

Ariel E. Lugo y Frank H. Wadsworth

Dacryodes excelsa Vahl, conocido como tabonuco, “gomier” y “candlewood,” es el árbol de gran tamaño dominante de los bosques nativos que anteriormente cubrían las pendientes bajas y medianas de las montañas hacia el Norte de Puerto Rico. Se distingue por sus contrafuertes bajos y anchos, un fuste columnar, una corteza gris lisa y hojas pinadas compuestas con entre cinco y siete hojuelas fragantes y de color verde oscuro. Al ser herido, el árbol exuda una resina clara, fragante e inflamable que se endurece y se vuelve de color blanco con la exposición.

HABITAT

Area de Distribución Natural y de Naturalización

El tabonuco (fig. 1) es nativo a elevaciones de entre 200 y 900 m a través de Puerto Rico. En los sitios favorables, puede constituir el 35 por ciento del área basal y un 80 por ciento



Figura 1.—Un árbol maduro de tabonuco, *Dacryodes excelsa*, mostrando su copa esparcida.

del volumen maderero del bosque, conocido comúnmente como la asociación *Dacryodes-Sloanea* (1). Desde Puerto Rico, la distribución natural del tabonuco se extiende hacia las Antillas Menores en St. Kitts, Montserrat, Guadeloupe, Dominica, Martinica, St. Lucia, St. Vincent y Grenada, un área boscosa de aproximadamente 2,300 km² (24). Otros miembros del género se pueden encontrar en la América del Sur y en Africa.

Clima

El tabonuco en Puerto Rico se encuentra dentro de una temperatura promedio de entre 21 y 25 °C y una precipitación anual promedio de 2000 y 4000 mm. La precipitación es generalmente abundante, excepto de febrero a abril, cuando puede caer a un nivel de 75 mm por mes. En El Verde, en la pendiente noroeste de la Sierra de Luquillo, a una elevación de 420 m, siempre dentro de la distribución del bosque tabonuco, la información recolectada por 3 años mostró lo siguiente: una temperatura promedio de 22.6 °C, una humedad absoluta promedio de 18.7 g por m³, una humedad relativa promedio de 91 por ciento, una insolación diaria promedio de 383 gcal por cm², una evaporación en perol diaria promedio de 1.8 mm, una velocidad del viento promedio de 4.2 km por hora y una precipitación anual promedio de 3700 mm. Las variaciones diurnas son menores que algunos de los cambios estacionales.

Suelos y Topografía

El tabonuco crece en suelos arcillosos profundos, rojos y ácidos, con un pH de entre 4.5 y 5.5 (Ultisoles tales como los Guineos y Humatas), derivados de roca ígnea. Típicamente, estos suelos son pedregosos, a menudo con peñas de buen tamaño y el drenaje interno es bueno. Los árboles de tabonuco de gran tamaño tienden a concentrarse en las pendientes o cimas superiores, en donde pueden formar agrupaciones casi puras, cuyas raíces se injertan unas con otras, formando de esta manera una agrupación o unión arbórea. Esto refleja presumiblemente el mejor drenaje de los suelos en dichas localidades o el mejor anclaje contra los vientos huracanados provisto por las peñas. Se han reportado unas tasas de crecimiento en el diámetro en las cimas significativamente superiores a las de los terrenos bajos.

Cobertura Forestal Asociada

El bosque tabonuco domina la asociación forestal conocida localmente como el tipo tabonuco (21). En las Indias Occidentales Francesas, la asociación se describe como “bosque hygrophytique” (20) y Beard lo describió como bosque montano bajo pluvial o *Dacryodes-Sloanea* (1). Estos caen dentro de las más amplias categorías de zonas de vida forestales tropical o subtropical muy húmedas (7).

En Puerto Rico esta asociación promedia alrededor de 50 especies de árboles por hectárea de más de 10 cm en d.a.p. En la Sierra de Luquillo, entre los socios más cercanos se encuentran el motillo (*Sloanea berteriana*), la palma de sierra (*Prestoea montana*), el yagrumo hembra (*Cecropia schreberiana*), el yagrumo macho (*Schefflera morototoni*) y el caimitillo verde (*Micropholis garcinifolia*) (21). El tipo de bosque ha sido descrito en detalle (2, 16, 21). Las características de los rodales de tabonuco incluyen una rica mezcla de 170 especies de árboles en rodales primarios y secundarios (23) con dominantes de *Sloanea berteriana*, *Guarea guidonia* y *Manilkara bidentata*. La densidad relativa de las plántulas con respecto a la de los árboles del dosel se aproxima a una relación de 8, mientras que la de los brinzales es de 0.4 (19). Como promedio, el rodal contiene 116 árboles por hectárea, con un d.a.p. de 10 a 15 cm, de 100 a 150 árboles por hectárea de más de 30 cm en d.a.p. y 63 árboles por hectárea de más de 50 cm en d.a.p., con una biomasa total de 424 toneladas por hectárea, de la cual el 33 por ciento consiste de fustes de árboles (14, 23). El área basal promedio del rodal es de cerca de 40 a 46 m² por hectárea y el volumen de alrededor de 300 a 345 m³ por hectárea (2). La producción primaria diurna bruta de un rodal con un índice de área foliar de 6 a 7 en Puerto Rico se reporta como un promedio de 16 gramos de carbono por metro cuadrado del área superficial (14).

