

ESTUDIO MORFO-ANATOMICO DE FLORES, FRUTOS Y SEMILLAS DE
Drimys winteri Forst. (canelo)*

Claudia Botti G.**

Angel Cabello L.***

Se realizó un estudio morfo-histológico de flores, frutos y semillas de canelo (Drimys winteri Forst.) para determinar si el bajo porcentaje de germinación de esta especie es de origen morfológico o anatómico. Se recolectó material de la Reserva Nacional Río Clarillo, Región Metropolitana (33° 14' S y 70° 30' W). Para las preparaciones histológicas se utilizó la inclusión en parafina (Histosec) y en plástico JB-4 (Polyscience, Inc.).

Se describe la anatomía de flores, frutos y semillas de canelo, demostrándose que el bajo porcentaje de germinación que presenta esta especie en ensayos de vivero, se debe a una latencia interna causada por un embrión rudimentario. El embrión de la semilla madura alcanza un estado globular o acorazonado, siendo sus dimensiones 0.3 mm de largo y 0.15 mm de ancho. Los procesos de desarrollo del saco embrionario, fertilización y luego formación de endosperma son normales. Se plantea la existencia de una latencia morfológica posiblemente combinada con una condición fisiológica particular.

SUMMARY

Flowers, fruits and seeds of Drimys winteri Forst (canelo) were morphologically and histologically studied to determine whether the low germination percentage of this species observed in nursery trials is due to its morpho-anatomic characteristics.

The plant material studied was obtained from Río Clarillo National Reserve in the Metropolitan Region (33° 14' S 70° 30' W). Embedding in paraffin (Histosec) and JB-4 plastic (Polyscience, Inc.) was used for the histological preparations.

Anatomical descriptions of flowers, fruits and seeds are given for the different maturation stages. It is demonstrated that the germination problem arises from an internal embryonic latency caused by a rudimentary embryo. The mature seed's embryo presented a poor development reaching 0.3 mm in length and 0.15 mm in width. The development of the embryonic sac, fertilization and, later,

* Financiado por el Departamento de Investigación y Bibliotecas. U. de Chile. Proyecto A-1070.8422.

** Ing. Agr. M.Sc. Profesora del Departamento de Producción Agrícola. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile. Casilla 9206 Santiago.

*** Ing. Forestal. Profesor del Departamento de Silvicultura. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile. Casilla 9206 Santiago.

endosperm formation occurred as normal processes. The possibility of a morphological latency associated to a particular physiological conditions is not discarded.

INTRODUCCION

El canelo es una especie autóctona que crece entre el río Limarí por el norte (30° 40' S y 71° 32' W) y el Cabo de Hornos por el sur (56° S y 67° 20' W), en diferentes localidades y altitudes. El centro de su rango de distribución es Chiloé, donde forma inmensas reservas. En las regiones más altas y secas del norte es un arbusto o árbol pequeño. En las zonas bajas al sur de Curicó, y especialmente en Chiloé, es un árbol de hasta 30 m de altura con un tronco muy recto y cilíndrico que alcanza diámetros de 1 m. Una de las características más interesantes de esta especie es que su madera presenta fibras de gran longitud, incluso más largas que las del pino insigne, las cuales podrían ser utilizadas en industrias de celulosa, especialmente en aquellas zonas de escaso desarrollo económico como es Chiloé (Donoso, 1978). A esto debe agregarse que su corteza es rica en vitamina C, taninos, aceites esenciales y sustancias antibacterianas. En el último tiempo se han descubierto aplicaciones en el tratamiento del cáncer (Donoso, 1978; Hoffmann, 1982). Es una especie de interés científico por carecer de vasos xilemáticos, como excepción dentro de las Angiospermas, lo cual la clasifica como un taxon muy primitivo (Donoso, 1978). *Drimys winteri*, y en general la familia Winteraceae, ha sido estudiada por numerosos investigadores en relación a su clasificación taxonómica (Hutchinson, 1921; Smith, 1943), morfología (Hutchinson, 1921; Urban, 1934; Bayley y Swamy, 1951), composición química (Santos, 1954; Rojas, 1971, Rojas et al,

1975) y aspectos ontogénicos de algunos tejidos (Gifford, 1951; De Boer y Bouman, 1974). Sin embargo, no existen antecedentes sobre el desarrollo e histología de los frutos y semillas, aspecto de especial interés debido al bajo porcentaje de germinación que presenta esta especie en ensayos de vivero. Donoso y Cabello (1978) señalan que semillas sin tratamiento no germinan al cabo de 60 días de ensayo, y que semillas previamente estratificadas durante 90 días a 4°C sólo alcanzan un 26% de germinación a los 60 días.

