

ANATOMIA DE LA MADERA DE NUEVE LEGUMINOSAS DE VENEZUELA

Argélia Silva¹
Carlos Blanco²
Helga Lindorf³

RESUMEN—Se estudió la estructura microscópica del leño de especies de las tres sub-familias de leguminosas, con el fin de determinar caracteres distintivos de cada uno de estos taxa.

Las observaciones se realizaron en: *Acacia macracantha*, *Bauhinia aculeata*, *Calliandra gracillis*, *Cassia spectabilis*, *Coursetia arborea*, *Erythrina poeppigiana*, *Leucaena trichodes*, *Lonchocarpus violaceus*, *Pithecellobium saman*, las cuales fueron colectadas en bosques, deciduos de dos localidades: Colinas del Jardín Botánico de Caracas (900 m.s.n.m.) y cercanías de la población de Charallave, Estado Miranda (500 m.s.n.m.). La metodología seguida fue la usual en estudios anatómicos de madera. Con respecto a la terminología, se siguió la propuesta por la IAWA y la citada por Braun (1970) referente a los tipos histológicos y el parénquima axial. Para cada una de las muestras se analizaron los siguientes aspectos: anillos de crecimiento, número de vasos por mm² y longitud de los elementos; diámetro tangencial y radial de los vasos y patrón de distribución; tipo de perforación; fibras, su naturaleza y distribución; de punteaduras; tipo de parénquima axial y número de células por serie parenquimatosa; tipo y dimensiones de los radios vasculares; estructura estratificada; tipo histológico; tilides y cristales.

De las especies analizadas, las Papilionoideae muestran mayor uniformidad mientras que las Caesalpinioideae y Mimosoideae exhiben mayor variación. Entre los caracteres útiles para diferenciar las Papilionoideae se reportan estructura estratificada y punteaduras ornadas. Se notó un predominio de caracteres avanzados, especialmente en las Papilionoideae, pero también se observaron caracteres poco especializados no solamente en las Caesalpinioideae considerada tradicionalmente el grupo más primitivo, sino también en representantes de las otras dos sub-familias.

Palabras-Clave: Anatomía de la maderas, leguminosae, evolución.

RESUMO—Estudou-se a estrutura microscópica do lenho de algumas espécies das três subfamílias das Leguminosae, com o objetivo de determinar caracteres distintivos de cada um desses taxa. As observações foram feitas nas espécies *Acacia macranta*, *Bauhinia aculeata*, *Cassia spectabilis*, *Coursetia arborea*, *Erythrina poeppigiana*, *Leucaena trichods*, *Lonchocarpus violaceus*, *Pithecellobium saman*, as quais foram coletadas em alguns bosques decíduos. A metodologia usada foi a clássica de estudos de anatomia de madeira. Para cada uma das amostrass foram analisados aspectos como anéis de crescimento, número de vasos por mm² e tamanho dos elementos, tipo de parênquima axial e número de células por série parenquimatosa, tipo e dimensões dos raios vasculares, entre outros. Das espécies analisadas, aquelas pertencentes às Papilionoideae apresentaram maior uniformidade anatômica, enquanto que das Caesalpinioideae e Mimosoideae apresentaram maior variação dos caracteres. Entre os caracteres úteis para diferenciar as Papilionoideae, destacam-se estrutura estratificada e pontuações areoladas. Notou-se um predominio de caracteres avançados nas Papilionoideae, bem como alguns caracteres pouco analisados tanto nas Caesalpinioideae (tradicionalmente um grupotido como primitivo), como nas outras duas subfamílias.

Palavras-Chave: Anatomia de Madeiras, Leguminosae, Evolução.

Introducción

En la Conferencia Internacional sobre Leguminosas (International Legume Conference 1978, resultados publicados en 1981), convocada para considerar la clasificación de este grupo, se hizo la recomendación de mantener las tres subfamilias tradicionales: Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae, dentro de la gran familia Leguminosae o Fabaceae (Polhill & Raven 1981).

¹ Instituto Nacional de Parques, Parque Nacional El Ávila. Caracas, Venezuela.

² Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables. Caracas Venezuela.

³ Universidad Central de Venezuela, Escuela de Biología. Apartado 21201. Caracas 1020, Venezuela.

No se llegó, sin embargo, a conclusiones sobre cuáles son los grupos más afines a las leguminosas ni sobre la posición de esta familia en el esquema general de clasificación de las dicotiledóneas. Asimismo, aun cuando hay una tendencia a considerar las Caesalpinioideae como más primitivas no existen pruebas con cluyentes para dilucidarlo; de hecho, cada subfamilia tiene tanto características más primitivas como más avanzadas con respecto a las otras.

El estudio de los caracteres anatómicos de la madera ha demostrado su utilidad para la taxonomía debido a su tendencia a ser menos variables que los caracteres externos. En este sentido, y con relación a las leguminosas, son muy importantes las investigaciones de Cozzo (1948, 1950, 1951) y, más recientemente, Baretta-Kuipers (1973, 1979, 1981, 1982), entre otros. No obstante, como señala esta última autora (1981) la información derivada del estudio anatómico del leño no ha sido empleada en conjunto con la taxonomía clásica con la frecuencia que sería recomendable. Indica, además, que en el caso particular de las leguminosas, la investigación basada en la comparación anatómica y sistemática del leño de diferentes especies es muy escasa todavía.

Entre los aspectos que se recomienda considerar en los estudios anatómicos de la madera de leguminosas se han señalado los siguientes (Baretta-Kuiper 1981): 1) tratar de establecer una secuencia filogenética de las subfamilias; 2) investigar si existen caracteres distintivos de la estructura del leño mediante los cuales se puedan diferenciar las tres subfamilias; 3) investigar si la estructura del leño puede servir para establecer delimitaciones genéricas y tribales.

Tomando en cuenta las recomendaciones anteriores, quisimos contribuir al conocimiento de la madera de leguminosas de Venezuela y tratar de establecer caracteres distintivos de las subfamilias. Nuestros resultados forman parte de una investigación global de naturaleza anatomo-ecológica realizada en plantas de bosques deciduos que incluye el estudio de diversas familias de angiospermas.

Materiales y metodos

Las muestras de *C. arborea*, *C. gracillis* y *A. macracantha* se colectaron en la región de Charallave, Edo. Miranda, Venezuela, la cual corresponde según Holdridge (Ewel y Madriz 1968) a la transición entre bosque muy seco a seco tropical; de acuerdo a la UNESCO (González et al. 1978), corresponde a un Bosque Tropical Deciduo por la Sequía. Las muestras correspondientes a las especies restantes fueron colectadas en el bosque deciduo del Jardín Botánico de Caracas, Venezuela. En todos los casos se tomaron muestras del tallo a la altura del pecho.

