben el nombre común de verdolago pertenecen a tres géneros: *Terminalia*, *Buchenavia* y *Calycophyllum*. Los dos primeros corresponden a la familia Combretaceae, mientras que el tercero pertenece a las Rubiáceas. En Bolivia, el género más importante, desde el punto de vista forestal, es *Terminalia*, ya que incluye a *T. oblonga* y *T. amazonia*, conocidos como verdolago amarillo y rosado, respectivamente. Estas dos especies tienen un gran potencial maderable en el país y su volumen de comercialización es considerable. Le sigue en importancia el género *Buchenavia*, compuesto por varias especies arbóreas poco abundantes y restringidas a ciertos hábitats y, por lo tanto, menos disponibles para el aprovechamiento forestal. Por último, está el género *Calycophyllum* con la especie arbórea *C. multiflorum*, característica de los bosques secos del país, que actualmente no tiene demanda en el mercado, a pesar de su vasta distribución y potencial relativamente elevado.

Debido a la importancia comercial de *Terminalia oblonga* con relación a las otras especies de verdolago, en el presente documento se trata solamente a esta especie. Esta ha sido aprovechada hace varias décadas en Bolivia, especialmente en el departamento de Santa Cruz. El verdolago amarillo tradicionalmente se ha utilizado como madera para construcción, si bien en forma reducida, pues se la considera de menor calidad con respecto a otras maderas de similares características como el tajibo (*Tabebuia* spp.), almendrillo (*Dipteryx* spp. y *Apuleia leiocarpa*) y palo maría (*Calophyllum brasiliense*).



El progreso de la industria de transformación de la madera en el país, la casi desaparición de las especies valiosas (cedro, mara y roble) y la aplicación de la nueva Ley Forestal han dado lugar a que muchas especies consideradas menos comerciales actualmente tengan mayor demanda nacional e internacional, con el consiguiente incremento de valor, aprovechamiento y comercio de sus maderas. Según el Ministerio de Agricultura Ganadería y Desarrollo Rural (2000), en 1999 el verdolago se encontraba entre las diez especies de mayor volumen extraído en madera rolliza (13,984.55 m<sup>3</sup>).

Debido al continuo aumento del aprovechamiento de esta especie y la falta de información sobre su ecología y dinámica de regeneración, tanto en bosques naturales como en áreas con perturbaciones por el aprovechamiento, se presentan en este trabajo resultados de diferentes investigaciones realizadas en el trópico, con énfasis en estudios que vienen desarrollándose en bosques manejados de Bolivia.

## Clasificación

En 1767, el botánico Carlos Linneo describió el género *Terminalia* con la especie *T. catappa*. Este nombre genérico hace referencia al patrón de disposición de las hojas sobre las ramas, lo cual caracteriza a este grupo de especies arbóreas. Las hojas de este género están dispuestas en rosetas terminales (braquiblastos), es decir en grupos de hojas situados al final de las ramas (Flores, 1994). El género *Terminalia* es pantropical y cuenta con 34 especies en el trópico americano y alrededor de 200 en todo el mundo (Gentry, 1996). El género pertenece a la familia *Combretaceae* que, de acuerdo a Cronquist (1988), se encuentra dentro del orden Myrthales, y la subclase Rosidae.



## Sinónimos y Denominaciones

La especie *Terminalia oblonga* fue descrita por Ruíz & Pavón en 1794 como *Gimbernatea oblonga*, más tarde Steudel, en 1841, la incluyó en el género *Terminalia* donde permanece actualmente (Jardín Botánico de Missouri, 1997). Otros botánicos han descrito especies que resultaron ser sinónimos de *Terminalia oblonga* (Flores, 1994; Kroll *et al.*, 1994; INIA, 1996; Jardín Botánico de Missouri, 1997), entre éstos están:

*Terminalia chiriquensis* Pittier

*Terminalia tarapotensis* Van Heurck & Müll. Arg.

*Chuncoa oblonga* (Ruíz & Pavón) Pers.

En Centroamérica, la especie con frecuencia ha sido mal identificada como *Terminalia lucida* (Flores, 1994), lo que no ha permitido determinar su ámbito geográfico adecuadamente. En Bolivia, también existen problemas de identificación, ya que muchas veces la especie es confundida con *T. amazonia* (B. Mostacedo, com. pers.).

Debido a su amplia distribución en el trópico americano, los nombres comunes de *Terminalia oblonga* cambian mucho de un país a otro e incluso entre distintas zonas de un mismo país. Los principales nombres comunes de *T. Oblonga* son guayabo (en la mayoría de los países de Centroamérica), surá, guayaba de montaña y guayabón (Costa Rica), guayabo de monte (Panamá), guarayubana (Brasil), yacushapana, camisa y rifari (Perú), roble, guayabón, yuyún y guayabillo (Ecuador) y guayabón (Venezuela) (Maineri & Peres, 1989; Flores, 1994; INIA, 1996).



En Bolivia, *T. oblonga* generalmente es conocida con el nombre de verdolago amarillo o simplemente verdolago (Hinojosa, 1993; INIA, 1996). En general, los nombres comunes de los distintos verdolagos pueden ayudar a determinar la especie; por ejemplo, el verdolago negro se refiere a varias especies de *Buchenavia* como *B. tomentosa*, *B. oxycarpa* y *B. capitata* entre otras, y el verdolago rosado o verde correspondería a *Terminalia amazonia*. La especie *Calycophyllum multiflorum* se conoce como verdolago en la región chiquitana.

## Morfología

Los árboles de *T. oblonga* son grandes y ocupan los estratos altos de los bosques húmedos y sub-húmedos del neotrópico, donde pueden alcanzar hasta 40 m de altura y un diámetro superior a los 100 cm (Kroll *et al.*, 1994; INIA, 1996). La base del tronco de estos árboles presenta aletones tablares o gambas bien desarrollados, de forma triangular, cuyas dimensiones fácilmente llegan a 2 m de altura y 1.5 m de ancho. El tallo es monopódico, con un fuste simétrico en tres cuartas partes de su longitud. Al final de cada flujo de crecimiento se producen varias ramas simpodiales, las cuales se curvan hacia arriba, acortando paulatinamente los entrenudos y con las hojas dispuestas en espiral. A diferencia de *T. amazonia*, en *T. oblonga* las ramas son torcidas y tienden a curvarse hacia arriba en forma conspicua (Flores, 1994).

## Forma del Tronco y la Copa

En los árboles jóvenes de verdolago la copa generalmente es estratificada y tiende a ser asimétrica y pequeña, debido a la poca entrada de luz al sub-dosel del bosque. En los árboles adultos, la copa es grande en relación con el fuste y su forma es irregular hasta asimétrica, con las ramas tortuosas y ligeramente ascendentes (Pennington, 1988).



El tronco del verdolago es casi siempre sinuoso y largo.



El fuste, por lo general, es cilíndrico, con secciones rectas y otras torcidas que le dan una apariencia sinuosa. Presenta protuberancias a manera de nudos, aunque esta característica no es muy común (Pennington, 1988). En los inventarios forestales se ha observado que un gran porcentaje de los árboles de verdolago muestran fustes inclinados, probablemente esto se debe la búsqueda de aperturas en el dosel para alcanzar la luz o debido al peso de los bejucos, que por lo general infestan abundantemente a esta especie.

