

ANÁLISIS PRELIMINAR SOBRE ANATOMÍA DEL LEÑO DE 11 ESPECIES DE LA TRIBU HELIANTHEAE (ASTERACEAE) DE LOS ANDES VENEZOLANOS

Williams J. León H.

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

COMPENDIO

Se presenta la descripción anatómica del xilema secundario de once especies de la tribu Heliantheae de la familia Asteraceae procedentes de los Andes venezolanos (Mérida, Táchira). Las especies estudiadas son **Carramboa badilloi**, **C. littlei**, **C. pittieri**, **C. rodriguezii**, **C. tachirensis**, **C. trujillensis**, **Libanothamnus granatesianus**, **L. neriifolius**, **L. occultus**, **Montanoa quadrangularis** y **Ruilopezia marcescens**. **M. quadrangularis** se diferencia del resto de las especies por la presencia de fibras septadas, platinas de perforación exclusivamente simples, poros con diámetro promedio mayor de 100 μm y menos de 20 poros/ mm^2 . Las especies de **Carramboa**, **Libanothamnus** y **Ruilopezia** (subtribu Espeletiinae) guardan notables similitudes entre sí; las principales características para su diferenciación están relacionadas con las punteaduras intervasculares y radiovasculares. **Ruilopezia** presenta características que se pueden considerar como intermedias entre **Carramboa** y **Libanothamnus**. Se observaron células envolventes en **C. littlei**, **C. pittieri**, **L. granatesianus** y **M. quadrangularis**. La presencia de anillos de crecimiento sólo se evidenció en **L. occultus**. Se presenta una clave para la identificación de las once especies estudiadas.

ABSTRACT

The secondary xylem anatomy of eleven species of the Heliantheae tribe (Asteraceae) growing in the Venezuelan Andes is described. The species described are **Carramboa badilloi**, **C. littlei**, **C. pittieri**, **C. rodriguezii**, **C. tachirensis**, **C. trujillensis**, **Libanothamnus granatesianus**, **L. neriifolius**,

L. occultus, **Montanoa quadrangularis** and **Ruilopezia marcescens**. **M. quadrangularis** is easy to separate from the others because it has septate fibres, exclusively simple perforation plates, pores with mean diameters greater than 100 nm and less than 20 pores/mm². Species from **Carramboa**, **Libanothamnus** and **Ruilopezia** (Espeletiinae subtribe) have remarkable similitude among them. The mean features to differentiate them are related with intervessel and ray-vessel pits. **Ruilopezia** have wood anatomical features intermediate between **Carramboa** and **Libanothamnus**. We found sheath cells in **C. littlei**, **C. pittieri**, **L. granatesianus** and **M. quadrangularis**. The presence of growth rings was observed only in **L. occultus**. A dichotomous key for wood identification is included.

PALABRAS CLAVE

Anatomía, madera, Asteraceae, **Carramboa**, **Libanothamnus**, **Montanoa**, **Ruilopezia**.

KEY WORDS

Anatomy, wood, Asteraceae, **Carramboa**, **Libanothamnus**, **Montanoa**, **Ruilopezia**.

INTRODUCCIÓN

Asteraceae o Compositae pertenece a la subclase Asteridae, orden Asterales, que sólo encierra a esta familia, de acuerdo al sistema de clasificación de Cronquist (1981). Más recientemente, APG (2003) mantiene a la Asteraceae en el orden Asterales, pero acompañada con otras diez familias. Es uno de los grupos taxonómicos dominantes en la flora de Venezuela y está constituida por especies herbáceas, arbustivas y trepadoras. El número de especies aumenta progresivamente en la zona tropical, especialmente en los sitios montañosos de elevada altitud y son pocos los representantes en formaciones boscosas de tierra caliente. Desde el punto de vista dendrológico, las Asteraceae tienen poca importancia por el predominio manifiesto de sus constituyentes no arbóreos; sin embargo, en las cumbres de las montañas andinas y en el macizo Guayanés se han detectado géneros endémicos y de gran interés botánico que no alcanzan la categoría de árboles, pero representan formas biológicas perennes, únicas en su tipo (Aristeguieta 2003). Según Llamozas *et al.* (2003), la familia Asteraceae representa el tercer grupo taxonómico de angiospermas con ma-

yor número de especies en Venezuela (805). Según Badillo (1997), todas esas especies se encuentran incluidas en 13 tribus y una de las más numerosa es la Heliantheae, la cual incluye hierbas, arbustos y árboles pequeños distribuidos en un total de 72 géneros. Algunos de los géneros exclusivos de los páramos y altas montañas andinas son **Carramboa**, **Coespeletia**, **Espeletia**, **Espeletiopsis**, **Libanothamnus**, **Ruilopezia** y **Tamania** (Aristeguieta 2003). Algunas especies son de valor comercial y otras tienen un amplio uso a pequeñas escalas. Rondón (1993) menciona que **Montanoa quadrangularis** es una especie muy apreciada para uso artesanal en el estado Mérida, especialmente las porciones correspondientes a la médula. Aristeguieta (1964), dentro del marco de la Flora de Venezuela, presentó un estudio con la descripción de las especies de Compositae (Asteraceae) en Venezuela. Por otra parte, Badillo (1997) realizó un estudio sobre los géneros de Asteraceae en Venezuela, incluyendo una clave para la determinación a nivel genérico y un listado de las especies representativas de cada género en el país.