Las medias reportadas en este trabajo se obtuvieron a partir de 50 medidas para aquellos rasgos referidos a los vasos y a 30 medidas para aquellos referidos a los radios vasculares. En la medida del diámetro de vasos se excluyó a la pared celular; por su parte, la longitud del elemento del vaso reportada aquí, representa la distancia entre las partes medias de sus placas de perforación. Para describir a los vasos según su diámetro utilizamos la denominación de Braun (1970): microporos, de 50 a 100 μm y macroporos, de 100 a 200 (o más) μm .

Este trabajo incluye la descripción del parénquima axial de acuerdo a la clasificación propuesta por Braun 1970 y Braun und Wolking 1970. Estos autores no emplean los conceptos de parénquima apotraqueal y parénquima paratraqueal y en su lugar describen tres tipos que toman en cuenta no solamente el aspecto topográfico sino también el citológico y el funcional. Así señalan: a) Parénquima paratraqueal: ubicado entre el tejido traqueidal con abundantes punteaduras hacia las traqueidas y sin contacto con los vasos. b) Parénquima paratraqueal de contacto: ubicado alrededor de los vasos y con abundantes punteaduras hacia ellos. c) Parénquima interfibrilar: ubicado entre el tejido fibroso, con escasas punteaduras dirigidas solamente hacia las fibras. Comparando estos patrones con la clasificación usual, el parénquima paratraqueal es claramente

apotraqueal, mientras que el parénquima paratraqueal de contacto es evidentemente del tipo paratraqueal. El parénquima interfibrilar puede corresponder al apotraqueal, especialmente cuando es escaso, o cuando se agrega en bandas alejadas de los vasos; cuando el parénquima interfibrilar se agrupa en las cercanías de los vasos como bandas, anillos, etc. es equivalente a los tipos clásicos de paratraqueal en bandas, confluyente, aliforme, vasicéntrico. En estas situaciones, sin embargo, la capa más interna de parénquima, en contacto con los vasos, es siempre parénquima paratraqueal de contacto.

Estos autores consideran que la clasificación usual del parénquima axial en los tipos apotraqueal y paratraqueal no es la más apropiada desde un punto de vista anatomofisiológico. Opinan que la definición del tipo paratraqueal es muy imprecisa ya que no solamente incluye al parénquima que está en estrecho contacto con los vasos sino también al que sin estar en contacto con ellos está en su área cercana, y ambos tipos son muy diferentes tanto citológica como fisiológicamente. En cuanto al apotraqueal, la definición se refiere sólo a la disposición posible del parénquima alejado de los vasos pero no indica la relación con las traqueidas y las fibras que, aparte de que son muy diferentes anatómica y fisiológicamente, constituyen por lo regular la masa básica de la madera.

Los detalles de los radios vasculares han sido también objeto de estudio para Braun (1970, 1982) distinguiendo así las células de contacto, que son las que tienen abundantes punteaduras hacia los vasos, y las células de aislamiento que son aquellas que, aun cuando limitan con los vasos, no están conectadas a ellos mediante punteaduras.

Tanto para el parénquima paratraqueal de contacto como para las células de contacto de los radios vasculares este autor supone funciones muy especiales asociadas estrechamente a los vasos y responsables, incluso, de un mecanismo alternativo para el ascenso del agua (Braun 1984).

Por su posible utilidad para futuros trabajos eco-anatómicos y fisio-anatómicos consideramos conveniente realizar la descripción de nuestras maderas siguiendo esta clasificación novedosa. De la misma manera, seguimos al autor antes citado al describir el tipo histológico de cada madera estudiada (Braun 1963, 1970, 1982).

Resultados

CEASALPINIOIDEAE (Lámina 1)

***Bauhinia aculeata* L. (Figures 1 y 10)**

Anillos de crecimiento poco marcados, visibles por diferencias en el grosor de las fibras, presentándose de pared más gruesa en el límite del anillo, y por variación en la densidad de vasos, siendo mayor el número de vasos en el límite del anillo.

Vasos microporos, solitarios o en múltiplos. Los múltiplos formando series radiales cortas (2-6)⁴, ocasionalmente arracimados, algunas veces formando series tangenciales cortas (2-3). Perforación simple, paredes terminales sin extensiones, punteaduras intervasculares numerosas y alternas. Tilides presentes, abundantes, de paredes delgadas y en ocasiones engrosadas, con punteaduras muy pequeñas.

Tejido básico constituido por abundantes fibras libriformes de pared gruesa en el límite del anillo y más delgada dentro del anillo. Paredes tangenciales y radiales con escasas punteaduras.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar aliforme, confluyente y algunas veces confluyente en bandas cortas e irregulares, constituido por series 2-4 celulares (en ocasiones cada célula septada, conteniendo cada compartimiento un cristal). Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas hasta incompletas (cubriendo sólo 3/4 partes del vaso), escaso alrededor de algunos vasos; células de forma rectangular, con punteaduras entre ellas simples y pequeñas; punteaduras hacia los vasos simples y grandes.

⁴ La cifra entre paréntesis indica el número de vasos por serie.

Radios vasculares uniseriados y menos frecuentemente multiseriados (2 a 4)⁵. Heterocelulares, formados por células procumbentes y cuadradas (las marginales), de paredes delgadas; algunos se observan homocelulares con todas las células procumbentes. Células de contacto con abundantes punteaduras simples u elípticas entre ellas; punteaduras células de contacto-vasos abundantes, simples y elípticas.

Cristales de forma hexagonal y rómbica, presentes abundantemente en las células radiovasculares y en las del parénquima interfibrilar, formando desde cortas a largas series verticales.

Cassia spectabilis L. (Figures 2 y 11)

Anillos de crecimiento marcados, poco regulares, evidentes por la presencia en su límite de fibras más gruesas que en el resto del anillo.

Vasos microporos, solitarios o en múltiplos. Los múltiplos formando series radiales cortas (2-4), series tangenciales cortas (2-3), a veces en grupos arracimados. Perforación simple, paredes terminales transversas, ligeramente inclinadas, con extensiones, punteaduras intervasculares numerosas, alternas y ornamentadas; algunos vasos con contenido de amarillo a marrón, de aspecto resinoso.

Tejido básico constituido por abundantes fibras libriformes largas, de pared delgada, que se engruesa en el límite de los anillos de crecimiento, dispuestas en bandas tangenciales irregulares. Paredes tangenciales y radiales con escasas punteaduras dispersas. Ocasionalmente se observan fibras gelatinosas. Algunas fibras son septadas conteniendo un cristal por compartimiento.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar escaso y difuso, constituido por series cortas 2-4 celulares. Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas y ocasionalmente incompletas (cubriendo 3/4 partes del vaso); células alargadas axialmente, de forma rectangular, con punteaduras numerosas, pequeñas y simples entre ellas; punteaduras hacia los vasos numerosas, simples y ornamentadas, irregulares en tamaño.

Radios vasculares uniseriados y ocasionalmente bi- a tri- seriados. Generalmente heterocelulares, formados por células procumbentes y cuadradas (las marginales), otros son homocelulares con todas a células procumbentes. Células de contacto conectadas entre sí con punteaduras simples y circulares; punteaduras célula de contacto-vaso abundantes, grandes, simples y elípticas.

