

INGRESE LOS DATOS EN LOS CASILLEROS DE FONDO BLANCO:

Active para iniciar; desactive al finalizar →

[Doble clic](#)

Nombre del/de la tesista:	Akira Armando Wong Sato		
Sexo:	Masculino		
Nombre de la tesis:	Caracterización de la venación foliar de tres especies andinas de <i>Cedrela</i> (Meliaceae)		
Fecha de sustentación:	05/10/2019	Fecha de publicación:	2019
Calificativo:	Sobresaliente		
Presidente del Jurado:	José Luis Marcelo Peña	Dr.	
Miembro del Jurado:	Sonia Cesarina Palacios Ramos	Mg. Sc.	
Miembro del Jurado:	Manuel Chavesta Custodio	Mg. Sc.	
Asesor:	Carlos Augusto Reynel Rodríguez	PhD.	
Co-Asesor:		Lic.	
Resumen breve (máx. 1000 caracteres):	<p>Información sobre la venación foliar del género <i>Cedrela</i>, y de la familia Meliaceae en general, es escasa. Hasta el momento no existe una descripción a nivel de especie para Meliaceae. En este estudio usamos la técnica de diafanización para facilitar la caracterización de la venación foliar de tres especies de <i>Cedrela</i>: <i>C. angustifolia</i>, <i>C. montana</i> y <i>C. nebulosa</i>. Además, usamos análisis de correspondencias múltiple para determinar si existe alguna relación entre las especies estudiadas y ciertas características de sus venaciones. Las tres especies estudiadas presentan características similares de venación laminar, venaciones inferiores y superiores, areolas y vénulas. Asimismo, los análisis de correspondencias múltiple sugieren que la venación foliar es muy similar entre las tres especies. Sin embargo, <i>C. nebulosa</i> puede ser diferenciada de las otras dos especies estudiadas por su angosta vena primaria en relación con el ancho de la lámina.</p>		
Palabras claves (máx. 6)	<i>Cedrela</i> ; Meliaceae; venación foliar; diafanización; taxonomía		

[Ir a página de carátula](#)

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**CARACTERIZACIÓN DE LA VENACIÓN  
FOLIAR DE TRES ESPECIES ANDINAS DE  
*Cedrela* (Meliaceae)**

Presentado por:

**Akira Armando Wong Sato**

TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE  
INGENIERO FORESTAL

---

Lima - Perú  
2019

## ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS

Los Miembros del Jurado que suscriben, reunidos para calificar la sustentación del Trabajo de Tesis, presentado por el ex-alumno de la Facultad de Ciencias Forestales, Bach. **AKIRA ARMANDO WONG SATO**, intitulado “**CARACTERIZACIÓN DE LA VENACIÓN FOLIAR DE TRES ESPECIES ANDINAS DE *CEDRELA* (MELIACEAE)**”.

Oídas las respuestas a las observaciones formuladas, lo declaramos:

.....

con el calificativo de .....

En consecuencia queda en condición de ser considerado APTO y recibir el título de INGENIERO FORESTAL.

La Molina, 10 de Mayo de 2019

.....  
Dr. José Luis Marcelo Peña  
Presidente

.....  
Mg. Sc. Sonia Cesarina Palacios Ramos  
Miembro

.....  
Mg. Sc. Manuel Chavesta Custodio  
Miembro

.....  
PhD. Carlos Augusto Reynel Rodríguez  
Asesor

## *DEDICATORIA*

*Dedico esta tesis a mi familia, amigos y compañeros de aulas y laboratorios.*

## AGRADECIMIENTOS

*Quiero expresar mis agradecimientos a mi asesor, el profesor Carlos Reynel Rodríguez PhD., por darse el tiempo para apoyarme en este trabajo de investigación e incentivarme a superarme académica y profesionalmente. Asimismo, a los miembros de mi comité, Dr. José Luis Marcelo Peña, Mg. Sc. Manuel Chavesta y Mg. Sc. Sonia Palacios Ramos por su orientación, consejos y comentarios, los cuales indudablemente mejoraron este trabajo.*

*Al Herbario Forestal MOL por brindarme los especímenes en los cuales basé mi investigación, así como reactivos y equipos para la parte experimental de la investigación, al Laboratorio de Pulpa y Papel por apoyarme en la primera experimental de la investigación, y al Laboratorio de Anatomía de la Madera por darme las facilidades de uso del equipamiento para microfotografía.*

*A mi familia, por su apoyo incondicional. A mis amigos del Herbario Forestal MOL y la UNALM, por sus consejos y apoyo en la preparación del manuscrito de la tesis.*

## *RESUMEN*

Información sobre la venación foliar del género *Cedrela*, y de la familia Meliaceae en general, es escasa. Hasta el momento no existe una descripción a nivel de especie para Meliaceae. En este estudio usamos la técnica de diafanización para facilitar la caracterización de la venación foliar de tres especies de *Cedrela*: *C. angustifolia*, *C. montana* y *C. nebulosa*. Además, usamos análisis de correspondencias múltiple para determinar si existe alguna relación entre las especies estudiadas y ciertas características de sus venaciones. Las tres especies estudiadas presentan características similares de venación laminar, venaciones inferiores y superiores, areolas y vénulas. Asimismo, los análisis de correspondencias múltiple sugieren que la venación foliar es muy similar entre las tres especies. Sin embargo, *C. nebulosa* puede ser diferenciada de las otras dos especies estudiadas por su angosta vena primaria en relación con el ancho de la lámina.

Palabras clave: *Cedrela*; Meliaceae; venación foliar; diafanización; taxonomía

# ÍNDICE GENERAL

	Página
<b>I. Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>II. Revisión de Literatura .....</b>	<b>5</b>
<b>1. Identificación de especies por la perspectiva morfológica.....</b>	<b>5</b>
<b>2. Uso de la arquitectura y venación foliar en taxonomía y sistemática.....</b>	<b>5</b>
<b>3. Género <i>Cedrela</i> .....</b>	<b>7</b>
3.1. Distribución y taxonomía .....	7
3.2. Usos.....	7
3.3. Venación foliar.....	8
<b>4. Distribución y venación foliar de las especies estudiadas.....</b>	<b>8</b>
<b>5. Conceptos generales .....</b>	<b>9</b>
5.1. Técnica de diafanización.....	9
5.2. Elementos para la descripción de venación foliar .....	10
5.3. Glosario de términos para la clasificación de la venación foliar .....	12
5.4. Análisis de correspondencias múltiple .....	17
<b>III. Materiales y Métodos.....</b>	<b>19</b>
<b>1. Selección de material foliar.....</b>	<b>19</b>
<b>2. Diafanización.....</b>	<b>19</b>
2.1. Proceso de despigmentación de foliíolos .....	19
2.2. Proceso de pigmentación de foliíolos.....	21
<b>3. Medición y descripción de caracteres de la venación foliar.....</b>	<b>21</b>
<b>4. Análisis estadísticos .....</b>	<b>22</b>
<b>5. Depósito de muestras .....</b>	<b>23</b>
<b>IV. Resultados y discusión .....</b>	<b>25</b>
<b>1. Venación laminar y niveles de venación inferior.....</b>	<b>25</b>
<b>2. Niveles de venación superior .....</b>	<b>26</b>
<b>3. Areolas y vénulas.....</b>	<b>36</b>
<b>4. Análisis de correspondencias múltiple.....</b>	<b>40</b>
4.1. Venas secundarias.....	40
4.2. Venas inter-secundarias.....	40
4.3. Areolas.....	41
4.4. Vénulas .....	42
<b>5. Diferenciación y clave dicotómica de las tres especies estudiadas de <i>Cedrela</i> .....</b>	<b>43</b>
<b>V. Conclusiones .....</b>	<b>45</b>
<b>VI. Recomendaciones .....</b>	<b>47</b>
<b>VII. Referencias bibliográficas .....</b>	<b>49</b>
<b>VIII. Anexos.....</b>	<b>55</b>

## *Índice de tablas*

	Página
Tabla 1: Resumen de las características de la venación laminar y niveles de venación inferior de las tres especies estudiadas .....	25
Tabla 2: Resumen de las características de niveles de venación superior de las tres especies estudiadas .....	26
Tabla 3: Resumen de las características de vénulas y areolas de las tres especies estudiadas.....	36

## Índice de figuras

	Página
Figura 1: División laminar propuesta para las especies de <i>Cedrela</i> .....	10
Figura 2: Diversos niveles de venación.....	11
Figura 3: Areolas (áreas cerradas) y vénulas (libres).....	12
Figura 4: Clasificación de patrones de venación laminar primaria. ....	12
Figura 5: Clasificación de patrones de venación laminar secundaria.....	13
Figura 6: Clasificación de recorridos de venas secundarias. ....	14
Figura 7: Clasificación de patrón de venas terciarias.....	15
Figura 8: Clasificación de venación final marginal. ....	15
Figura 9: Clasificación del desarrollo de las areolas.....	16
Figura 10: Clasificación de formas de las areolas.....	16
Figura 11: Clasificación de tipos de vénulas.....	17
Figura 12: Foliolos de <i>Cedrela angustifolia</i> en alcohol 96° en ebullición. ....	19
Figura 13: Diferentes etapas de foliolos de <i>Cedrela angustifolia</i> en alcohol 96° e hidróxido de sodio al 5% en ebullición. ....	20
Figura 14: Foliolos de <i>Cedrela angustifolia</i> en solución de hipoclorito de sodio al 7,5%. ....	20
Figura 15: Foliolos de <i>Cedrela angustifolia</i> en solución de hidrato de cloral al 5%. ....	21
Figura 16: Foliolos de <i>Cedrela angustifolia</i> en solución saturada de safranina en alcohol 80°. ....	21
Figura 17: Foliolos de <i>C. angustifolia</i> antes y después del proceso de diafanización. ....	27
Figura 18: Detalles de venaciones terciarias del limbo medio de foliolos de <i>C. angustifolia</i> . ....	28
Figura 19: Foliolos de <i>C. montana</i> antes y después del proceso de diafanización. ....	29
Figura 20: Detalle de venaciones terciarias del limbo medio de foliolos de <i>C. montana</i> .....	30
Figura 21: Foliolos de <i>C. nebulosa</i> antes y después del proceso de diafanización.....	31
Figura 22: Detalles de venaciones terciarias del limbo medio de foliolos de <i>C. nebulosa</i> ....	32
Figura 23: Detalles de areolas y vénulas del limbo medio de foliolos de <i>C. angustifolia</i> ....	33
Figura 24: Detalles de areolas y vénulas del limbo medio de foliolos de <i>C. montana</i> . ....	34
Figura 25: Detalles de areolas y vénulas del limbo medio de foliolos de <i>C. nebulosa</i> .....	35
Figura 26: Microfotografías de muestras de <i>C. angustifolia</i> . ....	37
Figura 27: Microfotografías de muestras de <i>C. montana</i> . ....	38
Figura 28: Microfotografías de muestras de <i>C. nebulosa</i> . ....	39

Figura 29:	Representación de características de venas secundarias de las tres especies estudiadas de <i>Cedrela</i> .....	40
Figura 30:	Representación de características de venas inter-secundarias de las tres especies estudiadas de <i>Cedrela</i> .....	41
Figura 31:	Representación de características de areolas de las tres especies estudiadas de <i>Cedrela</i> .....	42
Figura 32:	Representación de características de vénulas de las tres especies estudiadas de <i>Cedrela</i> .....	43

## Índice de anexos

	Página
Anexo 1: Especímenes usados para la colección de muestras y detalles de su colección ...	55
Anexo 2: Descripción de la venación foliar de <i>Cedrela angustifolia</i> .....	56
Anexo 3: Descripción de la venación foliar de <i>Cedrela montana</i> .....	57
Anexo 4: Descripción de la venación foliar de <i>Cedrela nebulosa</i> .....	58
Anexo 5: Identificación de areolas de folíolos de <i>Cedrela angustifolia</i> basada en microfotografías .....	59
Anexo 6: Identificación de areolas de folíolos de <i>Cedrela angustifolia</i> basada en microfotografías .....	60
Anexo 7: Identificación de areolas de folíolos de <i>Cedrela nebulosa</i> basada en microfotografías .....	61
Anexo 8: Datos de venas secundarias de las cuatro muestras de las tres especies de <i>Cedrela</i> estudiadas .....	62
Anexo 9: Datos de venas inter-secundarias de las cuatro muestras de las tres especies de <i>Cedrela</i> estudiadas .....	63
Anexo 10: Datos de areolas de las cuatro muestras de las tres especies de <i>Cedrela</i> estudiadas.....	64
Anexo 11: Datos de vénulas de las cuatro muestras de las tres especies de <i>Cedrela</i> estudiadas.....	65
Anexo 12: Árbol filogenético bayesiano de <i>Cedrela</i> .....	66
Anexo 13: Árbol filogenético de máxima verosimilitud de <i>Cedrela</i> .....	67

## I. INTRODUCCIÓN

El género *Cedrela* (Meliaceae) es nativo de los Neotrópicos. Se encuentra desde México hasta Argentina, ampliamente distribuida en bosques caducifolios tropicales (Muellner *et al.*, 2010). Este género se encuentra muy emparentado a *Toona*, único género con el que forma la tribu Cedreleae (Muellner *et al.*, 2003); a pesar de esto, ambos géneros no comparten la misma distribución (Hua y Edmonds, 2008).

Varias especies de *Cedrela* poseen elevado valor comercial por la alta calidad de sus maderas, y son actualmente sobreexplotadas. *Cedrela odorata* L., *Cedrela fissilis* Vell. y *Cedrela angustifolia* Moc. & Sesse ex DC. se encuentran en estado vulnerable o amenazado (Americas Regional Workshop, 1998; Llamozas, 1998; Mark y Rivers, 2017; CITES, 2016).

La identificación de especies del género *Cedrela* es indispensable para el planeamiento, desarrollo y ejecución de actividades económicas; especialmente en regiones donde la diversidad de especies es muy alta, como el Perú, y diferentes especies pueden compartir características morfológicas vegetativas, aun siendo miembros de diferentes taxones. Dentro de Meliaceae, el género *Cedrela* es caracterizado por hojas compuestas, alternas y pinnadas. El género *Cedrela* presenta folíolos falcados, de bases asimétricas, ápices agudos y margen entero (Pennington y Muellner, 2010).

Las hojas y folíolos al ser órganos altamente polimórficos son muy útiles para la identificación y clasificación de plantas (Inamdar y Shenoy, 1981; Zarinkamar y Sharifsadat, 2016). Dentro de las diversas características vegetativas y reproductivas son usadas para la clasificación de árboles latifoliados, la venación de la hojas y folíolos maduros es considerada una característica esencial para la descripción de la arquitectura foliar (Hickey, 1973; Ash *et al.*, 1999; Doyle, 2007).

La venación foliar, ha demostrado ser útil en estudios morfológicos (Rodríguez y Romero, 2007, Rojas-Leal *et al.*, 2014, 2018) y taxonómicos (Fonsêca *et al.*, 2007; Cervantes *et al.*, 2009; Pacheco-Trejo *et al.*, 2009; Tejero-Díez *et al.*, 2010; Aworinde *et al.*, 2013; Pariente, 2018). La venación foliar ha probado ser de ayuda para la diferenciación de especies crípticas

(especies muy similares en apariencia pero se hallan reproductivamente aisladas), como *Aspidosperma crypticum* J.F. (Apocynaceae), especie que había sido equívocamente identificada como *A. desmanthum* Benth. ex Müll. Arg. (Morales y Zamora, 2017).

*Cedrela* es un género que ha sido estudiado en diversos campos de las ciencias biológicas, desde su diversidad y biogeografía (Gillies *et al.*, 1997; de la Torre *et al.*, 2008; Muellner *et al.*, 2010; Inza *et al.*, 2012; Cavers *et al.*, 2013; Lombardi, 2014), hasta su anatomía y dendrocronología (Dünisch *et al.*, 2003; Gasson *et al.*, 2011; Schipper Guerovich, 2011; Baker *et al.*, 2017). Es más, la taxonomía, distribución y estado de conservación de este género son temas que siguen siendo activamente investigados (ver Reynel *et al.*, 2017).

Actualmente, se cuenta con descripciones botánicas y claves para la identificación de las 17 especies de este género, incluyendo las 10 especies reportadas para el territorio peruano (Pennington y Muellner, 2010; Reynel *et al.*, 2016, 2017). Sin embargo, las descripciones previamente mencionadas no incluyen los detalles de la venación foliar de las especies; la caracterización de la venación de folíolos tan solo llega hasta el segundo nivel de venas, y en los tratados taxonómicos solo se describe el número de pares de venas secundarias, también incluidas en las claves.

El estudio plantea realizar una descripción detallada de la venación foliar de especímenes preservados de tres especies de *Cedrela*: *Cedrela montana* Moritz ex Turcz, *Cedrela nebulosa* T. D. Penn. & Daza y *Cedrela angustifolia* Moc. & Sesse ex DC. Estas especies comparten su distribución en los andes del Perú y particularmente en la región de Pasco. Se trata del primer estudio sobre la venación foliar de *Cedrela* en Perú; cuya información de las tres especies mejorará la caracterización taxonómica de estas especies. Adicionalmente, se espera que sirva como una herramienta para la identificación de las especies.

El objetivo general de este estudio es contribuir a la identificación de *Cedrela* (Meliaceae) de Perú, con énfasis en caracteres de la venación foliar. Los objetivos específicos son los siguientes:

- Documentar en detalle los patrones de venación en *C. montana*, *C. nebulosa* y *C. angustifolia*, precisando sus caracteres diagnósticos.
- Estructurar la información obtenida como apoyo para la identificación de las especies en el campo.

- Elaborar una clave dicotómica basada en los caracteres hallados, para diferenciar las especies.



## **II. REVISIÓN DE LITERATURA**

### **1. IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES POR LA PERSPECTIVA MORFOLÓGICA**

La representación morfológica ha sido universalmente empleada para identificar especies gracias a su inmediata utilidad, desde los tiempos de Linneo. Morfológicamente hablando, una especie se refiere al conjunto de individuos con una morfología similar que puedan distinguirse de otras especies. Esta perspectiva morfológica es la base para el reconocimiento inmediato de especies, desde plantas y hongos, hasta animales, y ha sido típicamente usada para evaluaciones de diversidad biológica (Reynel et al., 2013).

Desde los años 70 la perspectiva reproductiva tomó importancia en la definición de especies (Dobzhansky, 1970; Mayr, 1982). Según esta perspectiva, una especie se define como el conjunto de individuos con capacidad de reproducirse entre sí, produciendo progenie fértil, y reproductivamente aislados de otras especies; esta interpretación es conocida como concepto biológico de especie (Mayr, 1982).

En el caso de muchas especies arbóreas, el estudio de la capacidad reproductiva y órganos reproductores conlleva una serie de dificultades por la altura en donde los órganos se encuentran y su corto episodio de floración. Por esta razón, en Perú, un país megadiverso y con muchas especies del dosel alto, las especies son generalmente definidas desde la perspectiva morfológica (Reynel *et al.* 2013).

### **2. USO DE LA ARQUITECTURA Y VENACIÓN FOLIAR EN TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA**

El término de 'arquitectura foliar', acuñado por Hickey (1973), se refiere a la disposición y forma de elementos que conforman y caracterizan el exterior de hojas y folíolos, tales como forma la lámina, venación, vetas y aréolas. La clasificación y términos usados para la arquitectura foliar han sido dados y actualizadas por Dilcher (1974), Melville (1976) y finalmente Ash *et al.* (1999) publicaron un manual para la descripción y categorización de hojas angiospermas.

La descripción de las hojas no sólo se basa en caracteres cualitativos, sino también en los cuantitativos, como la relación entre el largo y ancho de la lámina, los ángulos formados entre la vena primaria y las secundarias y los ángulos establecidos por la base y el ápice (Ash *et al.*, 1999).

Tal como comentó Hickey (1973), la descripción detallada de la arquitectura foliar no solo es de gran ayuda en trabajos taxonómicos; permitirá discernir tendencias filogenéticas e inclusive conocer los efectos del ambiente en las plantas. Adicionalmente, se ha encontrado que la mayoría de las familias y géneros poseen modelos de arquitectura foliar consistentes (Rodríguez y Romero, 2007). La arquitectura foliar ha demostrado ser de gran importancia para estudios taxonómicos y sistemáticos de plantas existentes (e.g., Sutar y Salunke, 2016) como de fósiles (e.g., Velasco-de León *et al.*, 2015).

Antes que Hickey (1973) estableciera el término de ‘arquitectura foliar’, Foster (1950) ya había destacado la necesidad de estudios más extensivos e intensos sobre la venación de angiospermas para su uso en la sistemática de estas plantas.

En la mayoría de angiospermas, los varios niveles de venas están claramente diferenciados. Las venas de una clase particular desarrollan un curso y un modelo propio distinto de los demás. Esto hace que el reconocimiento de venaciones sea esencial al describir la arquitectura foliar. Las hojas de estas plantas poseen entre cuatro a siete niveles de venas (Ash *et al.*, 1999); los dos primeros niveles son venas estructurales, mientras que las del tercer nivel acapara más área de la lámina y son venaciones considerablemente más angostas que las del segundo nivel (Ash *et al.*, 1999).

Aunque la información de la forma general del folíolo y primeros niveles de venas no ayuden mucho de por sí, cuando son estudiadas junto a las venaciones de nivel superior, pueden proporcionar información muy confiable para la taxonomía (Ash *et al.*, 1999). La variación de las venaciones puede ser muy pronunciada entre los niveles superiores, de cuarto al séptimo nivel, inclusive entre taxones superiores (Ash *et al.*, 1999). Asimismo, los patrones generales de venación foliar de una especie son generalmente genéticamente determinadas, por lo que la venación foliar es una herramienta taxonómica fiable (Roth-Nebelsick *et al.*, 2001).

### **3. GÉNERO *Cedrela***

#### **3.1. DISTRIBUCIÓN Y TAXONOMÍA**

El género *Cedrela* (Meliaceae) se encuentra distribuido únicamente en el Neotrópico, desde el Sur de México hasta el Norte de Argentina. *Cedrela* está muy relacionado a *Toona*, género distribuido en Asia y Australia (Hua y Edmonds, 2008). Ambos géneros forman un grupo monofilético en la misma subfamilia y tribu, Cedreloideae y Cedreleae respectivamente (Muellner *et al.*, 2003).