El objetivo de este trabajo fue determinar si existen factores morfológicos o histológicos que constituyan una barrera en la germinación de esta especie, a través del análisis de diferentes estados de desarrollo desde la flor hasta la semilla madura.

MATERIAL Y METODO

El material se recolectó en marzo de 1983 en la Reserva Nacional Río Clarillo, Comuna de Pirque, Provincia Cordillera, Región Metropolitana (33° 44' W y 70° 30' S). Las yemas florales, flores, frutos con distintos estados de desarrollo y semillas se fijaron en FAA (formalina, ácido acético glacial y etanol, 5:5:90 v/v) por un tiempo mínimo de 24 horas. Se deshidrató, gradualmente, en una serie ascendente de alcohol etílico (70; 80; 95 y 100%). Las semillas fueron incluidas en Histosec (parafina sólida) previo un traspaso gradual a xilol para luego ser cortadas en un micrótomos rotatorio a 8-10 µm de espesor. Las secciones fueron teñidas con ácido tánico-cloruro de Fe (Foster, 1934) y safranina 1% solución alcohólica y luego con verde rápido al 0,2% solución alcohólica. El resto del material en estudio fue infiltrado con plástico JB-4 (Po-

lyscience Inc.), directamente después de la deshidratación. Una vez endurecido se cortó con cuchilla de vidrio en ultramicrotomo a 2-4 µm de grosor. Los cortes se tiñeron con reactivo de Schiff y azul de toluidina al 0.5% solución acuosa (Botti y Vasil, 1984).

Paralelamente, se estudió el desarrollo gradual del embrión de semillas sembradas entre los meses de abril a diciembre de 1983, muestreando 25 semillas cada 15 días. Esto se realizó disectando la semilla bajo un binocular y extirpando el embrión. Algunas de estas semillas fueron, además, fijadas en FAA e incluidas en parafina para destinarlas a un estudio anatómico.

RESULTADOS Y DISCUSION

Estudio anatómico

Características morfológicas generales

Las flores se presentan en inflorescencias tipo umbela. Cada flor tiene 2 sépalos membranosos y rojizos y 4 a 14 pétalos blancos, también membranosos y lanceolados. Ellas son hermafroditas, con numerosos estambres (30-40) y pistilos (4-10). Los ovarios son súperos, uniloculares con numerosos óvulos (9-18). Los frutos son bayas alargadas de color negro violáceo en la madurez, que contienen de 9 a 18 semillas de color negro brillante, pequeñas (3-4,5 mm), lisas, alargadas y curvas (reniformes). Estas características morfológicas concuerdan, en general, con las de Smith (1943), Hoffmann (1982) y Rodríguez et al (1983).

El embrión se encuentra restringido a la punta del extremo más aguzado de la semilla, y cuando ésta madura, es rudimentario. Es decir, es un embrión muy pequeño, de forma ovoide o acorazonada,

que no ha completado su desarrollo al momento de dispersarse la semilla.

Anatomía de flores, frutos y semillas

La yema floral se encuentra protegida por una escama de estructura simple que presenta epidermis adaxial y abaxial de 1 capa de células, 5-6 hileras de parénquima esponjoso con glándulas esquizógenas y haces vasculares distribuidos a lo largo de este tejido. A medida que la yema madura, las células de esta escama van perdiendo su citoplasma y se aplastan.

Los sépalos y pétalos muestran una epidermis uniseriada de células casi isodiamétricas, fuertemente cutinizadas y cuticularizadas, y cuya pared tangencial externa es notoriamente convexa y gruesa. El citoplasma de ambas epidermis se tiñe intensamente con azul de toluidina. No se observan tricomas ni estomas. El mesófilo está formado por células parenquimáticas de pared delgada que dejan grandes espacios intercelulares, salvo el primer estrato bajo la epidermis que presenta paredes celulares gruesas y la misma reacción a la tinción que las células de la epidermis. El mesófilo consta en su mayor parte de 3-6 hileras de células, pero el grosor aumenta hacia la base del pétalo constituido por 15-20 hileras y disminuye hacia la punta del pétalo terminando en 1-2 células de grosor. Las células de este tejido muestran una reacción muy variable a la tinción debido a la distinta concentración de compuestos polifenólicos. El mesófilo incluye abundantes glándulas esquizógenas en asociación con los haces vasculares.