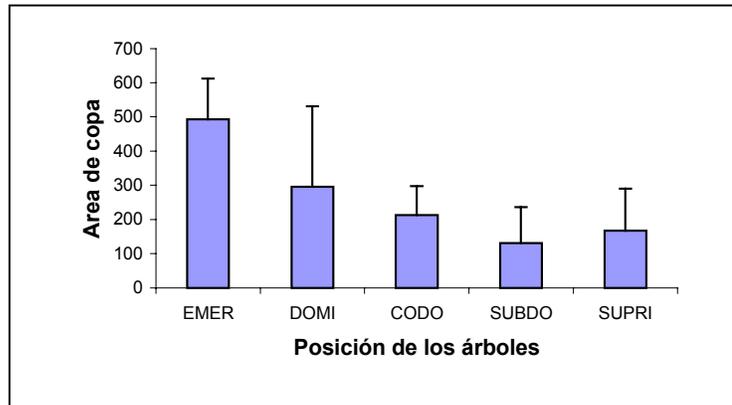
La base del fuste de gran parte de los árboles de verdolago amarillo (con dap mayor a 80 cm) es hueca. Esta característica muchas veces se presenta sólo en la médula y no es fácilmente observable a simple vista. La larga permanencia de la especie en el subdosel la expone a la caída de ramas y árboles, lo cual, junto con los incendios, produce lesiones en la corteza y permite la entrada de organismos degradadores de madera.

En un estudio llevado a cabo en la zona de Guarayos del departamento de Santa Cruz, Bolivia, se determinó que existe una relación directa entre el área de copa de los árboles de verdolago y su posición. Los árboles que alcanzan los estratos superiores poseen áreas más grandes que los que se encuentran en estratos inferiores (Figura 1). Las áreas de la copa de los árboles situados en los estratos intermedios y el subdosel (subdominantes y suprimidos) no muestran diferencias significativas, pero sí una gran variabilidad.



**Figura 1.** Relación entre área de la copa y posición de la misma en árboles de *T. Oblonga*. La Chonta, Guarayos.

Emer = emergente, Domi = dominante, Codo = codominante, Subdo = subdominante, Supri = suprimido



### Corteza y Madera

Los árboles de verdolago son fáciles de reconocer por su corteza lisa, escamosa y exfoliante, de la que se desprenden placas delgadas y alargadas similares a las de *Psidium guajaba* (Jiménez *et al.*, 1996) y *Machaerium scleroxylon* (Justiniano & Fredericksen, 1998). La corteza externa presenta manchas pardo-rojizas, grisáceas y amarillentas. En árboles ubicados en claros, la corteza también presenta manchas de color ocre, que le dan apariencia camuflada (Hinojosa, 1993; Kroll *et al.*, 1994; Flores, 1994; INIA, 1996). En los árboles maduros de verdolago la corteza de las ramas principales se asemeja a la del fuste. Estas características no son conspicuas en árboles de diámetro menor a 40 cm, en los que la corteza es escamosa hasta agrietada o fisurada. En los árboles jóvenes, la corteza externa presenta lenticelas diminutas, algunas veces grandes, distribuidas en la superficie del tronco y las ramas.



La corteza del verdolago se caracteriza por la descamación de su corteza a manera de placas.

La corteza interna es laminar, compacta, de consistencia coriácea y de color amarillo claro. Esta se oxida y cambia a marrón claro al contacto con el aire y su grosor puede llegar a 1 cm (Kroll *et al.*, 1994; INIA, 1996).

Un carácter dendrológico útil para identificar árboles adultos de *Terminalia oblonga* es su corteza externa lisa y exfoliante, en contraste con *T. amazonia* que la presenta negruzca y agrietada. Los árboles jóvenes de estas especies se pueden diferenciar mediante su corteza interna, que es rosada hasta crema-rojiza en *T. amazonia* y amarilla y laminar en *T. oblonga* (Hinojosa, 1993; J. Justiniano, obs. pers.). La corteza y madera de las ramitas terminales de los árboles pequeños y las plántulas de *T. oblonga* son de color amarillo intenso, lo que también permite distinguir a esta especie de otras similares (J. Justiniano obs. pers.).

La madera de verdolago es dura, pesada y resistente a la descomposición, pero poco durable en contacto con el suelo. La albura es de color crema cuando esta recién cortada y gris amarillenta cuando seca. El duramen es de color pardo-grisáceo cuando está fresco y al secarse este color se intensifica y aparecen bandas oscuras bastantes contrastantes, lo que permite diferenciarlo de la albura.



## Hojas



Las hojas del verdolago están agrupadas en el extremo de las ramitas y la ramificación es típicamente simpodial.

Las hojas del verdolago son simples, alternas, dispuestas en espiral y agrupadas al extremo de las ramitas. La forma de la hoja es oblongo-lanceolada hasta elíptica, de 3.5 a 7 cm de ancho y 7.5 a 13.5 cm de longitud, con base decurrente, ápice agudo y ligeramente acuminado, y borde entero. Presenta de 7 a 9 pares de nervios secundarios fuertemente arqueados y ascendentes. Con la ayuda de una lupa se pueden observar muchos puntos glandulares uniformemente distribuidos sobre la lámina. El pecíolo mide entre 0.6 y 1 cm de largo, y no presenta estípulas. Las hojas de *T. oblonga* presentan los nervios terciarios reticulados, mientras que en *T. amazonia* éstos son paralelos y perpendiculares al nervio central (Hinojosa, 1993). Esta es una característica muy útil y práctica para la diferenciación de estas dos especies.



## Flores

Las flores son hermafroditas, sésiles, actinomorfas, de 2 a 3 mm de longitud y 6 mm de diámetro. Los botones florales son de color verde, con un indumento ferruginoso, dispuestos en racimos o espigas semi-péndulas de 5 a 20 cm de largo y agrupados en las axilas de las hojas terminales. El cáliz está compuesto de 5 lóbulos y la corola no presenta pétalos. Los estambres en número de 8 a 10 son exsertos, dispuestos en dos series, con el filamento de color blanco y las anteras amarillas.

## Frutos

El fruto es una sámara uniseminada, de forma aplanada y con dos alas laterales de consistencia cartácea. Este puede medir de 0.5 a 1.8 cm de longitud y de 3.5 a 4.3 cm de ancho. Las alas tienen finas venas paralelas, transversales al eje de la única semilla. El epicarpio es coriáceo y la superficie central de la cámara es pubescente en ambas superficies. Al madurar, los frutos son de color amarillo a dorado. La forma y el tamaño del fruto varía entre distintos árboles de una población o aún en un mismo individuo.



Los frutos del verdolago son sámaras adaptadas a la dispersión por el viento y se producen en gran cantidad en la estación seca.

### Semillas

Las semillas se encuentran en la parte central del fruto, son aplanadas, elíptico-alargadas y de 0.5 a 1 cm de longitud (obs. pers. de los autores), aunque Flores (1994) indica que éstas pueden alcanzar hasta 1.5 cm. El interior de la semilla es carnoso y de color verde-amarillento. El embrión es pequeño y de color blancuzco, y los cotiledones tienen forma foliar (Flores, 1994).



## Usos y Aplicaciones

La madera del verdolago amarillo es dura debido a la acumulación de calcio en el xilema, que puede llegar hasta un 13% de su peso seco. La madera es de buena calidad y resistente a organismos degradadores cuando se encuentra en ambientes secos, pero su durabilidad disminuye cuando entra en contacto con el suelo. La madera seca es de color amarillo claro hasta oliváceo y frecuentemente muestra bandas rojizas.