La familia Meliaceae es caracterizada por su plasticidad fenotípica, la cual puede notarse en la complejidad taxonómica de la misma familia, tan como lo señalan Muellner *et al.* (2010). Sin embargo, los individuos del género *Cedrela* se diferencian dentro de Meliaceae por sus folíolos aromáticos (característico aroma a ajo), presencia de un androginóforo con adicional función de nectario, pétalos unidos a la mitad inferior del androginóforo por una quilla adaxial central, y flores masculinas con filamentos y anteras libres (Germán-Ramírez, 2005; Pennington y Muellner, 2010).

En los años 70, Pennington y Styles (1975) indicaron que tan sólo 5 especies, no muy bien definidas, se habían identificado para *Cedrela*. Actualmente 17 especies han sido identificadas, de las cuales 10 han sido reportadas para el territorio peruano (Muellner, *et al.*, 2009; Pennington y Muellner, 2010; Reynel *et al.*, 2017).

#### **3.2. USOS**

Muchas especies de *Cedrela* son extraídas con fines comerciales por la alta calidad de sus maderas, particularmente *C. odorata*. La tala y comercialización ilegal son las principales causas del agotamiento de muchas reservas naturales de *Cedrela*, otras causas son la pérdida de hábitat por agricultura migratoria y asentamientos humanos, y erosión genética (Verissimo *et al.*, 1998; Laurance, 1999; O'Neill *et al.*, 2001; Cornelius *et al.*, 2005).

Actualmente, tres especies se encuentran en la lista roja de la IUCN: *C. fissilis* (peligro de extinción) (Americas Regional Workshop, 1998), *C. angustifolia* (vulnerable) (Llamozas, 1998), *C. odorata* (vulnerable) (Mark y Rivers, 2017). Asimismo, estas tres especies también se encuentran listadas en el apéndice III de CITES (2016).

### 3.3. VENACIÓN FOLIAR

La venación foliar del género *Cedrela* y en general de la familia Meliaceae han sido escasamente estudiadas. Hasta la fecha de este estudio no hay descripciones de la venación foliar de alguna especie de Meliaceae.

Sin embargo, Sarma *et al.* (1992) comparó la venación foliar de varias especies de Meliaceae, describiendo la venación foliar de Meliaceae como: Venación de la lámina pinnada y eucamptódroma o broquidódroma. Vena media de ancho moderado a masivo, recto a curvado. Venas secundarias inter-espaciadas uniformemente. El ángulo de divergencia de las venas secundarias de en relación con la parte apical de la vena primaria agudo. Venas intersecundarias paralelas o casi paralelas a las venas secundarias, compuestas. Venas terciarias con patrón reticular ortogonal o reticular al azar, raramente percurrente simple o ramificado. Niveles de venación superior desde venas cuaternarias hasta venas septenarias. Venación final marginal incompleta o completa. Areolación pobremente a bien desarrollada. Areolas de tamaños variables. Formas de areolas variado, triangulares, cuadrangulares e irregulares. Vénulas simples rectas, simples curvas, bifurcadas una, dos o tres veces.

Se han encontrado resultados hasta cierto nivel similares sobre la venación laminar de foliolos de este género. Sarma *et al.* (1992) sugiere que este género, de forma extensa, posee una venación camptódroma; mientras que Pennington (2006) caracterizó a *Cedrela* spp. de la Reserva Ducke (Brasil) como, más particularmente, eucamptódromas. Un estudio más reciente de Pennington y Mueller (2010) caracterizó varias de estas especies como eucamptódromas o broquidódromas.

## 4. DISTRIBUCIÓN Y VENACIÓN FOLIAR DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

a) *Cedrela angustifolia* Moc. & Sesse ex DC. (sinónimo *Cedrela lilloi* Harms)

*C. angustifolia* se encuentra distribuida en Ecuador, Perú, Bolivia y Argentina, en bosques húmedos montanos y de neblina, casi siempre entre 1800-3500 msnm (Pennington y Muellner, 2010; Reynel *et al.*, 2017). En Perú se encuentra distribuido en los departamentos de Amazonas, Ancash, Apurímac, Cajamarca, Pasco, Cuzco, Junín y Piura, entre 1100-1200 msnm (Reynel *et al.*, 2017). Posee una amplia distribución, abarcando toda la sierra peruana, pero tiene una densidad poblacional baja debido a la tala con fines maderables, desde épocas coloniales, y por la segmentación de los bosques con fines agrícolas (Reynel *et al.*, 2017).

Venación laminar eucamptódroma, (9-)11-17 pares de venas secundarias, ascendientes, rectas y paralelas. Venaciones superiores reticuladas o areoladas (Pennington y Mueller, 2010). Reynel *et al.* (2017) señala que tiene 15-22 pares de venas secundarias.

b) *Cedrela montana* Moritz ex Turcz

*C. montana* se encuentra distribuida en Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú, en bosques húmedos montanos y de neblina, entre 1300-3000 msnm (Pennington y Muellner, 2010; Reynel *et al.*, 2017). Esta especie se encuentra distribuido en los departamentos de Amazonas, Pasco y San Martín, entre 1300-3000 msnm, y tiene poblaciones reducidas ó extremadamente reducidas (Reynel *et al.*, 2017).

Venación laminar eucamptódroma o broquidódroma, 15-23 pares de venas secundarias frecuentemente extendiéndose o ligeramente ascendente, rectas o ligeramente arqueada, paralelas. Venaciones superiores reticuladas o areoladas (Pennington y Mueller, 2010). Reynel *et al.* (2017) señala que tiene 12-16 pares de venas secundarias.

c) *Cedrela nebulosa* T. D. Penn. & Daza

*C. nebulosa* se encuentra distribuida en Colombia, Ecuador y Perú, en bosques húmedos montanos y de neblina, principalmente entre 1100-2400; asimismo es común en bosques perturbados y secundarios (Reynel *et al.*, 2017; Pennington y Muellner, 2010). En Perú se encuentra distribuido en los departamentos de Amazonas, Cajamarca, Pasco, Junín, San Martín y Ucayali, entre 1100-2400 msnm, y tiene poblaciones reducidas o extremadamente reducidas (Reynel *et al.*, 2017). (Reynel *et al.*, 2017).

Venación laminar eucamptódroma, 11-16 pares de venas secundarias, superficialmente ascendientes, rectas o algo ligeramente arqueadas, paralelas. Venaciones superiores ambiguas, oblicuas a reticuladas (Pennington y Mueller, 2010; Reynel *et al.*, 2017).

## **5. CONCEPTOS GENERALES**

### **5.1. TÉCNICA DE DIAFANIZACIÓN**

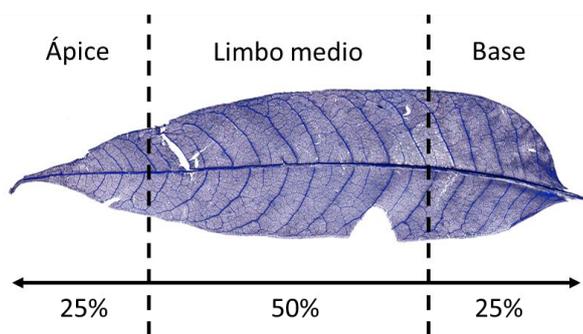
La diafanización, en general, se refiere a un conjunto de técnicas que se basan en despigmentar tejidos blandos y pigmentar otros tejidos, para el estudio de la anatomía de un espécimen biológico.

En plantas, la diafanización es principalmente aplicada a folíolos con el fin de apreciar con mayor facilidad las venaciones. La diafanización en tejidos vegetales se basa en la despigmentación por hidróxido de sodio (NaOH) o, ocasionalmente, hidróxido de potasio (KOH) (Fuchs, 1963; Strittmatter, 1973; Dilcher, 1974; Shobe y Lersten, 1967). Una ventaja de esta técnica es que puede ser aplicada a tanto muestras frescas como a muestras ya preparadas (Shobe y Lersten, 1967), teniendo en cuenta las pertinentes modificaciones para el tipo de muestra.

## 5.2. ELEMENTOS PARA LA DESCRIPCIÓN DE VENACIÓN FOLIAR

Lista de elementos importantes para la descripción venación foliar, según Hickey *et al.* (1973) y Ash *et al.* (1999).

- a) Primer patrón de venación laminar: Patrón de venación que toma en cuenta la cantidad y división de venas primarias.
- b) Segundo patrón de venación laminar: Patrón de venación que toma en cuenta venas primarias y secundarias, y el patrón de crecimiento de las últimas.
- c) División laminar: La lamina foliar se divide en la base, limbo medio y ápice. Ver figura 1.

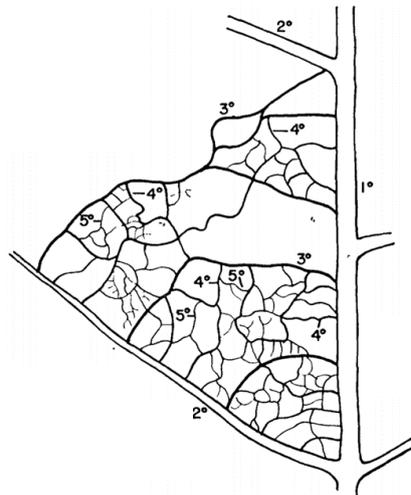


**Figura 1:** División laminar propuesta para las especies de *Cedrela*.

FUENTE: *Elaboración propia*

- d) Vena primaria: Venas de mayor ancho del foliolo. Puede existir en forma única (vena media) o múltiple (venas relativamente iguales), en ambas formas las venas originan del peciolo. Ver figura 2.
- e) Vena secundaria: Venas que originan a partir de las venas primarias y sus ramificaciones de similar ancho. Ver figura 2.

- f) Vena terciaria: Venas más finas que las secundarias y aquellas de similar ancho que ramifiquen de venas primarias. Ver figura 2.
- g) Vena inter-secundaria: Venas de un ancho intermedio entre el de las venas secundarias y terciarias. Generalmente originarias de la vena primaria y paralelas a las secundarias.
- h) Niveles de venación superior: Venaciones cuaternarias y de niveles mayores.
- i) Vena cuarta: Venas finas que se originan de venas terciarias, y aquellas de igual ancho que se originan de niveles menores. Ver figura 2.
- j) Vena quintenaria: Venas finas que se originan de venas cuaternarias, y aquellas de igual ancho que se originan de niveles menores. Ver figura 2.



**Figura 2:      Diversos niveles de venación.**

**Venaciones foliares del primer al quinto nivel.**

*FUENTE: Ash et al., 1990*

- k) Areola: Las áreas más pequeñas del tejido foliar. Se encuentran rodeadas por venas y forman campos contiguos a través de la mayor parte del área del foliolo. Venas de cualquier nivel pueden formar uno o más lados de una areola. Ver figura 3.
- l) Vénula (veta): Venas finales libres que no se cruzan con otras venas, y aquellas venas del mismo nivel que ocasionalmente atraviesa areolas para conectarse distalmente. Ver figura 3.



**Figura 3:** Areolas (áreas cerradas) y vénulas (libres).

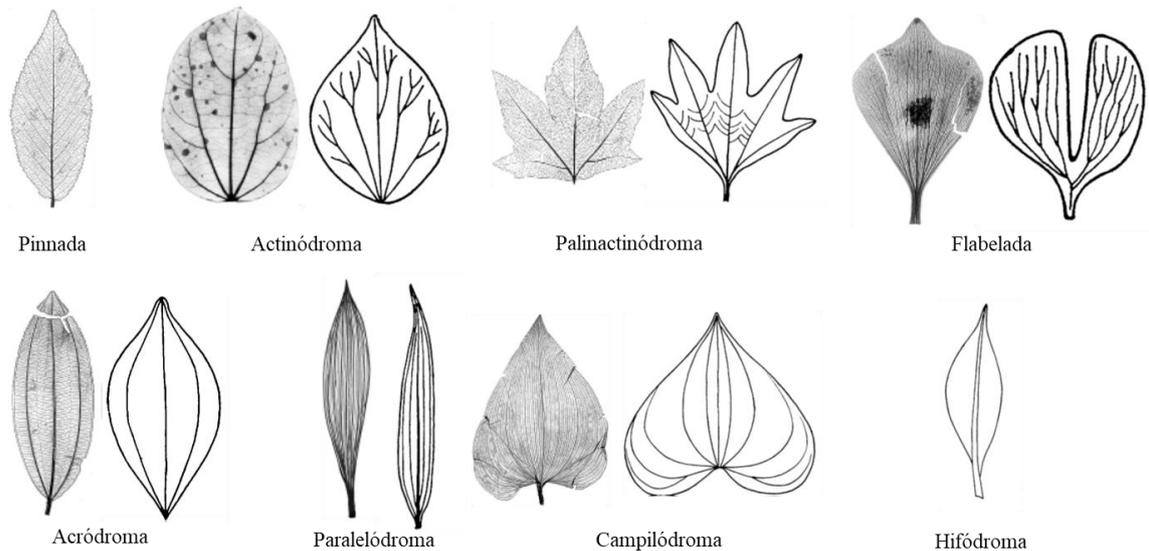
FUENTE: *Elaboración propia*

### 5.3. GLOSARIO DE TÉRMINOS PARA LA CLASIFICACIÓN DE LA VENACIÓN FOLIAR

Términos para la descripción venación foliar, basados en Hickey *et al.* (1973) y Ash *et al.* (1999).

a) Patrón de venación laminar

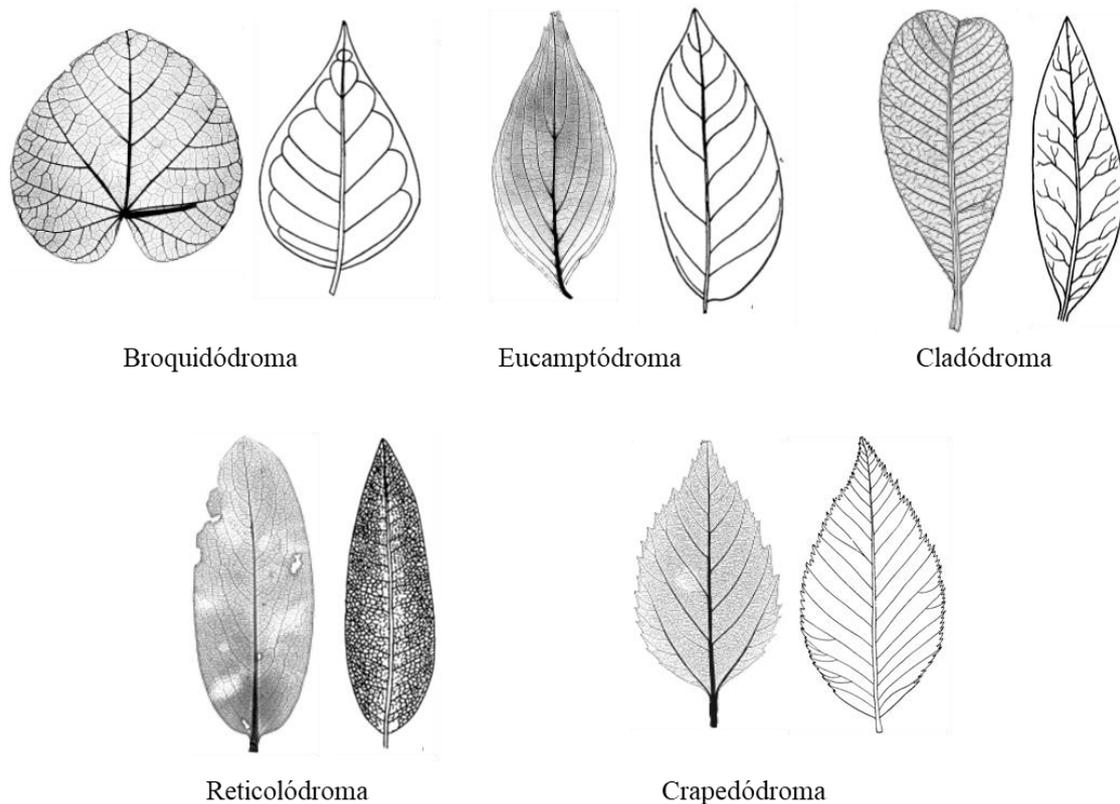
i) Primario: pinnada, actinódroma, palinactinódroma, flabelada, acródroma, paralelódroma, campilódroma e hifódroma. Ver figura 4.



**Figura 4:** Clasificación de patrones de venación laminar primaria.

FUENTE: *Modificado de Hickey et al., 1973 y Ash et al., 1999*

ii) Secundario: broquidódroma, eucamptódroma, cladódroma, reticolódroma y craspedódroma. Ver figura 5.



**Figura 5: Clasificación de patrones de venación laminar secundaria.**

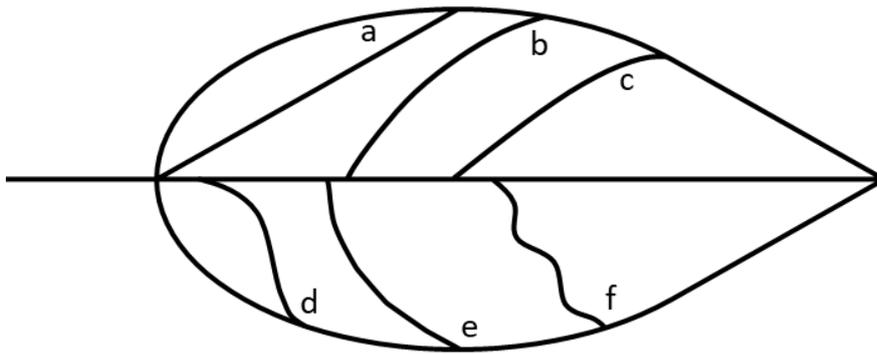
*FUENTE: Modificado de Hickey et al., 1973 y Ash et al., 1999*

b) Vena primaria.

- i) Ancho en relación con el ancho de la lámina: débil ( $< 1,25\%$ ), moderado ( $1,25\text{-}2\%$ ), fuerte ( $2\text{-}4\%$ ) y masivo ( $> 4\%$ ).
- ii) Recorrido: recto (sin curva o cambio en el recorrido aparente), curvado (arqueado notablemente en un arco), sinuoso (repetidos cambios suaves en dirección a la curvatura) y zigzag (repetidos cambios angulares).

c) Venas secundarias

- i) Inter-espaciamiento: Uniforme e irregular. El espaciamiento puede incrementar hacia la base y/o ápice del foliolo.
- ii) Ángulo de divergencia en relación con la vena primaria: agudo-estrecho ( $< 45^\circ$ ), agudo-moderado ( $45\text{-}65^\circ$ ), agudo-ancho ( $65\text{-}80^\circ$ ), recto ( $80\text{-}100^\circ$ ) y obtuso ( $> 100^\circ$ ).
- iii) Recorrido: Recto, curvado uniformemente, curvado abruptamente, recurvo, sinuoso, y en zigzag. Ver figura 6.



**Figura 6: Clasificación de recorridos de venas secundarias.**

**(a) recto; (b) curvado uniformemente; (c) curvado abruptamente; (d) recurvo; (e) sinuoso; (f) en zigzag.**

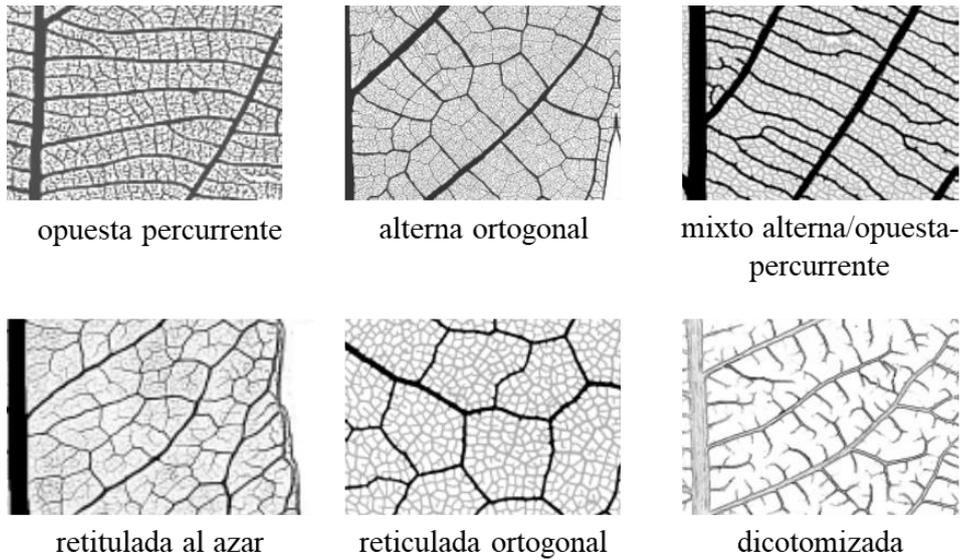
*FUENTE: Elaboración propia*

d) Venas inter-secundarias

- i) Cantidad relativa a la cantidad de venas secundarias: raras (0-25%), poco frecuentes (25-50%), frecuentes (50-75%) y muy frecuentes (75-100%).
- ii) Tipos: simple (consiste en un segmento de vena única) y compuesto (50% o más de su longitud compuesto por venas terciarias coalescentes).
- iii) Ángulo de divergencia en relación con la vena primaria: igual al de venas secundarias.

e) Venas terciarias

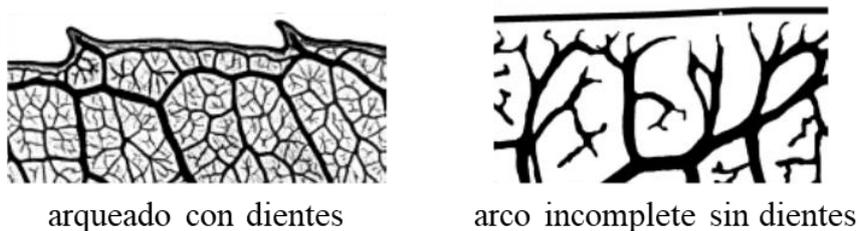
- i) Patrón: opuesta percurrente, alterna percurrente, mixto opuesta/alterna-percurrente, retitulada al azar, reticulada ortogonal y dicotomizada. Ver figura 7.



