

Revisión taxonómica del género *Cedrela* P. Br. I.-*C. oaxacensis* C.DC. & Rose, *C. salvadorensis* Standl. y *C. tonduzii* C.DC. en México y Centro América*

M T. GERMAN-RAMIREZ**, B T. STYLES***

ABSTRACT

Work based on further collections of herbarium specimens and extensive field observations throughout the range suggests that the species complex *Cedrela* "oaxacensis" as defined by Earle Smith in 1960, with large capsules and pink flowers, is best treated as three separate species. The three species *C. oaxacensis* C.DC. & Rose, *C. salvadorensis* Standl. and *C. tonduzii* C.DC. are redefined and described botanically. Phenological and ecological data are also presented to support their maintenance as separate taxa.

Introducción

ESTE trabajo trata de un grupo de tres especies de *Cedrela* estrechamente relacionadas, las cuales son fácilmente separables de la muy comúnmente *C. odorata* L. que habita en zonas de baja altitud así como de especies emparentadas, por sus cápsulas leñosas, grandes, hojas multifolioladas y flores color de rosa. Ellas generalmente ocurren en altitudes mayores, entre 1500 - 3000 m.s.n.m., en suelos volcánicos, aunque *C. salvadorensis* puede también ocurrir a elevaciones más bajas. Originalmente las tres especies fueron descritas como taxa diferentes, pero en su revisión del género *Cedrela*, Earle Smith (11) las ha unido todas bajo el binomio más antiguamente conocido, *C. oaxacensis* C.DC. & Rose. Más recientemente, el mismo autor (12) redefinió el grupo y ahora mantenemos a *C. oaxacensis* como un taxon distinto de *C. tonduzii*. *C. salvadorensis* es considerada por él como sinonimia de la última.

Después de extensos estudios en el campo y el herbario, nosotros creemos que estas tres especies pueden ser mantenidas como taxa separados, con fundamentos morfológicos y biológicos.

Tratamiento sistemático

El género *Cedrela* comúnmente conocido como cedro rojo, es ampliamente apreciado por su importancia forestal. Hasta la fecha, se han reportado 70 especies para el continente americano; sin embargo, es posible que este número se reduzca a sólo 10 especies. Este género, y especialmente *C. odorata* han recibido considerable atención casi desde su descubrimiento, tanto taxonómicamente como silviculturalmente, siendo este último aspecto el más estudiado.

De Candolle (2), realizó prácticamente la primera revisión del género, y fue quien mencionó por primera vez al taxon *C. oaxacensis*. Este autor incluyó el espécimen tipo de *Cedrela oaxacensis* (colectado en Oaxaca, México; *Andrieux* 483) en *C. montana* Moritz ex Turcz. (1858), bajo la categoría de variedad mexicana C.DC., pensando quizá, que era coespecífica de *C. montana*.

Tal parece que De Candolle no estaba muy seguro de la identidad del ejemplar de *Andrieux*, porque en la misma obra citó ese ejemplar como *C. fissilis* Vell. (2).

De Candolle y Rose (1899), decidieron que el taxon *C. montana* variedad mexicana fuera otra especie diferente a *C. montana* de Moritz y describieron *C. oaxacensis*, usando como tipo el ejemplar de *Andrieux* 483.

* Recibido para publicación el 11 de octubre de 1978

** Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México México

*** Commonwealth Forestry Institute, Oxford University, U.K.

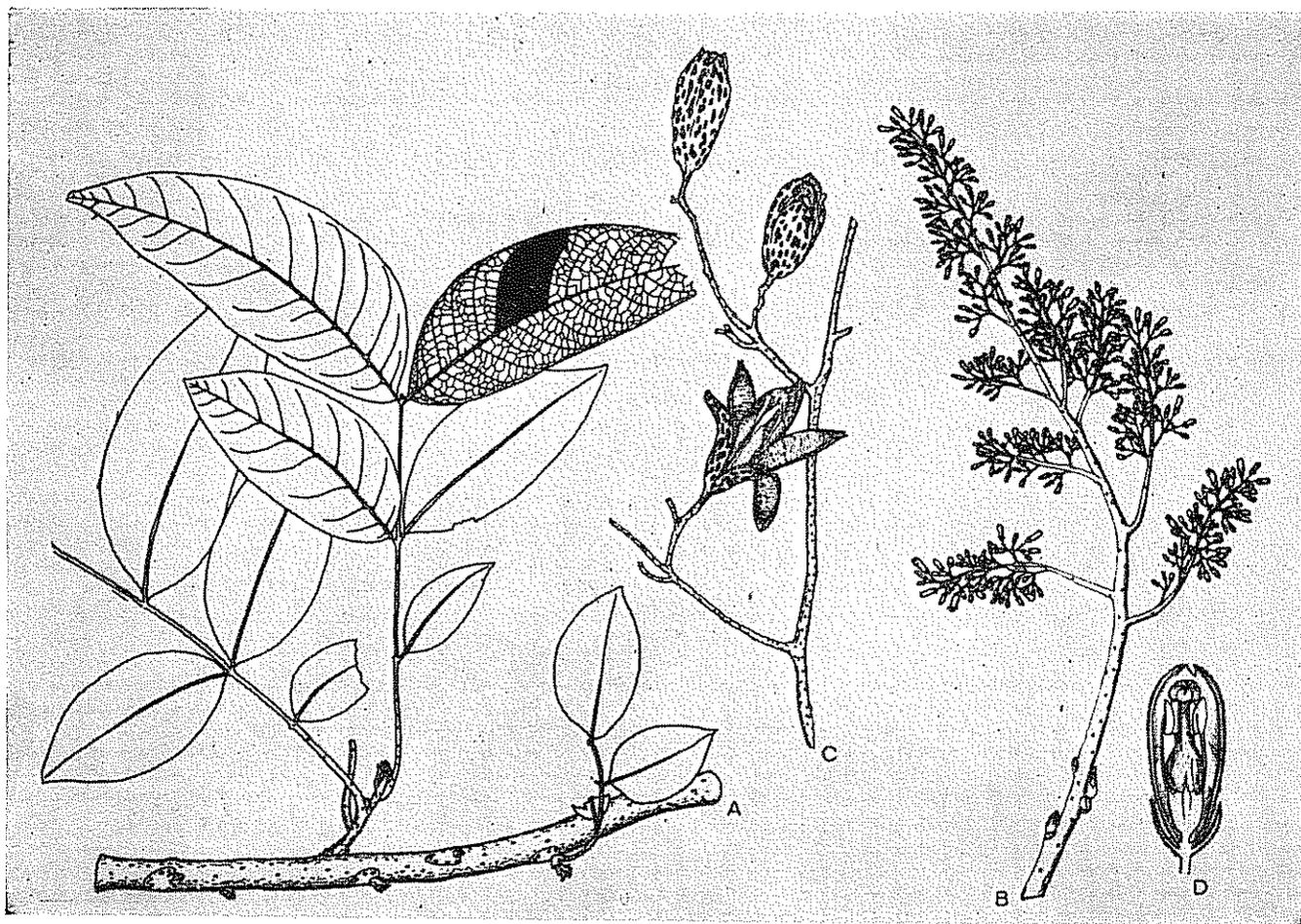


Fig. 1. *Cedrela oaxacensis* C. DC. & Rose A. hoja ($\times 0.5$) B inflorescencia ($\times 0.5$) D flor 0 ($\times 5$) (M T Germán Ramírez 541)

De Candolle (3), describió *C. tonduzii* en base a ejemplares de Costa Rica, estableciendo sinonimia con *C. montana* var. *mexicana* C.DC.

Las sinonimias de De Candolle anteriormente mencionadas, son homotípicas o nomenclaturales, y las tres tienen en común el mismo espécimen de Andrieux.

Standley (13), publicó la especie *C. salvadorensis* con relativamente escasa información. Esta especie fue posteriormente relacionada con *C. poblensis* Miranda, *C. tonduzii* y *C. oaxacensis* por Earle Smith (11, 12)

Harms (5) publicó *C. pacayana* en base a ejemplares del Volcán Pacaya; los caracteres morfológicos tanto de las hojas como de las flores descritas para esta especie coinciden con los dos de *C. tonduzii*. También estableció como sinonimia a *C. impari-pinnata* descrita en 1894 por C. De Candolle, pero si Harms hubiera descrito el fruto y algunas observaciones de habitat y fenología, estas sinonimias ya se habrían dilucidado. En 1940, este mismo autor enlistó todas las especies del género, sin dar realmente un tratamiento taxonómico e incluyendo como especies diferentes a nuestros taxa a tratar.

