

Estudio anatómico de la madera en 17 especies de la familia Lecythidaceae de Venezuela

Anatomical study of the wood in 17 species of the family Lecythidaceae in Venezuela

WILLIAMS J. LEÓN H.

Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Laboratorio de Anatomía de Maderas, E-mails: wleon@ula.ve

Recibido: 14-12-08 / Aceptado: 05-06-09

Resumen

Se presenta el estudio anatómico xilemático de 17 especies de la familia Lecythidaceae que crecen en Venezuela. Las especies estudiadas pertenecen a los géneros *Allantoma* (1), *Couratari* (2), *Couroupita* (1), *Eschweilera* (7), *Gustavia* (3) y *Lecythis* (3). Se incluyen descripciones y una clave de identificación. Las especies estudiadas se separan en grupos de acuerdo a la presencia de sustancias minerales (sílice y cristales). Algunas características cuantitativas (diámetro de punteaduras, diámetro tangencial de vasos, altura de radios) mostraron diferencias significativas y pueden ser consideradas valiosas desde el punto de vista de identificación. El género *Gustavia* presenta características que difieren notablemente del resto del material estudiado. Los otros géneros mostraron bastante uniformidad entre sí, siendo las características más valiosas para su separación la ausencia de sílice en *Couroupita guianensis*, *Gustavia* spp. y *Lecythis chartacea*; y la ausencia de cristales en *Eschweilera antioquiensis* y *E. tenax*.

Palabras clave: xilema secundario, anatomía, cristales, sílice, radios agregados.

Abstract

This paper presents the wood anatomical study of 17 species of the Lecythidaceae family growing in Venezuela. The studied species belongs to the following genera: *Allantoma* (1), *Couratari* (2), *Couroupita* (1), *Eschweilera* (7), *Gustavia* (3) and *Lecythis* (3). Descriptions for each specie and a dichotomous key for identification are included. The studied species can be separate in groups according to the presence or absence of minerals substances (silica and crystals). Some quantitative characteristics (pit size, diameter of vessels, rays height) can be valuable from the point of view of identification. *Gustavia* genus has features that differ notably from the rest of the studied material. Others genera showed enough uniformity between them, being the most valuable characteristics for identification the absence of silica in *Couroupita guianensis*, *Gustavia* spp. and *Lecythis chartacea*; and the absence of crystals in *Eschweilera antioquiensis* and *E. tenax*.

Key words: secondary xylem, anatomy, crystals, silica, aggregates rays.

1. Introducción

La Lecythidaceae es una familia pantropical con, aproximadamente, 20-25 géneros y más de 300 especies, incluidas en cinco subfamilias de las cuales sólo dos (Lecythioideae y Napoleonaeoideae) se encuentran en el neotrópico (Mori y Prance, 1999; Lens *et al.*, 2007). Representan un importante grupo arbóreo propio de tierras bajas y húmedas, correspondiendo a árboles pequeños hasta ejemplares de grandes dimensiones. En Venezuela se encuentra

representada por nueve géneros: *Allantoma*, *Asteranthos*, *Bertholletia*, *Cariniana*, *Couratari*, *Couroupita*, *Eschweilera*, *Gustavia* y *Lecythis*; todos pertenecientes a la subfamilia Lecythioideae, excepto *Asteranthos*, representado sólo por la especie *A. brasiliensis*, la cual se ubica en la subfamilia Napoleonaeoideae (Aristeguieta, 2003). En cuanto a especies, se han reportado un total de 49 distribuidas de la siguiente manera: 22 en el género *Eschweilera* (44,9 % del total), 11 en *Gustavia* (22,45 %), 6 en *Lecythis* (12,24 %), 5 en *Couratari* (10,20 %) y una especie en los géneros

Allantoma, *Asteranthos*, *Bertholletia*, *Cariniana* y *Couroupita*, representando cada uno de estos géneros el 2,04 % del total de especies presentes en el país.

Desde el punto de vista de anatomía xilemática, uno de los trabajos más importantes para la familia Lecythidaceae es el realizado por Lens *et al.* (2007) donde presentan las descripciones anatómicas para cada una de las cinco subfamilias (Napoleoneoideae, Scytopetaloidae, Foetidoidae, Planchonioideae y Lecythioideae) utilizando material perteneciente a 24 géneros y 71 especies; e indican que como grupo taxonómico la Lecythidaceae se caracteriza por una amplia diversidad anatómica. También destacan los trabajos de Zeeuw (1990, 1992) donde, además de descripciones, elaboró claves de identificación incluyendo sólo material correspondiente a esta familia. A nivel de especies, se tienen algunas descripciones entre las cuales se encuentran las de Kribs (1968), JUNAC (1981), Détienne *et al.* (1982), Mainieri y Peres (1989), Nardi y Edlmann (1992), Miller y Détienne (2001) y de Zeeuw (1990, 1992). En Venezuela sólo se tienen descripciones completas para las especies *Couratari multiflora* (Corothie, 1967), *C. pulchra* (Corothie, 1967; Pérez, 1969), *Eschweilera corrugata* (Pérez, 1969), *E. hologyne* (Pérez, 1969), *E. monosperma* (Pérez, 1993), *E. subglandulosa* (Corothie, 1967) y *Lecythis* sp. (Corothie, 1967).

A pesar de ser un grupo taxonómico con una importante representación en el país, especialmente en los bosques de la Guayana Venezolana, es poco lo que se conoce de la anatomía de la madera de las especies que crecen en Venezuela y las descripciones existentes se incluyen en trabajos donde se estudian una amplia variedad de grupos taxonómicos lo que impide tener una visión acerca de la anatomía xilemática de las Lecythidaceae como familia y la posibilidad de diferenciar especies o géneros con base en las características de su madera. El objetivo del presente trabajo es realizar la descripción xilemática de 17 especies de la familia Lecythidaceae procedentes de diferentes regiones geográficas de nuestro país y elaborar una clave para su identificación.

2. Materiales y métodos

El material de estudio corresponde a la madera de 17 especies, pertenecientes a seis géneros, de la familia Lecythidaceae (Cuadro 1) colectadas en diferentes zonas de la geografía venezolana y accesadas a la co-

lección permanente de la xiloteca MER del laboratorio de anatomía de maderas de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela). El número de individuos osciló entre 1 y 5 por especie. Por cada individuo se prepararon cubos de madera de aproximadamente 2,0 x 1,5 x 1,5 cm los cuales fueron sometidos a proceso de ablandamiento en agua hirviendo durante 8-96 horas dependiendo del grado de dureza de la madera. Posteriormente, con el uso de un micrótopo de deslizamiento, se realizaron cortes para obtener secciones transversales, radiales y tangenciales de 20-30 μm de espesor, las cuales fueron teñidas con safranina al 1 %, deshidratadas en secuencias graduales de alcohol (50, 70, 75, 95 %) y aclaradas en xilol para ser montadas usando resina sintética. En la preparación de tejido macerado se utilizó la metodología de Franklin (1937). Para la descripción se siguió lo estipulado por IAWA Committee (1989), tanto para las características cualitativas como para las cuantitativas (25 mediciones para diámetro de vasos, longitud de fibras, longitud de elementos de los vasos, altura de radios y 10 mediciones para diámetro de punteaduras y radios por mm). Se tomaron en consideración todas las características contempladas en dicha lista, aún cuando en las descripciones individuales no se mencionan las que se manifiestan en condición de ausentes. En las descripciones macroscópicas se siguieron los lineamientos indicados por Tortorelli (1956) y León (2002). En la determinación del color de la madera se utilizó la Tabla de Colores de Munsell (1990). Para el procesamiento de los datos cuantitativos (diámetro de vasos, diámetro de punteaduras intervasculares, longitud de elementos vasculares, longitud de fibras, altura de radios) se utilizó el paquete estadístico SPSS 13.0[®]. Se realizó análisis de varianza y prueba de diferencias de medias (Tukey, $\alpha = 0,05$) con el fin de determinar la existencia de diferencias estadísticamente significativas en diámetro de vasos, diámetro de punteaduras intervasculares, longitud de elementos vasculares, longitud de fibras, altura de radios y determinar la viabilidad de utilizar dichos caracteres como elemento de diagnóstico.