A nivel de anatomía del tallo, son pocos los trabajos que se han realizado en la familia Asteraceae y los más significativos son los presentados por Carlquist (1961, 1962, 1964, 1965, 1966). En Venezuela la principal contribución es la presentada por Torres (1979) quien estudió 19 especies pertenecientes a los géneros **Carramboa**, **Libanothamnus**, **Tamania**, **Ruilopezia**, **Espeletiopsis**, **Coespeletia** y **Espeletia**. También se tiene la descripción de **Montanoa quadrangularis** realizada por Pérez (1993). Recientemente, Luque (2004) estudió el sistema radical en cinco especies del género **Coespeletia**. Ante la poca información existente para tan importante grupo taxonómico, específicamente a nivel del xilema secundario, se plantea la necesidad de profundizar más en este aspecto y en el presente trabajo se tiene como objetivo estudiar 11 especies de la subtribu Heliantheae (Asteraceae) que crecen en zonas de los Andes venezolanos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio corresponde a muestras de maderas depositadas en la xiloteca MERw (Laboratorio de Anatomía de Maderas, Universidad de Los Andes) entre 1959 y 2006 (Tabla I). El material fue colectado en diferentes áreas de la región andina (Táchira, Mérida) y corresponden a cuatro géneros de la tribu Heliantheae: **Carramboa**, **Libanothamnus**, **Montanoa** y **Ruilopezia**. En la mayoría de los casos, el número de muestras por especie se reduce a un individuo debido a la dificultad para su colección, ya que al tratarse

Tabla I. Lista de especies estudiadas.

Especie	Muestra botánica y de xiloteca	Colector	Procedencia
<i>Carramboa badilloi</i>	6138, X334 —; X4617	L. Bernardi	Pueblos del Sur, Páramo La Vagabunda (2330-2550 msnm)
<i>Carramboa littlei</i>	15352; X6357	G. Morillo y L. Rojas	Bosque San Eusebio (2000-2300 msnm)
<i>Carramboa pittieri</i>	13518; X6378 13547; X6382	G. Morillo y L. Rojas G. Morillo	El Delgadito-Pregonero; Táchira (2600-2900 msnm) Páramo Chacantá
<i>Carramboa rodriguezii</i>	—; X6385		
<i>Carramboa tachirensis</i>	13520; X6358	G. Morillo y L. Rojas	
<i>Carramboa trujillensis</i>	9214; X4797	L. Ruíz Terán	Bosque San Eusebio (2000-2300 msnm)
<i>Libanothamnus granatesianus</i>	28063; X3558	J. Cuatrecasas	Sierra Nevada de Santo Domingo, Páramo de Los Granates, Loma de Paja. 3100 m
<i>Libanothamnus neriifolius</i>	27999; X3553 1277; X4410	J. Cuatrecasas M. Ricardo y A. Carroz	Páramo Las Coloradas (2750 msnm)
<i>Libanothamnus occultus</i>	—; X6381	G. Morillo	Páramo Chacantá
<i>Montanoa quadrangularis</i>	12; X5408 6; X6114	A. Pérez y L. Rondón Paredes, Uzcátegui y Rondón	La Mucuy, Monte Zerpa
<i>Ruilopezia marcenscens</i>	—; X6384	G. Morillo	

de individuos de pequeñas dimensiones, la extracción de muestra puede implicar un daño severo a cada individuo. La preparación de material se hizo siguiendo las técnicas tradicionales de microtecnia xilemática (Corothie 1967). En la preparación de macerados se utilizó la metodología de Franklin (1937). La descripción se hizo tomando en consideración todas las características indicadas por IAWA Committe (1989) aún cuando en las descripciones presentadas no se mencionan las que se manifiestan en condición de ausente. El número de mediciones realizadas en la determinación de las características cuantitativas es el indicado por IAWA Committee (1989). En la toma de fotomicrografías se utilizó una cámara PentaxSXn acoplada a un microscopio óptico marca Kyowa.

RESULTADOS

Carrambo Cuatrec.

C. badilloi (Cuatrec.) Cuatrec., **C. littlei** (Aristeg.) Cuatrec., **C. pittieri** (Cuatrec.) Cuatrec., **C. rodriguezii** (Cuatrec.) Cuatrec., **C. tachirensis** (Aristeg.) Cuatrec., **C. trujillensis** (Cuatrec.) Cuatrec. (Figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6).

Anillos de crecimiento no definidos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3; hasta múltiples de 5 en **C. tachirensis** y **C. pittieri** y múltiples de 6 en **C. rodriguezii**; arracimados en **C. pittieri**, **C. rodriguezii**, **C. tachirensis**. Platinas de perforación simples, ocasionalmente escalariformes con más de diez barras en todas las especies. Punteaduras intervasculares alternas; en algunas áreas se pueden presentar como opuestas y alargadas horizontalmente en todas las especies excepto en **C. rodriguezii**, circulares a ovaladas, algunas poligonales, medianas a grandes en todas las especies, excepto en **C. rodriguezii** donde son de diminutas a pequeñas. Punteaduras radiovasculares con areola reducida o aparentemente simples, de forma redondeada o alargada horizontalmente; en algunas zonas similares a las intervasculares en **C. trujillensis**; exclusivamente similares a las intervasculares en **C. rodriguezii**, **C. tachirensis**. Tíldes presentes en todas las especies, desde escasas hasta abundantes; depósitos predominantemente de goma en **C. rodriguezii**. Fibras no septadas, paredes medianas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima paratraqueal escaso en todas las especies, vasicéntrico delgado en **C. littlei**, **C. pittieri**, en series de 2-4(-5) células, ocasionalmente fusiformes en **C. badilloi**. Radios predominantemente homocelulares de células cuadradas o erectas, algunos heterocelulares con mezcla de células procumbentes y cuadradas o erectas en