**Figura 7: Clasificación de patrón de venas terciarias.**

*FUENTE: Modificado de Ash et al., 1999.*

- ii) Ángulo de origen con relación a venas secundarias: Relativo a las venas secundarias inmediatas. De categorización similar a las de venas secundarias e inter-secundarias.
- iii) Ángulo de origen con relación a la vena primaria: Relativo a la vena primaria. Los ángulos pueden o no incrementar hacia la base y/o ápice del foliolo.
- f) Niveles de venación superior
  - i) Patrón (igual al de venas terciarias)
- g) Venación final marginal
  - i) Tipo: Arqueado y arco incompleto. Ver figura 8.
  - ii) Dientes: Presentes y ausentes. Ver figura 8.



**Figura 8: Clasificación de venación final marginal.**

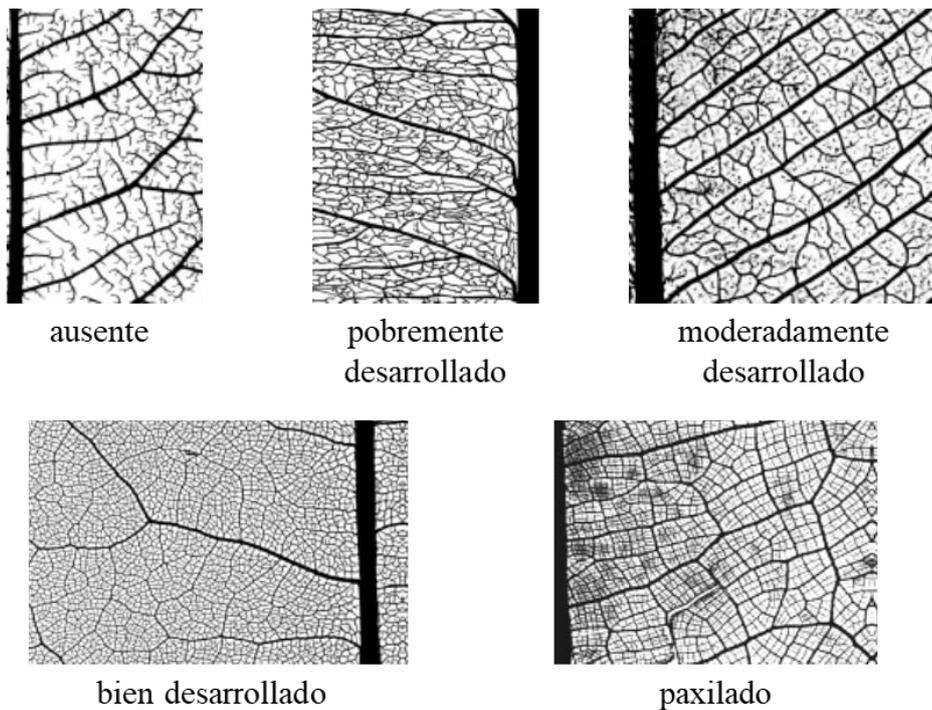
*FUENTE: Modificado de Ash et al., 1999*

h) Niveles de venaciones superiores

i) Patrón: Similar al de venas secundarias. Ver figura 7.

i) Areolas

i) Desarrollo: Ausente, pobremente desarrollado, moderadamente desarrollado, bien desarrollado, paxilado. Ver figura 9.

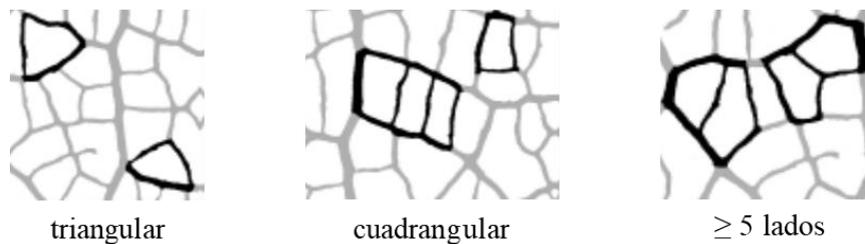


**Figura 9: Clasificación del desarrollo de las areolas.**

*FUENTE: Modificado de Ash et al., 1999*

ii) Tamaño: Muy pequeña ( $< 0,01 \text{ mm}^2$ ), pequeña ( $0,01-0,1 \text{ mm}^2$ ), mediana ( $0,1-1 \text{ mm}^2$ ) y grande ( $> 1 \text{ mm}^2$ ).

iii) Forma: Triangular, cuadrangular y cinco o más lados. Ver figura 10.

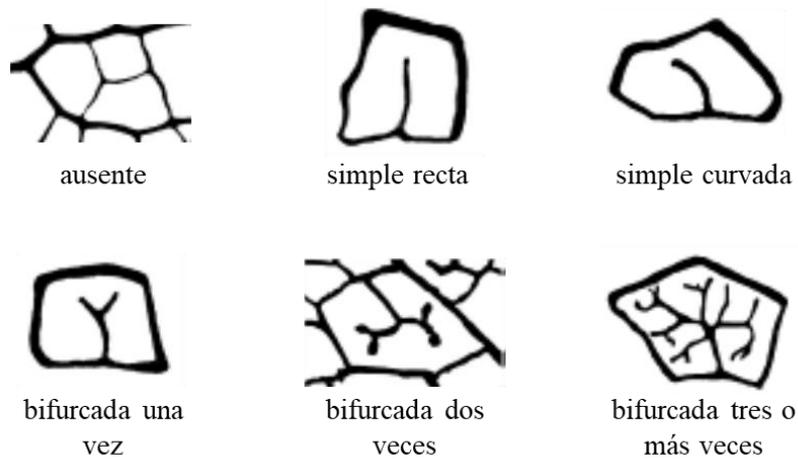


**Figura 10: Clasificación de formas de las areolas.**

*FUENTE: Modificado de Ash et al., 1999*

j) Vénulas

i) Tipos: ausente, simple recta, simple curvada, bifurcada una vez, bifurcada dos veces y bifurcada tres o más veces. Ver figura 11.



**Figura 11: Clasificación de tipos de vénulas.**

*FUENTE: Modificado de Ash et al., 1999*

#### **5.4. ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIAS MÚLTIPLE**

El análisis de correspondencias múltiple (ACM) es una técnica para datos categóricos nominales, utilizado para revelar estructuras subyacentes en un conjunto de datos. El ACM puede asumirse como una extensión del análisis de correspondencia simple, análisis propuesto inicialmente por Hirschfeld (1935) y luego desarrollado por Benzécri (1973).

El ACM, como el AC, es usado para simplificar datos, y muestra de forma gráfica las relaciones de dependencia e independencia de las variables categóricas. En el caso de este estudio, las variables fueron las especies y diversas características de su venación.



### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 1. SELECCIÓN DE MATERIAL FOLIAR

La revisión taxonómica estuvo basada en especímenes de colecciones del Herbario Forestal MOL. Por cada especie estudiada se eligieron cuatro especímenes de las colecciones del herbario. La lista de los especímenes usados y detalles de su colección se encuentran en el Anexo 1.

Por cada espécimen elegido se seleccionó un foliolo intermedio de hojas maduras. Estos foliolos fueron tratados como muestras.

#### 2. DIAFANIZACIÓN

El proceso de Diafanización que se usó en este estudio se basó en el desarrollado por Pariente (2018) para muestras secas. Este proceso se dio en el Laboratorio de Pulpa y Papel y en el Laboratorio de Dendrología de la Facultad de Ciencias Forestales.

Con el fin de acelerar el proceso de diafanización y ahorrar reactivos, en cada paso expuesto se usaron cuatro foliolos.

##### 2.1. PROCESO DE DESPIGMENTACIÓN DE FOLIÓLOS

- 1) Colocar las muestras en un vaso de precipitación con alcohol 96°. Llevar y dejar en ebullición por 10 minutos. Luego enfriar en baño maría.



**Figura 12: Foliolos de *Cedrela angustifolia* en alcohol 96° en ebullición.**

*FUENTE: Elaboración propia*

- 2) Colocar las muestras en un vaso de precipitación con solución de alcohol 96° e hidróxido de sodio al 5% en partes iguales. Llevar y dejar en ebullición por 10 minutos o más, según la consistencia del material, hasta que las muestras estén flácidas. Luego enfriar en baño maría.



**Figura 13: Diferentes etapas de folíolos de *Cedrela angustifolia* en alcohol 96° e hidróxido de sodio al 5% en ebullición.**

*FUENTE: Elaboración propia*

- 3) Lavar las muestras con abundante agua (agua de caño), hasta que el agua termine totalmente clara.
- 4) Lavar las muestras con agua destilada dos veces.
- 5) Colocar las muestras en una solución de hipoclorito de sodio al 7,5% hasta que se tornen pálidas, de un color amarillo-blanquecino.



**Figura 14: Folíolos de *Cedrela angustifolia* en solución de hipoclorito de sodio al 7,5%.**

*FUENTE: Elaboración propia*

- 6) Trasladar las muestras a agua destilada. Realizar cinco cambios de agua destilada de tres minutos cada uno.

- 7) Finalmente, colocar las muestras en hidrato de cloral al 5% por aproximadamente 10 minutos.



**Figura 15:** Foliolos de *Cedrela angustifolia* en solución de hidrato de cloral al 5%.

*FUENTE: Elaboración propia*

## **2.2. PROCESO DE PIGMENTACIÓN DE FOLIÓLOS**

- 1) Colocar las muestras ya diafanizadas en alcohol 70° durante 10 minutos.
- 2) Trasladar las muestras a una solución saturada de safranina en alcohol 80° por 15 minutos o hasta que las venas se observen completamente pigmentadas.



**Figura 16:** Foliolos de *Cedrela angustifolia* en solución saturada de safranina en alcohol 80°.

*FUENTE: Elaboración propia*

## **3. MEDICIÓN Y DESCRIPCIÓN DE CARACTERES DE LA VENACIÓN FOLIAR**

Para facilitar las medidas de los niveles de venación inferior (primarias, secundarias y terciarias) y venas inter-secundarias, las muestras diafanizadas fueron digitalizadas con un

escáner Epson L495 a 1200 pp. Así mismo, las muestras fueron observadas bajo un estereoscopio LW Scientific Achiever en el Herbario Forestal MOL.

En el caso de niveles de venación superior, la medida de estos elementos fue asistida con un microscopio Leica DM750 y un módulo cámara digital Leica ICC50 W del Laboratorio de Anatomía de la Madera de la Facultad de Ciencias Forestales, con los cuales se tomaron tres microfotografías (40 x) al azar de las partes centrales de las láminas foliares de las muestras, conforme a lo recomendado por Ash et al. (1999), ya que venaciones de nivel superior, areolas y vénulas de áreas basales y apicales son variables a nivel interespecífico. Para las areolas y vénulas, se eligió una de las tres microfotografías anteriores al azar, por consiguiente solo se usaron datos de las partes centrales de las láminas foliares.

Se usó el software Fiji (Schindelin *et al.*, 2012) para la medición de diversas características de las venas y areolas, de las digitalizaciones basadas en los escaneos y microfotografías (40 x).

Para la descripción de la venación foliar de las especies estudiadas nos basamos en las descripciones Pariente (2018) para la venación foliar de *Dipteryx* spp., y en las clasificaciones de caracteres de venación foliar de Hickey (1973) y Ash *et al.* (1999).

#### **4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS**

Se usó el análisis de correspondencias múltiple (ACM) para determinar si existe alguna relación entre las especies estudiadas y características de sus venaciones. Se analizaron características que hayan tenido un número de mediciones por muestra mayores a 30 N: venas secundarias, venas inter-secundarias, areolas y vénulas para determinar su utilidad en la diferenciación de las especies estudiadas. Para el MCA se usó el software R (R Core Team, 2019), con los paquetes ‘FactoMineR’ (Lê *et al.*, 2008) y ‘factoextra’ (Kassambara y Mundt, 2017).

Para las venas secundarias se tomó en cuenta el tipo de ángulo en relación con la vena primaria. Para las venas inter-secundarias, adicionalmente al tipo de ángulo, también se tomó en cuenta el tipo de vena (simple o compuesto). Se usaron los datos del total de las venas, tanto secundarias como inter-secundarias, de todo el limbo de las cuatro muestras de cada especie estudiada.

En el caso de las areolas, se usaron las clasificaciones de sus tamaños y formas (número de lados) y vénulación (presencia o ausencia de vénulas). Y en el caso de las vénulas, se usaron

los datos de sus tipos. Se usaron los datos de areolas y vénulas del limbo medio una de las tres microfotografías por cada muestra.

## **5. DEPÓSITO DE MUESTRAS**

Los folíolos diafanizados de *C. angustifolia* (muestras A1, A2, A4 y A4), *C. montana* (muestras M1, M2, M4 y M4) y *C. nebulosa* (muestras N1, N2, N4 y N4) fueron depositadas en el Herbario Forestal MOL - UNALM.



## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 1. VENACIÓN LAMINAR Y NIVELES DE VENACIÓN INFERIOR

La venación laminar y niveles de venación inferior son muy similares dentro de las especies estudiadas. La única de estas características que podría ser usada para la diferenciación de las especies es el ancho de la vena primaria, siendo débil en *C. nebulosa* y moderado a grueso en *C. angustifolia* y *C. montana*. Ver Tabla 1 y Anexos 2, 3 y 4.

**Tabla 1: Resumen de las características de la venación laminar y niveles de venación inferior de las tres especies de *Cedrela* estudiadas**

<b>Características la venación laminar y niveles de venación inferior</b>		<b><i>Cedrela angustifolia</i> (Figs. 17 - 18)</b>	<b><i>Cedrela montana</i> (Figs. 19 - 20)</b>	<b><i>Cedrela nebulosa</i> (Figs. 21 - 22)</b>
Venación laminar	Primaria	Pinnada	Pinnada	Pinnada
	Secundaria	Eucamptódroma	Eucamptódroma	Eucamptódroma
Vena primaria	Ancho (relativo al foliolo)	Mediano a grueso	Mediano a grueso	Débil
	Curso	Levemente curvado a curvado	Curvado a recto	Curvado a recto
Venas secundarias	Inter-espaciamiento	Semi-uniforme a uniforme, con incremento a la base y ápice	Irregular a semi-uniforme, con incremento a la base y ápice	Irregular a uniforme, con incremento a la base y ápice
	Ángulo (relativo a la vena primaria) frecuente	Agudo-ancho a agudo-moderado	Recto a agudo-moderado	Recto a agudo-moderado
	Recorrido frecuente	Recurvadas, curvadas uniformemente y curvadas abruptamente	Rectas, recurvadas, curvadas uniformemente y curvadas abruptamente	Recurvadas, curvadas uniformemente y curvadas abruptamente. Raramente en zigzag
Venas inter-secundarias	Cantidad	Raras a poco frecuentes	Pocas frecuentes a frecuentes	Poco frecuentes
	Tipo	Simples y compuestas	Simples y compuestas	Simples y compuestas
Venas terciarias	Patrón	Percurrente mixto	Percurrente mixto	Percurrente mixto
	Ángulo de origen (en relación con venas 2rias inmediatas)	Recto (para ambas venas 2rias)	Recto (para ambas venas 2rias)	Recto (para ambas venas 2rias)

Continuación

	Relación con la vena 1 <sup>ra</sup>	Oblicua, decreciendo apicalmente	Oblicua, decreciendo apicalmente	Oblicua, decreciendo apicalmente
--	--------------------------------------	----------------------------------	----------------------------------	----------------------------------

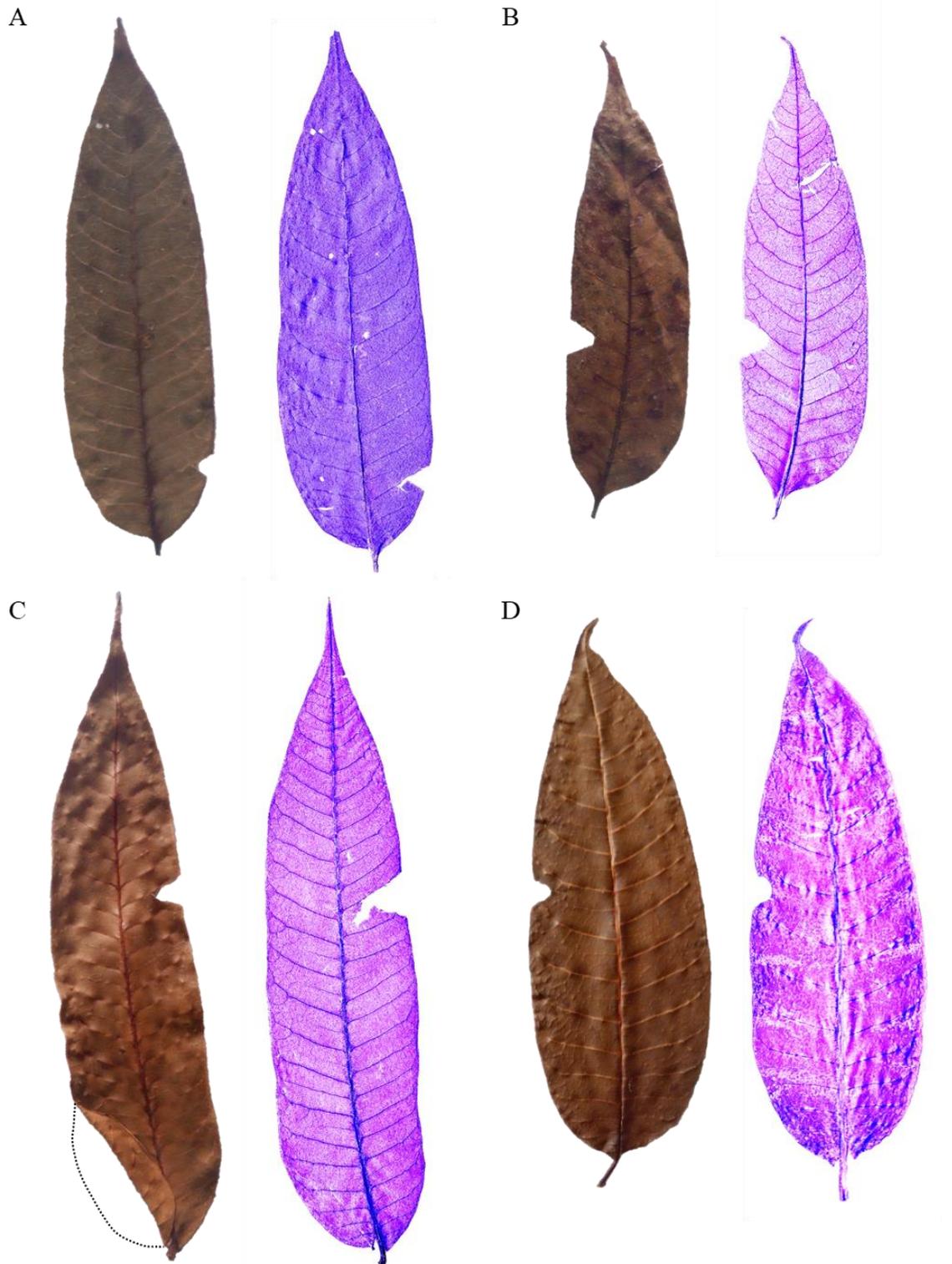
La venación laminar es uno de los pocos caracteres de la venación foliar que ha sido descrita hasta cierto punto para el género *Cedrela*. Este estudio describió la venación laminar de las especies estudiadas como ‘eucamptódroma’, similar a los resultados de Pennington (2006) a nivel de género, y a los de Pennington y Mueller (2010) nivel de especie. Sin embargo, adicionalmente a la clasificación de ‘eucamptódroma’, Pennington y Mueller (2010) describieron a *C. montana* también como ‘broquidódroma’. Esta discrepancia se puede deber a la variabilidad del crecimiento meristemático, como es presumido por Pole (1991), la cual depende de varios factores como la temperatura, luz y nutrimentos del suelo (Chen y Chien, 2012). No obstante, no existe información sobre el desarrollo morfológico-foliar de *Cedrela* para complementar esta hipótesis.

## 2. NIVELES DE VENACIÓN SUPERIOR

Este es el primer estudio que describe características de los niveles de venación superior del género *Cedrela* para el Perú. Los niveles de venación superior son similares para las especies estudiadas. Ver Tabla 2 y Ver Anexos 2, 3 y 4.