Los estambres constan de un filamento muy grueso desde la base hasta la antera que es bilobulada y tetralocular. Está formado por 12 a 13 corridas de células parenquimáticas con numerosas glándulas esquizógenas, protegido por una

epidermis muy bien diferenciada, de paredes gruesas, que se presenta fuertemente cuticularizada y cutinizada hasta la mitad de las paredes radiales y con el citoplasma intensamente teñido. Un haz vascular anficribal recorre el filamento por el centro de la masa parenquimática hasta el conectivo. Este último es muy grueso, y está formado de pequeñas células parenquimáticas, poco diferenciadas con glándulas esquizógenas dispersas interiormente o inmediatamente bajo la epidermis. Smith (1943) menciona que las especies de Chile continental, Patagonia y Juan Fernández tienen un conectivo no glandular o con pequeñas glándulas muy inconspicuas en comparación con las especies del género *Drinys* de Brasil y otros países del norte, que muestran numerosas glándulas inmersas o superficiales. En efecto, bajo la lupa el conectivo parece ser aglandular, sin embargo en un corte histológico las glándulas son fácilmente visibles y bastante numerosas. Las anteras son basifijas y con dehiscencia longitudinal extrorsa. Al estado de yema floral las anteras se presentan casi totalmente maduras, con granos de polen al estado de tétradas o ya libres, con una exina con ornamentación reticulada. Se observan restos de tapete rodeando los granos de polen, un endotecio de paredes engrosadas con citoplasma y núcleo en degeneración y una epidermis de células aplanadas.

El gineceo está formado por numerosos carpelos (3-12) libres formando ovarios globosos, claviformes y arqueados hacia un lado (Rodríguez *et al.*, 1983) con estilos muy cortos, laterales que terminan en estigmas pequeños e introrsos. Los estilos son macizos y están constituidos por una epidermis y tejido parenquimatoso, que en la parte central es algo papiloso y de células más alargadas constituyendo un tejido de transmisión para el tubo polínico. Los ovarios son

súperos, uniloculares y los numerosos óvulos en su interior se presentan biseriados (Fig. 1) y originados de las dos placetas ventrales cercanas al lugar de inicio del estilo. Cada ovario tiene una epidermis externa de una corrida de células pequeñas, fuertemente teñidas con azul de toluidina, con paredes celulares y cutícula algo más delgada que las de las otras estructuras florales. El mesófilo consta de 6-10 corridas de células parenquimáticas con abundantes glándulas dispersas. Las células del mesófilo más externo son redondeadas a ovaladas, de paredes levemente engrosadas. Todas las células del mesófilo, salvo las que forman parte del tejido vascular, se tiñen intensamente con azul de toluidina.

Los óvulos son anátropos, bitégmicos y crasinucelados (Fig. 2). De acuerdo a De Boer y Bouman (1974) el tegumento interno se forma antes que el externo. Consta de 3 hileras de células al rodear la nucela, pero se engruesa hasta 8-9 hileras de células frente a la micrópila. Estas células presentan abundante tanino que se tiñe fuertemente. El tegumento externo se desarrolla sólo en el lado opuesto al funículo y consta de 3 estratos celulares en toda su extensión. Las células de la capa más externa se observan muy teñidas, completamente llenas de taninos y compuestos polifenólicos. El funículo es grueso, de 6-7 corridas de células, con una epidermis también fuertemente teñida, y un haz vascular que le recorre hasta la chalaza. La nucela tiene 13-14 hileras de células de ancho, y forma el saco embrionario a 5-6 filas desde la micrópila. Se observan las sinérgidas y célula huevo en la zona superior cercana a la micrópila, el núcleo secundario y las 3 antípodas en la base del saco (Figs. 3-4).

