

## ELEMENTOS XILEMÁTICOS DE CONDUCCIÓN EN 69 ESPECIES LEÑOSAS DE LA RESERVA FORESTAL CAPARO (BARINAS, VENEZUELA)

### Xylem conductivity elements in 69 woody species from Caparo Forest Reserve (Barinas, Venezuela)

Williams J. LEÓN H.

Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Departamento de Botánica y Ciencias Básicas. Laboratorio de Anatomía de Maderas. Mérida, Venezuela  
wleon@ula.ve

#### RESUMEN

Se estudiaron los elementos xilemáticos de conducción en 69 especies de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela), en zona de transición de bosque seco a húmedo tropical. Se comparó con estudios en otras zonas de vida de Venezuela. Se prepararon láminas histológicas y tejido macerado siguiendo los procedimientos convencionales de microtecnología xilemática. Se determinaron y clasificaron las características de los vasos, el índice de vulnerabilidad, mesomorfía, área efectiva de conducción y conductividad hidráulica relativa. En general, las especies estudiadas son mesomórficas y sólo *Stemmadenia grandiflora*, *Clavija ornata* e *Hybanthus prunifolius* mostraron índices de vulnerabilidad que las clasifican como xeromórficas. Se observó variación en diámetro y frecuencia de vasos y tamaño de las punteaduras, pero con una tendencia hacia la eficiencia del sistema de conducción.

**Palabras clave:** bosque húmedo tropical, bosque seco tropical, conductividad, ecoanatomía, índice de mesomorfía, índice de vulnerabilidad, vasos

#### ABSTRACT

A study of xylematic conductive elements in 69 species from a transitional zone between tropical dry and wet forest in Caparo Forest Reserve (Barinas, Venezuela) is presented and compared with previous reports in Venezuela. Histological slides and macerated tissue were prepared according to xylematic microtechnique standards. Vessel features, vulnerability and mesomorphy indexes, effective area of conductivity and relative hydraulic conductivity were calculated and classified. According to the values of such indexes species showed mesomorphic character, and only *Stemmadenia grandiflora*, *Clavija ornata* and *Hybanthus prunifolius* presented a vulnerability index of xeromorphic type. A wide variation in vessel diameter, vessel frequency and intervessels pits size was observed but always tending to efficiency in conducting system.

**Key words:** conductivity, dry tropical forest, ecoanatomy, mesomorphic index, vessels, vulnerability index, wet tropical forest

## INTRODUCCIÓN

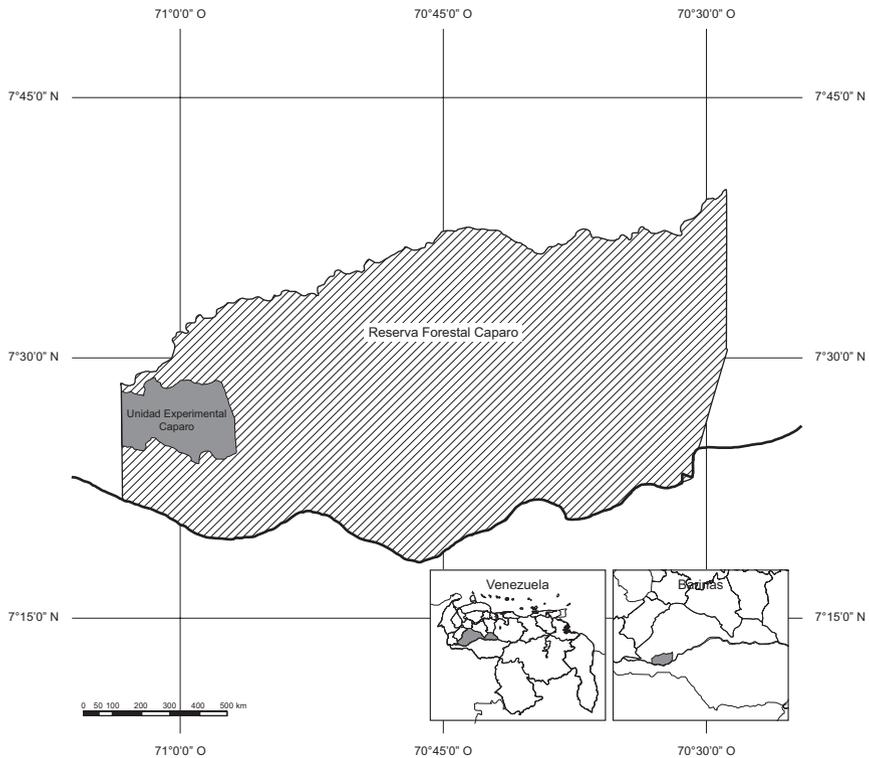
El éxito en el establecimiento de una comunidad vegetal está relacionado directamente con el desarrollo en las especies de características que permitan aprovechar al máximo lo que ofrece el ambiente. Las condiciones de luz, temperatura y humedad son factores que la planta aprovecha para poder establecerse en un área determinada. En función de las condiciones ambientales, los elementos de conducción adaptan sus características para garantizar eficiencia y/o seguridad en la movilización de agua y sales minerales. Zhang *et al.* (1992) señalan que las tendencias ecológicas han sido interpretadas como el resultado de adaptaciones funcionales a factores ambientales y al considerar el transporte de agua como una de las principales funciones del xilema, es lógico esperar que los estudios ecoanatómicos estén orientados hacia aspectos relacionados con los elementos de conducción. Según Medina *et al.* (2013), caracteres del tejido xilemático como el diámetro, longitud, frecuencia y agrupamiento de sus células conductoras permiten estimar el grado de eficiencia o seguridad conductiva que presentan las especies en determinado ambiente o etapa de su desarrollo. Para la conducción xilemática, Carlquist (1977) propuso los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) como indicadores de adaptación del sistema de conducción de angiospermas a las condiciones del medio. Estos índices utilizan caracteres como el diámetro, frecuencia y longitud de elementos de vasos; aquellos individuos cuyo IV es mayor a la unidad son vulnerables o pocos resistentes al estrés hídrico, mientras que valores inferiores a la unidad son indicativos de resistencia al embolismo y estrés hídrico. Respecto al IM, los valores superiores a 200 indican comportamiento mesomórfico e inferiores a ese valor corresponden a un comportamiento xeromórfico (Carlquist 1977). Scholz *et al.* (2013) señalan que el comportamiento verdaderamente mesomórfico se corresponde con  $IV > 3$  e  $IM > 200$ , mientras que el verdadero xeromorfismo se produce con valores de  $IV < 1$  e  $IM < 30$ . Tanto la eficiencia como la seguridad están fuertemente relacionadas con los caracteres utilizados en el cálculo de los índices antes mencionados y por esta razón, muchos estudios de la relación entre el ambiente y las características de sistemas de conducción han tomado como base los índices de Carlquist. Adicionalmente, la variación en la eficiencia y susceptibilidad al daño de los vasos durante la conducción también puede evaluarse a través del índice de conductividad relativa y su determinación toma en consideración la dimensión (radio) y cantidad (frecuencia) de los elementos de conducción (Reyes-Santamaría *et al.* 2002).

Las investigaciones que relacionan la anatomía xilemática y el ambiente tienen su punto de partida en la década de los años setenta, y uno de los aportes más importantes es el presentado por Baas (1973) para especies del género *Ilex* L. (Aquifoliaceae). En fechas recientes se destacan los trabajos de Yaman (2008), Polanco & Grande (2009), Quintanar-Isaías *et al.* (2009), Franco (2012), Moglia *et al.* (2012) y Montaña-Arias *et al.* (2013). En Venezuela, el trabajo pionero en ecoanatomía xilemática es el de Pérez (1989) para la selva nublada de La

Mucuy (estado Mérida). Posteriormente se realizaron otras investigaciones para diferentes zonas de vida tomando como elemento de análisis los índices de Carlquist (Silva 1991; Lindorf 1994, 1997; León 2001, 2002, 2005, 2014; Araque & Gámez 2004; Araque & León 2006; Parra 2010; Gámez 2013). En Venezuela, según Ewell *et al.* (1976), basados en el sistema de clasificación de Holdridge, el bosque seco tropical es la zona de vida que ocupa mayor extensión, abarcando el 37% del territorio, seguida del bosque húmedo tropical el cual ocupa 27,5% de la superficie. MARNR (1983) indica que el bosque seco tropical constituye uno de los ambientes más extensos del país y principalmente se caracteriza por estratos arbóreos, formaciones arbustivas o herbáceas y sabanas, además de bosques secundarios producto de la intervención humana y bosques de galería asociados a formaciones arbóreas siempreverdes. Son pocos los estudios sobre ecoanatomía xilemática realizados en bosque seco y húmedo tropical (León 2005, 2014; Araque & León 2006; Gámez 2013) y por esta razón se considera importante profundizar las investigaciones en este campo. El presente estudio tiene como objetivo conocer las características del sistema de conducción xilemática de especies que crecen en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela), considerada como una transición entre las zonas de vida de bosque seco y bosque húmedo tropical.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, la cual pertenece a los Llanos Occidentales de Venezuela (Fig. 1). Se encuentra al suroeste del estado Barinas, en los municipios Ezequiel Zamora y Pedraza, entre las coordenadas geográficas 7°24'43" y 7°27'14" N, 70°56'40" y 70°57'01" O (Parra & Gámez 2012). El Área Experimental está situada en el extremo noroeste de la Reserva y tiene una superficie aproximada de 7000 ha. Geográficamente se ubica entre 7°18' y 7°36' N y 71°11' y 70°0' O. La precipitación media anual es cercana a los 1750 mm, y entre diciembre y marzo hay una notable sequía con un marcado déficit de disponibilidad de humedad, siendo enero y febrero los meses más secos del año. Las lluvias de abril-noviembre provocan un exceso de agua manifiesto en inundaciones esporádicas. La humedad promedio anual a campo abierto es de 80% con un máximo de 100% en la época lluviosa y un mínimo de 33% en la época seca. La temperatura media anual es de 26,4 °C con una diferencia de 3,1 °C entre el mes más frío (junio) y el más cálido (marzo). La altitud promedio es de 140 m snm (Rodríguez *et al.* 2000; Guevara 2001; Gámez 2013). Es necesario señalar que los datos climáticos para la Unidad Experimental corresponden al período 1969-1978; en la actualidad no se cuenta con una estación meteorológica lo que resulta negativo para conocer como ha variado el clima en el área, sobre todo frente a los cambios climáticos globales, los cuales se han acentuado en los últimos años (Guevara 2001). Según Veillon (1985), de acuerdo al sistema de clasificación de Holdridge, el área de estudio corresponde



**Fig. 1.** Ubicación de la zona de estudio en el estado Barinas, Venezuela.

a bosque seco tropical. Sin embargo, Ewell *et al.* (1976) lo clasifican como una transición entre bosque seco tropical y bosque húmedo tropical, clasificación con la que coinciden Guevara (2001) y Gámez (2013).