3. Resultados y discusión

En el cuadro 2 se presentan las características generales (color, tipo de transición entre albura y durame, olor, sabor, lustre, textura, grano, peso y dureza) para cada una de las especies estudiadas.

Cuadro 1. Lista de especies estudiadas.

Especie	Muestra xiloteca	Muestra botánica	Procedencia
<i>Allantoma lineata</i>	X5299 Marcano B.	107-979 Marcano B	Amazonas
<i>Couratari guianensis</i>	X1494 Conejos X1800 Marcano B. X2585 Marcano B.	25 Conejos 317 Marcano B. 406 Marcano B.	Bolívar Bolívar Bolívar
<i>C. multiflora</i>	X1516 Conejos X1815 Marcano B. X4294 Breteler X5920 Breteler X5921 Breteler	47 Conejos 314 Marcano B. 5007 Breteler 5070 Breteler 5073 Breteler	Bolívar Bolívar Bolívar Bolívar Bolívar
<i>Couroupita guianensis</i>	X3678 Marcano B.		Barinas
<i>Eschweilera antioquiensis</i>	X6130 Rondón	17 Ramírez	Mérida
<i>E. bracteosa</i>	X306 Bernardi	2958 Bernardi	Bolívar
<i>E. collina</i>	X5905 Breteler X5923 Breteler	4967 Breteler 5106 Breteler	Bolívar Bolívar
<i>E. parviflora</i>	X1823 Breteler X4243 Breteler X5906 Breteler X5907 Breteler X5908 Breteler	3870 Breteler 3871 Breteler 5057 Breteler 5074 Breteler 4997 Breteler	Bolívar Bolívar Bolívar Bolívar Bolívar
<i>E. sagotiana</i>	X3269 Bernardi	7195 Bernardi	Bolívar
<i>E. subglandulosa</i>	X327 Bernardi X1503 Conejos X1786 Marcano B.	5960 Bernardi 34 Conejos 285 Marcano B.	Miranda Bolívar Bolívar
<i>E. tenax</i>	X55 Lamprecht	15572 Little	Mérida
<i>Gustavia hexapetala</i>	X1046 Ruíz Terán	479 Ruíz Terán	Falcón
<i>G. macarenensis</i>	X4955 Rodríguez	8098 Rodríguez	Mérida
<i>G. tejerae</i>	X6524 Gámez X6525 Gámez		Barinas Barinas
<i>Lecythis chartacea</i>	X1809 Marcano B. X2586 Marcano B.	322 Marcano B. 408 Marcano B.	Bolívar Bolívar
<i>L. corrugata</i>	X271 Bernardi X2556 Marcano B. X2565 Marcano B.	2189 Bernardi 166 Marcano B. 126 Marcano B.	Zulia Bolívar Bolívar
<i>L. zabucajo</i>	X1515 Conejos X1739 Conejos	46 Conejos 73 Conejos	Bolívar Bolívar

3.1 Descripción anatómica

Allantoma lineata (Mart. & O. Berg) Miers (Figura 1).

Anillos de crecimiento definidos por acortamiento de distancia entre bandas parenquimáticas axiales y reducción en el diámetro radial de las fibras. Porosidad difusa. Vasos sin patrón definido de disposición, solitarios y agrupados en múltiples radiales de 2-4 (-5) ocasionalmente arracimados. Placas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, pequeñas a medianas. Punteaduras radio-vaso similares a

las intervasculares; en algunas zonas se presentan con areolas reducidas o aparentemente simples, de forma redondeada o alargada, con punteaduras diferentes en una misma célula parenquimática radial. Fibras no septadas, paredes medianas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima en bandas de una célula de ancho. Radios predominantemente homocelulares de células procumbentes, algunos heterocelulares con una ruta de células marginales. Cristales prismáticos en series parenquimáticas cristalíferas, largas y abundantes, un cristal por cámara. Sílice en células parenquimáticas radiales.

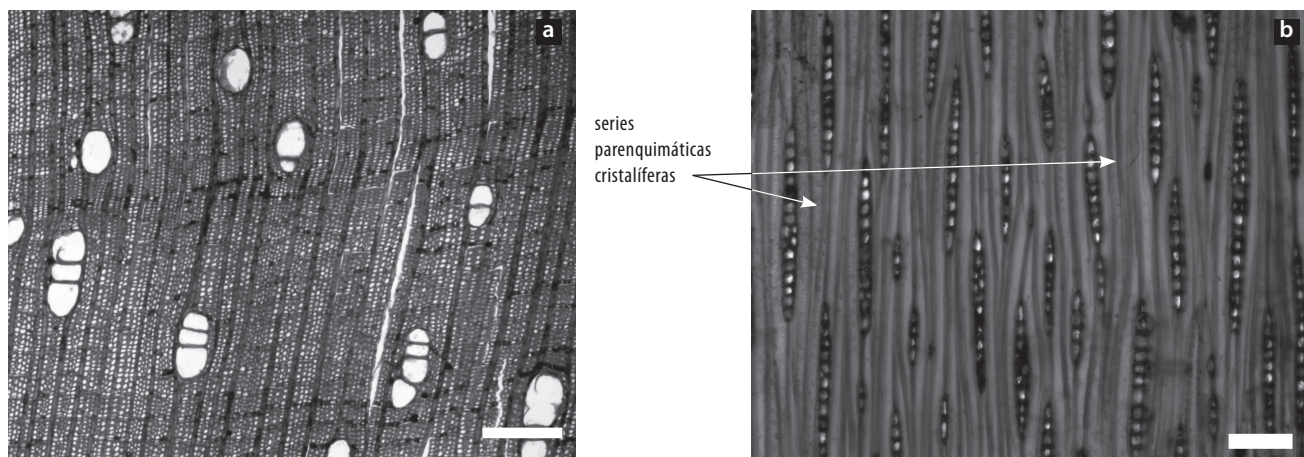


Figura 1. *Allantoma lineata*. (a) Poros predominantemente en múltiples radiales; parénquima en bandas de una célula de ancho (Barra = 300 μ m). (b) Radios de 1-2 células de ancho; series parenquimáticas cristalíferas (Barra = 100 μ m).

Cuadro 2. Frecuencia de vasos, proporción de vasos solitarios, diámetro de vasos y diámetro de punteaduras intervasculares.

Especie	Color	Olor y sabor	Lustre	Grano	Textura	Peso y dureza
<i>Allantoma lineada</i>	Rosado (7.5YR 8/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Fina	Moderadamente dura y pesada
<i>Couratari guianensis</i>	Amarillo pálido (2.5Y 8/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Fina	Moderadamente dura y pesada
<i>C. multiflora</i>	Amarillo pálido (2.5Y 8/4) a marrón muy pálido (10YR 8/4); sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Fina	Moderadamente dura y pesada a dura y pesada
<i>Couropita guianensis</i>	Amarillo pálido (2.5Y 8/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado	Fina	Moderadamente dura y pesada
<i>Eschweilera antioquensis</i>	Rosado (7.5YR 8/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Recto a inclinado	Fina	Dura y pesada a muy dura y pesada
<i>E. bracteosa</i>	Marrón claro (7.5YR 6/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Recto a inclinado	Fina	Dura y pesada a muy dura y pesada
<i>E. collina</i>	Marrón claro (7.5YR 6/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Recto a inclinado	Fina	Dura y pesada a muy dura y pesada
<i>E. parviflora</i>	Albura amarilla (2.5Y 8/6) y duramen marrón (7.5YR 5/4), transición gradual	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Fina	Dura y pesada a muy dura y pesada
<i>E. sagotiana</i>	Marrón amarillento (10YR 5/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Fina	Dura y pesada a muy dura y pesada
<i>E. subglandulosa</i>	Marrón amarillento (10YR 6/4, 10YR 5/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Bajo a mediano	Inclinado	Fina	Dura y pesada
<i>E. tenax</i>	Amarillo pálido (2.5Y 8/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Fina	Dura y pesada
<i>Gustavia hexapetala</i>	Amarillo (10YR 8/8), sin transición albura-duramen	No distintivos	Bajo	Inclinado	Fina a mediana	Moderadamente dura y pesada
<i>G. macarenensis</i>	Amarillo pálido (2.5Y 8/4), sin transición albura-duramen	No distintivos	Bajo a mediano	Inclinado	Mediana	Dura y pesada
<i>Gustavia tejerae</i>	Amarillo (5Y 8/6), sin transición albura-duramen	No distintivos	Bajo a mediano	Inclinado	Mediana	Moderadamente dura y pesada a dura y pesada
<i>L. chartacea</i>	Albura amarillo pálido (2.5Y 8/4) y duramen marrón rojizo (5YR 6/6), transición abrupta albura-duramen	No distintivos	Mediano	Recto a inclinado	Mediana	Dura y pesada
<i>L. corrugata</i>	Albura blanco-rosáceo (5YR 8/2) y duramen marrón rojizo (5YR 6/6), transición abrupta albura-duramen	No distintivos	Mediano	Inclinado a entrecruzado	Mediana	Dura y pesada
<i>L. zabucao</i>	Albura amrailla (2.5Y 8/6) y duramen marrón rojizo (5YR 5/4) a rojo amarillento (5YR 5/6), transición abrupta albura-duramen	No distintivos	Mediano	Recto a inclinado	Fina	Dura y pesada a muy dura y pesada

