

# ECOANATOMÍA XILEMÁTICA DE 24 ESPECIES DE MALVACEAE EN VENEZUELA

Williams J. León H.<sup>1</sup>, Arianny B. Téllez A.<sup>1</sup>, Dimas A. Hernández A.<sup>2</sup> y Lysaida Rojas P.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Anatomía de Maderas, Departamento de Botánica y Ciencias Básicas, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. <sup>2</sup>Laboratorio de Fotogrametría y Sensores Remotos, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

wleon@ula.ve

## COMPENDIO

Se presenta el estudio de ecoanatomía xilemática de 24 especies de Malvaceae que crecen en seis zonas de vida en Venezuela: bosque húmedo tropical, transición de bosque seco a húmedo tropical, seco tropical, muy seco tropical, muy húmedo montano (selva nublada andina) y muy húmedo premontano. Para cada especie y zona de vida se determinó la frecuencia, diámetro y longitud de elementos de los vasos, y se calcularon los índices de vulnerabilidad y mesomorfía propuestos por Carlquist como indicativo de su comportamiento (mesomórfico, xeromórfico). Para cada una de las zonas de vida, los valores de índice de vulnerabilidad y mesomorfía corresponden a un comportamiento claramente mesomórfico lo que indica que las especies estudiadas tienden a desarrollar un sistema de conducción orientado hacia la eficiencia en el movimiento de líquidos. Sin embargo, dentro de la familia se observa un amplio rango de variación; especies como *Herrania albiflora* y *Theobroma cacao* muestran vasos con diámetro y frecuencia con tendencia hacia la seguridad de conducción mientras que *Ceiba pentandra*, *Ochroma pyramidale*, *Pachira quinata*, *Sterculia apetala* y *S. pruriens* muestran características orientadas completamente hacia la eficiencia en el movimiento de líquidos. Los índices de vulnerabilidad alcanzaron valores superiores a 20 en todas las zonas de vida con excepción de la transición de bosque seco a húmedo tropical y bosque muy húmedo premontano.

## PALABRAS CLAVE

Conductividad xilemática, ecoanatomía xilemática, eficiencia de conducción, seguridad de conducción.

## WOOD ECOANATOMY IN 24 SPECIES OF MALVACEAE FROM VENEZUELA

### ABSTRACT

An ecoanatomy wood study in 24 species of Malvaceae growing in six life zones from Venezuela is presented: tropical wet forest, transition between tropical dry forest and tropical wet forest, tropical dry forest, very dry tropical forest, very wet montane forest (cloudy forest) and very wet premontane forest. For each species and life zone were determined frequency, diameter and element length vessels and vulnerability and mesomorphy indexes proposed by Carlquist were calculated with aim of knowing its type (mesomorphic, xeromorphic). For each life zone, vulnerability and mesomorphy indexes show a conductive system oriented to efficiency in liquids movement. However, in the family a high variability is observed and species such as *Herrania albiflora* and *Theobroma cacao* show vessels with diameter and frequency with tendency to safety in liquids movement while *Ceiba pentandra*, *Ochroma pyramidale*, *Pachira quinata*, *Sterculia apetala* and *S. pruriens* show features in vessels oriented totally to efficiency. The vulnerability indices reached values higher than 20 in all life zones with exception of the transition from dry to tropical wet forest and very wet premontane forest.

### KEY WORDS

Xylem conductivity, xylem ecoanatomy, efficiency in conductivity, security in conductivity.

### INTRODUCCIÓN

La familia Malvaceae Juss., de acuerdo con el sistema APG (2003, 2009, 2016), pertenece al orden Malvales e incluye 243 géneros y 4225 especies de árboles, arbustos y representantes de porte herbáceo; su principal área de distribución corresponde a la región tropical (Stevens 2017). Desde el punto de vista taxonómico ha recibido fuertes cambios en años recientes y al concepto de Malvaceae establecido por Cronquist (1981), el sistema APG (2003, 2009, 2016) incorporó las familias Bombacaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae. Según Dorr (2004), Malvaceae se encontraba representada en Venezuela por 30 géneros y 120 especies de acuerdo al sistema de Cronquist (1981), los cuales aumentaron

a 62 géneros y 272 especies con los cambios introducidos por el sistema APG (2003, 2009, 2016). La familia tiene una amplia distribución en Venezuela y especies como *Guazuma ulmifolia* se presenta en 19 de los 23 estados del país (Cristóbal 2004). Según Veillon (1994), utilizando el sistema de clasificación de Holdridge, ha sido reportada en bosque húmedo tropical, bosque seco tropical, bosque muy seco tropical, selva nublada, bosque húmedo premontano, bosque húmedo montano bajo, bosque seco premontano y bosque higrófilo. Algunas especies, como *Ceiba pentandra*, *Pseudobombax septenatum*, *Quararibea steyermarkii* y *Guazuma ulmifolia*, se encuentran en áreas correspondientes a cuatro zonas de vida; mientras que otras, como *Uladendron codesuri*, tienen una distribución más restringida y se limitan a una zona de vida.

Las condiciones del medio donde crecen las plantas ejercen una influencia importante sobre el proceso de crecimiento y desarrollo de las mismas. En el caso particular de la región tropical, uno de los factores de mayor influencia es la precipitación ya que en conjunción con otros factores (características de suelo, topografía del sitio, densidad de cubierta vegetal, entre otros), determina la cantidad de humedad disponible para el crecimiento. En las plantas leñosas, el sistema de conducción presenta características que tratan de adaptarse a la cantidad de humedad disponible de manera de aprovechar al máximo lo que el medio ofrece. Los estudios ecoanatómicos tienen como objetivo conocer cómo influyen las condiciones del medio sobre la estructura anatómica del xilema secundario en especies del grupo de las angiospermas (León 2016). En el caso de Malvaceae, tomando en consideración su amplia distribución, es importante conocer cómo varían las características de los elementos xilemáticos de conducción entre las diferentes zonas de vida. Esto es relevante si se considera lo indicado por Carlquist (2001), quien señala que en la relación ecología-anatomía xilemática se hace gran énfasis en los caracteres cuantitativos de los vasos, especialmente en lo relacionado con longitud de elementos de los mismos, número de barras de platinas escalariformes, diámetro, frecuencia e índice de agrupamiento de vasos. Los índices de vulnerabilidad y mesomorfía propuestos por Carlquist (1977) han sido la base de interpretación de ecoanatomía xilemática en una gran cantidad de estudios realizados en las últimas décadas. En Venezuela estos índices han sido valiosos para investigaciones realizadas en zonas de vida correspondientes a bosque muy húmedo premontano (Pérez 1989), bosque muy seco tropical (Lindorf 1994), manglar o asociación hídrica halógena (León 2001), bosque seco premontano (León 2002), bosque seco tropical (León 2005), bosque húmedo montano (Parra 2010), bosque húmedo tropical (León 2013), transición de

bosque seco a húmedo tropical (Gámez 2013; León 2014) y en los páramos andinos venezolanos (León y Gámez 2018). La mayoría de estos estudios se han fundamentado en conocer el comportamiento de especies pertenecientes a diferentes familias en cada zona de vida. Es muy poca la información sobre el comportamiento de miembros de una misma familia en diferentes zonas de vida y, en Venezuela, el único reporte corresponde a representantes de Rubiaceae en cuatro zonas de vida: bosque húmedo tropical, seco tropical, pluvial premontano y muy húmedo premontano (León *et al.* 2017). En el caso de las malváceas, este aspecto adquiere relevancia ante las modificaciones hechas por el sistema APG con respecto a la concepción que se tenía en sistemas de clasificación anteriores y, por esa razón, el objetivo del presente trabajo es conocer el comportamiento de 24 especies arbóreas de Malvaceae que crecen en diferentes zonas de vida en Venezuela basándose en los índices de vulnerabilidad y mesomorfía de Carlquist (1977).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio está representado por muestras de madera de 24 especies de Malvaceae pertenecientes a la colección permanente de la xiloteca MERw y respaldadas con muestras botánicas de la colección del Herbario MER “Carlos Liscano” de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes (Tabla I). Las muestras fueron recolectadas en diferentes zonas de vida y se tomaron en individuos adultos, a una altura de 1,3-1,5 m. Para la clasificación de los diferentes tipos de zonas de vida se tomó el sistema de clasificación de Holdridge (Ewel *et al.* 1976). Este sistema se fundamenta en una fórmula bioclimática basada en la relación entre los parámetros temperatura y precipitación media anual con la evapotranspiración potencial. Las localidades de recolección de muestras se ubican geográficamente en los estados Anzoátegui, Barinas, Bolívar, Delta Amacuro, Falcón, Mérida y Yaracuy. Tomando la información de los datos de colecta, se hizo la vectorización y georeferenciación, utilizando el software SIG Qgis 2.18, para la ubicación geográfica (Fig. 1) y ecológica de las muestras estudiadas, quedando representadas las siguientes zonas de vida (Tabla II): bosque húmedo tropical, bosque seco tropical, bosque muy seco tropical, bosque muy húmedo montano o selva nublada andina (sna), bosque muy húmedo premontano y una zona de transición entre bosque seco y húmedo tropical. Con respecto a la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo (estado Barinas), Veillon (1985) la clasifica como bosque seco tropical. Sin