Cuando el óvulo ha sido fertilizado (Figs. 5, 6 y 7) se inicia el desarrollo

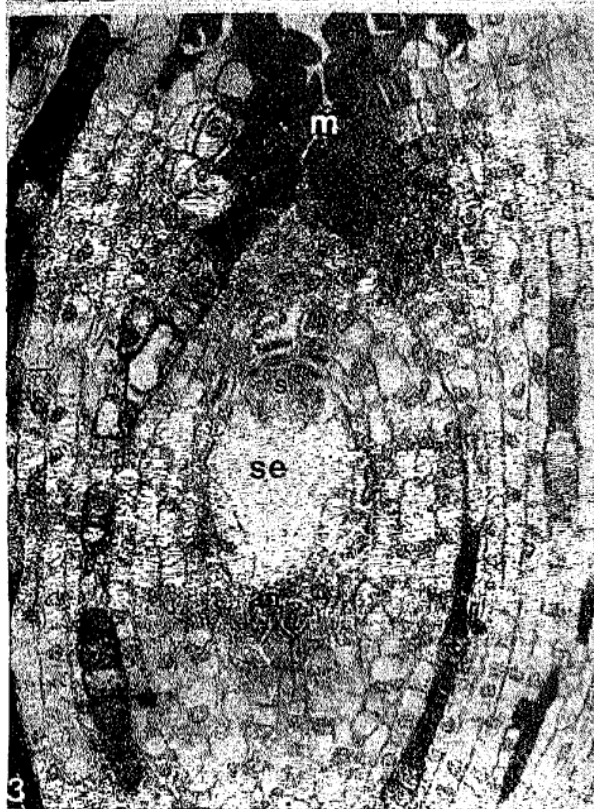
del endosperma y el crecimiento del ovario. Este no desarrolla cambios celulares notorios, sólo un aumento en el número y tamaño de las células. Un mes después de la fertilización el fruto ha aumentado 3 ó más veces su tamaño, aún cuando esto es variable, pues generalmente se desarrolla mucho más uno de los frutos de la misma flor que los adyacentes. Las células de los tegumentos de los óvulos comienzan a aplastarse quedando, finalmente, la epidermis externa del tegumento externo y del funículo formando la testa de la semilla. Las células de esta epidermis se agrandan radialmente, engruesan sus paredes y toman un color café oscuro, debido a la acumulación de sustancias fenólicas, formando una testa relativamente dura, quebradiza, de color oscuro y brillante. Rodeando el endosperma que se formó por la fertilización del núcleo secundario, quedan en un comienzo, 2 ó 3 hileras de células algo aplastadas que corresponden al tegumento interno, pero al madurar permanece sólo una fila de células globosas llenas de sustancias aceitosas (Fig. 8). El endosperma se desarrolla rápidamente llenando todo el saco embrionario salvo el espacio que queda ocupando el embrión, que no continúa su desarrollo más allá de un estado globular o acorazonado de aproximadamente 0,3 mm de largo x 0,15 mm de ancho. Es decir, permanece rudimentario en la semilla madura (Fig. 8). Las células endospermáticas se llenan de almidón y engruesan sus paredes.

