

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES



**“ADAPTABILIDAD Y MESOMORFÍA DE LA MADERA DE 21
ESPECIES FORESTALES DEL PERÚ EN FUNCIÓN DE SU
SISTEMA CONDUCTIVO”**

TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL

ERIK PERCY ROJAS ARIAS

LIMA – PERÚ

2021

**La UNALM es titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación
(Art. 24 – Reglamento de Propiedad Intelectual)**

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES

**“ADAPTABILIDAD Y MESOMORFÍA DE LA MADERA DE 21
ESPECIES FORESTALES DEL PERÚ EN FUNCIÓN DE SU SISTEMA
CONDUCTIVO”**

TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL

ERIK PERCY ROJAS ARIAS

Sustentada y aprobada ante el siguiente jurado:

.....
Ing. Florencio Trujillo Cuéllar, Mg. Sc.
Presidente

.....
Ing. Aldo Joao Cárdenas Oscanoa, Mg. Sc.
Miembro

.....
Ing. Ignacio Larco Roca, M. Sc.
Miembro

.....
Ing. Manuel Chavesta Custodio, Dr.
Asesor

.....
Ing. Rolando Antonio Montenegro Muro, Mg.
Sc.
Co Asesor

DEDICATORIA

A mis padres Percy y Ricardina; y a mi hermana Yara, por su apoyo y palabras de aliento.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Manuel Chavesta Custodio y el Mg. Sc. Rolando Montenegro Muro por su asesoramiento y recomendaciones que hicieron posible la realización del presente trabajo de investigación.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv
I INTRODUCCIÓN	1
II REVISIÓN DE LITERATURA	2
2.1 Antecedentes de investigación.....	3
2.2 Anatomía de la madera.....	6
2.3 Xilema y transporte de agua.....	6
2.4 Ecoanatomía y mesomorfía.....	7
2.5 Adaptabilidad y mesomorfía	8
2.6 Sistema Conductivo	10
2.6.1 Seguridad y eficiencia en la conducción	11
2.7 Tipo de bosque.....	12
2.7.1 Bosques tropicales húmedos	12
2.7.2 Bosques secos.....	13
III MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1 Lugar de ejecución.....	14
3.2 Materiales y equipos	14
3.2.1 Materiales de laboratorio	14
3.2.2 Equipos de laboratorio	14
3.2.3 Materiales auxiliares	15
3.3 Metodología.....	15
3.3.1 Criterios de selección de especies.....	15
3.3.2 Especies en estudio	15
3.3.3 Medición y caracterización anatómica	16
3.3.4 Ecoanatomía	17
3.3.4.1 Índice de Vulnerabilidad (IV)	17

3.3.4.2	Índice de Mesomorfía (IM)	18
3.3.5	Procesamiento y análisis de datos	18
IV	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	19
4.1	Elementos anatómicos	19
4.1.1	Selva baja.....	25
4.1.2	Selva alta.....	26
4.1.3	Bosque seco.....	26
4.1.4	Variación de elementos anatómicos.....	27
4.2	Análisis descriptivo de variación de elementos anatómicos según tipo de bosque.....	29
4.2.1	Distribución de las principales características de los elementos vasculares	29
4.2.2	Distribución de las principales características de fibra y radios.....	31
4.3	Análisis descriptivo de la variación de elementos anatómicos a nivel de especie por tipo de bosque.....	33
4.3.1	Distribución de los elementos vasculares de las especies de Selva baja.....	33
4.3.2	Distribución de principales características de las fibras y radios de las especies de Selva baja.....	35
4.3.3	Distribución de principales características de los elementos vasculares de las especies de Selva alta.....	37
4.3.4	Distribución de principales características de las fibras y radios de las especies de Selva alta.....	39
4.3.5	Distribución de principales características de los elementos vasculares de las especies de Bosque seco	41
4.3.6	Distribución de principales características de las fibras y radios de las especies de Bosque seco	43
4.4	Comparación estadística de principales elementos anatómicos de especies por tipo de bosque.....	46
4.5	Índice de vulnerabilidad (IV) e Índice de mesomorfía (IV).....	48
4.6	Correlación de los rasgos anatómicos cuantitativos	55
4.7	Análisis de componentes principales.	56
4.8	Comparativo de resultados con investigaciones ecoanatómicas internacionales	58

V CONCLUSIONES.....	61
VI RECOMENDACIONES.....	62
VII REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	63
ANEXOS	70
Anexo 1. Lista de características microscópicas para identificación de madera - según IAWA	70
Anexo 2. Registro fotográfico de las especies contrastantes (sección transversal y tangencial) por tipo de bosque.....	72

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Especies según tipo de bosque	16
Tabla 2: Promedios de los elementos anatómicos según especie y tipo de bosque	20
Tabla 3: Prueba de ANVA y Kruskall-Wallis ($\alpha=0.05$)	46
Tabla 4: Valores de índice de vulnerabilidad y mesomorfía por especie	48
Tabla 5: Matriz de correlación de rasgos anatómicos cuantitativos	55
Tabla 6: Estudios revisados y designación para uso en el estudio	58

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las especies por tipo de bosque según característica anatómica evaluada	23
Figura 2. Distribución porcentual de individuos por categoría diámetro de poros por mm ² y zona de procedencia.....	24
Figura 3. Distribución porcentual de individuos por categorías de número de poros por mm ² y zona de procedencia	24
Figura 4. Distribución porcentual de individuos por categoría de longitud de elementos vasculares y zona de procedencia	25
Figura 5. Porosidad circular presente en <i>Cedrela odorata</i>	27
Figura 6. Boxplot de categoría de diámetro de poros según tipo de bosque.	30
Figura 7. Boxplot de categoría de frecuencia de poros según tipo bosque... ..	30
Figura 8. Boxplot de categoría de longitud de vasos según región tipo de bosque.....	30
Figura 9. Boxplot de categoría de longitud de fibra según tipo de bosque.	31
Figura 10. Boxplot de categoría de espesor de pared según tipo de bosque	31
Figura 11. Boxplot de categoría de altura de radios según tipo de bosque	31
Figura 12. Boxplot de categoría de diámetro de poros en las especies de selva baja.....	34
Figura 13. Boxplot de categoría de frecuencia de poros en las especies de selva baja. .	34
Figura 14. Boxplot de categoría de longitud de elementos vasculares en las especies de selva baja.....	35
Figura 15. Boxplot de categoría de longitud de fibras en las especies de selva baja.	36
Figura 16. Boxplot de categoría de espesor de pared de fibra en las especies de selva baja.....	36
Figura 17. Boxplot de categoría de altura de radios en las especies de selva baja.....	37
Figura 18. Boxplot de categoría de diámetro de poros en las especies de selva alta.....	38

Figura 19. Boxplot de categoría de frecuencia de poros en las especies de selva alta. ...	38
Figura 20. Boxplot de categoría de longitud de elementos vasculares en las especies de selva alta.	39
Figura 21. Boxplot de categoría de longitud de fibras en las especies de selva alta.	40
Figura 22. Boxplot de categoría de espesor de pared de fibra en las especies de selva alta.	40
Figura 23. Boxplot de categoría de frecuencia de radios en las especies de selva alta. .	41
Figura 24. Boxplot de categoría de diámetro de poros en las especies de bosque seco.	42
Figura 25. Boxplot de categoría de frecuencia de poros en las especies de bosque seco.	42
Figura 26. Boxplot de categoría de longitud de elementos vasculares en las especies de bosque seco.	43
Figura 27. Boxplot de categoría de longitud de fibras en las especies de bosque seco. .	44
Figura 28. Boxplot de categoría de espesor de pared de fibra en las especies de bosque seco.	44
Figura 29. Boxplot de categoría de altura de radios en las especies de bosque seco.	45
Figura 30. Índice de vulnerabilidad en zona de bosque húmedo (Selva Baja). A. Histograma de índice de vulnerabilidad. B. Boxplot de índice de vulnerabilidad.	49
Figura 31. Índice de vulnerabilidad en zona de bosque húmedo (Selva Alta). A. Histograma de índice de vulnerabilidad. B. Boxplot de índice de vulnerabilidad.	50
Figura 32. Índice de vulnerabilidad en zona de bosque seco (Costa Norte). A. Histograma de índice de vulnerabilidad. B. Boxplot de índice de vulnerabilidad.	51
Figura 33. Índice de mesomorfía en zona de bosque húmedo (Selva Baja). A. Histograma de índice de mesomorfía. B. Boxplot de índice de mesomorfía.	52
Figura 34. Índice de mesomorfía en zona de bosque húmedo (Selva Alta). A. Histograma de índice de mesomorfía. B. Boxplot de índice de mesomorfía.	53
Figura 35. Índice de mesomorfía en zona de bosque seco (Costa norte). A. Histograma de índice de mesomorfía. B. Boxplot de índice de mesomorfía.	54
Figura 36. Análisis de componentes principales para las variables cuantitativas.	57
Figura 37. Diagrama de barras de índice de vulnerabilidad en diferentes ecosistemas .	59
Figura 38. Diagrama de barras de índice de mesomorfía en diferentes ecosistemas	60

Figura 39. Especies de Selva Baja. <i>Cedrela odorata</i> (A, B) Sección transversal y tangencial; <i>Calycophyllum spruceanum</i> (C, D) Sección transversal y tangencial.....	72
Figura 40. Especies de Selva Alta. <i>Aspidosperma macrocarpon</i> (A, B) Sección transversal y tangencial; <i>Sterculia frondosa</i> (C, D) Sección transversal y tangencial. .	73
Figura 41. Especies de Bosque Seco. <i>Handroanthus chrysanthus</i> (A, B) Sección transversal y tangencial; <i>Pithecellobium multiflorum</i> (C, D) Sección transversal y tangencial.....	74

RESUMEN

La ecoanatomía se basa en la correlación que existe entre los factores ambientales y algunas características anatómicas, las cuales pueden ser consideradas como estrategias adaptativas de las plantas. Para conocer la tendencia en la variación de los elementos anatómicos de la madera de acuerdo a factores ambientales en distintos tipos de bosque del Perú, se estudiaron 21 especies. Los resultados sugieren que los elementos anatómicos cuantitativos que más se ven afectadas por las condiciones ambientales de una zona son: diámetro de poros, la altura de radios, la longitud de vasos y la longitud de fibras. Por el contrario, el rasgo anatómico que no presenta una relación clara con las condiciones ambientales fue la frecuencia de poros. Para estudiar la adaptación del sistema de conducción de las especies a las condiciones del medio se emplearon los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977) que actúan como indicadores del grado de adaptación de latifoliadas a su hábitat, al evaluar el nivel de resistencia a la sequía y mesomorfía respectivamente. Los valores de índice de vulnerabilidad (IV) determinan que *Geoffroea decorticans* (2,1) y *Handroanthus chrysanthus* (1,0) del bosque seco, son las especies que presentan mayor resistencia a la sequía. Para el caso del índice de mesomorfía (IM) *Cedrelinga cateniformis* (90533,8) y *Ceiba pentandra* (23253,9), especies de bosque húmedo de selva baja, muestran el mayor grado de comportamiento mesomórfico. Del total de especies evaluadas se observó que aquellas pertenecientes a los ecosistemas de bosque húmedo presentan un comportamiento mesomórfico marcado y por tanto, un sistema de conducción orientado hacia la eficiencia en el transporte del agua, con vulnerabilidad al estrés hídrico.

PALABRAS CLAVES: Ecoanatomía, anatomía de la madera, tipos de bosque, índice de vulnerabilidad y mesomorfía.

ABSTRACT

Ecoanatomy is based on the correlation that exists between environmental factors and some anatomical features, which can be considered as adaptive strategies of plants. To know variation trends of wood anatomical elements according to environmental factors in different types of forest of Peru, 21 species were studied. The results suggest that the quantitative anatomical features most affected by the environmental conditions of an area are: vessel diameter, ray height, vessel length and fiber length. By contrast, the anatomical feature that did not show a clear relationship with environmental conditions was the vessels frequency. To study the adaptation of the conduction system of the species to the environmental conditions, the vulnerability (IV) and mesomorphy (IM) indexes proposed by Carlquist (1977) were used, which act as indicators of the degree of adaptation of broadleaves to their habitat, when evaluating the level of resistance to drought and mesomorphy respectively. The vulnerability index values (VI) determine that *Geoffroea decorticans* (2,1) and *Handroanthus chrysanthus* (1,0) from the dry forest are the species that present the greatest resistance to drought. In the case of the mesomorphy index (MI) *Cedrelinga cateniformis* (90533,8) and *Ceiba pentandra* (23253,9), species of lowland tropical rainforest, show the highest degree of mesomorphic behavior. Of the total of evaluated species, they apply that belong to the rainforest ecosystems, they present a marked mesomorphic behavior and therefore, a conduction system oriented towards efficiency in water transport, with vulnerability to water stress.

KEY WORDS: Ecoanatomy, wood anatomy, types of forest, vulnerability and mesomorphy index.

I. INTRODUCCIÓN

La madera es producto de la división celular del cambium vascular. El tejido xilemático originado a partir del cambium, está constituido por un conjunto de células que han pasado por diferentes etapas de desarrollo siendo afectadas por diversos factores como el sitio, condiciones ecológicas, manejo, genética y edad de los árboles. De modo que la vegetación que se halla en equilibrio con el ambiente, representa una expresión integrada de los efectos de tales factores ambientales y su componente genético; por lo que, se pueden determinar cambios cualitativos o cuantitativos en la vegetación, en su morfología y en la estructura de sus tejidos.