CICLO VITAL

Reproducción y Crecimiento Inicial

Flores y Fruto.—Las flores masculinas y femeninas aparecen en árboles separados, haciendo de este árbol una especie dioica. Las flores son verduscas, de aproximadamente 4 mm de ancho y se desarrollan en panículas laterales y muy ramificadas. La fruta, una drupa de alrededor de 0.19 mm de diámetro, de oblonga a ovoide y de una sola semilla, tiene una superficie corrugada cuando seca (19). La semilla es carnosa, con cotiledones doblados (5, 17).

La florescencia muestra un máximo entre mayo y noviembre, mientras que la fruta cae de octubre a diciembre. Existe hasta cierto punto una producción de flores y fruto en otras temporadas durante el año, a la vez que una considerable variación anual. Las frutas vacías por lo común caen antes que aquellas que son fértiles. En un período durante el otoño de 1963, dos tercios de la cosecha estuvo compuesta de frutas vacías, aunque una segunda cosecha de menor tamaño con semillas viables apareció más tarde. Se reporta que el estrés por los rayos gamma ha llevado a una caída de frutas más temprana y mayor (6). Las frutas se pueden encontrar por lo general en abundancia bajo las copas de los árboles maternos.

Producción de Semillas y su Diseminación.—De las frutas que caen, se encontró que aquellas de un color oscuro fueron más pesadas que las frutas de un color verde, con 60 frutas por kilogramo, comparado a 73 por kilogramo, y más viables, hasta un 22 por ciento, comparado con hasta un 5 por ciento en las verdes. Las frutas completamente desarrolladas tienden a hundirse al ser colocadas en agua. De aquellas que flotan, la mayoría se encuentran huecas, aunque hasta el 33 por ciento de ellas podría ser aun viable. El período de viabilidad bajo condiciones naturales es corto

pero se desconoce con precisión. Se sabe que unas pocas semillas han sobrevivido 5 semanas en almacenamiento expuestas al aire.

La germinación es epigea y tiene lugar en unos pocos días bajo condiciones húmedas y sombreadas. Bajo una exposición al sol pleno, la germinación es menor que en la sombra: un 11 por ciento comparada a un 28 por ciento en una prueba.

Desarrollo de las Plántulas.—En condiciones naturales las plántulas crecen mejor en las pendientes escarpadas bajo una baja intensidad de luz (de 0.07 a 0.05 gcal por cm² por min). Son frágiles y se arraigan en la capa de hojarasca. A una edad de 4 meses alcanzan una altura promedio de 16 cm y típicamente poseen 6 hojas. En algunas áreas puede haber hasta cuatro plántulas por metro cuadrado. Pocas plántulas crecen más allá de esta etapa y sólo la mitad sobrevive después de los 8 meses. El crecimiento continuo de las plántulas sobrevivientes bajo condiciones de luz intermedias es lento. La fotosíntesis neta es baja (60 mg de carbono por m² por hora) y la relación de la fotosíntesis neta a la respiración es de 0.78 (12).

Se ha encontrado que las plántulas en el vivero durante su primer mes no toleran la exposición al sol directo. Bajo condiciones sombreadas las plántulas alcanzaron una altura de 22 cm en 6 meses. Al igual que muchas otras especies con semillas grandes, el tabonuco no sobrevive el transplante con las raíces desnudas. En contraste, se ha obtenido una supervivencia del 85 por ciento con el uso de contenedores con un terrón intacto rodeando las raíces. A los 9 años, los árboles tuvieron una altura de 3.0 a 4.3 m y un d.a.p. de 3.8 a 5.0 cm (13).

La siembra directa en el bosque ha rendido una germinación de hasta el 33 por ciento, pero los problemas subsecuentes, tales como la pérdida de hojas, la sequía y las enredaderas, previnieron su establecimiento exitoso, de manera que se recomienda el plantado en vez de la siembra.

Reproducción Vegetativa.—No existe evidencia de reproducción vegetativa.