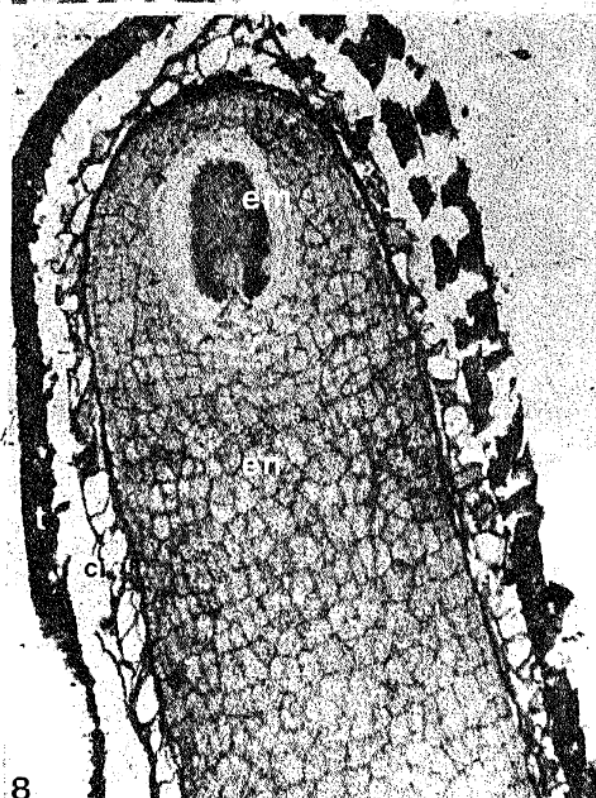
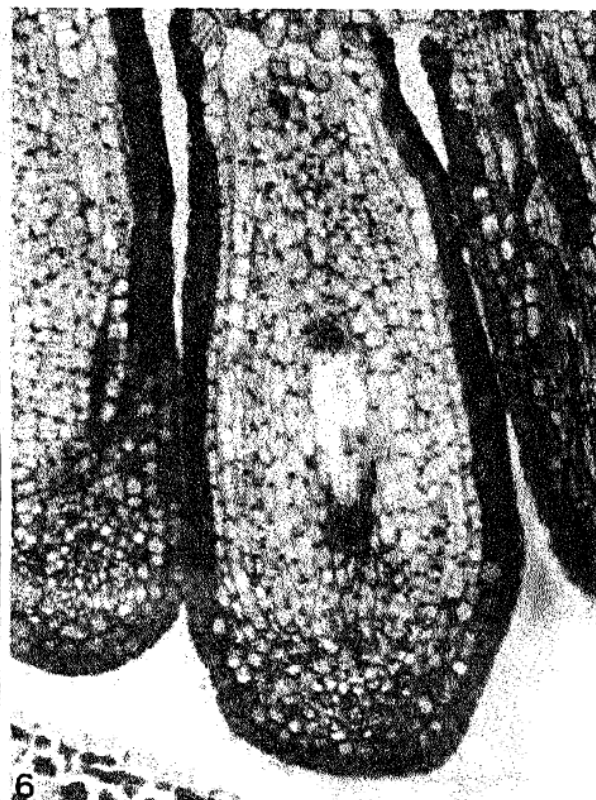
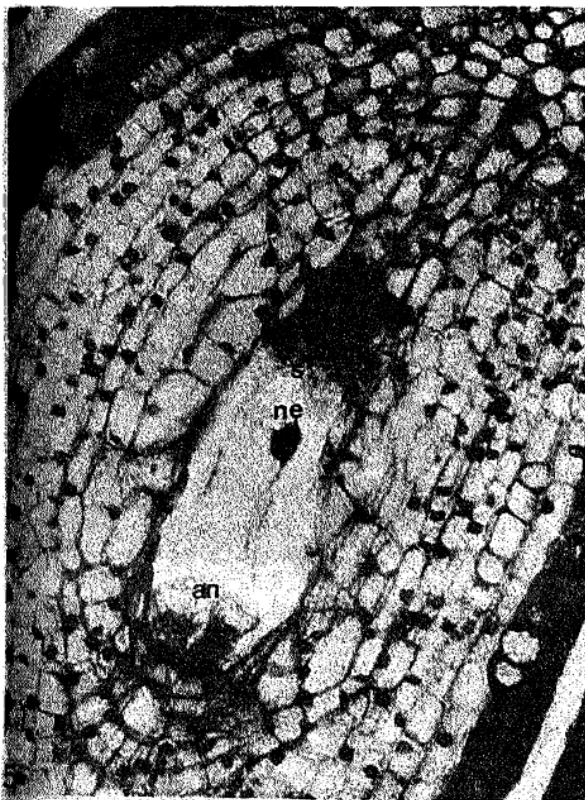
El fruto maduro presenta una epidermis externa de células muy pequeñas, un mesocarpio carnoso de células parenquimáticas grandes y una epidermis interna. Pequeños haces vasculares se encuentran dispersos en el mesocarpio. Previo a la senescencia y abscisión del fruto, sus tejidos se deshidratan y adelgazan quedando, finalmente, como una delgada cubierta envolvente de las semillas.

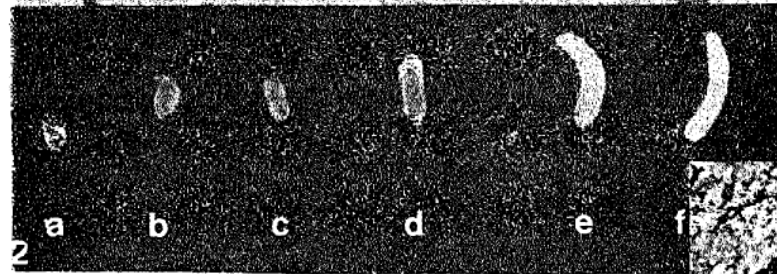
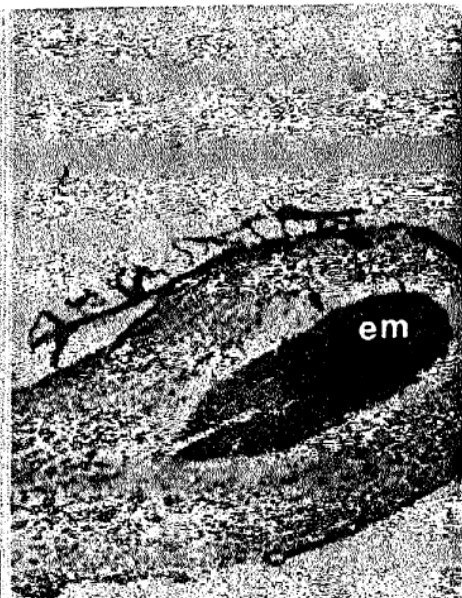
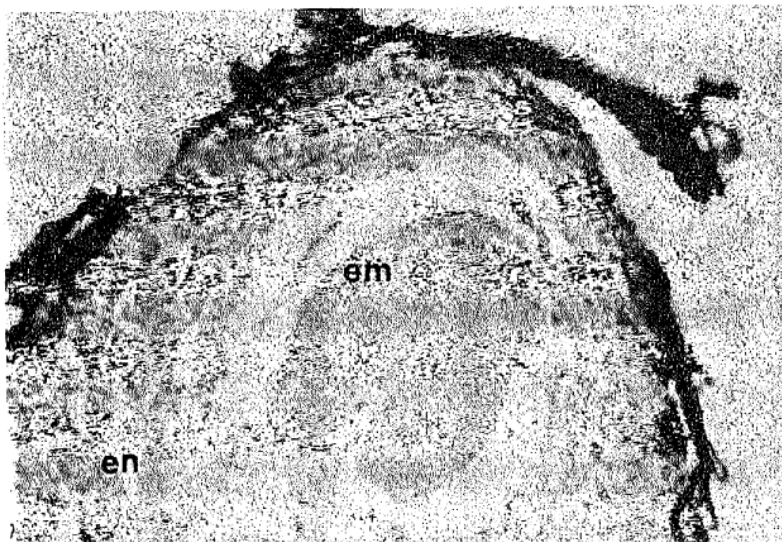
Desarrollo del embrión