El material de estudio fue recolectado en diferentes áreas de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo y corresponde a muestras de madera, en la mayoría de los casos con su respectiva muestra botánica, de 69 especies, pertenecientes a 31 familias. El material pertenece a las colecciones permanentes de la xiloteca MERw y el herbario MER “Carlos Liscano” de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela) (Tabla 1). De cada muestra de madera se extrajeron secciones de 1-2 cm<sup>3</sup>, las cuales se sometieron a un proceso de ablandamiento en agua caliente por un tiempo que varió entre 10 min (maderas blandas) y 40 h (maderas de mayor grado de dureza). Mediante el uso de un micrótopo de deslizamiento, se hicieron cortes de 20-30 μm de espesor para obtener los planos transversal, tangencial y radial, los cuales fueron sometidos a tinción con safranina, deshidratación en baños sucesivos de alcohol isopropílico al 70% (5 min), 75% (5 min), 95% (1 h). Para la acl-

ración de los tejidos se realizó un cambio gradual con alcohol-xilol en proporción 1:1 (2 h) y posteriormente en xilol puro (2 h). Finalmente, se procedió al montaje y rotulado. Las características estudiadas con relación a los elementos de conducción fueron las indicadas por la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee 1989): porosidad, agrupación, diámetro y frecuencia de vasos, diámetro y tipo de punteaduras, placas de perforación y longitud de elementos de vaso. Para este último carácter se preparó tejido macerado sumergiendo astillas en una solución de peróxido de hidrógeno y ácido acético (1:1), y llevadas a estufa durante 12 h a una temperatura de 60 °C, para posteriormente separar el tejido mediante fricción mecánica; los elementos disociados se tiñeron con safranina (30-40 min) y se hicieron montajes permanentes. En la determinación de las características cuantitativas se tomó en cuenta el número de mediciones sugeridas por IAWA Committee (1989), para luego determinar los valores máximo, mínimo, promedio, la desviación, coeficiente de variación y, con base al valor promedio, las especies se ubicaron en las distintas categorías establecidas por IAWA Committee (1989) para cada uno de los caracteres estudiados. En el caso de diámetro de vasos, diámetro de punteaduras y longitud de elementos de los vasos, se realizó un análisis de varianza y la prueba de Fisher ( $\alpha = 0,05$ ) con el fin de determinar si existen diferencias significativas en cuanto a las posiciones de ubicación de las especies en las categorías indicadas por IAWA Committee (1989). Se calcularon los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977) mediante las siguientes fórmulas:

$$IV = \text{Diámetro de vasos} / \text{Frecuencia de vasos}$$

$$IM = IV \times \text{Longitud de elementos de los vasos}$$

También se determinó el área efectiva de conducción ( $A_e$ ), tanto en unidades absolutas ( $\text{mm}^2$ ) como relativas (%), mediante la aplicación de la siguiente fórmula (Quintanaer-Isaias *et al.* 2009):

$$A_e = \text{frecuencia de vasos} \times (\pi \times \text{diámetro de vasos}^2) / 4$$

Por tratarse de la frecuencia de vasos por  $\text{mm}^2$ , el valor obtenido representa el área ocupada por los vasos en una superficie de  $1 \text{ mm}^2$  y se puede expresar como un porcentaje del área ocupada por los vasos en la superficie antes mencionada.

Finalmente se calculó la conductividad hidráulica relativa (Chr) mediante la aplicación de la ecuación modificada de Hagen-Poiseuille (Reyes-Santamaría *et al.* 2002):

$$\text{Chr} = (\text{radio de vasos})^4 \times \text{frecuencia de vasos}$$

**Tabla 1.** Especies estudiadas, agrupadas por familias según APG (2003), con su respectiva muestra de madera (Xiloteca MERw) y muestra botánica (Herbario MER).

Familia	Especie	Muestra
Acanthaceae	<i>Trichanthera gigantea</i> (Bonpl.) Nees	X6712; 054512 Parra & Gámez
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq. <i>Spondias mombin</i> L.	X6745; — X6056; AU11 Uzcátegui X6228; 053181 Araque & Gámez X6229; 053189 Araque & Gámez X6230; 053188 Araque & Gámez X6231; 053186 Araque & Gámez
Annonaceae	<i>Annona montana</i> Macfad. <i>Annona</i> sp.	X6731; 054514 Parra & Gámez X6050; AU32 Uzcátegui
Apocynaceae	<i>Stemmadenia grandiflora</i> (Jacq.) Miers	X6716; 054515 Parra & Gámez
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	X6692; 054516 Parra & Gámez
Bignoniaceae	<i>Crescentia amazonica</i> Ducke	X6346 X6348 X6349 X6350 X6699; 054517 Parra & Gámez
Bixaceae	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC. <i>Cochlospermum orinocense</i> (Kunth) Steud. <i>C. vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	X6746 X6687; 054518 Parra & Gámez X6683; 054519 Parra & Gámez
Boraginaceae	<i>Cordia thaisiana</i> Agostini	X5805; 103 León & Araque X5806; 104 León & Araque X5807; 105 León & Araque X5808; 106 León & Araque X5809; 107 León & Araque X6698; 054520 Parra & Gámez
Burseraceae	<i>Protium crenatum</i> Sandwith	X6688; 054521 Parra & Gámez
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> aff. <i>apetala</i> (E. Mey.) Fritsch	X6718; 054523 Parra & Gámez
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i> (Ruiz & Pav.) Steud.	X6707; 054525 Parra & Gámez
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	X6694; 054526 Parra & Gámez
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong.	X6714; 054529 Parra & Gámez
Fabaceae (Caesalpinoideae)	<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	X6764; 054530 Parra & Gámez
Fabaceae (Mimosoideae)	<i>Acacia articulata</i> Ducke	X6497; 417 Gámez X6727; 054536 Parra & Gámez

Tabla 1. Continuación.

Familia	Especie	Muestra
	<i>Albizia pistaciifolia</i> (Willd.) Barneby & J.W. Grimes	X6496; 414 Gámez
	<i>Inga acuminata</i> Benth.	X6697; 054538 Parra & Gámez
	<i>I. laurina</i> (Sw.) Willd.	X6498; 412 Gámez
	<i>I. marginata</i> Willd.	X6686; 054539 Parra & Gámez
	<i>I. punctata</i> Willd.	X6755; 054540 Parra & Gámez
	<i>Zygia longifolia</i> (L.) Fawc. & Rendle	X6501; 413 Gámez X6521; 424 Gámez
Fabaceae (Papilionoideae)	<i>Fissicalyx fendleri</i> Benth.	X6495 X6684; 054532 Parra & Gámez
	<i>Lonchocarpus hedyosmus</i> Miq.	X6763; 054534 Parra & Gámez
	<i>Muelleria crucisrubierae</i> (Pittier) M. Sousa	X6717; 054533 Parra & Gámez
	<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	X5842; 524 H. Rodríguez X6702; 054535 Parra & Gámez
	<i>Pterocarpus acapulcensis</i> Rose	X6703; 054584 Parra & Gámez
Lamiaceae	<i>Vitex orinocensis</i> Kunth	X6738
Lecythidaceae	<i>Gustavia tejeræ</i> R. Knuth	X6524 X6525 X6526 X6708; 054544 Parra & Gámez
Malvaceae (Bombacoideae)	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	X6749
	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	X6696; 054549 Parra & Gámez X6701; 054548 Parra & Gámez
	<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S. Alverson	X6053; AU93 Uzcátegui X6054; AU181 Uzcátegui X6689; 054550 Parra & Gámez
Malvaceae (Grewioideae)	<i>Goethalsia meiantha</i> (Donn. Sm.) Burret	X6681; 054546 Parra & Gámez X6464
	<i>Luehea cymulosa</i> Spruce & Benth.	X6051; AU150 Uzcátegui
	<i>L. semanni</i> Triana & Planch.	X6691; 054547 Parra & Gámez
Malvaceae (Byttneroideae)	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	X6282; 053166 Gámez X6283; 053167 Gámez X6284; 053168 Gámez X6285; 053169 Gámez X6286; 053170 Gámez X6761; 054545 Parra & Gámez
	<i>Herrania albiflora</i> Goudot	X6292; 053176 Gámez X6293; 053177 Gámez X6294; 053178 Gámez X6295; 053179 Gámez X6296; 053180 Gámez X6713; 054585 Parra & Gámez

**Tabla 1.** Continuación.

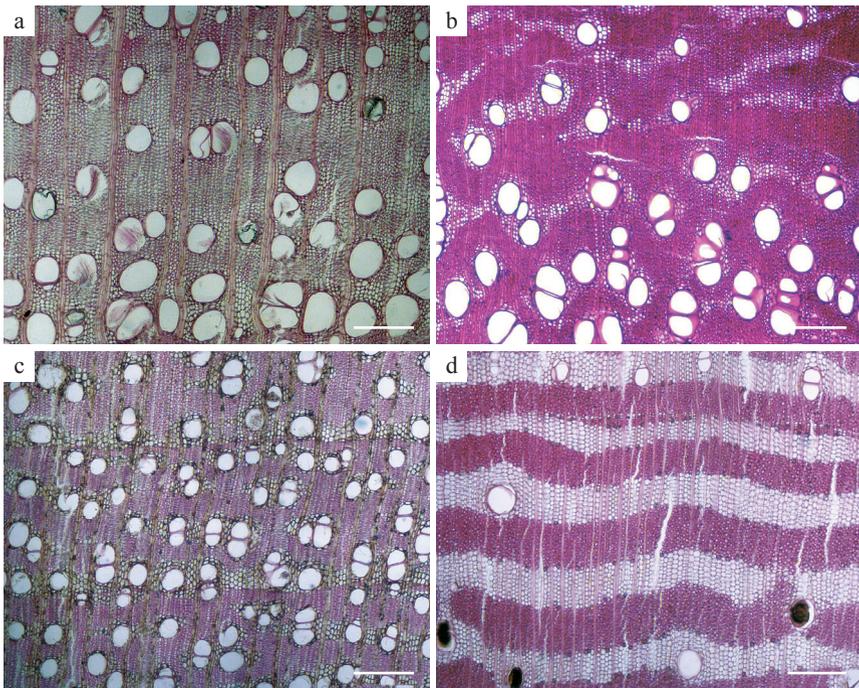
Familia	Especie	Muestra	
Malvaceae (Sterculoideae)	<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	X6309; 053410 Gámez	
		X6310; 053412 Gámez	
		X6311; 053185 Gámez	
		X6312; 053411 Gámez	
		X6313; 053186 Gámez	
Melastomataceae	<i>Mouriri barinensis</i> (Morley) Morley	X6705; 054551 Parra & Gámez	
		X6775	
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	X6740	
		<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	X6721; 054552 Parra & Gámez
		<i>Swietenia macrophylla</i> King	X6709; 054554 Parra & Gámez
		<i>Trichilia martiana</i> C. DC.	X6719; 054555 Parra & Gámez
		<i>T. maynasiana</i> C. DC.	X6766; 054566 Parra & Gámez
		<i>T. micrantha</i> Benth.	X6659; B4771 Breteler
		<i>T. singularis</i> C. DC.	X6695; 054557 Parra & Gámez
		<i>T. trifolia</i> A. Juss.	X6729; 054558 Parra & Gámez
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	X6052	
		<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	X6711; 054564 Parra & Gámez
			X6720; 054563 Parra & Gámez
		<i>Ficus donnell-smithii</i> Standl.	X6706; 054565 Parra & Gámez
		<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urban	X6737; 054568 Parra & Gámez
			X6754; 054567 Parra & Gámez
Phyllanthaceae	<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	X6724; 054528 Parra & Gámez	
		X6730; 054527 Parra & Gámez	
Polygonaceae	<i>Phyllanthus elsiae</i> Urb.	X6734; 054573 Parra & Gámez	
		<i>Coccoloba caracasana</i> Meisn.	X6748
		<i>C. padiformis</i> Meisn.	X6571
			X6576
			X6700; 054572 Parra & Gámez
Primulaceae	<i>Triplaris weigeltiana</i> (Rchb.) Kuntze	X6726; 054571 Parra & Gámez	
		<i>Ruprechtia ramiflora</i> (Jacq.) C. A. Mey.	X6744
		<i>Clavija ornata</i> D. Don.	X6750; 054570 Parra & Gámez
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	X6693; 054568 Parra & Gámez	
		<i>Z. setulosum</i> P. Wilson	X6710; 054569 Parra & Gámez
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum argenteum</i> Jacq	X6722; 054572 Parra & Gámez	
		<i>Pouteria procera</i> (Mart.) K. Hammer	X6055; AU215 Uzcátegui
		<i>P. reticulata</i> (Engl.) Eyma	X6685; 054577 Parra & Gámez

**Tabla 1.** Continuación.

Familia	Especie	Muestra
Urticaceae	<i>Cecropia peltata</i> L.	X6690; 054579 Parra & Gámez
Verbenaceae	<i>Citharexylum poeppigii</i> Walp.	X6704; 054581 Parra & Gámez X6747; 054580 Parra & Gámez
Violaceae	<i>Hybanthus prunifolius</i> (Humb. & Bonpl. ex Schult.) Schulze-Menz	X6715; 054582 Parra & Gámez

## RESULTADOS

Porosidad (Fig. 2): el tipo de porosidad predominante fue la difusa (94,2% de las especies); sólo en cuatro especies (*Fissicalyx fendleri*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Citharexylum poeppigii*, *Cedrela odorata*) se observó porosidad semicircular (5,8%). Taxonómicamente, las especies con porosidad semicircular se ubicaron en tres familias: Fabaceae-Papilionoideae, Lamiaceae y Meliaceae.