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

La preparación del material de estudio se realizó siguiendo los procedimientos estándar de microtecnia xilemática utilizados en el Laboratorio de Anatomía de Maderas de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela): extracción de cubos de madera de aproximadamente 1,5 cm<sup>3</sup> para someterlos a proceso de ablandamiento en agua hirviendo en tiempos que variaron entre cinco min (*Ochroma pyramidale*) y 160 h (*Uladendron codesuri*). Los cortes transversales se realizaron con un micrótopo de deslizamiento que permitió obtener secciones de 25-35 µm de espesor. Estas fueron inmersas en una solución de safranina (2-6 h), sometidas a un proceso de deshidratación en baños sucesivos de alcohol a diferentes concentraciones (50%, 10 min; 70%, 10 min; 75%, 15 min; 95%, 2 h), una mezcla alcohol-xilol en proporción 1:1 (20 min) y xilol (2-4 h). Finalmente se procedió al montaje utilizando bálsamo de Canadá como medio de adhesión. En las respectivas láminas se hicieron las mediciones correspondientes a frecuencia y diámetro de vasos. Para la determinación de longitud de elementos de los vasos se preparó tejido disociado mediante la inmersión de astillas de madera en una mezcla de ácido acético y peróxido de hidrógeno (1:1), las cuales fueron llevadas a estufa (50°C, 12 h) para luego proceder a la maceración mediante fricción mecánica, tinción con safranina (1 h) y montaje con bálsamo de Canadá. Se determinaron las características cuantitativas de los vasos, utilizadas para el cálculo de los índices ecoanatómicos: diámetro, frecuencia y longitud de elementos de los vasos. Las mediciones se realizaron siguiendo los criterios indicados por IAWA *Committee* (1989) en cuanto a procedimiento, número de mediciones y ubicación en categorías de tamaño. Se aplicó un análisis de varianza y la respectiva prueba de medias (Tukey,  $\alpha = 0,05$ ), utilizando el paquete estadístico SPSS 23.0, para conocer si existen diferencias estadísticamente significativas de las dimensiones de los vasos entre especies de una misma zona de vida, entre una misma especie que se presente en diferentes zonas de vida y entre las diferentes zonas de vida estudiadas.

Se calcularon los índices ecoanatómicos propuestos por Carlquist (1977):

$$IV = Dv/Fv$$

$$IM = Lev \times IV$$

donde:

IV = índice de vulnerabilidad

Dv = diámetro de vasos (poros)

Fv = frecuencia de vasos (poros)

IM = índice de mesomorfía

Lev = longitud de elementos de los vasos

De acuerdo con los valores de estos índices se determinó el tipo de comportamiento de cada individuo según los criterios de Carlquist (1977):

Mesomórfico:  $IV > 1$ ;  $IM > 200$

Xeromórfico:  $IV < 1$ ;  $IM < 75$

Por último, se realizaron comparaciones con lo reportado para diferentes zonas de vida en Venezuela y se hicieron agrupaciones en las categorías dimensionales de los elementos de conducción (frecuencia, diámetro y longitud de elementos de los vasos) establecidas por IAWA *Committee* (1989) y las categorías de índices de vulnerabilidad establecidas por León (2005).

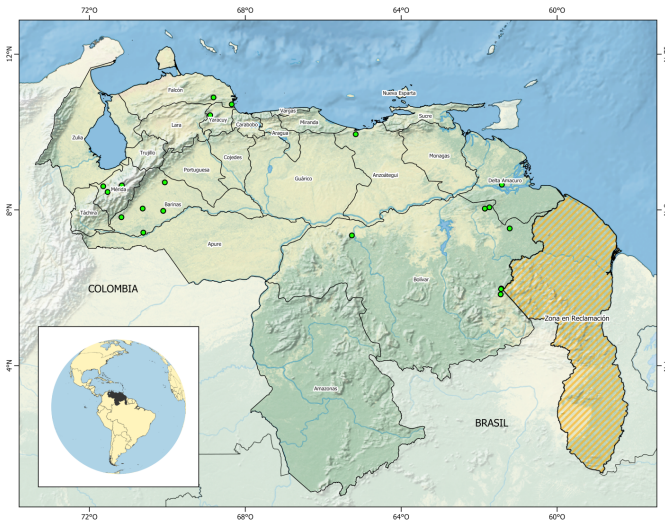


Fig. 1. Ubicación geográfica de los sitios de recolección para 24 especies de Malvaceae.

Tabla 1. Material de estudio (especie, muestra de xiloteca, muestra en herbario MER, procedencia) distribuido por zonas de vida en Venezuela.

Bosque húmedo tropical				
Especie	N° Xiloteca	Colector y número ( <i>exsiccatum</i> en MER)	Procedencia	
<i>Apeiba albiflora</i> Ducke	X2583	L. Marcano Berti 402 (9059)	Río Grande, Bolívar	
<i>Apeiba schomburgkii</i> Szyszyl.	X1822	F. Bretelet 3667 (20094)	Río Grande, Bolívar	
<i>Apeiba tiburbou</i> Aubl.	X5569	L. Valverde y L. Rondón 1294 (47789)	Santa Bárbara, Barinas	
	X5570	L. Valverde y L. Rondón 1295 (47790)	Santa Bárbara, Barinas	
	X5571	L. Valverde y L. Rondón 1296 (47792)	Santa Bárbara, Barinas	
	X5572	L. Valverde y L. Rondón 1300 (47791)	Santa Bárbara, Barinas	
<i>Catostemma commune</i> Sandwith	X5594	C. Hernández, N. Angarita y W. León V3-1Bo	Imataca, Bolívar	
	X5595	C. Hernández, N. Angarita y W. León V3-2Bo	Imataca, Bolívar	
	X5596	C. Hernández, N. Angarita y W. León V3-3Bo	Imataca, Bolívar	
	X5597	(50367)	Imataca, Bolívar	
	X5598	C. Hernández, N. Angarita y W. León V3-3Bo	Imataca, Bolívar	
		C. Hernández, N. Angarita y W. León V3-3Bo	Imataca, Bolívar	
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	X3640	P.E. 2	Ticoporo, Barinas	
<i>Erytheca globosa</i> Schott & Endl.	X7079	Smb*	Imataca, Bolívar	
	X7084	Smb*	Imataca, Bolívar	
	X7085	Smb*	Imataca, Bolívar	
<i>Goethalsia meiantha</i> (Donn. Sm.) Burret	X5559	L. Valverde y L. Rondón 1280 (47784)	Santa Bárbara, Barinas	
	X5560	L. Valverde y L. Rondón 1281 (47941)	Santa Bárbara, Barinas	
	X5561	L. Valverde y L. Rondón 1286 (47802)	Santa Bárbara, Barinas	
	X5562	L. Valverde y L. Rondón 1287 (47797)	Santa Bárbara, Barinas	

Tabla I. Continuación

<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	X4997	L. Valverde, A. Pérez y P. Ruiz 103 (40377)	Estanques, Mérida
<i>Luehea cymulosa</i> Spruce ex Benth.	X3666	P.E. 32	Ticoporo, Barinas
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	X3704	P.E. 70	Ticoporo, Barinas
<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W. S. Alverson	X4518	H. Gutiérrez 2 (25538)	Ticoporo, Barinas
	X4520	H. Gutiérrez 65 (25515)	Ticoporo, Barinas
	X4521	H. Gutiérrez 74 (25524)	Ticoporo, Barinas
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	X5649	C. Hernández, N. Angarita y W. León V18-1Ba	Ticoporo, Barinas
	X5650	C. Hernández, N. Angarita y W. León V18-2Ba	Ticoporo, Barinas
	X5651	C. Hernández, N. Angarita y W. León V18-3Ba	Ticoporo, Barinas
	X5652	C. Hernández, N. Angarita y W. León V18-4Ba	Ticoporo, Barinas
	X5653	C. Hernández, N. Angarita y W. León V18-5Ba	Ticoporo, Barinas
<i>Sterculia pruriens</i> (Aubl.) K. Schum.	X2573	L. Marcano Berti 165 (9601)	Río Grande, Bolívar
	X7081	Smb*	Imataca, Bolívar
	X7083	Smb*	Imataca, Bolívar
<i>Theobroma cacao</i> L.	X6785	Smb*	El Vigía, Mérida
	X6786	Smb*	El Vigía, Mérida
	X6787	Smb*	El Vigía, Mérida
	X6788	Smb*	El Vigía, Mérida
<i>Uladendron codesuri</i> Marc.-Berti	X3634	L. Marcano Berti 2565	Este de Túriba, Bolívar
	X3739	L. Williams 11629	