Etapas del Brinzal hasta la Madurez

Crecimiento y Rendimiento.—Los tabonucos maduros en Puerto Rico pueden alcanzar una altura total de 35 m y un d.a.p. de 180 cm. Para los árboles de gran tamaño se calcula una edad de hasta 400 años. Existen unas tablas preliminares de volumen inéditas para la especie y se ha publicado una tabla compuesta para el bosque tipo tabonuco (2). Debido a la naturaleza mixta de los bosques en los cuales se encuentra el tabonuco, su crecimiento y rendimiento por unidad de área forestal carecen de mucha significancia.

El crecimiento en diámetro de los árboles individuales es más rápido en las pendientes y en las cimas no expuestas y para los especímenes de gran tamaño y con dominancia de copa (0.15 cm por año para las copas dominantes en los rodales maduros vs. 0.10 cm por año para las copas suprimidas). Las tasas de crecimiento son lentas si se comparan a las de las especies exóticas plantadas, pero se desconoce cual sería el crecimiento potencial de los tabonucos si se plantaran bajo condiciones similares.

Comportamiento Radical.—La preferencia del tabonuco por las pendientes superiores y las cimas, junto con su obvia supervivencia a los frecuentes vientos huracanados que quiebran las copas en vez de volcar el árbol, indican un sistema radical fuerte y presumiblemente

profundo. Los injertos radicales entre los árboles de esta especie son comunes y pueden verse en tocones que permanecen vivos y continúan desarrollando un tejido calloso sobre la superficie cortada por varias décadas. El número de individuos que puede formar una unión como resultado de los injertos radicales es de entre 10 y 20. Unas masas entrelazadas de raíces densas y profundas se desarrollan cerca de las bases de algunos árboles de gran tamaño, presumiblemente en donde una cantidad inusual de hojarasca se ve atrapada sobre la superficie.

Reacción a la Competencia.—Tomando todo en consideración, el tabonuco se puede clasificar como intermedio en su tolerancia a la sombra. Las plántulas son muy tolerantes. Solamente una minúscula proporción de las semillas que caen producen árboles que alcanzan la madurez. Los factores competitivos incluyen la luz, la humedad, el daño mecánico resultante de la caída de hojarasca o de otros árboles y el estrangulamiento por las enredaderas. Las plántulas, para su mejor supervivencia, necesitan estar libres de competencia hasta que tengan por lo menos 3 ó 4 m de alto.

Las tasas de crecimiento de los árboles establecidos pueden ser aceleradas si los árboles son liberados de la competencia (v.g., de 0.15 cm por año en rodales maduros a 0.66 cm en rodales entresacados). Sin embargo, incluso los árboles maduros sufrirán un estrés severo si se exponen al sol intenso, debido en parte a las quemaduras sufridas por la corteza previamente sombreada. Se ha observado que los árboles severamente aislados en rodales residuales después de las operaciones madereras exhiben una deterioración de la copa y serían una pérdida total en un espacio de 10 años.

Agentes Dañinos.—El éxito del tabonuco en las montañas de las Indias Occidentales es testimonio de su habilidad para soportar huracanes. Muchos árboles no sobreviven y muchos de los sobrevivientes sufren una quiebra de la copa y una pudrición subsecuente del duramen. A pesar de esto, la mayoría de los árboles maduros en Puerto Rico poseen una base sana. Unos pocos árboles muestran una inflamación y úlceras en la corteza que producen una exudación abundante de resina. El agente patógeno se desconoce. El aborto de las frutas es un fenómeno común y probablemente importante cuyas causas se desconocen. Se desconoce a su vez la importancia de la remoción de las semillas fértiles por los psitácidos, otros vertebrados e invertebrados.

USOS

La madera del tabonuco se usa para todo tipo de muebles, ebanistería, molduras interiores, la construcción general y la carpintería. La madera es también útil para jabas, cajas, tejamaniles y botes de pequeño tamaño. Es un sustituto para la caoba en una variedad de usos. La madera en sí es moderadamente pesada, con un peso específico de 0.53 (19). Se seca al aire con facilidad y de manera satisfactoria, sufre un encogimiento moderado y uniforme durante el secado y se mantiene bien en su sitio después de los procesos de manufactura. El tabonuco es una madera moderadamente buena para el trabajo a máquina; se corta y se aserra con facilidad, pero embotará los dientes de las sierras debido a su alto contenido de sílice. La madera de tabonuco rinde unas buenas superficies con el cepillado, el lijado, la escopladura y el tallado (el torneado y el taladrado son más difíciles). Se

encola con facilidad, agarra bien los clavos, acepta bien el tinte y toma un acabado muy atractivo con el barniz o la laca. La madera es sólo ligeramente resistente a la descomposición, durando 3 años o menos en el suelo y es difícil de impregnar con preservativos ya sea por métodos a presión o sin presión (11, 12, 18). La madera del tabonuco se compara favorablemente con la caoba y el abedul (24).