Es así que el comportamiento de la madera de esta vegetación resulta ser un reflejo de sus características anatómicas debido a la conformación de entramados celulares anisotrópicos con contenidos químicos variables, termina por experimentar diferentes respuestas en cuanto a sus propiedades, y por ende su posible uso y valor económico (Paz, 2008). En este sentido, la ecoanatomía permite conocer sobre la adaptabilidad y mesomorfía de las especies leñosas y establecer las relaciones causales que determinan su desarrollo en diversos ámbitos ecológicos así como conocer los requerimientos adecuados para una mejor respuesta en cuanto a rendimiento y calidad.

Siendo el bosque tropical un depósito grande de la diversidad biológica del mundo, las especies maderables que allí se encuentran son de gran importancia ecológica, cultural y económica. Debido al valor económico se ha llevado a una explotación desmedida sobre algunas de ellas, lo cual amenaza sus poblaciones. Por ello es necesario analizar las estrategias de adaptabilidad y mesomorfía que desarrollan las especies maderables para sobrevivir a los cambios ambientales y con base en ello poder establecer medidas de conservación y restauración de los ecosistemas, como la selección de especies con rasgos funcionales adecuados que permitan el establecimiento de plantaciones de restauración y/o sistemas agroforestales (SERFOR, 2018).

A la fecha, existen pocos estudios en la región tropical en los que se evalúa la relación entre la anatomía de la madera y factores climáticos; de lo poco hallado se conoce que las características anatómicas se encuentran influenciadas por los factores climáticos y pueden ser consideradas como parte de las estrategias adaptativas de las especies al medio físico en el que crecen. Por ello, el estudio de las características anatómicas de la madera a nivel ambiental y socioeconómico busca determinar cómo estas características afectan el crecimiento en su medio natural, información de interés en la toma de decisiones del manejo forestal, teniendo en cuenta la ecología de la especie (Armijos *et. al.*, 2017). Ello permitirá elegir el mejor medio para una especie, siendo favorecidas las comunidades aledañas a las zonas, en términos de productividad del bosque; de los productos maderables y no maderables, además de los proporcionados por la flora y fauna existente.

El objetivo del presente trabajo es determinar la capacidad de adaptación al medio físico y mesomorfía del leño de 21 especies forestales de las tres zonas del Perú en función de sus sistemas de conducción, a partir de la caracterización cuantitativa de la estructura anatómica de la madera y la determinación de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Antecedentes de investigación

La estructura de la madera, es influenciada por la genética de la especie y por el comportamiento adaptativo que esta tenga en condiciones naturales cambiantes como: cambio de uso del suelo, cambio climático, afectación de ecosistemas naturales, entre otros. Estas condiciones actúan sobre las especies generando variaciones en su estructura anatómica. La identificación de las características que son afectadas por estos factores ambientales, permite obtener información de la especie, acerca de su crecimiento y al mismo tiempo, de su adaptabilidad y mesomorfía a los cambios producidos por estos fenómenos (Montaño *et. al.*, 2011).

Los estudios sobre ecoanatomía de la madera, en la región tropical son pocos. Las investigaciones han buscado establecer las bases para estudios de ecoanatomía como Carlquist (1977), Barajas-Morales (1985) y Pérez (1989) se limitaron más a una descripción general de los conceptos. Otros autores como Polanco & Grande (2009), Giménez *et. al.*, (2015), Parra (2010), Quintanar *et. al.*, (2009); han desarrollado estudios que se limitaron a caracterizaciones anatómicas y cálculos de índices. Finalmente, estudios como los de León (2005) y Montaño *et. al.*, (2017) junto a investigaciones recientes como Ruiz (2018) se han centrado más a análisis ecoanatómicos pero limitados a una región particular en especial ecosistemas secos o húmedos.

En el panorama nacional, aún no se han reportado resultados de investigaciones en ecoanatomía o de temas afines, en relación a las especies leñosas representativas de nuestros ecosistemas tropicales.

Dado que la ecoanatomía establece relaciones entre los factores ambientales y la estructura de la madera, los enfoques de estudios han sido de diversa naturaleza (León, 2005). Algunos autores han realizado estudios para zonas de vida específicas y sus especies encontrando variaciones en sus elementos anatómicos. Otros trabajos se han enfocado en el estudio de la ecoanatomía por familias, géneros o especies en ciertas zonas de vida.

En relación a los ecosistemas, León (2005) estudió la anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical en 51 individuos, encontrando un predominio en los caracteres anatómicos orientados a la eficiencia en la conducción. El tamaño de poros, números de vasos y los índices de vulnerabilidad y mesomorfía determinaron que los individuos eran del tipo mesomórfico. Polanco & Grande (2009) al realizar un análisis ecoanatómico en un bosque altoandino con 40 especies encontraron que además de la influencia de las características ecológicas, también existe una estrecha relación entre las características anatómicas y el grado de evolución de las especies a nivel de la agrupación de poros, el tipo de perforación del vaso y punteaduras intervasculares; altura, número de células de ancho, estratificación y tipos de células que conforman el radio y tipo de fibras.

Cosmo (2012) en un bosque húmedo premontano estudió la anatomía de la madera de 19 especies mediante la medición de diámetro de vasos, frecuencia de vasos, agrupación de vasos, área del xilema ocupado por vasos, longitud de elementos vasculares, longitud de fibras, grosor de fibras, ancho de fibras, altura y ancho de radios y el cálculo de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía, encontró que las especies tenían características anatómicas orientadas hacia la eficiencia del transporte de agua. Igualmente, León (2014) al evaluar los elementos xilemáticos de conducción en 69 especies en la zona de transición de bosque seco a húmedo tropical, encontró que el diámetro y frecuencia de vasos y tamaño de punteaduras mostraron una tendencia hacia la eficiencia del sistema de conducción.

Por otro lado, Montaña-Arias *et. al.*, (2017) realizaron el estudio del género *Mimosa* encontrando que los taxa tenían un leño adaptado a resistir periodos de escasez de agua. Los elementos como: diámetro tangencial de vasos pequeño, longitud corta, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares ornamentales, y presencia de traqueidas vasicéntricas son los que contribuyeron a la seguridad en el transporte de agua. Giménez *et. al.*, (2015) al estudiar la anatomía comparada del género *Schinopsis* en tres especies encontró tendencias mesomórficas y xeromórficas por efecto de la distribución natural y la disponibilidad hídrica de cada especie. También Parra (2010) al trabajar con especies Lauraceas encontró que diámetro de poros medianos, baja frecuencia, longitud de vasos largos, punteaduras intervasculares de grandes a medianas, platinas de perforación simple eran predominantes y contribuían a la mesomorfía de la especie, y en consecuencia a la eficiencia en la conducción hidráulica. Finalmente, Araque & León (2006) en *Spondias mombin* identificaron que la especie poseía un comportamiento xilemático mesomórfico, afectado principalmente por la frecuencia de poros, y un sistema de conducción orientado a la eficiencia sin ser afectado por el microclima, demostrando una elevada adaptabilidad.

2.2 Anatomía de la madera

García *et. al.*, (2003) señala que la madera es el conjunto de tejidos del xilema que forman el tronco, las raíces y las ramas de los vegetales leñosos, excluida la corteza; que varía a nivel de un mismo individuo, y aún más si pertenecen a distintos ámbitos geográficos. En ese sentido, para lograr la identificación de la madera y llegar a conocer el árbol o planta que lo produce, es que se recurre al análisis de la estructura anatómica de la pieza en evaluación.

En el caso de especies latifoliadas, JUNAC (1989) destaca su estructura particular por su mayor complejidad que las coníferas. Las latifoliadas cuentan con fibras que presentan puntuaciones para el paso de nutrientes, además cumplen el papel del sostén del leño. Asimismo, cuentan con vasos que son elementos de conducción de agua y sales minerales; que se constituyen de células tubulares unidas por sus extremos, generalmente abiertos y que en algunas especies pueden llegar a conformar el 50% de su volumen de la madera. Las células de parénquima se emplean para la conducción y almacenamiento de nutrientes, y se hallan en el sentido transversal y longitudinal; cabe señalar que ocasionalmente se pueden encontrar canales gomíferos, formados por células especializadas de parénquima ubicadas longitudinalmente o dentro de los radios medulares.

2.3 Xilema y transporte de agua

Loepfe *et al.*, (2007) señalan que la madera es uno de los dos tejidos de transporte de largas distancia en las plantas, proporcionando una vía de baja resistencia para el movimiento de agua desde las raíces hasta las hojas. Sus propiedades determinan la cantidad de agua que puede ser transportada y transpirada y; al mismo tiempo, la vulnerabilidad de la planta para el transporte por disfunciones (la formación y propagación de émbolos) asociados a factores de estrés importantes, como las sequías y las heladas. Tanto la eficiencia del transporte y la seguridad máxima contra la embolia se les atribuye a las propiedades de los conductos individuales (vasos) o de la membrana de las perforaciones conectadas. Sin embargo, hay que considerar el hecho de que los conductos de la madera constituyen una red, que probablemente afecte sus propiedades de transporte en general, así como la propagación de

la embolia través del xilema, ya que, según la hipótesis de la circulación de fluidos a nivel de un canal, la embolia causada por la sequía se propaga como un proceso de contacto; es decir, entre los conductos vecinos.

El mismo autor agrega que en la actualidad, resulta importante un enfoque de la madera que tenga en cuenta sus propiedades a nivel de sistema, incluyendo la conectividad de la red xilema. Así la conductividad hidráulica máxima y la vulnerabilidad a la embolia aumentan con la conectividad de la red xilema. Esto puede explicarse por el hecho de que la conectividad determina la fracción de todas las trayectorias o conductos realmente disponibles para el transporte de agua y la propagación de las embolias potenciales, por los que ya no se puede interpretar como la simple suma de sus conductos (vasos), debido a la disposición espacial de los conductos en la red madera que influye en las principales propiedades funcionales de este tejido.

2.4 Ecoanatomía y mesomorfía

La ecoanatomía se define como la ciencia que permite analizar la estructura interna de la madera con el fin de conocer su variación frente a los cambios ambientales y encontrar relaciones que pueden ser consideradas estrategias adaptativas. Al respecto, se ha analizado el efecto de algunos parámetros ambientales como la disponibilidad de agua, estacionalidad, latitud, longitud y altitud sobre los caracteres anatómicos de la madera; por ejemplo, el diámetro de los vasos y el número de vasos por área se relaciona con la altitud; y la longitud de los elementos de vaso con la disponibilidad de agua; entre otros (Montaño *et. al.*, 2017).

La mesomorfía es el comportamiento que exhiben las plantas a la humedad del medio circundante; y que se expresa por medio de las estrategias adaptativas que desarrolla la anatomía de la madera para contribuir al éxito de la supervivencia en las condiciones ambientales reinantes (Parra, 2010).

Montaño *et. al.*, (2011) indican también que el análisis del efecto de algunos factores ambientales como humedad, temperatura, estacionalidad, altitud y distribución geográfica, sobre características anatómicas cuantitativas y cualitativas ha permitido entender cómo se

desarrollan cambios adaptativos funcionales por parte de las plantas a los cambios ambientales. El mismo autor señala que la altitud y el clima son dos factores que tienen influencia directa sobre la anatomía de la madera, donde los elementos vasculares más cortos se encuentran en localidades frías y secas y los más largos en localidades húmedas y cálidas.

Asimismo, Carlquist (1977) halló que los elementos vasculares de la madera de las especies estaban influenciados por la xeromorfía y mesomorfía de sus hábitats. León (2005) añade que el estudio de la influencia de los factores ambientales se enfoca en los elementos vasculares debido a que su principal función dentro del tejido xilemático, es el transporte de agua.

Es debido a esto que los estudios ecoanatómicos adquieren importancia, ya que permiten determinar la variación de las estructuras anatómicas de especies forestales en diferentes ambientes, además que permiten conocer la seguridad y eficiencia del transporte del agua (León, 2005).

2.5 Adaptabilidad y mesomorfía

Carlquist (1977) señala que la anatomía xilemática es una buena herramienta para determinar las tipologías ecológicas y establece los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) indicando que valores mayores de la unidad para el índice de vulnerabilidad y mayores de 200 para el de mesomorfía corresponden a tipologías mesomórficas, mientras que valores inferiores a lo señalado son indicativos de tipologías xeromórficas. Valores menores a los señalados indican mayor seguridad conductiva (menor vulnerabilidad a la cavitación).

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 (Zhang *et. al.*, 1992), es lógico pensar que los estudios ecoanatómicos estén orientados hacia aspectos relacionados con los elementos de conducción (León, 2005).

Sin embargo, los mismos estudios también consideran que el rasgo xeromórfico afecta las tendencias ecológicas. Individuos xerofíticos según Andersen *et. al.*, (2006), son vegetales que crecen en hábitats áridos y cuya transpiración disminuye a un mínimo bajo condiciones de deficiencia hídrica. Estas plantas pueden desarrollar caracteres estructurales que son adaptaciones particulares y específicas a hábitats áridos. Tales plantas reciben la denominación de xeromórficas. Además, cabe señalar, que el xeromorfismo no está limitado solo a las xerofitas; ya que no todos los xerofitos poseen necesariamente caracteres xeromórficos.

De igual manera, otros aspectos relacionados a características de sitio generan efectos sobre estas tendencias. Árboles que crecen en ambientes muy pobres en nutrientes o en condiciones extremas, ya sean frías o secas, alcanzan una altura máxima que es menor que la de los árboles que crecen en condiciones más favorables. Las condiciones adversas reducen la tasa de crecimiento del árbol que se traduce en la formación de menos madera nueva cada año. El resultado es que una mayor proporción de esta madera, formada en condiciones ambientales más extremas, resulta en madera tardía que tiene células más estrechas, lo que se traduce en una menor conductividad hidráulica. La consecuencia es que tanto el crecimiento como, la altura, se ven reducidas (Fahn, 1978).