Tabla I. Continuación

Transición bosque seco tropical a bosque húmedo tropical				
Especie	N° Xiloteca	Colector y número ( <i>exsiccatum</i> en MER)	Procedencia	
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	X6749	Smb*	Caparo, Barinas	
<i>Goethalsia meiantha</i> (Donn. Sm.) Burret	X6681	J. Parra 35 (54546)	Caparo, Barinas	
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	X6282	L. Gámez y A. Araque 223 (53166)	Caparo, Barinas	
	X6283	L. Gámez y A. Araque 224 (53167)	Caparo, Barinas	
	X6284	L. Gámez y A. Araque 225 (53168)	Caparo, Barinas	
	X6285	L. Gámez y A. Araque 228 (53169)	Caparo, Barinas	
<i>Herrania albiflora</i> Goudot	X6104	L. Gámez y A. Araque 231 (53747)	Caparo, Barinas	
	X6106	L. Gámez y A. Araque 232 (53749)	Caparo, Barinas	
	X6713	J. Parra 36 (54585)	Caparo, Barinas	
<i>Luehea cymulosa</i> Spruce ex Benth.	X6051	A. Uzcátegui 150 (44051)	Caparo, Barinas	
<i>Luehea seenmanii</i> Triana & Planch.	X6691	J. Parra 37 (54547)	Caparo, Barinas	
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	X6696	J. Parra 38B (54549)	Caparo, Barinas	
	X6701	J. Parra 38A (54548)	Caparo, Barinas	
<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W. S. Alverson	X6689	J. Parra 39 (54550)	Caparo, Barinas	
	X6053	---	Caparo, Barinas	
	X6054	---	Caparo, Barinas	

Tabla I. Continuación

<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	X6309	L. Gámez, C. Hernández, O. Araque y A. Araque 242 (53410)	Caparo, Barinas
	X6311	L. Gámez, C. Hernández, O. Araque y A. Araque 243 (53185)	Caparo, Barinas
	X6312	L. Gámez, C. Hernández, O. Araque y A. Araque 244 (53411)	Caparo, Barinas
<i>Theobroma cacao</i> L.	X6287	L. Gámez C. Hernández, O. Araque y A. Araque 236 (53175)	Caparo, Barinas
	X6288	L. Gámez, C. Hernández, O. Araque y A. Araque 237 (53171)	Caparo, Barinas
	X6291	L. Gámez, C. Hernández, O. Araque y A. Araque 238 (53172)	Caparo, Barinas
Bosque seco tropical			
Especie	Nº Xiloteca	Colector y número ( <i>exsiccatum</i> en MER)	Procedencia
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	X2610	J. Bautista 197	Bosque Caimital, Barinas
<i>Gyneranthera caribensis</i> Pittier	X1050	L. Ruiz Terán 416 (9476)	Cerro Riecito, Falcón
	X1085	L. Ruiz Terán 491 (9479)	Cerro Riecito, Falcón
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	X2640	Bautista 235	Bosque Caimital, Barinas
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	X2598	Bautista 184	Bosque Caimital, Barinas
<i>Pachira insignis</i> (Sw.) Savign.	X3616	A. Chávez 6	Municipio Bollívar, Yaraucy
<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand	X6193	L. Ruiz Terán 1743 (9505)	Bosque Caimital, Barinas

Tabla 1. Continuación

<i>Quararibea guianensis</i> Aubl.	X3614	A. Chávez 4	Municipio Bolívar, Yaracuy
	X3621	A. Chávez 9 (9510)	Municipio Silva, Yaracuy
Bosque muy húmedo montano (Selva nublada andina)			
Especie	N° Xiloteca	Colector y número ( <i>exsiccatum</i> en MER)	Procedencia
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	X6109	L. Rondón, J. Paredes y R. Uzcátegui 7 (52985)	Monte Zerpa, Mérida
Bosque muy húmedo premontano			
Especie	N° Xiloteca	Colector y número ( <i>exsiccatum</i> en MER)	Procedencia
<i>Apeiba membranacea</i> Spruce ex Benth.	X5224	L. Marciano Berti 36-981 (33241)	El Dorado-Santa Elena de Uairén
<i>Pachira minor</i> (Sims) A. Hemsl.	X5239	L. Marciano Berti 76-981 (33293)	Km 139 El Dorado-Santa Elena de Uairén, Bolívar
Bosque muy seco tropical			
Especie	N° Xiloteca	Colector y número ( <i>exsiccatum</i> en MER)	Procedencia
<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W. S. Alverson	X1177	L. Ruiz Terán 361	Clarines, Anzoátegui

\*Smb = sin muestra botánica.

Tabla II. Características de las zonas de vida estudiadas.

Zona de vida	Precipitación, temperatura y tasa de evapotranspiración promedio anual (Ewel <i>et al.</i> 1976)	Sitio de recolección de muestras: estado y localidad
Bht	Precipitación: 1800-3800 mm/año. Temperatura: > 24 °C/año Tasa de evapotranspiración potencial: 0,45-0,90	Barinas (R. F. Ticoporo, Santa Bárbara de Barinas); Bolívar-Delta Amacuro (R. F. Imataca, Río Grande, El Palmar); Mérida (El Vigía, Estanques); Bolívar (cercanías de Maripa)
Bst	Precipitación: 1000-1800 mm/año Temperatura: 22-29°C Tasa de evapotranspiración potencial: 0,9-2	Barinas (Bosque El Caimital); Falcón (Cerro Riecito); Yaracuy (Municipios Bolívar y Silva)
Bmst	Precipitación: 500-1000 mm/año Temperatura: 23-29°C/año Tasa de evapotranspiración potencial: 0,25-0,5	Anzoátegui (Clarines)
Bmhm (Sna)	Precipitación: 500-1000 mm/año. Temperatura: 5-6 y 12-13°C/año. Tasa de evapotranspiración potencial: 0,5-1	Mérida (Monte Zerpa)
Bmhp	Precipitación: 2000-4000 mm/año Temperatura: 18-24°C/año Tasa de evapotranspiración potencial: 0,25-0,5	Bolívar (El Dorado-Santa Elena de Uairén)
Transición Bst-Bht*	Precipitación: 1750 mm/año Temperatura: 26,4°C/año	Barinas (Unidad Experimental de la R. F. Caparo)

Bht = bosque húmedo tropical; Bst = bosque seco tropical; Bmst = bosque muy seco tropical; Bmhm = bosque muy húmedo montano; Sna = selva nublada andina; Bmhp = bosque muy húmedo premontano. \*Guevara (2001), Gámez (2013).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las especies estudiadas se distribuyeron en seis zonas de vida, encontrándose que la mayor cantidad de especies se presentaron en el bosque húmedo tropical (15 especies), transición entre bosque húmedo y seco tropical (diez

especies) y bosque seco tropical (siete especies). Nueve especies (37,5% del total estudiado) se encontraron en más de una zona de vida: *Ceiba pentandra*, *Goethalsia meiantha*, *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus americanus*, *Luehea cymulosa*, *Ochroma pyramidale*, *Pachira quinata*, *Sterculia apetala* y *Theobroma cacao*. Independientemente de la zona de vida, todas las especies se caracterizaron por presentar índices de vulnerabilidad y mesomorfía que las clasifican con comportamiento mesomórfico (Tabla III).

Por lo general, la frecuencia de poros mostró valores bajos (Tabla III), con promedios que los ubican en las categorías inferiores establecidas por IAWA *Committee* (1989). Las mayores variaciones se presentaron en el bosque húmedo tropical, donde osciló entre un mínimo aproximado de 1 poro/mm<sup>2</sup> (*Ceiba pentandra*) hasta un máximo de 43 poros/mm<sup>2</sup> (*Guazuma ulmifolia*); aunque el mínimo observado correspondió a *Ochroma pyramidale* en el bosque seco tropical (Tabla III). A nivel de zonas de vida, la mayor variación se observó en el bosque húmedo tropical donde se encontraron representadas tres categorías de frecuencia de poros y la mayor proporción de especies de esa zona (73,33%) se ubicó la categoría I. Las especies presentes en bosque seco tropical y la transición de seco a húmedo tropical se ubicaron en dos categorías de frecuencia de poros; mientras que las zonas de vida de bosque muy húmedo montano, bosque muy húmedo premontano y bosque muy seco tropical solo tuvieron representantes en una categoría. Es necesario indicar que estas tres últimas zonas de vida presentaron un número reducido de especies. Para el diámetro de poros, en las diferentes zonas de vida, existe un predominio de poros medianos (100-200  $\mu\text{m}$ ) a grandes (>200  $\mu\text{m}$ ); solo *Herrania albiflora* (transición de bosque seco a húmedo tropical) y *Theobroma cacao* (bosque húmedo tropical) presentaron poros con diámetro promedio inferior a 100  $\mu\text{m}$ . En general, el diámetro de poros osciló entre 89  $\mu\text{m}$  (*Herrania albiflora*) y 261  $\mu\text{m}$  (*Pachira quinata*) y ambos valores correspondieron a individuos ubicados en una misma zona de vida (bosque húmedo tropical) (Tabla III). En todas las zonas de vida, la mayor parte de las especies se concentraron en la categoría II de IAWA *Committee* (1989), con porcentajes que oscilaron entre 57,14 y 100%. La longitud de elementos de los vasos se ubicó, principalmente, en la categoría de medianos según IAWA *Committee* (1989); el promedio mínimo observado fue de 309  $\mu\text{m}$  (*Uladendron codesuri*) y un máximo de 491  $\mu\text{m}$  (*Apeiba albiflora*). En las diferentes zonas de vida, el mayor porcentaje de especies se ubicó en la categoría II de IAWA *Committee* (1989) con la excepción del bosque húmedo tropical donde el 80% de las especies correspondieron a la categoría I.