Cristales grandes y rómbicos, presentes abundantemente en los radios vasculares y en las fibras.

MIMOSOIDEAE (Lámina 2)

Acacia macracantha Benth. (Figure 3)

Anillos de crecimiento poco marcados, definidos por diferencia en el grosor de las fibras. Así mismo, varía el diámetro de los vasos, no así su patrón de distribución o densidad.

Vasos microporos solitarios o en cadenas radiales cortas (2-6), rara vez en pequeños grupos arracimados. Perforación simple. Paredes terminales transversales u oblicuas, generalmente sin extensiones (colas).

Tejido básico constituido por fibras gelatinosas y no gelatinosas que alternan en bandas. También se encuentran fibras septadas de 4-8 hasta 14 septos, conteniendo cristales.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar abundante, en disposición vasicéntrica, confluyente o aliforme, constituido por series bicelulares, de células alargadas axialmente. Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas o casi completas (3/4) de células de contorno irregular, alargadas axialmente. Punteaduras hacia el vaso abundantes y rebordeadas.

Radios vasculares uniseriados hasta triseriados.

Homocelulares, constituidos por células procumbentes. Células de contacto

⁵La cifra entre paréntesis indica el número de células en anchura.

predominantes aunque en ocasiones éstas parecen faltar en una u otra zona.

Cristales rómbicos presentes en las fibras septadas.

Calliandra gracillis Klotzsch (Figure 4)

Anillos de crecimiento poco marcados, definidos por variación en el diámetro y patrón de distribución de los vasos.

Vasos microporos, en cadenas radiales (2-15), solitarios, o en pequeños grupos arracimados. Perforación simple. Paredes terminales oblicuas, con extensiones (colas).

Tejido básico constituido por fibras gelatinosas y no gelatinosas que alternan en bandas tangenciales. Punteaduras escasas.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar vasicéntrico, constituido por series bicelulares de células alargadas axialmente; también se encuentra parénquima interfibrilar difuso. Parénquima paratraqueal de contacto constituido por células alargadas axialmente que forman vainas incompletas (1/2-3/4) alrededor del vaso.

Radios vasculares principalmente uniseriados, también biseriados. Homocelulares, constituidos por células procumbentes. Células de contacto.

Leucaena trichodes Benth. (Figures 5 y 12)

Anillos de crecimiento poco marcados, muy irregulares, evidentes por la presencia en sus límites de fibras de paredes más gruesas que en el resto del anillo.

Vasos macroporos, solitarios o en múltiplos. Los múltiplos formando series radiales (2-10), ocasionalmente arracimados, en ocasiones formando series tangenciales cortas (2-3); algunos vasos presentan contenido de amarillo e anaranjado, de aspecto resinoso. Perforación simple, paredes terminales transversas, algunas con extensiones, punteaduras intervacuolares numerosas, alternas y ornamentadas. Tilides ausentes.

Tejido básico constituido por abundantes fibras libriformes de pared gruesa en el límite del anillo y de pared más delgada dentro del anillo; de ambos tipos de fibras algunas son septadas, otras gelatinosas. Paredes tangenciales relativamente gruesas, sin punteaduras. Paredes radiales con escasas punteaduras.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar muy escaso, difuso, ocasionalmente vasicéntrico, a veces aliforme, constituido por series 3-4 celulares, a veces con mayor número de células (cada una a su vez puede ser septada y contener un cristal en cada compartimiento), con punteaduras escasas, pequeñas y simples entre ellas. Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas hasta incompletas (cubriendo sólo 3/4 partes del vaso); células de forma rectangular, en ocasiones alargadas axialmente, con punteaduras abundantes, medianas y simples; punteaduras hacia los vasos abundantes, grandes, simples y rebordeadas, ornamentadas.

Radios vasculares predominantemente uniseriados y triseriados. Homocelulares, formados por células procumbentes de pared gruesa. Células de contacto presentando punteaduras abundantes relativamente pequeñas y simples entre ellas; punteaduras células de contacto-vasos abundantes, grandes, elípticas, a veces circulares, rebordeadas y ornamentadas.

Cristales de forma rómbica, presentes abundantemente en las células del parénquima interfibrilar y en las fibras, formando largas a cortas series verticales.

Pithecellobium saman (Jacq.) Benth. (Figures 6 y 13)

Anillos de crecimiento presentes irregularmente en las regiones leñosas más viejas y ausentes en el leño recién formado, evidentes por la presencia en sus límites de fibras de paredes más gruesas que en el resto del anillo y por una maior densidad de vasos.

Vasos macroporos, solitarios o en múltiplos. Los múltiplos formando series radiales cortas (2-8), ocasionalmente formando series tangenciales cortas (2-3), a veces arracimados; algunos vasos presentan contenido amarillo de aspecto resinoso. Perforación simple, paredes terminales transversas, sin extensiones, punteaduras intervacuolares numerosas

y alternas, de pequeñas a medianas, ornamentadas. Tíldes ausentes.

Tejido básico constituido por abundantes fibras libriformes alternantes con bandas irregulares de parénquima interfibrilar; paredes relativamente delgadas y sólo algo más gruesas en el límite del anillo de crecimiento, algunas veces gelatinosas. Paredes radiales con abundantes punteaduras pequeñas. Paredes tangenciales con escasas punteaduras, en ocasiones ausentes.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar abundante, confluyente, vasicéntrico, ocasionalmente aliforme y difuso, constituido por series generalmente bicelulares, algunas veces cada células septada con un cristal por compartimiento; punteaduras numerosas, simples y relativamente pequeñas entre ellas. Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas; células de forma rectangular, generalmente alargadas axialmente, algunas cuadradas, con abundantes punteaduras simples entre ellas; punteaduras hacia los vasos abundantes, rebordeadas, grandes y ornamentadas.

Radios vasculares uniseriados y biseriados Homocelulares, formados por células procumbentes de paredes relativamente gruesas. Células de contacto mostrando punteaduras simples y relativamente pequeñas entre ellas; punteaduras células de contacto abundantes, elípticas, grandes, rebordeadas y ornamentadas.

Cristales presentes en las células del parénquima interfibrilar, ocasionalmente presentes en las fibras.

PAPILIONOIDEAE (Lámina 3)

Coursetia arborea Griseb. (Figures 7 y 14)

Anillos de crecimiento ausentes.

Vasos microporos, solitarios o en cadenas radiales cortas (2-8), a veces en pequeños grupos arracimados. Perforación simple. Paredes terminales transversales, generalmente sin extensiones. Tíldes presentes.