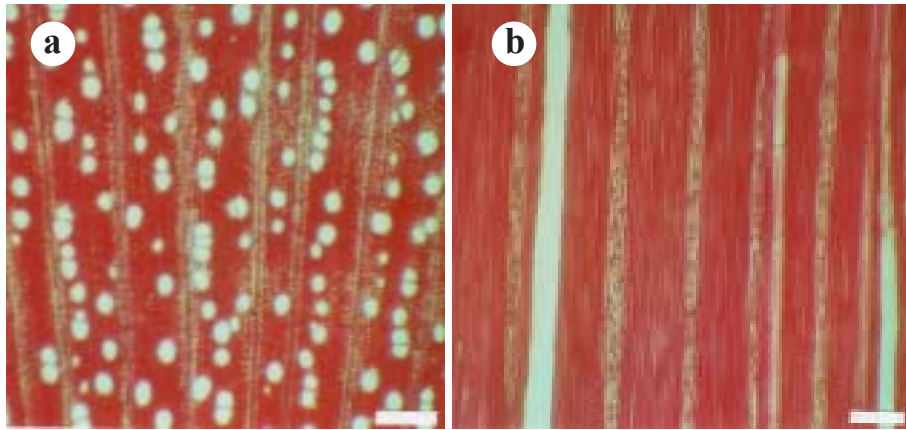


Fig. 1. **C. badilloi**: a. Poros solitarios, múltiples radiales de 2-3; radios anchos. b. Radios altos, con dimensiones mayores a la de la sección preparada. (Barra =300 μ m)

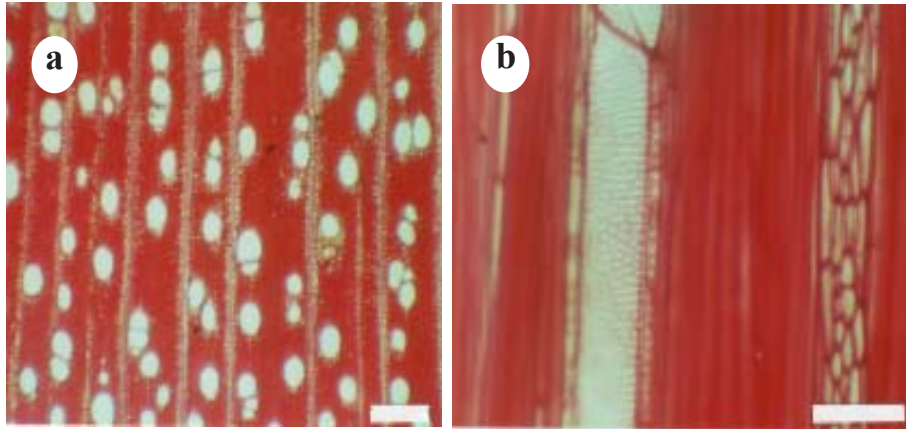


Fig. 2. **C. littlei**: a. Poros solitarios, múltiples radiales cortos; radios anchos (Barra = 300 μ m). b. Punteaduras opuestas, alternas y escalariformes (Barra = 100 μ m).

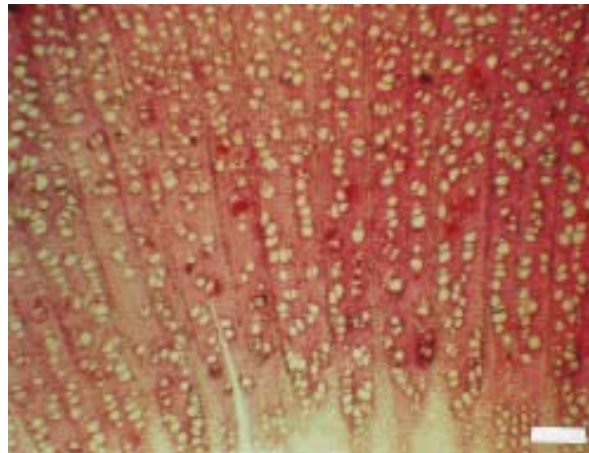


Fig. 3. **C. rodriguezii**: Poros pequeños, numerosos, solitarios y múltiples radiales hasta de seis poros; con depósitos de goma (Barra = 300 μ m).

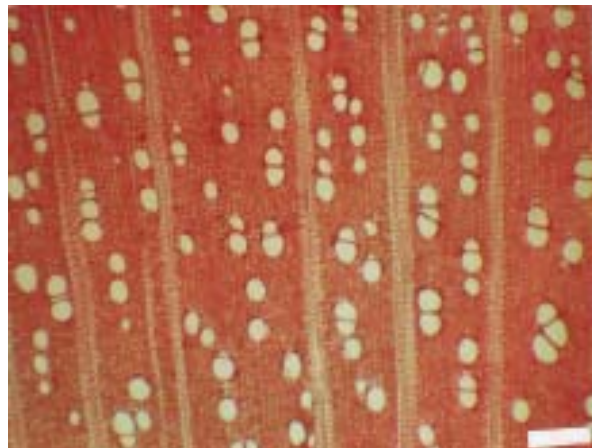


Fig. 4. **C. pittieri**: Poros solitarios, múltiples radiales de 2-3; radios anchos (Barra = 300 μ m)



Fig. 5. **C. tachirensis**: Radios hasta de 5 células de ancho; vaso interceptado por radio (Barra = 100 μm).