Tabla III. Frecuencia de vasos, diámetro de vasos, longitud de elementos de los vasos (LEV), índice de vulnerabilidad (IV) e índice de mesomorfía (IM) para las especies estudiadas en diferentes zonas de vida.

Especie	Bosque húmedo tropical				
	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IV	IM
<i>Apeiba albiflora</i>	(1,92) 3 <sup>a</sup> ± 0,742 (3,85) n = 5; CV = 24,73 %	(120) 157,2 <sup>c</sup> ± 21,7 (200) n = 25; CV = 13,8 %	(360) 490,6 <sup>f</sup> ± 47,29 (610) n = 25; CV = 9,64 %	52,4	25707,4
<i>Apeiba schomburgkii</i>	(2,31) 4,384 <sup>ab</sup> ± 1,232 (5,38) n = 5; CV = 28,1 %	(110) 158,8 <sup>c</sup> ± 30,04 (220) n = 25; CV = 18,92 %	(305) 429,4 <sup>d,e</sup> ± 65,4 (560) n = 25; CV = 15,23 %	36,22	15552,9
<i>Apeiba tibourbou</i>	(2,69) 4,52 <sup>ab,c</sup> ± 1,899 (11,15) n = 20; CV = 42 %	(100) 154,8 <sup>c</sup> ± 26,89 (215) n = 100; CV = 17,37 %	(200) 357,1 <sup>a,b,c</sup> ± 71,31 (505) n = 100; CV = 19,97 %	34,24	12227,1
<i>Catostemma commune</i>	(1,15) 4,354 <sup>ab</sup> ± 1,433 (6,92) n = 25; CV = 32,91 %	(125) 198,28 <sup>d,e</sup> ± 35,25 (295) n = 125; CV = 17,78 %	(345) 431,46 <sup>d,e</sup> ± 54,55 (610) n = 96; CV = 12,64 %	45,54	19648,7
<i>Ceiba pentandra</i>	(0,38) 1,228 <sup>a</sup> ± 0,877 (2,69) n = 5; CV = 71,42 %	(160) 207,86 <sup>e,f</sup> ± 22,89 (240) n = 21; CV = 11,01 %	(280) 353,2 <sup>a,b,c</sup> ± 44,18 (455) n = 25; CV = 12,51 %	169,27	59786,2
<i>Erytheca globosa</i>	(0,77) 3,077 <sup>ab</sup> ± 1,592 (6,92) n = 15; CV = 51,74 %	(120) 215,33 <sup>f,g,h</sup> ± 62,68 (380) n = 75; CV = 29,11 %	(130) 445,5 <sup>e,f</sup> ± 166,24 (750) n = 70; CV = 37,31 %	69,98	31176,1
<i>Goethalsia meiantha</i>	(2,31) 4,578 <sup>ab,c</sup> ± 2,109 (9,23) n = 20; CV = 46,07 %	(110) 129,05 <sup>b</sup> ± 12,2 (165) n = 100; CV = 9,45 %	(245) 385,3 <sup>b,c,d</sup> ± 51,52 (580) n = 100; CV = 13,38 %	28,19	10861,6

Tabla III. Continuación.

<i>Guazuma ulmifolia</i>	(26,92) 42,69 <sup>e</sup> ± 13,64 (62,69) n = 5; CV = 31,95 %	(90) 106 <sup>ab</sup> ± 12,91 (140) n = 25; CV = 12,18 %	(220) 309,8 <sup>a</sup> ± 33,37 (360) n = 25; CV = 10,77 %	2,48	768,3
<i>Luehea cymulosa</i>	(6,92) 9,386 <sup>c,d</sup> ± 3,014 (14,62) n = 5; CV = 32,11 %	(90) 124,8 <sup>b</sup> ± 14,96 (155) n = 25; CV = 11,99 %	(320) 395,2 <sup>c,d,e</sup> ± 34,5 (480) n = 25; CV = 8,73 %	13,3	5256,16
<i>Ochroma pyramidale</i>	(1,15) 1,92 <sup>a</sup> ± 0,77 (2,69) n = 5; CV = 40,1 %	(150) 179 <sup>c,d</sup> ± 19,74 (220) n = 25; CV = 11,03 %	(200) 489,8 <sup>f</sup> ± 119,23 (680) n = 25; CV = 24,34 %	93,23	45664
<i>Pachira quinata</i>	(0,77) 1,864 <sup>a</sup> ± 0,64 (3,08) n = 20; CV = 34,33 %	(180) 261,25 <sup>h</sup> ± 41,55 (380) n = 100; CV = 15,9 %	(255) 382,75 <sup>b,c,d</sup> ± 47,09 (525) n = 100; CV = 12,3 %	140,16	53646,2
<i>Sterculia apetala</i>	(1,15) 3,308 <sup>ab</sup> ± 1,632 (7,31) n = 25; CV = 49,33 %	(150) 227,68 <sup>ig</sup> ± 39,47 (330) n = 125; CV = 17,33 %	(230) 422,44 <sup>d,e</sup> ± 67,52 (610) n = 121; CV = 15,98 %	68,83	29076,5
<i>Sterculia pruriens</i>	(0,77) 4,385 <sup>ab</sup> ± 2,81 (12,31) n = 15; CV = 64,1 %	(175) 238,13 <sup>gh</sup> ± 40,3 (420) n = 75; CV = 16,92 %	(275) 396,84 <sup>c,d,e</sup> ± 54,68 (565) n = 68; CV = 13,78 %	54,3	21548,4
<i>Theobroma cacao</i>	(5,38) 10,23 <sup>d</sup> ± 4,072 (18,08) n = 20; CV = 39,8 %	(60) 97,2 <sup>a</sup> ± 14,91 (140) n = 100; CV = 15,34 %	(180) 337,85 <sup>ab</sup> ± 68,92 (525) n = 100; CV = 20,4 %	9,5	3209,6
<i>Uladendron codesuri</i>	(3,85) 7,924 <sup>b,c,d</sup> ± 3,64 (14,62) n = 10; CV = 45,94 %	(95) 129 <sup>a</sup> ± 17,44 (180) n = 50; CV = 13,52 %	(225) 309,1 <sup>a</sup> ± 30,42 (380) n = 50; CV = 9,84 %	16,28	5032,1

Tabla III. Continuación.

Especie	Transición bosque seco tropical-bosque húmedo tropical				
	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IV	IM
<i>Ceiba pentandra</i>	(2,69) 3,462 <sup>a,b</sup> ± 0,722 (4,62) n = 5; CV = 20,85 %	(250) 304,8 <sup>±</sup> ± 33,59 (370) n = 25; CV = 11,02 %	(270) 344,8 <sup>b</sup> ± 44,96 (440) n = 25; CV = 13,04 %	88,04	30356,2
<i>Goethalsia meiantha</i>	(4,23) 7,306 <sup>b</sup> ± 2,386 (10,38) n = 5; CV = 32,66 %	(85) 114,2 <sup>b</sup> ± 16,12 (145) n = 25; CV = 14,11 %	(250) 436,8 <sup>d</sup> ± 69,49 (570) n = 25; CV = 15,91 %	15,63	6827,2
<i>Guazuma ulmifolia</i>	(8,85) 14,135 <sup>c</sup> ± 3,74 (22,31) n = 20; CV = 26,46 %	(90) 121,55 <sup>b,c</sup> ± 13,42 (150) n = 100; CV = 11,04 %	(180) 274,67 <sup>a</sup> ± 38,35 (350) n = 75; CV = 13,96 %	8,6	2361,2
<i>Herrania albiflora</i>	(11,54) 16,873 <sup>c</sup> ± 4,56 (26,54) n = 15; CV = 27,04 %	(60) 89,2 <sup>a</sup> ± 15,75 (130) n = 75; CV = 17,66 %	(225) 374,4 <sup>b,c</sup> ± 62,33 (570) n = 75; CV = 16,65 %	5,29	1980,6
<i>Luehea cymulosa</i>	(6,54) 7,386 <sup>b</sup> ± 0,958 (8,55) n = 5; CV = 12,97 %	(120) 150,6 <sup>d</sup> ± 18,45 (185) n = 25; CV = 12,25 %	(325) 394,8 <sup>c,d</sup> ± 40,68 (500) n = 25; CV = 24,34 %	20,39	8049,9
<i>Luehea seemanii</i>	(4,62) 5,692 <sup>a,b</sup> ± 1,028 (6,92) n = 5; CV = 18,06 %	(110) 136,4 <sup>c,d</sup> ± 21,77 (180) n = 75; CV = 15,96 %	(245) 361,6 <sup>b,c</sup> ± 38,72 (415) n = 25; CV = 10,71 %	23,96	8663,9
<i>Apeiba membranacea</i>	(3,08) 5,232 <sup>a</sup> ± 1,972 (8,08) n = 5; CV = 37,69 %	(100) 127,2 <sup>b</sup> ± 15,68 (150) n = 25; CV = 12,33 %	(250) 427,8 <sup>a</sup> ± 79,63 (605) n = 25; CV = 18,61 %	24,31	10399,8



Tabla III. Continuación.