Tejido básico constituido por fibras dispuestas en bandas que alternan con bandas de parénquima axial. Punteaduras escasas.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar vasicéntrico abundante e confluyente, constituido por series bicelulares, de células alargadas axialmente, de forma rectangular, dispuestas en arreglo estratificado. Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas o casi completas (1/2-3/4) alrededor del vaso, con células de forma irregular, alargadas axialmente, a veces cuadradas, a alargadas perpendicularmente al eje de los vasos.

Radios vasculares uniseriados hasta triseriados. Homocelulares, constituidos por células procumbentes. Células de contacto.

Cristales rómbicos presentes en las células de los radios vasculares y en las tíldes.

Erythrina poeppigiana (W.G. Walpers) O.F. Cook (Figures 8 y 15)

Anillos de crecimiento ausentes.

Vasos macroporos, solitarios o en múltiplos. Los múltiplos formando series radiales cortas (2-6), ocasionalmente arracimados. Perforación simple, paredes terminales transversas, sin extensiones, punteaduras intervasculares numerosas, alternas y ornamentadas.

Tejido básico constituido por abundantes fibras libriformes largas, de pared delgada, dispuestas en bandas horizontales, en ocasiones septadas, conteniendo un cristal en cada compartimiento. Paredes radiales y tangenciales con abundantes punteaduras grandes y circulares.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar abundante, confluyente, a veces vasicéntrico y difuso, constituido por series estratificadas 1 a 2 celulares, a veces cada célula septada y entonces conteniendo cada compartimiento un cristal; punteaduras simples entre ellas. Parénquima paratraqueal de contacto abundante, formando generalmente vainas completas y

ocasionalmente incompletas (cubriendo 1/2 y 3/4 partes del vaso); células de forma rectangular, alargadas axialmente, con punteaduras simples y pequeñas entre ellas; punteaduras hacia los vasos, abundantes, grandes, simples y ornamentadas.

Radios vasculares frecuentemente multiseriados (6-13) y ocasionalmente uniseriados, estratificados. Heterocelulares, formados por células procumbentes y cuadradas. Células de contacto de forma procumbente, con abundantes punteaduras grandes y ornamentadas; punteaduras células de contacto-vaso abundantes, grandes, irregulares, simples y ornamentadas.

Cristales presentes en el parénquima interfibrilar, en las fibras formando cortas y largas series verticales y en las células radio vasculares que no se cruzan con los vasos.

Lonchocarpus violaceus (Jacq.) D.C. (Figures 9 y 16)

Anillos de crecimiento ausentes.

Vasos macroporos, solitarios o en múltiplos. Los múltiplos formando series radiales cortas (2-6), o series tangenciales cortas (2-4), en ocasiones arracimados. Perforación simple, paredes terminales transversas, sin extensiones, punteaduras intervasculares numerosas, alternas y ornamentadas.

Tejido básico constituido por largas fibras libriformes de pared relativamente delgada, dispuestas en bandas tangenciales separadas por el parénquima axial, en ocasiones gelatinosas y a veces septadas con un cristal en cada compartimento. Paredes radiales con escasas punteaduras pequeñas. Paredes tangenciales sin punteaduras.

Parénquima axial diferenciado en parénquima interfibrilar y parénquima paratraqueal de contacto. El interfibrilar abundante, confluyente en bandas, aliforme, vasicéntrico, unilateral y difuso, constituido por series estratificadas, 1 a 2 celulares, en ocasiones cada célula septada con un cristal en cada compartimento; punteaduras abundantes, pequeñas y simples entre ellas. Parénquima paratraqueal de contacto formando vainas completas, células de forma rectangular, algunas alargadas axialmente, con punteaduras pequeñas y simples entre ellas; punteaduras hacia los vasos numerosas, circulares, grandes, rebordeadas y ornamentadas.

Radios vasculares uniseriados hasta triseriados, estratificados. Homocelulares, formados por células procumbentes de pared gruesa. Células de contacto de forma procumbente, con punteaduras simples y circulares entre ellas; punteaduras células de catácto-vaso abundantes, simples grandes y ornamentadas.

Cristales presentes abundantemente en las células de los radios vasculares, en ocasiones en las células del parénquima interfibrilar y en algunas fibras formando desde largas a cortas series verticales.

Discusion

De las especies estudiadas en este trabajo, las Papilionoideae mostraron mayor homogeneidad en la estructura de su madera. En ellas se observó constantemente estratificación de los elementos y punteaduras intervasculares ornadas, además de una tendencia a la disposición confluyente y en bandas del parénquima axial. La estratificación sólo fue completa (todos los elementos) en *L. violaceus* (figure 16) mientras que en *C. arborea* y *E. poeppigiana* fue incompleta (radios no estratificados). En las Caesalpinioideae y Mimosoideae estudiadas se notó mayor variación. En cuanto al estado evolutivo, las Papilionoideae estudiadas exhiben la mayor proporción de caracteres avanzados.

Entre los caracteres considerados por Baretta-Kuipers (1981, 1982) de importancia para distinguir la três subfamilias de Leguminosas se encuentran: número de células por serie de parénquima; distribución del parénquima interfibrilar; fibras septadas (Nº de septos y presencia de cristales); tipo de radios; estructura estratificada. De estos caracteres únicamente la estratificación, para nuestras especies, es distintiva presentándose sólo en las Papilionoideae; los rasgos restantes muestran variación en las distintas subfamilias, así como también las demás características consideradas usualmente (tablas 1 y 2).

Para las tres subfamilias las series parenquimatosas pueden contener de 1 a 4 células; en nuestras especies las Papilionoideae presentan los cordones más cortos (1 a 2 células).

El patrón de distribución del parénquima es variado, presentándose casi todos los modelos de las tendencias evolutivas establecidas para el xilema (Kribs 1937), encontrándose con mayor frecuencia los tipos considerados más avanzados, esto es: vasicéntrico, aliforme, confluyente y en bandas (figures 1 - 9); únicamente *L. trichodes* y *C. spectabilis* mostraron predominio de distribución difusa.

El diámetro tangencial de los vasos varía desde 40,3 a 271 μm y el diámetro radial desde 38 a 247 μm . La densidad o frecuencia de vasos expresada en vasos/ mm^2 varía desde 3,5 a 57,06, lo cual puede ser de interés en relación al hábitat, pero probablemente carece de valor taxonómico (Baretta-Kuipers 1981).

Los elementos de los vasos son siempre cortos oscilando desde 168,6 a 277 μm (figure 13); las perforaciones constantemente simples y las paredes terminales transversas, en ocasiones con extensiones. Las punteaduras vasculares alternas en todos los casos y ornadas en las Papilionoideae y algunas Mimosoideae (*P. saman* y *L. trichodes*); este último carácter (punteaduras ornadas) falta en las Caesalpinioideae estudiadas.

Los vasos se presentan: solitarios, arracimados, formando series radiales desde 1 a 15 vasos por serie, así como también series tangenciales en muchos casos (2 a 4 vasos por serie).

Anillos de crecimiento presentes y poco definidos en las Caesalpinioideae; presentes e irregulares en las Mimosoideae y ausentes en las Papilionoideae.