**Fig. 2.** Porosidad semicircular. **a.** *Cytharexylum poeppigii*. **b.** *Fissicalyx fendleri*. Porosidad difusa. **c.** *Crescentia amazonica*. **d.** *Muellera crusciberae* (Escala = 300  $\mu$ m).

Frecuencia de vasos: el número de vasos/mm<sup>2</sup> (Tabla 2) varió desde un mínimo de 1 (*Cochlospermum orinocense*) hasta un máximo de 191 (*Hybanthus prunifolius*) (Fig. 3). Tomando en cuenta las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), se encontró que la mayor distribución de frecuencia de vasos pertenece a la categoría II (5-20 vasos/mm<sup>2</sup>), seguida de la categoría I (< 5 vasos/mm<sup>2</sup>). En conjunto, estas dos categorías incluyen el 83% de las especies estudiadas (Fig. 4a). Las categorías con mayor frecuencia de vasos (IV, V) están representadas en las familias Apocynaceae, Araliaceae, Euphorbiaceae, Lecythidaceae, Phyllanthaceae, Primulaceae y Violaceae, mientras que la intermedia (III) la representan miembros de Bignoniaceae, Burseraceae, Elaeocarpaceae y Meliaceae.

Agrupación de vasos: comúnmente se encontró una combinación de vasos solitarios y múltiples radiales cortos. Sólo en el caso de *Licania* aff. *apetala* se observó la condición de exclusivamente solitarios mientras que *Mouriri barinensis* se caracterizó por presentar predominantemente solitarios (Fig. 5).

Diámetro de vasos: en la Tabla 2 se presentan los valores máximo, promedio y mínimo del diámetro de los vasos para cada especie, además de la desviación estándar, coeficiente de variación, número de mediciones realizadas y los resultados de la prueba de Fisher ( $\alpha = 0,05$ ) con relación a su ubicación en grupos de categorías diamétricas. El promedio mínimo se encontró en *Hybanthus prunifolius* con 36  $\mu\text{m}$ , mientras que el máximo se observó en *Ceiba pentandra* con 305  $\mu\text{m}$ . La distribución por categorías (Fig. 4b) de acuerdo a lo establecido por IAWA Committee (1986) indica que la mayor proporción de las especies del área de estudio se ubican en la categoría III (100-200  $\mu\text{m}$ ), seguida de la categoría II (50-100  $\mu\text{m}$ ). Taxonómicamente, las especies de vasos muy pequeños (categoría I, < 50  $\mu\text{m}$ ) se ubicaron en las familias Apocynaceae, Primulaceae y Violaceae, mientras que los grandes (categoría IV, > 200  $\mu\text{m}$ ) se ubican en Anacardiaceae, Bixaceae, Cecropiaceae, Fabaceae (Mimosoideae, Papilionoideae), Malvaceae (Bombacoideae, Sterculoideae) y Moraceae. Este comportamiento se corrobora con los resultados de la prueba de Fisher, donde las especies ubicadas en la categoría I muestran diferencias estadísticamente significativas con respecto a los menores valores observados en la categoría II. En cuanto a las especies con mayor diámetro de vasos, *Cochlospermum orinocense*, la cual se ubica en la categoría III, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas con respecto a *Spondias mombin* (categoría IV) y esto permite considerarla como transicional entre ambas categorías. Es importante notar que el 65% de las especies estudiadas poseen vasos de categoría III-IV (Fig. 4b), lo que indica una fuerte tendencia a desarrollar vasos con diámetros que garanticen eficiencia por encima de la seguridad.

Placas de perforación: el 98,55% de las especies estudiadas presentaron placas de perforación exclusivamente simples y sólo en *Dendropanax arboreus* se encontraron múltiples escalariformes y reticuladas (Fig. 6).

Longitud de elementos de vaso: la longitud promedio (Tabla 2) osciló desde un mínimo de 180  $\mu\text{m}$  (*Lonchocarpus hedyosmus*) hasta un máximo de 854  $\mu\text{m}$  para *Dendropanax arboreus*. En general, los menores valores se concentra-

**Tabla 2.** Características cuantitativas de los vasos: vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de vasos, diámetro de punteaduras y longitud de elementos de los vasos (mínimo, promedio/categoría, desviación, máximo, número de mediciones, coeficiente de variación).

Familia	Especie	Vasos/ mm <sup>2</sup>	Diámetro de vasos (mm)	Diámetro de punteaduras (mm)	Long. elementos de los vasos (mm)
Acanthaceae	<i>Trichanthera gigantea</i>	7	(120-) 163III ± 28,2 (-240) n = 25; CV = 17,30 %	(5-) 5,75II ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,22 %	(290-) 524II ± 143,929 (-840) n = 25; CV = 27,48 %
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	7	(90-) 112II,III ± 15,612 (-150) n = 25; CV = 13,94 %	(10-) 10,5III,IV ± 0,874 (-12,5) n = 10; CV = 8,32 %	(230-) 415II ± 79,32 (-560) n = 25; CV = 19,11 %
	<i>Spondias mombin</i>	7	(135-) 204IV ± 33,578 (-305) n = 125; CV = 16,46 %	(11,25) 13,47IV ± 1,60 (-17,5) n = 50; CV = 11,89 %	(240-) 451III ± 106,997 (-730) n = 124; CV = 23,72 %
Annonaceae	<i>Annona montana</i>	5	(115-) 144III ± 12,748 (-170) n = 25; CV = 8,85 %	(5-) 6,75II,III ± 0,874 (-7,5) n = 10; CV = 12,95 %	(190-) 279I ± 39,016 (-350) n = 25; CV = 13,98 %
	<i>Annona</i> sp.	6	(120-) 144III ± 18,579 (-180) n = 5; CV = 12,90 %	(6,25-) 7,375II,III ± 0,395 (-7,5) n = 10; CV = 5,36 %	(200-) 314I,II ± 49,032 (-395) n = 25; CV = 15,62 %
Apocynaceae	<i>Stemmadenia grandiflora</i>	109	(30-) 411 ± 5,066 (-50) n = 25; CV = 12,36 %	(5-) 5II ± 0,00 (-5) n = 10; CV = 0 %	(445-) 643II ± 126,109 (-845) n = 25; CV = 19,61 %
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	43	(65-) 8III ± 10,408 (-105) n = 25; CV = 12,85 %	(11,25-) 13,125IV ± 1,47 (-15) n = 10; CV = 11,22 %	(515-) 854III ± 154,39 (-1225) n = 25; CV = 18,08 %
Bignoniaceae	<i>Crescentia amazonica</i>	29	(70-) 93II,III ± 11,837 (-130) n = 125; CV = 12,73 %	(3,75-) 4,27I,II ± 0,672 (-6,25) n = 50; CV = 15,72 %	(155-) 225I ± 30,605 (-305) n = 125; CV = 13,60 %
	<i>Tabebuia rosea</i>	8	(110-) 147III ± 26,446 (-205) n = 25; CV = 17,99 %	(3,75-) 4,125I,II ± 0,604 (-5) n = 10; CV = 14,64 %	(205-) 332I,II ± 44,129 (-395) n = 25; CV = 13,29 %
Bixaceae	<i>Cochlospermum orinocense</i>	1	(150-) 195III,IV ± 26,6 (-235) n = 23; CV = 13,65 %	(10-) 11,625IV ± 1,565 (-15) n = 10; CV = 13,46 %	(300-) 425II ± 60,362 (-535) n = 25; CV = 14,20 %
	<i>C. vitifolium</i>	2	(145-) 225IV ± 49,056 (-320) n = 20; CV = 21,80 %	(10-) 11,625IV ± 1,029 (-12,5) n = 10; CV = 8,85 %	(350-) 449II ± 52,102 (-540) n = 25; CV = 11,60 %
Boraginaceae	<i>Cordia thaisiana</i>	13	(65-) 149III ± 33,866 (-245) n = 125; CV = 22,73 %	(3,75-) 5,052II ± 0,574 (-6,25) n = 48; CV = 11,36 %	(120-) 248I ± 55,253 (-390) n = 125; CV = 22,28 %

Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Vasos/ mm <sup>2</sup>	Diámetro de vasos (mm)	Diámetro de punteaduras (mm)	Long. elementos de los vasos (mm)
Bursaceae	<i>Protium crenatum</i>	24	(85-) 114III ± 17,017 (-145) n = 25; CV = 14,93 %	(7,5-) 8,125III ± 0,659 (-8,75) n = 10; CV = 8,11 %	(21-) 324I,II ± 50,343 (-415) n = 25; CV = 15,54 %
Chrysobalanaceae	<i>Licania aff. apetalá</i>	15	(80-) 102II,III ± 16,013 (-145) n = 25; CV = 15,70 %	(5-) 5II ± 0,0 (-5) n = 6; CV = 0,00 %	(385-) 593II ± 149,109 (-790) n = 25; CV = 25,14 %
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i>	4	(140-) 175III ± 21,237 (-215) n = 25; CV = 12,13 %	(8,75-) 10,25III,IV ± 0,986 (-11,25) n = 10; CV = 9,62 %	(170-) 341I,II ± 102,405 (-540) n = 13; CV = 30,03 %
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	23	(70-) 93II,III ± 10,116 (-110) n = 25; CV = 10,88 %	(8,75-) 9,5III,IV ± 0,645 (-10) n = 10; CV = 6,79 %	(215-) 562II ± 159,537 (-900) n = 25; CV = 28,39 %
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	2	(130-) 162III ± 17,44 (-200) n = 23; CV = 10,76 %	(10-) 11,25IV ± 1,021 (-12,5) n = 4; CV = 9,08 %	(270-) 605II ± 156,306 (-850) n = 24; CV = 25,84 %
Fabaceae (Caesalpinoideae)	<i>Senna alata</i>	5	(115-) 144III ± 16,235 (-185) n = 25; CV = 11,27 %	(8,75-) 10III,IV ± 0,589 (-11,25) n = 10; CV = 5,89 %	(200-) 282I ± 53,348 (-405) n = 25; CV = 18,92 %
Fabaceae (Mimosoideae)	<i>Acacia articulata</i>	9	(110-) 166III ± 32,883 (-245) n = 50; CV = 19,81 %	(6,25-) 7II,III ± 0,628 (-7,5) n = 20; CV = 8,97 %	(155-) 261I ± 65,308 (-470) n = 50; CV = 25,02 %
	<i>Albizia pistaciifolia</i>	9	(70-) 94II,III ± 12,049 (-115) n = 25; CV = 12,82 %	(5-) 5,5II ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,73 %	(170-) 312I,II ± 71,293 (-410) n = 25; CV = 22,85 %
	<i>Inga acuminata</i>	3	(125-) 151III ± 22,046 (-200) n = 18; CV = 14,6 %	(5-) 5,312II ± 0,579 (-6,25) n = 8; CV = 10,90 %	(240-) 387I,II ± 95,929 (-620) n = 25; CV = 24,79 %
	<i>I. laurina</i>	3	(115-) 148III ± 21,451 (-180) n = 25; CV = 14,49 %	(6,25-) 6,25II,III ± 0,0 (-6,25) n = 10; CV = 0,0 %	(200-) 316I,II ± 76,526 (-480) n = 25; CV = 24,22 %
	<i>I. marginata</i>	4	(160-) 218IV ± 31,162 (-270) n = 25; CV = 14,29 %	(5-) 5,75II ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,22 %	(220-) 361I,II ± 85,619 (-560) n = 25; CV = 23,72 %
	<i>I. punctata</i>	8	(110-) 135III ± 14,356 (-165) n = 25; CV = 10,63 %	(5-) 5,5II ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,73 %	(225-) 332I,II ± 78,051 (-510) n = 25; CV = 23,51 %

Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Vasos/ mm <sup>2</sup>	Diámetro de vasos (mm)	Diámetro de punteaduras (mm)	Long. elementos de los vasos (mm)
Fabaceae (Papilionoideae)	<i>Zygia longifolia</i>	12	(70-) 99II,III ± 14,476 (-130) n = 50; CV = 14,62 %	(3,75-) 5,062II ± 0,638 (-6,25) n = 20; CV = 12,6 %	(160-) 277I ± 65,493 (-430) n = 50; CV = 23,64 %
	<i>Fissicalyx fendleri</i>	12	(80-) 113III ± 16,387 (-165) n = 50; CV = 14,509 %	(5-) 6II ± 0,769 (-7,5) n = 20; CV = 12,82 %	(130-) 200I ± 23,364 (-255) n = 50; CV = 11,68 %
	<i>Lonchocarpus hechyosmus</i>	8	(190-) 251IV ± 28,272 (-300) n = 25; CV = 11,26 %	(8,75-) 9,687III,IV ± 0,625 (-10) N = 4; CV = 6,45 %	(140-) 180I ± 22,955 (-220) n = 25; CV = 12,75 %
	<i>Muellera crucisrubrae</i>	4	(80-) 109II,III ± 16,52 (-140) n = 25; CV = 15,16 %	(5-) 6,25II,III ± 0,833 (-7,5) n = 10; CV = 13,33 %	(140-) 193I ± 26,805 (-250) n = 25; CV = 13,89 %
	<i>Platymiscium pinnatum</i>	3	(105-) 159III ± 26,802 (-230) n = 50; CV = 16,86 %	(7,5-) 9,94III,IV ± 1,432 (-12,5) n = 20; CV = 14,41 %	(170-) 260I ± 45,197 (-350) n = 50; CV = 17,38 %
Lamiaceae	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	5	(130-) 169III ± 19,931 (-205) n = 25; CV = 11,79 %	(7,5-) 8,437III ± 0,884 (-10) n = 8; CV = 10,48 %	(155-) 192I ± 25,196 (-270) N = 25; CV = 13,12 %
	<i>Vitex orinocensis</i>	10	(145-) 170III ± 20,763 (-230) n = 25; CV = 12,21 %	(5-) 5,75II ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,22 %	(230-) 370I,II ± 70,274 (-530) n = 25; CV = 18,99 %
	<i>Gustavia tejeræ</i>	53	(40-) 66II ± 12,303 (-100) n = 100; CV = 18,64 %	(2,5-) 3,156I ± 0,748 (-5) n = 40; CV = 23,7 %	(220-) 475II ± 89,768 (-650) n = 100; CV = 18,9 %
Malvaceae (Bombacoideae)	<i>Ceiba pentandra</i>	4	(250-) 305IV ± 33,587 (-370) N = 25; CV = 11,01 %	(11,25) 13,625IV ± 1,24 (-15) n = 10; CV = 9,12 %	(270-) 345I,II ± 44,965 (-440) n = 25; CV = 13,03 %
	<i>Ochroma pyramidale</i>	4	(125-) 170III ± 25,771 (-270) n = 50; CV = 15,16 %	(7,5-) 9,81III,IV ± 1,167 (-12,5) n = 20; CV = 11,89 %	(250-) 496II ± 122,248 (-720) n = 47; CV = 24,65 %
Malvaceae (Bytteronoideae)	<i>Pachira quinata</i>	2	(165-) 247IV ± 37,259 (-325) N = 65; CV = 15,08 %	(8,75) 12,554IV ± 1,663 (-15) n = 23; CV = 13,25 %	(255-) 358I,II ± 56,600 (-460) n = 75; CV = 15,81 %
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	15	(90-) 127III ± 18,616 (-220) n = 125; CV = 14,66 %	(3,75-) 4,225I,II ± 0,613 (-5) n = 50; CV = 14,51 %	(180-) 270I ± 35,285 (-350) n = 125; CV = 13,07 %

Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Vasos/ mm <sup>2</sup>	Diámetro de vasos (mm)	Diámetro de punteaduras (mm)	Long. elementos de los vasos (mm)
Malvaceae (Grewioideae)	<i>Herrania albiflora</i>	17	(50-) 90II ± 12,345 (-120) n = 125; CV = 13,72 %	(5-) 7,375II,III ± 1,318 (-10) n = 50; CV = 17,87 %	(210-) 391II ± 74,544 (-600) n = 125; CV = 19,06 %
	<i>Goethalsia meiantha</i>	7	(85-) 114III ± 15,951 (-145) n = 50; CV = 13,99 %	(5-) 5,125II ± 0,385 (-6,25) n = 20; CV = 7,51 %	(270-) 439II ± 62,757 (-585) n = 50; CV = 14,29 %
	<i>Luehea cymulosa</i>	8	(110-) 146III ± 20,027 (-190) n = 25; CV = 13,72 %	(6,25-) 6,75II,III ± 0,645 (-7,5) n = 10; CV = 9,56 %	(280-) 382I,II ± 43,759 (-480) n = 25; CV = 11,45 %
	<i>L. semanni</i>	7	(110-) 142III ± 18,603 (-180) n = 25; CV = 13,10 %	(6,25-) 7,125II,III ± 0,604 (-7,5) n = 10; CV = 8,48 %	(290-) 377I,II ± 48,971 (-455) n = 25; CV = 12,99 %
Malvaceae (Sterculioideae)	<i>Sterculia apetala</i>	5	(180-) 267IV ± 40,844 (-405) n = 125; CV =	(6,25-) 8,315III ± 1,38 (-11,25) n = 46; CV = 16,54 %	(230-) 349I,II ± 54,476 (-475) n = 100; CV = 15,61 %
Melastomataceae	<i>Mouriri barinensis</i>	5	(80-) 128III ± 19,935 (-185) n = 50; CV = 15,57 %	(2,5-) 3,75I,II ± 1,082 (-5) n = 9; CV = 28,85 %	(150-) 299I ± 87,499 (-495) n = 50; CV = 29,26 %
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	6	(110-) 165III ± 37,023 (-250) n = 25; CV = 22,44 %	(7,5-) 7,625II,III ± 0,395 (-8,75) n = 10; CV = 5,18 %	(195-) 319I,II ± 74,993 (-460) n = 25; CV = 23,51 %
	<i>Guarea guidonia</i>	5	(135-) 172III ± 22,254 (-215) n = 25; CV = 12,94 %	(2,5-) 3,125I ± 0,659 (-3,75) n = 10; CV = 21,09 %	(350-) 514II ± 118,758 (-745) n = 25; CV = 23,10 %
	<i>Swietenia macrophylla</i>	8	(110-) 139III ± 17,912 (-170) n = 25; CV = 12,89 %	(2,5-) 2,75I ± 0,527 (-3,75) n = 10; CV = 19,16 %	(200-) 303I ± 49,653 (-375) n = 25; CV = 16,39 %
	<i>Trichilia maritana</i>	13	(70-) 94II,III ± 13,360 (-125) n = 25; CV = 14,21 %	(2,5-) 3,625I,II ± 0,395 (-3,75) n = 10; CV = 10,90 %	(270-) 426II ± 91,496 (-625) n = 25; CV = 21,48 %
	<i>T. maynastiana</i>	30	(55-) 68II ± 9,115 (-90) n = 25; CV = 13,40 %	(2,5-) 2,5I ± 0,0 (-2,5) n = 10; CV = 0 %	(200-) 453II ± 91,496 (-675) n = 18; CV = 20,20 %
	<i>T. micrantha</i>	15	(75-) 101II,III ± 13,793 (-120) n = 25; CV = 13,66 %	(2,5-) 3,875I,II ± 0,710 (-5) n = 10; CV = 18,32 %	(285-) 432II ± 77,473 (-580) n = 25; CV = 17,93 %

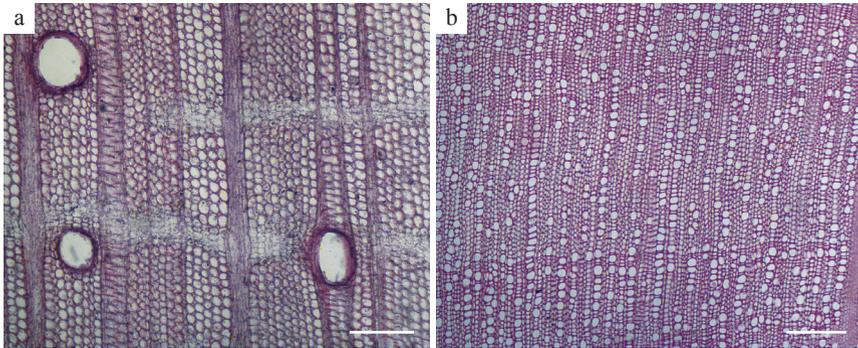
Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Vasos/ mm <sup>2</sup>	Diámetro de vasos (mm)	Diámetro de punteaduras (mm)	Long. elementos de los vasos (mm)
Moraceae	<i>Trichilia singularis</i>	16	(65-) 80II ± 8,718 (-110) n = 50; CV = 10,90 %	(3,75-) 3,75II,II ± 0,0 (-3,75) n = 20; CV = 0 %	(225-) 427II ± 91,743 (-620) n = 50; CV = 21,48 %
	<i>T. trifolia</i>	39	(50-) 65II ± 8,197 (-90) n = 50; CV = 12,61 %	(2,5) 3,625I,II ± 0,801 (-5) n = 20; CV = 22,10 %	(230-) 422II ± 86,386 (-650) n = 50; CV = 20,47 %
	<i>Brosimum alicastrum</i>	14	(90-) 111III,III ± 17,412 (-150) n = 25; CV = 15,69 %	(5-) 5,5II ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,73 %	(165-) 336I,II ± 64,767 (-455) n = 50; CV = 19,28 %
	<i>Clarisia biflora</i>	8	(95-) 121III ± 13,777 (-150) n = 50; CV = 11,39 %	(7,5-) 8,875III ± 0,801 (-10) n = 20; CV = 9,02 %	(205-) 350I,II ± 63,715 (-500) n = 37; CV = 18,20 %
	<i>Ficus donnell-smithii</i>	5	(100-) 129III ± 18,76 (-170) n = 25; CV = 14,55 %	(7,5-) 8,5III ± 0,791 (-10) n = 10; CV = 9,31 %	(245-) 317I,II ± 47,150 (-400) n = 25; CV = 14,87 %
Phyllanthaceae	<i>Trophis racemosa</i>	4	(180-) 236IV ± 33,572 (-305) n = 25; CV = 14,22 %	(8,75-) 10,5III,IV ± 0,874 (-11,25) n = 10; CV = 8,32 %	(170-) 307I,II ± 69,282 (-410) n = 25; CV = 22,57 %
	<i>Margaritaria nobilis</i>	41	(55-) 79II ± 14,207 (-105) n = 50; CV = 17,98 %	(3,75-) 6,187II ± 1,595 (-8,75) n = 20; CV = 25,78 %	(225-) 543II ± 168,369 (-965) n = 50; CV = 31,01 %
	<i>Phyllanthus elisiae</i>	48	(75-) 85II ± 6,69 (-95) n = 25; CV = 7,87 %	(3,75-) 4,625I,II ± 0,604 (-5) n = 10; CV = 13,06 %	(410-) 593II ± 154,18 (-935) n = 25; CV = 26 %
	<i>Coccoloba caracasana</i>	10	(90-) 100II,III ± 8,836 (-125) n = 25; CV = 8,84 %	(6,52-) 6,5II,III ± 0,527 (-7,50) n = 10; CV = 8,11 %	(220-) 394II ± 92,773 (-630) n = 25; CV = 23,55 %
	<i>C. padiformis</i>	16	(75-) 106II,III ± 13,949 (-135) n = 50; CV = 13,16 %	(3,75-) 4,875II ± 0,559 (-6,25) n = 20; CV = 11,47 %	(190-) 362I,II ± 81,799 (-560) n = 50; CV = 22,60 %
Polygonaceae	<i>Ruprechtia raniflora</i>	10	(110-) 139III ± 18,046 (-175) n = 25; CV = 12,98 %	(6,25-) 7II,III ± 0,874 (-8,75) n = 10; CV = 12,49 %	(160-) 288I ± 63,707 (-440) n = 25; CV = 22,12 %
	<i>Triplaris weigtiana</i>	11	(65-) 79II ± 8,860 (-110) n = 25; CV = 11,21 %	(6,25-) 7,375II,III ± 0,71 (-8,75) n = 10; CV = 9,63 %	(160-) 317I,II ± 80,074 (-530) n = 25; CV = 25,26 %