Lo mencionado ayuda a explicar por qué especies de árboles como la secuoya de las costas americanas del Pacífico y algunos eucaliptos del bosque templado australiano son las de mayor altura en el mundo. El clima en ambas áreas es ideal para una actividad vegetativa que dura prácticamente todo el año, los suelos son fértiles en ambas áreas. La evidencia sugiere que la limitación de los aportes de agua a las hojas es la causa más severa que limita el crecimiento en altura de estos árboles. Sin embargo, la altura no lo es todo y muchas especies de árboles han adoptado una estrategia de escaso crecimiento en altura. Así, especies de árboles perennifolios prosperan con éxito en los estratos inferiores de algunos bosques bajo el vuelo de otras especies de mayor envergadura (Gracia, 2000).

Por otro lado, Carlquist (1977) sostiene que caracteres anatómicos como la gran longitud de los vasos con placas perforadas escalariformes reduce la resistencia al paso del agua; los elementos de vasos cortos y estrechos, con paredes gruesas, aumentan la resistencia al paso del agua por presión negativa, tal como ocurre en los ambientes xerofíticos. Las plantas con

perforaciones escalariformes se consideran desventajosas al compararlas con las de perforación simple debido a la resistencia que ofrecen a la circulación del agua. Las maderas con perforaciones escalariformes son raras en plantas de lugares xerofíticos y no se ha encontrado en plantas que crezcan en los desiertos. En ambientes mesomórficos, el leño con esta característica no parece factor limitante para su éxito evolutivo, debido a la poca velocidad del agua que recorre los vasos.

2.6 Sistema Conductivo

Aspectos estructurales del tejido xilemático, como el diámetro, longitud, frecuencia y agrupamiento de sus células conductoras, permiten estimar el grado de seguridad (menor vulnerabilidad a la cavitación) o de eficiencia conductiva que presentan las especies en determinado sitio o etapa de su desarrollo. La disposición de los poros en el tejido leñoso es consecuencia de dos fuerzas de selección contrapuestas: la eficiencia conductora del agua y la seguridad en la conducción de la misma (Moglia & López, 2001).

Dependiendo del hábitat de las especies, serán las estrategias que desarrollen las plantas para optimizar y asegurar la conducción de agua. No obstante, existen otros caracteres que dan información acerca de la tolerancia de las especies a la sequía, como es el caso de los vasos agrupados que confieren una mayor seguridad en la conducción de agua (Moglia & Giménez, 1998).

El diámetro de los poros, tipo de platinas de perforación, frecuencia de vasos, longitud de elementos vasculares, longitud total de vasos y tipos de fibras han sido discutidas en términos de seguridad y eficiencia en el transporte de agua. Tanto la eficiencia o máxima conductividad como la seguridad están fuertemente relacionadas con el diámetro y frecuencia de vasos, habiéndose observado que un aumento del diámetro de los poros incrementa notablemente la eficiencia en cuanto a conducción, pero al mismo tiempo disminuye la seguridad (León, 2005).

Las plantas tienen comportamientos exploratorios para sobrevivir al optimizar la búsqueda de agua y recursos alimenticios garantizando su reproducción, crecimiento y desarrollo

principalmente en respuesta a señales ambientales extendiendo así sus límites hacia medios favorables (Cassab & Sánchez, 2006).

Según Holbrook & Zwieniecki (1999), en coníferas, las traqueidas de la madera pueden ser mucho más que simples tubos inertes que conducen el agua. Según estos autores constituyen un sofisticado sistema para regular la conducción de agua a aquellas partes de la planta que más la requieren. Esta conducción preferencial de agua implica el transporte de las moléculas a través de las perforaciones. En este transporte interviene la membrana central compuesta de celulosa e hidrogeles de pectina que sirve para mantener adheridas las paredes de las células contiguas. Una de las propiedades de los hidrogeles formados por polisacáridos como la pectina radica en el aumento de volumen debido a la imbibición. Cuando las pectinas se hidratan, las punteaduras se obstruyen dificultando el paso de agua, pero cuando las pectinas se deshidratan y contraen, las punteaduras permanecen abiertos permitiendo el flujo de agua hacia las partes menos hidratadas de la planta. Este notable control de flujo en el interior de la planta puede contribuir a regular la respuesta de la planta a las condiciones de sequía.

En definitiva, la arquitectura hidráulica de la madera de una especie entonces puede entenderse como una de las estrategias de adaptación al ambiente donde se desarrolla y por ello puede ser interpretada desde una perspectiva ecológica que permite estimar el grado de seguridad o eficiencia de conductividad que presentan las especies en determinado sitio o etapa de su desarrollo (Medina *et. al.*, 2013).

2.6.1 Seguridad y eficiencia en la conducción

Montaño *et. al.*, (2017) indica que la seguridad y eficiencia en la conducción de agua está limitada por las características anatómicas de la especie, así como los valores de índice de vulnerabilidad y mesomorfía. Por lo general se reconoce que los individuos xerófitos optan por la seguridad mientras que los mesofíticos por la eficiencia; sin embargo, este comportamiento no es concluyente dada la variabilidad que puede existir a nivel de los factores mencionados.

2.7 Tipo de bosque

León (2013) indica que el establecimiento exitoso de las especies en un lugar depende de las condiciones anatómicas que esta tenga para adaptarse a las condiciones ambientales del sitio. Factores como el suelo, la temperatura, la disponibilidad de agua y aireación del suelo, la luz y dióxido de carbono para la fotosíntesis y elementos para el equilibrio nutricional, tienen una influencia directa en el tipo de comunidad vegetal que se vaya a establecer (Cosmo, 2012).

2.7.1 Bosques tropicales húmedos

Begazo (2018) señala que este tipo de bosques se conocen como selvas, caracterizadas por no pasar de periodos de escasez (posee precipitaciones mayores a 1500 mm llegando a 3000 – 5000 mm) y poseer condiciones bastante cálidas (25-27 °C con máximo de 35 °C). Asimismo, posee una alta cantidad de especies distribuidas en múltiples capas vegetativas que constituyen un hábitat complejo.

La vegetación se encuentran cinco estratos (superior de árboles emergentes, árboles que alcanzan el dosel, subdosel, sotobosque y basal); se presentan formas de crecimiento tales como: epifitismo, lianas, estranguladoras, parásitas, saprófitas. Las características comunes en los árboles incluyen bambas, o raíces tablares, hojas grandes, ápices acuminados en las hojas, corteza delgada, y frutas grandes y carnosas. Los suelos que presentan son predominantemente los oxisoles, suelos estériles, muy lavados y lixiviados (Palacios, s.f.).

Para las especies de ecosistemas tropicales húmedos como la selva alta y baja, Parra (2010) señala que en su mayoría presentan un comportamiento orientado a la eficiencia por encima de la seguridad en lo que respecta al transporte de agua que se evidencia por valores de índice de vulnerabilidad y mesomorfía altos (por encima de la unidad y de doscientos respectivamente).

2.7.2 Bosques secos

Angulo (2009) caracteriza a los bosques secos como ambientes que se desarrollan en llanuras y laderas donde la vegetación crece rala y achaparrada dominada principalmente por Algarrobos (*Prosopis pallida*) y sapotes (*Capparis scabrida*) soportando condiciones climáticas extremas que incluyen precipitaciones escasas (100-500 mm) y temperaturas medianamente altas (24-28 °C).

Gómez (2013) indica que el bosque seco 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.

Por otro lado, León (2014) añade que para el caso del bosque seco la información de su ecoanatomía es limitada en comparación al bosque húmedo. Sin embargo, el mismo autor agrega que especies forestales de ambientes secos tienden a un comportamiento mixto, entre el garantizar la eficiencia en la conducción de agua a costa de su seguridad y viceversa en base a la estación climática.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Lugar de ejecución

El estudio se realizó en el Laboratorio de Anatomía de la Madera del Departamento Académico de Industrias Forestales, de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM).

3.2 Materiales y equipos

3.2.1 Materiales de laboratorio

- Placas histológicas de las especies mencionadas (Tabla 1) provenientes del Laboratorio de Anatomía de la UNALM.
- Placas de macerado de las especies mencionadas (Tabla 1) provenientes del Laboratorio de Anatomía de la UNALM.

Las muestras empleadas para la obtención de las placas de estudio provinieron del bosque natural, de individuos que se extrajeron tomando en consideración el diámetro mínimo de corta.

3.2.2 Equipos de laboratorio

- Microscopio binocular Leica DM 750 con cámara ICC50 HD acoplada.
- Computadora con software Leica Application Suite (LAS) y R-Project

3.2.3 Materiales auxiliares

- Computadora
- Material de escritorio

3.3 Metodología

3.3.1 Criterios de selección de especies

Las especies fueron seleccionadas con base a los criterios que se mencionan a continuación:

- Importancia comercial como especie forestal con fines aprovechables según la Lista Oficial de Especies Forestales del SERFOR (2018).
- Importancia ecológica dentro de su ecosistema según Inventario Nacional Forestal del SERFOR (2017) y otros documentos de alcance nacional, regional y/o local.

3.3.2 Especies en estudio

En la Tabla 1 se indican las siete especies forestales por tipo de bosque según los criterios señalados.

Tabla 1: Especies según tipo de bosque

Nº	Nombre común	Nombre científico	Familia	Tipo de bosque
1	Capirona	<i>Calycophyllum spruceanum</i> (Benth.) Hook.f. ex K.Schum.	Rubiaceae	
2	Cedro	<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	Bosque húmedo tropical (Selva baja)
3	Tornillo	<i>Cedrelinga cateniformis</i> (Ducke) Ducke	Fabaceae	
4	Lupuna	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae	
5	Bolaina	<i>Guazuma crinita</i> Mart.	Malvaceae	
6	Azúcar huayo	<i>Hymenaea oblongifolia</i> Huber	Fabaceae	
7	Quinilla	<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	Sapotaceae	
8	Pumaquiro	<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.	Apocynaceae	
9	Cedro de altura	<i>Cedrela montana</i> Moritz ex Turcz.	Meliaceae	Bosque húmedo tropical (Selva alta)
10	Tulpay	<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	Moraceae	
11	Requia negra	<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.	Meliaceae	
12	Huamansamana	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	Bignoniaceae	
13	Topa	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Malvaceae	
14	Huarmi caspi	<i>Sterculia frondosa</i> Rich.	Malvaceae	
15	Palo santo	<i>Bursera graveolens</i> (Kunth) Triana & Planch	Burseraceae	
t16	Zapote	<i>Capparis scabrida</i> Kunth	Capparaceae	Bosque seco (Costa norte)
17	Almendro	<i>Geoffroea decorticans</i> (Hook. & Arn.) Burkart	Fabaceae	
18	Guayacán	<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O.Grose	Bignoniaceae	
19	Angolo	<i>Pithecellobium multiflorum</i> (Kunth) Benth.	Fabaceae	
20	Algarrobo	<i>Prosopis pallida</i> (Willd.) Kunth	Fabaceae	
21	Ébano	<i>Zizyphus thyrsoiflora</i> Benth.	Rhamnaceae	

3.3.3 Medición y caracterización anatómica

Las mediciones de los elementos anatómicos, se realizó utilizando un microscopio Leica asociado al Software Leica Laz. El nivel de aumento requerido varió según elemento leñoso a medir. Se tomaron 25 mediciones de cada elemento anatómico por cada uno de los 4 árboles por especie acorde a lo propuesto por el IAWA (1989). Se obtuvo las mediciones de diámetro y longitud de vasos; espesor, longitud y diámetro de fibras.

Asimismo, se realizó la medición del diámetro tangencial de poros y número por mm²; número de células, ancho, altura y número por mm de los radios.

Wodzicki (2001) señala que existen rasgos anatómicos que tiene una estrecha relación con la ecoanatomía, en particular las características de los elementos del vaso que son más sensibles a modificarse en respuesta a cambios en su medio como el grado de humedad del suelo y factores como el clima, altitud, latitud entre otros. Por lo expuesto, los principales indicadores medidos fueron:

- Número de vasos (Frecuencia de poros) /mm² (nv)
- Diámetro tangencial de vasos (dv)
- Longitud de vasos (lev)

Para la descripción y análisis de caracteres se siguió la clasificación propuesta por el IAWA (1989) (ANEXO 1).

La estructura microscópica de la madera para las especies más contrastantes se registró mediante la toma de microfotografías (ANEXO 2), utilizando una cámara Leica ICC50 HD acoplada a un microscopio Leica DM 750 y conectada a una computadora.

3.3.4 Ecoanatomía

Se calcularon los siguientes índices conforme a Carlquist (1977):

3.3.4.1 Índice de Vulnerabilidad (IV)

$$IV = dv/nv \dots \dots \dots (1)$$

Donde:

dv = promedio de diámetro de vaso (micrómetros);

nv = promedio de número de vasos/mm².

Los IV < a 1 se interpretan como resistentes a la sequía.

3.3.4.2 Índice de Mesomorfía (IM)

$$IM = IV * lev \dots \dots \dots (2)$$

Donde:

IV = índice de vulnerabilidad;

lev = promedio de longitud de elementos vasculares (micrómetros).

Los $IM > 200$ indica que el xilema es mesomórfico y un $IM \leq 75$, de un xilema xerófitico.

Las variables estudiadas fueron las siguientes:

- Adaptación, en función a la relación entre la anatomía y los índices de vulnerabilidad y mesomorfía de la especie.
- Mesomorfía, determinada cuantitativamente en base al índice de mesomorfía.
- Sistema conductivo, determinado cuantitativamente con base en el índice de vulnerabilidad.