<i>Pachira minor</i>	(13,46) 16,23 <sup>b</sup> ± 2,06 (18,46) n = 5; CV = 12,7 %	(80) 111 <sup>a</sup> ± 17,44 (150) n = 25; CV = 15,71 %	(410) 553 <sup>b</sup> ± 68,08 (640) n = 25; CV = 12,31 %	6,84	3782,5
Bosque muy húmedo montano (Selva nublada andina)					
Espece	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IV	IM
<i>Heliocarpus americanus</i>	(1,92) 4,228 ± 1,654 (6,15) n = 5; CV = 39,12 %	(125) 169,2 ± 24,903 (225) n = 25; CV = 14,72 %	(280) 393,2 ± 66,39 (505) n = 25; CV = 16,88 %	40,02	15735,9
<i>Ochroma pyramidale</i>	(1,92) 3,808 <sup>a,b</sup> ± 1,763 (7,31) n = 10; CV = 46,3 %	(125) 170,4 <sup>e</sup> ± 25,77 (270) n = 50; CV = 15,12 %	(250) 495,74 <sup>e</sup> ± 122,25 (720) n = 47; CV = 24,66 %	44,75	22184,4
<i>Pachira quinata</i>	(0,77) 2,049 <sup>a</sup> ± 1,4 (6,54) n = 15; CV = 68,33 %	(165) 246,54 <sup>f</sup> ± 37,26 (325) n = 65; CV = 15,11 %	(255) 357,73 <sup>b,c</sup> ± 56,6 (460) n = 75; CV = 15,82 %	120,32	43042,1
<i>Sterculia apetala</i>	(0,77) 3,333 <sup>a,b</sup> ± 1,623 (6,92) n = 15; CV = 48,69 %	(180) 263,27 <sup>f</sup> ± 42,67 (405) n = 75; CV = 16,21 %	(230) 332,2 <sup>b</sup> ± 57,96 (475) n = 75; CV = 17,45 %	78,99	26240,5
<i>Theobroma cacao</i>	(4,23) 6,616 <sup>b</sup> ± 1,558 (8,85) n = 15; CV = 20,53 %	(70) 109,6 <sup>b</sup> ± 19,76 (150) n = 75; CV = 18,03 %	(200) 369,47 <sup>b,c</sup> ± 73,48 (530) n = 25; CV = 19,99 %	16,57	6122,1

Tabla III. Continuación.

Especie	Bosque seco tropical				
	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IV	IM
<i>Ceiba pentandra</i>	(0,77) 1,23 <sup>a</sup> ± 0,323 (1,54) n = 5; CV = 26,26 %	(165) 202,8 <sup>a</sup> ± 29,58 (280) n = 25; CV = 14,59 %	(340) 404,6 <sup>a</sup> ± 36,84 (510) n = 25; CV = 9,1 %	105,69	42762,2
<i>Gynerthera caribensis</i>	(0,77) 2,115 <sup>a</sup> ± 0,794 (3,46) n = 10; CV = 37,54 %	(125) 188,02 <sup>b,c</sup> ± 33,51 (240) n = 48; CV = 17,82 %	(340) 465,3 <sup>a,b</sup> ± 55,32 (570) n = 50; CV = 11,89 %	88,9	41365,2
<i>Heliocarpus americanus</i>	(2,69) 3,078 <sup>a</sup> ± 0,272 (3,46) n = 5; CV = 8,84 %	(90) 130 <sup>a</sup> ± 24,83 (200) n = 25; CV = 19,1 %	(285) 408,4 <sup>a</sup> ± 63,36 (530) n = 25; CV = 15,51 %	42,23	17246,7
<i>Ochroma pyramidale</i>	(0,38) 0,612 <sup>a</sup> ± 0,345 (1,15) n = 15; CV = 56,37 %	(115) 166,54 <sup>b</sup> ± 29,32 (205) n = 13; CV = 17,6 %	(305) 505 <sup>b,c</sup> ± 132,66 (740) n = 14; CV = 26,27 %	272,12	137420,6
<i>Pachira insignis</i>	(0,38) 1,614 <sup>a</sup> ± 0,996 (2,69) n = 5; CV = 61,71 %	(180) 246,6 <sup>d</sup> ± 38,86 (340) n = 25; CV = 15,76 %	(330) 537,6 <sup>c</sup> ± 100,33 (700) n = 25; CV = 18,66 %	152,79	82139,9
<i>Pseudobombax septenatum</i>	(3,08) 4,77 <sup>a</sup> ± 1,48 (6,54) n = 5; CV = 31,03 %	(170) 211,2 <sup>c</sup> ± 30,04 (320) n = 25; CV = 14,22 %	(300) 469 <sup>a,b</sup> ± 78,54 (610) n = 25; CV = 16,75 %	44,28	20767,3
<i>Quararibea guianensis</i>	(9,62) 16,19 <sup>b</sup> ± 9,32 (36,15) n = 10; CV = 57,57 %	(80) 110,7 <sup>a</sup> ± 13,85 (155) n = 50; CV = 12,51 %	(220) 485,8 <sup>b,c</sup> ± 86,26 (700) n = 50; CV = 17,76 %	6,84	3322,9

Tabla III. Continuación.

Especie	Bosque muy seco tropical			
	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IM
<i>Pachira quinata</i>	(2,69) 4,462 ± 1,552 (6,15) n = 5; CV = 34,78 %	(150) 184 ± 19,89 (255) n = 25; CV = 10,81 %	(300) 374 ± 56,27 (540) n = 25; CV = 15,04 %	41,24 15423,8
	Bosque muy húmedo premontano			
Especie	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IM
<i>Heliocarpus americanus</i>	(1,92) 4,228 ± 1,654 (6,15) n = 5; CV = 39,12 %	(125) 169,2 ± 24,903 (225) n = 25; CV = 14,72 %	(280) 393,2 ± 66,39 (505) n = 25; CV = 16,88 %	40,02 15735,9

NOTA: letras diferentes representan grupos estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ).

Dentro de las diferentes zonas de vida, el más alto grado de variabilidad se observó en el bosque húmedo tropical, transición húmedo-seco tropical y bosque seco tropical (Tabla IV); comportamiento que está directamente relacionado con el mayor número de especies encontradas en las mismas en comparación con el resto de las zonas de vida estudiadas. De acuerdo con las medidas de dispersión (desviación estándar, coeficiente de variación), el carácter que mostró mayor variabilidad fue la frecuencia de poros. Este comportamiento era de esperar por las diferencias existentes entre taxones, aun cuando pertenezcan a una misma familia. Al comparar entre las seis zonas de vida el promedio de frecuencia (Fig. 2) y diámetro de poros (Fig. 3), solo mostraron diferencias estadísticamente significativas (Tukey,  $\alpha=0,05$ ) entre el bosque muy húmedo premontano (Tabla V) y el resto de las zonas de vida estudiadas; mientras que la longitud de elementos de los vasos (Fig. 4) diferenció dos grupos: uno representado por el bosque seco tropical y muy húmedo premontano, donde se observa la mayor longitud promedio de los vasos, y un segundo grupo donde se encuentran las cuatro zonas de vida restantes (Tabla IV). Es necesario indicar que aun cuando en el bosque húmedo tropical, bosque seco tropical y la transición entre estas dos zonas de vida se encontraron especies representando más de una categoría diamétrica en el tamaño de los poros (Tabla IV), el promedio total para cada zona de vida las ubica en la categoría III (100-200  $\mu\text{m}$ ) con valores que oscilan entre 119  $\mu\text{m}$ , para el bosque muy húmedo premontano, y 184  $\mu\text{m}$  en el bosque muy seco tropical (Fig. 3).