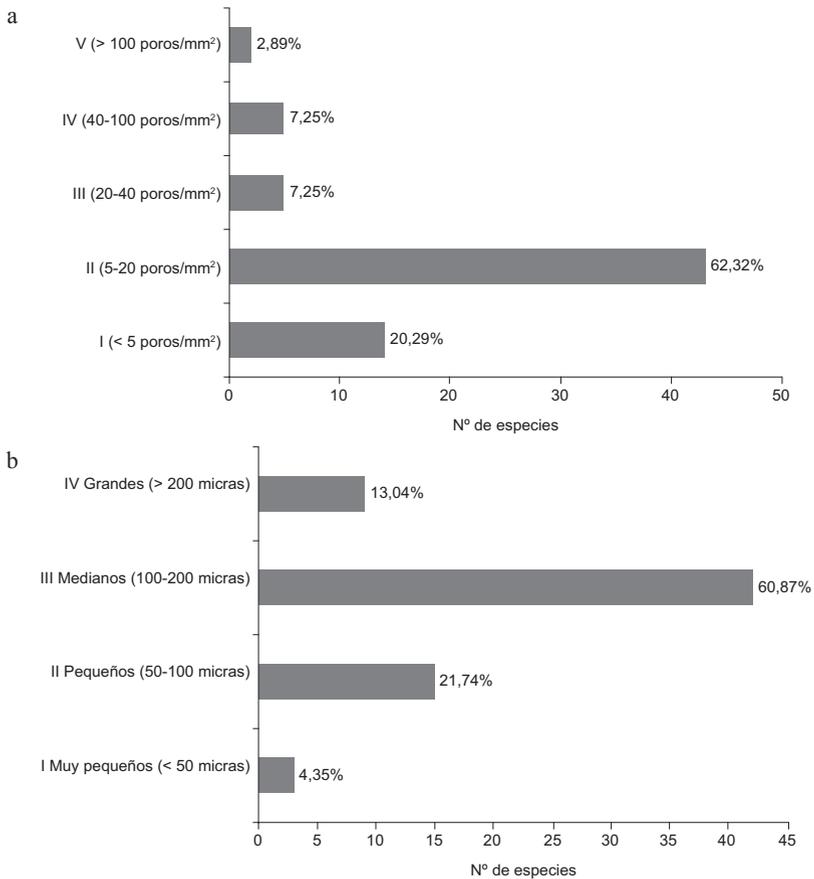
Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Vasos/ mm <sup>2</sup>	Diámetro de vasos (mm)	Diámetro de punteaduras (mm)	Long. elementos de los vasos (mm)
Primulaceae	<i>Clavija ornata</i>	78	(30-) 411 ± 6,007 (-55) N = 25; CV = 14,65 %	(5-) 511 ± 0,0 (-5) n = 8; CV = 0,00 %	(220-) 3021 ± 50,437 (-405) n = 25; CV = 16,70 %
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	11	(75-) 1011,III ± 15,047 (-130) n = 25; CV = 14,90 %	(5-) 511 ± 0,0 (-5) n = 10; CV = 0 %	(205-) 3691,II ± 68,920 (-475) n = 25; CV = 18,68 %
	<i>Z. setulosum</i>	10	(75-) 1051,III ± 12,5 (-125) n = 25; CV = 11,9 %	(3,75-) 41,II ± 0,527 (-5) n = 10; CV = 13,17 %	(180-) 3371,II ± 78,301 (-470) n = 25; CV = 23,23 %
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum argenteum</i>	20	(70-) 931,III ± 13,207 (-130) n = 25; CV = 14,20 %	(8,75-) 9,5,III,IV ± 1,05 (-11,25) n = 10; CV = 11,09 %	(390-) 6111,II ± 148,665 (-945) n = 25; CV = 24,33 %
	<i>Pouteria procera</i>	20	(90-) 1191,III ± 18,892 (-160) n = 25; CV = 15,88 %	(5-) 5,125,II ± 0,395 (-6,25) n = 10; CV = 7,71 %	(300-) 529,II ± 116,219 (-720) n = 25; CV = 21,97 %
	<i>P. reticulata</i>	15	(85-) 1301,III ± 16,708 (-165) n = 25; CV = 12,85 %	(5-) 611 ± 0,791 (-7,5) n = 10; CV = 13,18 %	(300-) 475,II ± 94,096 (-650) n = 25; CV = 19,81 %
Urticaceae	<i>Cecropia peltata</i>	4	(210-) 2591,IV ± 29,914 (-330) n = 25; CV = 11,55 %	(11,25-) 13,125,IV ± 1,06 (-15) n = 10; CV = 8,09 %	(230-) 3911,II ± 146,413 (-875) n = 25; CV = 37,44 %
Verbenaceae	<i>Citharexylum poeppigii</i>	16	(90-) 1241,III ± 21,065 (-175) n = 25; CV = 16,99 %	(5-) 6,25,II,III ± 0,833 (-7,5) n = 10; CV = 13,33 %	(145-) 2651 ± 70,103 (-400) n = 25; CV = 26,45 %
Violaceae	<i>Hybanthus prunifolius</i>	191	(30-) 361 ± 4,153 (-45) n = 25; CV = 11,54 %	(3,75-) 4,375,II ± 0,659 (-5) n = 10; CV = 15,06 %	(390-) 638,II ± 153,91 (-1010) n = 25; CV = 24,12 %

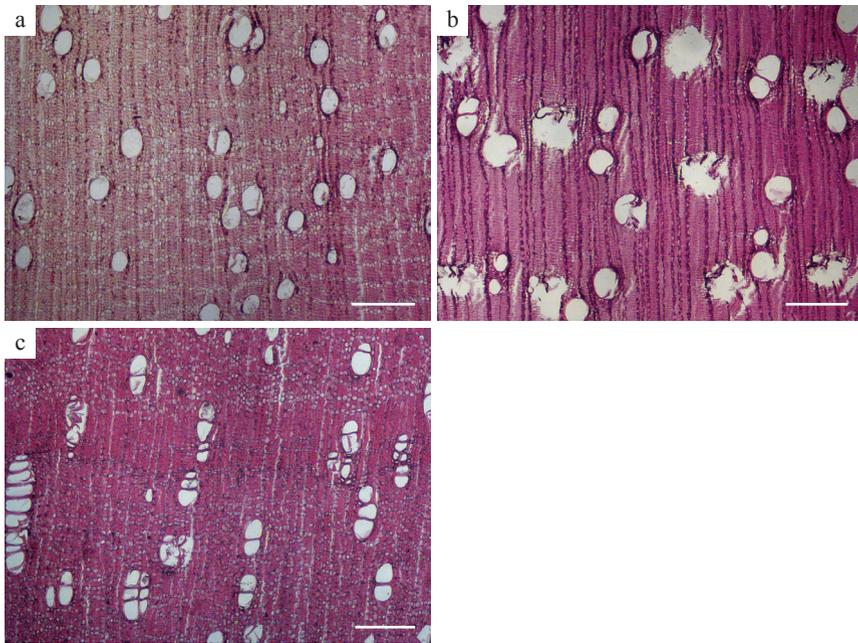
I, II, III, IV representan grupos de categorías dimensionales (IAWA Committee 1989) para diámetro de vasos, diámetro de punteaduras y longitud de elementos de los vasos según la prueba de Fisher ( $\alpha = 0,05$ )



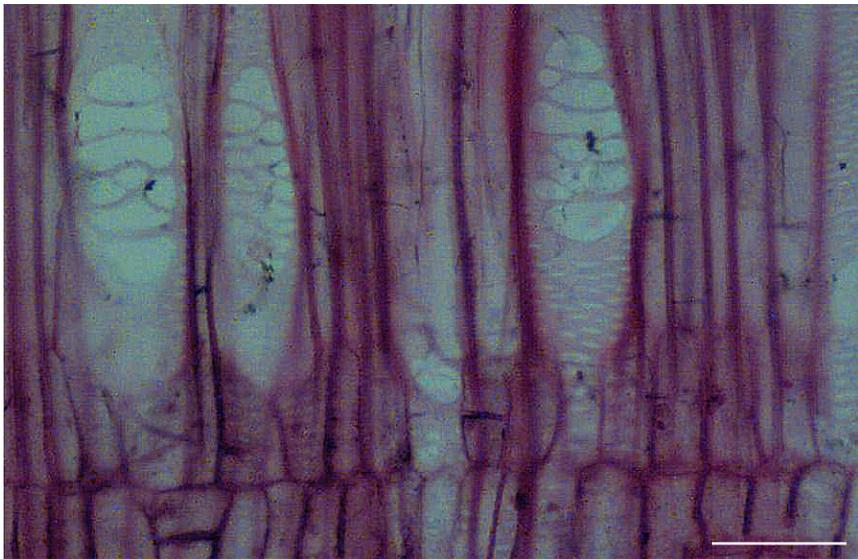
**Fig. 3.** Frecuencia de vasos. **a.** *Cochlospermum orinocense*. **b.** *Hybanthus prunifolius* (Escala = 300  $\mu\text{m}$ ).



**Fig. 4.** Distribución de especies. **a.** Por categoría de frecuencia. **b.** Por categoría de diámetro de vasos.



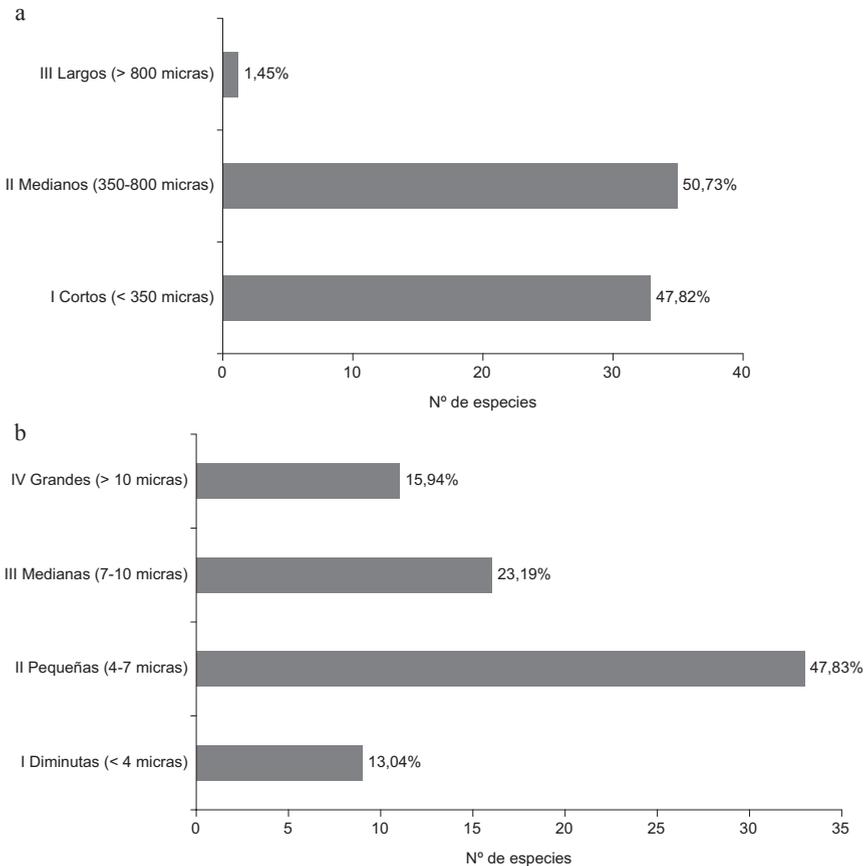
**Fig. 5.** Agrupación de vasos. **a.** Exclusivamente solitarios en *Licania* aff. *apetala*. **b.** Predominantemente solitarios en *Mouriri barinensis*. **c.** Predominantemente múltiples radiales en *Chrysophyllum argenteum* (Escala = 300  $\mu$ m).