Earle Smith (11), en la última revisión del género, redujo 63 especies a sinonimias, estableciendo sólo siete como válidas. Este autor agrupó en *C. oaxacensis* a *C. salvadorensis*, *C. tonduzii* y *C. oaxacensis*, especies morfológicamente estrechas, con distribución en México y Centro América. Posteriormente, Earle Smith (12) se contradujo en el tratamiento de *C. oaxacensis*, argumentando haber tenido dificultades para definir la identidad de varios especímenes observados. Earle Smith creó confusión tanto en los taxa agrupados en *C. oaxacensis* como en otros, dejando sin resolver varias sinonimias, por lo que creemos indispensable hacer la revisión del género y redefinir al taxon *C. oaxacensis*.

Clave para la identificación de las especies

- a Foliolos en la parte superior de la hoja lanceolados u oblongo-lanceolado; indumento tomentoso; inflorescencias densas del largo de la mitad de las hojas; caliz 5 agudo-dentado. Cápsula péndula; obovada; 5-9 cm de largo; columna placentar de ápice cerrado *C. tonduzii*

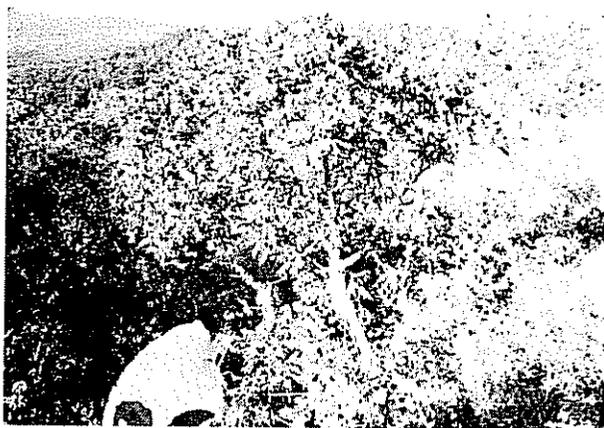


Fig. 2. *Arbol de Cedrela oaxacensis* en el Estado de Morelos, México (Fotografía de J. Vázquez 1882)

- b. Folíolos ovados u ovado-oblongos; indumento piloso; inflorescencias tan largas como las hojas, o más largas; muy aparentes; cáliz 5-dentado. Cápsula crecta; 2-4 cm de largo; columna placentar de ápice cerrado *C. oaxacensis*
- c. Folíolos elípticos o elíptico-oblongos; inflorescencias más cortas que las hojas; cáliz irregularmente dentado. Cápsula péndula; largo pedunculada; claviforme; 6-15 cm de largo, columna placentar de ápice abierto *C. salvadorensis*

Cedrela oaxacensis CDC. & Rose, *Contrib. US. Nat. Herb.* 5 (4): 190. 1899 — *C. montana* var. *mexicana* C. DC. *Mon. Phan.* 1: 741. 1878. Holotipo: *Andriens* N° 483, México, cerca de Oaxaca, fl. (K). *C. saxatilis* C. DC. & Rose, *Contrib. US. Nat. Herb.* 8 (4): 314. 1905. Holotipo: J. N. Rose y H. Painter 6950, México, Cuernavaca, Morelos, fl. (US) — Isotipo: MEXU (st.) — Smith, C. E. 1960. p. parte, excl. sinonimias *C. tonduzii* y *C. salvadorensis*. Figs. 1-4.

Arbol monoico, 4-8 m. Corteza exfoliable, lisa, de color gris-rojizo; ramas pubérulo-lenticeladas con pequeñas manchas blancas. Hojas paripinnadas, raquis con usualmente 6 pares de folíolos, ovados (a veces oblongos) de 8 × 5,5 cm (largo por ancho), base truncada, ápice agudo, enteros, indumento piloso o viloso. Inflorescencias terminales, tirsos tan largos o más que las hojas, 20-35 cm. Flores color de rosa, unisexuales, de 7-8 mm de longitud. Cáliz 5-dentado (a veces con una escotadura), pubérulo, obscuro hacia el ápice, 2-3 mm. Corola dialipétala, 5 pétalos, oblongos, unidos al androginóforo por una carina, pubescentes, color de rosa fuerte en el ápice, 6-8 × 2-3 mm. 5 estambres, libres, adnados basalmente al androginóforo, de color anaranjado, 5 anteras en flores ♂ oblongas de color



Fig. 3. Cápsulas de *C. oaxacensis*, los frutos son crectos y pequeños (M. T. Germán-Ramírez 541).

amarillo, biloculares 1-2 mm, glabras, dehiscencia introrsa y longitudinal; en flores ♀ anterodio inconspicuo y más pequeño. Polen oblado-esferoidal, tetracolporado, psilado, de 24 μm de diámetro, exina de 24 μm de grosor. Ovario 5-locular, globoso, cada lóculo con 9-10 óvulos; estilo simple, usualmente de 1,5 mm; estigma discoide de 1 mm de diámetro. Pistilodio en flores ♂ adelgazado, ovario más pequeño que en flores ♀, lóculos bien desarrollados y un estilo alargado, todos los óvulos vestigiales. Fruto ligeramente leñoso, erecto, cápsula oblonga, septifraga, de 2,5 a 4,5 cm, pedúnculo de 5 mm; columela de caras concavo-convexas y de ápice cerrado. Semillas aladas de color café, de 2 cm. Plántulas epígeas.

¶ Lectotipo: C. G. Pringle 4802. México, Monte Alban, Oaxaca, fl., fr. (US). — Isotipos: en A, BM, ENCB, F, K, MEXU, PH. — Topotipos: C. E. Smith 4823, México, Monte Alban, Oaxaca, fr. (FHO); Lucius C. Smith 79, fl., fr. (GH, US).

Habitat, distribución y fenología. Especie de bosques mixtos de pino-encino, siempre en suelos de origen volcánico, en altitudes de 1500 a 1900 m.s.n.m. Es una especie endémica de la Cuenca del Río Balsas y del Valle de Oaxaca, localizándose en los estados de



Fig. 4 Distribución de *Cedrela oaxacensis* C. DC. Cuena del Río Balsas y Valle de Oaxaca.

Morelos, Guerrero y Oaxaca (Fig 4). El período de floración es en julio y agosto pero a veces llega hasta septiembre. Los frutos persisten casi todo el año, en Guerrero y Morelos se han observado de marzo a agosto. (Fig. 3).

Nombre común. Cedro en todas las regiones donde se localiza

Especímenes seleccionados. J. Rzedowski 19277. Monte Alban, Oaxaca. MEXU (fr.), ENCB (fr.), MICH (fr.), M. Sousa 6031 San Felipe Oaxaca. MEXU (fl.) M.T. Germán-Ramírez 541. Salto de Valdez, Gro MEXU (fl, fr.); M.T. Germán-Ramírez 580. Km. 56 Carr. Méx.-Cuernavaca, Mor. MEXU (fl.).

Cedrela salvadorensis Standl. *Field, Mus. Nat. Hist., Bot Ser* 4:215. 1929 — Holotipo: Salvador, Chalchuapa, fr. (US). Holdridge & Poveda *Arboles de Costa Rica* 1: 282. (1975) (excl. syn) — *C. poblensis* Mir., *An. Inst. Biol.* 13: 453. 1942. Holotipo: Miranda 2099, México, Amatitlán, Cerca de Matamoros, Puebla, fr. (MEXU) Isotipos: F, GH, US. Figs. 5 a 10.