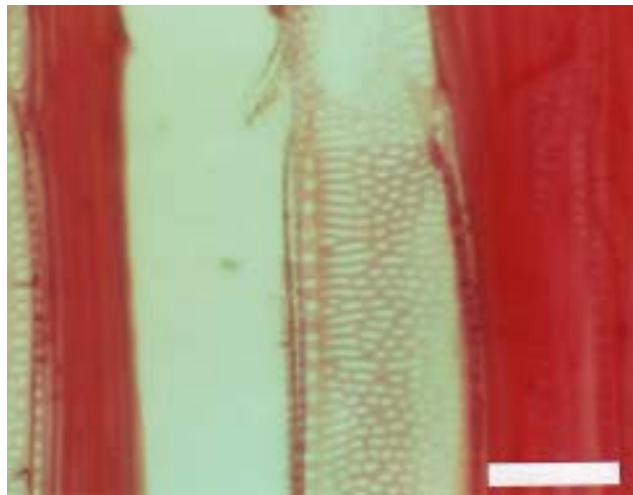


Fig. 6. **C. trujillensis**: Punteaduras intervasculares opuestas y escalariformes (Barra = 100 μm).

el cuerpo del radio en **C. littlei**, **C. pittieri**. Células envolventes ocasionalmente presentes en **C. littlei**, **C. pittieri**.

Libanothamnus Ernst (Figs. 7, 8, 9).

L. granatesianus (Cuatrec.) Cuatrec., **L. neriifolius** (Sch. Bip.) Ernst, **L. occultus** (S.F. Blake) Cuatrec.

Anillos de crecimiento definidos por reducción del diámetro radial de las fibras en **L. occultus**. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3 (-4), múltiples hasta de 5 en **L. neriifolius**, donde se presentan pocos poros solitarios, arracimados. Platinas de perforación simples, ocasionalmente escalariformes con más de 10 barras. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, diminutas a pequeñas; grandes en **L. neriifolius**. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Depósitos de goma en **L. occultus**. Fibras no septadas, paredes delgadas a medianas; medianas a gruesas en **L. neriifolius**, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima paratraqueal escaso, en series de 2-4 células, ocasionalmente fusiforme en **L. granatesianus**. Radios predominantemente homocelulares de células cuadradas o erectas, algunos heterocelulares con una mezcla de células procumbentes, cuadradas y erectas en el cuerpo del radio. Células envolventes ausentes, pocas en **L. granatesianus**. Estructura estratificada generalmente ausente, tendencia a estratificación de fibras en **L. occultus**.

Montanoa quadrangularis Sch. Bip. (Fig. 10).

Anillos de crecimiento no definidos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-4(-6), algunos arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas a medianas. Punteaduras radiovasculares con areola reducida o aparentemente simples, de forma redondeada o alargada tanto horizontal como verticalmente; ocasionalmente similares a las intervasculares (X5408). Tíldes presentes, abundantes. Fibras septadas y no septadas, paredes medianas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado, fusiforme y en series de 2-4 células. Radios homocelulares de células cuadradas o erectas y heterocelulares con más de dos rutas hileras de células marginales. Células envolventes presentes. Estructura estratificada ausente aunque se puede presentar estratificación local en fibras y parénquima (X6).

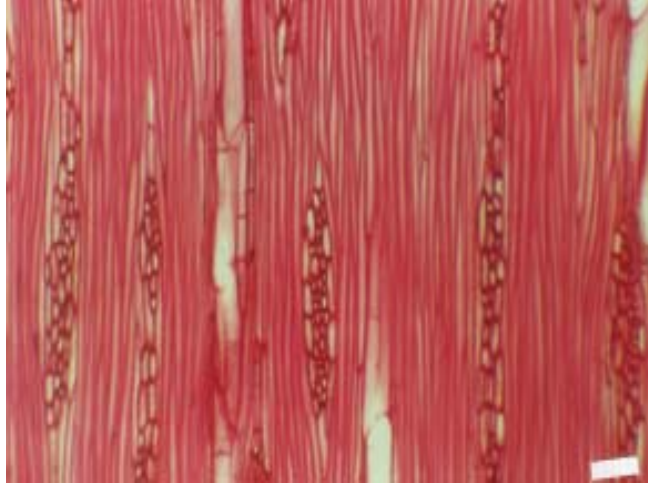


Fig. 7. *L. granatesianus*: Células envolventes presentes (Barra = 100 μ m).

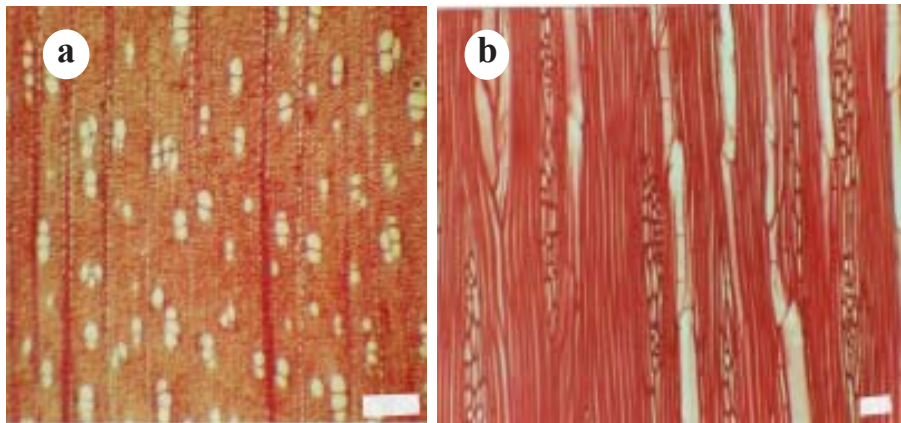


Fig. 8. *L. neriifolius*: a. Poros solitarios, múltiples radiales de 2-3 (Barra = 300 μ m). b. Radios menores de 1 mm (Barra = 100 μ m).