La madera de *T. oblonga* se utiliza en carpintería para la fabricación de muebles rústicos, pero su uso principal es para construcción (vigas, tijeras, cumbreras, pilotes, puentes), postes y durmientes. También se emplea en para torneados, placas decorativas, marcos, chapas, parquet, instrumentos científicos, ebanistería y artesanía (Mainieri & Peres, 1989; Duke & Vásquez, 1994; Kroll *et al.*, 1994; Fletcher *et al.*, 1994).

En la bibliografía no se indican usos de la especie en medicina tradicional. Kroll *et al.* (1994) mencionan que los indígenas Shipibo-Conibos lo usan como colorante y de la madera se extraen taninos para curtiembre (Universidad Nacional Agraria de la Selva, 2000).

El verdolago se utiliza, con buenos resultados, para la reforestación y también como árbol ornamental y de sombra (Flores 1994). Este mismo autor indica que *T. oblonga* tiene características de crecimiento muy parecidas a *T. amazonia* y, por otra parte, Saldías *et al.* (1994) señala que esta última es apta para sistemas agroforestales, por lo que se puede inferir que *T. oblonga* también puede usarse para este fin.



## Características Ecológicas

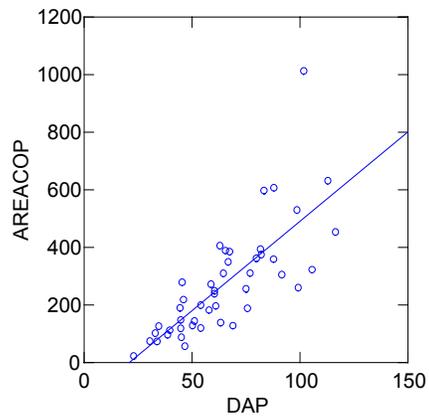
El verdolago es una especie siempreverde, aunque en algunas zonas más secas presenta abscisión foliar que la hace relativamente decidua. La especie pertenece al gremio de las esciófitas parciales pero requiere luz directa o por lo menos parcial para su crecimiento (Flores, 1994; Kroll *et al.*, 1994). En su búsqueda de luz, el verdolago puede desarrollar fustes inclinados, ramas torcidas y copas asimétricas entre claros del dosel (Kroll *et al.*, 1994). Esta característica posibilita la colonización y el establecimiento en claros pequeños, además de evitar notablemente la infestación total de bejuco (J. Justiniano, obs. pers.).

La especie puede tolerar muchos tipos de disturbios, como los que suceden en áreas de meandros de ríos. Puede crecer irrestrictamente en bosques aluviales hasta su caída por acción de cambios en el curso de río, razón por la cual no es común observar árboles de fustes grandes en bosques ribereños (Hartshorn, 1990).

En un estudio realizado en La Chonta, se pudo determinar que los árboles de verdolago amarillo presentan una asociación positiva entre el dap y el área de la copa. Esta asociación tiene un valor de  $r = 0.69$  y una  $P < 0.001$ ; dichos datos pueden ayudar a calcular el área relativa de la copa a partir del dap.



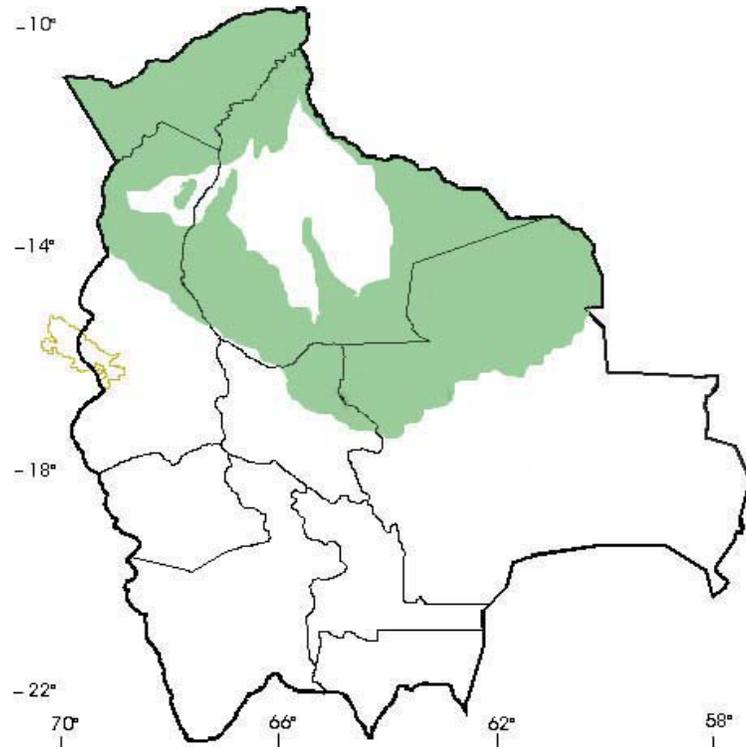
**Figura 2.** Regresión entre el tamaño de la copa y el diámetro del fuste en árboles de *T. oblonga* ( $r = -0.69$ ,  $P < 0.001$ ).



### Distribución Geográfica

*T. oblonga* se distribuye en América desde los 25° de latitud norte, en el estado de Chiapas, México (Universidad de Costa Rica, 2001) hasta el sureste del Brasil, aproximadamente a 15° de latitud sur. Su distribución longitudinal en Sudamérica está limitada por la cordillera de los Andes, ya que su se presenta desde los 90 m.s.n.m hasta el pie de monte andino (Kroll *et al.*, 1994).

En Bolivia, el verdolago se encuentra en la zona tropical y subtropical que abarca desde el extremo norte del país, en el departamento de Pando, hasta los 17.5°S en el departamento de Santa Cruz, y desde la frontera con el Brasil, al este, hasta la base del pie de monte andino al oeste. El área mencionada comprende los departamentos de Santa Cruz, Beni, La Paz, Pando y Cochabamba.



**Mapa de distribución:** Distribución aproximada de *T. oblonga* de acuerdo a la bibliografía disponible, colectas botánicas y observaciones de los autores.



### Asociaciones Fisiográficas y Bióticas

El rango altitudinal de verdolago amarillo se extiende desde el nivel del mar hasta los 900 m.s.n.m. (Flores, 1994), sin embargo, en Bolivia se han recolectado muestras botánicas a los 1400 m.s.n.m. (Jardín Botánico de Missouri, 1997). La precipitación promedio en las distintas zonas de distribución oscila entre 1.150 y 3000 mm por año y la temperatura promedio anual fluctúa entre 24 y 31°C (Flores, 1994; Kroll *et al.*, 1994; J. Justiniano obs. pers.).

Como la mayoría de las especies de amplia distribución geográfica, el verdolago se adapta a una gran variedad de suelos. La especie se presenta en suelos que van desde franco-arenosos y livianos hasta arcillosos y pesados. No obstante, la especie aparece con mayor frecuencia en suelos pesados como los arcillo-limosos, los cuales generalmente se encuentran en las márgenes de los ríos o sobre planicies aluviales recientes (Flores, 1994; Kroll *et al.*, 1994).