Para todas las especies y en las diferentes zonas de vida, los índices de vulnerabilidad (Tabla III, Fig. 5) y mesomorfía (Tabla III, Fig. 6) estuvieron por encima de la unidad y de 200, respectivamente, lo que indica un comportamiento mesomórfico y un sistema de conducción orientado principalmente hacia la eficiencia en el movimiento de líquidos. Sin embargo, especialmente el índice de vulnerabilidad, mostró una alta variación (Tabla III) y resalta lo observado en el bosque húmedo tropical donde se encontró un mínimo de 2,48 (*Guazuma ulmifolia*) y un máximo de 169,27 (*Ceiba pentandra*). Esto indica que a pesar de ser especies con afinidad taxonómica a nivel de familia, muestran comportamientos que difieren desde el punto de vista de la estrategia de conducción. *Ceiba pentandra* muestra características de una clara eficiencia en el movimiento de líquidos, en contraste con *Guazuma ulmifolia* que, de acuerdo al valor del índice de vulnerabilidad, está buscando seguridad en la conducción; es decir, que en lugar de movilizar una gran cantidad de líquidos busca garantizar que la cantidad que se movilice pueda llegar a los sitios donde los requiere la planta sin riesgo de pérdidas o

interrupciones de la línea de conducción como consecuencia de la presencia de embolismos, y para ello desarrolla poros de menor tamaño y en mayor cantidad. El bosque seco tropical también mostró una alta variación con valores desde 6,84 (*Quararibea guianensis*) hasta 272,12 (*Ochroma pyramidale*). Es importante mencionar que aun cuando entre las especies que se ubican dentro de una misma zona de vida se encuentran diferencias significativas en diámetro y frecuencia de poros (Tabla III, Fig. 7), estas variaciones no son lo suficientemente grandes como para generar índices ecoanatómicos con valores claramente xeromórficos. En relación con las categorías de índice de vulnerabilidad establecidas por León (2005) se encontró que en el bosque húmedo tropical están representadas las seis categorías y la mayor proporción de especies se ubicó en las categorías III y IV; mientras que en la transición entre bosque seco y húmedo tropical el mayor porcentaje correspondió, de manera equitativa, a las categorías I, II, III y V, y en el bosque seco tropical la mayor representación estuvo en la categoría IV.

Con respecto a otras investigaciones, Gámez (2013) estudió cuatro especies de Malvaceae (*Guazuma ulmifolia*, *Herrania albiflora*, *Sterculia apetala* y *Theobroma cacao*) en un área de transición de bosque seco a húmedo tropical, y los resultados encontrados en el presente estudio para esas especies y en esa zona de vida se encuentran dentro de los rangos presentados por Gámez (2013). Por otra parte, León (2014) indica que para la transición bosque seco a húmedo tropical, la mayor proporción de especies presenta índices de vulnerabilidad inferiores a 10. El promedio general de las malváceas para el presente estudio se ubica en 18,63 (Tabla IV), el cual es casi dos veces superior al comportamiento general de especies pertenecientes a diferentes familias en la misma zona de estudio. En el bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (estado Barinas), León (2013) reportó seis especies de Malvaceae con un IV promedio de 88,26, lo cual contrasta con el valor de 32,36 obtenido en el trabajo al abarcar una mayor distribución geográfica de la misma zona de vida (estados Barinas, Bolívar y Mérida). Con respecto al bosque seco tropical, León (2005) encontró que, en 51 especies pertenecientes a diferentes familias, el IV promedio fue de 45,95. En el presente estudio, el valor para Malvaceae en esta zona de vida fue de 32,86. León (2016) reporta el comportamiento de especies de diferentes ubicaciones taxonómicas en una región del estado Bolívar (bosque húmedo tropical, bosque húmedo premontano y montano bajo) e incluye dos Malvaceae (*Apeiba aspera*, *Pachira minor*) cuyos valores de los índices de Carlquist son cercanos a los observados en la presente investigación para el bosque muy húmedo premontano.

Es importante tomar en consideración que entre las especies que se encontraron en diferentes zonas de vida (Tabla V) se observó que a medida que se pasa a zonas donde hay menor tasa de precipitación, mayor temperatura y mayor evapotranspiración se presentan diferencias significativas (Tukey,  $\alpha = 0,05$ ), principalmente, en el diámetro de poros, tal como se observa en *Heliocarpus americanus* al pasar de bosque muy húmedo montano a bosque húmedo tropical; *Ochroma pyramidale* mantiene un diámetro de poros uniforme, ya que no se observan diferencias significativas (Tukey,  $\alpha = 0,05$ ), pero si existen diferencias en cuanto a la frecuencia de poros entre el bosque seco tropical y el bosque húmedo tropical o la transición de seco a húmedo tropical (Fig. 8). En el caso de *Pachira quinata*, al pasar desde el bosque húmedo tropical hasta el bosque muy seco tropical se observa una reducción significativa en el diámetro de poros y un incremento significativo en la frecuencia de poros, variaciones que se pueden considerar como adaptaciones del sistema de conducción en la búsqueda de seguridad ante la disminución de la cantidad de humedad disponible; esto coincide con lo indicado por Carlquist (1977, 2001), Lindorf (1994), León (2014, 2016) y León *et al.* (2017).

En Venezuela, la única investigación de ecoanatomía xilemática de representantes de una misma familia en diferentes zonas de vida es la presentada por León *et al.* (2017) para Rubiaceae, y aunque existe coincidencia en tres zonas de vida, los valores del índice de vulnerabilidad de Rubiaceae reflejan un comportamiento con alto grado o tendencia al xeromorfismo (vasos pequeños, numerosos, punteaduras pequeñas a diminutas, alta agrupación de vasos) y solo el bosque pluvial premontano mostró valores de comportamiento mesomórfico; mientras que en Malvaceae existe una mayor tendencia hacia la eficiencia en el movimiento de líquidos. Estas diferencias entre ambas familias son un indicativo de las variaciones en estrategias adaptativas entre grupos taxonómicos que se desarrollan bajo condiciones de crecimiento similares, observándose una notable diferencia en tamaño y frecuencia de poros entre las mismas. Dentro de una misma familia también se pueden presentar diferencias, tal como lo manifiesta el comportamiento de *Herrania albiflora* y *Theobroma cacao* (poros pequeños, más numerosos, bajos índices de vulnerabilidad).

Tabla IV. Frecuencia y diámetro de poros, longitud de elementos de los vasos, índices de vulnerabilidad y mesomorfía de Malvaceae en seis zonas de vida.

Zona de vida	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)	IV	IM
Bht	(0,38) 5,598 <sup>a</sup> ± 7,052 (62,69) n = 200; CV = 125,97 %	(60) 181,17 <sup>b</sup> ± 62,11 (420) n = 996; CV = 34,28 %	(130) 391,79 <sup>a</sup> ± 85,64 (750) n = 955; CV = 21,86 %	32,36	12678,3
Bst	(0,38) 5,324 <sup>b</sup> ± 7,349 (36,15) n = 45; CV = 138,03 %	(80) 172,94 <sup>b</sup> ± 53,98 (340) n = 211; CV = 31,21 %	(220) 467,83 <sup>b</sup> ± 86,88 (740) n = 214; CV = 18,57 %	32,48	15195,1
Bst-Bht	(0,77) 7,937 <sup>a</sup> ± 5,933 (26,54) n = 110; CV = 74,75 %	(60) 164,82 <sup>b</sup> ± 74,11 (405) n = 540; CV = 44,96 %	(180) 363,76 <sup>a</sup> ± 86,28 (720) n = 522; CV = 23,72 %	18,63	6828,3
Bmst	(2,69) 4,462 <sup>a</sup> ± 1,552 (6,15) n = 5; CV = 34,78 %	(150) 184 <sup>b</sup> ± 19,89 (255) n = 25; CV = 10,81 %	(300) 374 <sup>a</sup> ± 56,27 (540) n = 25; CV = 15,04 %	41,24	15423,8
Bmhp	(3,08) 10,731 <sup>b</sup> ± 6,1 (18,46) n = 10; CV = 56,84 %	(80) 119,1 <sup>a</sup> ± 18,34 (150) n = 50; CV = 15,4 %	(250) 490,4 <sup>b</sup> ± 96,86 (640) n = 50; CV = 19,55 %	11,1	5443,4
Bmhm (Sna)	(1,92) 4,228 <sup>a</sup> ± 1,654 (6,15) n = 5; CV = 39,12 %	(125) 169,2 <sup>b</sup> ± 24,903 (225) n = 25; CV = 14,72 %	(280) 393,2 <sup>a</sup> ± 66,39 (505) n = 25; CV = 16,88 %	40,02	15739,9

NOTA: letras diferentes representan grupos estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ).  
 Bht = bosque húmedo tropical; Bst-Bht = transición de bosque seco a bosque húmedo tropical; Bst = bosque seco tropical;  
 Bmst = bosque muy seco tropical; Bmhp = bosque muy húmedo premontano; Bmhm = bosque muy húmedo montano o selva  
 nublada andina (Sna). Los valores corresponden a mediciones de las características indicadas en todos los individuos de las  
 diferentes especies encontradas en cada zona de vida.

Tabla V. Frecuencia, diámetro y longitud de elementos de los vasos para especies que se presentan en diferentes zonas de vida.