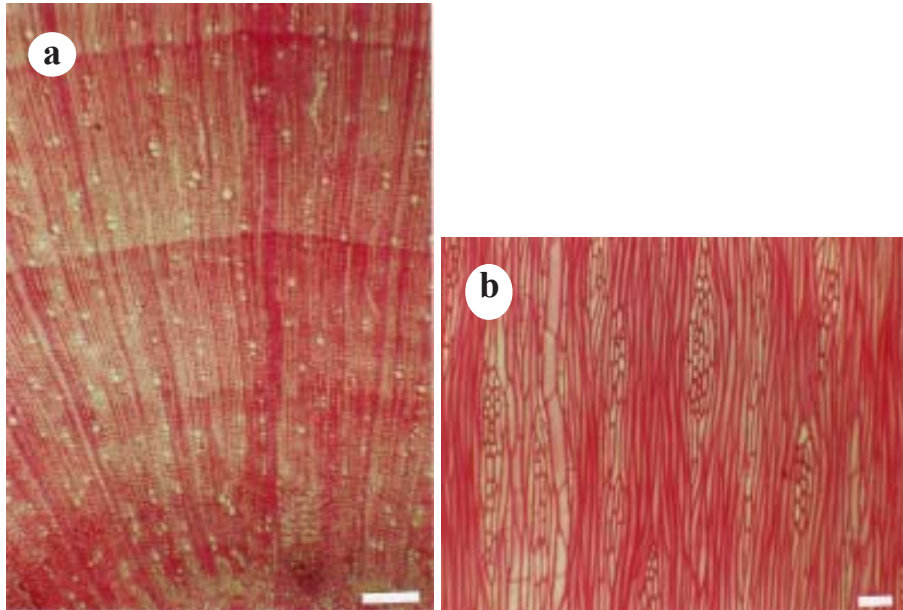


Fig. 9. *L. occultus*: a. Anillos de crecimiento claramente definidos (Barra = 300 μ m). b. Tendencia a estratificación de las fibras (Barra = 100 μ m).

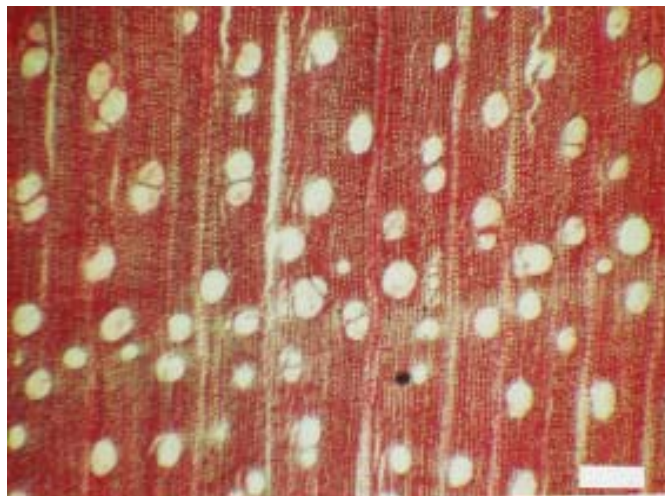


Fig. 10. *M. quadrangularis*: Poros solitarios, múltiples radiales de 2-3, abundantes tráquides (Barra = 100 μ m).

Ruilopezia marcescens (S. F. Blake) Cuatrec. (Fig. 11).

Anillos de crecimiento no definidos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, predominantemente múltiples radiales de 2-6. Platinas de perforación simples y ocasionalmente escalariformes con más de 10 barras. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas a medianas. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Depósitos de goma presentes, pocos. Fibras no septadas, paredes medianas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima paratraqueal escaso, poco; en series de 2-4 células. Radios homocelulares de células cuadradas o erectas. Tendencia a estratificación en fibras.

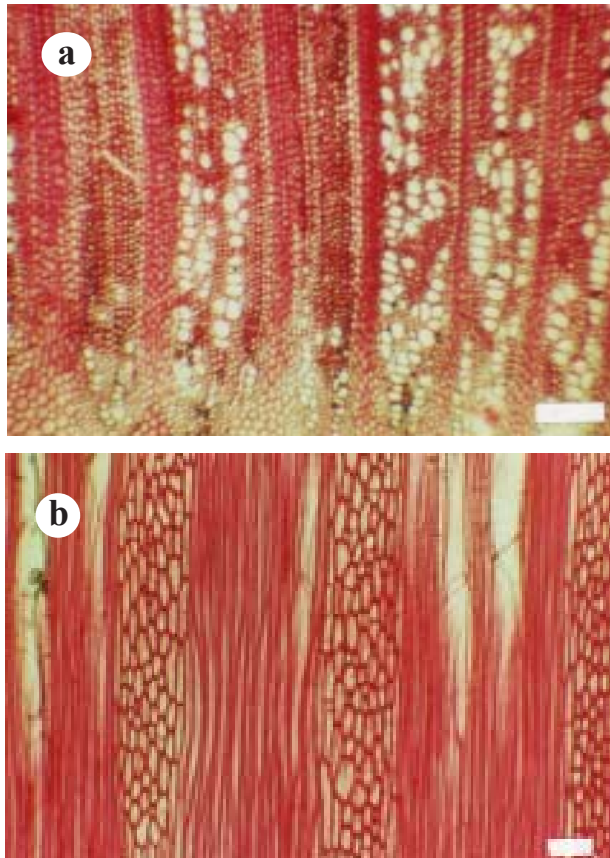


Fig. 11. **R. marcescens**: a. Poros predominantemente en múltiples radiales largos, numerosos (Barra = 300 μ m). b. Radios anchos, de células erectas; fibras con tendencia a estratificación (Barra = 300 μ m).