3.3.5 Procesamiento y análisis de datos

Para el análisis de datos se empleó el software R-Project realizando análisis estadísticos descriptivos, análisis de similitud, análisis de componentes principales (PCA) y comparaciones de media (ANOVA) a un nivel $\alpha = 0.05$, para demostrar que el sistema conductivo está definido por las características anatómicas e influye en la capacidad de adaptación y mesomorfía del leño de las especies en estudio. En caso no se cumplan los supuestos del modelo para el ANOVA se empleó la prueba de Kruskal-Wallis.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Elementos anatómicos

En la Tabla 2 se presentan los resultados de los elementos anatómicos según especie y tipo de bosque. Se muestran los estadísticos descriptivos (media y coeficiente de variación) para los diferentes elementos anatómicos de las especies evaluadas.

En la Figura 1 se muestra la distribución general de las especies forestales por tipo de bosque evaluadas en función a las principales características anatómicas microscópicas registradas.

En forma general, destaca el bosque húmedo tropical de selva baja, posee los valores más altos de diámetro de poros, con máximos de 311,9 μm para *Cedrelinga cateniformis* y 254,5 μm para *Ceiba pentandra*; mientras el bosque seco en la costa norte, los mínimos en *Geoffroea decorticans* con 68,5 μm y *Handroanthus chrysanthus*, con 71,6 μm . A nivel de frecuencia de poros, el bosque seco presenta mayor número de especies con valores mayores con respecto a los otros bosques, *Handroanthus chrysanthus* con 75 poros/ mm^2 . Respecto a longitud de vasos, el bosque seco presenta menores valores en comparación a los otros bosques, resaltando *Pithecellobium multiflorum* con 85,6 μm .

Cabe señalar que el factor edad tendría efecto en la variabilidad en las dimensiones de las características mencionadas. Sin embargo, el efecto de las edades de las muestras utilizadas para el estudio se ve enmascarado por la incidencia de otros factores como la genética, el género, la procedencia, las condiciones de crecimiento entre otros (Vásquez, 2010). Al respecto, Moreno *et. al.*, (2018) añade que algunas características se ven afectados en distinto grado por cada factor. León & Espinoza (2001) señala que el rango de las variaciones no se pueden generalizar ya que son intrínsecos de cada especie, incluso del individuo, y el ritmo de crecimiento que experimente.

Tabla 2: Promedios de los elementos anatómicos según especie y tipo de bosque

BOSQUE HÚMEDO TROPICAL (SELVA BAJA)													
N°	Especie	POROS/VASOS			RADIOS				FIBRAS				
		Diámetro tangencial (µm)	N°/mm ²	Longitud (µm)	Altura (µm)	Ancho (µm)	N° de células		N°/ mm	D. total (µm)	Lumen (µm)	Esp. Pared (µm)	Longitud (µm)
							Altura	Ancho					
1	<i>Calycophyllum spruceanum</i>	86,9^a	25	602,9	515,7	36,3	41	4	7	17,6	8,7	4,4	1697,5
		14,2 ^b	11,0	20,3	29,9	25	11,5	10,2	20,5	20,9	35,0	23,2	16,5
2	<i>Cedrela odorata</i>	161,7	3	284,6	323	40,9	11	3	4	18,6	13,9	2,3	1193,3
		29,6	36,3	23,3	33,2	26,4	30,8	20,8	27,8	25,3	31,3	29,2	24,3
3	<i>Cedrelinga cateniformis</i>	311,9	3	479	287,3	20,9	14	1	8	24,2	16	4	1453,2
		19,0	47,3	29,8	35,5	30,8	8,2	34,4	9,7	18,6	18,1	51,2	18,9
4	<i>Ceiba pentandra</i>	254,5	2	393,9	1828,7	195,5	24	4	3	27,5	22,6	2,4	2202,2
		16,3	46,5	23,2	41,8	33,7	55,6	43,9	32,8	22,3	28,3	36,5	24,4
5	<i>Guazuma crinita</i>	146,2	5	335,4	1025,6	40,4	30	5	7	27,9	22,2	2,9	1352,9
		25,6	45,3	21,2	29,9	14,5	19,7	25	11,7	4,5	7,2	18	2,2
6	<i>Hymenaea oblongifolia</i>	166,1	3	393,1	430,4	25,5	15	3	5	29,9	18,1	4,7	1606,5
		13,1	25,9	19,3	27,9	12,4	14	51,5	32,4	17,3	17,5	52,4	7,4
7	<i>Manilkara bidentata</i>	118,3	26	598	694	206,9	16	2	8	8,4	2,9	2,7	1459,4
		9,3	14,5	9,1	16,9	8,5	8,7	38,7	9,8	10,8	19,6	19,4	5,9

Nota: El valor (a) representa el promedio muestral y el valor (b), el coeficiente de variación (%).

BOSQUE HÚMEDO TROPICAL (SELVA ALTA)													
N°	Especie	POROS/VASOS			RADIOS				FIBRAS				
		Diámetro tangencial (µm)	N°/mm ²	Longitud (µm)	Altura (µm)	Ancho (µm)	N° de células		N°/ mm (µm)	D. total (µm)	Lumen (µm)	Esp. Pared (µm)	Longitud (µm)
						Altura	Ancho						
8	<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	115,8^a	75	550,9	286,4	30,4	11	1	10	25,4	15,4	4,9	1202,9
		14,6 ^b	29,1	31,6	22,0	8,4	21,7	34,8	7,8	12,0	5,4	30,2	9,4
9	<i>Cedrela montana</i>	190,6	4	284,6	398,1	32,5	11	2	6	24,1	19,7	2,2	1202,8
		27,4	21,2	23,3	27,2	15,4	28,2	22,4	13,6	28,5	35,9	42,9	11,7
10	<i>Clarisia racemosa</i>	232,7	4	290,9	707,2	56	52	4	4	25,4	17,6	3,8	893,2
		7,8	21,9	31,0	8,8	9,7	13,6	10,2	13,3	12,5	4,7	41,2	12,8
11	<i>Guarea kunthiana</i>	149,5	6	535,7	339,2	20,3	12	2	8	16,8	11,3	2,7	1471,2
		28,1	17,1	20,2	39,1	42,4	40,5	50,2	16,2	30,0	50,0	42,5	18,9
12	<i>Jacaranda copaia</i>	211,1	2	420,6	531,1	43,1	17	2	5	26,4	22,3	2	1190,9
		21,6	35,1	20	27,4	24,3	26,3	24,4	13,0	22,0	26,2	29,5	13,7
13	<i>Ochroma pyramidale</i>	295,7	3	538,1	500,1	24,3	57	3	3	11,4	4,2	3,6	783,1
		7,9	39,0	14,0	125,2	73,0	13,1	27,7	22,1	31,1	82,9	25	9,3
14	<i>Sterculia frondosa</i>	255,3	6	433,9	1967,4	210,6	79	18	1	25,3	17,4	3,9	891,4
		6,5	21,5	26,3	17,7	10,8	8,7	9,5	34,1	12,7	5,1	42,9	12,3

Nota: El valor (a) representa el promedio muestral y el valor (b), el coeficiente de variación (%).

BOSQUE SECO (COSTA NORTE)													
N°	Especie	POROS/VASOS			RADIOS				FIBRAS				
		Diámetro tangencial (µm)	N°/mm ²	Longitud (µm)	Altura (µm)	Ancho (µm)	N° de células		N°/ mm	D. total (µm)	Lumen (µm)	Esp. Pared (µm)	Longitud (µm)
							Altura	Ancho					
15	<i>Bursera graveolens</i>	122,1^a	15	348,9	349	41,1	12	3	6	17,6	12,5	2,5	965,1
		25,4 ^b	16,2	29,4	25,0	15,6	29,2	19,8	14,4	9,6	10,9	42,9	11,9
16	<i>Capparis scabrida</i>	72,3	15	58,6	393,3	59,8	19	4	5	13,1	5,2	3,9	371,5
		36,8	21,1	20,3	50,3	23,3	34,0	25,5	13,7	21,4	49,1	24,8	26,7
17	<i>Geoffroea decorticans</i>	68,5	33	348,2	120,6	13,8	8	1	20	17,9	12,9	2,5	1453,2
		18,6	4,9	8,6	13,8	21,3	21,9	35,5	6,6	9,7	19,9	37,3	18,9
18	<i>Handroanthus chrysanthus</i>	71,6	75	185	148	14,5	7	2	7	11,4	4,2	3,6	893,2
		17,6	29,1	14,2	11,9	27,1	15,5	38,2	14,1	31,1	82,9	25,0	12,8
19	<i>Pithecellobium multiflorum</i>	166,9	5	85,6	253,8	30,3	17	3	7	18,3	13,4	2,4	1453,2
		10,9	27,3	9,7	16,0	9,9	11,1	20,1	11,7	13,3	22,7	37,3	18,9
20	<i>Prosopis pallida</i>	137,5	8	350,9	329	48,3	22	4	6	16	9,1	3,4	1080
		8,3	12,9	9,0	27,0	16,6	21,8	20,2	12,7	19,6	32,5	29,2	13,9
21	<i>Zizyphus thyrsoflora</i>	158,8	4	209,4	461,4	35,1	12	1	13	12,6	6,5	3	651
		14,9	21,3	25,0	7,1	24,2	12,9	34,4	8,8	10,9	27,0	18,2	13,5

Nota: El valor (a) representa el promedio muestral y el valor (b), el coeficiente de variación (%).

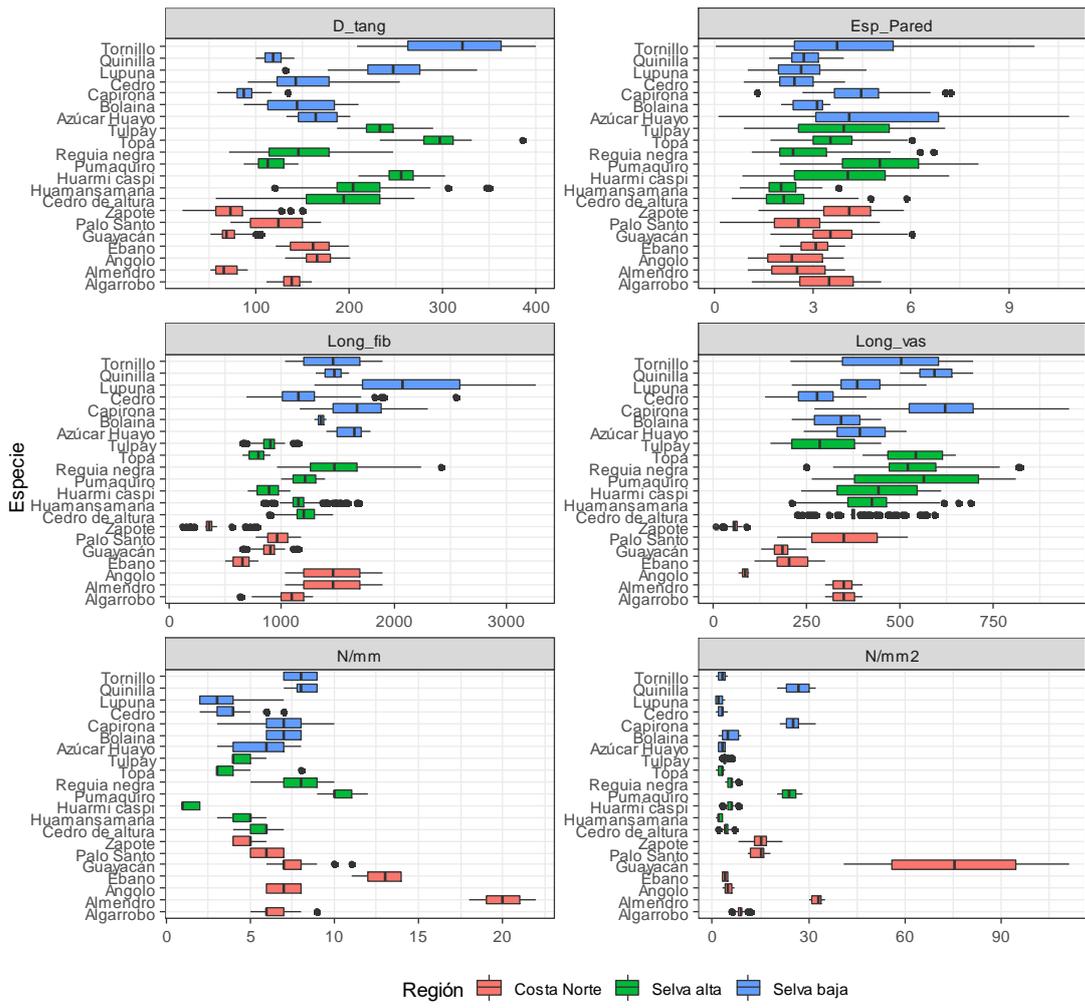


Figura 1. Distribución de las especies por tipo de bosque según característica anatómica evaluada.

En la Figura 2, se observa que el bosque húmedo tropical de selva baja y alta destacan por tener la mayor frecuencia de los árboles de sus especies; por encima del 50%, en la categoría de diámetro de poros de tamaño mediano (de 100 a 200 micras). En contraste, las especies de bosque seco destacan por poseer poros pequeños (50-100 micras), con mayor porcentaje de individuos en comparación a los otros tipos de bosque. En frecuencia de poros, en la Figura 3, se observa que las especies de bosque seco tienen un mayor porcentaje de individuos dentro de la categoría de 5 a 20 poros por mm², mientras los bosques húmedos tropicales de selva baja y alta destacan por tener la mayor cantidad de sus individuos en la categoría de menos de 5 poros por mm². Asimismo, en longitud de elementos vasculares, la distribución de los individuos por categorías, muestra que más del 80% de los árboles del bosque seco presentan vasos cortos mientras que en los otros bosques, más del 70% de sus individuos, se ubican en la categoría de vasos medianos (Figura 4).