<i>Ceiba pentandra</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(0,38) 1,228 <sup>a</sup> ± 0,877 (2,69)	(160) 207,86 <sup>a</sup> ± 22,89 (240)	(280) 353,2 <sup>a</sup> ± 44,18 (455)
Bst	(0,77) 1,23 <sup>a</sup> ± 0,323 (1,54)	(165) 202,8 <sup>a</sup> ± 29,58 (280)	(340) 404,6 <sup>b</sup> ± 36,88 (510)
Transición Bst-Bht	(2,69) 3,462 <sup>b</sup> ± 0,722 (4,62)	(250) 304,8 <sup>b</sup> ± 33,59 (370)	(270) 344,8 <sup>a</sup> ± 44,96 (440)
<i>Goethalsia meiantha</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(2,31) 4,578 <sup>a</sup> ± 2,109 (9,23)	(110) 129,05 <sup>a</sup> ± 12,2 (165)	(245) 373,05 <sup>a</sup> ± 54,57 (580)
Transición Bst-Bht	(4,23) 7,306 <sup>b</sup> ± 2,386 (10,38)	(85) 144,2 <sup>b</sup> ± 16,12 (145)	(250) 436,8 <sup>b</sup> ± 69,49 (570)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(26,92) 42,692 <sup>b</sup> ± 13,64 (62,69)	(90) 106 <sup>a</sup> ± 12,91 (140)	(220) 309,8 <sup>b</sup> ± 33,37 (360)
Transición Bst-Bht	(8,85) 14,135 <sup>a</sup> ± 3,74 (22,31)	(90) 121,55 <sup>b</sup> ± 13,42 (150)	(180) 271,9 <sup>a</sup> ± 36,21 (350)
<i>Heliocarpus americanus</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(2,69) 3,078 <sup>a</sup> ± 0,272 (3,46)	(90) 130 <sup>a</sup> ± 24,83 (200)	(285) 408,4 <sup>a</sup> ± 63,36 (530)
Bhm	(1,92) 4,228 <sup>a</sup> ± 1,654 (6,15)	(125) 169,2 <sup>b</sup> ± 24,9 (225)	(280) 393,2 <sup>a</sup> ± 66,39 (505)
<i>Luehea cymulosa</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(6,92) 9,386 <sup>a</sup> ± 3,014 (14,62)	(90) 124,8 <sup>a</sup> ± 14,96 (155)	(320) 395,2 <sup>a</sup> ± 34,5 (480)
Transición Bst-Bht	(6,54) 7,386 <sup>a</sup> ± 0,958 (8,85)	(120) 150,6 <sup>b</sup> ± 18,45 (185)	(325) 394,8 <sup>a</sup> ± 40,68 (500)
<i>Ochroma pyramidale</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(1,15) 1,92 <sup>ab</sup> ± 0,77 (2,69)	(150) 179 <sup>a</sup> ± 19,74 (220)	(200) 489,8 <sup>a</sup> ± 119,23 (680)
Bst	(0,38) 0,612 <sup>a</sup> ± 0,345 (1,15)	(115) 166,54 <sup>a</sup> ± 29,33 (205)	(305) 505 <sup>a</sup> ± 132,66 (740)
Transición Bst-Bht	(1,92) 3,808 <sup>b</sup> ± 1,763 (7,31)	(125) 170,4 <sup>a</sup> ± 25,77 (270)	(250) 495,74 <sup>a</sup> ± 122,25 (720)



Tabla V. Continuación.

<i>Pachira quinata</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(0,77) 1,864 <sup>a</sup> ± 0,64 (3,08)	(180) 261,25 <sup>b</sup> ± 41,55 (380)	(255) 382,75 <sup>a</sup> ± 47,09 (525)
Transición Bst-Bht	(0,77) 2,049 <sup>a</sup> ± 1,4 (6,54)	(165) 246,54 <sup>b</sup> ± 37,26 (325)	(255) 357,73 <sup>a</sup> ± 56,6 (460)
Bmst	(2,69) 4,462 <sup>b</sup> ± 1,552 (6,15)	(150) 184 <sup>a</sup> ± 19,89 (255)	(300) 374 <sup>a</sup> ± 56,27 (540)
<i>Sterculia apetala</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(1,15) 3,308 <sup>a</sup> ± 1,632 (7,31)	(150) 227,68 <sup>a</sup> ± 39,47 (330)	(230) 420,26 <sup>b</sup> ± 70,15 (610)
Transición Bst-Bht	(0,77) 3,333 <sup>a</sup> ± 1,623 (6,92)	(180) 263,27 <sup>b</sup> ± 42,67 (405)	(230) 342,2 <sup>a</sup> ± 62,42 (475)
<i>Theobroma cacao</i>	Poros/mm <sup>2</sup>	Diámetro de poros (µm)	LEV (µm)
Bht	(5,38) 10,23 <sup>a</sup> ± 4,072 (18,08)	(60) 97,2 <sup>a</sup> ± 14,91 (140)	(180) 337,85 <sup>a</sup> ± 68,92 (525)
Transición Bst-Bht	(4,23) 6,616 <sup>a</sup> ± 1,358 (8,85)	(70) 109,6 <sup>b</sup> ± 19,76 (150)	(200) 369,47 <sup>a</sup> ± 73,48 (530)

NOTA: letras diferentes representan grupos estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ).  
 Bht = bosque húmedo tropical; Bst-Bht = transición de bosque seco a bosque húmedo tropical; Bst = bosque seco tropical; Bmst = bosque muy seco tropical; Bhm = bosque húmedo montano o selva nublada andina.

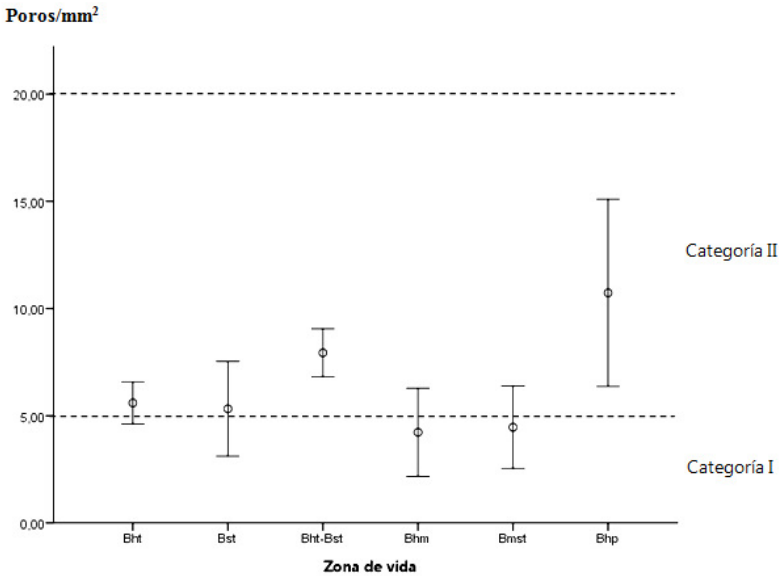


Fig. 2. Distribución de frecuencia de vasos, de acuerdo a las categorías de IAWA *Committee* (1989), en las diferentes zonas de vida.

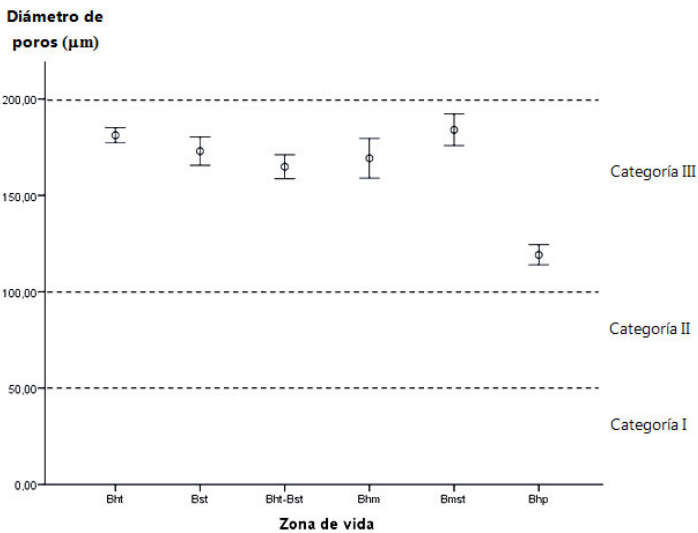


Fig. 3. Distribución de diámetro de vasos, de acuerdo a las categorías de IAWA *Committee* (1989), en las diferentes zonas de vida.

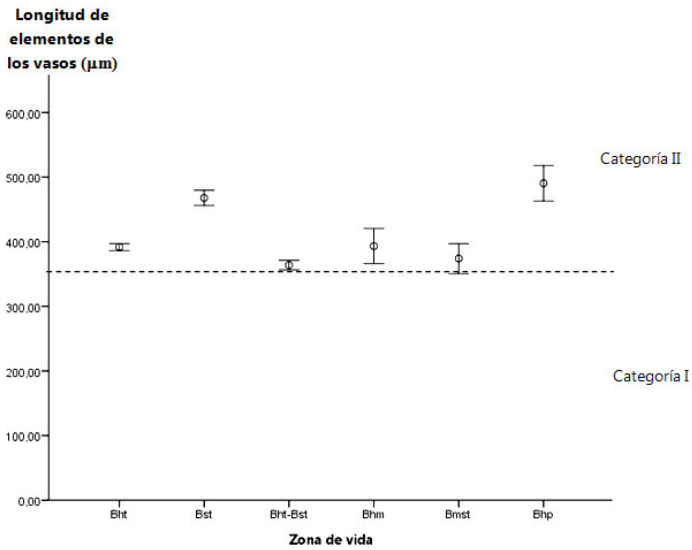


Fig. 4. Distribución de longitud de elementos de los vasos, de acuerdo a las categorías de IAWA *Committee* (1989), en las diferentes zonas de vida.