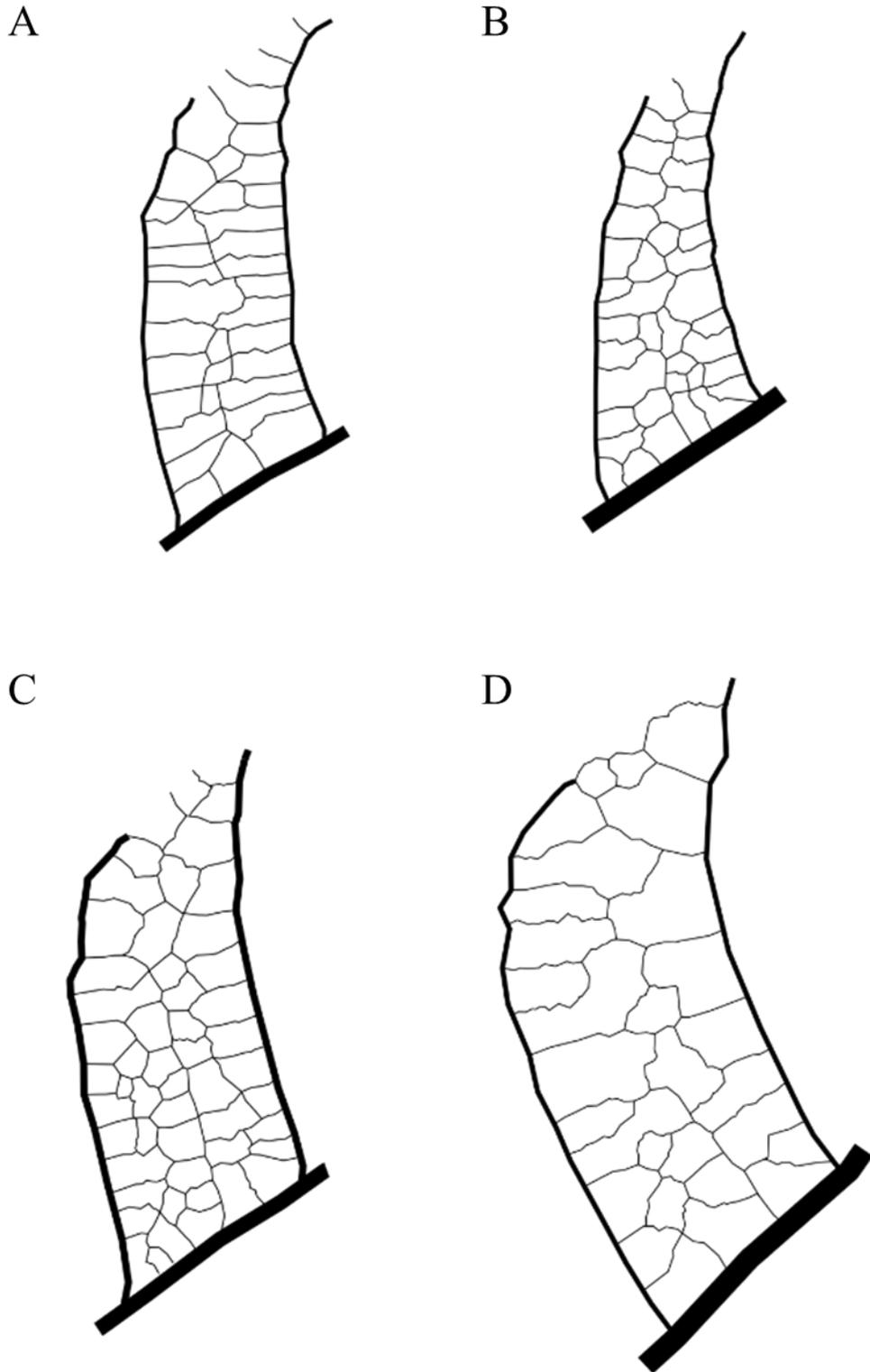
**Tabla 2: Resumen de las características de niveles de venación superior de las tres especies de *Cedrela* estudiadas**

<b>Características de niveles de venación inferior</b>	<b><i>Cedrela angustifolia</i> (Figs. 17, 23)</b>	<b><i>Cedrela montana</i> (Figs. 18, 24)</b>	<b><i>Cedrela nebulosa</i> (Figs. 19, 25)</b>
Curso de venas cuaternarias	Percurrente alterna	Percurrente alterna o reticuladas al azar	Percurrente alterna o reticuladas al azar
	Ancho medio relativo a las venas terciarias	Ancho medio relativo a las venas terciarias	Ancho tiende a ser débil relativo a las venas terciarias (menor a la mitad del ancho de venas terciarias)
Curso de venas quintas	Reticuladas al azar	Reticuladas al azar	Reticuladas al azar
Curso de venas sextenarias	Reticuladas al azar	Reticuladas al azar	Dicotomizadas o reticuladas al azar
Curso de venas septenarias	Dicotomizadas	Dicotomizadas	Dicotomizadas (si es que las sextenarias no lo son)
Venación final marginal	Arqueada sin dientes	Arqueada sin dientes	Arqueada sin dientes



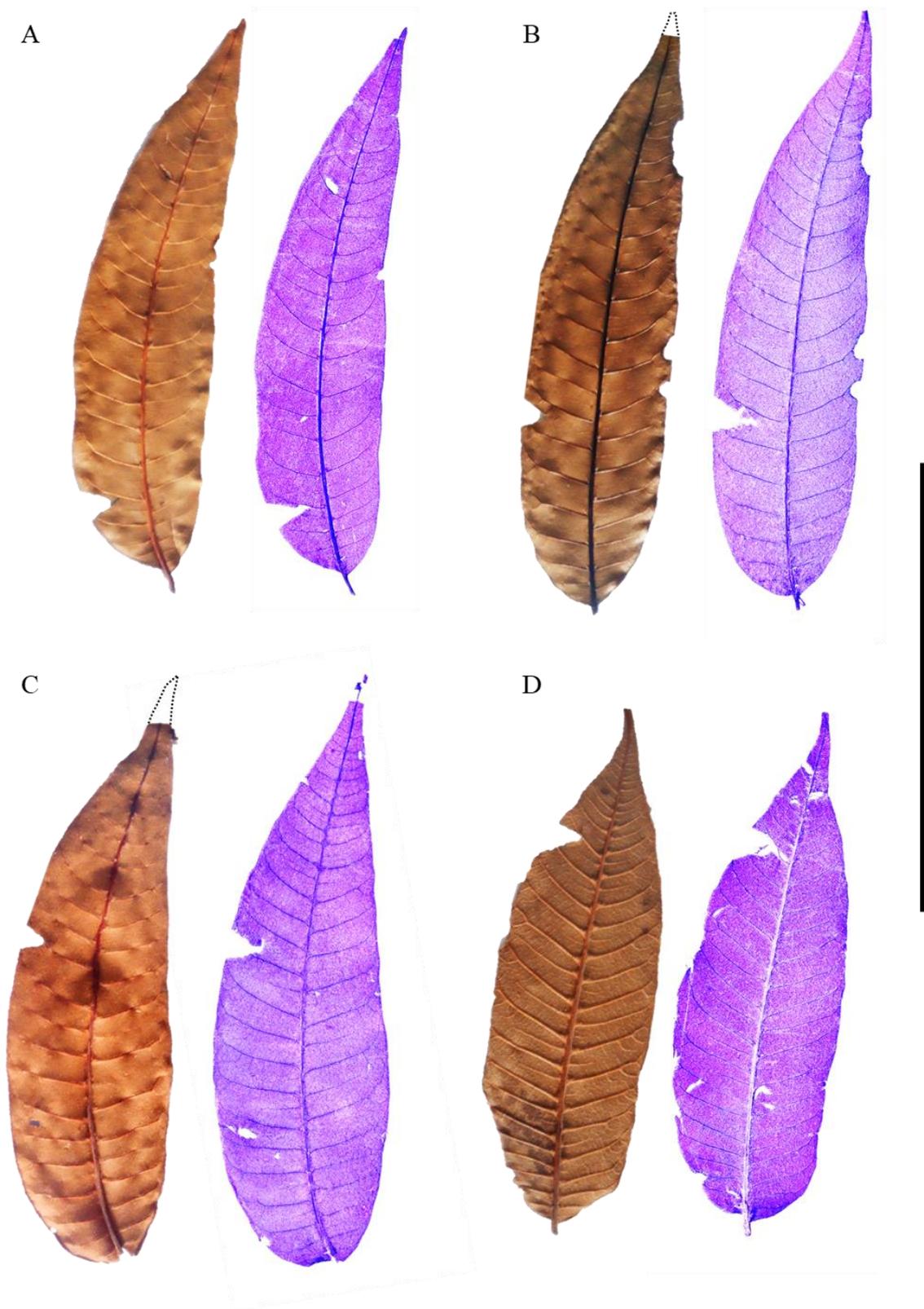
**Figura 17:** Foliolos de *C. angustifolia* antes y después del proceso de diafanización.

Izquierda y derecha, foliolo antes y después del proceso de diafanización respectivamente. (A) muestra 'A1'; (B) muestra 'A2'; (C) muestra 'A3'; (D) muestra 'A4'. Escala = 10 cm.



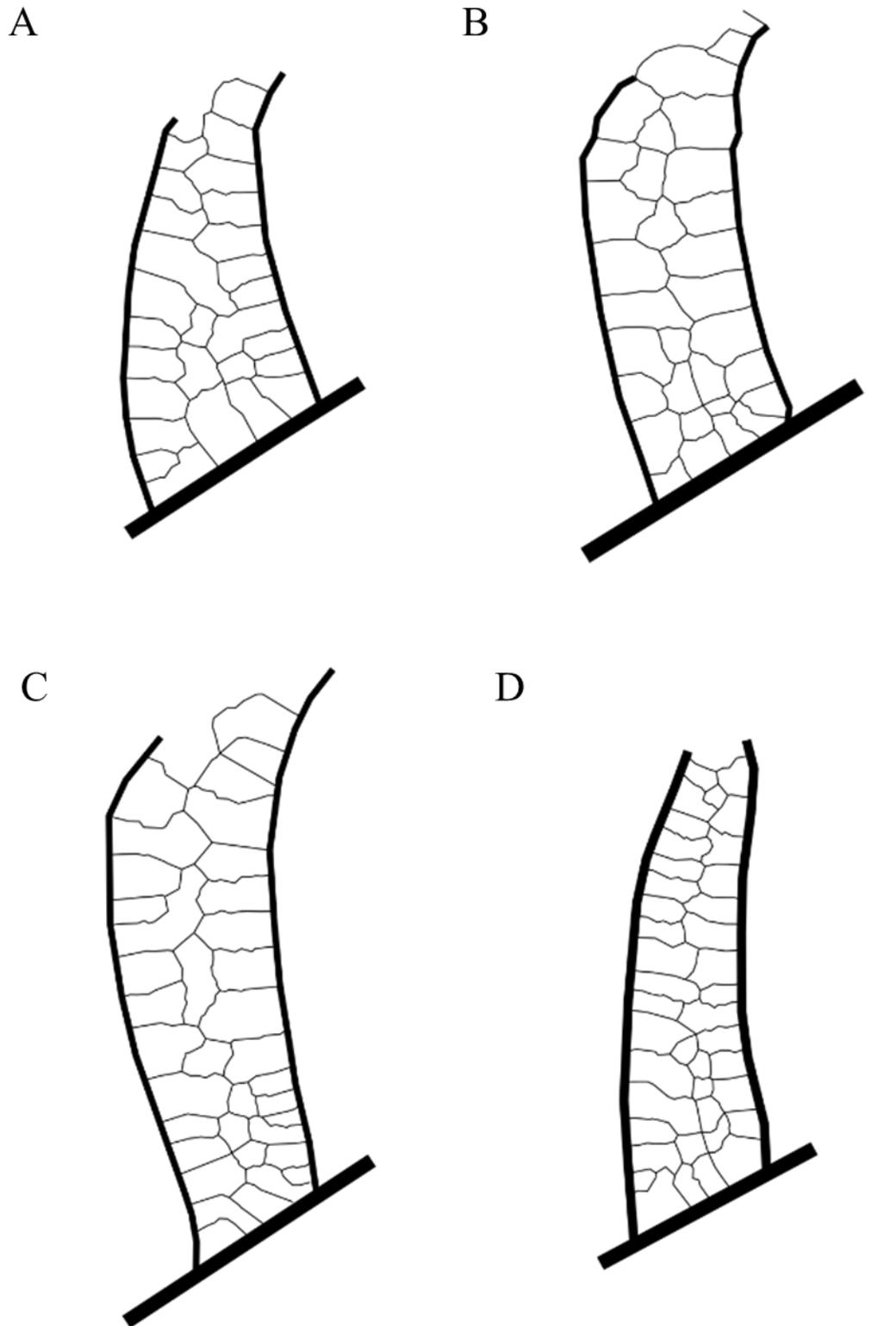
**Figura 18:** Detalles de venaciones terciarias del limbo medio de folíolos de *C. angustifolia*.

Las líneas de mayor a menor grosos representan a la vena primaria, secundarias y terciarias, respectivamente. (A) muestra 'A1'; (B) muestra 'A2'; (C) muestra 'A3'; (D) muestra 'A4'. Escala = 2 cm.



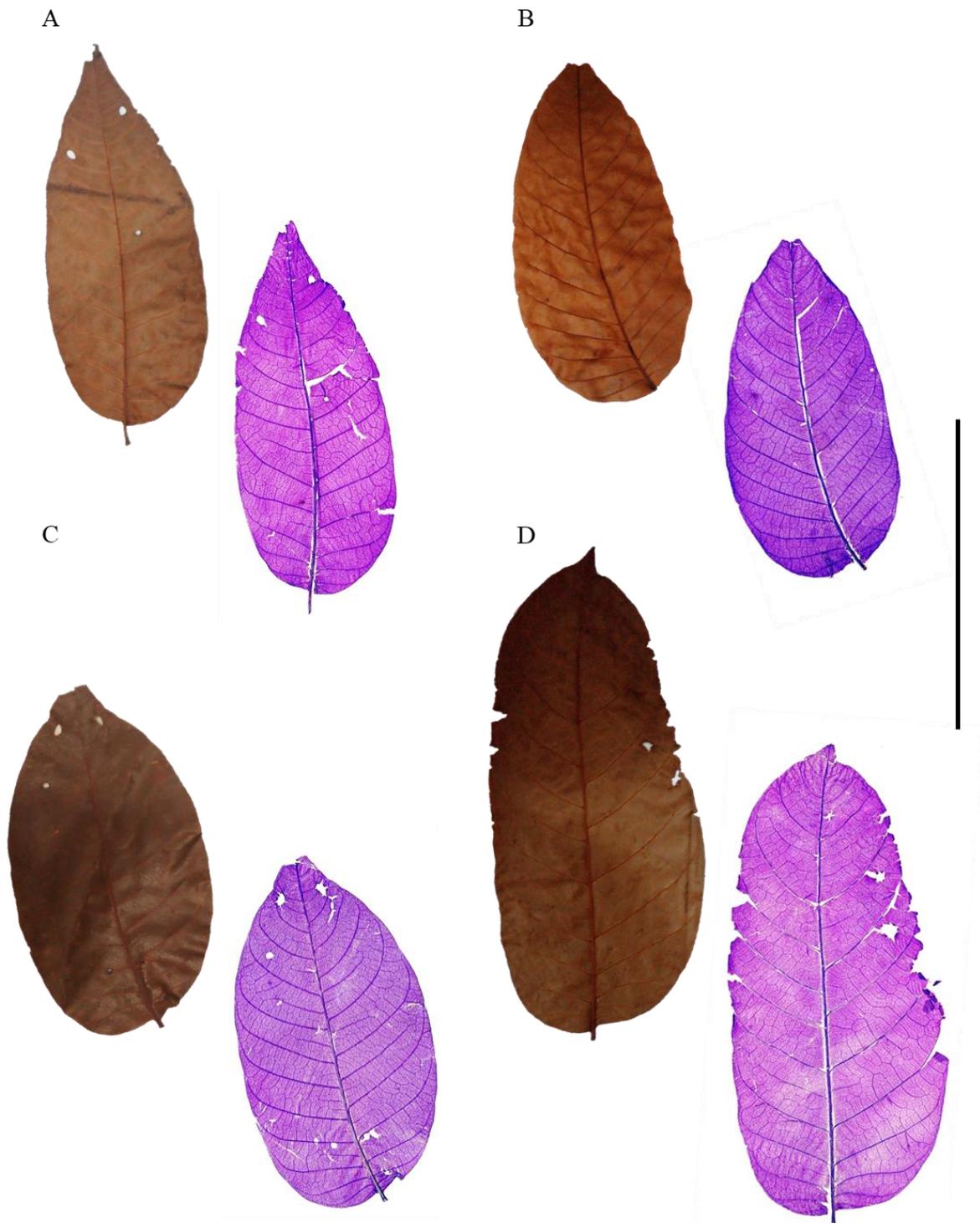
**Figura 19:** Foliolos de *C. montana* antes y después del proceso de diafanización.

Izquierda y derecha, foliolo antes y después del proceso de diafanización respectivamente. (A) muestra 'M1'; (B) muestra 'M2'; (C) muestra 'M3'; (D) muestra 'M4'. Escala = 10 cm.



**Figura 20:** Detalle de venaciones terciarias del limbo medio de foliolos de *C. montana*.

Las líneas de mayor a menor grosos representan a la vena primaria, secundarias y terciarias, respectivamente. (A) muestra 'M1'; (B) muestra 'M2'; (C) muestra 'M3'; (D) muestra 'M4'. Escala = 2 cm.



**Figura 21: Foliolos de *C. nebulosa* antes y después del proceso de diafanización.**

**Izquierda y derecha, foliolo antes y después del proceso de diafanización respectivamente. (A) muestra 'N1'; (B) muestra 'N2'; (C) muestra 'N3'; (D) muestra 'N4'. Escala = 10 cm.**

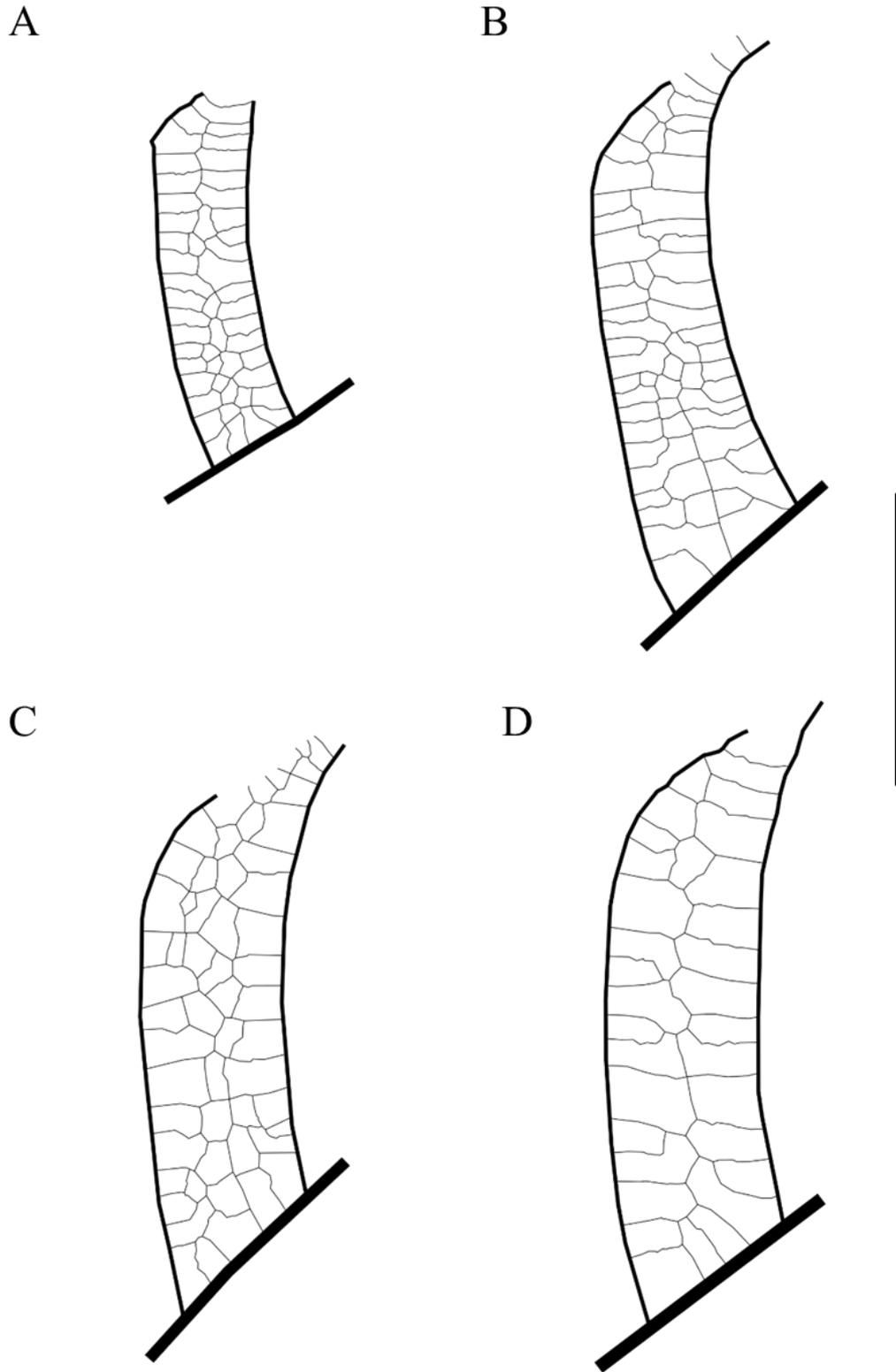


Figura 22: Detalles de venaciones terciarias del limbo medio de folíolos de *C. nebulosa*.

Las líneas de mayor a menor grosos representan a la vena primaria, secundarias y terciarias, respectivamente. (A) muestra 'N1'; (B) muestra 'N2'; (C) muestra 'N3'; (D) muestra 'N4'. Escala = 2 cm.

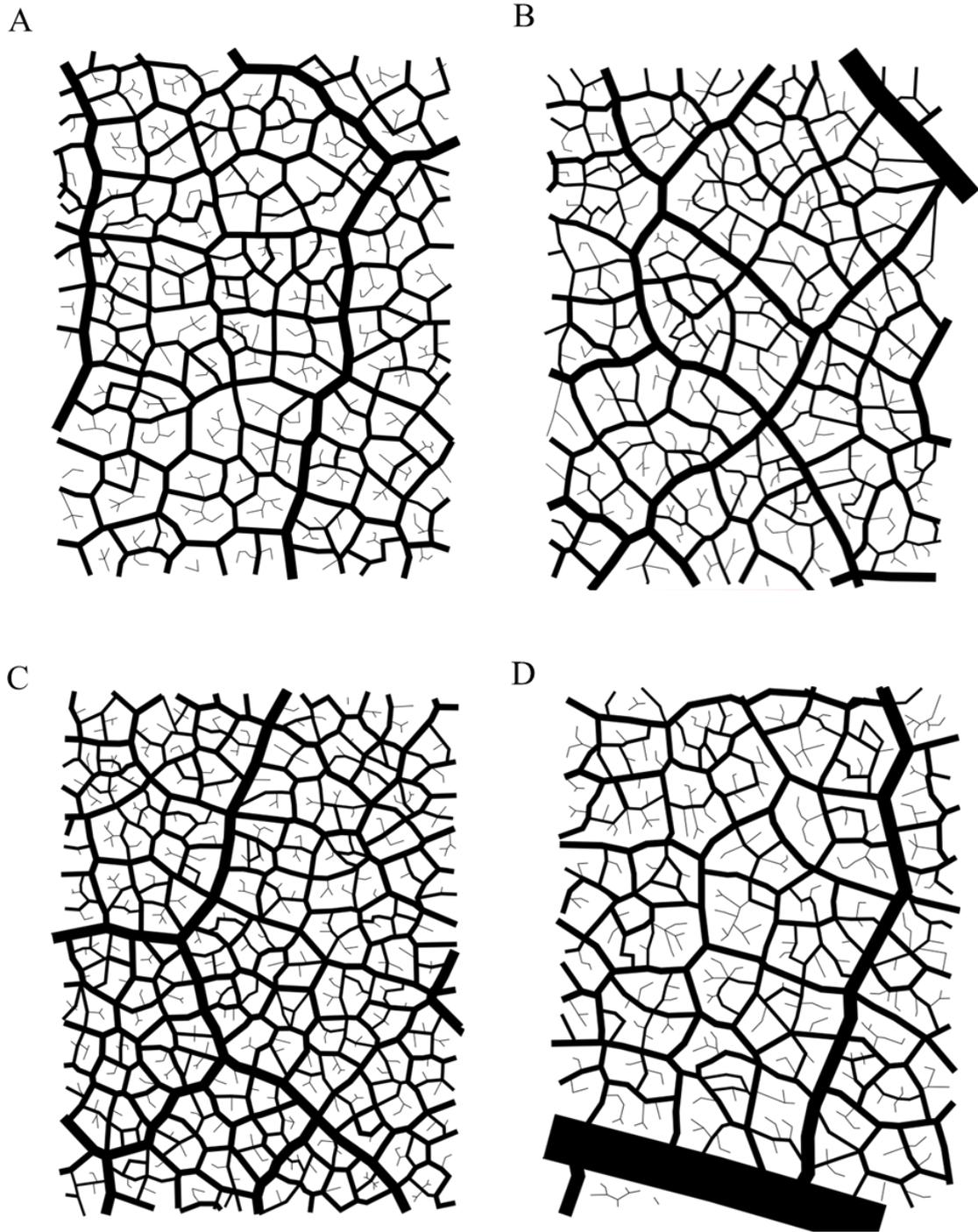


Figura 23: Detalles de areolas y vénulas del limbo medio de folíolos de *C. angustifolia*.