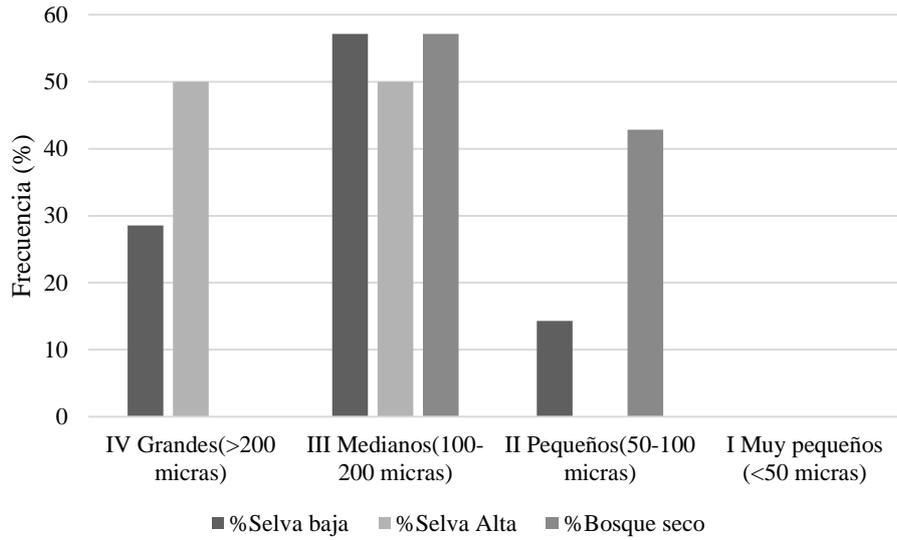


Figura 2. Distribución porcentual de individuos por categoría diámetro de poros y zona de procedencia.

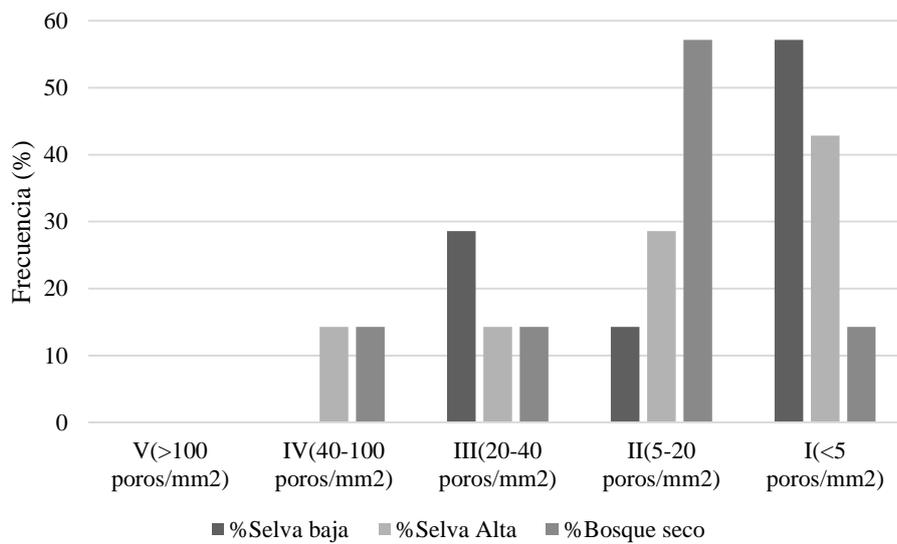


Figura 3. Distribución porcentual de individuos por categorías de número de poros por mm² y zona de procedencia.

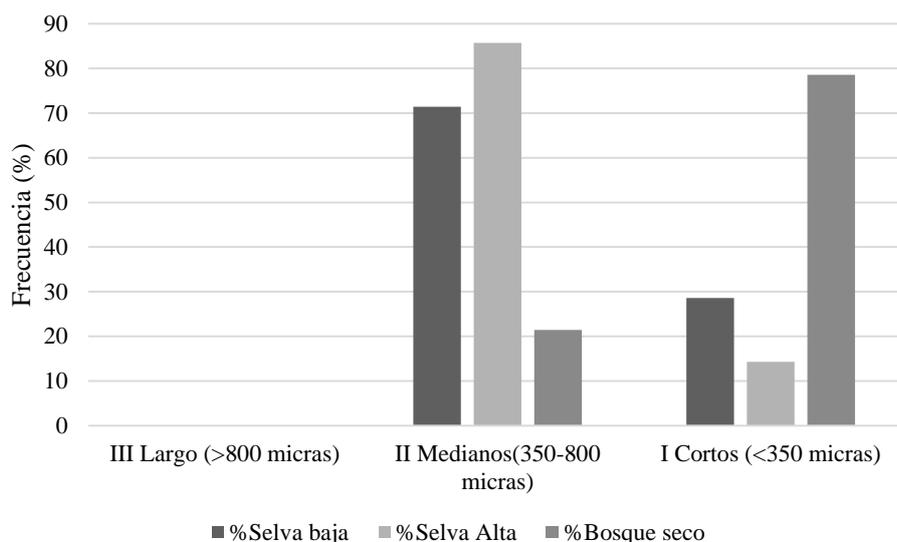


Figura 4. Distribución porcentual de individuos por categoría de longitud de elementos vasculares y zona de procedencia.

4.1.1 Selva baja

En lo que respecta a las especies por tipo de bosque, las especies correspondientes al bosque húmedo tropical en selva baja tienen poros medianos en cuanto a diámetro (100-200 μm), a excepción de *Calycophyllum spruceanum* que son pequeños (87 μm) y *Cedrelinga cateniformis* que son grandes (312 μm). La frecuencia es variable (3-26 poros/ mm^2) y los vasos en todos los casos son cortos (284-602 μm).

En altura de radios, la mayoría de especies poseen radios bajos (menores a 1 mm), excepto *Ceiba pentandra* (1828 μm). Similar comportamiento ocurre con el ancho de radios siendo mayormente finos (menos a 100 μm); en contraste a los radios de la especie anteriormente señalada.

Las fibras poseen una longitud media (1193-1697 μm), excluyendo a *Ceiba pentandra* que tiene fibra larga (2202 μm). El espesor de pared es variable entre medio a grueso (2-4 μm).

4.1.2 Selva alta

Para las especies del bosque húmedo tropical de selva alta, predominan los poros medianos en cuanto a diámetro (100-200 μm), a excepción de *Sterculia frondosa* y *Ochroma pyramidale* que poseen poros significativamente grandes por encima de las 200 μm . La frecuencia de poros es muy variable; sin embargo, destaca *Aspidosperma macrocapon* por presentar poros numerosos (75 por mm^2). La longitud de vasos en todos los casos son cortos (290-550 μm).

En altura de radios, la mayoría de las especies poseen radios bajos (menores a 1 mm), excepto *Sterculia frondosa* (1967 μm), el mismo comportamiento ocurre con el ancho de los radios siendo mayormente finos (menos a 100 μm) en contraste a los radios de la especie ya mencionada.

Las fibras poseen una longitud promedio de 1090,8 μm y están en el rango de 783 a 1471 μm para todas las especies de este grupo. El espesor de la pared es medio (2,4-3,6 μm).

4.1.3 Bosque seco

Para las especies de bosque seco, el diámetro de poros varía entre pequeño y mediano (68-158 μm). La longitud de vasos en todas las especies son cortos (85-350 μm).

En altura de radios, todas las especies poseen radios bajos (menores a 1 mm); en tanto, el ancho de radios corresponde a la categoría finos (menos a 100 μm).

Las fibras poseen una longitud media (965-1453 μm), excepto *Capparis scabrida* que tiene fibra corta (371 μm) al igual que *Zizyphus thyrsoiflora* (651 μm). El espesor de pared es variable entre medio a grueso (2,5-3,9 μm).

4.1.4 Variación de elementos anatómicos

El coeficiente de variabilidad más alto (50%) lo presenta *Cedrelinga cateniformis* e *Hymenaea oblongifolia* en relación al espesor de la pared de las fibras; que respondería al comportamiento silvicultural que presentan estas especies al medio en que se desarrollan. Ambas son de carácter esciófito por lo que están sometidas a cambios imprevistos en su tasa de crecimiento y grado de lignificación de la pared cuando se originan claros de luz en el bosque, conforme lo indica Rana *et. al.*, (2009). Por ello, el espesor de pared, difiere axialmente en ambas especies; siendo el ritmo mayor conforme se estimule o detenga el crecimiento.

Respecto al coeficiente de variabilidad de los elementos anatómicos asociados a los índices de vulnerabilidad y mesomorfía, podemos mencionar que, para el caso del diámetro de poros, los mayores valores lo presentan las especies *Cedrela odorata* (29,6 %) y *Cedrela montana* (27,4 %). Esto responde a una particularidad del género *Cedrela* que tiende a una porosidad del tipo semicircular (Figura 5), con el desarrollo de poros más grandes al cambio de estación, explicado por la capacidad perceptiva de esta especie a los cambios ambientales que afecta el crecimiento diametral de los poros (Ccayanchira, 2019).

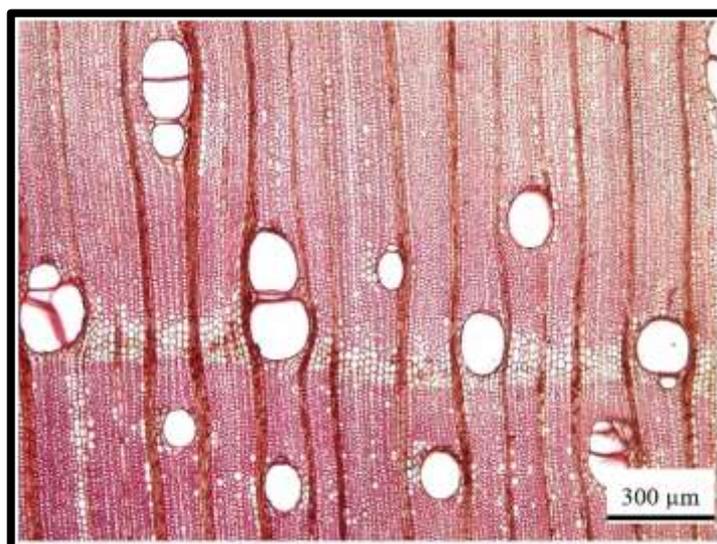


Figura 5. Porosidad circular presente en *Cedrela odorata*.

Para la variación de poros por mm^2 , los mayores valores lo presentan *Ceiba pentandra* (46,5 %) y *Cedrelinga cateniformis* (47,3 %). Esto es explicado porque ambas especies presentan

poros de gran diámetro y distribución irregular. León (2001) menciona que vasos numerosos distribuidos regularmente son propios de especies de climas con sequías y disminución de temperatura. Por tanto, dado que las dos especies pertenecen a un ecosistema húmedo de altas temperaturas, poseen características antagónicas, desarrollando poros grandes y distribuidos al azar (Carlquist, 2001).

A nivel de longitud de elementos vasculares, *Bursera graveolens* presenta la mayor variación (29 %), ello debido a que, especies de regiones áridas tienden a la reducción de la longitud de los vasos en distinto grado (Montaño-Arias *et. al.*, 2013).

4.2 Análisis descriptivo de variación de elementos anatómicos según tipo de bosque

4.2.1 Distribución de las principales características de los elementos vasculares

En las Figuras 6, 7 y 8 se presentan, los diagramas de caja (*Boxplots*) de diámetro de poros, frecuencia de poros y longitud de vasos. Se observa que las características anatómicas presentan similar distribución entre el bosque húmedo tropical de selva baja y alta; contraria al bosque seco de la región costa norte. La variabilidad de datos no puede precisarse debido a que la longitud de la caja es similar entre todos los casos; sin embargo, la presencia de datos atípicos (*outliers*) permite inferir la presencia de una variabilidad significativa en mayor o menor grado dependiendo de la concentración de los mismos.

Lo mencionado se corrobora con los estudios realizados por Montaña *et. al.*, (2011), que encontró una relación entre el número, diámetro y longitud de vasos y las condiciones climáticas. Ellos indican que en condiciones similares de precipitación y temperatura, la distribución de los elementos mencionados resultan ser coincidentes, que es lo que ocurre entre el bosque húmedo de selva baja y alta. Caso contrario, la distribución registrada para el bosque seco tropical se explica porque en zonas con bajas precipitaciones, los vasos reducen drásticamente sus diámetros así como su longitud pero incrementan su número para adaptarse al medio; conforme lo indica (Angulo, 2009).

Ferreira *et. al.*, (2017) explican que el comportamiento similar entre especies se debe a la disponibilidad recurrente de agua en la formación existente, como en selva baja y alta, que conduce a que exista menor diferencia en relación a sus características anatómicas ya que la competencia interespecífica por acaparar los recursos decrece. Por otro lado, las formaciones con mayor restricción de agua, el bosque seco, albergan especies con funciones más competitivas que difieren significativamente de otros ecosistemas.