CARACTERÍSTICAS CUANTITATIVAS

En las tablas II y III se presentan los valores correspondientes a frecuencia y diámetro de poros, diámetro de punteaduras, longitud de elementos vasculares, altura, ancho y número de radios, longitud de fibras y la relación entre longitud de fibras y longitud de elementos vasculares. La frecuencia de poros mostró una alta variabilidad encontrándose los menores valores en **Montanoa quadrangularis** (8-17 poros por mm²); mientras que el máximo se registró en **Carramboa rodriguezii** (121 poros por mm²). Con relación al diámetro de poros, se encontró una relación inversa con la frecuencia de los mismos y los mayores tamaños correspondieron a **Montanoa quadrangularis** siendo esta especie la única donde el diámetro promedio de los poros estuvo por encima de 100 µm. De acuerdo a las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), todas las especies poseen poros pequeños (50-100 µm), excepto **Montanoa quadrangularis** la cual presenta poros medianos (100-200 µm). Respecto a la longitud de elementos de los vasos, los valores oscilaron entre 222 µm (**M. quadrangularis**) y 442 µm (**C. trujillensis**). Dichos valores ubican a las especies en las categorías de elementos vasculares cortos a medianos. La longitud de las fibras mostró sus menores valores en las especies del género **Libanothamnus**, mientras que el mayor promedio fue de 1176 µm y también correspondió a **C. trujillensis**. A nivel de radios, los menores promedios se observaron en las tres especies del género **Libanothamnus**. El resto de las especies presentaron radios con altura promedio mayor de 1 mm y en muchos casos, la altura del radio superó las dimensiones de las secciones utilizadas para la descripción.

Tabla II. Características cuantitativas de los vasos: Poros/mm², diámetro (Ø) de poros, diámetro (Ø) de punteaduras, longitud de elementos vasculares (LEV).

Especie	Poros/mm ²	Ø Poros (µm)	Ø Punteaduras (µm)	LEV (µm)
Carramboa badilloi	18-26	(60-)89-95 (-135)	7,5-12,5	(155-)287-387 (-495)
C. littlei	19	(75-)92(-110)	(7,5-)8,75-11,25	(185-)378 (-500)
C. pittieri	25-78	(45-)62-92 (-115)	(7,5-)8,75-11,25	(175-)302-306 (-435)
C. rodriguezii	121	(40-)61 (-85)	3,75-5	(285-)408 (-570)
C. tachirensis	79	(60-)77 (-110)	6,25-8,75	(275-)420 (-640)
C. trujillensis	24	(70-)96 (-120)	8,75-13,75	(340-)442 (-525)
Libanothamnus granatesianus	33	(40-)59 (-70)	(3,75-)5-6,25	(220-)328 (-435)
L. nerifolius	31-40	(50-)63-72 (-85)	10-12,5	(275-)366 (-510)
L. occultus	40	(35-)48 (-60)	3,75-5	(140-)244 (-295)
Montanoa quadrangularis	8-17	(75-)108-133 (-185)	(3,75-)5-7,5	(120-)222-292 (-450)
Ruilopezia marcescens	35	(50-)71 (-85)	6,25-7,5	(220-)377 (-590)

Tabla III. Características cuantitativas de fibras y radios.

Especie	Longitud de fibras (µm)	Radios/mm	Altura de radios (mm)	Ancho de radios (Nº células)	LF/LEV
Carramboa badilloi	(770-) 1029-1073 (-1300)	3-5	(600-) 1424-1998 (-4200)*	(2-) 3-4 (-6)	2,66-3,74
C. littlei	(820-) 1116 (-1300)	3-5	(740-) 2398 (-6870)*	3-7	2,95
C. pittieri	(520-) 694-897 (-1095)	2-3 (-6)	(750-) 2351 (-7830)	4-8	2,27-2,97
C. rodriguezii	(655-) 812 (-990)	3-5	*	3-9	2,30
C. tachirensis	(770-) 960 (-1140)	4-5	(590-) 1486 (-3500)*	(3-) 5-6	2,28
C. trujillensis	(930-) 1176 (-1470)	3-5	(1725-) 4670 (-8050)*	3-5	2,66
Libanothamnus granatesianus	(600-) 783 (-945)	(3-) 4	(560-) 1046 (-1580)	3-5	2,72
L. neriiifolius	(720-) 868-995 (-1350)	3-5	(330-) 654 (-1180)	2-5 (-6)	2,72-2,96
L. occultus	(490-) 644 (-895)	3-5	(365-) 964 (-1600)	3-7	2,64
Montanoa quadrangularis	(660-) 930-1114 (-1355)	2-5	(530-) 882-2432 (-7950)	3-6 (-9)	3,81-4,02
R. marcescens	(780-) 966 (-1270)	2-3(-4)	*	5-11	2,56

* = radios mayores que las dimensiones de la sección estudiada.