Tejido básico constituido por abundantes fibras (fig. 14) las cuales, de acuerdo a la especie, varían en el grosor de sus paredes así como en el tipo y número de punteaduras en sus paredes radiales y tangenciales. Fibras libriformes generalmente, algunas gelatinosas, otras septadas, variando el número de septos, lo cual se considera de valor taxonómico (Carlquist 1961; Baretta-Kuipers 1981; Metcalfe & Chalk 1957, 1983).

Todas las especies estudiadas presentan tanto radios uniseriados como multiseriados, variando las proporciones en las cuales éstos se presentan en las distintas especies (Figure 11). La mayoría tiene radios homocelulares con excepción de *E. poeppigiana*, y *C. spectabilis* donde son heterocelulares.

Los radios varían en tamaño entre 144 y 1500 μm en altura y entre 10,1 y 255,4 μm en anchura. Los valores extremos: 1500 y 255,4 μm de altura y anchura respectivamente los presenta *Erythrina poeppigiana* (Figure 15).

Barghoorn (1940, 1941), Baretta-Kuipers (1973) y otros autores citados por ella coinciden al opinar que el tipo de estructura de los radios es uno de los mejores índices anatómicos para establecer relaciones filogenéticas en las leguminosas. Los radios en las Leguminosas son muy bajos en relación a las angiospermas como un todo, siendo *E. poeppigiana*, como ya se indicó, una excepción (tabla 1), lo cual concuerda con datos reportados por Baretta Kuipers (1982).

En general, las especies de leguminosas aquí estudiadas muestran cierto número de caracteres avanzados como son, por ejemplo: elementos de los vasos de longitud media a muy corta, perforaciones simples, punteaduras intervasculares alternas, tendencia al agrupamiento de los vasos, tendencia al agrupamiento del parénquima axial. Igualmente, el tipo histológico predominante (tipo *Albizzia odoratissima*, Braun 1970) es considerado avanzado. Sólo *C. gracilliss* se desvía de este patrón ya que es la única que no llega a formar vainas completas (4/4) de parénquima paratraqueal de contacto y por tanto, corresponde al tipo histológico *Aucoumea klaineana*; sin embargo, Braun considera ambos tipos (*Albizzia* y *Aucoumea*) muy relacionados entre sí (Figures 1-9).

Por otra parte, también se encontraron caracteres poco especializados conjuntamente con caracteres avanzados. Entre los primeros podemos citar, por ejemplo, radios heterocelulares en *B. aculeata*, *C. spectabilis* y *E. poeppigiana*. Es de hacer notar que las dos primeras pertenecen a las Caesalpinioideae, considerada tradicionalmente como

la subfamilia más primitiva. Esta coincidencia de caracteres es muy notable en **Erythrina poeppigiana** (Papilionoideae) donde coexisten rasgos considerados muy avanzados como la estructura estratificada y la escasa longitud de los elementos de los vasos y de las series parenquimatosas, junto con rasgos poco especializados como la heterocelularidad de sus radios y la notable longitud de los mismos.

References

- BARETTA-KUIPERS, T. 1973. Some aspects of wood anatomical research in the genus *ingá* (Mimosaceae). **Acta Bot. Neerl.**, Amsterdam, 22:193-205.
- BARETTA-KUIPERS, T. 1979. Wood anatomy of **Archidendro**. Mimosoideae, Leguminosae. **IAWA Bull.** 2-3:47-50
- BARETTA-KUIPERS, T. 1981. Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy. In: POHILL, R. M. & RAVEN, P.H. (eds) **Advances in Legume Systematics**. Kew, Royal Botanical Gardens p. 677-705.
- BARETTA-KUIPERS, J. 1982. Wood structure of the genus **Erythrina**. *Erythrina* Symposium, 4. **Allertonia**. 3(1): 53-69.
- BARGHOORN, E.S. 1940. The Ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. **Am. J. Bot.**, 27: 918-28.
- BARGHOORN, E.S. 1941. The Ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. **Amer. J. Bot.** 28: 273-82.
- BRAUN, H. J. 1963. **Die Organisation des Stammes von Baumen und Strauchern**. Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft.
- BRAUN, H.J. 1970. **Funktionelle histologie der Sekundären sprossachse**. I. Das Holz. Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 9, Teil, 1.
- BRAUN, H.J. 1982. **Lehrbuch der Forstbotanik**. Stuttgart, Fischer.
- BRAUN, H.J. 1984. The Significance of the accessory tissue of the hydrosystem for Osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. **IAWA Bull. n.s.** 5(4): 275-94. BRAUN, H.J. & WOLKINGER, F. 1970. **Zur funktionellen anatomie des ascialen Holzparenchym und vorschläge zur reform seiner terminologie**. *Holzforsch*, 24:19-26.
- CARLQUIST, S. 1961. **Comparative plant anatomy**. New York, Rinehart and Winston.
- COZZO, D. 1948. Estudio anatómico sobre la posición sistemática de algunos géneros argentinos de leguminosas papilionoideas. **Lilloa**, 16p. 97-125.
- COZZO, D. 1950. Anatomía del leño secundario de las leguminosas Papilionoideas argentinas. **Rev. Inst. nac. Invest. Cienc. nat. Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia. Cienc. Bot.**, Buenos Aires, 1(7): 223-361.
- EWEL, J.J. & MADRIZ, A. 1976. **Zonas de vida de Venezuela**. 2.ed. Caracas, FONAIAP.
- COZZO, D. 1951. Anatomía del leño secundario de las leguminosas Mimosoideas y Cesalpinoideas Argentinas; silvestres y cultivadas. **Rev. Inst. nac. Invest. Cienc. nat.**

Tabla 1

| Familia | Especie | Variables | | | | | | Ach |
|------------------|-------------------------------|-----------------|-----------------|----------------|---------------|------------------|-----------------|-----|
| | | DT | l | d | F | At | | |
| Caesalpinioideae | Bauhinia aculeata | 95,3 ± 4,3 | 208 ± 69,2 | 30,6 ± 2,5 | 2,1 ± 0,6 | 267,2 ± 72,3 | 35,9 ± 10,7 | |
| | Cassia spectabilis | 100,7 ± 4,7 | 241 ± 62 | 21,1 ± 2,5 | 0,6 ± 0,3 | 240,1 ± 14,3 | 24,4 ± 7,2 | |
| Mimosoideae | Acacia macracantha | 97,3 ± 32 | 256 ± 60 | 18 ± 2,5 | 7,9 ± 1,1 | 230,2 ± 86 | 15,8 ± 4 | |
| | Calliandra gracilis | 40,3 ± 16,6 | 239,5 ± 56,4 | 57,1 ± 10,6 | 6,4 ± 1,5 | 144 ± 66 | 10,1 ± 2,5 | |
| | Leucaena trichodes | 102,3 ± 20,6 | 277,4 ± 8,2 | 14,6 ± 3,2 | 1,8 ± 0,6 | 344 ± 21,2 | 36,7 ± 9,8 | |
| | Pithecellobium saman | 150,2 ± 28,3 | 276,5 ± 66,8 | 15,7 ± 4,2 | 0,4 ± 0,9 | 171 ± 53,3 | 23,4 ± 4,2 | |
| Papilionoideae | Coursetia arborea | 70,3 ± 15,8 | 168,6 ± 34,7 | 20,2 ± 3,6 | 13,2 ± 1,8 | 198 ± 88 | 21,1 ± 7,4 | |
| | Erythrina poeppigiana | 271,4 ± 59,3 | 242,1 ± 38,7 | 3,5 ± 2,1 | 0,6 ± 0,3 | 1.500 ± 407,5 | 255,4 ± 36,9 | |
| | Lonchocarpus violaceus | 152,0 ± 39,3 | 221,5 ± 37,7 | 27,1 ± 4,4 | 2 ± 0,3 | 260 ± 73,8 | 54,1 ± 13,12 | |