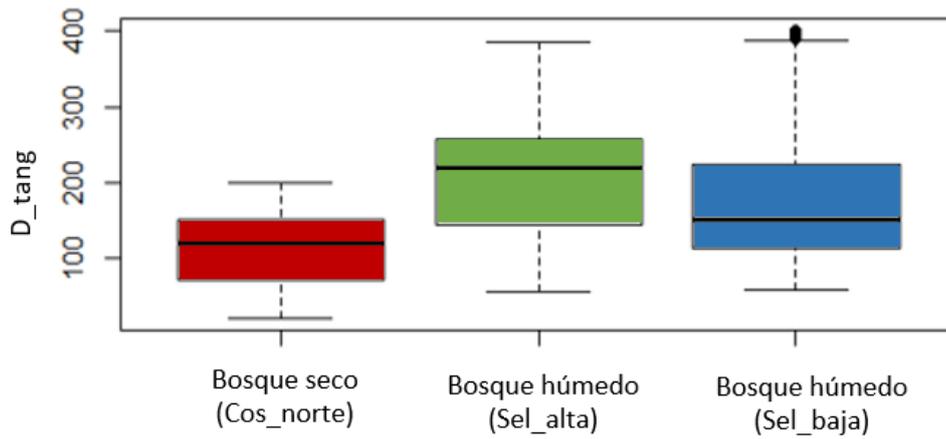


Figura 6. Boxplot de categoría de diámetro de poros según tipo de bosque.

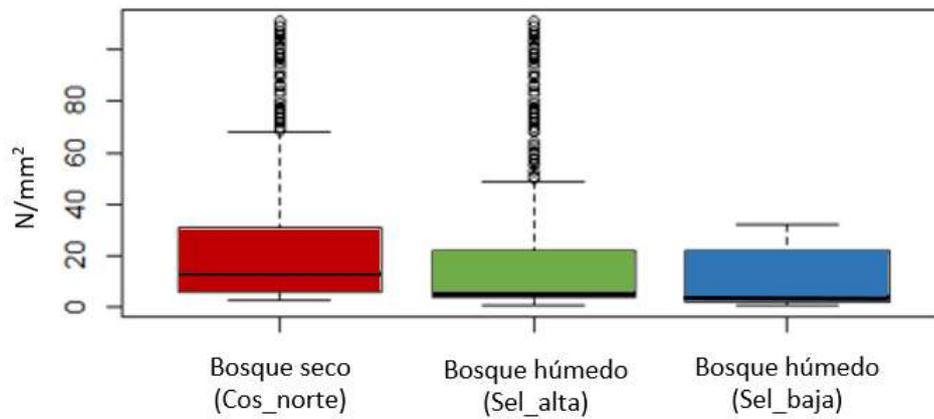


Figura 7. Boxplot de categoría de frecuencia de poros según tipo bosque.

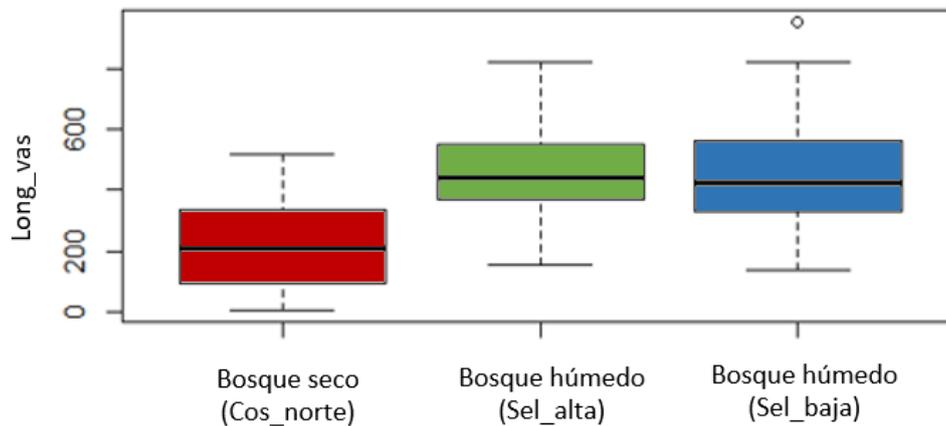


Figura 8. Boxplot de categoría de longitud de vasos según región tipo de bosque.

4.2.2 Distribución de las principales características de fibra y radios

En las Figuras 9, 10 y 11 se presentan los diagramas de caja (*Boxplots*) para observación de la distribución de longitud de fibra, espesor de pared de fibra y altura de radios. Las fibras muestran distinta distribución en longitud y espesor de pared; siendo la última relativamente homogénea en los tipos de bosque. En radios, la altura no muestra una distribución coincidente. La variabilidad en los datos no se precisa; debido a que la longitud de la caja no muestra marcadas diferencias entre todos los casos. La presencia de datos atípicos (*outliers*) sugiere la presencia de una variabilidad significativa en función del grado de concentración de los mismos.

La diferente distribución de longitud de fibras por tipo de bosque se explicaría según Montaña *et. al.*, (2011), debido a que la altitud del ecosistema guarda una relación inversa con el valor de este rasgo anatómico. De modo, que los mayores valores de longitud de fibra se hallarían en el bosque seco tropical por hallarse a una altitud menor en comparación a los otros ecosistemas, aunque habría que considerar el efecto de la altitud y el clima como señalan Van der Graaff & Baas (1974) y Chalk (1983) que puede originar en conjunto diversas respuestas. Para el caso del espesor de pared, Gené *et. al.*, (1993) indican que este elemento está sometido a la actividad del cámbium y la estacionalidad del sitio influenciado por la genética de la especie, por lo que el engrosamiento resulta variable. Pero también, las fibras en general pueden presentar patrones de variación poco regulares, particularmente por condiciones de tensión o compresión (Chow, 1971).

Vasquéz (2013) y Polanco & Grande (2009) mencionan que la caracterización de la altura de radios es compleja, incluso en los mismos tipos de bosque, hallándose habitualmente comportamientos atípicos para este parámetro. León & Espinoza (2001) señalan que las características de los radios vienen afectadas por la evolución que experimentaron las especies y las especializaciones que desarrollaron.

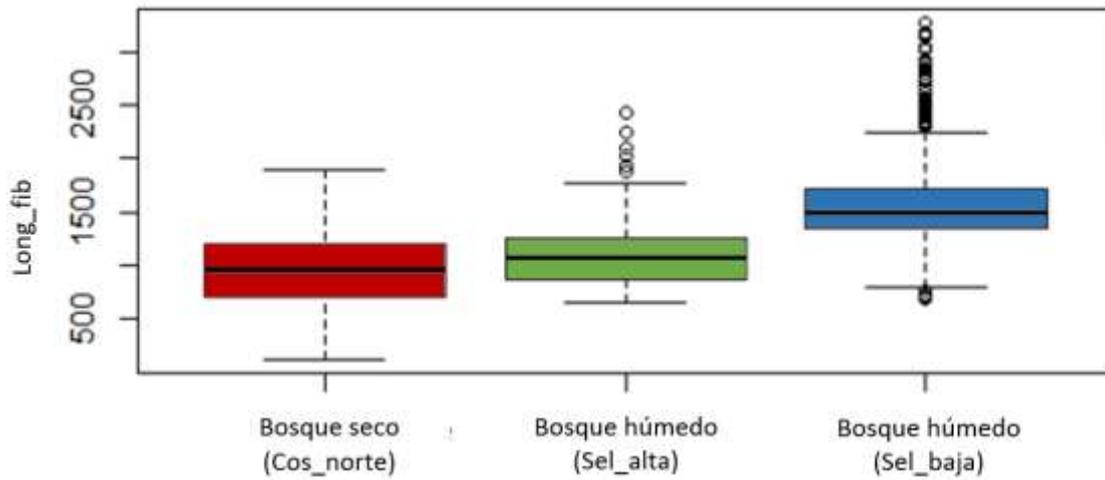


Figura 9. Boxplot de categoría de longitud de fibra según tipo de bosque.

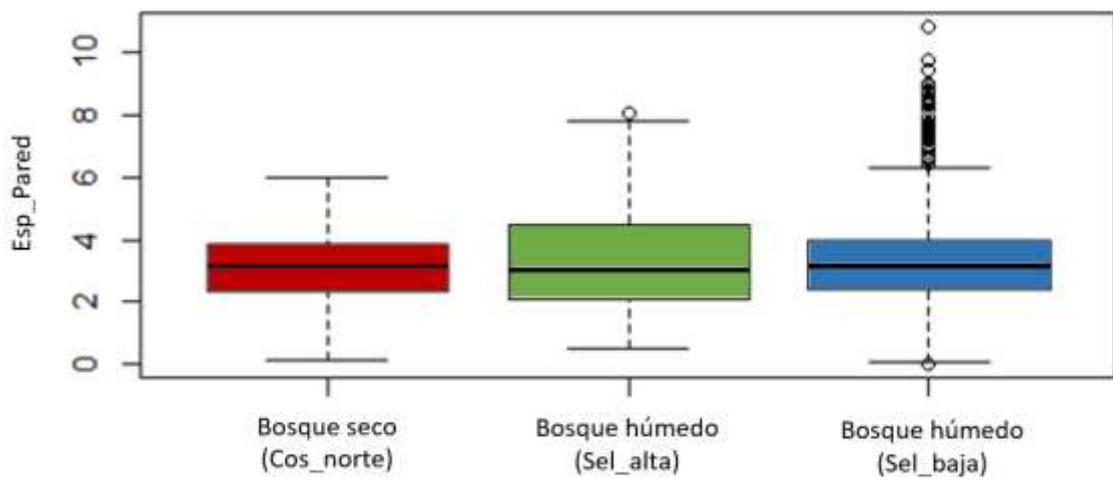


Figura 10. Boxplot de categoría de espesor de pared según tipo de bosque.

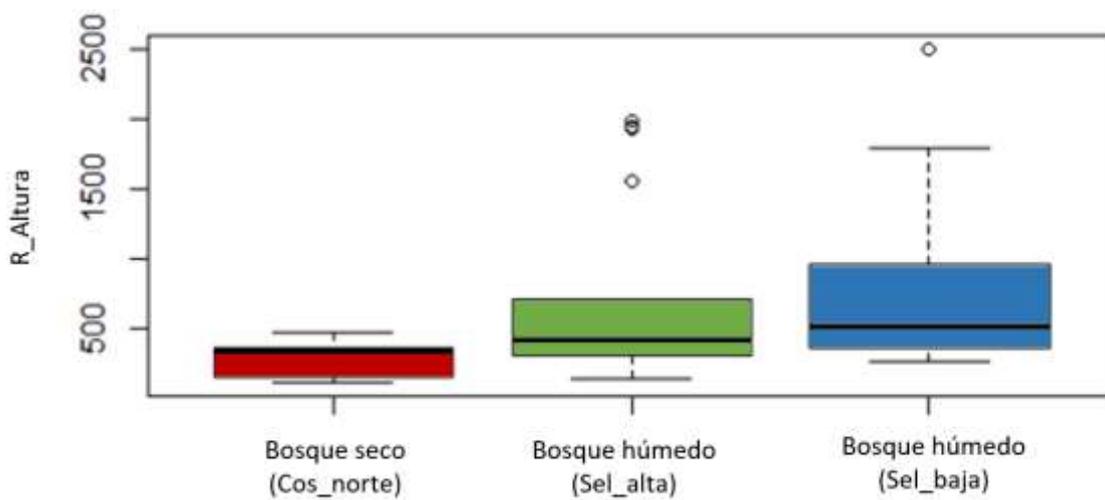


Figura 11. Boxplot de categoría de altura de radios según tipo de bosque.

4.3 Análisis descriptivo de la variación de elementos anatómicos a nivel de especie por tipo de bosque

4.3.1 Distribución de los elementos vasculares de las especies de Selva baja

En la Figura 12 puede observarse que los valores medios de diámetro de poros de las especies presentan heterogeneidad debido a la distinta posición que asume cada caja. La longitud de la caja permite inferir que la variabilidad de los datos sería mayor en *Cedrelinga cateniformis* (Tornillo), y menor en *Calycophyllum spruceanum* (Capirona) y *Manilkara bidentata* (Quinilla). Según Díaz *et. al.*, (2019), existe una relación entre la textura de la madera y el diámetro de poros, de modo que a medida que la textura es más gruesa; el tamaño del poro resulta mayor, acompañado de mayor variabilidad. Al evaluarse diámetros de poros en *Cedrelinga cateniformis*, se encontró una variación significativa en esta variable por Valderrama (1998). Asimismo, Moglia & Giménez (2005) indican que especies de textura fina, como la *Calycophyllum spruceanum* y *Manilkara bidentata*, por lo general presentan una estructura homogénea que resulta en menor variación entre sus caracteres.

La Figura 13 muestra dos grupos, uno formado por *Calycophyllum spruceanum* (Capirona) y *Manilkara bidentata* (Quinilla); y el otro por las cinco especies restantes; que muestran similitud en su valor medio de frecuencia de poros dentro de cada grupo dada la coincidencia de la posición de las cajas. La longitud de las cajas no permite precisar la existencia de una variación significativa por su parecido. León (2010) explica estos comportamientos por la relación establecida entre la densidad, el diámetro y la frecuencia de poros; especies de alta densidad (*Calycophyllum spruceanum* y *Manilkara bidentata*) por lo general, muestran elevada frecuencia de poros de tamaño pequeño; en contraposición a las de menor densidad que muestran pocos poros, pero más grandes; favoreciendo el incremento de la densidad para el primer caso.

La distribución de longitud de elementos vasculares se presenta en la Figura 14 sin patrón definido en los valores medios de las especies. *Cedrelinga cateniformis* (Tornillo) muestra mayor variabilidad dada su amplia longitud de caja. Valderrama (1998) respalda este

resultado, pues al evaluar madera de *Cedrelinga cateniformis* encontró variaciones significativas en sus valores debido a condiciones intrínsecas de cada individuo.