Árbol monoico, 4-15 m. Corteza escamosa, de color café-grisáceo, ramas densamente pubescentes, con abundantes cicatrices. Hojas paripinadas, raquis de 20-35 cm de longitud por 7,5 cm de ancho, foliolos elípticos ó elíptico-oblongos, ápice obtuso (a veces agudo), enteros, indumento piloso o viloso. Inflorescencias axilares,

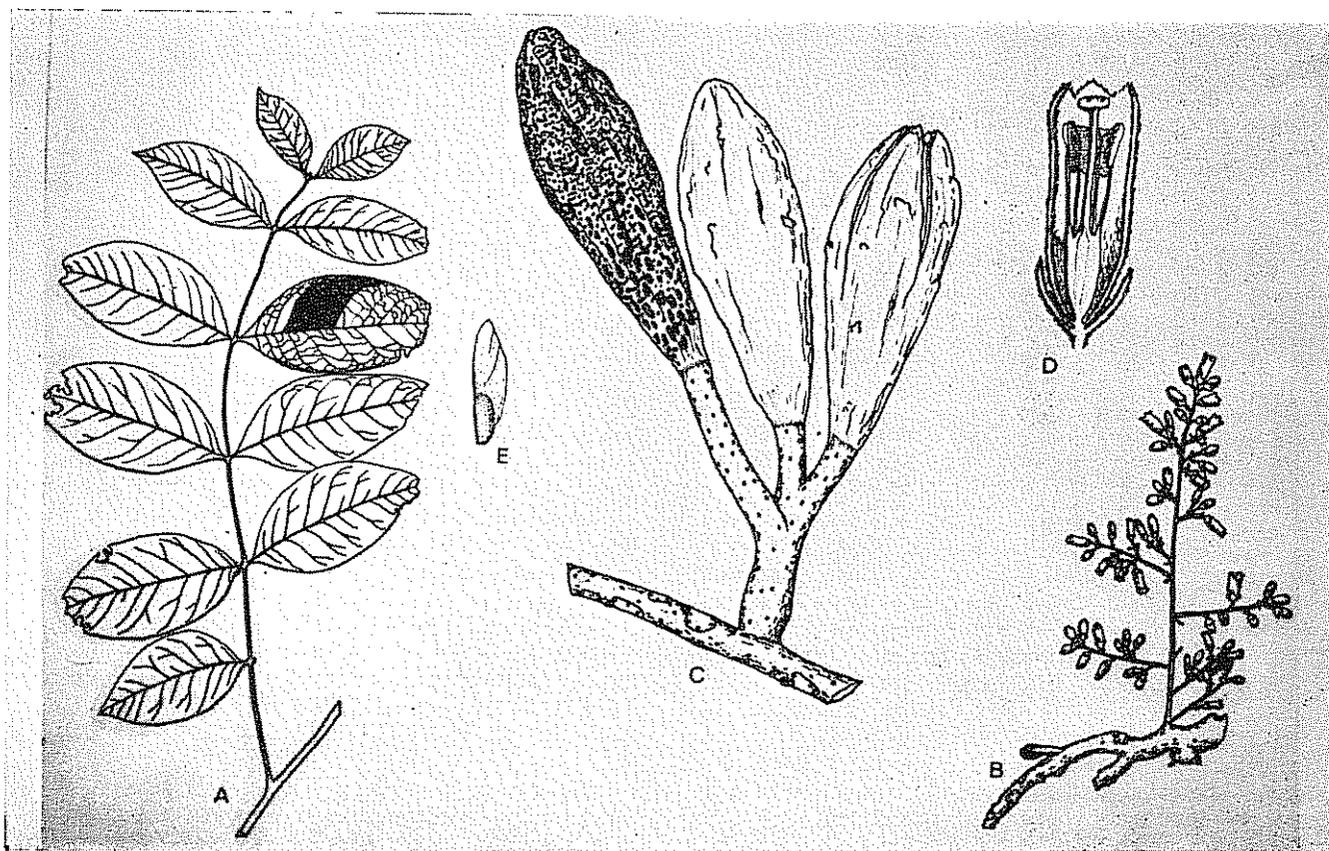


Fig. 5 *Cedrela salvadorensis* Standl. A. hoja (x0.5). B. inflorescencia (x0.5). C. inflorescencia (x0.5). D. flor (x5). E. semilla (x0.5) (M.T. Germán-Ramírez 485 y 516).



Fig. 6 *Cedrela salvadorensis* cerca de Taxco, México. Árbol de 4 m; caducifolio en época de secas. (M.T. Germán-Ramírez 486).

tirsos siempre más cortos que las hojas, 6-15 cm. Flores color de rosa, unisexuales, de 7,5-10 mm. Cáliz 5 irregularmente dentado, con 2 escotaduras (a veces 1), puberuloso, rosa, de 2-4 mm. Corola dialipétala, 5 pétalos oblongos, adnados al androginóforo por una carina gruesa, densamente pubescentes, color de rosa en el ápice, 9×2 mm. 5 estambres, libres adnados basalmente al androginóforo que es de color anaranjado; 5 anteras, oblongas, glabras, de 1 a 2 mm, dehiscencia introrsa y longitudinal; en flores ♀ el androginóforo y las anteras son más pequeñas y pálidas. Polen subprolado, dicolporado, psilado, de 20 a 32 μ m de diámetro, exina de 2 μ m de grosor. Ovario 5 locular, globoso, cada lóculo con 10 a 12 óvulos; estilo corto, verde; estigma discoide de 1 mm. Pistilodio en flores ♂ adelgazado, 5 lóculos bien desarrollados con 1 ó 2 óvulos desarrollados y el resto vestigiales. Fruto leñoso, cápsula claviforme, septifraga, de color café, verrugosa, de 8 a 15 cm, pedúnculo de 3 a 10 cm, 5 valvas gruesas; columela de caras cóncavas y de ápice abierto. Semillas aladas, de 3 a 5 cm (incluyendo el ala) Plántulas epígeas

Habitat, distribución y fenología. Especie de selva baja caducifolia y selva baja subperennifolia, hasta 2900 de altitud, en suelos pedregosos calcáreos. Se distribuye en la vertiente del pacífico desde Jalisco, México, hasta el norte de Panamá, localizándose en regiones de baja altitud y alta temperatura. Es un árbol caducifolio en el período de floración, con abundantes cicatrices de hojas y ramas caídas, las hojas siempre están en la punta de las ramas. El período de floración es de diciembre a marzo. Los frutos son persistentes todo el año (Fig. 8). La mayoría de las poblaciones presentan abundantes brotes vegetativos o "chupones" (Fig. 9).

Nombres comunes. Cuachichile (Puebla, México); nogal (Guerrero, México); cedro dulce (Chiapas, México, Guatemala y Costa Rica); cedro macho (El Salvador); cedro (México, Guatemala y El Salvador)

Especímenes seleccionados. T. Pennington & J. Sarukhán 9056 Cañon de Lobos, Morelos NY, FHO (fl. y fr.). M.T. Germán Ramírez 485. Taxco, Gro. México. MEXU (fr.). M. T. Germán Ramírez 665 C. Tlapexco Gro. Méx. MEXU (fl. y fr.), FC (fr.). V. González Mediano et al. 5061. Tuzantla Michoacán, Méx. MEXU (fr.). D. E. Breedlove 26871. El Chorreadero, Chiapas MEXU (fr.). M.T. Germán Ramírez 800. S. de Monjas, Depto. de Jalapa, Guatemala. MEXU (fr.). S. Calderón 2590. Camino de San Martín Ilopango, El Salvador. A (st), F (fr.), US (st). L. J. Poveda 376. La Garita Prov. de Alajuela, Costa Rica. ENCB (fr.).

Cedrela touduzii C. DC. Bull. Herb. Boiss. Sér. 2.5:427. 1905 — Holotipo: Pittier 11945., Costa Rica, El Copey. fl. (CR). Isotipos: BM, F, GH, US — Earle Smith, fl. Panamá, Ann. Miss. Bot. Gard. 52: 60 (1965) (excl. syn.); Holdridge & Poveda: *Arboles de Costa Rica* 1: 280 (1975). — C. pacayana Harms. Notizbl. Bot. Gart. Berl. 11: 784. 1933 Tonduz 445, Guatemala, Las Cachiñlanas, Volcán Pacaya, fl. (US). Standley & Steyermark, Fl. Guat., Fieldiana, Bot. 24 (5): 449 (1946). Figs. 11 a 16

Árbol monoico, alto, 12 a 30 m. Corteza escamosa, escamas grandes e irregulares, de color café grisáceo; copa frondosa, ramas pubescentes blanco-lenticeladas. Hojas paripinnadas, raquis de 20 a 35 cm (a veces más de 40); 5-9 pares de folíolos, lanceolados u oblongo-lanceolados, 8-19 cm de longitud y 5-6 cm de ancho, base truncada, ápice acuminado, enteros, indumento tomentoso o hirsuto por el envés y glabro por el haz, excepto la línea media. Inflorescencias terminales, tirsos de la mitad de las hojas de 30 cm. Flores de color blanco-verdoso unisexuales, de 6-8 mm. Cáliz 5-dentado, dientes agudos, lenticelados, de color verde, de 3 mm. Corola de 5 pétalos, adnados en su tercio inferior al androginóforo por una carina, de color verde



Fig 7 *C. salvadorensis* A. Corteza escamosa B. inflorescencias en tirios cortos y poco densos (Trujillo & Kempson).