DT: diámetro tangencial del vaso (μm)
 l : longitud del elemento del vaso (μm)
 d : densidad de vasos (vasos/mm^2)
 F : frecuencia de radios (radios/mm)
 At: altura de radios (μm)

Tabla 2

| Familia | Variables Especie | A _c | V _{Mf} | V _{Ma} | V _s | V _M | T | P _d | P _v | P _c | P _a | P _b | PaPa | Rho | Rhe | C | E |
|-----------------|-------------------------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|---|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------------------|-----|-----|---|---|
| Caesalpiniaceae | <i>Bauhinia aculeata</i> | + | + | - | + | + | + | - | - | + | + | + | 4/4 3/4 | - | + | + | - |
| | <i>Cassia spectabilis</i> | + | + | - | + | + | - | + | - | - | - | - | 4/4 3/4 | + | + | + | - |
| Mimosoideae | <i>Acacia macracantha</i> | + | + | + | + | + | - | - | + | + | + | - | 4/4 3/4 | + | - | + | - |
| | <i>Calliandra gracilis</i> | + | + | - | + | + | - | + | + | - | - | - | 1/2 3/4 | + | - | - | - |
| | <i>Leucaena irichoides</i> | + | - | + | + | + | - | + | + | + | + | - | 4/4 3/4 | + | - | + | - |
| | <i>Pithecellobium saman</i> | + | - | + | + | + | - | + | + | + | + | - | 4/4 | + | - | + | - |
| Raphanonoideae | <i>Coussinia arborea</i> | - | + | - | + | + | + | - | + | + | - | - | 4/4 3/4 1/2 | + | - | + | + |
| | <i>Erythrina poeppigiana</i> | - | - | + | + | + | - | + | + | + | - | - | 4/4 3/4 1/2 | - | + | + | + |
| | <i>Lonchocarpus violaceus</i> | - | - | + | + | + | - | + | + | + | + | + | 4/4 | + | - | + | + |

presente: +
ausente: -
exceso: +
A_c: anillos de crecimiento
V_{Mf}: vasos microporos
V_{Ma}: vasos macroporos

V_s: vasos solitarios
V_M: vasos en múltiplos
T: tálides
P_d: parénquima difuso
P_v: parénquima vasocéntrico
P_c: parénquima confluyente
Rhe: radios heterocelulares
C: cristales

P_a: parénquima aliforme
P_b: parénquima en bandas
PaPa: parénquima paratraqueal de contacto (la fracción)
indica el grado de cobertura del vaso
Rho: radios homocelulares
E: estratificación

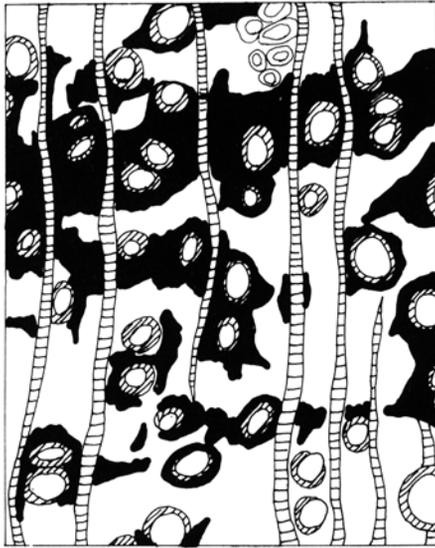


Figure 1

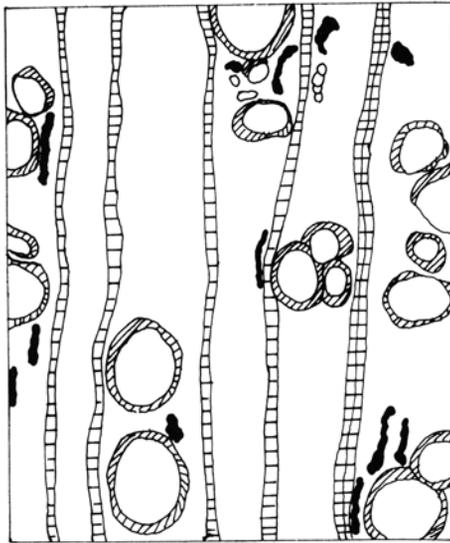


Figure 2

Caesalpinioideae. Figure 1. *Bauhinia aculeata*. Transv. 100x Figure 2. *Cassia spectabilis*. Transv. 100x. Ambas corresponden al tipo histológico *Albizzia odoratissima* (Braun 1970).