(A) muestra 'A1'; (B) muestra 'A2'; (C) muestra 'A3'; (D) muestra 'A4'. Escala = 1000  $\mu\text{m}$ . No se tomaron en cuenta datos de areolas no completas (sin cerrar).

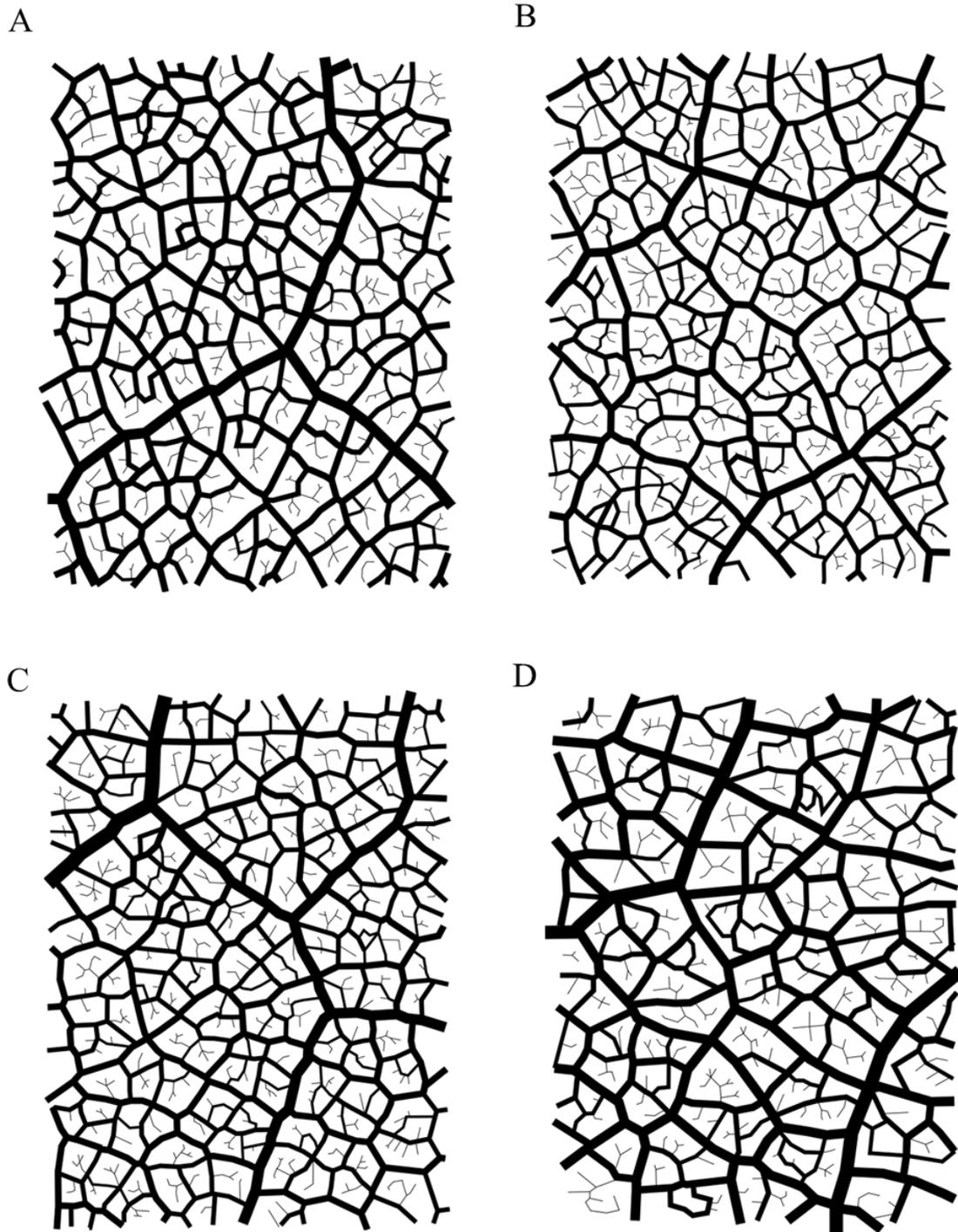


Figura 24: Detalles de areolas y vénulas del limbo medio de folíolos de *C. montana*.

(A) muestra 'M1'; (B) muestra 'M2'; (C) muestra 'M3'; (D) muestra 'M4'. Escala = 1000  $\mu\text{m}$ . No se tomaron en cuenta datos de areolas no completas (sin cerrar).

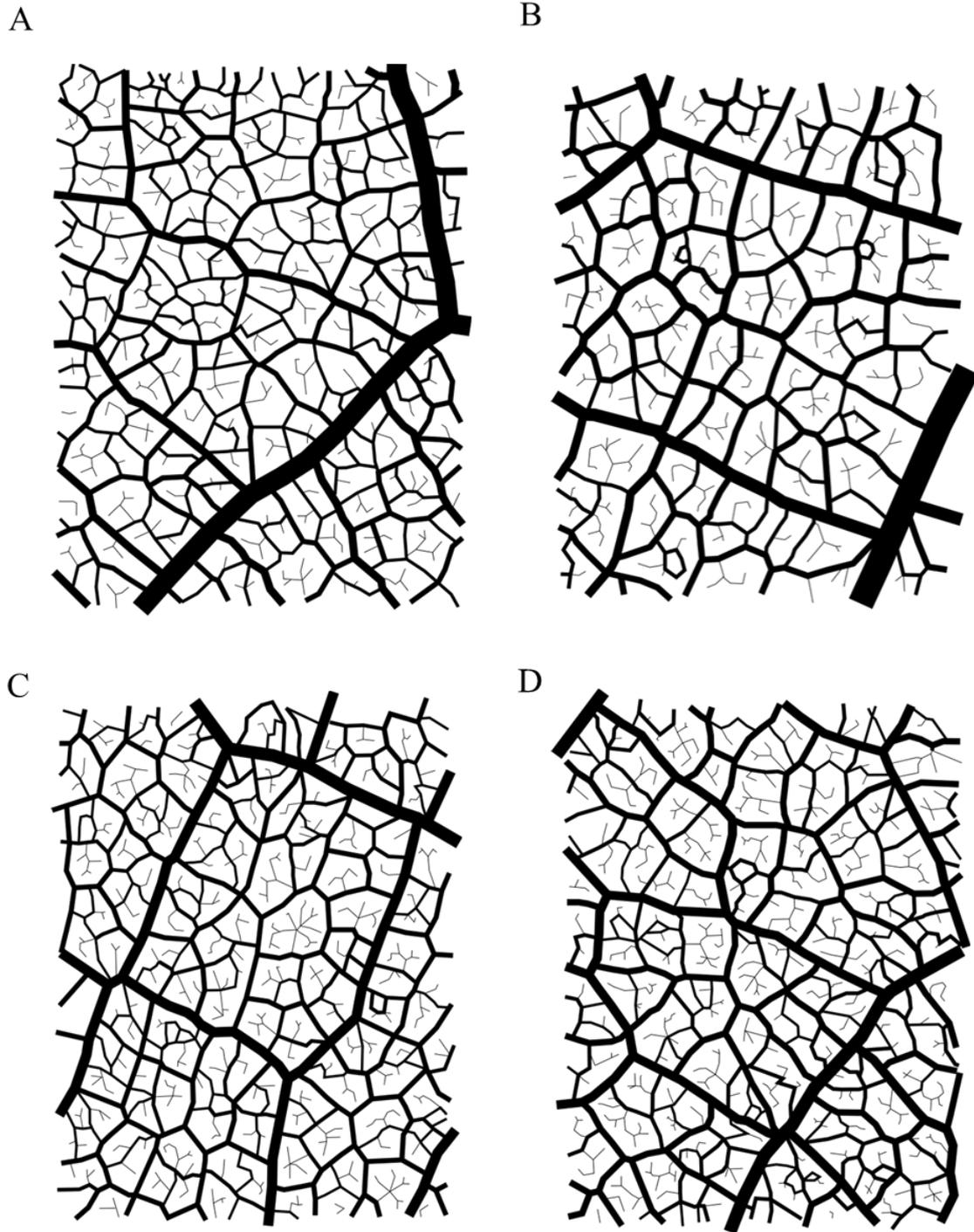


Figura 25: Detalles de areolas y vénulas del limbo medio de folíolos de *C. nebulosa*.

(A) muestra 'N1'; (B) muestra 'N2'; (C) muestra 'N3'; (D) muestra 'N4'. Escala = 1000  $\mu\text{m}$ . No se tomaron en cuenta datos de areolas no completas (sin cerrar).

### 3. AREOLAS Y VÉNULAS

Este es el primer estudio que describe características de las areolas y vénulas del género *Cedrela* para Perú. Las areolas y vénulas son similares dentro de las especies estudiadas, por lo que no se podrían usar como componentes para su diferenciación. Ver Tabla 3 y Anexos 2, 3 y 4.

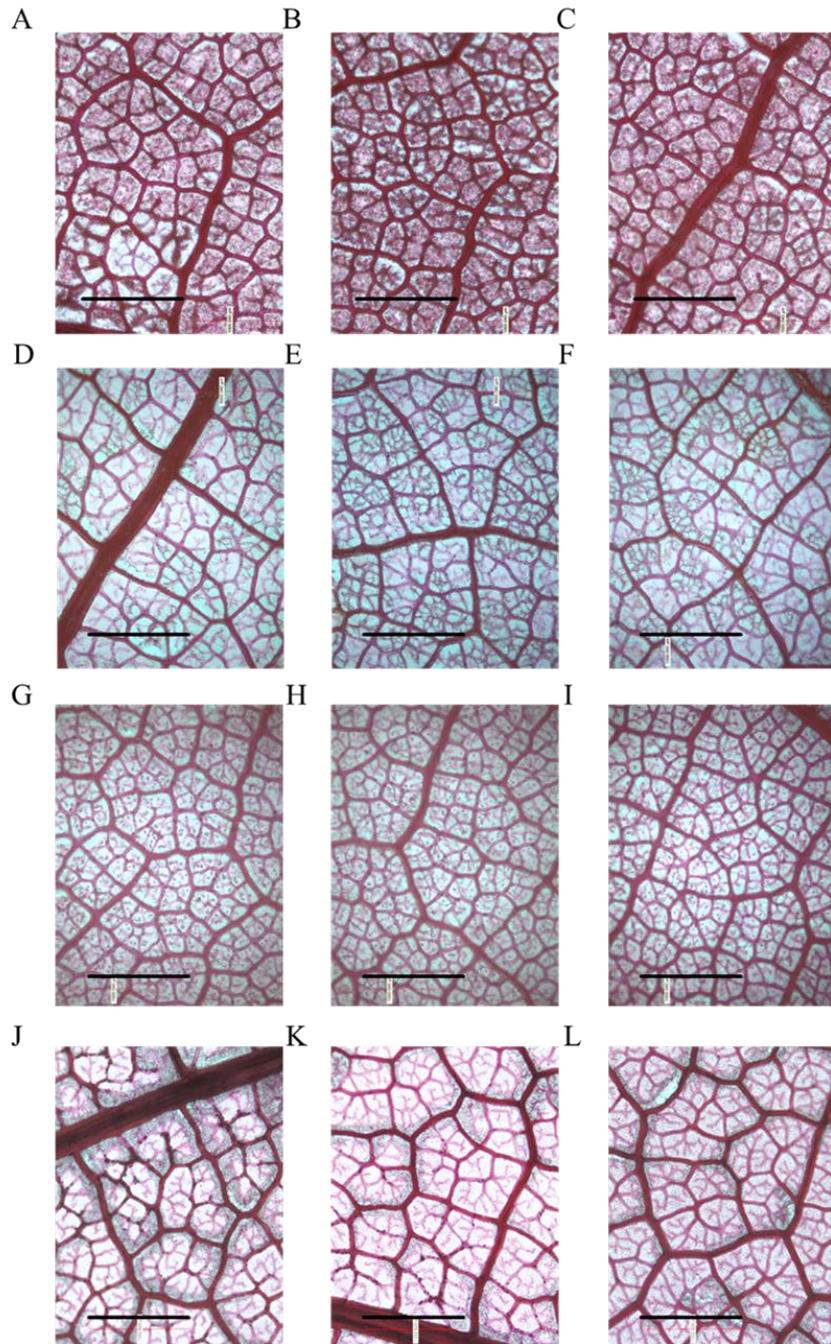
**Tabla 3: Resumen de las características de vénulas y areolas de las tres especies de *Cedrela* estudiadas**

<b>Características de areolas y vénulas</b>		<b><i>Cedrela angustifolia</i> (Figs. 23, 26)</b>	<b><i>Cedrela montana</i> (Figs. 24, 27)</b>	<b><i>Cedrela nebulosa</i> (Figs. 25, 28)</b>
Areolación		Bien desarrolladas	Bien desarrolladas	Bien desarrolladas
Areolas	Tamaño	Pequeñas predominantes, muy pequeñas escasas y medianas raras (Anexo 5)	Pequeñas predominantes y muy pequeñas escasas (Anexo 6)	Pequeñas predominantes, muy pequeñas escasas y medianas raras (Anexo 7)
	Forma	Formas variadas, predominan las de cinco lados o más	Formas variadas, predominan las de cinco lados o más	Formas variadas, predominan las de cinco lados o más
Vénulas	Presencia	Raramente no presentes	Raramente no presentes	Rara a pocas veces no presentes
	Tipo	Simples lineales, simples curvadas, bifurcadas una vez comunes, bifurcadas dos veces o más veces raras	Simples lineales, simples curvadas, bifurcadas una vez comunes, bifurcadas dos veces menos comunes, bifurcadas tres o más veces raras.	Simples lineales, simples curvadas, bifurcadas una vez comunes, bifurcadas dos veces o más veces raras

Pocos trabajos han estudiado las venaciones de nivel superior, areolas y vénulas de *Cedrela*. Los resultados de este estudio revelaron que los niveles de venación de *Cedrela* pueden llegar hasta el séptimo nivel (Tabla 2), coincidiendo con lo descrito por *Sarma et al.*, (1992). *Sack y Scoffoni* (2013) presumen que un alto nivel de jerarquía de venas, tal y como se observó para las tres especies estudiadas, provee de varias ventajas a los folíolos, como el incremento de contacto entre tejidos vasculares y fotosintéticos; lo que podría significar una ventaja en su hábitat (*Clark y Bullock*, 2007).

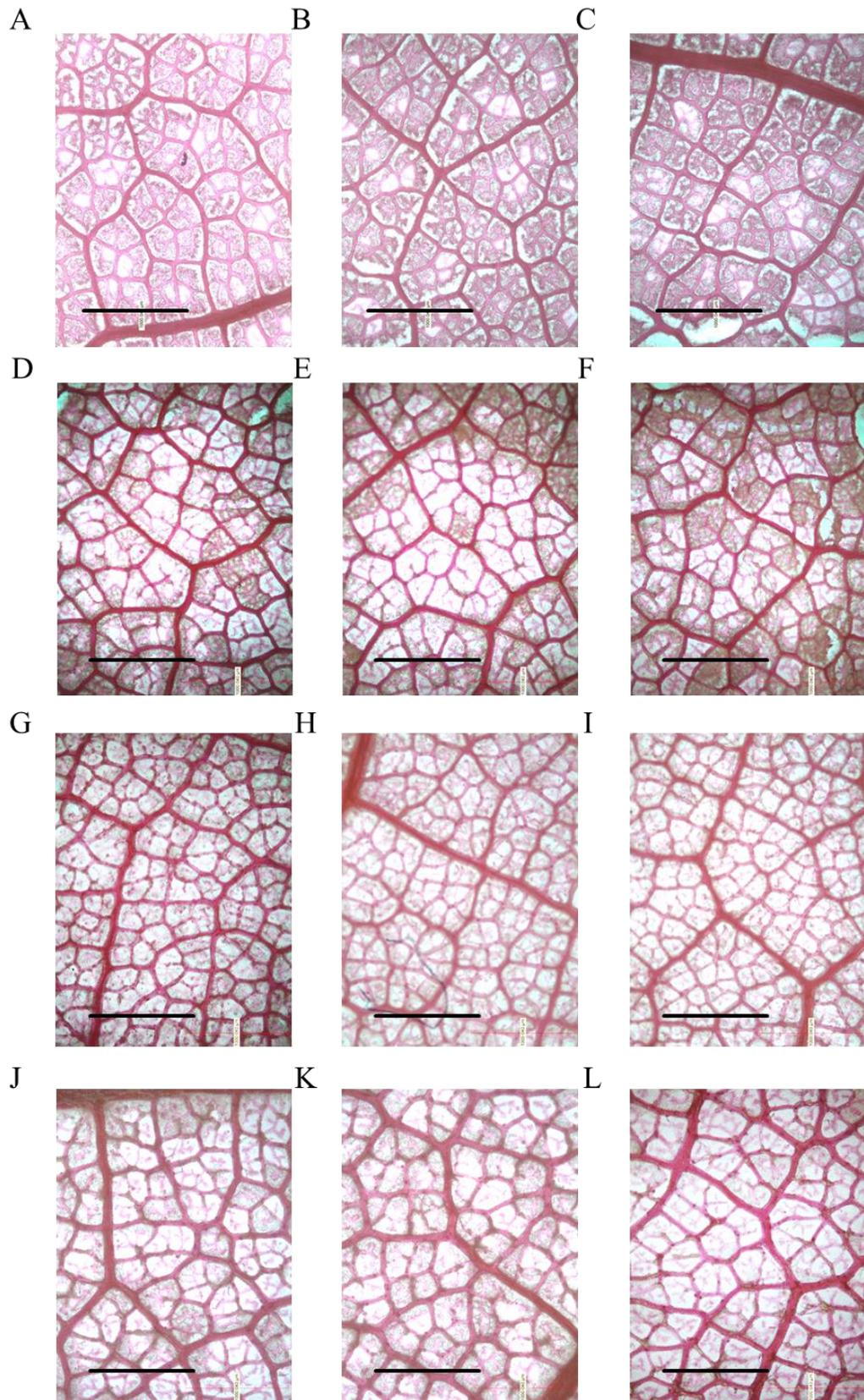
Mientras la mayoría de los caracteres de venación foliar descritas para *C. angustifolia*, *C. montana* y *C. nebulosa* coinciden con la caracterización de la venación foliar para *Meliaceae* de *Sarma et al.* (1992), algunas difieren con esta: *C. nebulosa* presenta una vena primaria de ancho débil, las tres especies estudiadas presentan venas inter-secundarias simples y compuestas, y venas terciarias con un patrón mixto alterno/opuesto percurrente. Estas

discrepancias se pueden deber a que Sarma *et al.* (1992) solo revisó una especie por cada género estudiado, *Cedrela serrata* Royle para *Cedrela*. Esto sugiere que los caracteres de venación foliar poseen cierto grado de heterogeneidad intragenérica. Sin embargo, no se cuenta con suficiente información sobre la venación foliar de *Cedrela* y otros géneros de Meliaceae para confirmar esta suposición.