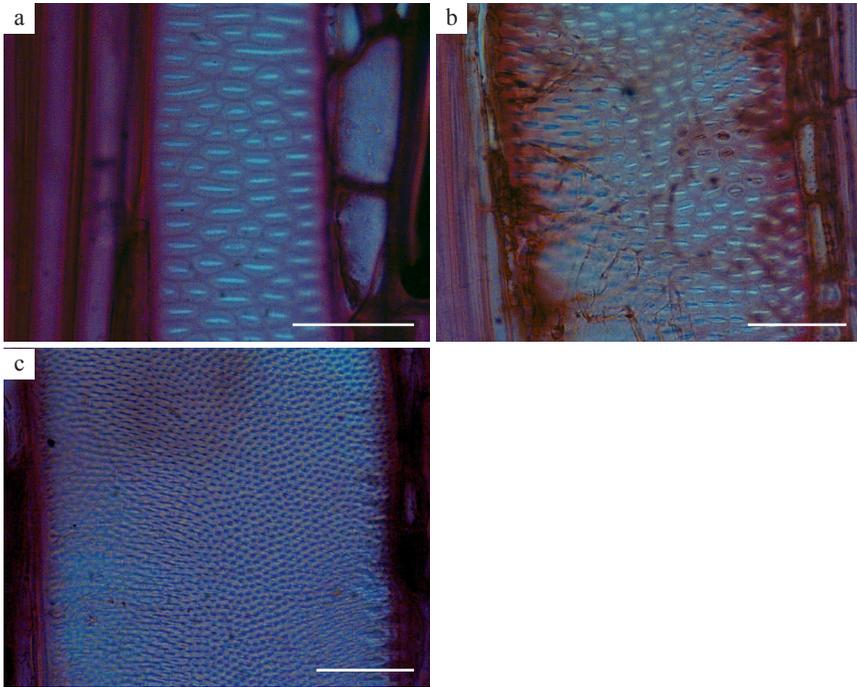
**Fig. 6.** *Dendropanax arboreus*. Placas de perforación escalariiformes y reticuladas (Escala = 100  $\mu$ m).

ron en la subfamilia Papilionoideae de la familia Fabaceae, especialmente en las maderas que presentaron radios estratificados. La distribución porcentual de las especies en el área de estudio, de acuerdo a lo establecido por IAWA Committee (1989) (Fig. 7a), se presenta de manera muy similar entre las categorías de menor longitud de elementos de vasos (48%) y la categoría intermedia (51%). Sólo una especie (*Dendropanax arboreus*) se ubicó en la categoría de mayor longitud de elementos de vasos, tanto con base al valor promedio observado como el resultado de la prueba de Fisher (Tabla 2).

Punteaduras intervasculares: con respecto al tipo de punteaduras, se encontraron resultados similares a los observados en las placas de perforación en el sentido que sólo *Dendropanax arboreus*, única especie con placas de perforación múltiples, presentó punteaduras opuestas mientras que en el resto de las especies fueron de tipo alternas (Fig. 8). En cuanto al diámetro (Tabla 2), los valores



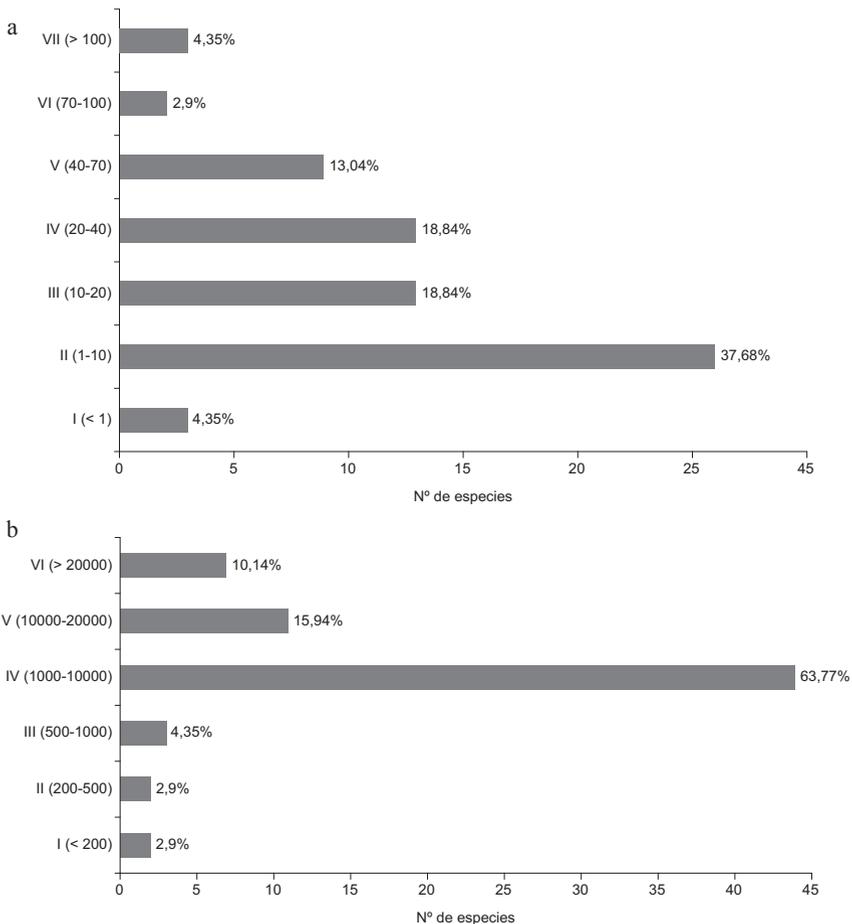
**Fig. 7.** Distribución de especies. **a.** Por categoría de longitud de elementos de los vasos. **b.** Por categoría de diámetro de punteaduras intervasculares.



**Fig. 8.** Punteaduras intervasculares. **a.** *Dendropanax arboreus*, opuestas. **b.** *Ficus donnell-smithii*, alternas medianas. **c.** *Guarea guidonia*, alternas diminutas. (Escala = 50  $\mu\text{m}$ ).

promedio oscilaron entre 2,5  $\mu\text{m}$  (*Trichilia maynasiana*) y un máximo de 13,47  $\mu\text{m}$  (*Spondias mombin*). De acuerdo a las categorías de tamaño establecidas por IAWA Committee (1989), la mayor proporción de las especies estudiadas se ubican en la categoría II, seguido de la categoría III (Fig. 7b). En conjunto, el 71% del material estudiado corresponde a especies con punteaduras pequeñas (categoría II, 4-7  $\mu\text{m}$ ) a medianas (categoría III, 7-10  $\mu\text{m}$ ); el 16% posee punteaduras grandes (categoría IV, > 10  $\mu\text{m}$ ) y 13% poseen punteaduras diminutas (categoría I, < 4  $\mu\text{m}$ ). De acuerdo a la prueba de Fisher ( $\alpha = 0,05$ ), sólo cuatro especies se ubican exclusivamente en la categoría de punteaduras diminutas y cinco muestran un comportamiento transicional entre punteaduras diminutas y pequeñas. Con respecto a las punteaduras grandes (categoría IV), de las once especies ubicadas en dicha categoría, la prueba de Fisher ( $\alpha = 0,05$ ) indica que tres de ellas se pueden considerar como transicionales entre la categoría III y IV (*Astronium graveolens*, *Terminalia oblonga*, *Trophis racemosa*). Taxonómicamente las punteaduras diminutas se concentran principalmente en la familia Meliaceae. Las punteaduras grandes tienen mayor representatividad y se observan en las familias Anacardiaceae, Araliaceae, Bixaceae, Cecropiaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae-Bombacoideae y Moraceae.

Índices de vulnerabilidad y mesomorfía: de acuerdo al índice de vulnerabilidad (Tabla 3, Fig. 9a), sólo tres especies (*Stemmadenia grandiflora*, *Clavija ornata*, *Hybanthus prunifolius*) presentan un comportamiento xeromórfico y estas se caracterizan por ser de porte arbustivo. El comportamiento mesomórfico se observó en el 95,65% de las especies estudiadas y esto indica que tienden orientar su sistema de conducción hacia la eficiencia. Es necesario mencionar que 26 especies presentaron índices de vulnerabilidad menores de 10 y seis de ellas (8,69% del total estudiado) estuvieron por debajo de 3, valor que Scholz *et al.* (2013) consideran indicativo de xeromorfía. Con respecto al índice de mesomorfía (Tabla 3, Fig. 9b), sólo dos especies (*Clavija ornata*, *Hybanthus prunifolius*) mostraron valores correspondientes a comportamiento xeromórfico ( $IM < 200$ ).



**Fig. 9.** Distribución porcentual de especies. **a.** Por índices de vulnerabilidad. **b.** Por índice de mesomorfía.

**Tabla 3.** Índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM), área efectiva de conducción (Ae) absoluta y relativa y conductividad hidráulica relativa (Chr) en las especies estudiadas.

Familia	Especie	IV	IM	Ae (mm <sup>2</sup> )	Ae (%)	Chr (mm <sup>4</sup> ×10 <sup>6</sup> )
Acanthaceae	<i>Trichanthera gigantea</i>	23,29	12201,71	0,1461	14,61	308,84
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	16,00	6640,00	0,0689	6,89	68,84
	<i>Spondias mombin</i>	29,14	13143,00	0,2288	22,88	757,70
Annonaceae	<i>Annona montana</i>	28,80	8035,20	0,0814	8,14	134,37
	<i>Annona</i> sp.	24,00	7536,00	0,0977	9,77	161,24
Apocynaceae	<i>Stemmadenia grandiflora</i>	0,38	241,86	0,1439	14,39	19,25
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	1,88	1608,70	0,2216	22,16	115,69
Bignoniaceae	<i>Crescentia amazonica</i>	3,21	721,55	0,1970	19,70	135,58
	<i>Tabebuia rosea</i>	18,375	6100,50	0,1358	13,58	233,47
Bixaceae	<i>Cochlospermum orinocense</i>	195,00	82875,00	0,0299	2,99	90,37
	<i>C. vitifolium</i>	112,50	50512,50	0,0795	7,95	320,36
Boraginaceae	<i>Cordia thaisiana</i>	11,46	2842,46	0,2267	22,67	400,47
Bursaceae	<i>Protium crenatum</i>	4,75	1539,00	0,2450	24,50	253,34
Chrysobalanaceae	<i>Licania aff. apetala</i>	6,80	4032,40	0,1226	12,26	101,48
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i>	43,75	14918,75	0,0962	9,62	234,47
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	4,04	2272,43	0,1562	15,62	107,53
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	81,00	49005,00	0,0412	4,12	86,09
Fabaceae (Caesalpinioideae)	<i>Senna alata</i>	28,80	8121,60	0,0814	8,14	134,37
Fabaceae (Mimosoideae)	<i>Acacia articulata</i>	18,44	4814,00	0,1948	19,48	427,12
	<i>Albizia pistacifolia</i>	10,44	3258,67	0,0625	6,25	43,92
	<i>Inga acuminata</i>	50,33	19479,00	0,0537	5,37	97,48
	<i>I. laurina</i>	49,33	15589,33	0,0516	5,16	89,96
	<i>I. marginata</i>	54,50	19674,50	0,1493	14,93	564,36

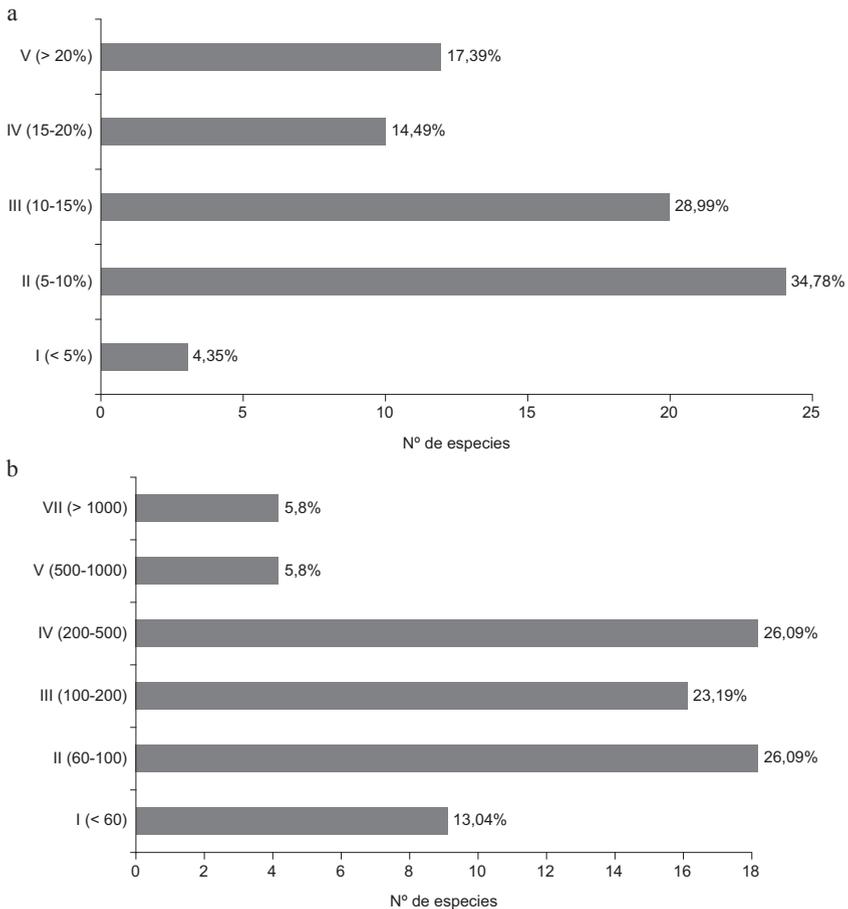
Tabla 3. Continuación.