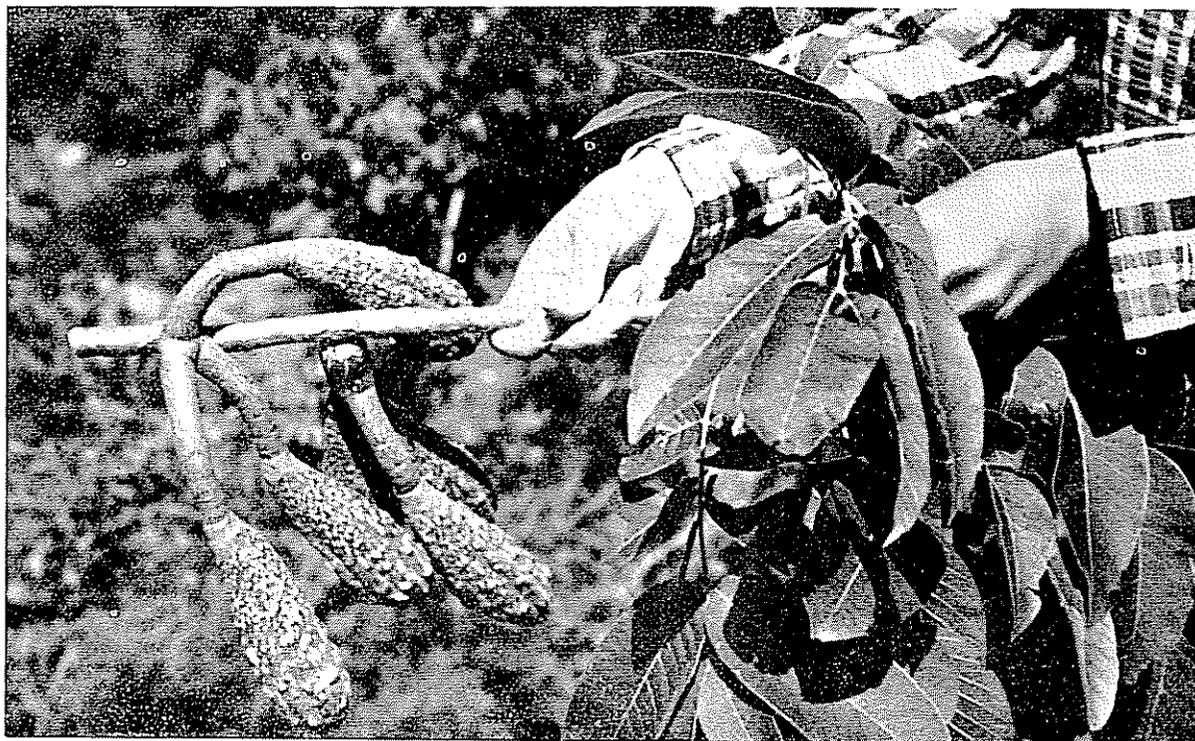


Fig 8 Cápsulas de *Cedrela salvadorensis*; frutos largo-pedunculados y de gran tamaño (M.T. Getmáa-Ramírez 485)



Fig 9 Brotes vegetativos en *C. salvadorensis* en el Estero de Guerrero (M.T. Germán-Ramírez 516)

en el ápice, densamente pubescentes, de 8 mm. 5 estambres, libres, adnados basalmente al androginóforo, de color anaranjado; 5 anteras en flores ♂ oblongas, apiculadas, glabras, de color amarillo, de 2 mm, dehiscencia introrsa longitudinal; en flores ♀ son delgadas. Polen oblado-esferoidal, tetracolporado, psilado,



Fig 10 Distribución de *Cedrela salvadorensis* Standl. Costa del Pacífico en México y Centro América

de 30 μ m de diámetro, exina de 4 μ m de grosor. Ovario 5 locular, globoso, cada lóculo con 8 a 14 óvulos; estilo conspicuo verde; estigma discoide, de color verde, con papilas conspicuas. Pistilodio adelgazado en flores ♂, lóculos bien desarrollados, óvulos vestigiales. Fruto leñoso, péndulo, cápsula obovada, septifraga, de color café-oscuro, de 5,5-8,5 cm, pedúnculo de 2 cm, 5 valvas gruesas; columela cóncava y de ápice cerrado. Semillas aladas de 4,5 cm (incluyendo el ala). Plántulas epigeas.

Habitat, distribución y fenología. Especies de selvas medianas subperenifolias y bosques caducifolios, (4), preferentemente de los límites con selva mediana; a altitudes de 1300 a 2800 m de altitud. Se localiza en su límite norte en la zona de declive del Golfo de México, en Chiapas (9) y en la región suroeste de este estado; en bosques de pino-encino y con asociaciones de *Liquidambar* en la región de Guatemala (Fig. 16) y en elevaciones medianas con climas húmedos en Costa Rica y Panamá (6). *C. tonduzii* florece de marzo a junio; las inflorescencias presentan un olor muy agradable en contraste con las otras dos especies aquí descritas, y las flores son más conspicuas que en *C. oaxacensis* y menos abundantes que en *C. salvadorensis* (Fig. 14).

Nombres comunes. Cedro (México y Centro América); cedro dulce (Costa Rica).

Especímenes seleccionados. F. Miranda 7804. Pui-lucum, Chiapas. MEXU (fl.), US(st.). M. T. Germán Ramírez 832. N. E. de Bochil, Chiapas. MEXU (fl.). M. T. Germán Ramírez 785. N. W. Dueñas, Depto. Chimaltenango, Guatemala MEXU (fr.). M. T. Germán Ramírez 795. E. de San José Pínula, Carretera a Jalapa, Guatemala MEXU (fl), FHO (fr.). J. W. Stead & B. T. Styles 86. Volcán Pacaya, Guatemala. MEXU, FHO (fl. y fr.). *Tonduz* 13507. Nicoya, Costa Rica. GH (fr.). Roy W. Lent 2820. Prov. Alajuela, Costa Rica. MEXU (st. y fr.). E. L. Tyson 7407. Cerro Punta Chiriquí, Panamá. MEXU (fr.). Little 6077. El Volcán Chiriquí, Panamá. A (fl. y fr.), MO (fl. y fr.), PH (fr.), US, NY, F (fl. y fr.).

Discusión

C. oaxacensis fue publicada por De Candolle y Rose (1899) como diferente a la especie venezolana *C. montana* Moritz (15). Estamos de acuerdo con De Candolle y Rose en separar a *C. montana* var. *mexicana* porque en este último taxon los folíolos son subcordados, coriáceos, ondulados, indumento rojizo, nervación y cáliz diferentes de *C. oaxacensis* en donde los folíolos son ovados, más grandes, enteros y el cáliz es en forma de copa. La floración en ambas poblaciones es en diferente periodo; en Venezuela es de diciembre a enero y en Oaxaca, México de julio a agosto.

La segunda sinonimia que anotamos para *C. oaxacensis* en este trabajo es *C. saxatilis*, que describió Rose (10), basándose en especímenes de Morelos, México y que nosotros la situamos aquí en sinonimia por



Fig. 11. *Cedrela tonduzii* C. DC. A: hoja ($\times 0.5$) B: inflorescencia ($\times 0.5$) C: Infructescencia ($\times 0.5$). D: flor ($\times 5$). E: Semilla ($\times 0.5$) (J.W. Stead & B.T. Styles 86).

sus similitudes con *C. oaxacensis* en el cáliz 5 dentado, puberuloso, con el margen calicular obscuro, tamaño del fruto, ápice de la columela, tamaño de tirso y habitat.

Earle Smith (11), citó algunas diferencias de *C. saxatilis* con *C. oaxacensis*, sospechando que *C. saxatilis* es un híbrido, resultante de *C. oaxacensis* y *C. angustifolia* Sesse & Moc. ex DC. Pero esto no ocurre ya que del Estado de Morelos sólo se conoce la población de *C. saxatilis* y algunas de *C. salvadorensis*; y por otro lado, *C. angustifolia* es incierta porque no se ha localizado actualmente un sólo individuo con los caracteres que describe Earle Smith (11) para este taxon.