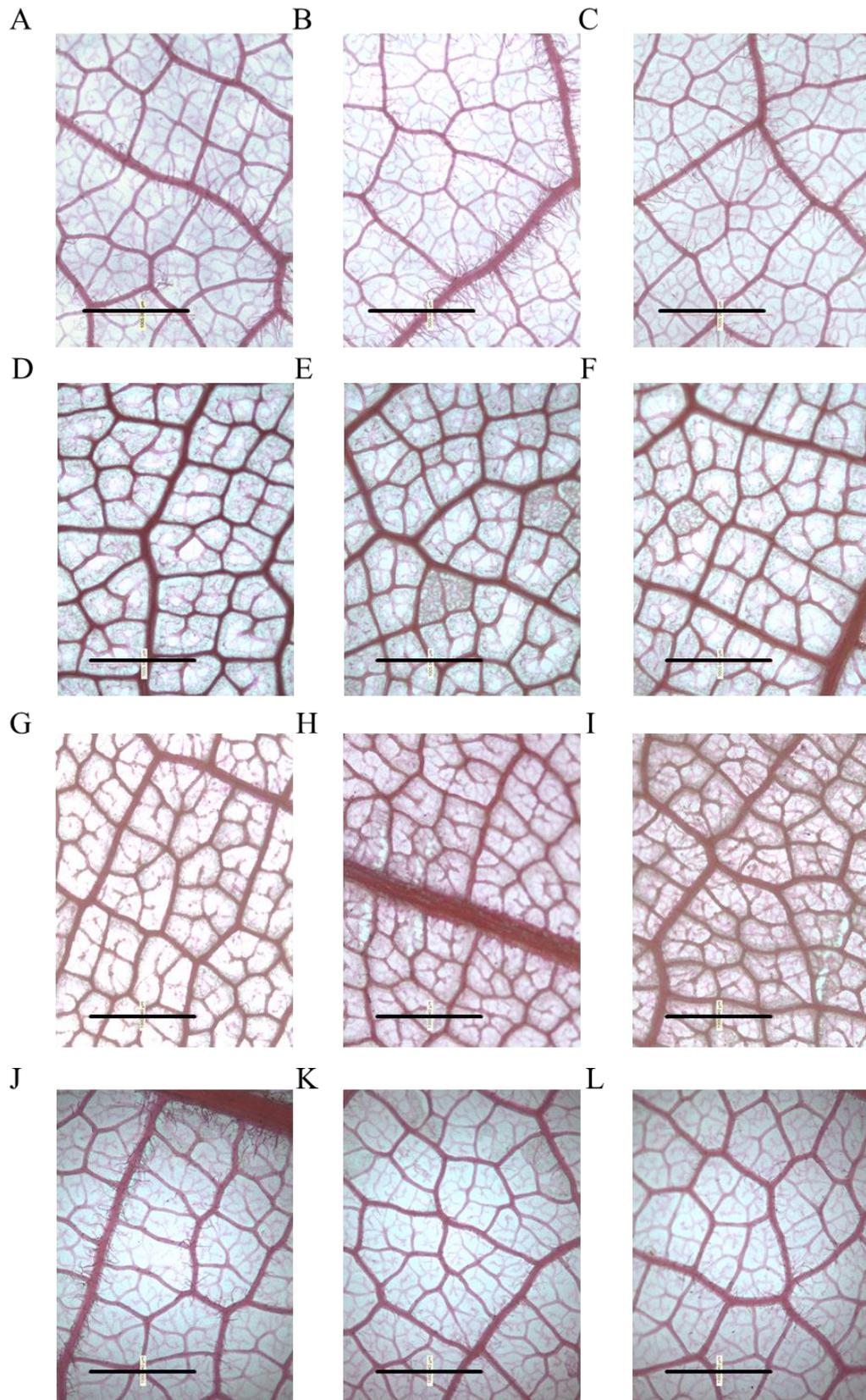
**Figura 26:** Microfotografías de muestras de *C. angustifolia*.

(A-C) muestra 'A1'; (D-F) muestra 'A2'; (G-I) muestra 'A3'; (J-L) muestra 'A4'. Escala = 1000  $\mu$ m.



**Figura 27:** Microfotografías de muestras de *C. montana*.

**(A-C) muestra 'A1'; (D-F) muestra 'A2'; (G-I) muestra 'A3'; (J-L) muestra 'A4'. Escala = 1000  $\mu$ m.**

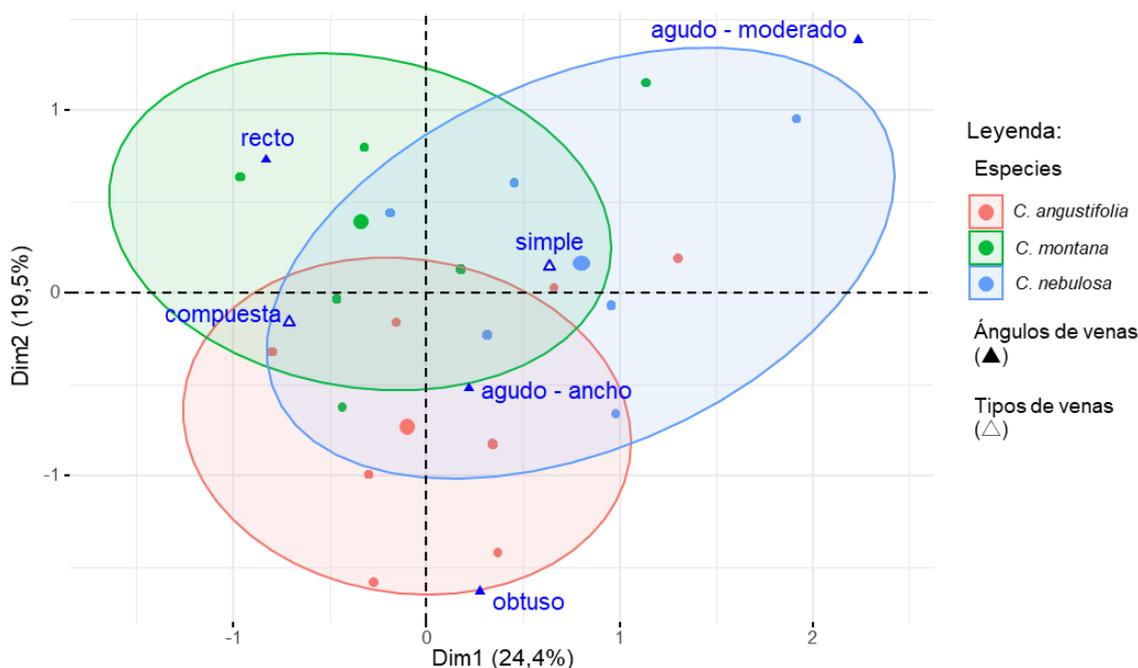


**Figura 28:** Microfotografías de muestras de *C. nebulosa*.

**(A-C) muestra 'A1'; (D-F) muestra 'A2'; (G-I) muestra 'A3'; (J-L) muestra 'A4'. Escala = 1000  $\mu$ m.**



especies mostraron altas asociaciones con venas inter-secundarias simples y compuestas. Ver figura 30 y Anexo 9.



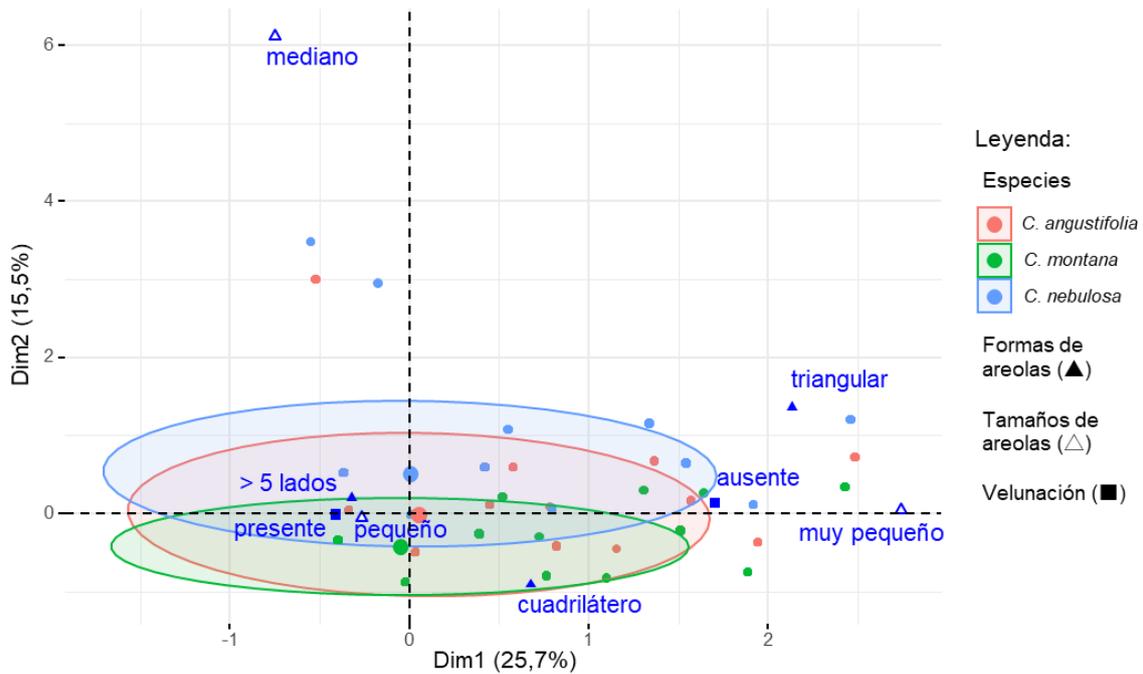
**Figura 30: Representación de características de venas inter-secundarias de las tres especies estudiadas de *Cedrela*.**

Las elipses de concentración representan el agrupamiento de las observaciones con un nivel de confianza del 95% ( $\alpha = 0,05$ ). Las tres especies muestran ciertas diferencias en cuanto a los ángulos de sus venas inter-secundarias, pero también se nota una notable superposición entre estas.

El gráfico (Fig. 30) sugiere que las venas inter-secundarias de *C. nebulosa* son más agudas, las de *C. montana* son rectas y las *C. angustifolia* se encuentran entre agudos-anchas y obtusas. Sin embargo, las características medidas de venas inter-secundarias no ofrecen una clara diferenciación de las especies estudiadas.

### 4.3. AREOLAS

Las tres especies muestran, en sus limbos medios, altas presencia de vénulacion y asociaciones con areolas de cinco o más lados y areolas de tamaño pequeño. Ver figura 31 y Anexo 10.



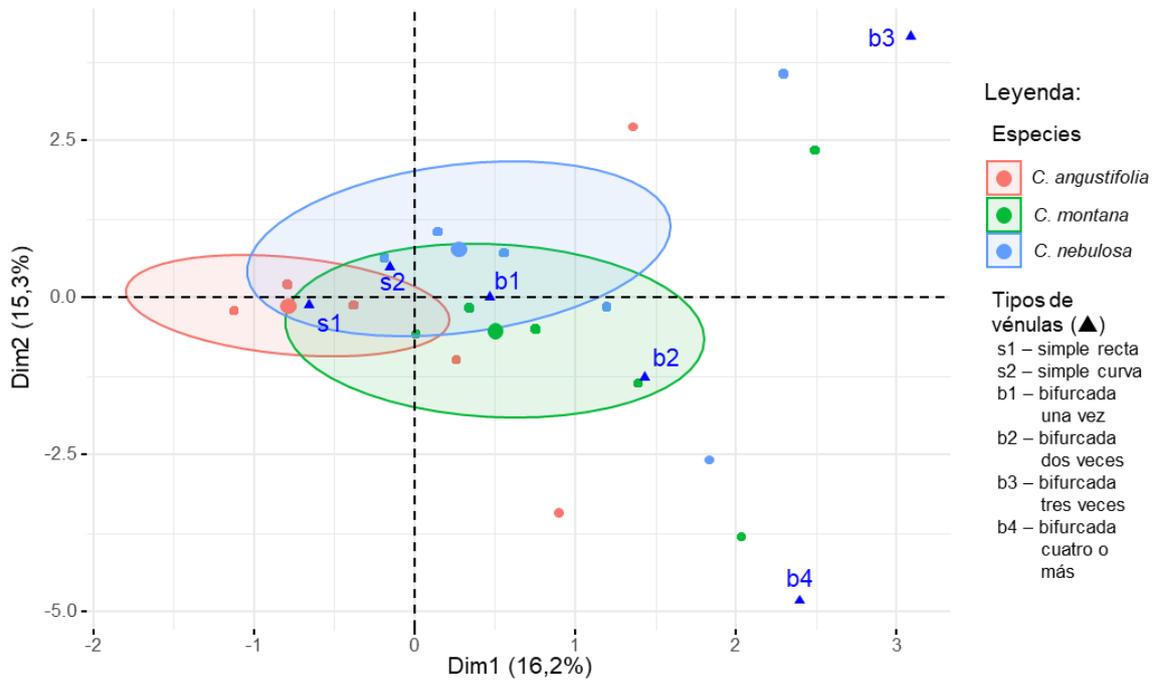
**Figura 31: Representación de características de areolas de las tres especies estudiadas de *Cedrela*.**

Las elipses de concentración representan el agrupamiento de las observaciones con un nivel de confianza del 95% ( $\alpha = 0,05$ ). Todas las especies muestran una alta asociación para areolas pequeñas y areolas de cinco o más lados, y presencia de vélulas.

El gráfico (Fig. 31) muestra que areolas de cinco o más lados son comunes para las tres especies estudiadas, mientras que areolas de forma cuadrilátera solo para *C. montana* y *C. nebulosa*. En las tres especies estudiadas, las areolas de tamaño muy pequeño y mediano, y de forma triangular son raras. Las características estudiadas de areolas de las tres especies estudiadas no ofrecen una clara diferenciación de las especies estudiadas.

#### 4.4. VÉNULAS

Las tres especies muestran, en sus limbos medios, asociaciones altas con vélulas simples rectas (s1), simples curvas (s2), bifurcadas una vez (b1) y bifurcadas dos veces (b2), y bajas asociaciones con vélulas bifurcadas tres o más veces (b3). Ver figura 32 y Anexo 11.



**Figura 32: Representación de características de vénulas de las tres especies estudiadas de *Cedrela*.**

Las elipses de concentración representan el agrupamiento de las observaciones con un nivel de confianza del 95% ( $\alpha = 0,05$ ). Todas las especies muestran una alta asociación con vénulas simple rectas y baja asociación con vénulas bifurcadas tres o más veces.

El gráfico (Fig. 32) muestra que particularmente el tipo de vénulas más comunes para *C. angustifolia* fue simple rectas, para *C. montana* simples rectas, simples curvas y bifurcadas una vez, y finalmente para *C. nebulosa* simples rectas, simples curvas, bifurcadas una vez y bifurcadas dos veces. Para las tres especies estudiadas, vénulas bifurcadas tres veces o más veces son raras. Las características estudiadas de vénulas no ofrecen una clara diferenciación de las especies estudiadas.

## 5. DIFERENCIACIÓN Y CLAVE DICOTÓMICA DE LAS TRES ESPECIES ESTUDIADAS DE *Cedrela*

Las únicas características en la venación foliar que se reconocieron como útiles para diferenciar una de las especies estudiadas de las otras dos fueron: el ancho de la vena principal media y el ancho de las venas cuaternarias en relación con las venas terciarias.

*Clave dicotómica:*

-1a. Ancho de la vena primaria débil (< 1,25%) en relación con la lámina en el limbo medio; ancho débil de venas cuaternarias relativo a las venas terciarias (menor a la mitad del ancho de venas terciarias) ..... *C. nebulosa*

-1b. Ancho de la vena primaria moderado (1,25-2%) o fuerte (2-4%) en relación con la lámina en el limbo medio; ancho moderado de venas cuaternarias relativo a las venas terciarias (mayor o igual a la mitad del ancho de venas terciarias). .....

..... *C. montana* / *C. angustifolia*

La clave dicotómica resultante de este estudio presenta cierta similitud con los árboles filogenéticos de *Cedrela* de Pennington y Mueller (2010) (Anexo 12) y Koecke et al., (2013) (Anexo 13): *C. angustifolia* y *C. montana* son ubicados en un mismo grupo, mientras que *C. nebulosa* en uno diferente. Esto sugiere que los caracteres de venación foliar en *Cedrela*, pese a su homogeneidad intragenérica, podrían ser útiles en la identificación de al menos grupos de especies.

## V. CONCLUSIONES

- 1) Las tres especies estudiadas, *C. angustifolia*, *C. montana* y *C. nebulosa*, presentan características de venación muy similares entre sí. Las tres especies presentan similares características de venación laminar, niveles de venación inferiores (Tabla 1) y superiores (Tabla 2), areolas y vénulas (Tabla 3).
- 2) Se desarrolló una herramienta para la diferenciación de *C. nebulosa* de las otras dos especies estudiadas por características de su venación foliar. Se usaron el ancho de la vena primaria en relación con la lámina, de las características de venación de nivel inferior, y el ancho de las venas cuaternarias con relación a las venas terciarias, de las características de venación de nivel superior.
- 3) El alto grado de homogeneidad de la venación foliar de las especies estudiadas (Tablas 1, 2 y 3) y su heterogeneidad intraespecífica (Figs. 29 - 32), complica la diferenciación de estas especies usando tan solo caracteres de venación foliar en campo. De las características usadas para diferenciar *C. nebulosa*, el ancho de la vena primaria es la más adecuada para usar en campo.



## VI. RECOMENDACIONES

- Describir la venación foliar de otras especies de *Cedrela* para tener un mejor entendimiento de la venación foliar de este género. Asimismo, complementar con información de la venación foliar de otros géneros de la familia Meliaceae para su comparación y determinar el grado de homogeneidad o heterogeneidad de caracteres de venación foliar a nivel intergenérico e intrafamiliar.
- Complementar la información botánica, dendrológica y de anatomía de la madera de especies peruanas de *Cedrela*, con información de su venación foliar, para poder identificar características que puedan servir en la identificación de especies o grupos de estas.
- Aunque haya un conocimiento sobre la homogeneidad intragenérica de caracteres de venación foliar en *Cedrela*, también se debe de estudiar la diversidad de la venación foliar que existe a nivel de especie. Asimismo, estudiar los caracteres de venación foliar de *C. odorata*, especie críptica dentro del género.
- Realizar estudios sobre la relación e influencia del desarrollo morfológico-foliar y elementos abióticos en la venación foliar de *Cedrela*. Asimismo, estudiar y comparar la venación foliar de *Cedrela* spp. de diferentes regiones del Perú.
- Sobre el proceso de diafanización: varias láminas foliares (hasta cuatro) pueden ser diafanizadas al mismo tiempo con el proceso anteriormente presentado, esto ayudará a ahorrar reactivos, sin tener que sacrificar la calidad de resultados; distinguir las muestras si es que se son diafanizadas al mismo tiempo; se pueden hacer pequeñas marcas (ej. pequeños cortes en bordes del foliolo), o simplemente diferenciar las muestras por marcas ya presentes en estas.
- Para la medición en campo del ancho de la vena primaria, característica importante para diferenciar *C. nebulosa* de las otras dos especies estudiadas, se recomienda el uso de instrumentos portátiles y de alta precisión, tales como el pie de rey y el micrómetro.



## VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Americas Regional Workshop. 1998. *Cedrela fissilis* (en línea). Gland, Suiza, s.e. Consultado 24 feb. 2018. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T33928A9821890.en>.
- Ash, A.; Ellis, B.; Hickey, L. J.; Johnson, K.; Wilf, P.; Wing, S. 1999. Manual of leaf architecture. Washington, Estados Unidos de América, Smithsonian Institution. 65 p.
- Aworinde, D.O.; Ogundairo, B.O.; Erinoso, S.M. 2013. Comparative leaf architectural studies of some *Vernonia* Schreb (Asteraceae) in Nigeria. *Current Botany* 4(3): 43–47.
- Baker, J. C.; Santos, G. M.; Gloor, M.; Brienen, R. J. 2017. Does *Cedrela* always form annual rings? Testing ring periodicity across South America using radiocarbon dating. *Trees*, 31(6): 1999-2009.
- Benzécri, J. P. 1973. L'Analyse des Données Volume II. L'Analyse des Correspondances. Paris, France, Dunod. 619 p.
- Cavers, S.; Telford, A.; Arenal Cruz, F.; Pérez Castañeda, A. J.; Valencia, R.; Navarro, C.; Buonamici, A.; Lowe, A.J.; Lowe, A.J.; Vendramin, G.G., 2013. Cryptic species and phylogeographical structure in the tree *Cedrela odorata* L. throughout the Neotropics. *Journal of Biogeography*, 40(4): 732-746.
- Chen, C.; Chien, M. 2012. The leaf growth model and influencing factors in *Phalaenopsis orchid*. *African Journal of Agricultural Research*, 7(28): 4045-4055.
- CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, Estados Unidos de América). 2016. Appendices I, II & III (en línea). Washington, Estados Unidos de América. s.e. Consultado 24 feb. 2018. Disponible en: <https://cites.org/esp/app/appendices.php>.

- Cervantes, A.; Terrazas, T.; Hernández, H. 2009. Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *Brittonia* 61(4): 375–391.
- Clark, B.; Bullock, S. 2007. Shedding light on plant competition: modelling the influence of plant morphology on light capture (and vice versa). *Journal of theoretical biology*, 244(2): 208-217.
- Cornelius, J.P.; Navarro, C.M.; Wightman, K.E.; Ward, S.E. 2005. Is mahogany dysgenically selected?. *Environmental Conservation*. 32(2): 129–139.
- de la Torre, A.; López, C.; Yglesias, E.; Cornelius, J. P. 2008. Genetic (AFLP) diversity of nine *Cedrela odorata* populations in Madre de Dios, southern Peruvian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 255(2): 334-339.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review*, 40(1): 1-157.
- Doyle, J. A. 2007. Systematic value and evolution of leaf architecture across the angiosperms in light of molecular phylogenetic analyses. *Courier Forschungs Institut Senckenberg*. 258: 21-37.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary process*. New York, Estados Unidos de América, Columbia University Press. 505 p.
- Dünisch, O.; Montóia, V. R.; Bauch, J. 2003. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees*, 17(3): 244-250.
- Fonsêca, L.C.; Proença, C.E; Gonçalves, E.G. 2007. Descrição do padrão de venação foliar em *Spathicarpa* Hook. (Araceae). *Acta Botanica Brasilica*. 21(1): 213–221.
- Foster, A. S. 1950. Morphology and venation of the leaf in *Quiina acutangula* Ducke. *American Journal of Botany*, 37(2): 159-171.
- Fuchs, C. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technology*. 38:141-144.
- Gasson, P.; Baas, P.; Wheeler, E. 2011. Wood anatomy of CITES-listed tree species. *IAWA Journal*, 32(2): 155-198.