CLAVE DE IDENTIFICACIÓN

- 1a. Punteaduras radiovasculares diferentes a las intervasculares presentes 2
- 1b. Punteaduras radiovasculares exclusivamente similares a las intervasculares 6
- 2a. Fibras septadas presentes **M. quadrangularis**
- 2b. Fibras septadas ausentes 3
- 3a. Células envolventes presentes en algunos radios, parénquima vasicéntrico presente 4
- 3b. Células envolventes ausentes, parénquima paratraqueal vasicéntrico ausente 5
- 4a. Menos de 20 poros/mm², fibras mayores de 1 mm, 3-5 radios por mm **C. littlei**
- 4b. Más de 20 poros/mm², fibras menores de 1 mm, 2-3(-6) radios por mm **C. pittieri**
- 5a. Parénquima fusiforme presente **C. badilloi**
- 5b. Parénquima fusiforme ausente **C. trujillensis**
- 6a. Fibras localmente estratificadas 7
- 6b. Estructura estratificada ausente 10
- 7a. Anillos de crecimiento definidos **L. occultus**
- 7b. Anillos de crecimiento no definidos 8
- 8a. Poros predominantemente múltiples radiales de 3-5, arracimados; células envolventes ausentes 9
- 8b. Poros predominantemente solitarios y múltiples radiales de 2-3; células envolventes presentes **L. granatesianus**
- 9a. Punteaduras intervasculares grandes; radios < de 1 mm .. **L. neriifolius**
- 9b. Punteaduras intervasculares pequeñas a medianas, radios > de 1 mm **R. marcescens**
- 10a. Punteaduras intervasculares hasta 5 µm de diámetro **C. rodriguezii**
- 10b. Punteaduras intervasculares de 6,25-8,75 µm **C. tachirensis**

DISCUSIÓN

Las 11 especies estudiadas se ubican en dos subtribus de la tribu Heliantheae: la subtribu Espeletiinae (**Carramboa**, **Libanothamnus**, **Ruilopezia**) y la subtribu Ecliptiinae (**Montanoa**). La especie de la subtribu Ecliptiinae es fácil de diferenciar con relación al resto de las especies: platinas de perforación exclusivamente simples, presencia de fibras septadas y abundantes depósitos de tílides. Adicionalmente, en características cuantitativas también se encontraron diferencias, siendo **M. quadrangularis** la única especie donde la frecuencia de poros fue inferior a 20 poros/mm² y el diámetro promedio de los poros fue superior a 100 µm (Tabla II).

Los tres géneros de la subtribu Espeletiinae manifiestan una notable homogeneidad y con base en la estructura xilemática, es difícil tener una separación clara; sin embargo, algunos caracteres pueden permitir la diferenciación entre especies. En todas las especies se encontraron características comunes entre sí, destacando la presencia de platinas simples combinadas con escalariformes con más de 10 barras. Las principales diferencias observadas se remiten a características de las punteaduras intervasculares y radiovasculares. En **Libanothamnus** y **Ruilopezia**, las punteaduras intervasculares fueron exclusivamente alternas; mientras que en cuatro especies de **Carramboa** se presentaron como predominantemente alternas, combinadas con opuestas y algunas alargadas horizontalmente. Adicionalmente, en **Libanothamnus** las punteaduras fueron predominantemente pequeñas a diminutas (excepto en **Libanothamnus neriifolius** donde se presentan como grandes); mientras que en **Carramboa** y **Ruilopezia** variaron entre medianas y grandes, con la excepción de **C. rodriguezii** donde fueron diminutas. Tomando en consideración las principales características que podrían ayudar a separar **Carramboa** y **Libanothamnus** y relacionándolo con **R. marcescens**, se puede señalar que esta última especie presenta características cercanas a los dos géneros mencionados: se asemeja más a **Carramboa** en lo que respecta al tamaño de las punteaduras intervasculares y altura de los radios; pero con respecto al tipo de punteaduras radiovasculares y a la presencia de estructura estratificada se asemeja más a **Libanothamnus**.

En relación a otros trabajos que incluyen anatomía xilemática de los géneros estudiados, Torres (1979) señala que **Carramboa** y **Libanothamnus** se pueden diferenciar en base a los anillos de crecimiento, indicando que no se presentan en **Carramboa** y están bien marcados en **Libanothamnus**. Sin embar-

go, esta característica no se puede considerar lo suficientemente confiable, ya que en el material estudiado se confirmó lo indicado por Torres (1979) en cuanto a la ausencia de anillos en **Carramboia**, pero de las tres especies estudiadas de **Libanothamnus**, sólo **L. occultus** presentó anillos de crecimiento claramente definidos. Todo esto indica que esta característica no puede considerarse como adecuada para la diferenciación a nivel genérico, aunque pueda utilizarse para distinguir especies dentro del género **Libanothamnus**. Con respecto a las punteaduras intervasculares, en **Carramboia** se presentan punteaduras opuestas y transicionales, pero el tipo de punteadura más común es la alterna y por esta razón no se puede considerar como una característica confiable para la diferenciación genérica. A nivel de las punteaduras radiovasculares, los individuos del género **Libanothamnus** desarrollan punteaduras exclusivamente similares a las intervasculares, mientras que en **Carramboia** las punteaduras tienden a ser diferentes a las intervasculares, con la excepción de **C. tachirensis** y **C. rodriguezii** donde se manifiestan como similares.

Es importante mencionar que Torres (1979) alude la presencia de traqueidas en **C. rodriguezii** y **Libanothamnus**; sin embargo, en el material incluido en el presente estudio no se detectó este tipo celular; aún cuando las observaciones también se realizaron sobre tejido macerado.