Familia	Especie	IV	IM	Ae (mm <sup>2</sup> )	Ae (%)	Chr (mm <sup>4</sup> ×10 <sup>6</sup> )
Fabaceae (Papilionoideae)	<i>Inga punctata</i>	16,875	5602,50	0,0573	5,73	166,08
	<i>Zygia longifolia</i>	8,25	2285,25	0,0924	9,24	72,04
	<i>Fissicalyx fendleri</i>	9,42	1883,33	0,1203	12,03	122,29
	<i>Lonchocarpus hedyosmus</i>	31,375	5647,50	0,3958	39,58	1984,45
	<i>Muelleria cruciubierae</i>	27,25	5259,25	0,0373	3,73	35,29
Lamiaceae	<i>Platymiscium pinnatum</i>	53,00	13780,00	0,0596	5,96	119,84
	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	33,80	6489,60	0,1122	11,22	254,92
	<i>Vitex orinocensis</i>	17,00	6290,00	0,2270	22,70	522,01
Lecythidaceae	<i>Gustavia tejeræ</i>	1,24	591,51	0,1813	18,13	62,85
Malvaceae (Bombacoideae)	<i>Ceiba pentandra</i>	76,25	26306,25	0,2922	29,22	2163,41
	<i>Ochroma pyramidale</i>	42,50	21080,00	0,0908	9,08	208,80
Malvaceae (Byttferonoideae)	<i>Pachira quinata</i>	123,50	44213,00	0,0958	9,58	465,26
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	8,47	2286,00	0,1900	19,00	243,89
Malvaceae (Grewioideae)	<i>Herrania albiflora</i>	5,29	2070,00	0,1081	10,81	69,71
	<i>Goethalsia meiantha</i>	16,29	7149,43	0,0714	7,14	73,89
	<i>Luehea cymulosa</i>	18,25	6971,50	0,1339	13,39	227,19
Malvaceae (Sterculioideae)	<i>L. semanni</i>	20,29	7647,71	0,1109	11,09	177,88
	<i>Sterculia apetala</i>	53,00	18636,60	0,2799	27,99	1588,16
Melastomataceae	<i>Mouriri barinensis</i>	25,60	7654,40	0,0643	6,43	83,89
	<i>Cedrela odorata</i>	27,50	8772,50	0,1283	12,83	277,95
Meliaceae	<i>Guarea guidonia</i>	34,40	17681,60	0,1162	11,62	273,50
	<i>Swietenia macrophylla</i>	17,375	5264,62	0,1214	12,14	186,65
	<i>Trichilia martiana</i>	7,23	3080,31	0,0902	9,02	63,44
	<i>T. maynastiana</i>	2,27	1026,80	0,1089	10,89	40,09

Tabla 3. Continuación.

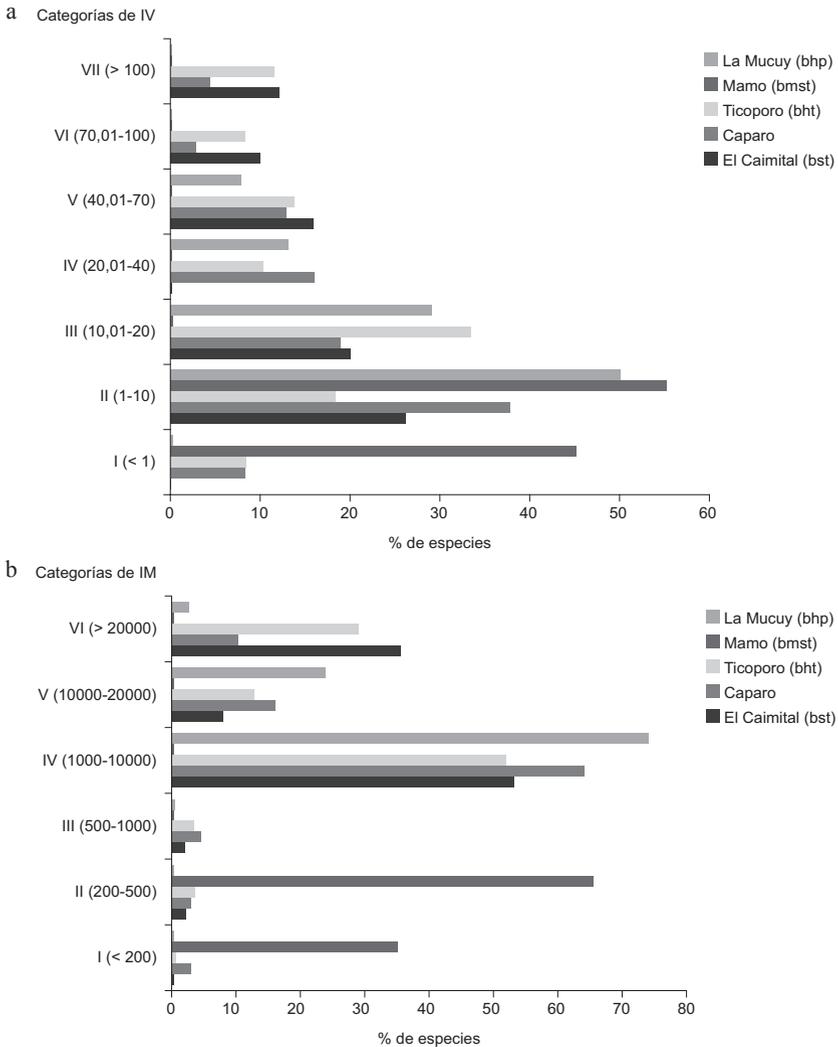
Familia	Especie	IV	IM	Ae (mm <sup>2</sup> )	Ae (%)	Chr (mm <sup>4</sup> ×10 <sup>6</sup> )
	<i>Trichilia micrantha</i>	6,73	2908,80	0,1202	12,02	97,56
	<i>T. singularis</i>	5,00	2135,00	0,0804	8,04	40,96
	<i>T. trifolia</i>	1,67	703,33	0,1294	12,94	43,51
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	7,93	2664,00	0,1355	13,55	132,83
	<i>Clarisia biflora</i>	15,125	5293,75	0,092	9,20	107,18
	<i>Ficus donnell-smithii</i>	25,80	8178,60	0,0653	6,53	86,54
	<i>Trophis racemosa</i>	59,00	18113,00	0,175	17,50	775,51
Phyllanthaceae	<i>Margaritaria nobilis</i>	1,93	312,15	0,201	20,10	99,81
	<i>Phyllanthus elstae</i>	1,77	1050,10	0,2724	27,24	156,60
Polygonaceae	<i>Coccoloba caracasana</i>	10,00	3940,00	0,0785	7,85	62,50
	<i>C. padiformis</i>	6,625	2398,25	0,1412	14,12	126,25
	<i>Ruprechtia ramiflora</i>	13,90	4003,20	0,1517	15,17	233,31
	<i>Triplaris weigeltiana</i>	7,18	2276,64	0,0539	5,39	26,78
Primulaceae	<i>Clavija ornata</i>	0,52	158,74	0,103	10,30	13,78
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	9,18	3388,09	0,0881	8,81	71,54
	<i>Z. setulosum</i>	10,50	3538,50	0,0866	8,66	75,97
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum argenteum</i>	4,65	2841,15	0,1359	13,59	93,51
	<i>Pouteria procera</i>	5,95	3147,55	0,2224	22,24	250,67
	<i>P. reticulata</i>	8,67	4116,67	0,1991	19,91	267,76
Urticaceae	<i>Cecropia peltata</i>	64,75	16770,25	0,2107	21,07	1124,97
Verbenaceae	<i>Citharexylum poeppigii</i>	7,75	2053,75	0,1932	19,32	236,42
Violaceae	<i>Hybanthus prunifolius</i>	0,188	120,25	0,1944	19,44	20,05

Área efectiva de conducción y conductividad hidráulica relativa: el área efectiva de conducción (Tabla 3; Fig. 10a) varió entre un mínimo de 2,99% (*Cochlospermum orinocense*) hasta un máximo de 39,58% (*Lonchocarpus hedyosmus*). Es importante notar que el menor valor de área efectiva de conducción correspondió a la especie que mostró mayores valores en los índices de Carlquist. En general, el 71,01% de las especies mostraron áreas efectivas de conducción que oscilaron entre 5 y 15%; el 4,35% estuvo en el rango de valores inferiores al 5% y 24,64% presentaron áreas efectivas de conducción superiores al 15%. La conductividad hidráulica relativa (Tabla 3; Fig. 10b) varió entre un mínimo de  $13,78 \mu\text{m}^4 \times 10^6$  (*Clavija ornata*) hasta un máximo de  $2163,41 \mu\text{m}^4 \times 10^6$  (*Ceiba pentandra*). Los menores valores de conductividad hidráulica relativa tendieron a concentrarse hacia las especies con menores valores en los índices de Carlquist.



**Fig. 10.** Distribución porcentual de especies **a.** Por Área efectiva de conducción (%). **b.** Por Conductividad hidráulica relativa (Chr ( $\mu\text{m}^4 \times 10^6$ )).

En la Figura 11 se contrasta el porcentaje de especies por categorías de índice de vulnerabilidad (IV) y de mesomorfía (IM) obtenidos en este estudio con los realizados en diferentes tipos de bosque. Se observa que, de acuerdo al IV al IM, las especies analizadas tienen un comportamiento similar al obtenido para otras zonas de vida, es decir, la mayor proporción de especies se ubica en la categoría II en todos los bosques analizados, y el IM en la categoría IV.



**Fig. 11.** Comparación porcentual de especies entre zonas de vida de bosque húmedo tropical (bht), seco tropical (bst), muy seco tropical (bmst) y bosque húmedo pre-montano (bhp). **a.** Por categoría de índice de vulnerabilidad. **b.** Por categoría de mesomorfía.

## DISCUSIÓN

Utilizando las mismas categorías indicadas por León (2005), se encontró que el 42% de las especies tienen índices de vulnerabilidad inferiores a 10 y el 4% del total estudiado presentaron valores inferiores a la unidad. Esto contrasta con lo encontrado para el bosque seco tropical de El Caimital (Barinas, Venezuela), con precipitación promedio anual de 1400-1500 mm y temperatura media anual de 26 °C, donde ninguna especie mostró índices inferiores a la unidad y 26% con índices comprendidos entre 1 y 10 (León 2005). Con relación al índice de mesomorfía, cerca del 3% de las especies estudiadas muestra valores inferiores a 200, mientras que en el bosque seco tropical no se registraron valores por debajo del indicado. Para la misma zona de vida, la frecuencia de vasos mostró un comportamiento similar en el sentido que más del 80% de las especies se ubicaron en las categorías con menos de 20 vasos por mm<sup>2</sup>; sin embargo, en el bosque seco tropical la proporción de especies con menos de 5 vasos por mm<sup>2</sup> es mayor a la observada en el presente estudio. Con respecto al diámetro de los vasos, aunque en ambas zonas de vida la mayor cantidad de individuos se caracteriza por poseer vasos con diámetros de 100-200 µm, los valores inferiores a 100 µm se presentan en cerca del 25% en el presente estudio, en comparación con un 12% para el bosque seco tropical.