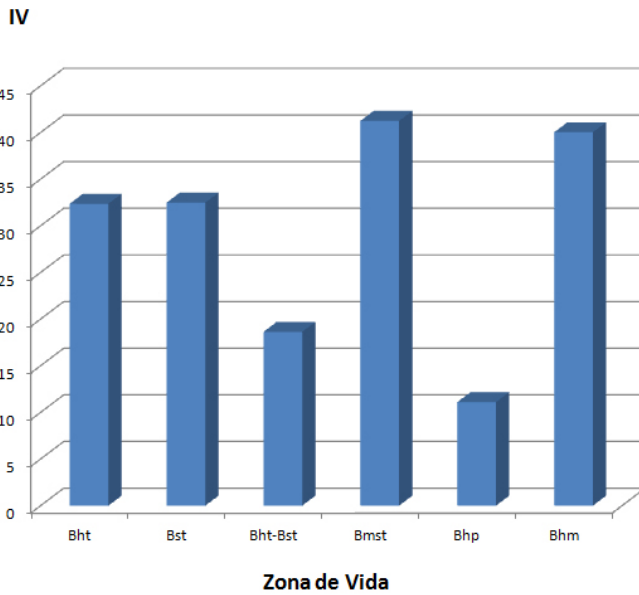


Fig. 5. Índice de vulnerabilidad (IV) promedio de Malvaceae en diferentes zonas de vida.

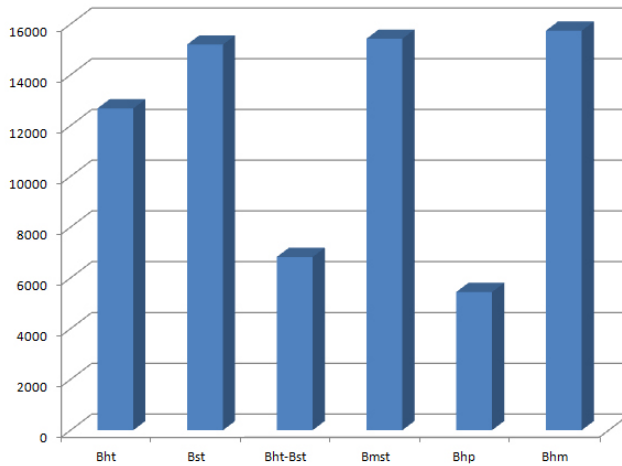


Fig. 6. Índice de mesomorfía (IM) promedio de Malvaceae en diferentes zonas de vida.

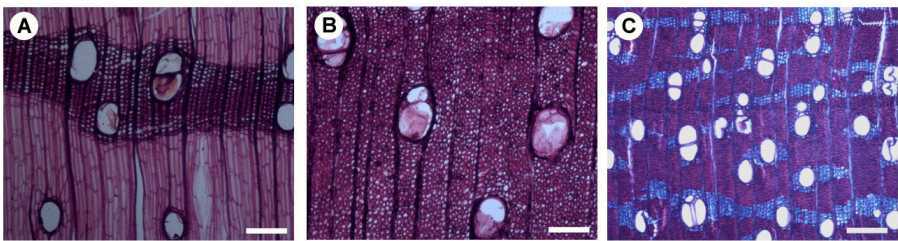


Fig. 7. Variación de diámetro y frecuencia de poros entre especies del bosque húmedo tropical. A. *Apeiba albiflora*. B. *Pachira quinata*. C. *Uladendron codesuri*. (Barra = 300  $\mu$ m).

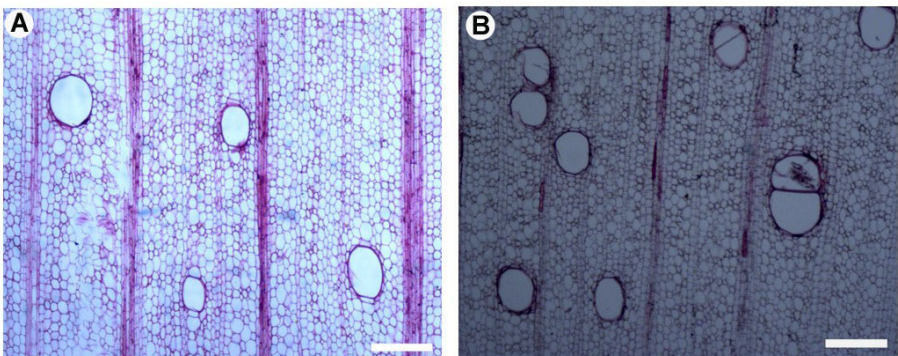


Fig. 8. *Ochroma pyramidale*. Diámetro y frecuencia de poros en: A. Bosque seco tropical; B. Transición bosque seco a húmedo tropical. (Barra = 300  $\mu$ m).

## CONCLUSIONES

Las 24 especies estudiadas, de acuerdo a los índices de Carlquist, muestran un comportamiento mesomórfico, lo que indica el desarrollo de un sistema de conducción orientado principalmente hacia la eficiencia del movimiento de líquidos. A nivel de especie, los menores valores de índice de vulnerabilidad los mostraron *Guazuma ulmifolia* (bosque húmedo tropical), *Herrania albiflora* (transición bosque seco a húmedo tropical), *Quararibea guianensis* (bosque seco tropical) y *Pachira minor* (bosque muy húmedo premontano); mientras que los mayores valores correspondieron a *Ochroma pyramidale* (bosque seco tropical), *Ceiba pentandra* (bosque húmedo tropical, bosque seco tropical), *Pachira insignis* (bosque seco tropical) y *P. quinata* (bosque húmedo tropical, transición seco a húmedo tropical).

Dentro de una misma zona de vida se presentan altos rangos de variación en los elementos xilemáticos de conducción, tal como se observó en el bosque húmedo tropical (índices de vulnerabilidad desde 2,48 hasta 169,27) y bosque seco tropical (índices de vulnerabilidad desde 6,84 hasta 272,12).

Comparando las diferentes zonas de vida, las mayores frecuencias de vasos y los menores diámetros e índices de vulnerabilidad y mesomorfía se presentaron en el bosque muy húmedo premontano. El resto de las zonas de vida estudiadas presentaron frecuencias y diámetros de vasos similares desde el punto de vista estadístico.

Las especies que tuvieron representantes en más de una zona de vida presentaron diferencias significativas en características de los vasos, especialmente en lo relacionado con su diámetro y frecuencia.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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.
- APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105-121.
- APG. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot. J. Linn. Soc. 181: 1-20.

- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64: 887-896.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy*. Springer Verlag. 2<sup>nd</sup> edition. New York, USA. 448 p.
- Cristóbal, C. 2008. Sterculiaceae. *In*: Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds.). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela: 633-636. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela. 859 p.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York, USA. 1262 p.
- Dorr, L.J. 2008. Malvaceae. *In*: Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds.). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela: 458-464. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela. 859 p.
- Ewel, J., A. Madriz y J. Tosi. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, Venezuela. 270 p.
- 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. Trabajo de grado de maestría. Postgrado en Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela.
- IAWA *Committee*. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10: 219-332.
- León H., W. 2001. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Rev. 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 del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28: 257-274.

- León H., W. 2013. Ecoanatomía de la madera en un bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Rev. Forest. Venez.* 57: 115-129.
- León H., W. 2014. Elementos xilemáticos de conducción en 69 especies leñosas de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 37: 91-121.
- León H., W. 2016. Caracterización de elementos xilemáticos de conducción de 40 especies de El Dorado-Santa Elena de Uairén, estado Bolívar, Venezuela. *Pittieria* 40: 28-53.
- León H., W., D. Hernández y L. García. 2017. Ecoanatomía xilemática de 21 especies de la familia Rubiaceae en Venezuela. *Pittieria* 41: 134-156.
- León H., W. y L. Gámez. 2018. Aspectos ecoanatómicos de ocho especies de *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) de los Andes venezolanos. *Pittieria* 42: 8-21.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA J.* 15: 361-376.
- Parra, J. 2010. Determinación de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía en especies de Laurales de la selva de San Eusebio. *Pittieria* 34: 13-22.
- Pérez M., A. 1989. Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del bosque La Mucuy, estado Mérida, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 33: 43-51.
- Stevens, P. 2017. Angiosperm Phylogeny Website. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>
- Veillon, J. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Rev. Forest. Venez.* 29: 5-120.
- Veillon, J. 1994. Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela. Instituto Forestal Latinoamericano. 2<sup>da</sup> edición. Mérida, Venezuela. 226 p.