En la zona de Guarayos, los árboles de verdolago aparecen comúnmente sobre pendientes, donde el drenaje pluvial es rápido, y es menos abundante en bajíos, valles pluviales y áreas ribereñas. Por otra parte, en las provincias Ichilo, Sara y Obispo Santistevan en Santa Cruz y Chapare, Tiraque y Carrasco en Cochabamba esta especie se presenta en terrenos planos o con poca pendiente (J. Justiniano. obs. pers.).

### Asociaciones Ambientales

A lo largo de su distribución geográfica en América, el verdolago se presenta en una gran variedad de formaciones boscosas. Estas corresponden a las provincias biogeográficas del Chocó, la Amazonía y el bosque Atlántico, además de los bosques pluviales y estacionales de Mesoamérica, especialmente en la vertiente del Pacífico (Universidad de Costa Rica, 2001), y en áreas de transición de bosques húmedos a estacionales en el Cerrado (Killeen, 1998).



En Bolivia, el verdolago se encuentra en casi todos los bosques húmedos de tierras bajas del país, abarcando bosque húmedo de llanura, bosque amazónico de tierra firme, bosque húmedo del Escudo Precámbrico, bosque húmedo de pie de monte o sub-montano, y parte del bosque semideciduo chiquitano (Foster *et al*, 1991; Hinojosa, 1993; Killeen *et al.*, 1993; Alverson *et al*, 2000; J. Justiniano, obs. pers.; Jardín Botánico Missouri, 1997). Navarro (1997) considera a *Terminalia oblonga* como bio-indicadora de la macroserié termotropical pluvial húmeda de *Swietenia macrophylla* y *Terminalia oblonga*.

#### Asociaciones con Especies Arbóreas

*Terminalia oblonga* es una especie esciófita parcial cuya edad puede sobrepasar los 100 años, lo cual la hace común en los bosques maduros. Foster *et al*, (1991) indican que la especie se establece en planicies aluviales jóvenes donde forma parte del estrato arbóreo junto con *Hura crepitans* y *Cedrela odorata*, *Inga* spp y *Erythrina* spp., las cuales son especies pioneras y heliófitas. En áreas de la amazonía peruana con características edáficas y topográficas similares a las anteriores, la especie se asocia con *Matisia cordata* y *Nealchornea yapurensis* (Kroll *et al.*, 1994).

En el norte de La Paz, oeste de Pando y norte de Santa Cruz, el verdolago amarillo se encuentra preferentemente en áreas de fácil drenaje pluvial, *T. oblonga* se asocia con *Pseudolmedia laevis*, *Pentaplaris davidsmithii*, *Dypterix micrantha*, *Brosimum guianensis* y *Ampelocera ruizii* (J. Justiniano, obs. pers.).



**Cuadro 1.** Especies del bosque húmedo de La Chonta (Guarayos) asociadas positiva o negativamente con los árboles de verdolago (>20 DAP). El índice de asociación (IA) es igual al índice observado dividido entre el esperado. Cuando IA = 1 no existe asociación positiva o negativa de las especies con *Terminalia oblonga*.

Asociación específica positiva	IA	Asociación específica negativa	IA
<i>Pseudolmedia laevis</i>	2.3884	<i>Casearia gossypiosperma</i>	0.16783
<i>Dendropanax arboreus</i>	2.20029	<i>Inga edulis</i>	0.25755
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	1.71292	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	0.25974
<i>Trichilia pallida</i>	2.12947	<i>Cariniana domestica</i>	0.29811
<i>Swietenia macrophylla</i>	2.08125	<i>Talisia sculenta</i>	0.3388
<i>Anadenanthera colubrina</i>	2.03693	<i>Spondias mombin</i>	0.40956
<i>Cyclobium blanchetianun</i>	1.8996	<i>Maclura tinctoria</i>	0.41673
<i>Sweetia fruticosa</i>	1.8698	<i>Schizolobium parahyba</i>	0.41722
<i>Ormosa nobilis</i>	1.65343	<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.47874

En la zona de Guarayos, en departamento de Santa Cruz, las poblaciones de verdolago se distribuyen de manera casi homogénea, es decir que no se asocia con especies o hábitats en particular.

## Historia de Vida

### Floración

En el verdolago, el factor estimulante de la floración es el fotoperíodo. La floración se produce durante solsticio de verano, cuando los días más largos inducen la formación de primordios florales, si bien cerca del ecuador la especie puede florecer dos veces al año.

La floración de *T. oblonga* al norte del ecuador ocurre primero entre junio y septiembre y luego entre diciembre y febrero (Flores, 1994; Jiménez *et al.*, 1996). En latitudes meridionales ésta se produce entre noviembre y enero (Justiniano, datos no publicados).

En Bolivia, la floración de *T. oblonga* se produce entre diciembre y enero (Justiniano & Medina, datos no publicados), por lo general en forma sincrónica y con frecuencia anual. Sin embargo, como sucede en la mayoría de las es-



pecies arbóreas tropicales, pueden suscitarse variaciones en la regularidad de esta fenofase.

### **Polinización**

La polinización del verdolago amarillo es entomófila, pues se ha observado una variedad de insectos visitando sus flores. Entre éstos se pueden citar a mariposas de las familias Nymphalidae, Pieridae y Heliconidae, abejas de la familia Apidae y algunos coleópteros. No obstante, no se debe descartar un cierto grado de polinización anemócora (Flores, 1994).

### **Dispersión de Semillas, Germinación y Establecimiento**

El proceso de formación y maduración de los frutos dependerá de la floración, la cual, como ya se indicó, está influenciada por el fotoperíodo. De manera general, los frutos maduran en la estación de menor precipitación en los bosques húmedos y en la estación seca en los bosques subhúmedos.

En Bolivia, la producción de frutos de verdolago se evidencia a partir de febrero, mientras que su dispersión comienza en mayo y se prolonga hasta octubre (Castro, 2000; Justiniano, observación personal). Se debe recalcar que muchos árboles que florecen entre diciembre y marzo no desarrollan sus frutos hasta el comienzo de la estación seca, es decir que los pedúnculos florales aparentemente no han sido polinizados ni fecundados. De acuerdo a pruebas de germinación realizadas por Castro (2000), las semillas dispersadas entre mayo y junio no son viables. Las semillas comienzan a tener capacidad de germinación a partir de septiembre, cuando los frutos han completado su proceso de maduración.

La producción de frutos del verdolago es irregular, aunque parte de la población fructifica de forma ininterrumpida, suministrando así una fuente constante de semillas. Por ejemplo, en la concesión La Chonta, el 63.8 %



La regeneración del verdolago aparece generalmente en suelos desnudos. Las plántulas se caracterizan por tener hojas de forma obovadas y base ligeramente pilosa.



de los árboles observados en septiembre de 1999 produjeron frutos, con un promedio aproximado de 7702 frutos por árbol. Mediante una inferencia en la población, se puede estimar que los árboles mayores a 20 cm de dap produjeron un promedio de 5000 frutos (Justiniano, datos no publicados).

Según cálculos extraídos de Castro (2000), el verdolago tiene una distancia máxima de dispersión de alrededor de los 180 m con respecto al árbol madre. Esto demuestra la gran efectividad de dispersión de semillas de la especie, que permite a éstas escapar de la depredación y competencia a la que están sometidas cerca de los árboles semilleros.

El verdolago puede rebrotar vigorosamente a partir de tocones y de raíces (B. Mostacedo, com. pers.), si bien los primeros no necesariamente originan árboles con fustes apropiados para el aprovechamiento. Muchos árboles jóvenes, que generalmente sufren lesiones por la caída de ramas de los árboles de estratos superiores o por la caída de árboles próximos, tienen alta capacidad de rebrote. La especie se regenera en mayor proporción mediante rebrotes, aunque las semillas germinan fácilmente (Pennington, 1988).