Couratari guianensis Aublet; *C. multiflora* (Sm.) Eyma (Figuras 2 y 3).

Anillos de crecimiento definidos por acortamiento de distancia entre bandas parenquimáticas y reducción del diámetro radial de las fibras, ocasionalmente acompañado por engrosamiento de paredes de las fibras. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3 (-5), ocasionalmente arracimados. Placas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, medianas a grandes. Punteaduras radio-vaso similares a las intervasculares; en *C. multiflora* algunas zonas se presentan como de areola reducida o aparentemente simples, de forma redondeada o alargada, con punteaduras diferentes en una misma célula parenquimática radial. Tíldes presente, poco. Fibras no septadas, paredes delgadas a medianas en *C. guianensis* y medianas a gruesas en *C. multiflora*, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso y en agregados (*C. guianensis*), paratraqueal escaso, predominantemente en bandas de 1 (-2) células de ancho. Radios predominantemente homocelulares de células procumbentes, algunos heterocelulares con una ruta de células marginales. Cristales prismáticos en series parenquimáticas cristalíferas, largas, pocas, un cristal por cámara. Sílice en células parenquimáticas radiales.

Couroupita guianensis Aublet.

Anillos de crecimiento ligeramente definidos por acortamiento de distancia entre bandas parenquimáticas. Porosidad difusa. Vasos sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-4, arra-

cimados. Placas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, grandes. Punteaduras radio-vaso similares a las intervasculares; ocasionalmente diferentes. Fibras no septadas, paredes delgadas a medianas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso en agregados, paratraqueal escaso, predominantemente en bandas de una célula de ancho. Radios predominantemente homocelulares de células procumbentes, algunos heterocelulares con una ruta de células marginales. Cristales prismáticos en series parenquimáticas cristalíferas, largas, un cristal por cámara.

Eschweilera antioquensis Dugand & Daniel; *E. bracteosa* (Poepp. Ex O. Berg) Miers, *E. collina* Eyma, *E. parviflora* (Aublet) Miers, *E. sagotiana* Miers, *E. subglandulosa* (Steud. ex O. Berg) Miers, *E. tenax* (Moritz ex O. Berg) Miers (Figuras 4, 5, 6 y 7).

Anillos de crecimiento no definidos (*E. antioquensis*, *E. bracteosa*, *E. sagotiana*) a definidos por acortamiento de distancia entre bandas de parénquima (*E. collina*, *E. parviflora*, *E. subglandulosa*) o por reducción del diámetro radial de las fibras (*E. tenax*). Porosidad difusa. Vasos sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3 (-5), hasta 6-7 en *E. antioquensis*, *E. parviflora*, *E. sagotiana*, *E. tenax*; algunos arracimados (*E. bracteosa*, *E. subglandulosa*, *E. tenax*). Placas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, medianas (*E. antioquensis*, *E. bracteosa*, *E. sagotiana*), pequeñas a medianas (*E. collina*, *E. parviflora*), diminutas a pequeñas (*E. subglandulosa*, *E. tenax*). Punteaduras radio-vaso similares a las intervascula-

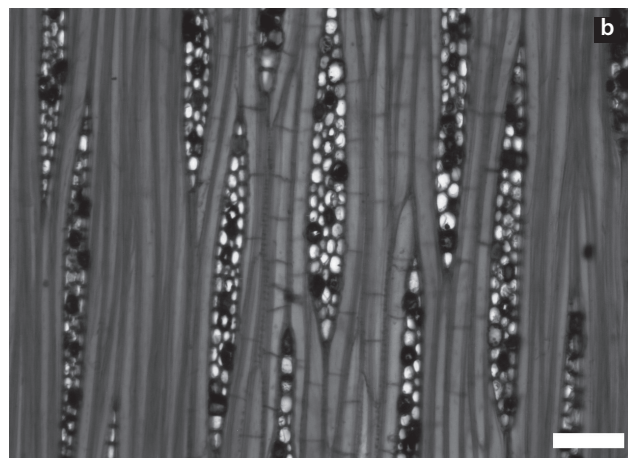
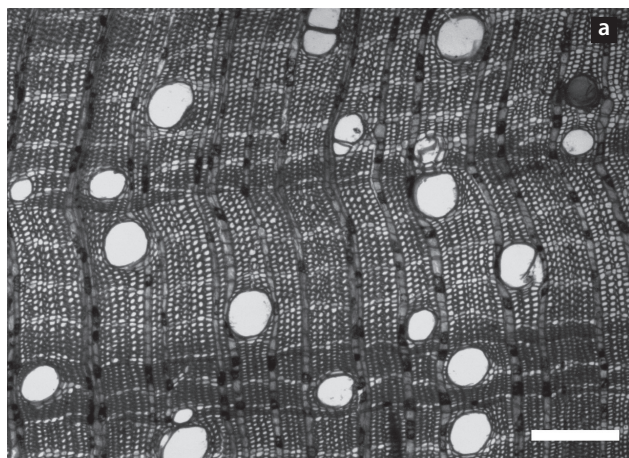


Figura 2. *Couratari guianensis*. (a) Anillos de crecimiento definidos por acortamiento de distancia entre bandas de parénquima (Barra = 300 μm). (b) Radios hasta 5 células de ancho (Barra = 100 μm).

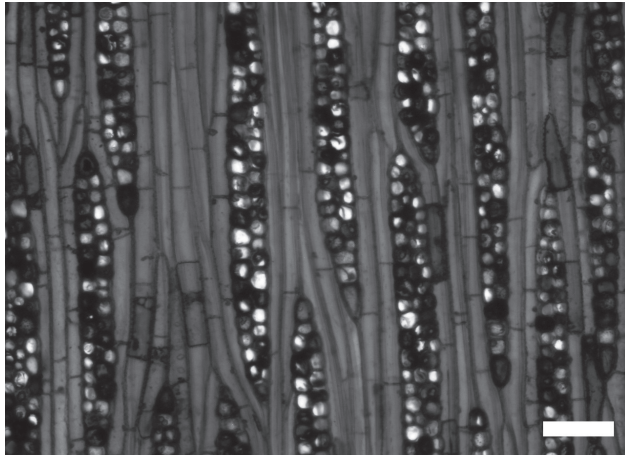


Figura 3. *Couratari multiflora*. Radios de 2-3 células de ancho; parénquima en series (Barra = 100 μ m).

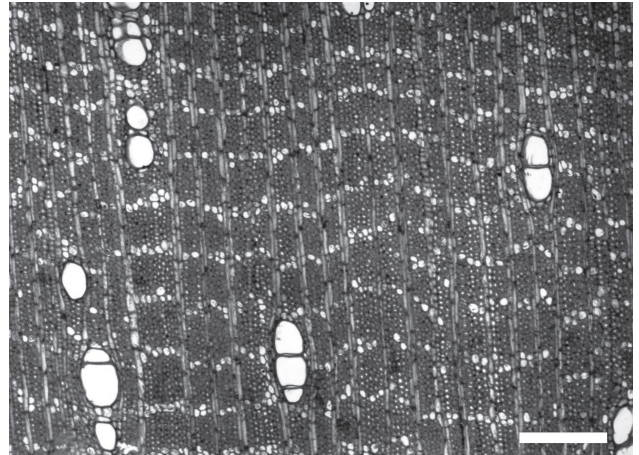


Figura 4. *Eschweilera antioquiensis*. Parénquima apotraqueal difuso en agregados y en bandas de una célula de ancho; fibras de paredes gruesas (Barra = 300 μ m).