- Germán-Ramírez, M. T. 2005. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán: Meliaceae. México D. F, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. 25 p.
- Gillies, A. C. M.; Cornelius, J. P.; Newton, A. C.; Navarro, C.; Hernández, M.; Wilson, J. 1997. Genetic variation in Costa Rican populations of the tropical timber species *Cedrela odorata* L., assessed using RAPDs. *Molecular Ecology*, 6(12): 1133-1145.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 60(1): 17-33.
- Hirschfeld, H.O. 1935. A connection between correlation and contingency. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 31: 520–524
- Hua, P.; Edmonds J. M. 2008. *Toona* (Endlicher) M. Roemer. *Flora of China*, 11: 112–115.
- Inamdar, J. A.; K. N. Shenoy. 1981. Leaf architecture in some Convolvulaceae. *Phyton*, 21(1): 115-125.
- Inza, M. V.; Zelener, N.; Fornes, L.; Gallo, L. A. 2012. Effect of latitudinal gradient and impact of logging on genetic diversity of *Cedrela lilloi* along the Argentine Yungas Rainforest. *Ecology and evolution*, 2(11): 2722-2736.
- Kassambara, A.; F. Mundt. 2017. factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. Vers. 1.0.5.
- Koecke, A. V.; Muellner, A. N.; Pennington, T. D.; Schorr, G.; Schnitzler, J. 2013. Niche evolution through time and across continents: The story of Neotropical *Cedrela* (Meliaceae). *American Journal of Botany*, 100(9): 1800-1810.
- Laurance, W.F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91: 109–117.
- Lê, S.; Josse, J.; Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25(1): 1–18.
- Llamozas, S. 1998. *Cedrela lilloi* (en línea). Gland, Suiza, s.e. Consultado 24 feb. 2018. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T32989A9741887.en>.
- Lombardi, I. 2014. Las poblaciones del género *Cedrela* en el Perú. Lima, Perú, Universidad Nacional Agraria la Molina. 179 p.

- Mark, J.; Rivers, M.C. 2017. *Cedrela odorata* (en línea). Gland, Suiza, s.e. Consultado 24 feb. 2018. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T32292A68080590.en>.
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought. Boston, Estados Unidos de América, Harvard University Press. 992 p.
- Melville, R. 1976. The terminology of leaf architecture. *Taxon*, 25(5-6): 549-561.
- Morales, J. F.; Zamora, N. 2017. A synopsis of *Aspidosperma* (Apocynaceae) in Mexico and Central America with a taxonomic clarification of *Aspidosperma cruentum* and a new cryptic species. *Phytoneuron*, 68: 1-13.
- Muellner, A. N.; Samuel, R.; Johnson, S. A.; Cheek, M.; Pennington, T. D.; Chase, M. W. 2003. Molecular phylogenetics of Meliaceae (Sapindales) based on nuclear and plastid DNA sequences. *American Journal of Botany*, 90(3): 471-480.
- Muellner, A. N.; Pennington, T. D.; Chase, M. W. 2009. Molecular phylogenetics of Neotropical *Cedreleae* (mahogany family, Meliaceae) based on nuclear and plastid DNA sequences reveal multiple origins of “*Cedrela odorata*”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52(2): 461-469.
- Muellner, A. N.; Pennington, T. D.; Koecke, A. V.; Renner, S. S. 2010. Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in central and South America. *American Journal of Botany*, 97(3): 511-518.
- R Core Team, Austria. 2019. R: A language and environment for statistical computing. Vers. 3.6.0.
- Roth-Nebelsick, A.; Uhl, D.; Mosbrugger, V.; Kerp, H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Annals of Botany*, 87(5): 553-566.
- O’Neill, G.A.; Dawson, I.; Sotelo-Montes, C.; Guarino, L.; Guariguata, M.; Current, D.; Weber, J.C. 2001. Strategies for genetic conservation of trees in the Peruvian Amazon. *Biodiversity & Conservation*, 10(6): 837–850.
- Pacheco-Trejo, J.; Terrazas, T.; Ochoterena, H. 2009. Leaf architecture of the genus *Didymaea* Hook. f. (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 281(1): 137–149.

- Pariante M. E. 2018. Taxonomía, distribución y estado de conservación de las especies del género *Dipteryx* (fabaceae) en el Perú. Tesis Doctorado. Lima, Perú, Universidad Agraria La Molina, Lima. 63 p.
- Pennington, T. D. 2006. Flora Da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Meliaceae. *Rodriguesia*, 57(2): 207-246.
- Pennington, T. D.; Muellner, A. N. 2010. A monograph of *Cedrela* (Meliaceae) Milborne Port, Inglaterra, DH books. 112 p.
- Pennington, T. D.; Styles, B. T. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea*, 22(3): 419-540.
- Pole, M. 1991. A modified terminology for angiosperm leaf architecture. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 21(4): 297-312.
- Reynel, C.; Pennington, R.; Särkinen, T. 2013. Cómo se formó la diversidad ecológica del Perú. Lima, Perú, Imprenta Bellido. 412 p.
- Reynel, C.; Pennington, T.D.; Pennington, R.T. 2016. Árboles del Perú. Lima, Perú, Imprenta Bellido. 1047 p.
- Reynel, C.; Kometter, R.; Chavesta, M.; Vargas, C.; Palacios, S.; Montenegro, R.; Daza, A.; Huaman, D.; Kometter, E.; Gutiérrez P. H.; Nuñez N. F. R. 2017. Evaluación dendrológica y anatómica de las especies del género *Cedrela*. Lima, Perú, Bio Modus Tropical. 108 p.
- Rodríguez, I. S.; Romero, S. 2007. Arquitectura foliar de diez especies de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta botánica mexicana*, 81: 09-34.
- Rojas-Leal, A.; Terrazas, T.; Villaseñor, J.L. 2014. Desarrollo del patrón de venación en cuatro especies de la tribu Senecioneae (Asteraceae). *Botanical Sciences*. 92(1): 23–36.
- Rojas-Leal, A.; Terrazas, T.; Villaseñor, J.L. 2018. Foliar architecture of some members of the tribe Senecioneae (Asteraceae) with a key for identification of the Mexican genera. *Phytotaxa*, 364(2): 136-156.
- Sack, L.; Scoffoni, C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198(4): 983-1000.

- Sarma, V.; Raja Rao, S. S.; Beena, C. H. 1992. Leaf architecture in relation to taxonomy: Meliaceae. Feddes Repertorium, 103(7-8): 535-542.
- Schindelin, J.; Arganda-Carreras, I.; Frise, E.; Kaynig, V.; Longair, M.; Pietzsch, T.; Preibisch, S.; Rueden, C.; Saalfeld, S.; Schmid, B.; Tinevez, J.; White, D. J.; Hartenstein, V.; Eliceiri, K.; Tomancak, P.; Cardona, A. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. Nature methods, 9(7): 676-682.
- Schipper G. A. 2011. Dendrocronología del cedro *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) de la amazonía sur del Perú, región Madre de Dios. Tesis Maestría. Lima, Perú, Universidad Agraria La Molina, Lima.1763 p.
- Shobe, W. R.; Lersten, N. R. 1967. A technique for clearing and staining gymnosperm leaves. Botanical Gazette, 128(2): 150-152.
- Smith, C. E. 1960. A revision of *Cedrela* (Meliaceae). Fieldiana, 29(5): 295-341.
- Strittmatter, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. 15: 126-9.
- Sutar, S. S.; Salunke, R. J. 2016. Study of leaf venation in some species of genus *Bauhinia* L. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, 5(4): 122.
- Tejero-Díez, D.; Aguilar-Rodríguez, S.; Terrazas, T.; Pacheco, L. 2010. Arquitectura y anatomía foliar del complejo *Polypodium plesiosorum* sensu Moran (Polypodiaceae). Revista de Biología Tropical. 58(3): 955–976.
- Velasco-de León, M. P.; Lozano-Carmona, D. E.; Flores-Barragan, M. A.; Martínez-Paniagua, O.D.; Silva-Pineda, A. 2015. Two new species of Ginkgoales from the Middle Jurassic of Mexico. Historical Biology, 27(3): 366-373.
- Zarinkamar, F.; Sharifsadat, S. Z. 2016. Terminology of venation pattern in *Viola tricolor* Leaf architectures. International Journal of Advanced Research in Biological Sciences, 3(5): 48-61.

## VIII. ANEXOS

### ANEXO 1

#### ESPECÍMENES USADOS PARA LA COLECCIÓN DE MUESTRAS Y DETALLES DE SU COLECCIÓN

Especie	Código de la muestra obtenida	Datos de especímenes usados				
		Lugar de colecta	Coordenadas (S, O) <sup>1</sup>	Altura (msnm)	Colector(es)	Código / año de colecta
<i>C. angustifolia</i>	A1	Junín - San Ramón	-	2000	T. D. Pennington, A. Daza, A. Muellner	17723 – TP (2004)
	A2	Cuzco - Challabamba	13°02', 71°48'	2490	C. Flores, E. Aparicio, M. Estrada	429 – CF (2002)
	A3	Pasco - Oxapampa	-	2005	C. Reynel, A. Daza, J. Marcelo	4272 – AD (2005)
	A4	Cuzco - Oropesa	13°35', 71°47'	3100	C. Flores N	425 – CFN (2002)
<i>C. montana</i>	M1	Junín - Satipo	-	1200 - 1300	I. Larco Roca	s/n – ILR (1998)
	M2	Junín - Rio Tambo	-	1358	A. Daza, M. D. Silvia	5724 – AD (2013)
	M3	Pasco - Oxapampa	-	2300	E. Vasquez	110 – EVA (1967)
	M4	Amazonas - San Carlos	5°53', 77°56'	2300	T. D. Pennington, A. Daza	18709 – TP (2007)
<i>C. nebulosa</i>	N1	Pasco - Huancabamba	10°26', 75°30'	1700	A. Daza, T. D. Pennington	16441 – TP (1998)
	N2	Amazonas - Florida	5°42', 77°54'	1920	T. D. Pennington, A. Daza	16804 – TP (1999)
	N3	Pasco - Oxapampa	-	1850	A. Daza	4030 – AD (2004)
	N4	Amazonas - Pedro Ruíz Gallo	5°45', 77°40'	1700	T. D. Pennington, R. T. Pennington, A. Daza	17645 – TP (2003)

FUENTE: Elaboración propia

1. Algunas colecciones no presentaban datos de coordenadas. En el caso de M2, los datos de las coordenadas son incorrectos y fueron obviados.

## ANEXO 2

### DESCRIPCIÓN DE LA VENACIÓN FOLIAR DE *CEDRELA ANGUSTIFOLIA*

Venación de la lámina pinnada y eucamptódroma (Fig. 17). Vena primaria de ancho moderado (1,25-2%) a fuerte (2-4%) relativo a la lámina foliar, leve a claramente curvado, perceptiblemente en un arco continuo (Fig. 17). Venas secundarias de ancho mediano relativo a la vena primaria, inter-espaciadas uniforme o semi-uniformemente, aumentando hacia la base y ápice, o únicamente a la base; ángulo de divergencia en el ápice es agudo-moderado (45-65°) y agudo-ancho (65-80°), en el limbo medio agudo-moderado y agudo-ancho, y en la base agudo-moderado, agudo-ancho y ocasionalmente recto (80-100°); recorrido en el ápice recto y abruptamente curvo, en el limbo medio recurvas, abrupta- y uniformemente curvo, y en la base recurvo, abrupta- y uniformemente curvo (Fig. 17). Venas inter-secundarias raras (0-25%) a poco frecuentes (25-50%), simples y compuestas; ángulo de divergencia predominante en relación con la parte apical de la vena primaria recto a agudo-ancho (Fig. 17). Venas terciarias con patrón mixto opuesta/alterna-percurrente (venas cruzan venas del nivel inferior sin bifurcarse/con una discontinuidad), curso bifurcado y sinuoso; ángulo en relación con venas secundarias recto, y en relación con la vena primaria oblicuo, decreciendo apicalmente (Fig. 18). Venas cuaternarias con patrón alterna percurrente (venas cruzan venas del nivel inferior sin bifurcarse) - reticuladas al azar (ángulos de anastomosis varían); ancho mediano relativo a la vena terciaria. Venas quinquenarias y sextenarias reticuladas al azar. Venas septenarias dicotómicas (venas ramifican libremente). Venación final marginal arqueada sin dientes (Fig. 17). Areolas bien desarrolladas; pequeñas (0,01-0,1 mm<sup>2</sup>) a muy pequeñas (< 0,01 mm<sup>2</sup>) escasas y medianas (0,1-1 mm<sup>2</sup>) raras; de cinco lados o más a cuadriláteras escasas y triangulares (Fig. 23). Vénulas raramente no presentes; simples lineales a simples curvadas, bifurcadas y bifurcadas dos o más veces raras (Fig. 23).

### ANEXO 3

#### DESCRIPCIÓN DE LA VENACIÓN FOLIAR DE *CEDRELA MONTANA*

Venación de la lámina pinnada y eucamptódroma (Fig. 19). Vena primaria de ancho moderado (1,25-2%) a fuerte (2-4%) relativo a la lámina foliar, recto o claramente curvado, perceptiblemente en un arco continuo (Fig. 19). Venas secundarias de ancho mediano relativo a la vena primaria, inter-espaciadas irregular o semi-uniformemente, aumentando hacia la base y ápice, o únicamente a la base; ángulo de divergencia en el ápice agudo-moderado (45-65°) y agudo-ancho (65-80°), en el limbo medio agudo-moderado y agudo-ancho, y en la base agudo-ancho y recto (80-100°); recorrido en el ápice uniformemente curvo, en el limbo medio abrupta- y uniformemente curvo, y en la base recurvo, abruptamente curvo (Fig. 19). Venas inter-secundarias poco frecuentes (25-50%) a frecuentes (50-75%), simples y compuestas; ángulo de divergencia predominantemente en relación con la parte apical de la vena primaria agudo-ancho y en menor grado recto (Fig. 19). Venas terciarias con patrón mixto opuesta/alterna-percurrente (venas cruzan venas del nivel inferior sin bifurcarse/con una discontinuidad), curso bifurcado y sinuoso; ángulo en relación con venas secundarias recto, y en relación con la vena primaria oblicuo, decreciendo apicalmente (Fig. 20). Venas cuaternarias con patrón alterna percurrente o reticuladas al azar (ángulos de anastomosis varían); ancho mediano relativo a la vena terciaria. Venas quindenarias y sextenarias reticuladas al azar. Venas septenarias dicotómicas (venas ramifican libremente). Venación final marginal arqueada sin dientes (Fig. 19). Areolas bien desarrolladas; pequeñas (0,01-0,1 mm<sup>2</sup>) a pequeñas (< 0,01 mm<sup>2</sup>); de cinco lados o más a cuadriláteras y triangulares (Fig. 24). Vénulas a veces no presentes; simples lineales, simples curvadas y bifurcadas una vez a bifurcadas dos menos comunes y bifurcadas tres o más veces raras (Fig. 24).

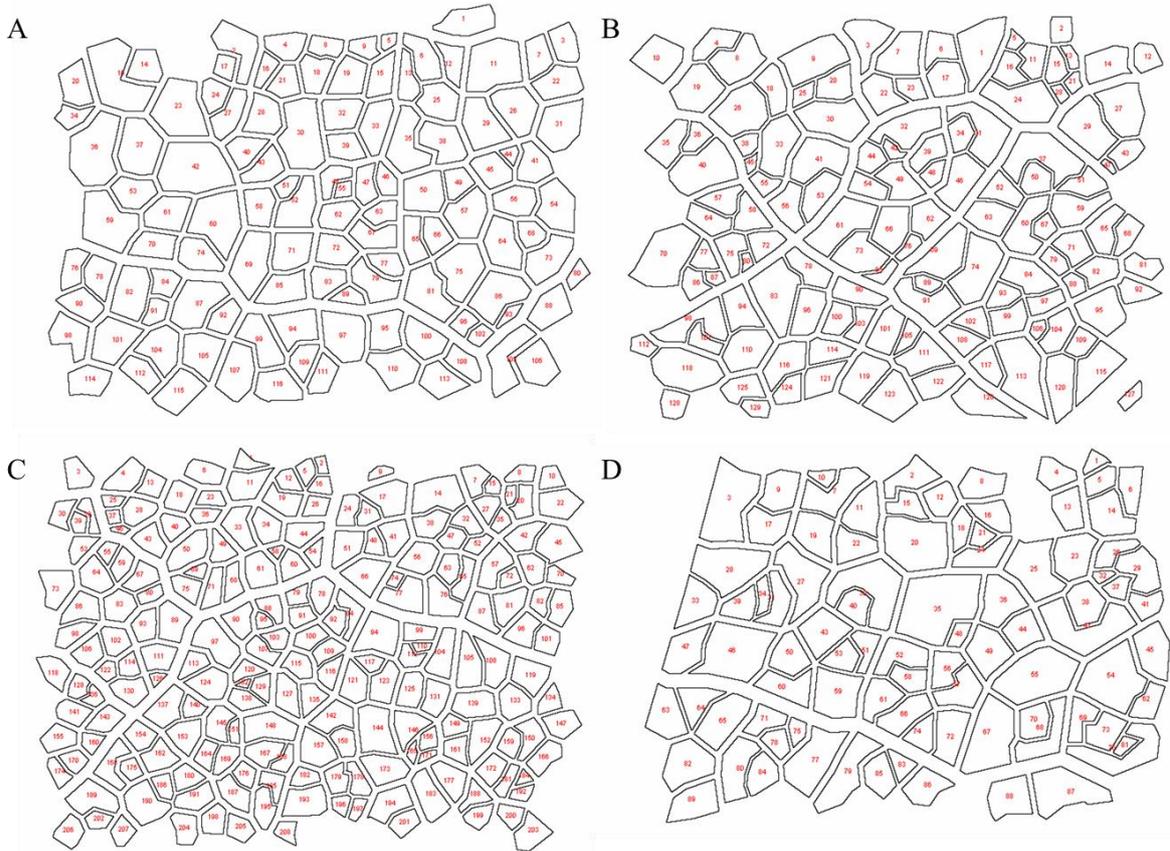
## ANEXO 4

### DESCRIPCIÓN DE LA VENACIÓN FOLIAR DE *CEDRELA NEBULOSA*

Venación de la lámina pinnada y eucamptódroma (Fig. 21). Vena primaria de ancho débil (< 1,25%) relativo a la lámina foliar, recto a claramente curvado, perceptiblemente en un arco continuo (Fig. 21). Venas secundarias de ancho mediano relativo a la vena primaria, interespaciadas irregular o uniformemente, aumentando hacia la base y ápice; ángulo de divergencia de las venas secundarias en el ápice agudo-moderado (65-45°) y agudo-ancho (65-80°), en el limbo medio agudo-moderado y agudo-ancho, y en la base agudo-ancho y recto (80-100°); recorrido en el ápice recto, uniformemente curvo y raramente in zigzag, en el limbo medio abrupta- y uniformemente curvo, y en la base recurvo y abruptamente curvo (Fig. 21). Venas inter-secundarias poco frecuentes (25-50%), simples y compuestas; ángulo predominantemente de divergencia en relación con la parte apical de la vena primaria en el ápice agudo-ancho, en el limbo medio agudo-ancho y recto, y en la base agudo-ancho (Fig. 21). Venas terciarias con patrón mixto opuesta/alterna-percurrente (venas cruzan venas del nivel inferior sin bifurcarse/con una discontinuidad), curso bifurcado y sinuoso; ángulo en relación con venas secundarias recto, y en relación con la vena primaria oblicuo, decreciendo apicalmente (Fig. 22). Venas cuaternarias con patrón alterna percurrente (venas cruzan venas del nivel inferior sin bifurcarse) - reticuladas al azar (ángulos de anastomosis varían); ancho débil relativo a la vena terciaria. Venas quintenarias reticuladas al azar. Venas sextenarias reticuladas al azar o dicotomizadas (venas ramifican libremente). Venas septenarias dicotomizadas si es que las sextenarias no son dicotomizadas. Venación final marginal arqueada sin dientes (Fig. 21). Areolas bien desarrolladas; pequeñas (0,01-0,1 mm<sup>2</sup>) a muy pequeñas (< 0,01 mm<sup>2</sup>) escasas y medianas (0,1-1 mm<sup>2</sup>); de cinco lados o más a cuadriláteras y triangulares (Fig. 25). Vénulas raramente no presentes; simples lineales a simples curvadas, bifurcadas una vez comunes y bifurcadas dos o más veces (Fig. 25).

## ANEXO 5

### IDENTIFICACIÓN DE AREOLAS DE FOLIOLOS DE *CEDRELA* *ANGUSTIFOLIA* BASADA EN MICROFOTOGRAFÍAS

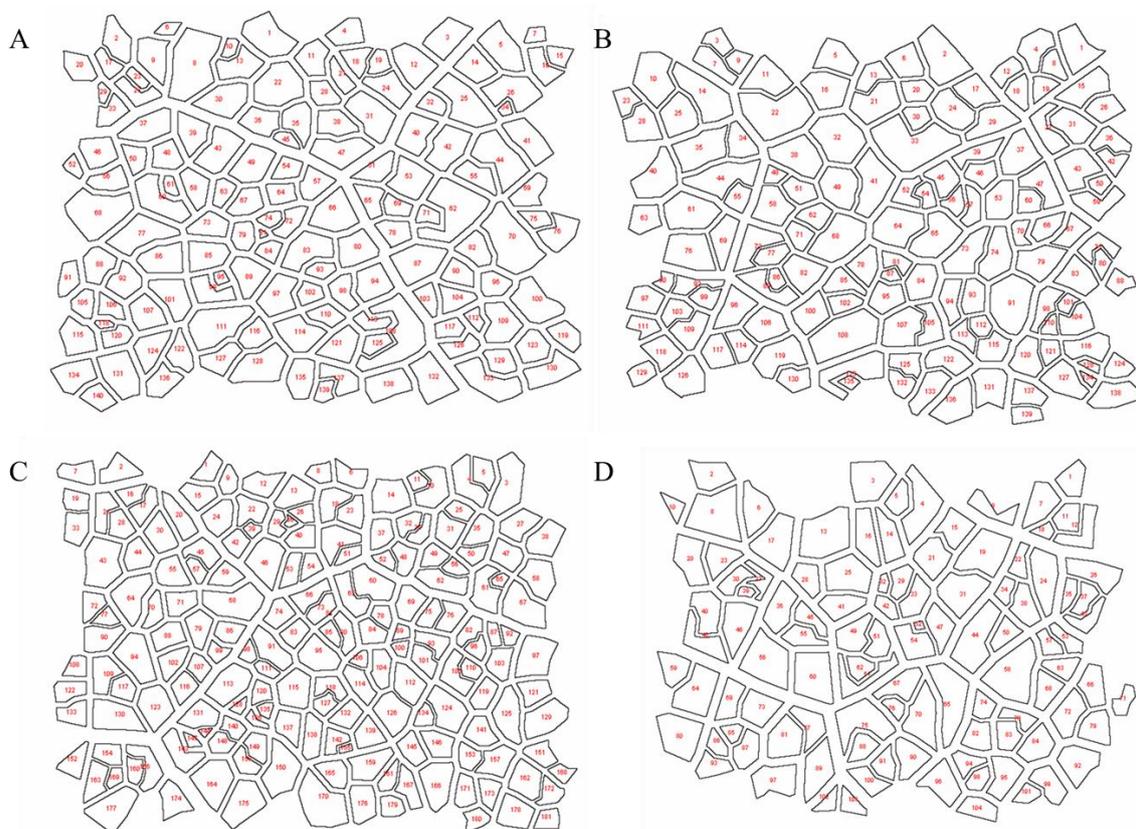


Areolas identificadas de foliolos de *C. angustifolia*. (A) muestra 'A1'; (B) muestra 'A2'; (C) muestra 'A3'; (D) muestra 'A4'.