En condiciones controladas, la germinación de verdolago se produce entre los 24 y 60 días después de la siembra (Flores, 1994; Pereyra, en revisión). Flores señala en sus experimentos un porcentaje de germinación de 95 %, mientras que Pereyra indica que éste sólo llegó a un 9 %. La baja capacidad germinativa de las semillas documentada por varios autores (Castro, 2000; Mostacedo & Fredericksen 2001, Mostacedo & Pinard, en revisión; Pereyra, en revisión), puede deberse a varios factores como el uso de frutos dañados en los ensayos o la falta de madurez de los mismos (Mostacedo & Fredericksen, 2001). Flores menciona que la germinación de *T. oblonga* es epigea y que la radícula puede emerger a partir de los 24 días, mientras que el hipocótilo emerge entre 5 y 8 días después. En los ensayos de germinación, las plántulas alcanzan los 50 a 55 cm de altura en seis meses (Flores, 1994) y la supervivencia es superior al 95% después de un año.



En muestreos preliminares realizados en la región de Guarayos, se determinó que la regeneración natural del verdolago es abundante en áreas perturbadas como caminos de extracción, pistas de arrastre y patios de acopio, cuando existen fuentes de semillas en las cercanías (Pariona & Fredericksen, 2000).

Según los datos obtenidos por Severiche (en revisión), la regeneración del verdolago en caminos de extracción es mucho mayor a la que se produce en orillas de caminos y en el bosque no intervenido. Al respecto, se puede afirmar que los disturbios que implican la remoción del suelo promueven la regeneración natural y el establecimiento de esta especie. Sin embargo, la alta compactación del suelo parece limitar temporalmente la germinación y el establecimiento de la especie, como puede observarse en el Cuadro 2. En este caso, el número de plántulas y brinzales en caminos de extracción de más de dos años de abandono es mayor al de los caminos más recientes.

El tiempo de abandono de los caminos y el grado de compactación del suelo influyen en la abundancia de la regeneración de *T. oblonga*, pero la presencia de árboles semilleros cerca a estos disturbios es el factor más importante para el establecimiento de la regeneración de la especie.

**Cuadro 2.** Densidad de regeneración natural (plántulas, brinzales y latizales) de *Terminalia oblonga* (individuos por hectárea) en tres tipos de tratamiento con distinto tiempo (años) de abandono en la concesión forestal La Chonta, Guarayos. Severiche (en revisión).

Año de Abandono	Camino	Borde de camino	Bosque
1997	840	0	30
1998	5892	0	181
2000	85	0	0



La regeneración avanzada de verdolago, compuesta de latizales y fustales menores, puede tolerar largos períodos de tiempo bajo condiciones de ausencia directa de luz; sin embargo, la regeneración natural a partir de semillas necesita claros con disturbios de suelo para poder germinar y establecerse.

### Distribuciones Diamétricas

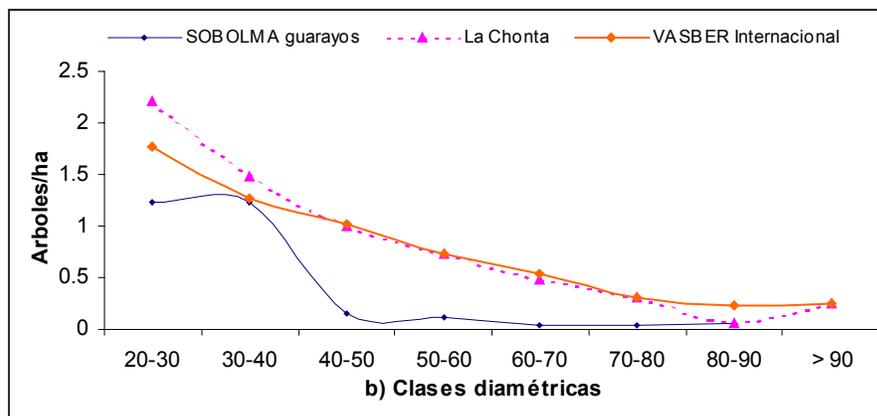
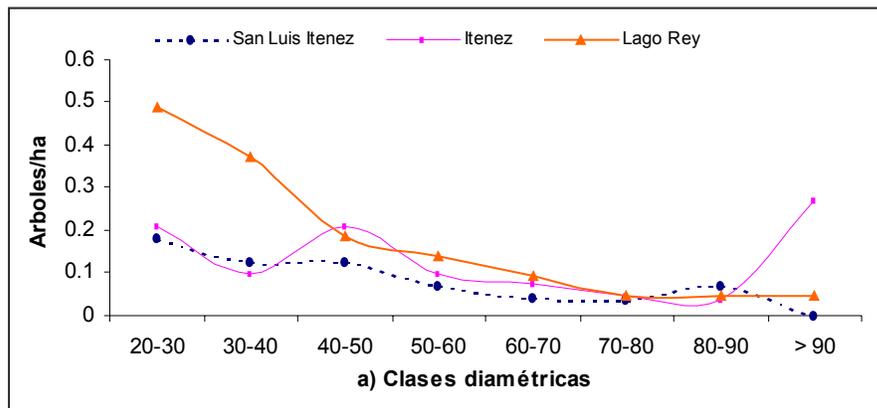
En análisis de inventarios forestales realizados en diferentes regiones forestales del país, las gráficas de distribución diamétrica tienen forma de “J” invertida (Figura 2 y Cuadro 3), lo que implica una distribución normal. Esto quiere decir que los árboles situados en clases diamétricas menores, son más abundantes que los de las superiores. Por lo tanto, se puede concluir que la especie no ha sufrido cambios considerables en la relación reclutamiento-tasa de mortalidad, manteniendo su población relativamente estable.

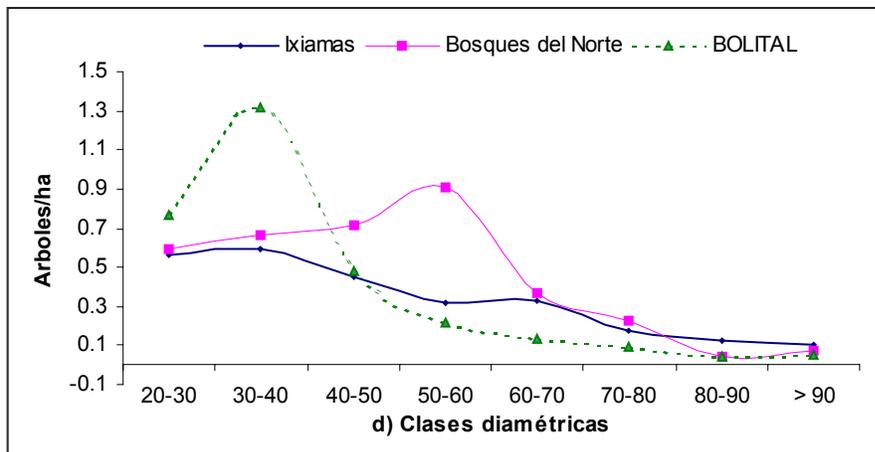
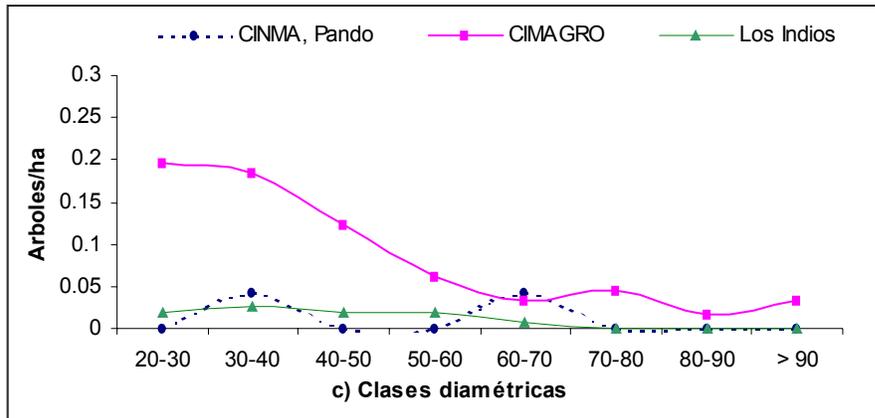
**Cuadro 3.** Distribuciones diamétricas de *Terminalia oblonga* en cuatro regiones forestales de Bolivia, según datos de la Superintendencia Forestal (SF).