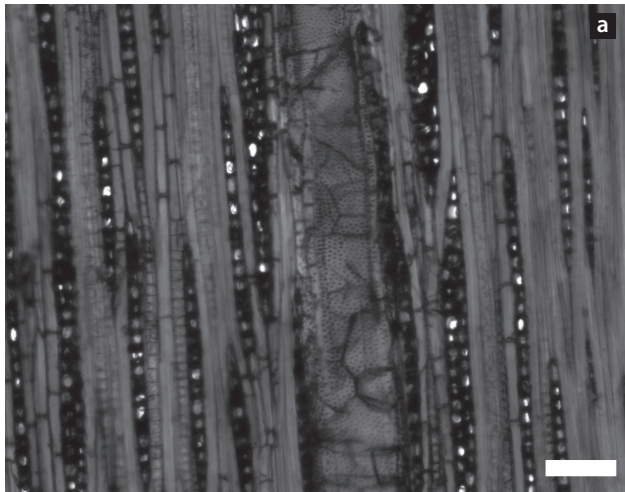


Figura 5. *Eschweilera collina*. (a) Vaso con tílides; radios de 1-2 células de ancho; cristales abundantes (Barra = 100 μ m). (b) Radios homocelulares de células procumbentes; sílice en los radios (Barra = 50 μ m).

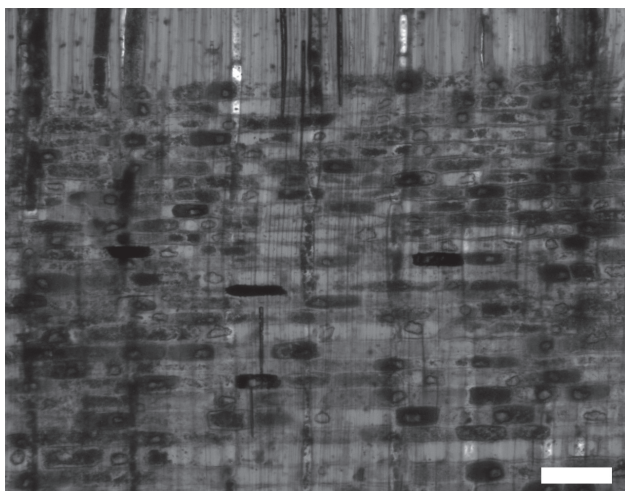
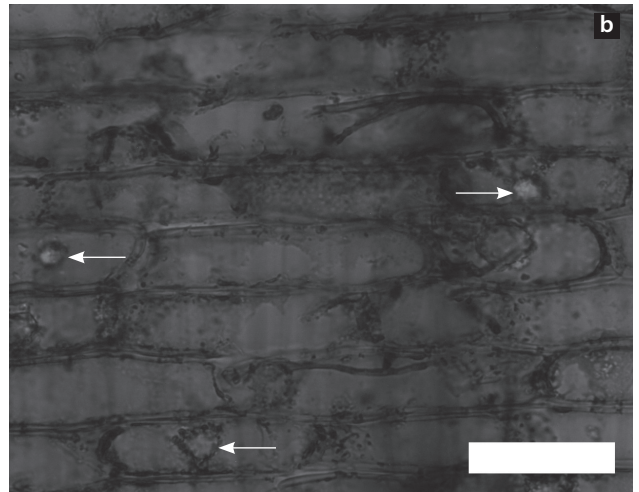


Figura 6. *Eschweilera parviflora*. Radios homocelulares de células procumbentes; sílice en los radios (Barra = 100 μ m).

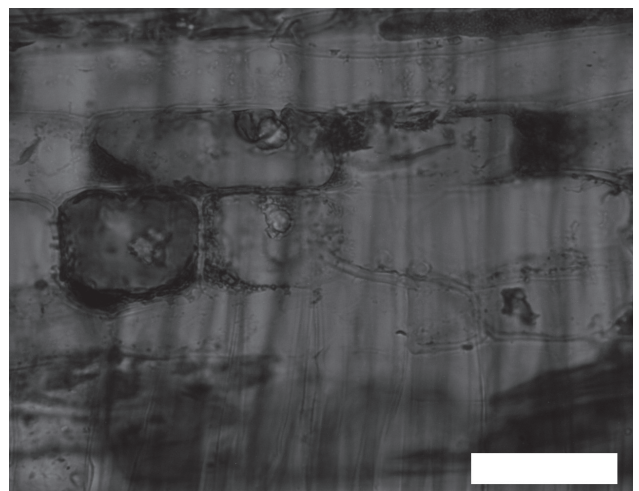


Figura 7. *Eschweilera tenax*. Sílice en los radios (Barra = 50 μ m).

res; ocasionalmente pueden ser de areola reducida o aparentemente simples, con punteaduras distintas en la misma célula parenquimática radial (*E. parviflora*, X4243; *E. subglandulosa*, *E. tenax*). Tíldes presente, desde poco (*E. bracteosa*) hasta abundante (*E. collina*, *E. parviflora*, *E. sagotiana*, *E. subglandulosa*, *E. tenax*). Fibras no septadas, paredes gruesas (*E. antioquiensis*) o muy gruesas (*E. bracteosa*, *E. collina*, *E. parviflora*, *E. sagotiana*, *E. subglandulosa*, *E. tenax*), punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso (*E. antioquiensis*, *E. parviflora*, *E. tenax*) y en agregados (*E. antioquiensis*), paratraqueal escaso (*E. antioquiensis*, *E. tenax*), predominantemente en bandas de una célula de ancho (*E. antioquiensis*, *E. tenax*) a bandas de 1-2 células de ancho (*E. bracteosa*, *E. collina*, *E. parviflora*, *E. sagotiana*, *E. subglandulosa*). Radios homocelulares de células procumbentes; ocasionalmente heterocelulares con una ruta de células marginales (*E. bracteosa*, *E. parviflora*, *E. sagotiana*, *E. subglandulosa*, *E. tenax*). Cristales prismáticos en series parenquimáticas cristalíferas, un cristal por cámara; ausentes en *E. antioquiensis*, *E. tenax*. Sílice en células parenquimáticas radiales.

Gustavia hexapetala (Aubl.) Smith, *G. macarenensis* Phillipson, *G. tejeræ* R. Knuth (Figura 8).

Anillos de crecimiento no definidos a ligeramente definidos por la presencia de radios nodulares (*G. tejeræ*). Porosidad difusa. Vasos sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3 (-4), hasta 8 en *G. tejeræ*, algunos arracimados. Placas de perforación simples. Punteaduras intervas-

culares alternas, circulares a ovaladas, diminutas (*G. hexapetala*), diminutas a pequeñas (*G. macarenensis*, *G. tejeræ*). Punteaduras radio-vaso similares a las intervasculares; en algunas zonas con areola reducida o aparentemente simples, dos tipos de punteaduras diferentes en la misma célula radial. Fibras no septadas, paredes muy gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso en agregados, ocasionalmente paratraqueal escaso. Radios heterocelulares con 1-3 (-5) rutas de células marginales. Radios agregados presentes en *G. macarenensis*, *G. tejeræ*. Cristales en series parenquimáticas cristalíferas, abundantes, un cristal por cámara; ocasionalmente en células parenquimáticas radiales (*G. macarenensis*); ausentes en parénquima axial y presente en parénquima radial en *G. tejeræ*.

Lecythis chartacea O. Berg, *L. corrugata* Poit., *L. zabucajo* Aubl. (Figura 9).