Simbología empleada

 FIBRAS

 RADIOS VASCULARES

 PARÉNQUIMA PARATRAQUEAL DE CONTACTO

 PARÉNQUIMA INTERFIBRILAR

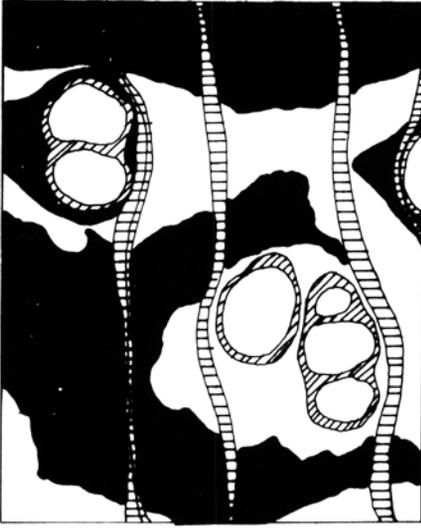


Figure 3

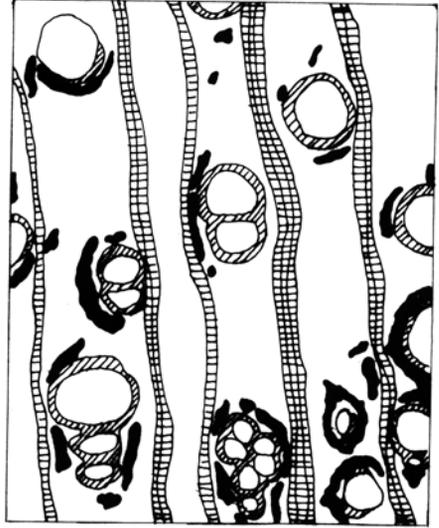


Figure 4

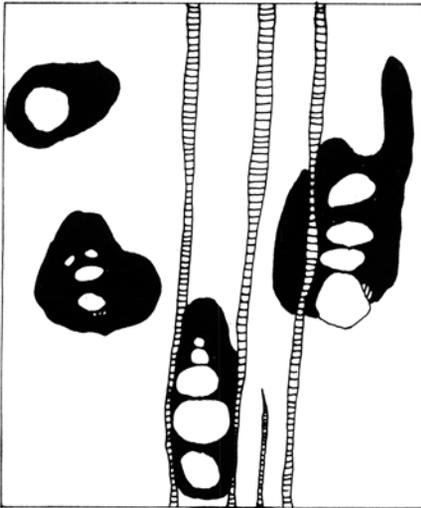


Figure 5

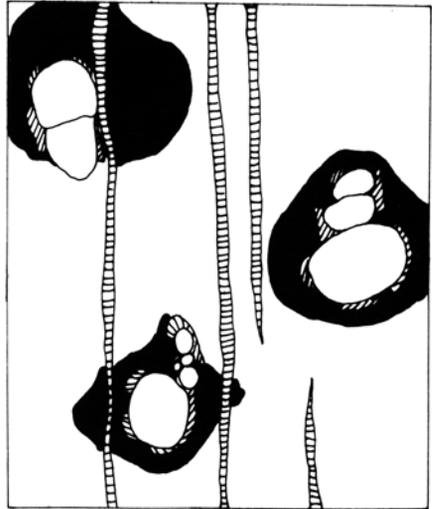


Figure 6

Mimosoideae. Figure 3. *Acacia macracantha*. Transv. 64x. Figure 4. *Calliandra gracilis*. Transv. 100x. Figure 5. *Leucaena trichodes*. Transv. 64x. Figure 6. *Pithecellobium saman*. Transv. 100x. Corresponden al tipo histológico anterior, excepto *C. gracilis* que se ubica en el tipo *Aucoumea klaineana* (Braun 1970).

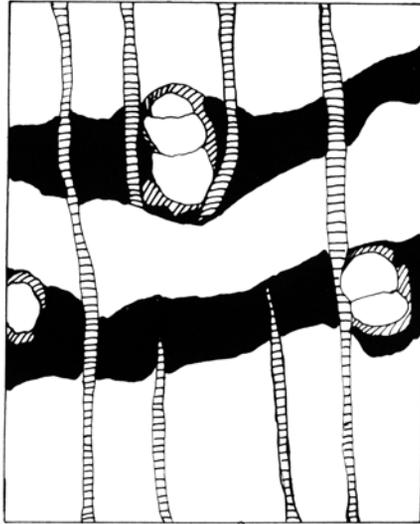


Figure 7

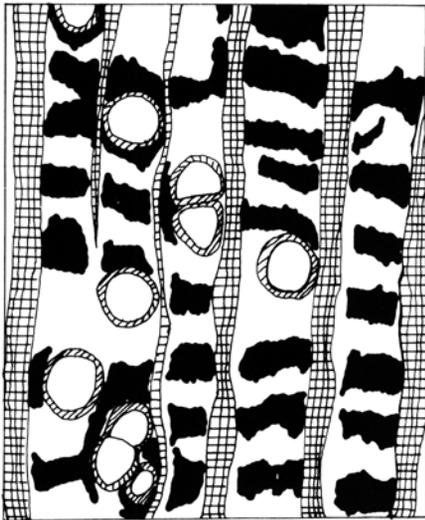


Figure 8

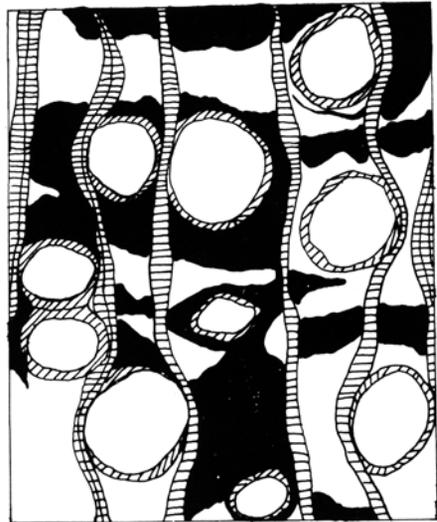


Figure 9

Papilionoideae. Figure 7. *Coursetia arborea*. Transv. 64x. Figure 8. *Erythrina poeppigiana*. Transv. 25x. Figure 9. *Lonchocarpus violaceus*. Transv. 100x. Todas corresponden al tipo *Albizzia odoratissima*.



Figure 10

Figure 10. **Bauhinia aculeata**. a) Sección transversal. b) Sección radial. c) Sección tangencial. Todas, x60.

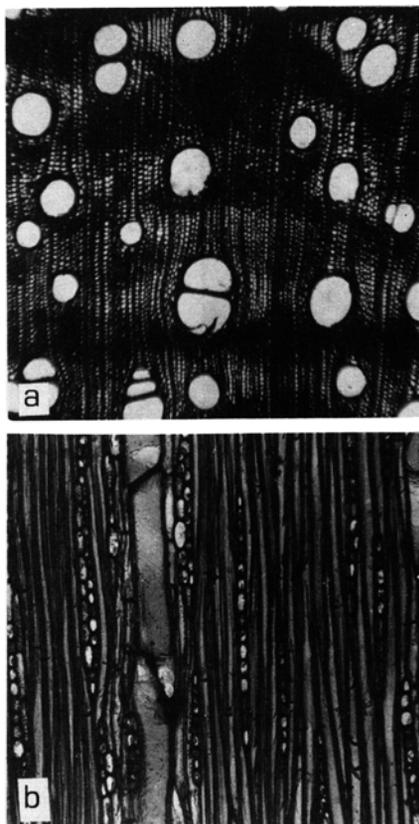


Figure 11

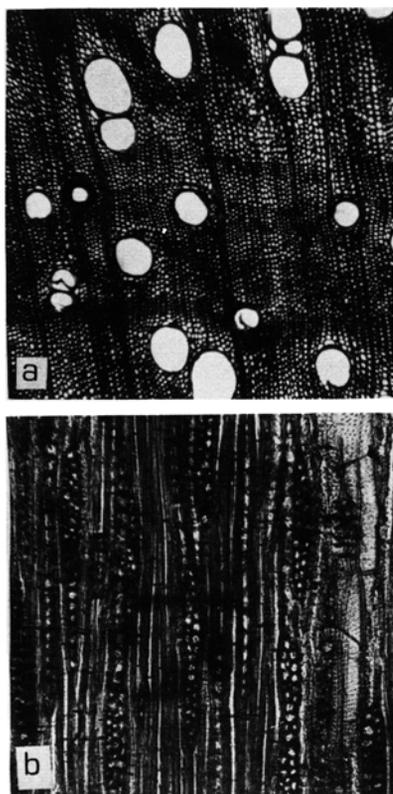


Figure 12

Figure 11. *Cassia spectabilis*. a) Sección transversal, x40. b) Sección tangencial, x60.
Figure 12. *Leucaena trichodes*. a) Sección transversal. b) Sección tangencial. Ambas, x60.