Región	Clases Diamétricas								
	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100
Base de los Andes	1.00	0.87	0.56	0.35	0.27	0.17	0.10	0.06	0.11
Guarayos	0.90	0.86	0.59	0.31	0.18	0.08	0.04	0.03	0.03
Bajo Paraguá	0.3	0.19	0.20	0.11	0.07	0.05	0.03	0.01	0.01
Amazonía	0.09	0.06	0.04	0.03	0.02	0.009	0.008	0.001	*



**Figura 3.** Distribuciones diamétricas de las poblaciones de *Terminalia oblonga* ubicadas en diferentes concesiones forestales en 4 regiones ecológicas de Bolivia, obtenidas a partir de inventarios forestales de reconocimiento en las siguientes zonas: a = Bajo Paraguá; b = Guarayos; c = Amazonía; d = Pre-andino-amazónico (Datos proporcionados por la Superintendencia Forestal).







### Crecimiento y Densidad

*T. oblonga* es una especie de crecimiento lento ya que su incremento diamétrico promedio es de 2.12 mm por año. Por ejemplo, en un estudio efectuado en un bosque subhúmedo tropical de Bolivia, Pariona y Fredericksen (2000) encontraron solamente 10 plántulas de verdolago en 40 claros evaluados ocho meses después del aprovechamiento, con un promedio de altura de 2 m y 1.6 cm de DAP. Estas plántulas, después de dos años de evaluaciones, mostraron un incremento anual promedio de 0.69 m en altura y 0.47 cm de DAP, con un 70% de supervivencia (Pariona y Fredericksen, datos no publicados).

Por lo general, la especie no es muy abundante (<2 árboles/ha), aunque en muchos casos es un árbol característico en la estructura de los bosques húmedos de Bolivia (obs. pers. de los autores).

De acuerdo a MAGDR (2000) y a inventarios forestales de concesiones, las densidades más altas de verdolago se han registrado en el Choré y la zona del pre-andino amazónico (provincias Ichilo, Santiestevan y Sara en Santa Cruz; Chapare, Tiraque y Carrasco en Cochabamba; Iturralde, Ixiamas en La Paz y Ballivián en el Beni) y en la región de Guarayos (véase los Cuadros 3 y 4). Sin embargo, cabe señalar que, debido a las posibles confusiones de *Terminalia oblonga* con otras especies o a la agrupación de varias especies bajo un mismo nombre común, la densidad real de árboles de la especie puede ser menor. Si bien los árboles de verdolago llegan a formar parte de la estructura superior del bosque, gran parte de éstos se encuentra bajo la influencia de árboles emergentes y dominantes, que brindan sombra parcial o total durante el día. Por lo tanto, la tolerancia de *T. oblonga* a la sombra parcial indica que la especie prospera en bosques maduros.



**Cuadro 4.** Resumen de las densidades (árboles/ha) de *Terminalia oblonga* en las diferentes regiones forestales de Bolivia (Fuente: Inventarios forestales obtenidos de la Superintendencia Forestal).

Concesión	Zona	Densidad	Area
CIMAGRO	Amazónico	0.692	146100
CINMA	Amazónico	0.084	166228
Los Indios	Amazonico	0.094	122744
Lago Rey	Bajo Paraguá	1.418	120000
Tarumá	Bajo Paraguá	1.044	83467
Iténez	Bajo Paraguá	1.044	61430
San Luis Iténez	Bajo Paraguá	0.647	60588
Marabol	Choré	1.412	83443
La Chonta	Guarayos	6.534	54500
VASBER Int.	Guarayos	6.119	137750
SOBOLMA	Guarayos	2.873	20000
Guapay	Guarayos	1.304	43957
Bosques del Norte	Pre-Andino amazónico	3.586	49835
BOLITAL	Pre-Andino amazónico	3.111	91738
Ixiamas	Pre-Andino amazónico	2.648	93550

### Plagas y Patógenos

El verdolago amarillo es susceptible a la infestación por bejucos. Por ejemplo, en un inventario de 212 árboles (dap > 20 cm) de la especie realizado en La Chonta, se encontró que alrededor del 75% de los individuos presentaban grados medianos y altos de infestación (Cuadro 5). Sólo el 17% de los árboles inventariados estaban libres de plantas trepadoras (Cuadro 5). En otros estudios (Alvira *et al.*), se obtuvieron resultados similares, con un 76% de los árboles infestados por bejucos con diámetros mayores a 20 cm (Cuadro 6). Este cuadro también indica que la infestación



de bejucos es una característica común en todas las clases diamétricas.

El grado de infestación en los árboles de verdolago influye negativamente en el crecimiento de estos, por lo que los árboles más infestados crecen mucho menos que aquellos libres de infestación. Los datos de las parcelas instaladas en La Chonta indican que el grado de infestación de bejucos es determinante para el incremento diamétrico (Cuadro 7).

**Cuadro 5.** Porcentaje de infestación de bejucos en 212 árboles de *Terminalia oblonga* censados en La Chonta, Guarayos.

1 = Sin bejucos; 2 = Tronco cubierto de bejucos; 3 = Parte de la copa con bejucos; 4 = Copa totalmente cubierta de bejucos.

Grado de infestación	Numero de individuos	% de árboles
1	38	17.92
2	35	16.51
3	82	38.68
4	57	26.89
Total	212	100

Al parecer, son pocas las estrategias de la especie para contrarrestar la infestación de bejucos. Las hojas simples y relativamente pequeñas del verdolago no evitan el avance de trepadoras, al contrario de lo que sucede con las hojas compuestas y grandes de otras especies, que caen junto con los tallos de las plantas invasoras (Putz, 1984). En muchos árboles de verdolago amarillo se han observado bejucos de gran diámetro (hasta 30 cm de dap), lo cual es un indicador de la avanzada edad tanto del hospedero como del huésped y de que el proceso de infestación se lleva a cabo a medida que los árboles se desarrollan.



**Cuadro 6.** Grado de infestación de árboles de *T. Oblonga* según clase diamétrica (La Chonta, Guarayos). Los datos corresponden a porcentaje de árboles con diferentes grados de infestación de lianas por clase diamétrica.