Anillos de crecimiento no definidos a ligeramente definidos por acortamiento de distancia entre bandas de parénquima (*L. chartacea*, *L. zabucajo*) combinado con una estrecha franja con disminución de la frecuencia de vasos (*L. chartacea*) o estrechas bandas de parénquima marginal (*L. corrugata*). Porosidad difusa. Vasos sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-4 (-6), arracimados (*L. chartacea*). Placas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas a medianas (*L. corrugata*, *L. zabucajo*) o grandes (*L. chartacea*). Punteaduras radio-vaso similares a las intervasculares; ocasionalmente con areola reducida o

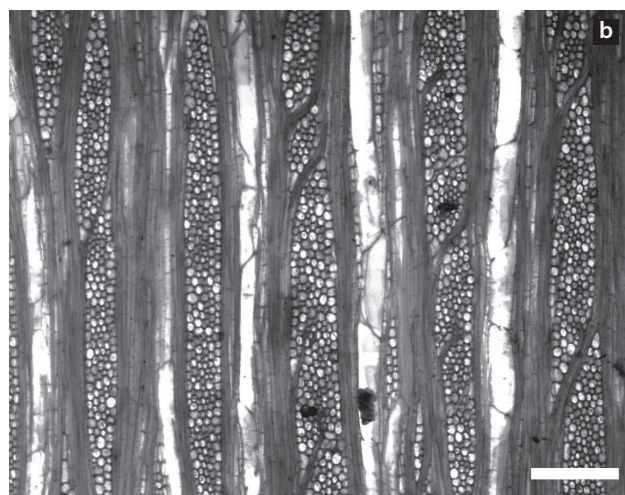
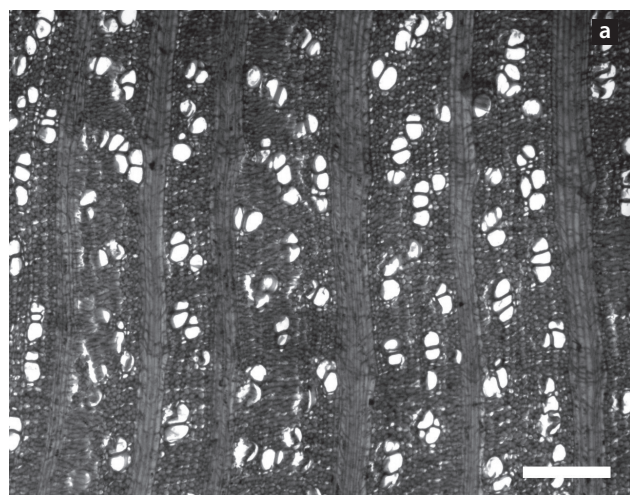


Figura 8. *Gustavia tejeræ*. (a) Parénquima apotraqueal difuso en agregados; radios anchos. (b) Radios hasta 10 células de ancho; radios agregados (Barra = 300 μ m).

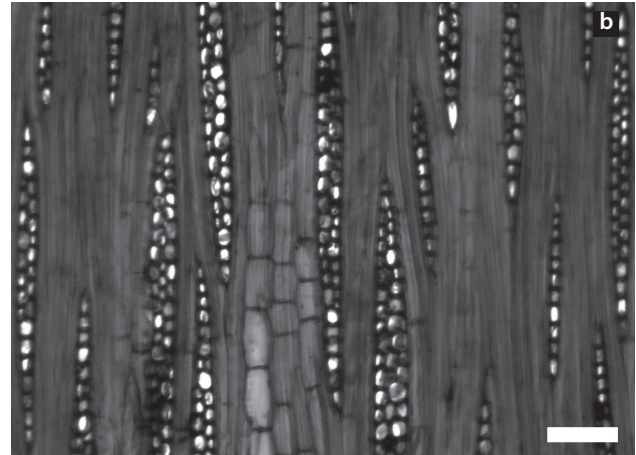
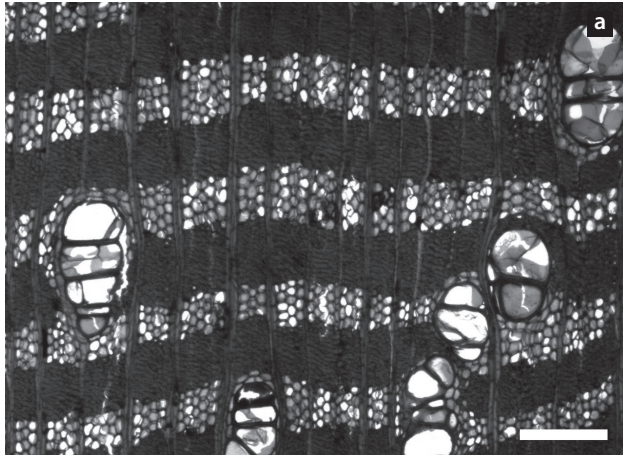


Figura 9. *Lecythis chartacea*. (a) Parénquima en bandas con más de tres células de ancho (Barra = 300 μm). (b) Radios con 1-3 células de ancho; parénquima en serie (Barra = 100 μm).

aparentemente simples y algunas veces punteaduras diferentes en forma y tamaño en la misma célula radial. Tíldes presentes, abundante. Fibras no septadas, paredes gruesas a muy gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso (*L. chartacea*), en agregados (*L. chartacea*, *L. zabucajo*), paratraqueal escaso (*L. zabucajo*), predominantemente en bandas de 1-2 células de ancho (*L. zabucajo*), 2-3 células (*L. corrugata*) y 3-4 células de ancho (*L. chartacea*), marginal (*L. corrugata*). Radios homocelulares de células procumbentes, ocasionalmente heterocelulares con una ruta de células marginales. Cristales prismáticos formando series parenquimáticas cristalíferas, un cristal por cámara. Sílice en células parenquimáticas radiales; ausente en *L. chartacea*.

3.2 Características cuantitativas

Vasos: las diferentes características de los vasos mostraron una amplia variación, especialmente a nivel genérico. La frecuencia de vasos varió entre 4 y 54 vasos/ mm^2 . Para todas las especies de los géneros *Allantoma*, *Couratari*, *Couroupita*, *Eschweilera* y *Lecythis*, los valores encontrados oscilaron entre 2 y 8 vasos/ mm^2 , mientras que las tres especies del género *Gustavia* mostraron frecuencias superiores a 30 (Cuadro 3). Con respecto al diámetro de los vasos (Cuadro 3), el promedio osciló entre 65,6 μm (*Gustavia tejerae*) hasta 217,6 μm (*Couroupita guianensis*). Tomando en consideración las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), el 17,65 % del material posee vasos pequeños (50-100 μm), 70,59 % poseen medianos (100-200 μm) y 11,76 % desarrollan vasos grandes (> 200 μm). La categoría de vasos pequeño sólo estuvo

representada por especies del género *Gustavia*; mientras que los grandes se observaron en *L. chartacea* y *Couroupita guianensis*. El resto de las especies estudiadas se ubicaron en la categoría de vasos medianos. Es importante destacar que el análisis de varianza y la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$) mostró diferencias significativas entre géneros y especies. En el caso del género *Gustavia*, las tres especies estudiadas se diferencian significativamente del resto del material, aunque no se observan diferencias entre las especies de dicho género; mientras que *Couratari*, *Eschweilera* y *Lecythis* mostraron diferencias significativas entre especies de un mismo género (Cuadro 3). El diámetro de punteaduras intervasculares también mostró un comportamiento de alta variabilidad, encontrándose las cuatro categorías establecidas por IAWA Committee (1989): tres especies (17,65 % del total estudiado) con punteaduras diminutas (< 4 μm), tres especies (17,65 %) con punteaduras pequeñas (4-7 μm), seis especies (35,29 %) con punteaduras medianas (7-10 μm) y cinco especies (29,41 %) con punteaduras grandes (> 10 μm). Al igual que el diámetro de vasos, las especies del género *Gustavia* se diferenciaron claramente del resto de las especies, siendo el único género con punteaduras diminutas y con diferencias estadísticamente significativas respecto al resto del material, pero sin diferencias entre las especies del género mencionado. Igualmente, los mayores diámetros de punteaduras se encontraron en las mismas especies en donde se observó el mayor diámetro de vasos: *Couroupita guianensis* y *L. chartacea*; sin existir diferencias significativas entre ellas (Cuadro 3). La longitud de los elementos de los vasos (Cuadro 4) varió entre un mínimo de 369,2 μm en *A. lineata* y un máximo de 581,2 μm en *G. macarenen-*

Cuadro 3. Frecuencia de vasos, proporción de vasos solitarios, diámetro de vasos y diámetro de punteaduras intervasculares.