En el bosque muy seco tropical (precipitación promedio de 558 mm/año, temperatura media anual de 26,3 °C), Lindorf (1994) encontró índices de vulnerabilidad que oscilaron entre 0,11 y 3,69, diámetro de vasos por lo general inferiores a 100 µm y frecuencia cuyo valor mínimo fue de 27 vasos/mm<sup>2</sup>; estos valores muestran índices de vulnerabilidad y diámetros de vasos inferiores a los encontrados en el presente estudio y una mayor frecuencia de vasos. Por el contrario, para la selva nublada andina (precipitación de 2025 mm/año y temperatura media anual de 14,6 °C), Pérez (1989) reporta índices de vulnerabilidad que oscilan entre 1,1 y 63,5, diámetro de vasos entre 62 y 205 µm y frecuencia de 3-64 vasos/mm<sup>2</sup>. Parra (2010), en la misma zona de vida de selva nublada pero trabajando sólo con especies de la familia Lauraceae, encontró índices de vulnerabilidad de 5-30, vasos con diámetro promedio de 103-154 µm y frecuencia de 5-21 vasos/mm<sup>2</sup>. Por otra parte, León (2014) realizó un estudio en el bosque húmedo tropical de Ticoporo, estado Barinas (precipitación de 1700-2100 mm/año y temperatura media anual de 26,7 °C) y al igual que lo encontrado en el presente estudio, cerca del 5% de las especies analizadas presentaron IV inferior a la unidad; pero la mayor concentración de especies (33,33%) se ubicó en valores de IV que oscilaron entre 10 y 20.

Con respecto a la frecuencia de vasos, cerca del 90% de las especies se ubicaron en las categorías I-II de IAWA Committee (1989), mientras que lo observado para Caparo arroja valores cercanos al 83% en estas dos categorías. El diámetro de los vasos mostró comportamiento similar en cuanto a la proporción de vasos con diámetro menor a 50 µm y una notable diferencia en cuanto a lo correspondiente a la categoría II de IAWA Committee (1989) donde la proporción de especies ubicadas en la misma es de 21,74% para la zona de Caparo, en contraste

con el 4,6% en Ticoporo. Comparando con otras investigaciones realizadas en la misma zona de estudio y con especies incluidas en el presente trabajo, los valores encontrados para *Guazuma ulmifolia*, *Herrania albiflora* y *Sterculia apetala* caen dentro del rango reportado por Gámez (2013) para esas especies. Igualmente, *Spondias mombin* mostró valores que coinciden con lo reportado por Araque & León (2006) para zonas de banco y bajío de Caparo.

Los valores del índice de mesomorfía muestran una amplia variación, desde un mínimo de 120 (*Hybanthus prunifolius*) hasta un máximo de 50512 (*Cochlospermum vitifolium*) y tal como lo indica León (2005), uno de los factores que incide en la variabilidad y le resta confiabilidad al índice de mesomorfía es que uno de los parámetros utilizados para su cálculo (longitud de elementos de los vasos) está influido por el grado de especialización; mientras mayor sea la especialización, existe una tendencia a acortamiento en esa dimensión. Por esta razón, es más confiable el índice de vulnerabilidad y algunos investigadores como Medina *et al.* (2013), en su estudio con *Nothofagus alpina*, y Quintanar-Isaías *et al.* (2009), en su trabajo sobre el comportamiento hidráulico de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud, no tomaron en consideración el índice de mesomorfía y se basaron en lo arrojado por el índice de vulnerabilidad y otros índices hidráulicos para analizar el comportamiento de las especies mencionadas. El índice de mesomorfía podría ser preferible para condiciones donde se determine el comportamiento de individuos de una misma especie que crezcan bajo condiciones diferentes. Lens *et al.* (2011), consideraron más informativo el índice de mesomorfía en comparación con el de vulnerabilidad, pero trabajaron sólo con especies pertenecientes al mismo género (*Acer* L.); sin embargo, hacen énfasis en que la longitud del vaso puede proporcionar información valiosa en cuanto al comportamiento de los individuos en determinadas condiciones y el IM tiene el inconveniente adicional de basarse en la longitud del elemento del vaso y no toma en consideración la longitud total del mismo. En general, una de las críticas de Carlquist es que no toman en consideración dos parámetros cruciales en el comportamiento hidráulico: la longitud total de los vasos y la estructura de las punteaduras. Van der Oever *et al.* (1981) señalan que además del diámetro y frecuencia de vasos, la longitud de los vasos y la proporción de tejido de conducción pueden ejercer una notable influencia sobre la eficiencia del movimiento de líquidos en el xilema.

En general, se puede concluir que en el área de estudio y para las especies estudiadas, las características más comunes del sistema de conducción xilemático son: porosidad difusa, vasos solitarios y múltiples radiales cortos, poco a moderadamente numerosos, pequeños a medianos, placas de perforación simple, elementos de los vasos medianos a largos, punteaduras intervasculares alternas, pequeñas a medianas. Si se toma en consideración que las características ventajosas para garantizar la seguridad en la conducción de agua corresponden a una alta frecuencia de vasos por unidad de superficie, mayor agrupamiento y menores diámetros (Medina *et al.* 2013; Montaña-Arias *et al.* 2013) y, por el contrario, la

presencia de vasos de diámetro mayor y en menor cantidad tienden a dar eficiencia y poca seguridad (Lindorf 1997), se puede afirmar, en función de los índices de Carlquist y especialmente el índice de vulnerabilidad, la mayoría de las especies en la zona de estudio orientan el sistema de conducción hacia la eficiencia en la movilización de líquidos, aun cuando no garantiza seguridad.

Es importante mencionar que el comportamiento manifestado a través de los valores de área efectiva de conducción y conductividad hidráulica relativa también muestran tendencia hacia la eficiencia conductiva encontrándose que cerca del 95% de las especies mostraron áreas efectivas de conducción inferiores al 15 y más del 80% poseen valores de conductividad hidráulica superiores a  $60 \mu\text{m}^4 \times 10^6$ . Estos últimos parámetros se han venido incorporando en fechas recientes a algunos estudios ecoanatómicos pero, a diferencia de los índices de Carlquist, no se han establecido valores límites indicativos de que tipo de comportamiento (mesomórfico o xeromórfico) representan y a nivel de ecoanatomía xilemática es la primera vez que se utilizan en el país.

## AGRADECIMIENTO

Más que un agradecimiento, una dedicatoria a uno de los forjadores de la Escuela de Ingeniería Forestal, el Instituto de Silvicultura (hoy INDEFOR) y pionero de la creación y conservación de la Unidad Experimental de la R.F. Caparo, el profesor Luis Enrique Rodríguez Póveda (1936-2013). Igualmente, un agradecimiento sincero al Ingeniero Forestal Dimás Hernández, del Laboratorio de Fotogrametría y Sensores Remotos de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (Universidad de Los Andes) por la elaboración del mapa de ubicación geográfica del área de estudio.

## BIBLIOGRAFÍA

- APG. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- Araque, O. & L. Gámez. 2004. Anatomía foliar y xilemática de *Ochoteranea colombiana* Barkley. *Revista Forest. Venez.* 49: 102-110.
- Araque, A. & W. León H. 2006. Anatomía comparada del leño de *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae) que crece en zonas de banco y bajo en la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Revista Forest. Venez.* 50: 9-17.
- Baas, P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 207-259.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64: 887-896.
- Ewell, J., A. Madriz & J. Tosi. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. 2da edición.

- Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas.
- Franco, M. 2012. Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), cuenca del río Paraná, Argentina. *Revista Mus. Argent. Ci. Nat.* 14: 307-324.
- Gámez, L. 2013. Estudio ecoanatómico de cuatro especies arbóreas de Malvaceae en la Estación Experimental Caparo, estado Barinas (Venezuela). *Pittieria* 37: 41-51.
- Guevara, J. 2001. Recursos fitogenéticos y relaciones florísticas de la flórula arbórea en las comunidades forestales de la Estación Experimental Caparo estado Barinas. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía. Postgrado en Botánica Agrícola. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela.
- IAWA Committee. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull. n.s.* 10: 219-332.
- Lens, F., J. Sperry, M. Chritsman, B. Choat, D. Rabaey & S. Jansen. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytol.* 190: 709-723.
- León H., W. 2001. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Revista Forest. Venez.* 45: 191-203.
- León H., W. 2002. Anatomía xilemática del tronco de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente del estado Mérida-Venezuela. *Pittieria* 31: 41-49.
- León H., W. 2005. Anatomía ecológica de un bosque seco tropical. *Acta Bot. Venez.* 28: 257-274.
- León H., W. 2013. Ecoanatomía de la madera de un bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Revista Forest. Venez.* 57(2): 115-129.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA J.* 15: 361-376.
- Lindorf, H. 1997. Wood and leaf anatomy in *Sessea corymbiflora* from an ecological perspective. *IAWA J.* 18: 157-168.
- MARNR. 1983. *Sistemas Ambientales Venezolanos. Proyecto VEN/79/001. Región de Los Llanos. Estados Guárico y Apure.* Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), Caracas.
- Medina, A., M. Razquin & I. Andía. 2013. Estrategia conductiva del leño de *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae). Cuenca Lacar, Neuquén, Argentina. *Bosque* 34: 81-88.
- Moglia, J., D. González & V. Sánchez. 2012. Anatomía del leño y dendrología del quebracho lagunero *Aspidosperma triternatum* (Apocynaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 47: 15-22.
- Montaño-Arias, S., S. Camargo-Ricalde & C. Pérez-Olvera. 2013. Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Bot. Sci.* 91: 1-10.

- Parra, J. 2010. Determinación de índices de vulnerabilidad y mesomorfía en especies de laurales de la selva San Eusebio (Mérida, Venezuela). *Pittieria* 34: 13-22.
- Parra, J. & L. Gámez. 2012. Determinación de especies arbóreas a través de caracteres vegetativos en la Estación Experimental Caparo, estado Barinas, Venezuela. *Revista Forest. Venez.* 56: 135-145.
- Pérez M., A. 1989. Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del Bosque La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. *Revista Forest. Venez.* 33: 43-51.
- Polanco, C. & D. Grande. 2009. Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque altoandino colombiano. *Colombia Forestal* 12: 183-203.
- Quintanar-Isaías, A., G. Ángeles & J. Zabala-Hurtado. 2009. Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Madera y Bosques* 15: 71-91.
- Reyes-Santamaría, I., T. Terrazas, A. Barrientos & C. Trejo. 2002. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Sci. Hort.* 92: 97-105.
- Rodríguez P., L., T. Zambrano, L. Vincent, M. Jérez & M. Plonczak. 2000. *Investigación silvicultural con fines de manejo del bosque alto tropical en la Unidad Experimental de la R.F. Caparo, Venezuela*. Centro de Estudios Forestales y Ambientales de Postgrado, Universidad de Los Andes. Mérida.
- Scholz, A., M. Klepsch, Z. Karimi & S. Jansen. 2013. How to quantify conduits in wood? *Frontiers Pl. Sci.* 4(56): 1-11.
- Silva, A. 1991. Anatomía de la madera de ocho especies propias del bosque de galería (vertiente sur) del Parque Nacional El Ávila. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 147: 85-136.
- Van der Oever, L., P. Baas & M. Zandee. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bull. n.s.* 2: 3-24.
- Veillon, J.P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forest. Venez.* 29: 5-120.
- Yaman, B. 2008. Variation in quantitative vessel element features of *Juglans regia* wood in the western black sea region of Turkey. *Agrociencia* 42: 357-365.
- Zhang, S., P. Baas & M. Zandee. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habitat and phenology. *IAWA Bull. n.s.* 13: 307-349.