Clase diamétrica	Ninguna	Baja	Mediana	Abundante
20 – 30	20	11.4	37.1	31.4
31 – 40	21	15.8	39.4	23.6
41 – 50	21.8	12.7	43.6	21.8
51 – 60	12.1	18.2	39.3	30.3
61 – 70	16.6	20.8	33.3	29.1
71 – 80	11.1	11.1	22.2	55.5
81 – 90	28.5	28.6	28.5	14.2
91 – 100	0	40	20	40
> 100	0	33.3	66.6	0
<b>Totales</b>	17.9	16.5	38.6	26.8

Durante la estación de renovación foliar, que ocurre entre diciembre y marzo, T. Fredericksen observó que las orugas de una mariposa, al parecer de la familia Nymphalidae, se alimentan de las hojas de verdolago amarillo hasta dejar algunos árboles completamente desprovistos de hojas. Este fenómeno ha sido documentado por Arguedas (2001), quien indica que las larvas de mariposas como *Aepytus* sp. y *Cossula* sp. atacan las hojas y brotes nuevos de las diferentes especies de *Terminalia*.

La enfermedad más común en los fustes de verdolago son los canchales, los cuales se caracterizan por la necrosis de los tejidos corticales. Esta enfermedad es de origen fungoso; Arguedas (2001) reporta haber observado hongos de la especie *Pleospora* sp. en *Terminalia oblonga*.



**Cuadro 7.** Promedio y error standard de incrementos diamétricos (en mm) en árboles de *Terminalia oblonga* obtenidos del Bloque 2 de la concesión La Chonta (2000-2001).

N = árboles incluidos en muestra

	Sin bejucos (1)	Bejucos en el tronco (2)	Bejucos en la copa (3)	Bejucos tapando la copa (4)
<i>Terminalia oblonga</i>	3.36 (0.46) N=127	3.97 (0.64) N=62	2.50 (0.32) N=189	1.86 (0.18) N=278

### Valor para la Fauna Silvestre

Los árboles de verdolago de gran diámetro suelen presentar huecos en la parte basal del tronco. Estas cavidades son utilizadas como madrigueras por algunos animales como murciélagos y aves. Aunque éste no es un carácter determinante para considerar a la especie como valiosa para la fauna, las cavidades son relativamente esenciales para los animales nocturnos de algunos bosques.

Las semillas del verdolago constituyen un recurso alimenticio para parabas y loros grandes durante la estación de menor precipitación en los bosques húmedos, especialmente cuando escasean otros recursos alimenticios (Macaw Landing Foundation, 2000). Flores (1994) indica que *Amazona autumnalis*, *A. farinosa*, *Ara Ambigua* y *Brotogeris jugularis* se alimentan de los frutos inmaduros de verdolago. Asimismo, las observaciones personales de J. Justiniano en La Chonta, confirman que varias especies de loros, entre ellos *Ara ararauna*, *Amazona farinosa* y *Pyrrhura molinae*, se alimentan habitualmente de las semillas del verdolago.



## Implicaciones para el Manejo

### Regeneración y Requerimientos para la Sucesión

La regeneración avanzada de verdolago, es decir aquella compuesta por latizales y fustales, puede sobrevivir y desarrollarse en ausencia de luz directa bajo el dosel de los bosques tropicales y subtropicales. No obstante, la luz directa y los disturbios del suelo son imprescindibles para que las semillas de *T. oblonga* puedan germinar y las plántulas se establezcan. Por lo tanto, se puede aseverar que el verdolago es una especie que se favorece con la apertura de grandes claros, como aquellos producidos por el aprovechamiento forestal a gran escala.

Si bien la presencia de bejucos tiende a inhibir el crecimiento de la especie, se ha observado regeneración avanzada de verdolago desarrollándose pese a estar cubierta por bejucos. Esto indica que no obstante la susceptibilidad a la infestación por plantas trepadoras, los árboles *T. oblonga* puede crecer hasta llegar al dosel. Sin embargo, debido a la influencia negativa de la infestación en el crecimiento (incremento diamétrico), es aconsejable la liberación de bejucos, aunque ésta se aplique sólo en los árboles de futura cosecha (AFC) durante el censo forestal.

Se ha observado que el verdolago puede rebrotar a partir de tocones, troncos y raíces, por lo que estas dos últimas formas de regeneración constituyen una buena opción reproductiva. Sin embargo, cabe señalar que no se ha podido determinar la magnitud de estas estrategias reproductivas y la calidad de los árboles adultos que las mismas originan.



## Reacción a la Competición y Perturbación

El verdolago es una de las pocas especies que generalmente sobrevive a los estragos provocados por el fuego, tal es así que en áreas de La Chonta que fueron afectadas por un gran incendio en 1994, esta especie, junto al yesque-ro blanco (*Cariniana ianeirensis*), constituye uno de los pocos relictos arbóreos que todavía sobreviven. Sin embar-go, los disturbios ocasionados por los incendios abren grandes claros, que son colonizados por bejucos y plantas pioneras de rápido crecimiento, y que compiten con los ár-boles jóvenes de verdolago (Obs. pers. de J. Justiniano).

## Recolección y Almacenamiento de Semillas

Es aconsejable que la recolección de semillas de ver-dolago se efectúe al final del período de maduración de los frutos, que ocurre entre agosto y octubre en Bolivia. Los úl-timos frutos dispersados generalmente tienen un mayor porcentaje de germinación, con respecto a los dispersados tempranamente.

La colecta puede realizarse del suelo y es recomenda-ble efectuar una limpieza del sotobosque antes de la disper-sión, para facilitar la recolección. También pueden colocar-se redes o trampas de semillas debajo de los árboles semi-lleros. Según Pennington (1988), un kilogramo de semillas contiene alrededor de 3.333 de éstas. Se debe revisar cuida-dosamente los frutos colectados para desechar aquellos que muestren indicios de depredación, como por ejemplo pe-queños orificios.

En cuanto al almacenamiento de las semillas de verdo-lago, no se cuenta con datos bibliográficos que describan el tiempo de viabilidad de las semillas, ni con información sobre técnicas para el almacenamiento de éstas. Sin embar-go, se puede recomendar el uso de semillas frescas, de me-nos de tres meses y que éstas sean recolectadas de acuerdo a las recomendaciones especificadas anteriormente.



### Recomendaciones para Ciclos de Corta y Tratamiento Silviculturales

En Bolivia, aún no se cuenta con registros del incremento diamétrico en árboles maduros de verdolago. No obstante, de acuerdo a los datos obtenidos en las parcelas permanentes de la Chonta, Guarayos (BOLFOR, no publicado) la especie tiene un bajo crecimiento diamétrico. Por lo tanto, en situaciones donde la especie sea altamente aprovechada, los ciclos de corta deberán ser mayores que en aquellas áreas donde la especie se extraiga con menor intensidad. Asimismo, se deben utilizar los inventarios forestales para conocer si existe alguna limitación para la reposición de árboles de verdolago de futura cosecha.

Uno de los tratamientos silviculturales más recomendables para esta especie es la liberación de bejucos en los árboles de futura cosecha (menores al diámetro mínimo de corta). Esta actividad puede efectuarse en forma paralela a los censos, a fin de no aumentar el costo del manejo.