Especie	Vasos / mm ²	% vasos solitarios	Diámetro de vasos (µm)*	Diámetro punteaduras (µm)*
<i>Gustavia tejeræ</i>	43-54		(50-) 65,6 ^a ± 7,99 (-85)	(2,5-) 3,56 ^a ± 0,7 (-5)
<i>G. macarenensis</i>	33	12	(65-) 80,2 ^a ± 6,8 (-95)	(3,75-) 3,9 ^a ± 0,4 (-5)
<i>G. hexapetala</i>	31		(65-) 86,6 ^a ± 12,5 (-110)	(2,5-) 3,5 ^a ± 0,5 (-3,75)
<i>Eschweilera tenax</i>	5	20	(85-) 114,4 ^b ± 17,7 (-145)	(8,75-) 10,4 ^e ± 1 (-11,25)
<i>E. antioquiensis</i>	6	5	(100-) 120,6 ^b ± 19,5 (-155)	(7,5-) 8,5 ^d ± 0,5 (-8,75)
<i>Allantoma lineata</i>	5	22	(105-) 122,6 ^b ± 13 (-155)	(6,25-) 6,4 ^{b,c} ± 0,7 (-7,5)
<i>Lecythis corrugata</i>	4-5	11-37	(120-) 154,9 ^c ± 21,4 (-210)	(6,25-) 7,6 ^{c,d} ± 0,9 (-8,75)
<i>E. subglandulosa</i>	5-6	11-12	(110-) 157,1 ^c ± 31,9 (-240)	(3,75-) 5,8 ^b ± 1,1 (-6,25)
<i>Couratari multiflora</i>	2-5	12-56	(110-) 164,9 ^{c,d} ± 31,2 (-250)	(8,75-) 10,6 ^e ± 1 (-12,5)
<i>E. sagotiana</i>	4	36	(110-) 166,2 ^{c,d} ± 28,5 (-240)	(7,5-) 8,4 ^d ± 0,8 (-10)
<i>E. parviflora</i>	4-6	4-36	(110-) 166,5 ^{c,d} ± 41,7 (-260)	(6,25-) 6,1 ^b ± (-7,5)
<i>L. zabucajo</i>	3-4	37-41	(115-) 177,4 ^{c,d,e} ± 31,6 (-245)	(6,25-) 8,2 ^d ± 1,8 (-10)
<i>E. collina</i>	6	18	(130-) 178,4 ^{c,d,e,f} ± 28,9 (-265)	(6,25-) 7,6 ^{c,d} ± 1,3 (-7,5)
<i>E. bracteosa</i>	4	35	(130-) 185,5 ^{d,e,f} ± 27,5 (-240)	(7,5-) 8,6 ^d ± 0,4 (-8,75)
<i>Couratari guianensis</i>	4-6	44-62	(40-) 191,5 ^{e,f} ± 39,2 (-280)	(8,75-) 10,7 ^e ± 0,8 (-12,5)
<i>L. chartacea</i>	4-8	4-38	(140-) 202,9 ^{f,g} ± 35,8 (-280)	(10-) 12,5 ^f ± 1,5 (-15)
<i>Couroupita guianensis</i>	4	23	(165-) 217,6 ^g ± 31,2 (-290)	(11,25-) 12,5 ^f ± 0,8 (-13,75)

* valores mínimo, promedio, desviación, máximo. Letras similares indican grupos homogéneos estadísticamente de acuerdo a la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Cuadro 4. Longitud de elementos de los vasos y longitud de fibras.

Especie	Longitud de elementos de los vasos (µm)*	Longitud de fibras (µm)*
<i>Allantoma lineata</i>	(265-) 369,2 ^a ± 79,9 (-560)	(940-) 1237,2 ^a ± 173,5 (-1515)
<i>Eschweilera antioquiensis</i>	(250-) 420,8 ^{a,b} ± 106,7 (-655)	(1220-) 1598 ^{b,c} ± 204,9 (-2140)
<i>E. bracteosa</i>	(295-) 436,8 ^{a,b,c} ± 95,7 (-630)	(1330-) 1598,4 ^{b,c} ± 167,3 (-1940)
<i>Lecythis zabucajo</i>	(280-) 447,2 ^{a,b,c} ± 92,2 (-680)	(1340-) 1812,2 ^{d,e,f} ± 263,3 (-2390)
<i>Gustavia tejeræ</i>	(260-) 457 ^{a,b,c,d} ± 82,8 (-620)	(1510-) 1979,2 ^{f,g,h,i} ± 243,7 (-2680)
<i>E. tenax</i>	(275-) 458 ^{a,b,c,d} ± 118,1 (-760)	(1240-) 1741,4 ^{c,d,e} ± 237,8 (-2150)
<i>L. corrugata</i>	(220-) 471,8 ^{b,c,d,e} ± 117,8 (-750)	(1170-) 1578,2 ^{b,c} ± 215,3 (-2290)
<i>E. subglandulosa</i>	(300-) 485,6 ^{b,c,d,e} ± 96,4 (-710)	(1310-) 1657,3 ^{c,d} ± 209,9 (-2240)
<i>E. sagotiana</i>	(355-) 491,2 ^{b,c,d,e,f} ± 78 (-670)	(1150-) 1422,6 ^b ± 167 (-1765)
<i>Couratari guianensis</i>	(260-) 500,3 ^{b,c,d,e,f} ± 120,4 (-730)	(1165-) 1601,9 ^{b,c} ± 230,9 (-2150)
<i>L. chartacea</i>	(305-) 505,2 ^{b,c,d,e,f} ± 119 (-800)	(1640-) 2009,6 ^{g,h,i} ± 195,7 (-2365)
<i>Couroupita guianensis</i>	(330-) 519,4 ^{c,d,e,f} ± 117,8 (-740)	(1360-) 2055 ^{h,i} ± 275,6 (-2610)
<i>E. parviflora</i>	(250-) 539,6 ^{d,e,f} ± 120,9 (-800)	(1500-) 1862,9 ^{e,f,g} ± 189,2 (-2420)
<i>Couratari multiflora</i>	(300-) 546,8 ^{d,e,f} ± 124,9 (-840)	(1185-) 1717,8 ^{c,d,e} ± 240,1 (-2320)
<i>G. hexapetala</i>	(310-) 549 ^{d,e,f} ± 101,1 (-730)	(1380-) 1936,8 ^{f,g,h} ± 201,1 (-2180)
<i>E. collina</i>	(370-) 562,3 ^{e,f} ± 98,8 (-745)	(1140-) 1660,9 ^{c,d} ± 232,8 (-2150)
<i>G. macarenensis</i>	(290-) 581,2 ^f ± 152,1 (-885)	(1720-) 2133,8 ⁱ ± 256,4 (-2740)

* valores mínimo, promedio, desviación, máximo. Letras similares indican grupos homogéneos estadísticamente de acuerdo a la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$).

sis. De acuerdo a lo establecido por IAWA Committee (1989), el 100 % del material estudiado se ubica en la categoría de elementos de los vasos medianos (350-800 µm). De acuerdo al análisis de varianza y la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$), ningún género mostró completa homogeneidad (Cuadro 4).

Fibras: la longitud promedio de las fibras varió entre 1237,2 µm en *A. lineata* y 2133,8 µm en *G. macarenensis* (Cuadro 4); aspecto que coincide con los valores promedio máximo y mínimo en longitud de elementos de los vasos. Según lo establecido por IAWA Committee (1989), cinco especies (29,41 % del total)

poseen fibras medianas (900-1600 μm) y doce especies (70,59 %) poseen fibras largas (> 1600 μm).