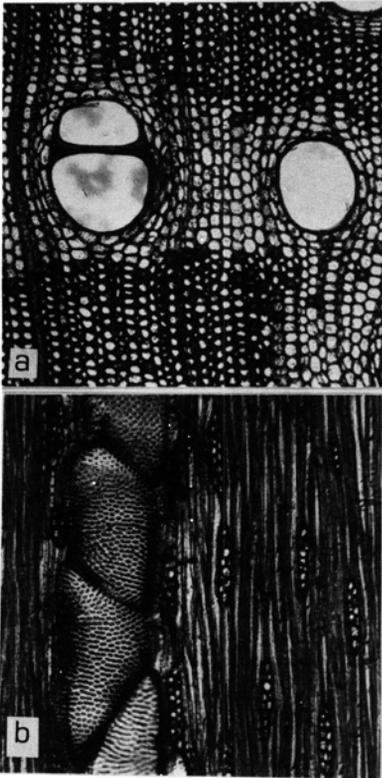


Figure 13

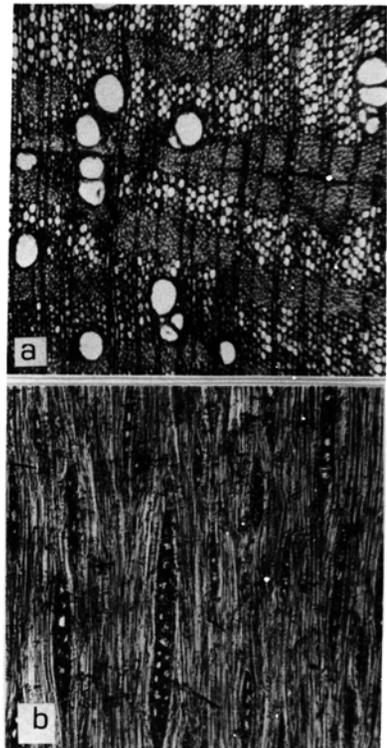


Figure 14

Figure 13. *Pithecellobium saman*. a) Sección transversal. b) Sección tangencial. Ambas, x60.
Figure 14. *Coursetia arborea*. a) Sección transversal, x40. b) Sección tangencial, x60.

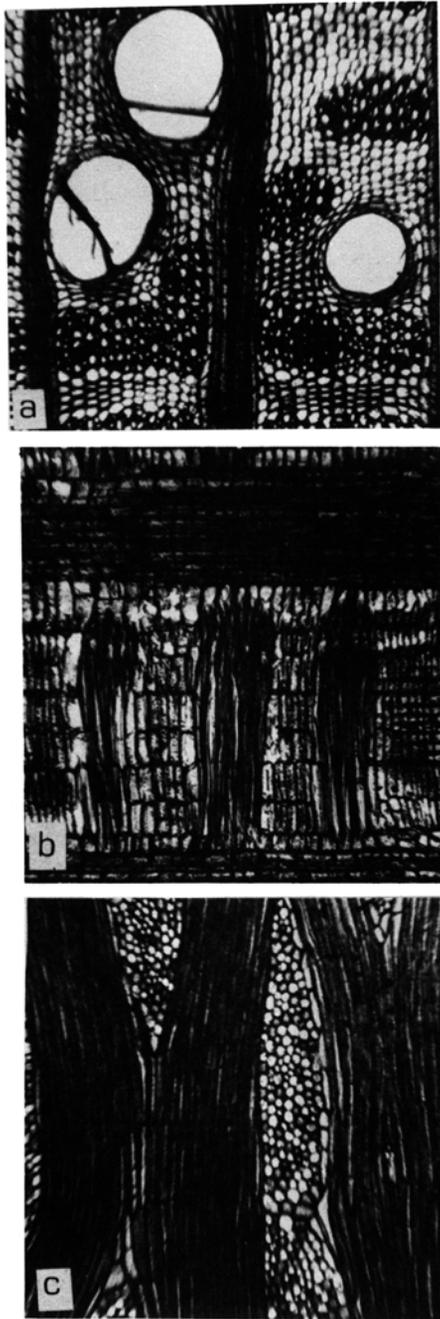


Figure 15

Figure 15. *Erythrina poeppigiana*. a) Sección transversal, x24. b) Sección radial, x40. c) Sección tangencial, x40.

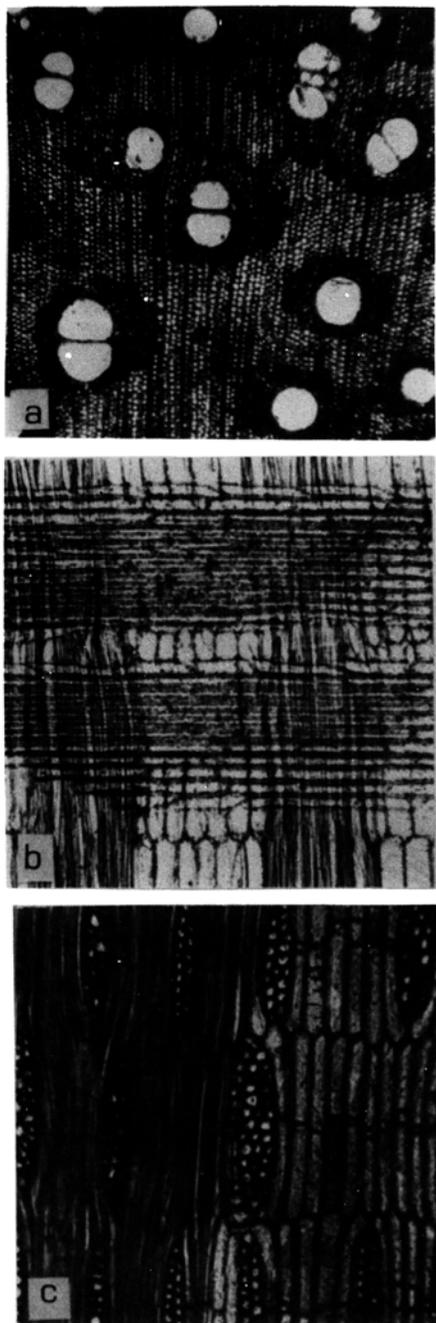


Figure 16

Figure 16. *Lonchocarpus violaceus*. a) Sección transversal, x40. b) Sección radial, x60. c) Sección tangencial, x60.