El cáliz de divisiones irregulares y folíolos oblongos (en *C. saxatilis*), similares a *C. salvadorensis*, conducen a pensar en un posible entrecruzamiento entre ellas, pero la floración de *C. saxatilis* es de julio a septiembre y la de *C. Salvadorensis* es en enero.

Rose (10), en su descripción de *C. saxatilis* asignó como holotipo al espécimen J. N. Rose y Painter 6950, Pedregal de Cuernavaca, Morelos, México, (US) y

también mencionó al espécimen Pringle 11805 recolectado en la misma localidad, quedando como paratipo, pero Earle Smith (11) erróneamente seleccionó este espécimen de Pringle como tipo aun cuando Rose (10) asignó el tipo para su taxon.

C. discolor Blake (1), aunque relacionada con *C. oaxacensis* por sus caracteres florales, fue excluida porque sólo se tiene el ejemplar tipo de Palmer, de San Ramón, Durango, México. Este espécimen tal vez se deriva de un individuo cultivado en el lugar de recolección ya que no se han localizado ni poblaciones ni otros individuos del género en esa región. *C. discolor* muestra coespecificidad con *C. oaxacensis*, en flores, pero no en folíolos, y no se conocen los frutos.

C. oaxacensis sensu Earle Smith, es diferente de *C. oaxacensis* C. DC. y Rose porque las poblaciones localizadas en el topotipo son de caracteres morfológicos y fenológicos constantes tal y como los describen De Candolle y Rose, De Candolle, y Standley; mientras que Earle Smith presenta una variación continua para su taxon, posiblemente por sospechar de la autenticidad de los frutos del ejemplar tipo (11) y desconocer los caracteres fenológicos.



Fig. 12 *C. tonduzii* en la Selva Negra de Chiapas, México (M.T. Germán-Ramírez 750)

C. tonduzii se describió en 1905 en base a especímenes originarios de Costa Rica (Pittier 11945), que se determinaron primero bajo el nombre de *C. montana* var. *mexicana* y después pasaron a ser otro taxon, *C. tonduzii*.

C. pacayana es una de las especies más recientemente descritas por Harms (5), pero no se relacionó con *C. tonduzii* quizá por no tener en ese tiempo suficiente material e información fenológica y distribucional. *C. pacayana* es un árbol alto, de copa regularmente frondosa con folíolos lanceolados e hirsutos, grandes y acuminados, iguales a los de *C. tonduzii*. Los caracteres de flores y de frutos de *C. pacayana* corresponden a los de *C. tonduzii*, y el periodo de floración y fructificación es en los mismos meses.

La posición exacta de *C. impari-pinnata* C. DC (in *Bol. Gaz.* 19:4. 1894), basada en un espécimen colectado en el Volcán Fuego, Guatemala a 1800 m de altitud, (Donnell Smith 2571) es todavía incierta. Probablemente pertenece a otro grupo por el tamaño y forma de la cápsula, pero el material tipo es fragmentario, impidiendo una mejor determinación. La descripción original describe las hojas como "imparipinnadas", un carácter de poco significado ya que todas las especies de *Cedrela* pueden desarrollarse

como imparipinnadas en lugar de presentar su condición paripinnada usual. Como este nombre antecede todos los binomios en el grupo, nosotros preferimos esperar a coleccionar material de la localidad tipo antes de colocarla en sinonimia o sacarla del grupo.

C. salvadorensis fue descrita por Standley (13), quien dio muy poca información de su distribución y fenología, a diferencia de Miranda (8) que describió *C. poblensis* aportando una buena descripción y observaciones biológicas de su taxon, lo que nos ayuda a determinar la coespecificidad de *C. salvadorensis* y *C. poblensis*.

Miranda (8), describió algunos aspectos sobre caducifoliedad durante la floración y un tamaño de frutos mayor en *C. poblensis* que en el resto de las especies de *Cedrela*, lo que coincide con nuestras observaciones en el campo.

Cedrela, como algunos otros géneros de la familia Meliaceae, puede presentar poliploidía (7, 14); en esta condición, los individuos tienen muchas posibilidades de cambiar número cromosómico y en consecuencia presentar variaciones en el fenotipo. Basándose en esto, Earle Smith (11) podría tener razón en plantear un taxon de amplia plasticidad genética como su *Cedrela oaxacensis*, pero nuestros estudios discutidos aquí nos hacen diferir de su opinión.



Fig. 13 Corteza escamosa de *C. tonduzii* en el Volcán Pacaya, Guatemala (M.T. Germán-Ramírez s.n.)

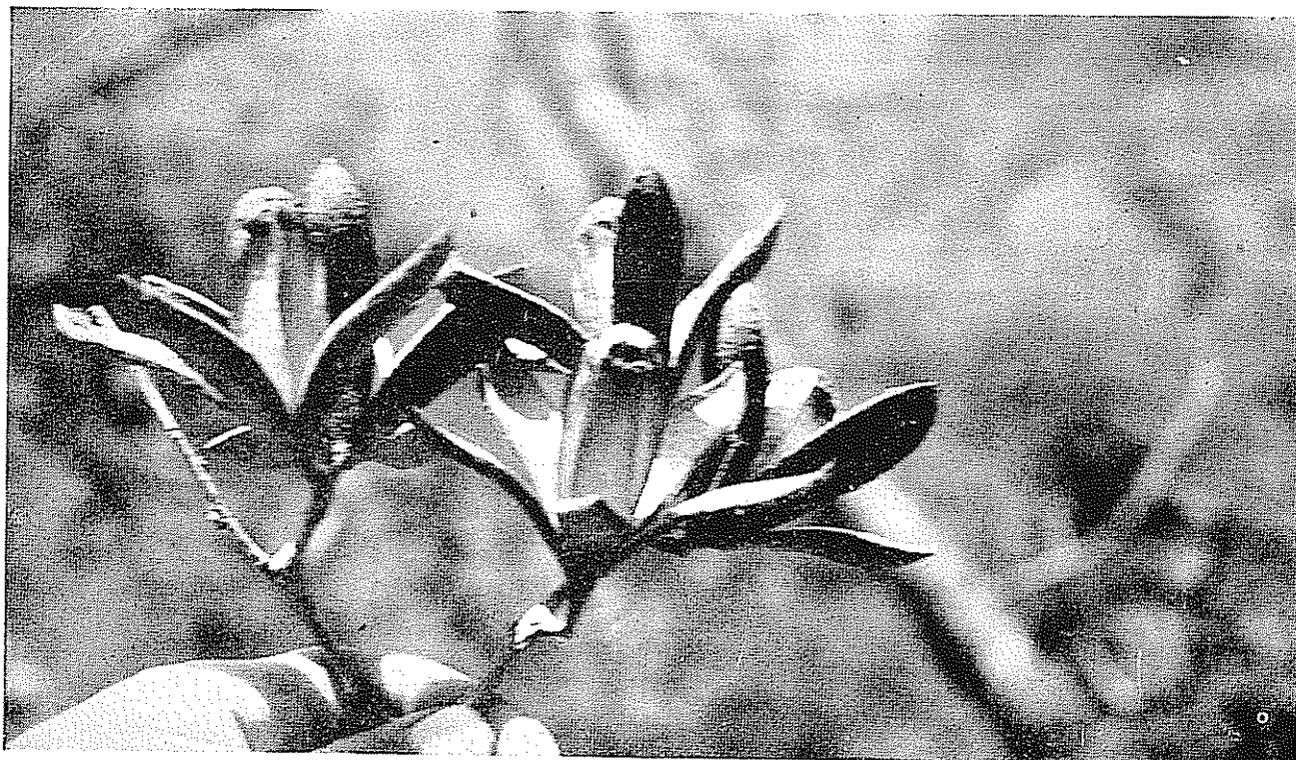


Fig 14 *C. tonduzii* en floración, tirsos muy densos de color blanco-rosado (M T Germán Ramírez 797).