En el pasado los campesinos usaban la resina del tabonuco para hacer velas y antorchas, para calafatear botes, como incienso y para propósitos medicinales. La cotorra puertorriqueña amenazada, de extinción se alimenta de las semillas del tabonuco.

GENETICA

Los trabajadores en los aserraderos han reconocido dos razas de tabonuco basándose en la cantidad de color rojo y en otras propiedades visibles de la madera. Se han observado otras variaciones, tales como la forma de la fruta. La significancia genética de estas variaciones, si alguna existe, se desconoce. Tabonuco tiene un volumen nuclear de $52.6 \mu^3$ (9) y las hojas en la sombra parecen contener menos ADN que las hojas en el sol, 590 Mg por g, comparado con 715 Mg por g.

LITERATURA CITADA

1. Beard, J.S. 1949. The natural vegetation of the Windward and Leeward Islands. Oxford Forestry Memoirs 21. Oxford, UK: Clarendon Press. 192 p.
2. Briscoe, C.B.; Wadsworth, F.H. 1970. Stand structure and yield in the tabonuco forest of Puerto Rico. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: B79-B90.
3. Canoy, Michael J. 1970. Deoxyribonucleic acid in rain forest leaves. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: G69-G79.
4. Crow, T.R.; Weaver, P.L. 1977. Tree growth in a moist tropical forest of Puerto Rico. Res. Pap. ITF-22. Río Piedras, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Institute of Tropical Forestry. 17 p.
5. Cuatrecasas, José. 1957. The American species of *Dacryodes*. Tropical Woods. 106: 46-65.
6. Estrada Pinto, Alejo. 1970. Phenological studies of trees at El Verde. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: D237-D270.
7. Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. San José, Costa Rica: Tropical Science Center. 206 p.
8. Kalkman, C. 1954. Revision of the Burseraceae of the Malaysian area in the wider sense. Blumea. 7(3): 498-552.

9. Koo, F.K.S.; Irizarry, Edith R. de. 1970. Nuclear volume and radio-sensitivity of plant species at El Verde. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: G15-G20.
10. Longwood, Franklin R. 1961. Puerto Rican woods: their machining, seasoning, and related characteristics. Agric. Handb. 205. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 98 p.
11. Longwood, Franklin R. 1962. Present and potential commercial timbers of the Caribbean with special reference to the West Indies, the Guianas, and British Honduras. Agric. Handb. 207. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 167 p.
12. Lugo, Ariel. 1970. Photosynthetic studies on four species of rain forest seedlings. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: I81-I102.
13. Marrero, José. 1948. Forest planting in the Caribbean National Forest: past experience as a guide for the future. Caribbean Forester. 9: 85-146.
14. Odum, Howard T. 1970. Summary, an emerging view of the ecological system at El Verde. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: I191-I289.
15. Odum, Howard T.; Drewry, George; Kline, J.R. 1970. Climate at El Verde, 1963-1966. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: B347-B418.
16. Odum, Howard T.; Pigeon, Robert F., eds. 1970. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension. 1599 p.
17. Record, Samuel J.; Hess, Robert W. 1943. Timbers of the New World. New Haven, CT: Yale University Press. 640 p.
18. Reid, David. 1942. Creosote penetration in tabonuco wood as affected by preliminary boiling treatments in organic solvents. Caribbean Forester. 4(1): 23-34.
19. Smith, Robert Ford. 1970. The vegetation structure of a Puerto Rican rain forest before and after short-term gamma irradiation. En: Odum, H.T.; Pigeon, R.F., eds. A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, TN: U.S. Atomic Energy Commission, Division of Technical Information Extension: D103-D104.
20. Stehlé, H. 1946. Les types forestiers des Iles Caraibes. Caribbean Forester. 7 (suplemento): 337-709.
21. Wadsworth, Frank H. 1949. The development of the forest land resources of the Luquillo Mountains, Puerto Rico. Ann Arbor, MI: University of Michigan. 481 p.
22. Wadsworth, Frank H. 1953. New observations of tree growth in tabonuco forest. Caribbean Forester. 14(3-4): 106-111.
23. Wadsworth, Frank H. 1954. Tropical rain forest. En: General Papers, 4th World Forestry Congress; Dehra Dun, India. [Lugar de su publicación desconocido]: [Editor desconocido]: 119-129.
24. Wellwood, R.W. 1946. The physical-mechanical properties of certain West Indian timbers. Caribbean Forester. 7(2): 151-173.

Previamente publicado en inglés: Lugo, Ariel E.; Wadsworth, Frank H. 1990. *Dacryodes excelsa* Vahl. Tabonuco. En: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., eds. Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 284-287.