El estudio morfo-anatómico del embrión, realizado cada 15 días para los distintos meses de siembra, demostró que las semillas sembradas en abril iniciaron el desarrollo de sus embriones a los 60 días, logrando la salida de la radícula sólo a los 105 días (Fig. 12). Las siembras de mayo, junio, julio y agosto presentaron un inicio del desarrollo de los embriones entre los 30 y 45 días después de la siembra, y el crecimiento del embrión se fue haciendo progresivamente más rápido, observándose que las semillas sembradas en agosto lograron la aparición de sus radículas a los 75 días (Figs. 9, 10, 11 y 13). Algunas de las semillas sembradas en septiembre mostraron desarrollo del embrión al cabo de 45 días, desde la siembra; sin embargo, un alto porcentaje de ellos presentó un desarrollo muy escaso o nulo. En las semillas sembradas en octubre, noviembre y diciembre no se observó desarrollo del embrión. Estos resultados sobre el desarrollo embrional concuerdan plenamente con los obtenidos paralelamente en un ensayo de germinación (Cabello y Botti, 1987), donde las capacidades germinativas variaron entre 75,0 y 96,3% para las siembras efectuadas entre abril y agosto, llegando sólo a 10,7% en septiembre y no produciéndose germinación en las siembras realizadas entre octubre y diciembre.

El tipo más común de latencia embrionaria es aquélla en que el embrión, aunque se encuentra morfológicamente maduro, es incapaz de germinar. Sin embargo, un tipo de latencia interna relativamente poco común es el causado por embriones inmaduros (Koslowski, 1971). El escaso desarrollo del embrión generalmente no se considera como una latencia y por eso ha sido poco estudiado (Nikolaeva, 1967). No obstante, en numerosas especies los embriones son reducidos y ca-







10

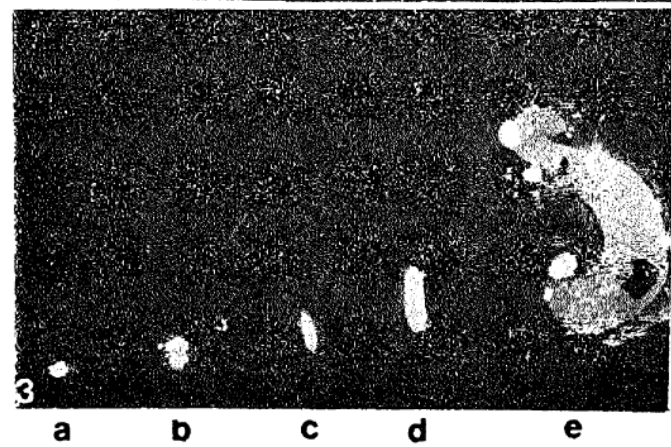


Fig. 1 : Corte longitudinal de un ovario (o) de canelo, con numerosos óvulos (ov) en su interior. En la periferia se observan los pétalos (p) X 30.

Fig. 2 : Corte longitudinal de un óvulo anátropo de canelo, donde se observa el funículo (fu), tegumento externo (te), tegumento interno (ti), nucela (n) y saco embrionario (se) con sinérgidas (s) y antípodas (an) X 80.