### Potencial para el Manejo Sostenible

El verdolago no es una especie de importancia para la fauna, aunque se ha observado su uso como recurso alimentario alternativo por parte de algunas especies de Psitácidos. Por lo tanto, dada la alta densidad de *T. oblonga* en los bosques donde la especie es aprovechada y el papel menor que ésta tiene para el sustento de la fauna, las actividades de extracción no tendrían un efecto marcado en los animales silvestres.

Se ha observado en algunas concesiones de la zona de Guarayos, en el departamento de Santa Cruz, que la regeneración de verdolago amarillo se ve favorecida por la construcción de caminos de extracción. Sin embargo, sería prematuro suponer que dicha regeneración pueda reemplazar los árboles extraídos en uno o más ciclos de corta.

Asimismo, cabe señalar que es necesario efectuar mayores estudios sobre el efecto de los disturbios causados por el aprovechamiento forestal en las poblaciones de *T. oblon-*



ga a fin de elaborar estrategias específicas de manejo de la especie.

## Bibliografía

- Alverson W. S., D. K. Moskovits & J. F. Shopland. 2000. Rapid biological inventories: Bolivia, Pando río Tahuamanu. Field Museum, Chicago IL, USA.
- Alvira D., T.S. Fredericksen, G. Blate y F.E. Putz. En preparación. Liana infestation of commercial tree species in a Bolivian humid tropical Forest.
- Arguedas M. 2001. Página Web de IUFRO. Diagnóstico nacional de plagas y enfermedades forestales en Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica - Centro de Investigación en Integración bosque industria. Cartago, Costa Rica. [iuro.boku.ac.at/iufro/iufronet/d6/wu60304/ponencias/tabla](http://iuro.boku.ac.at/iufro/iufronet/d6/wu60304/ponencias/tabla).
- Castro J.C. 2000. Dispersion de semillas anemócoras de seis especies forestales de un bosque húmedo en el Departamento de Santa Cruz, Bolivia. Tesis de grado. UAGRM. Santa Cruz, Bolivia. 52 pp.
- Centurión T & Magne J. 1992. Arboles y arbustos de Santa Cruz. UAGRM, Facultad de Ciencias Agrícolas. Santa Cruz, Bolivia.
- Cronquist A. 1988. The evolution and classification of flowering plants. The New York Botanical Garden. New York, USA.
- Duke J.A. & R. Vásquez. 1994. Amazonian Ethnobotanical Dictionary. CRC Press, Boca de Ratón, Florida, USA.
- Fletcher N., Oberbauer S. F. & Crazden R. L. 1994. Physiological ecology of plants (La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest). Mc Dade, Bawa, Hespenhude & Hartshorn Edit. The Chicago University Press. IL, USA.
- Flores M. E. 1994. Surá (*Terminalia oblonga*). Museo Nacional de Costa Rica. Arboles y semillas del Neotrópico. Vol. 3 (1) 87-105.



- Foster A.B., A. H. Gentry & S. Beck. 1991. A biological assessment of the Alto Madidi Región. Conservation International. USA:
- Gentry A. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). The University of Chicago Press. Second Edition. Chicago, USA.
- Hartshorn G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. In: Four neotropical rainforest. A. Gentry Edt. Yale University Press. P. 585.
- Hinojosa I. 1993. Combretaceae. En: Guía de Arboles de Bolivia. Killeen T. S., S. Beck & E. García (Eds.). Instituto de Ecología. U.M.S.A. La Paz, Bolivia.
- INIA. 1996. Manual de identificación de especies forestales de la sub-región andina. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA)-OIMT. Primera Edición. Lima, Perú. pp 365-366.
- Jiménez Q., Estrada A., Rodríguez A. & Arroyo P. 1996. Manual dendrológico de Costa Rica. Proyecto Reforma/CIIBI. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. pp. 41.
- Justiniano M.J. & T.S. Fredericksen. 1998. Ecología de Especies Menos Conocidas, Morado (*Machaerium scleroxylon*). Serie de libros "Ecología y Silvicultura" del Proyecto BOLFOR.
- Justiniano M. J. Datos no Publicados. Estudio fenológico de especies arbóreas de uso forestal en la Concesión La Chonta, Guarayos.
- Justiniano M. J. & L. Medina. Datos no publicados. Fenología de especies arbóreas en un bosque amazónico de tierra firme, en Pando.
- Killeen T., Beck S. & García E. 1993. Guía de Arboles de Bolivia. Editorial del Instituto de Ecología U.M.S.A. La Paz- Bolivia. 958 pag.
- Killeen T.J. 1998. Vegetación y flora del Parque Nacional Noel Kempf Mercado. En A Biological Assessment of Parque Nacional Noel Kempf Mercado, Bolivia (RAP 10). Conservation International. Washington D.C., USA.



- Kroll B, Nalvarte W & Marmillod D. 1994. Arboles del Perú (Especies forestales de Dantas). Universidad Agraria La Molina-COTESU-Oranización Siuza para el Desarrollo y la Cooperación. Lima 100, Peru.
- Macaw Landing Foundation. 2000. Página Web, (cnw.com).
- Mainieri C. y J. Peres. 1989. Fichas de características das maderas brasileiras. Instituto de Pesquisas Tecnológicas. Sao Paulo, Brasil. 129-130 pp.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural, OIMT, Superintendencia Forestal, Cámara Nacional Forestal. 2000. Información Forestal, Memoria Forestal Proyecto SIFOR/BOL 1998-2000
- Mostacedo B. & T. S. Fredericksen. 2001. Germinación de semillas en invernadero de 34 especies arbóreas de bosques tropicales de Bolivia. Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica. 3(1/2):213-222.
- Mostacedo B. & M. Pinard. En prensa. Ecología de semillas y plántulas de árboles maderables en bosques de Bolivia. Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica.
- Navarro G. 1997. Contribución a la clasificación ecológica de los bosques de Bolivia. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental. N° 2: 3-38.
- Pariona W. y T.S. Fredericksen. 2000. Regeneración natural y liberación de especies comerciales establecidas en claros de corta en dos tipos de bosques bolivianos. Documento Técnico 97. BOLFOR Santa Cruz, Bolivia.
- Pennington T. 1988. Descripción general y botánica de 40 árboles de la región ecuatoriana de Lumbaqui. Quito, Ecuador, Dirección Nacional Forestal/Misión Forestal Alemana. 40 p.
- Pereyra M. En revisión. Ecología de regeneración de especies maderables en áreas de aprovechamiento forestal en un bosque húmedo de Santa Cruz, Bolivia.
- Putz F.E. 1984. How trees avoid and shed lianas. Biotropica: 16(1) 19-23.
- Saldías, M., J. Johnson, A. Lawrence, R. Quevedo y B. García. 1994. Guía para el uso de árboles en sistemas agroforestales para Santa Cruz, Bolivia. Centro de Investigación Agrícola Tropical. Santa Cruz, Bolivia. 188 pp.



- Severiche W. En revisión. Evaluación de la regeneración natural en zonas intervenidas (camino de extracción) Vs. Zona no intervenida en un bosque natural. Proyecto de Tesis. UAGRM. Santa Cruz, Bolivia.
- Sistemas Amazónicos sostenibles, pagina web ([www.drc.ca/library/document](http://www.drc.ca/library/document)).
- Universidad de Costa Rica. 2001. Página Web ([www.maya.ucr.edu](http://www.maya.ucr.edu))
- Universidad Nacional Agraria La Selva. 2000. Página Web ([www.unas.edu.pe](http://www.unas.edu.pe).)