FUENTE: Elaboración propia

## ANEXO 6

### IDENTIFICACIÓN DE AREOLAS DE FOLIOLOS DE *CEDRELA* *ANGUSTIFOLIA* BASADA EN MICROFOTOGRAFÍAS

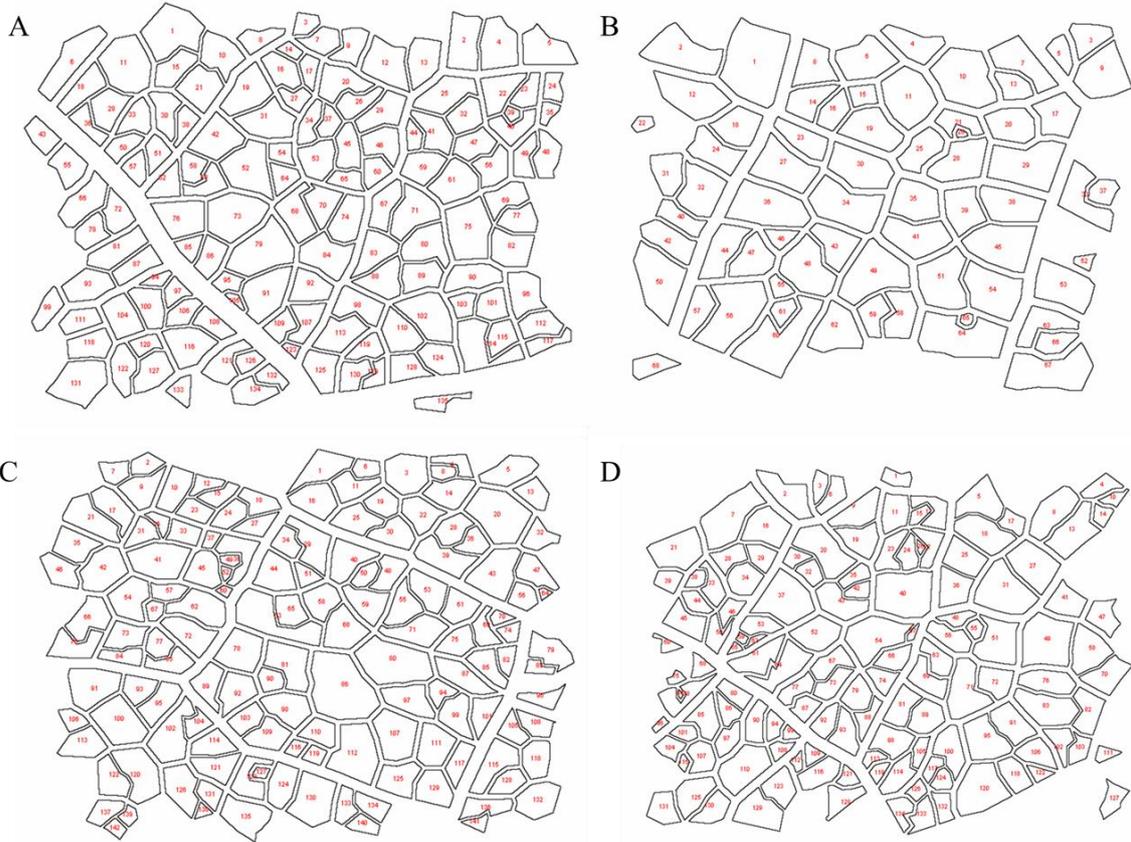


Areolas identificadas de folíolos de *C. montana*. (A) muestra 'M1'; (B) muestra 'M2'; (C) muestra 'M3'; (D) muestra 'M4'.

FUENTE: Elaboración propia

## ANEXO 7

### IDENTIFICACIÓN DE AREOLAS DE FOLIOLOS DE *CEDRELA NEBULOSA* BASADA EN MICROFOTOGRAFÍAS



**Areolas identificadas de foliolos de *C. nebulosa*. (A) muestra 'N1'; (B) muestra 'N2'; (C) muestra 'N3'; (D) muestra 'N4'.**

*FUENTE: Elaboración propia*

## ANEXO 8

### DATOS DE LAS VENAS SECUNDARIAS DE LAS CUATRO MUESTRAS DE TRES ESPECIES DE *CEDRELA* ESTUDIADAS

<i>Especie</i>	<i>Muestra</i>	<i>No. de venas secundarias por tipo de ángulo (%)</i>			
		<i>agudo - moderado (45-65)</i>	<i>agudo - ancho (65-80)</i>	<i>recto (80-100)</i>	<i>obtusos (&gt;100)</i>
<i>C. angustifolia</i>	A1	5 (14,3)	30 (85,7)	0 (0,0)	0 (0,0)
	A2	22 (61,1)	14 (38,9)	0 (0,0)	0 (0,0)
	A3	12 (24,5)	33 (67,3)	4 (8,2)	0 (0,0)
	A4	3 (10,0)	23 (76,7)	4 (13,3)	0 (0,0)
<i>C. montana</i>	M1	4 (9,8)	29 (70,7)	7 (17,1)	1 (2,4)
	M2	2 (4,7)	39 (90,7)	2 (4,7)	0 (0,0)
	M3	3 (7,0)	28 (65,1)	10 (23,3)	2 (4,7)
	M4	21 (48,8)	16 (37,2)	6 (14,0)	0 (0,0)
<i>C. nebulosa</i>	N1	7 (21,9)	18 (56,3)	5 (15,6)	2 (6,3)
	N2	7 (21,9)	17 (53,1)	6 (18,8)	2 (6,3)
	N3	20 (62,5)	9 (28,1)	3 (9,4)	0 (0,0)
	N4	9 (36,0)	12 (48,0)	4 (16,0)	0 (0,0)

*FUENTE: Elaboración propia*

## ANEXO 9

### DATOS DE LAS VENAS INTER-SECUNDARIAS DE LAS CUATRO MUESTRAS DE TRES ESPECIES DE *CEDRELA* ESTUDIADAS

Especie	Muestra	No. de venas secundarias por clasificación (%)					
		Tamaño				Tipo	
		agudo - moderado (45-65)	agudo - ancho (65-80)	recto (80-100)	obtuso (>100)	Simple	Compuesta
<i>C. angustifolia</i>	A1	0 (0,0)	5 (71,4)	2 (28,6)	0 (0,0)	3 (42,9)	4 (57,1)
	A2	1 (7,7)	8 (61,5)	3 (23,1)	1 (7,7)	5 (38,5)	8 (61,5)
	A3	1 (4,5)	18 (81,8)	2 (9,1)	1 (4,5)	11 (50,0)	11 (50,0)
	A4	0 (0,0)	6 (46,2)	7 (53,8)	0 (0,0)	6 (46,2)	7 (53,8)
<i>C. montana</i>	M1	0 (0,0)	3 (20,0)	12 (80,0)	0 (0,0)	5 (33,3)	10 (66,7)
	M2	0 (0,0)	11 (44,0)	13 (52,0)	1 (4,0)	12 (48,0)	13 (52,0)
	M3	0 (0,0)	16 (64,0)	9 (36,0)	0 (0,0)	14 (56,0)	11 (44,0)
	M4	3 (15,8)	11 (57,9)	5 (26,3)	0 (0,0)	11 (57,9)	8 (42,1)
<i>C. nebulosa</i>	N1	0 (0,0)	3 (33,3)	6 (66,7)	0 (0,0)	5 (55,6)	4 (44,4)
	N2	3 (23,1)	8 (61,5)	1 (7,7)	1 (7,7)	10 (76,9)	3 (23,1)
	N3	2 (18,2)	8 (72,7)	1 (9,1)	0 (0,0)	9 (81,8)	2 (18,2)
	N4	2 (20,0)	6 (60,0)	1 (10,0)	1 (10,0)	5 (50,0)	5 (50,0)

FUENTE: *Elaboración propia*

**ANEXO 10**

**DATOS DE LAS AREOLAS DE LAS CUATRO MUESTRAS DE TRES ESPECIES DE *CEDRELA* ESTUDIADAS**

<i>Especie</i>	<i>Muestra</i>	<i>No. de areolas por clasificación (%)</i>										
		<i>Tamaño</i>			<i>Forma</i>			<i>Número de vénulas</i>				
		<i>Muy pequeño (&lt; 0,01 mm<sup>2</sup>)</i>	<i>Pequeño (0,01-0,1 mm<sup>2</sup>)</i>	<i>Mediano (0,1-1 mm<sup>2</sup>)</i>	<i>Triangular</i>	<i>Cuadrilátero</i>	<i>5 o más lados</i>	<i>0 (sin vénulas)</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
<i>C. angustifolia</i>	A1	4 (3,4)	112 (96,6)	0 (0,0)	4 (3,4)	32 (27,6)	80 (69,0)	8 (6,9)	100 (86,2)	7 (6,0)	1 (0,9)	0 (0,0)
	A2	11 (8,5)	118 (91,5)	0 (0,0)	7 (5,4)	31 (24,0)	91 (70,5)	32 (24,8)	72 (55,8)	24 (18,6)	1 (0,8)	0 (0,0)
	A3	28 (13,5)	180 (86,5)	0 (0,0)	11 (5,3)	63 (30,3)	134 (64,4)	55 (26,4)	138 (66,3)	15 (7,2)	0 (0,0)	0 (0,0)
	A4	2 (2,2)	81 (91,0)	6 (6,7)	6 (6,7)	15 (16,9)	68 (76,4)	14 (15,7)	54 (60,7)	13 (14,6)	5 (5,6)	3 (3,4)
<i>C. montana</i>	M1	14 (10,0)	126 (90,0)	0 (0,0)	2 (1,4)	29 (20,7)	109 (77,9)	23 (16,4)	98 (70,0)	17 (12,1)	2 (1,4)	0 (0,0)
	M2	10 (7,2)	129 (92,8)	0 (0,0)	5 (3,6)	24 (17,3)	110 (79,1)	12 (8,6)	99 (71,2)	24 (17,3)	4 (2,9)	0 (0,0)
	M3	23 (12,8)	157 (87,2)	0 (0,0)	8 (4,4)	56 (31,1)	116 (64,4)	40 (22,2)	125 (69,4)	12 (6,7)	2 (1,1)	1 (0,6)
	M4	4 (3,8)	100 (96,2)	0 (0,0)	2 (1,9)	21 (20,2)	81 (77,9)	20 (19,2)	64 (61,5)	16 (15,4)	4 (3,8)	0 (0,0)
<i>C. nebulosa</i>	N1	6 (4,4)	129 (95,6)	0 (0,0)	5 (3,7)	23 (17,0)	107 (79,3)	26 (19,3)	99 (73,3)	10 (7,4)	0 (0,0)	0 (0,0)
	N2	4 (5,9)	60 (88,2)	4 (5,9)	1 (1,5)	7 (10,3)	60 (88,2)	13 (19,1)	37 (54,4)	15 (22,1)	3 (4,4)	0 (0,0)
	N3	15 (10,6)	126 (88,7)	1 (0,7)	4 (2,8)	26 (18,3)	112 (78,9)	30 (21,1)	94 (66,2)	16 (11,3)	2 (1,4)	0 (0,0)
	N4	19 (14,2)	115 (85,8)	0 (0,0)	9 (6,7)	27 (20,1)	98 (73,1)	35 (26,1)	74 (55,2)	17 (12,7)	8 (6,0)	0 (0,0)

*FUENTE: Elaboración propia*

## ANEXO 11

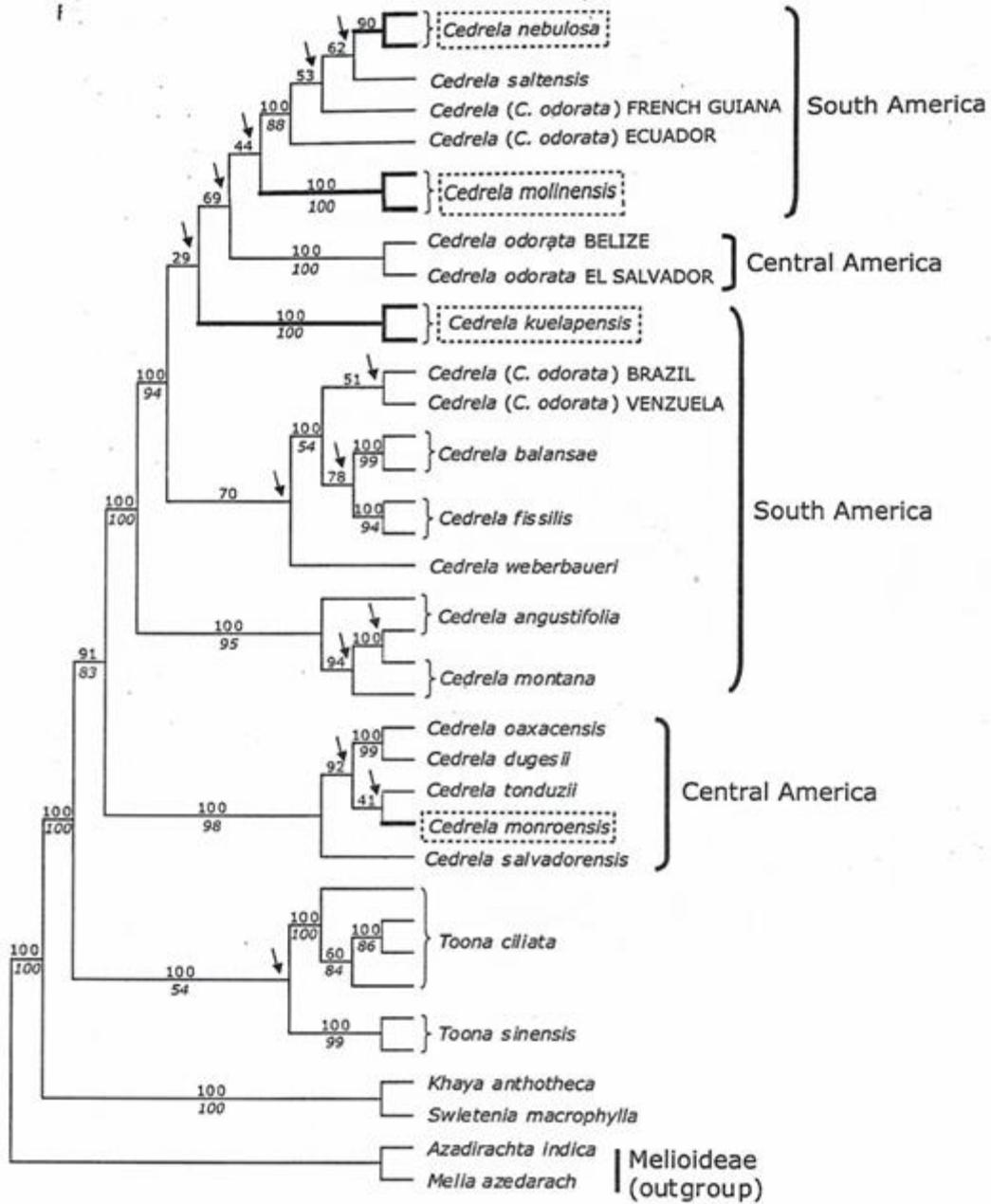
### DATOS DE LAS VÉNULAS DE LAS CUATRO MUESTRAS DE TRES ESPECIES DE *CEDRELA* ESTUDIADAS

<i>Especie</i>	<i>Muestra</i>	<i>No. de vénulas por tipo (%)</i>				
		<i>Simple recta</i>	<i>Simple curva</i>	<i>Bifurcada una vez</i>	<i>Bifurcada dos veces</i>	<i>Bifurcada tres o más veces</i>
<i>C. angustifolia</i>	A1	40 (34,2)	21 (17,9)	41 (35,0)	15 (12,8)	0 (0,0)
	A2	60 (48,8)	32 (26,0)	24 (19,5)	7 (5,7)	0 (0,0)
	A3	91 (54,2)	36 (21,4)	37 (22,0)	3 (1,8)	1 (0,6)
	A4	51 (47,7)	33 (30,8)	18 (16,8)	4 (3,7)	0 (0,9)
<i>C. montana</i>	M1	43 (31,2)	35 (25,4)	40 (29,0)	18 (13,0)	1 (1,4)
	M2	52 (32,7)	41 (25,8)	41 (25,8)	20 (12,6)	2 (3,1)
	M3	68 (42,8)	30 (18,9)	46 (28,9)	12 (7,5)	3 (1,9)
	M4	43 (39,8)	15 (13,9)	33 (30,6)	14 (13,0)	3 (2,8)
<i>C. nebulosa</i>	N1	55 (46,2)	26 (21,8)	32 (26,9)	6 (5,0)	0 (0,0)
	N2	26 (34,2)	13 (17,1)	24 (31,6)	12 (15,8)	1 (1,3)
	N3	41 (31,3)	39 (29,8)	40 (30,5)	6 (4,6)	5 (3,8)
	N4	49 (37,1)	33 (25,0)	30 (22,7)	13 (9,8)	6 (5,3)

*FUENTE: Elaboración propia*

ANEXO 12

ÁRBOL FILOGENÉTICO BAYESIANO DE *CEDRELA*

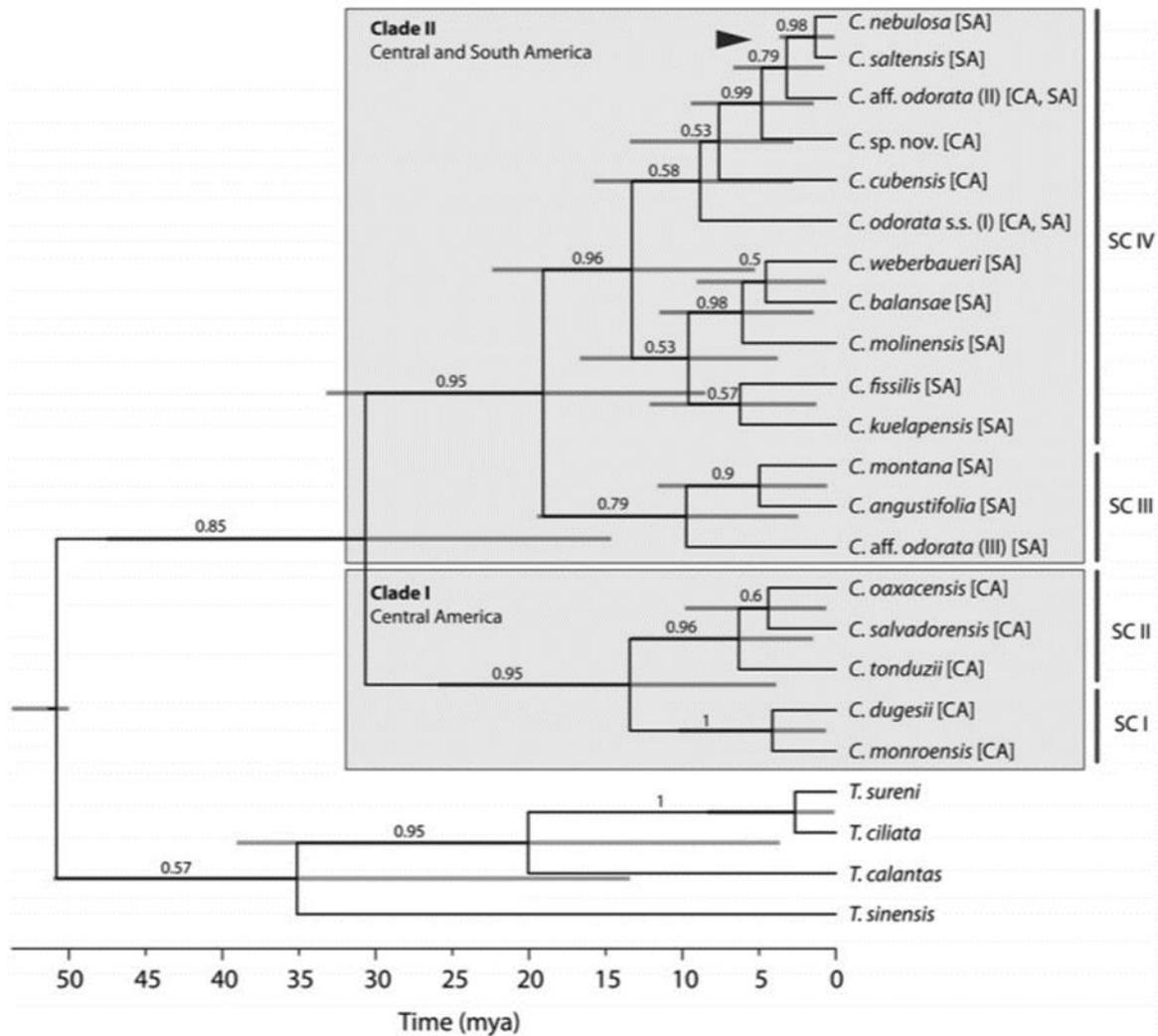


Árbol filogenético bayesiano del género *Cedrela* basado en datos nucleares y de plástidos.

FUENTE: Pennington y Mueller, 2010

ANEXO 13

ÁRBOL FILOGENÉTICO DE MÁXIMA VEROSIMILITUD DE *CEDRELA*



Árbol filogenético de máxima verosimilitud del género *Cedrela* basado en datos nucleares y de plástidos.

FUENTE: Koecke et al., 2013