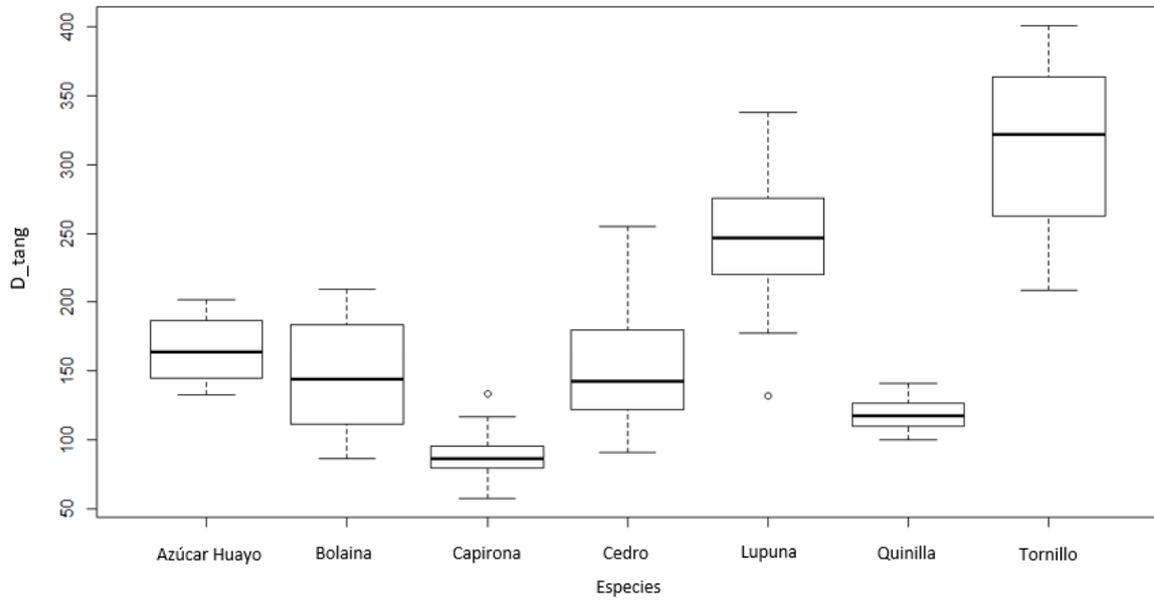


Figura 12. Boxplot de categoría de diámetro de poros en las especies de selva baja.

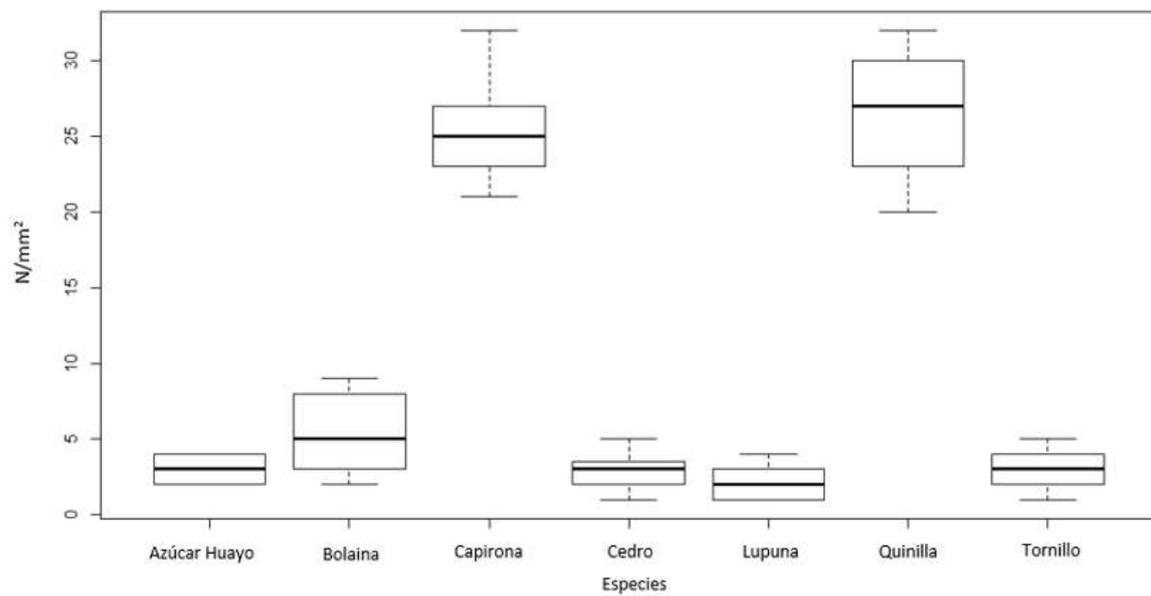


Figura 13. Boxplot de categoría de frecuencia de poros en las especies de selva baja.

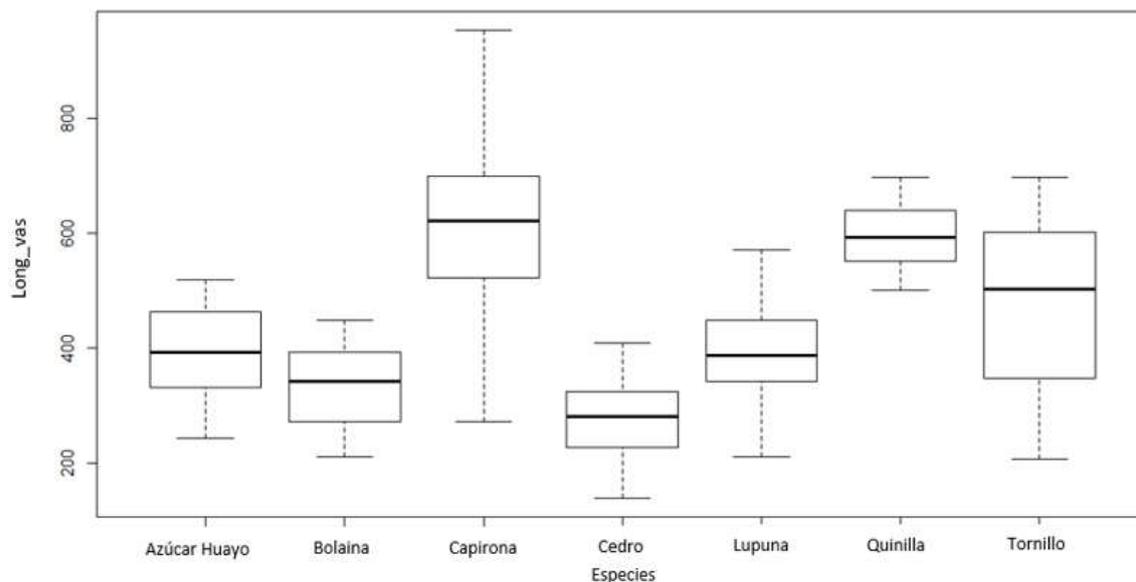


Figura 14. Boxplot de categoría de longitud de elementos vasculares en las especies de selva baja.

4.3.2 Distribución de principales características de las fibras y radios de las especies de Selva baja

La Figura 15 y Figura 16 muestran cierta alineación entre los valores medios de longitud y espesor de pared de fibra por lo que podría inferirse que las especies evaluadas presentan cierta similitud. En tanto, la Figura 17 no muestra una tendencia definida en los valores medios de altura de radios, respectivamente. Estas variaciones no definidas responden a un determinismo genético que resulta en encontrar diferencias aún en casos donde las especies se desarrollen sobre el mismo sitio y sean coetáneos (Wilkes, 1988). Mientras las tendencias similares responderían principalmente a cuestiones asociadas al sitio como altitud, latitud, clima entre otros (Montaño *et. al.*, 2011).

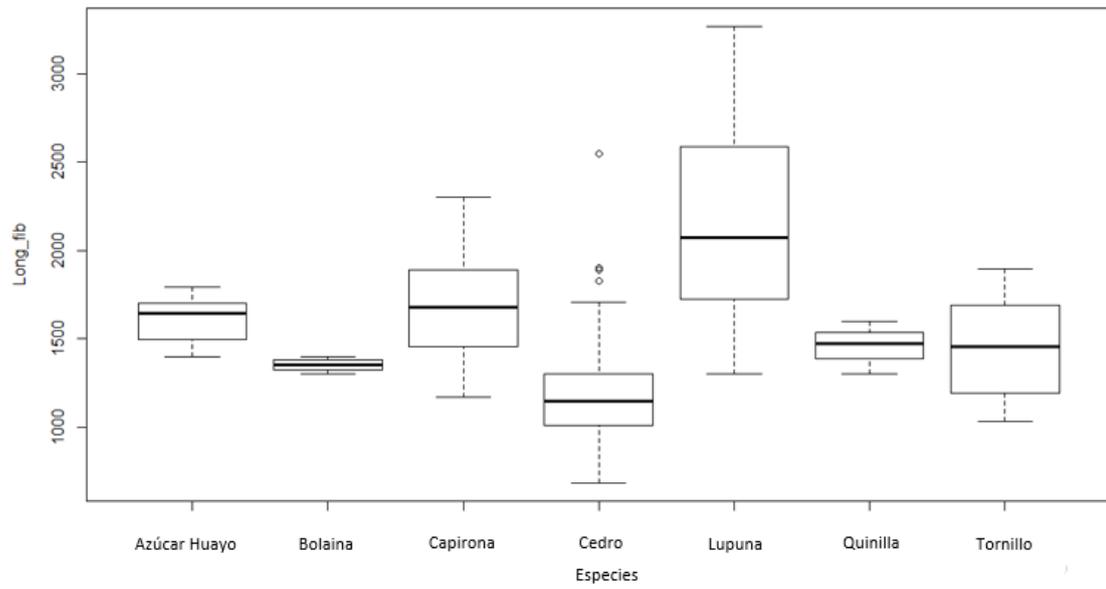


Figura 15. Boxplot de categoría de longitud de fibras en las especies de selva baja.

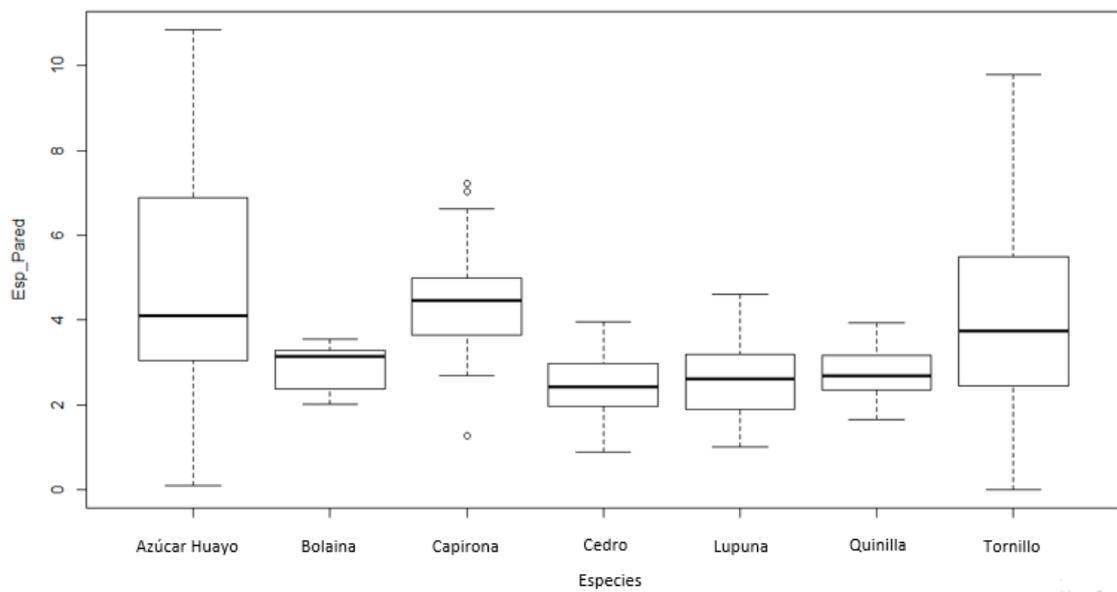


Figura 16. Boxplot de categoría de espesor de pared de fibra en las especies de selva baja.

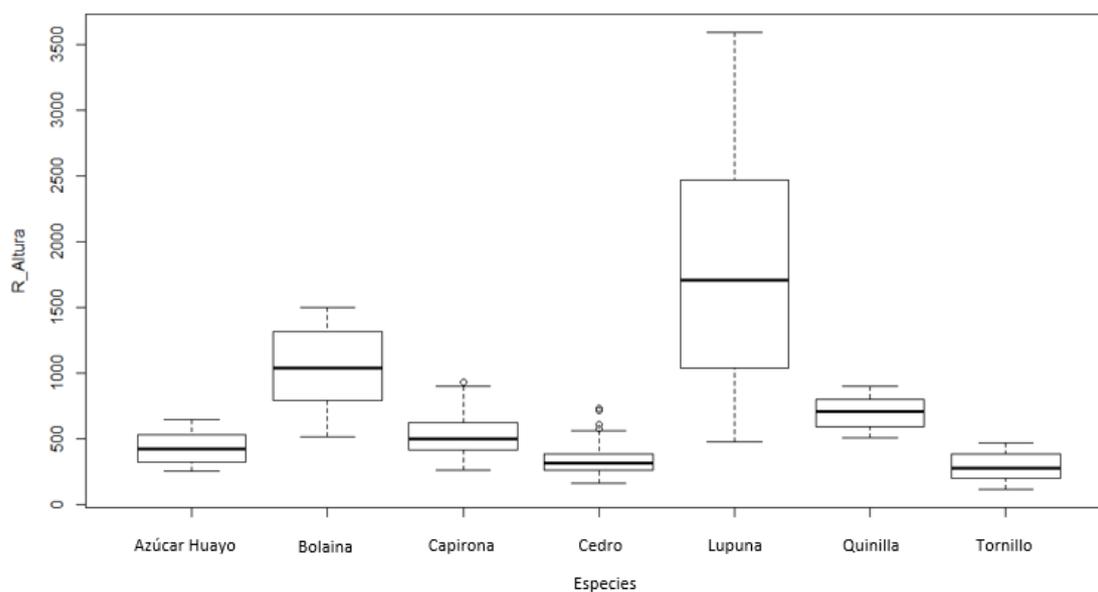


Figura 17. Boxplot de categoría de altura de radios en las especies de selva baja.