De acuerdo con Carlquist (1966, 1989), en la familia Asteraceae es común la ocurrencia de paedomorfosis. Esto coincide con lo encontrado en el presente estudio, especialmente en el género **Carramboia**, donde se presentan radios formados exclusivamente o predominantemente por células erectas. También el tipo de punteadura intervascular en **Carramboia** es indicativo del desarrollo de paedomorfosis, así como la presencia de platinas escalariformes en baja proporción. El índice de Chattaway (longitud de fibras/longitud de elementos de los vasos) mostró valores aproximadamente similares en los géneros de la subtribu Espeletiinae (**Carramboia**, **Libanothamnus**, **Ruilopezia**) y notablemente superiores en la única especie estudiada de la subtribu Ecliptinae (**Montanoa quadrangularis**). Esto podría ser un indicativo de un mayor grado de especialización de **M. quadrangularis** con respecto al resto de las especies.

CONCLUSIONES

1) Las características del xilema secundario pueden ser un instrumento para diferenciar las especies de la subtribu Espeletiinae, a pesar de la alta homogeneidad que se observa entre los individuos de dicha subtribu. Sin embargo, es

necesario ampliar el número de especies e individuos por especie a estudiar, para determinar si se mantiene la posibilidad de identificación mediante este tipo de caracteres.

2) **Montanoa quadrangularis** (subtribu Ecliptiinae) muestra características que permiten diferenciarla claramente del resto de las especies estudiadas, por la presencia de fibras septadas y platinas de perforación exclusivamente simples.

3) Dentro de la subtribu Espeletiinae, las características más importantes para la separación de grupos están relacionadas con las punteaduras radiovasculares e intervascuales. La presencia de anillos de crecimiento había sido considerada como una característica importante para la separación de **Carrambo** y **Libanothamnus**; no obstante, el presente estudio indica que no tiene un grado de confiabilidad adecuada. Tomando en consideración que el presente trabajo incluye seis de las siete especies de **Carrambo** presentes en el país, según Badillo (1997), se puede afirmar que en este género no se desarrollan anillos de crecimiento; mientras que en **Libanothamnus** hay especies que presentan anillos y otras que no los presentan. De acuerdo a esto, la presencia de anillos pierde validez para la separación de estos dos géneros, pero puede considerarse como una característica valiosa para la separación de especies dentro del género **Libanothamnus**. No obstante, es necesario realizar nuevos estudios con un mayor número de individuos para corroborar la importancia de los anillos de crecimiento como carácter de separación genérica.

4) En los diferentes géneros estudiados se observaron características de paedomorfosis; especialmente en relación a los radios y, en el caso de **Carrambo**, las punteaduras intervascuales.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de Los Andes por el financiamiento otorgado a través del proyecto FO-555-04-01-B. A los profesores Gilberto Morillo (Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes) y Benito Briceño (Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes) por donar parte del material utilizado para el presente estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. of the Linnean Soc.* 141: 399-436.
- Aristeguieta, L. 2003. Estudio dendrológico de la flora de Venezuela. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XXXVIII. Caracas. 572 p.
- Aristeguieta, L. 1964. Flora de Venezuela: Compositae. Volumen X, Parte Primera. Instituto Botánico. Dirección de Recursos Naturales Renovables. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. 483 p.
- Badillo, V. 1997. Los géneros de las Compositae (Asteraceae) de Venezuela. Clave artificial para su identificación. *Ernstia* 6: 51-168.
- Carlquist, S. 1966. Wood anatomy of Composite: A summary, with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6: 25-44.
- Carlquist, S. 1989. Comparative wood anatomy. Springer-Verlag. Series in Wood Science. 436 p.
- Carlquist, S. 1965. Wood anatomy of Cynereae (Compositae). *Aliso* 6: 13-24
- Carlquist, S. 1964. Wood anatomy of Verronieae (Compositae). *Aliso* 54: 451-467.
- Carlquist, S. 1962. Wood anatomy of Senecioneae (Compositae). *Aliso* 5: 123-146.
- Carlquist, S. 1961. Wood anatomy of Inuleae (Compositae). *Aliso* 5: 21-37.
- Corothie, H. 1967. Estructura anatómica de 47 maderas de la Guayana Venezolana. Laboratorio Nacional de Productos Forestales. Universidad de Los Andes-Ministerio de Agricultura y Cría. Mérida, Venezuela. 125 p.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 1262 p.
- Franklin, G. 1937. Permanent preparations of macerated wood fibres. *Tropical Woods* 49: 21-22.

- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. n.s. 10: 219-332.
- Llamozas, S., R. Duno, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber y R. Ortiz. 2003. Libro rojo de la flora venezolana. PROVITA-Fundación Polar-Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas. 555 p.
- Luque, R. 2004. Estructura primaria del sistema radical de **Coespeletia** Cuatrec. Interciencia 29: 13-18.
- Morillo, G. y B. Briceño. 2007. Estudio sobre **Carramboa tachirensis** (Aristeo.) Cuatrec. (Asteraceae) y sus afines. Rev. Fac. Agron. (LUZ) 24: 475-481.
- Pérez, A. 1993. Anatomía e identificación de 40 maderas del bosque La Mucuy, estado Mérida, Venezuela. Revista Pittieria 20: 5-77.
- Rondón, J. 1993. Aspectos forestales de las artesanías del estado Mérida, Venezuela. Rev. Forest. Venez. 37: 85-105.
- Torres, F. 1979. Anatomía del xilema de Espeleinae Cuatrecasas. En: L. Salgado-Labouriau (Ed.). El medio ambiente páramo. Caracas. 101-115.