Radios y parénquima axial: la frecuencia de radios mostró un comportamiento uniforme entre las diferentes especies estudiadas; sólo las especies del género *Gustavia* mostraron valores que se diferencian del resto del material, con mínimos de 2-3 radios por mm. Con relación al ancho de los radios, el patrón más común fue la presencia de radios de 1-3 células de ancho; excepto en el género *Gustavia* donde se encontraron valores hasta de 10 células de ancho. La altura de radios mostró sus menores valores en *A. lineata* con 291,2 μm y el máximo se presentó en *G. tejerae* con 1613,4 μm . Las únicas especies con radios mayores de 1 mm de altura fueron las correspondientes al género *Gustavia*. Desde el punto de vista estadístico, las especies de este género muestran un comportamiento significativamente diferente al resto del material estudiado. La prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$) arroja la formación de siete grupos homogéneos donde se observa traslape entre sí, excepto en los dos grupos superiores los cuales están integrados sólo por el género *Gustavia* (Cuadro 5).

3.3 Clave de Identificación

- 1a. Sílice presente 2
- b. Sílice ausente 7
- 2a. Cristales presentes 3
- b. Cristales ausentes
..... *Eschweilera antioquiensis*, *E. tenax*
- 3a. Parénquima predominantemente en bandas de 2-3 células de ancho, parénquima marginal presente *Lecythis corrugata*
- b. Parénquima predominantemente en bandas de 1 ó 2 células de ancho, parénquima marginal ausente .
..... 4
- 4a. Punteaduras intervasculares con diámetro mayor de 10 μm 5
- b. Punteaduras intervasculares con diámetro menor de 10 μm 6
- 5a. Fibras con paredes delgadas a medianas, radios hasta de 5 células de ancho .. *Couratari guianensis*
- b. Fibras con paredes medianas a moderadamente gruesas, radios hasta de 3 células de ancho
..... *C. multiflora*
- 6a. Fibras de paredes medianas *A. lineata*

Cuadro 5. Características cuantitativas de radios (frecuencia, ancho, altura) y número de células por serie parenquimática.

Especie	Radios por mm	Células de ancho de los radios	Altura de radios (μm)*	Células por serie parenquimática
<i>Allantoma lineata</i>	7-11 (-13)	1-2	(190-) 291,2 ^a \pm 53,6 (-440)	4 (-7)
<i>Lecythis corrugata</i>	7-12	1-2 (-3)	(230-) 455,1 ^{a,b} \pm 137,9 (-780)	4-8
<i>Eschweilera sagotiana</i>	(5-) 7-9	1-2 (-3)	(400-) 538,6 ^{b,c} \pm 85,1 (-730)	(2-) 5-8
<i>E. bracteosa</i>	7-11	1-2	(360-) 546,6 ^{b,c} \pm 101,4 (-720)	7-8
<i>E. antioquiensis</i>	8-13	(1-) 2-3	(400-) 620,2 ^{b,c,d} \pm 133 (-900)	4-8
<i>E. collina</i>	7-11	1-2 (-3)	(390-) 642,2 ^{b,c,d,e} \pm 151,6 (-1080)	4-8
<i>Lecythis zabucajo</i>	5-6 (-8)	1-3, p. 2	(420-) 692,2 ^{c,d,e} \pm 232,6 (-1470)	4-8
<i>E. tenax</i>	8-11 (-13)	(1-) 2-3	(450-) 711,2 ^{c,d,e} \pm 189,3 (-1180)	4-8
<i>E. subglandulosa</i>	7-12	1-2	(390-) 724,8 ^{c,d,e} \pm 266,1 (-1165)	(4-) 8
<i>L. chartacea</i>	(4-) 5-8	(1-) 3-4	(430-) 759,5 ^{c,d,e} \pm 221,5 (-1460)	6-8
<i>E. parviflora</i>	(5-) 7-10	1-2 (-3)	(370-) 809,6 ^{d,e} \pm 252,1 (-1610)	4-8 (-9)
<i>Couratari guianensis</i>	(4-) 5-7	1-3 (-5)	(445-) 826,1 ^{d,e} \pm 228,8 (-1530)	4-8 (-9)
<i>Couroupita guianensis</i>	5-7	(1-) 2-3 (-4)	(570-) 836,8 ^{d,e} \pm 174,1 (-1310)	
<i>Couratari multiflora</i>	(5-) 7-9	(1-) 2-3	(380-) 866,8 ^e \pm 312,5 (-2220)	4-8 (-9)
<i>Gustavia macarenensis</i>	3-6	(1-) 4-8	(610-) 1116,4 ^f \pm 373,7 (-1870)	(2-) 4
<i>G. hexapetala</i>	3-7	(1-) 3-5	(655-) 1260,4 ^f \pm 425,3 (-2240)	4-8
<i>G. tejerae</i>	2-4	(1-) 7-10	(800-) 1613,4 ^g \pm 629,5 (-4100)	(2-) 4 (-6)

* valores mínimo, promedio, desviación, máximo. Letras similares indican grupos homogéneos estadísticamente de acuerdo a la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$).

- b. Fibras de paredes gruesas a muy gruesas
..... *E. bracteosa*, *E. collina*, *E. parviflora*,
E. sagotiana, *E. subglandulosa*, *L. zabucajo*
- 7a. Punteaduras intervasculares grandes, con diámetro mayor de 10 μm , radios menores de 1 mm de altura, parénquima predominantemente en bandas 8
- b. Punteaduras intervasculares diminutas a pequeñas, con diámetro menor de 5 μm , radios mayores de 1 mm de altura, parénquima predominantemente difuso en agregados 9
- 8a. Parénquima en bandas de 3-4 células de ancho, fibras de paredes gruesas a muy gruesas..... *L. chartacea*
- b. Parénquima en bandas de 1 (-2) células de ancho, fibras de paredes delgadas a medianas
..... *C. guianensis*
- 9a. Cristales abundantes en parénquima radial, radios hasta de 10 células de ancho *G. tejerae*
- b. Cristales abundantes en parénquima axial, radios con menos de 10 células de ancho 10
- 10a. Parénquima en serie de (2-) 4 células, radios predominantemente de 4-8 células de ancho, radios agregados presentes *G. macarenensis*
- b. Parénquima en series de 4-8 células, radios predominantemente de 3-5 células de ancho, radios agregados ausentes *G. hexapetala*

El material de estudio se puede dividir en dos grupos de acuerdo a la presencia de sustancias minerales como sílice y cristales: doce especies (70,59 % del total) presentaron sílice y cinco (29,41 %) no desarrolló este tipo de depósito. Existen algunos caracteres constantes en los géneros *Couratari*, *Eschweilera* y *Gustavia*, al observarse que en los dos primeros todas las especies estudiadas presentaron sílice; mientras que todas las especies del tercer género mencionado se caracterizaron por la ausencia de sílice. Por el contrario, el género *Lecythis* no mostró uniformidad en este carácter, encontrándose sílice en dos especies (*L. corrugata* y *L. zabucajo*), mientras que en *L. chartacea* no se observaron estos depósitos. Esto coincide con lo reportado por de Zeeuw (1990, 1992) quien señala que algunas especies de *Lecythis*, entre las cuales incluye *L. chartacea*, no desarrollan depósitos silíceos; aunque indica que ocasionalmente esta especie puede presentar sílice en parénquima axial. Con respecto a *Eschweilera* y *Couratari*, de Zeeuw (1990) los menciona como géneros que típicamente presentan sílice, aunque indica que el 20 % del material de *C.*

guianensis incluido en su estudio, no presentó sílice. Pérez (1993) no menciona la presencia de sílice en *E. monosperma* (= *E. tenax*) pero indica que encontró abundantes depósitos gomosos en las células parenquimáticas radiales. Es probable que los cuerpos de sílice estuvieran recubiertos por esos depósitos gomosos y por esa razón no fueron reportados. Con respecto a la presencia de cristales, el 88,23 % del material estudiado se caracterizó por presentar cristales en el parénquima axial y sólo dos especies pertenecientes al género *Eschweilera* (*E. antioquiensis* y *E. tenax*) carecen de este tipo de inclusión mineral. De Zeeuw (1992) menciona que en este género se pueden encontrar especies con cristales y especies sin cristales. Los cristales se ubicaron predominantemente en el parénquima axial y sólo en el género *Gustavia* también se encontraron en el parénquima radial.