Figs. 3 y 4: Cortes longitudinales de óvulos mostrando la micrópila (m), saco embrionario (se) con sinérgidas (s) y antípodas (an) (Fig. 3), y célula huevo (ch) y núcleo secundario (ns) (Fig. 4). X 160.

Fig. 5 : Corte longitudinal de óvulo fertilizado donde se observa el núcleo endospermático (ne) sinérgidas (s) y antípodas (an). X 160.

Figs. 6 y 7: Cortes longitudinales de óvulos fertilizados. Se puede apreciar al inicio del desarrollo del endosperma (en) y la disminución del grosor en los tegumentos que ya han formado las cubiertas seminales con gran acumulación de sustancias fenólicas X 80.

Fig. 8 : Corte longitudinal de una semilla donde se observa el embrión rudimentario (em), endosperma (en) con acumulación de almidón, cubierta seminal interna (ci) de células algo globosas y testa (t) X 20.

Figs. 9, 10 y 11: Cortes longitudinales de semillas de canelo donde se muestra el desarrollo del embrión recién sembrado (agosto) (Fig. 9) X 40, a los 60 días de sembrado (Fig. 10) X 11,5 y a los 75 días de la siembra X 50 (Fig. 11).
(ap = ápice de brote; co = cotiledones).

Figs. 12 y 13: En estas figuras se compara el desarrollo lento del embrión de semillas sembradas en abril (Fig. 12) con el desarrollo rápido de semillas sembradas en agosto (Fig. 13).

a : embrión a los 15 días de sembrado X 4
b : embrión a los 30 días de sembrado
c : embrión a los 45 días de sembrado
d : embrión a los 60 días de sembrado
e : embrión a los 75 días de sembrado
f : embrión a los 90 días de sembrado

recen de diferenciación (Bhatnagar y Johri, 1972), permaneciendo, a veces, incluso como un pro-embrión (Nikolaeva, 1967), como es el caso de Ilex opaca donde el volumen del embrión corresponde al 0.04% del endosperma (Villiers, 1972). Las orquídeas, asimismo, poseen embriones escasamente diferenciados y no presentan endosperma (Crocker y Barton, 1957; Bhatnagar y Johri, 1972; Bewley y Black, 1978); ocurriendo el término del desarrollo bajo condiciones de simbiosis con un hongo endofítico (Nikolaeva, 1967; Côme, 1975; Hartmann y Kester, 1975).

En la mayor parte de las especies que poseen semillas con embriones incompletamente desarrollados, éstos se encuentran embebidos en un endosperma con suficiente material de reserva (Hartmann y Kester, 1975) y el escaso desarrollo del embrión es menos pronunciado, como es el caso de Fraxinus excelsior, Euonymus spp. (Nikolaeva, 1967), Fraxinus nigra, Fraxinus mandshurica var. japonica (Koller, 1972), Ranunculus ficaria (Bewley y Black, 1978), Pinus koraiensis y Viburnum spp. (Villiers, 1972).

En las semillas maduras de canelo, el endosperma se diferencia normalmente, conteniendo abundantes sustancias de reserva y ocupa casi la totalidad del volumen de la semilla. Sin embargo, el embrión alcanza escaso desarrollo, presentándose como un pro-embrión al estado globular o acorazonado. Esto corresponde a un embrión rudimentario.

Aparentemente, la presencia de un embrión rudimentario es característico de semillas de especies tropicales, ya que se ha descrito para especies de las familias Palmaceae, Magnoliaceae, Araliaceae y Paeoniaceae (Nikolaeva, 1967; Hartmann y Kester, 1975). Generalmente este tipo de impedimento germinativo es el único presente en las especies tropi-

cales. Sin embargo, en especies de zonas templadas, frecuentemente se encuentra combinado con un estado de latencia profunda o con cubiertas duras impermeables al agua o a los gases (Nikolaeva, 1967).

Se concluye que esta especie presenta una latencia morfológica, y que el retardo en la germinación se debe a la presencia de un embrión rudimentario. Es probable que el canelo presente, además del embrión rudimentario, un retardo en la germinación debido a una latencia fisiológica causada por una impermeabilidad en la cubierta seminal, la que sirve para inhibir completamente la germinación puede retrasarla, ya que el tegumento interno del óvulo se transforma, en la semilla madura, en una hilera de células globosas, con abundante contenido aceitoso. No se descarta tampoco, que la latencia morfológica se combine además con algún otro tipo de latencia fisiológica como la presencia de inhibidores de la germinación.