Fig 15 *Capitula* de *C. tonduzii* corto-pedunculadas (M T Germán-Ramírez 785)

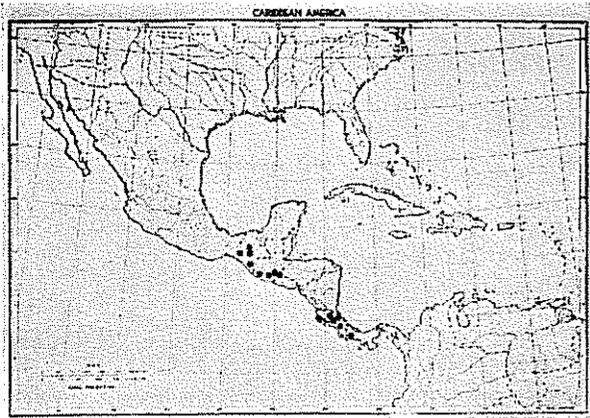


Fig 16 Distribución de *Cedrela tonduzii* C. DC. de Chiapas México a Panamá incluyendo todo Centro América

En las especies aquí descritas, existen diferencias morfológicas importantes entre *C. oaxacensis*, *C. salvadorensis* y *C. tonduzii*, en forma, tamaño e indumento de folíolos y tamaño de frutos.

La forma y el tipo de indumento de los folíolos, es elíptica y pilosa en *C. salvadorensis*, es ovada en *C. oaxacensis*, y es lanceolada e hirsuta en *C. tonduzii*. El tamaño y la posición de los tirsoes en *C. salvadorensis* es axilar y su tamaño de 10 a 15 cm de longitud; en *C. oaxacensis*, son terminales y de 20 a 30 cm; y, en *C. tonduzii*, aunque terminales, son grandes, de 30 cm los más cortos y el color es blanco-amarillento.

En *C. salvadorensis*, el cáliz tiene dos profundas escotaduras, mientras que en *C. oaxacensis* es 5 dentado y sólo a veces con una escotadura, en *C. tonduzii* no tiene escotadura y es lenticelado. El androginóforo es muy aparente y más grueso que en *C. oaxacensis*. El ovario en las flores masculinas de *C. salvadorensis* tiene un óvulo aparentemente fértil y en *C. oaxacensis* y *C. tonduzii* todos los óvulos de las flores masculinas son infértiles. El fruto es largo, pedunculado y más grande en *C. salvadorensis* que en *C. oaxacensis* y *C. tonduzii*. La columela del fruto es completamente cóncava y abierta en su ápice, mientras que en *C. oaxacensis* y *C. tonduzii* es cóncavo-convexa y de ápice cerrado.

Fenológicamente, las diferencias radican en crecimiento, ramificación y floración. Mientras que *C. oaxacensis* es un árbol bajo en altura y de copa muy ramificada, *C. tonduzii* es un árbol muy alto y más grueso con un fuste considerable para la explotación.

La copa es frondosa en *C. oaxacensis* y *C. salvadorensis*, sólo que en dieferentes épocas del año, ya que *C. salvadorensis* es caducifolia cuando florea (Dic. a Feb.) y *C. oaxacensis* no. *C. tonduzii* es de copa menos ramificada y poco frondosa.

Un carácter muy evidente es que los frutos de *C. salvadorensis* son persistentes en las ramas casi todo el año, mientras que en *C. tonduzii* caen una vez abiertos y en *C. oaxacensis* son también persistentes casi todo el año, pero como ya se mencionó anteriormente son morfológicamente diferentes.

C. salvadorensis, a diferencia de las otras dos especies, presenta brotes vegetativos o "chupones", siendo ésto tal vez una estrategia poblacional para asegurar su reproducción.

El habitat es similar en las tres especies en cuanto a su origen geológico, ya que habitan siempre en suelos de origen volcánico. *C. oaxacensis* distribuida en la Cuenca del Balsas y el Valle de Oaxaca México, se localiza en zonas de vegetación de pino-encino o de encinares; *C. tonduzii*, que también habita en altitudes medianamente altas, se restringe a vegetación de bosque caducifolio, ecotonos de bosque de pino-encino con selva mediana subcaducifolia o colindando con bosque de *Liquidambar*; y, *C. salvadorensis*, es siempre de selva baja caducifolia.

Si analizamos esta distribución conjuntamente con épocas de floración, vemos que *C. oaxacensis* y *C. tonduzii*, que son de vegetación más o menos afín por estar ambas en bosques templados, tiene una distribución alopatrica ya que *C. oaxacensis* se circunscribe a la Cuenca del Río Balsas y Oaxaca, en México y no llega más al sur; mientras que *C. tonduzii* tiene como limite norte el declive del Golfo de México, Chiapas, México, bajando hacia Centro América; ambas tienen aislamiento estacional; de tal forma que aun cuando habitaran en una misma región geográfica, las poblaciones no podrían tener entrecruzamiento ya que las poblaciones del centro de México florecen de julio a septiembre y las de Chiapas y Centro América en marzo y abril (Fig 17).

C. oaxacensis en relación a *C. salvadorensis*, presenta aislamiento ecológico y estacional, ya que mientras la primera es de zonas templadas, la segunda es de selva baja caducifolia, presentando en consecuencia fenología diferente pues mientras *C. oaxacensis* está en fructificación, *C. salvadorensis* presenta floración.

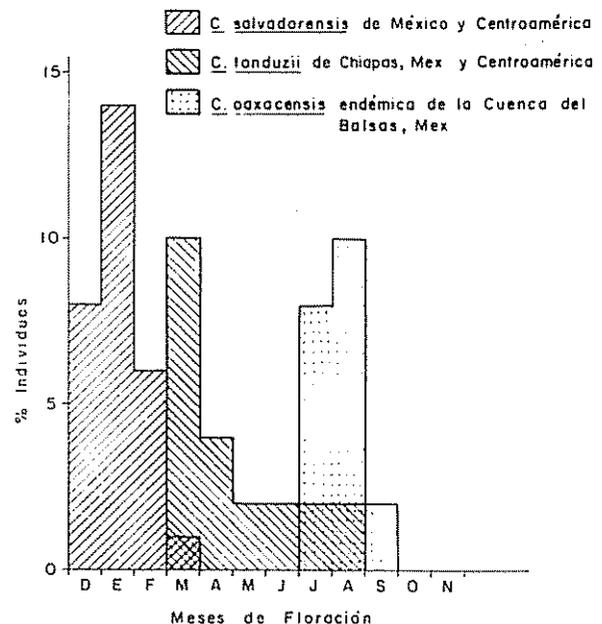


Fig 17 Histograma que muestra el aislamiento estacional de *C. salvadorensis* y *C. oaxacensis*, y el posible entrecruzamiento de *C. tonduzii* con las otras dos especies.

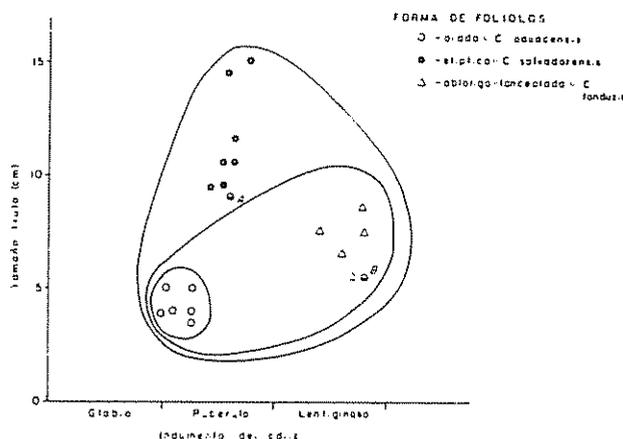


Fig. 18 Diagrama de dispersión para representar la variación de caracteres en tres poblaciones de *Cedrela* donde A y B presentan caracteres mezclados en forma foliolar.

Existiendo un aislamiento estacional, las poblaciones difícilmente se pueden mezclar genéticamente, y en consecuencia, originar individuos con caracteres intermedios propios de la variación continua como nos lo presenta Earle Smith en su revisión (11).

C. tonduzii con relación a *C. salvadorensis* presenta aislamiento ecológico y estacional (Fig. 17), ya que *C. tonduzii* es de regiones templadas o altas en general, y *C. salvadorensis* es de selva baja caducifolia, representando esto una gran barrera pues mientras una presenta una época fuerte de "latencia", la otra no, produciéndose diferencias en su fenología, como es el período largo que *C. salvadorensis* está sin hojas mientras que en *C. tonduzii* su follaje es casi persistente. En cuanto al carácter que Miranda (9) señaló, también coincidimos en que es evidente entre estos dos taxa que los frutos de *C. salvadorensis* son persistentes todo el año aun cuando son más grandes y pesados, a diferencia de *C. tonduzii*, en que caen muy fácilmente después de su maduración.