Desde el punto de vista genérico se encontró una clara diferenciación del género *Gustavia* con respecto a los otros géneros incluidos en el presente estudio: radios exclusivamente heterocelulares, mayores de 1 mm de altura, hasta con 10 células de ancho, vasos con diámetro menor de 100 μm , frecuencia de vasos mayor de 30 por mm^2 , punteaduras intervasculares diminutas a pequeñas, parénquima exclusivamente apotraqueal difuso y en agregados. Las diferencias en cuanto a diámetro de vasos, tamaño de punteaduras intervasculares y altura de radios son corroboradas a través del análisis de varianza y la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$), donde las especies de *Gustavia* muestran diferencias estadísticamente significativas con respecto al resto de las especies. Los otros géneros incluidos en el presente estudio manifiestan una notable uniformidad y se hace difícil encontrar características xilémicas que permitan una clara separación de los mismos, especialmente en el caso de *Eschweilera* y *Lecythis*. De Zeeuw (1990, 1992) y Lens *et al.* (2007) señalan que los géneros *Eschweilera* y *Lecythis* se caracterizan por presentar radios predominantemente heterocelulares y sólo un 20 % de los radios son homocelulares en *Eschweilera* y 25 % en *Lecythis*. Pérez (1993) describe la especie *E. monosperma* (= *E. tenax*) y menciona la predominancia de los radios heterocelulares sobre los homocelulares. Estas afirmaciones contrastan con lo observado en el material de estudio de la presente investigación donde se encontraron radios predominantemente homocelulares de células procumbentes, coincidiendo con lo reportado por Corothie (1967), Kribs (1968), Détienne *et al.* (1982), Mainieri y Peres (1989) y Miller y Détienne (2001) quienes presentan

descripciones de algunas especies pertenecientes a los géneros antes mencionados y reportan la presencia de radios exclusiva o predominantemente homocelulares de células procumbentes.

Las características del género *Gustavia* también manifiestan diferencias desde un punto de vista filogenético dentro de la subfamilia en la cual se ubica (Lecythioideae): por una parte, se encontraron radios exclusivamente heterocelulares, mayores de 1 mm de altura, predominantemente multiseriados y parénquima predominantemente apotraqueal difuso en agregados lo cual indica que el tejido parenquimático (axial y radial) posee, según los criterios de Metcalfe y Chalk (1950), un menor grado de especialización con respecto a los otros géneros. Por otra parte, las características dimensionales en las punteaduras intervasculares de *Gustavia* indican que este carácter muestra mayor grado evolutivo que el observado en los otros géneros. De acuerdo a las descripciones a nivel de subfamilia presentada por Lens *et al.* (2007), la Lecythioideae puede ser reconocidas por la presencia de punteaduras vaso-radio claramente areoladas combinadas con punteaduras simples alargadas, las cuales pueden presentarse en la misma célula parenquimática radial, radios multiseriados generalmente de 2-4 células de ancho y menores de 1 mm de altura, ausencia de cristales prismáticos en los radios y presencia de sílice en los radios. Estos caracteres contrastan con los observados en *Gustavia*; Lens *et al.* (2007) consideran a los géneros *Gustavia* y *Grias* como basales dentro de la Lecythidoideae; especialmente por lo relacionado con ancho, composición y altura de radios; así como por la presencia de cristales en los radios. Sin embargo, no toman en consideración dos características de gran importancia como son el tamaño de las punteaduras y la ausencia de sílice.

4. Conclusiones

- 1) Se puede considerar que existe cierta homogeneidad xilemática entre los diferentes géneros estudiados, con la excepción de *Gustavia* el cual se puede diferenciar fácilmente del resto de los géneros a través de características tanto cualitativas como cuantitativas.
- 2) Con excepción del género *Gustavia*, las características que se manifestaron con mayor frecuencia en el material estudiado fueron el desarrollo de parénquima en bandas, predominantemente de 1-2 células de ancho y en series hasta de 8 células; poros medianos a grandes, punteaduras intervasculares generalmente medianas, radios predominantemente homocelulares de células procumbentes, 1-2 (-4) células de ancho, cristales en el parénquima axial formando series parenquimáticas cristalíferas y sílice en células parenquimáticas radiales.
- 3) La ausencia de sílice se remitió a las especies del género *Gustavia*, *Couroupita guianensis* y *L. chartacea*; mientras que la ausencia de cristales se manifestó sólo en *E. antioquiensis* y *E. tenax*.
- 4) La presencia de radios agregados en *G. macarenensis* y *G. tejerae* podrían ser el primer reporte de este carácter anatómico para la familia Lecythidaceae.

5. Referencias bibliográficas

- ARISTEGUIETA, L. 2003. *Estudio dendrológico de la flora de Venezuela*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XXXVIII. Caracas. 572 p.
- COROTHIE, H. 1967. *Estructura anatómica de 47 maderas de la Guayana Venezolana y clave para su identificación*. Universidad de Los Andes y Ministerio de Agricultura y Cría. Laboratorio Nacional de Productos Forestales. Mérida, Venezuela. 125 p.
- DÉTIENNE, P., P. JACQUET, P. y A. MARIAUX. 1982. *Manuel d'Identification des bois tropicaux*. Centre Technique Forestier Tropical. Tome 3. Marne. 315 p.
- DE ZEEUW, C. 1990. Wood and timber. In: *Flora of the Guianas*. 53. *Lecythidaceae*. A. Görts-van Rijn (eds.). Koeltz Scientific Books. 89-113 pp.
- DE ZEEUW, C. 1992. Secondary xylem of neotropical Lecythidaceae. In: *Lecythidaceae Part II. Flora Neotropica*. Monograph 21 (II). S. Mori y G. Prance (eds.). Organization for Flora Neotropica. New York Botanical Garden. New York. 4-59 pp.
- FRANKLIN, G. 1937. Permanent preparations of macerated wood fibres. *Tropical Woods* 49: 21-22.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10: 219-332.
- JUNAC. 1981. *Descripción general y anatómica de 105 maderas del grupo Andino*. Junta del Acuerdo de Cartagena. Proyecto PADT-REFORT. Lima. 442 p.
- KRIBS, D. 1968. *Commercial Foreign Woods on the American Market*. Dover Publications Inc. New York. 241 p.
- LENS, F., P. BAAS, S. JANSEN y E. SMETS. 2007. A search for phylogenetically informative wood characters within Lecythidaceae S. L. *American Journal of Botany* 94: 483-502.

- LEÓN, W. 2002. *Anatomía e identificación macroscópica de maderas*. Universidad de Los Andes. Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT)/Consejo de Publicaciones. Mérida, Venezuela. 120 p.
- MAINIERI, C y J. PERES. 1989. *Fichas de Características da Madeiras Brasileiras*. Instituto de Pesquisas tecnológicas. Divisao de Madeiras. Sao Paulo. 418 p.
- METCALFE, C. y L. CHALK. 1950. *Anatomy of the dicotyledons Vol. I y II*. Oxford University Press. Oxford. 1499 p.
- MILLER, R. y P. DÉTIENNE. 2001. *Major timbers trees of Guyana. Wood anatomy*. Tropenbos International. Wageningen. 218 p.
- MORI, S. y G. PRANCE. 1999. Lecythidaceae. In: *Flora in the Venezuelan Guayana Vol. 5*. P. Berry, K. Yatskievych y B. Holst (eds.). Missouri Botanical Garden Press. St. Louis. 750-779 pp.
- MUNSELL COLOR COMPANY. 1990. *Munsell soil color charts*. Baltimore, Maryland. 17 p.
- NARDI, R. y M. EDLMANN. 1992. *Legnami Tropicali Importanti in Italia. Anatomia e Identificazione. Volume II: America Latina*. Instituto di Assestamento e Tecnología Forestale. Universita di Firenze. CNR. Firenze. 320 p.
- PÉREZ M., A. 1969. *Estructura anatómica de 37 maderas de la Guayana Venezolana y clave para su identificación*. Trabajo de ascenso. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 125 p.
- PÉREZ M., A. 1993. Anatomía e identificación de 40 maderas del bosque La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. *Pittieria* 20: 5-77.
- TORTORELLI, L. 1956. *Maderas y bosques argentinos*. ACME. Buenos Aires. 910 p.