BIBLIOGRAFIA

- BAILEY, I.W. y SWAMY, B.G.L. 1951. The conduplicate carpel of Dicotyledons and its initial trends of specialization. *Amer. Jour. Bot.* 38:373-379.
- BEWLEY, J.D. y BLACK, M. 1978. *Physiology and biochemistry of seeds*. Berlín, Springer-Verlag. 306 p.
- BHATNAGAR, S.P. y JOHRI, B.M. 1972. Development of angiosperm seeds. En: Kozłowski, T.I. (ed.) *Seed biology*. New York, Academic Press. v. 1, pp. 77-149.
- BOTII, C. y VASIL, I.K. 1984. Plastic embedding for light microscopy. En: Vasil, I.K. (ed). *Cell Culture and*

- Somatic Cell Genetics of Plants. Orlando, Florida. Academic Press. v. 1, pp. 684-688.
- CABELLO, A. y BOTTI, C. 1987. Estudio de germinación en Drimys winteri Forst. (canelo). Santiago, Universidad de Chile. Ciencias Forestales (En prensa). Vol. 5 N° 6.
- CROCKER, W. y BARTON, L.V. 1957. Physiology of seeds. Waltham, Mass. Chronica Botanica. 267 p.
- COME, D. 1975. Quelques problèmes de terminologie concernant les semences et leur germination. En: Chaussat, R.; Le Deunff, Y. (eds.). La germinación des semences. París, Gauthier-Villars. pp. 11-26.
- DE BOER, R. y BOUMAN, F. 1974. Integumentary studies in the Polycarpaceae III. Drimys winteri (Winteraceae). Acta Bot. Neerl. 23(1):19-27.
- DONOSO, C. 1978. Dendrología, árboles y arbustos chilenos. 2a. ed. Santiago, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Manual N° 2, 142 p.
- DONOSO, C. y CABELLO, A. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. Ciencias Forestales. 1(2):31-41.
- FOSTER, A.S. 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissue. Stain Tech. 9: 91-92.
- GIFFORD, E. Jr. 1951. Ontogeny of the vegetative axillary bud in Drimys winteri var. chilensis. Am. Jour. Bot. 38:234-243.
- HARTMANN, H. y KESTER, D. 1975. Plant propagation, principles and practices. 3a. ed. New Jersey, Prentice Hall. 662 p.
- HOFFMANN, A. 1982. Flora silvestre de Chile Zona Austral. Santiago, Chile, Ed. Fundación Vlado Gay. 257 p.
- HUTCHINSON, J. 1921. The family Winteraceae. Bull. Mis. Inf. New. pp. 185-191.
- KOLLER, D. 1972. Environmental control of seed germination. En: Kozlowski, T.T. (ed.) Seed Biology. New York. Academic Press. v. 2. pp. 1-101.
- KOZLOWSKI, T.T. 1971. Growth and Development of Trees. New York. Academic Press. v. 1., 443 p.
- NIKOLAEVA, M.G. 1967. Physiology of deep dormancy in seeds (Translated from Russian by Z. Shapiro). Leningrad, Academy of Sciences of the U.S.S.R. V. L. Komarov Botanical Institute. 220 p.
- RODRIGUEZ, R. y MATTHEI, O.; QUEZADA, M. 1983. Flora arbórea de Chile. Concepción. Ed. de la Universidad de Concepción. 407 p.
- ROJAS, M. 1971. Composición química de la madera de canelo (Drimys winteri) procedentes de la zona de Llanquihue y Chiloé. Tesis Universidad Técnica Santa María, Valparaíso.
- ROJAS, M.; PISTONO, L. y BLUNTH, E. 1975. Densidad, largo de fibras y composición química de la madera de canelo (Drimys winteri Forst.) Santiago, Chile, Instituto Forestal, Informe Técnico N° 53. 60 p.

SANTOS, G. 1954. Revisión de los estudios químicos del Drimys winteri e investigación de los alcaloides. Tesis Quim. y Farm. Santiago, Universidad de Chile, Facultad de Química y Farmacia. 18 p.

SMITH, A. 1943. The American Species of Drimys. Jour. Arnold Arb. XXIV (1):1-33.

URBAN, O. 1934. Botánica de las plantas endémicas de Chile. Concepción, Soc. Impresora y Litográfica Concepción. 291 p.

VILLIERS, T.A. 1972. Seed dormancy. En: Kozlowski, T.T. (ed.) Seed biology. New York. Academic Press. v. 2, pp. 219-281.