El período de la floración de *C. salvadorensis* es de diciembre a febrero y el de *C. tonduzii* de marzo a abril. Habiendo posibilidades de cruzamiento en febrero y marzo, en el caso de que una de ellas prolongara su floración o la otra se adelantara, podrían originarse individuos híbridos o con caracteres mezclados, propios de una variación continua; sin embargo, esto es algo remoto al habitar una en selvas bajas de alta temperatura y la otra en zonas más bien altas y templadas.

Si por último, analizamos la Fig. 18, se notarán tres poblaciones casi homogéneas en morfología, a excepción de los individuos A y B de caracteres aparentemente mezclados entre *C. oaxacensis* y *C. salvadorensis* y que al volver a recolectarlos, se determinaron como *C. salvadorensis* y *C. tonduzii* respectivamente.

En nuestro concepto, las diferencias morfológicas de estas cedrelas no se deben a la plasticidad genética de una especie, porque cada una de las poblaciones que relacionó F. Smith (11) corresponden a entidades genéticamente diferentes.

Especímenes consultados

Cedrela oaxacensis C. DC & Rose.

MEXICO

J. Espinoza 153 Autopista Méx - Cuernavaca, Morelos ENCB (st.); Palacios s.n. Pedregal de Cuernavaca. E de Cuernavaca, Morelos. ENCB, MICH (fl.); Palacios s.n. N Cuernavaca, Km. 56 autopista Méx. — Cuernavaca, Morelos. ENCB, MICH (fl.); Pringle 4802 Monte Alban, Oaxaca. A, BM, F, K, MEXU, MO, NY, OH, S. US (fl, fr.); Pringle 11806. Lava fields nr Cuernavaca, Morelos GH, K. MICH, MO, US (fl.); Rose & Hough 4604. San Felipe. Oaxaca. GH, NY, US (st.); Rose & Painter 6950. Pedregal n.r. Cuernavaca, Morelos GH, K, MEXU, NY, US (st.). Sharp s.n. 20 Km west Chilpancingo, Guerrero. MEXU (fr.); Rzedowski 22493 El Salto de Valadés, nr Mazatlán, Municipio de Chilpancingo, Guerrero. ENCB. MICH (fl.); Rzedowski 19277. Monte Alban, Oaxaca. MICH, MEXU (fr.); C. Earle Smith 4346. On road to Guelatao, about 5 Km. above intersection with Oaxaca-Tehuantepec road, Oaxaca, FHO (fl.); Earle Smit & Kitchen 4825. Monte Alban, Oaxaca FHO (fr.); E. Smit 4825 S Gabriel Etla. FHO (st.); L. C. Smith 79. Monte Alban, Oaxaca. GH, US (fl, fr.); M. Sousa 6031. El estudiante, Oaxaca. MEXU (fl.); M. Sousa 7891 El estudiante Oaxaca. ENCB, MEXU (fl.); Vázquez Sánchez 1880. Km. 100 Fc. Cuernavaca, Morelos BM, MEXU (fl.); Vázquez Sánchez 2664. Texcal de Sta. Catarina, Morelos BM, MEXU (st.); Vera Santos 3224. El Cerro de San Felipe del Agua, 7-10 Km. N. of Oaxaca de Juárez. MICH (fl.).

Cedrela salvadorensis Standl

COSTA RICA

Standley & Valerio 44929. Vicinity of Libano, Guanacaste province US (fl, fr.); L. J. Poveda 376. La Garita Prov de Alajuela, San José de Costa Rica. ENCB (fr.).

GUATEMALA

Heyde & Lux 4126 Teocinte, Depto. de Santa Rosa. GH, K, NY, US (fl.); Kellerman 5900. Sanarate, Depto de Guatemala. US (fl, fr.); Standley 77626. Quebrada above Ovejero, on road between Monjas & El Progreso, Depto de Jutiapa. F (st.); Steyermark 42723. Loma el Picacho, above Santa Solalia, Depto de Zacapa. F (fl.); Trujillo & Kemp s.n. Near Sanare, La Trinidad, 30 Km. before Jalapa, on road Sanarate to Jalapa. FHO (fl, fr.).

MEXICO

Breedlove 9115. Chorreadero de Tuxtla, 5,6 miles E. of Chiapa de Corzo along Mexican Hwy 190. Chiapas. ENCB, F, INIF, MICH (fl, fr.); Breedlove 9931. 27 miles W. of Cintalapa along Mexican Hwy 190,

Chiapas. MICH (fr.); *Breedlove* 26871 Above El Chorreadero, Chiapas. MEXU (fr.); *Conzatti* 3922. Coyula, Distrito de Cuicatlan, Oaxaca. US. (fl.); *Conzatti s. n.* Near Oaxaca city. US. (fr.); Chavelas 2900. Cañada de Asizintla, Guerrero. ENCB (fr.); *Hinton* 3394. Bejucos, Temascaltepec GH, K, US (fl.); *Matuda* 18368. Finca Brisa, Escuintla, Chiapas. MEXU (fr.); *Rogers McVaugh & Koelz* 1493. 8 miles SW of Pihuamo, Jalisco. MICH. (fl., fr.); *Glez Medrano et al* 5506. Pie de la Loma, Tejupilco, México. MEXU (fl., fr.); *Miranda* 2099 (fr.), 2511 (fl.). Amatlán, NW. of Matamoros, Puebla. F, GH, MEXU; *Miranda* 2525. Cerro Cruz, Puebla. MEXU (fl.). *Miranda* 5894 hacia Nido de Aguila, E. de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. MEXU, US (fl.); *Pimpus* 440. Arroyos. W. of Monserrate, Chiapas. US (fr.); *Raven & Breedlove* 20139. Chorreadero de Tuxtla, 5,6 miles E. of Chiapa de Corzo along Mexican Hwy 190, Chiapas F (fl.); *Reko* 4927. Acochta, Guerrero US (fl.); *M. Sousa* 4459. Cañón de Lobos, Morelos. MEXU (fr.); *Earle Smith & Ruiz Mora* 3233. Cerro Gañeto, 20 Km. from Tapanitepec F (fl., fr.); *Weedons M-865*. Km. 218 Izucar de Matamoros, Puebla. MEXU (st).

EL SALVADOR

Calderón 25. On road between San Martín & the lake at Ilopango. F (fl., fr.); *Calderón* 1007. Near Chalchuapa. US (st) Holotipo; *Calderón* 1210. Santo Domingo. US (fr.)

Cedrela tonduzii C. DC.

COSTA RICA

Allen 5280. Río Grande de Térraba, Vicinity of La Presa, 3 miles above Palmar. *Cooper* 10231. Santa Clara. US (st.); *Austin Smith* 96. Barranca de Zarcero, Alajuela province. F. MICH (fl.); *Stork* 1556. El Copey. F, MICH (fr.); *Styles* 82. Santa Cruz de Turrialba. FHO, K, (fl.); *Tonduz* 11945. Copey. GH (fl.); *Tonduz* 445. Volcán de Pacaya. MO (fl.); *Tonduz* 7357. Copey. BM, GH, K, NY, US (fl.).

GUATEMALA

Eggle 527. Near Pacaya volcano, Escuintla. F. (fr.); *Standley* 62044. Quisaché, Depto. de Chimaltenango. F (st.); *Stead & Styles* 155. Chajual, between Santa Cruz del Quiché and San Pedro Jocopilas, Depto. de Quiché. FHO (fr.).

MEXICO

Matuda 4558. Rodeo, nr. Siltepec, Chiapas. A, BM, MEXU, MO, NY (fl.); *Miranda* 7726. Parque de Comitán, Chiapas. MEXU, US (fl., fr.); *Miranda* 7777. Selva Negra (NW. Pueblo Nuevo Solistahuacán) Chiapas. MEXU (st.); *Miranda* 7892. Near Suspiro, Chiapas. MEXU (fr.)

PANAMA

Allen 4751. Vicinity of Finca Lerida. Upper forested southern slopes of the Quebrada Velo. Chiriquí province. MO (fr.); *Dwyer* 1304. San Francisco, Veraguas Province. GH (fr.); *Lao* 325. Cerro Punta, Chiriquí province. MO (fr.); *Pittier* 3143. Pie de la Cuesta de Quiél. Forests Around El Boquete, Chiriquí province. US (st.); *Stern & Chambers* 59. Volcán Barú, N.W. of El Hato, Chiriquí province. A, F, MO, NY, US (st.); *Tyson* 7407. Cerro Punta Chiriquí. MEXU (fr.)

EL SALVADOR

Calderón 1132. San Salvador. NY (fl.); *Tucker* 1081. E. slope of Los Esesmilés, Chalatenango. GH, MICH, MO, NY, PH, US (fr.)

Agradecimientos

Los autores agradecen sinceramente a los biólogos Fernando Guevara y Oswaldo Téllez su colaboración en el trabajo de campo, al Sr. K. Rolph en el herbario del Commonwealth Forestry Institute; y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y a la Facultad de Ciencias, U N A M., México, por su apoyo económico durante la estancia del primer autor en el Commonwealth Forestry Institute, Oxford University, United Kingdom.

Literatura citada

1. BLAKE, S. F. Five new species of *Cedrela*. Proceedings Biological Society of Washington 33:108. 1920.
2. DE CANDOLLE, C. Monographiae Phanerogamarum. 1:399. 752. 1878.
3. ———. Meliaceae Costarricenses. Bulletin I Herbarier MBoissier Série 2; 5: 427. 1905.
4. FLORES MATA, G. et al. Tipos de Vegetación de la República Mexicana. Subsecretaría de Planeación, Dirección General de Estudios. 1971. 59 p.
5. HARMS, H. Meliaceae in Die Naturl Pflanzenfamilien 2nd Ed 19 (bl) : 1-172. 1960.
6. HOLDRIDGE, L.R. y POVEDA I. Arboles de Costa Rica Vol 1. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica 1975. pp. 280-282.
7. KOSHLA, P.K. y STYLES B.T. Karyological studies and chromosomal evolution in Meliaceae. Silvae Genetica 24 (2-3) : 73-84. 1975.
8. MIRANDA, F. Nuevas Fanerógamas del suroeste del Estado de Puebla. Anales del Instituto de Biología México 13: 417-450. 1942.
9. ———. La Vegetación de Chiapas. 1ª parte 2ª Ed 1975. 265 p.
10. ROSE, J.N. Mexican and Central American Plants. Contributions from the United States National Herbarium 8 (4) : 314. 1905.

11. SMITH, C EARLE A revision of *Cedrela* (Meliaceae). Fieldiana, Botany 29 (5): 295-341. 1960
12. ———. Redefinition of *Cedrela oaxacensis* CDC & Rose. Rhodora 74: 124-126. 1972.
13. STANDLEY, P Studies of American Plants Field Museum of Natural History Publications, Botanical Series 4: 215. 1929.
14. STYLES, B.I. y KHOSLA P.K. Cytology and reproductive biology of Meliaceae. In J. Burley & B.T. Styles (eds.) Tropical Trees: variation, breeding and conservation: 61-67. 1976.
15. TURCZANINOV, N Animadversiones in secundam partem herbarii Turczaninowiani, nunc universitatis Caesariae Charkoviensis. Bulletin Société Nature Moscú 31 (2): 415. 1858.

Notas y Comentarios

Premio Nobel de Química de 1978

Peter Mitchell, que trabaja en su propio laboratorio cerca de Bodmin, Cornwall, una zona remota del suroeste de Inglaterra, y que por muchos años tuvo en su contra el escepticismo de la mayor parte de los bioquímicos del mundo, ha recibido el galardón del establecimiento científico, el Premio Nobel 1978 de Química, por su teoría, conocida como la teoría quimiosmótica, de la forma como las células manejan la energía que liberan al oxidar los alimentos.

El campo de la bioenergética, la ciencia de las transformaciones en las células vivientes, ha sido escena de controversia continua y a menudo acrimoniosa por casi 20 años. Y es que el tema es importante, nada menos que el mecanismo por el cual las células animales y vegetales obtienen energía útil de los alimentos y de la luz del sol. Muchos investigadores han hecho contribuciones experimentales y teóricas, pero no se ha conseguido una resolución final.

Esencialmente, Mitchell propuso una nueva manera de pensar sobre los procesos celulares mediante los cuales las reacciones que liberan energía (absorción de la luz solar o la oxidación química) están acopladas a la síntesis del ATP, el principal "combustible" de la célula que es consumido en las reacciones que requieren energía. Las teorías predominantes habían visto este acoplamiento como que involucraba algunas sustancias intermedias no definidas, pero estas sustancias no habían sido nunca aisladas. Estas sustancias constituyeron por años uno de los rompecabezas de la biología y la propuesta de Mitchell, que causó gran consternación, fue eliminar el rompecabezas. Según Mitchell, no habían tales sustancias intermedias: el acoplamiento involucraba un fenómeno físico, a saber una gradiente de H⁺ (protones) a través de una membrana. Propuso (en 1961) que los procesos liberadores de energía formaban una gradiente química y un potencial eléctrico a través de una membrana intracelular y que esto conducía a la síntesis del ATP. Así, las reacciones de acoplamiento de energía son esencialmente vectoriales: involucran movimientos de grupos entre compartimentos. El pasaje de la energía de la oxidación hasta la formación del ATP es eléctrico, no químico y se opera en los mitocondrios animales y en los cloroplastos vegetales.

La teoría, quizás por ser tan distinta a las ideas prevalentes de los bioquímicos, fue recibida con frialdad y escepticismo. Mitchell, que es una persona de una considerable fortuna, renunció a la Universidad de Edinburgo e instaló un laboratorio propio donde, con un puñado de colegas, se dedicó a proveer apoyo experimental para su hipótesis. Gradualmente la teoría ganó adhesiones y varias de sus predicciones fueron confirmadas experimentalmente. Uno por uno, los especialistas de nota cambiaron de posición. La teoría es ahora ampliamente aceptada en principio, pero algunos detalles todavía encuentran resistencia.

De esta manera, el galardón de este año premia a una persona original y distinguida, y a un científico de singular

determinación, creatividad y tenacidad. La parte romántica de esta historia estriba en que en esta época, en que la ciencia es cuestión de grandes equipos y de grandes empresas, se ha reconocido el valor de la labor intelectual en pequeña escala, independiente de grandes administraciones y burocracias.

Prueba para medir la calidad de la carne

La calidad es todo en la carne. En los Estados Unidos, las etiquetas "prime", "choice" y "good" guían a los compradores y dictan las diferencias de precios cotizados a lo largo de la cadena del mercadeo. Pero hasta ahora la calificación ha sido altamente subjetiva, basada en una rápida comparación visual del marmóreo de la grasa en el tejido muscular de la carne refrigerada, y, como todo buen cocinero lo sabe, la calificación es a menudo engañosa. Ahora, conforme informa *The Economist* (8 de noviembre 1978, p. 130), esto puede cambiar.

Un punto clave es una vaca tranquila. Los animales en camino a los mataderos están en tensión; el sistema nervioso provoca la liberación de ácido láctico, que causa que los músculos se contraigan... y los músculos tensos son duros para masticar. Los científicos europeos han propuesto una solución: la dehidroxiacetona tiene la alta energía necesaria para reducir los niveles de ácido láctico y puede ser administrada al ganado en aquel aterrador último viaje.

Investigadores en Nebraska han encontrado que la carne clasificada en primer lugar por paneles de catadores (por blandura, jugosidad y sabor) tiene una alta relación de zinc a hierro. El porqué no se conoce precisamente, aunque los bioquímicos han caído en cuenta recientemente que el zinc es esencial a la síntesis de los materiales básicos de construcción de la vida, DNA y RNA. Puede también ayudar a las células a ligar sus átomos de hierro, protegiendo así a las células de la oxidación, y en final de cuentas, hasta del cáncer.

La firma Tricarbon Corporation, de Creta, Nebraska, ha desarrollado un aparato para medir la relación crítica: un espectrografo portátil de rayos-X de largo de onda dispersivo. Los rayos-X son absorbidos por los átomos más pesados de la carne y causan que alcancen estados electrónicos "excitados"; conforme los átomos se "enfían", liberan energía en forma de fotones con largos de onda distintivos (y mensurables). La prueba es rápida, no destructiva y, lo más importante, objetiva.

Pero la compañía está teniendo dificultades para vender la idea al Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, el que provee el grueso de unos 400 clasificadores de carne por cuyos servicios tienen que pagar los frigoríficos y envasadores de carne. Estos clasificadores, a su vez, no son muy entusiastas defensores de la prueba objetiva. Los funcionarios del USDA manifiestan que no tienen fondos para probar el artefacto de la Tricarbon. Es probable también que piensen que su uso podría (marginalmente) elevar los costos y por consiguiente el índice de precios de la carne de res, que es un asunto políticamente sensitivo.