4.3.3 Distribución de principales características de los elementos vasculares de las especies de Selva alta

La Figura 18 presenta los valores medios de diámetro de poros; donde se observa heterogeneidad en las especies evaluadas; similar al caso de la selva baja. La especie *Cedrela montana* (Cedro de Altura) presenta mayor variabilidad por su longitud de caja; debido a su porosidad circular propia en la mayoría de las especies del género *Cedrela* (León, 2009). La transición abrupta en el tamaño de poros genera zonas de poros grandes y pequeños en este género; que resulta en una mayor variación del parámetro y que responden a la actividad del cambium vascular (Gutiérrez, 2011).

En la Figura 19 se observa que las especies *Cedrela montana* (Cedro de Altura), *Jacaranda copaia* (Huamanzamana), *Sterculia frondosa* (Huarmi Caspi), *Guarea kunthiana* (Requia Negra), *Ochroma pyramidale* (Topa) y *Clarisia racemosa* (Tulpay) muestran similitud en su valor medio de frecuencia de poros dada la coincidencia de la posición de las cajas. La longitud de las cajas permite precisar que *Aspidosperma macrocarpon* (Pumaquiroy) posee mayor variabilidad. Angulo (1996) señala que estas variaciones responden a las características propias de *Aspidosperma macrocarpon* particularmente su crecimiento de

ritmo lento y dificultades de establecimiento y desarrollo a cambios en las condiciones ambientales.

La distribución de longitud de elementos vasculares (Figura 20) destaca *Cedrela montana* (Cedro de Altura) por presentar una mayor frecuencia de datos atípicos; y no se evidencia coincidencia en los valores medios de las especies. Retete *et. al.*, (2020) menciona que en el género *Cedrela* la variación de sus rasgos anatómicos, incluido la longitud de vasos, está relacionada con los sitios de origen de cada individuo.

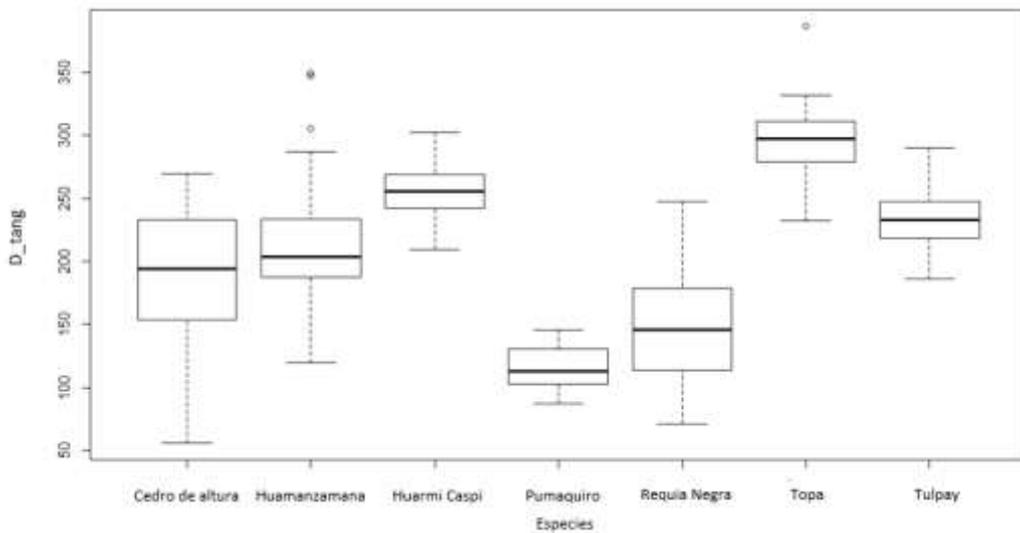


Figura 18. Boxplot de categoría de diámetro de poros en las especies de selva alta.

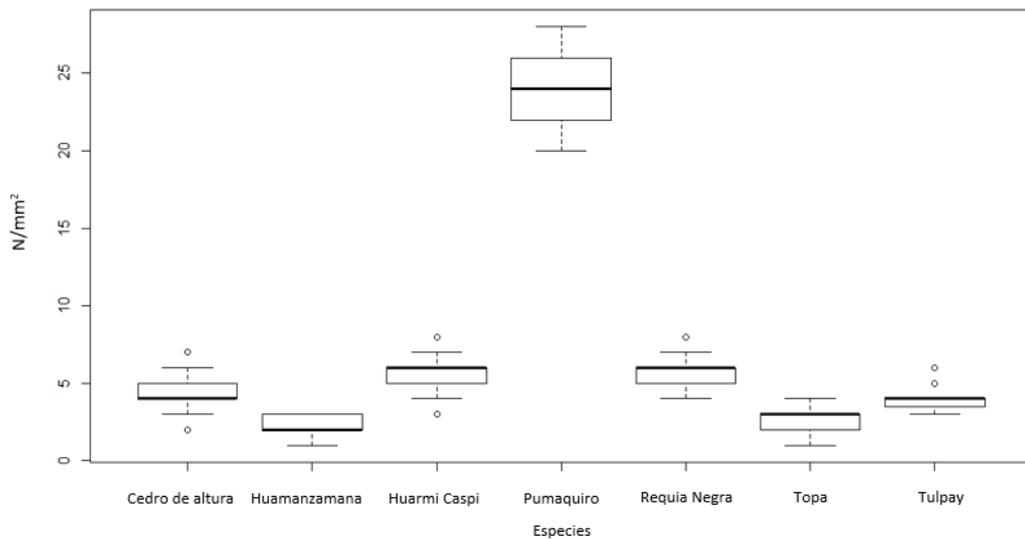


Figura 19. Boxplot de categoría de frecuencia de poros en las especies de selva alta.

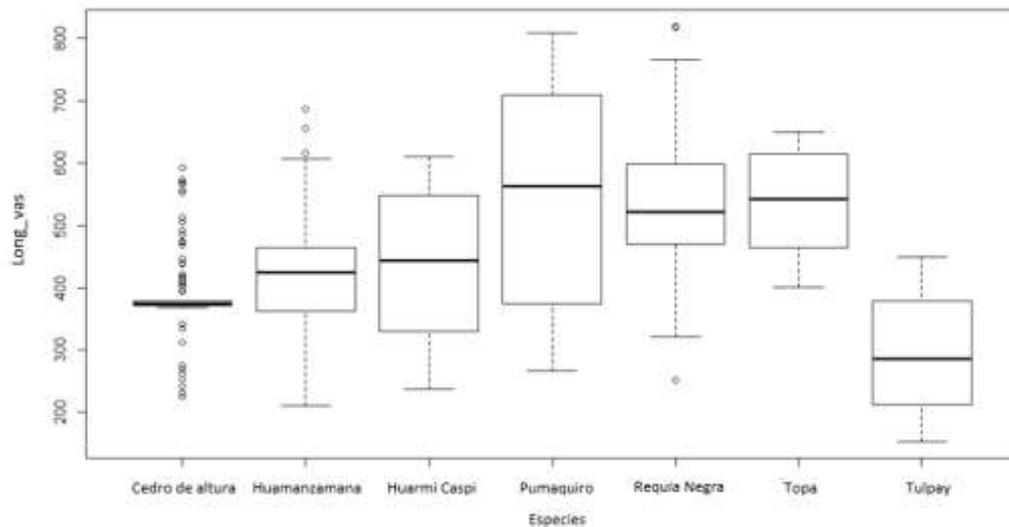


Figura 20. Boxplot de categoría de longitud de elementos vasculares en las especies de selva alta.

4.3.4 Distribución de principales características de las fibras y radios de las especies de Selva alta

La Figura 21, 22 y 23 no muestran evidencia de similitud entre los valores medios de longitud de fibra, espesor de pared de fibra y altura de radios respectivamente. *Jacaranda copaia* (Huamanzamana) y *Clarisia racemosa* (Tulpay) presentan una mayor frecuencia de valores atípicos a nivel de la longitud de fibra (Figura 21). Al respecto, Igartúa & Monteoliva (2010) indican que la variación atípica en fibras en algunas especies responde principalmente a la procedencia de la especie y su condición genética; caso similar ocurre en el caso de radios.

Ochroma pyramidale presenta mayores valores atípicos a nivel de altura de radios (Figura 23). Estos datos se deben a que si bien MEF (2016) la cataloga como una especie de las formaciones de selva alta; Durán (2014) la destaca como una especie de fácil establecimiento y rápido crecimiento, con ciclos cortos y gran capacidad de desarrollo en rodales puros o en terrenos abandonados, lo que se traduce en mayores fluctuaciones en sus valores anatómicos.

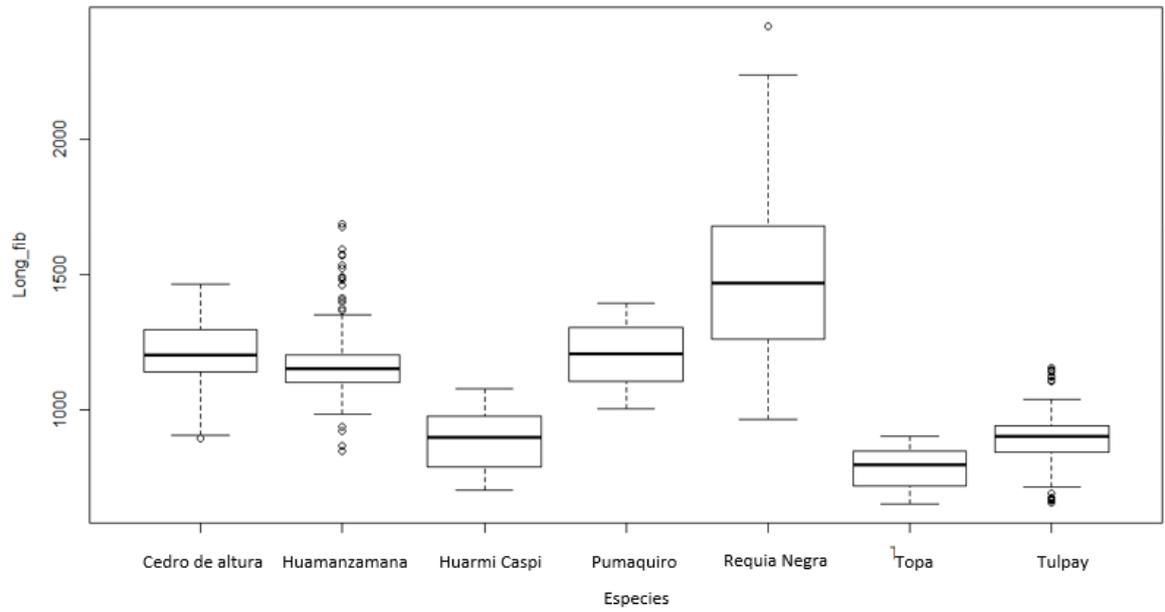


Figura 21. Boxplot de categoría de longitud de fibras en las especies de selva alta.

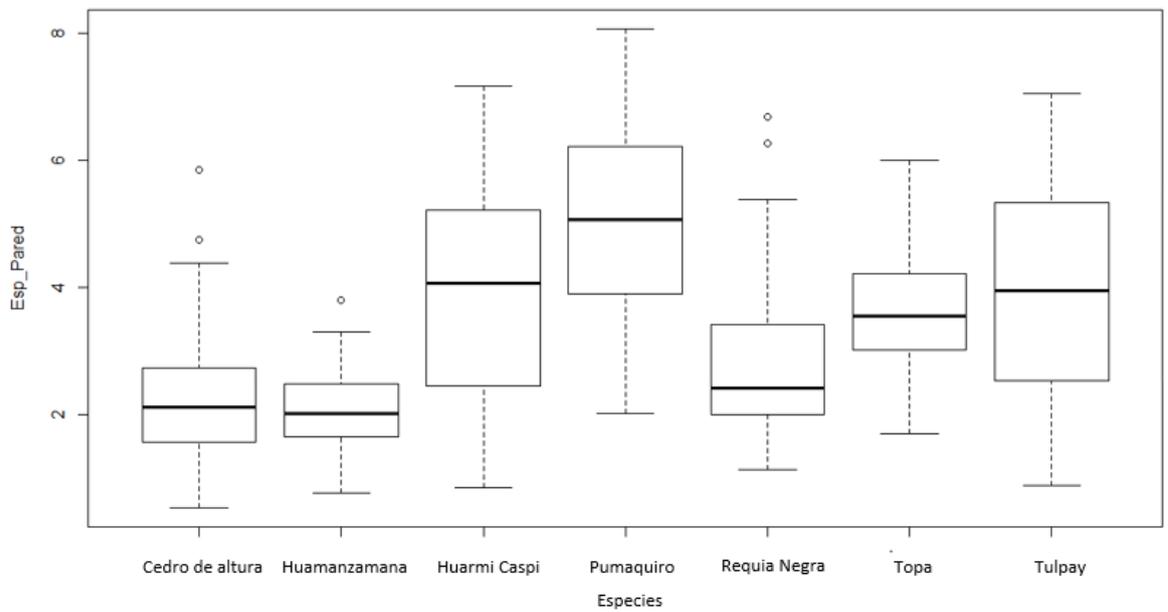


Figura 22. Boxplot de categoría de espesor de pared de fibra en las especies de selva alta.

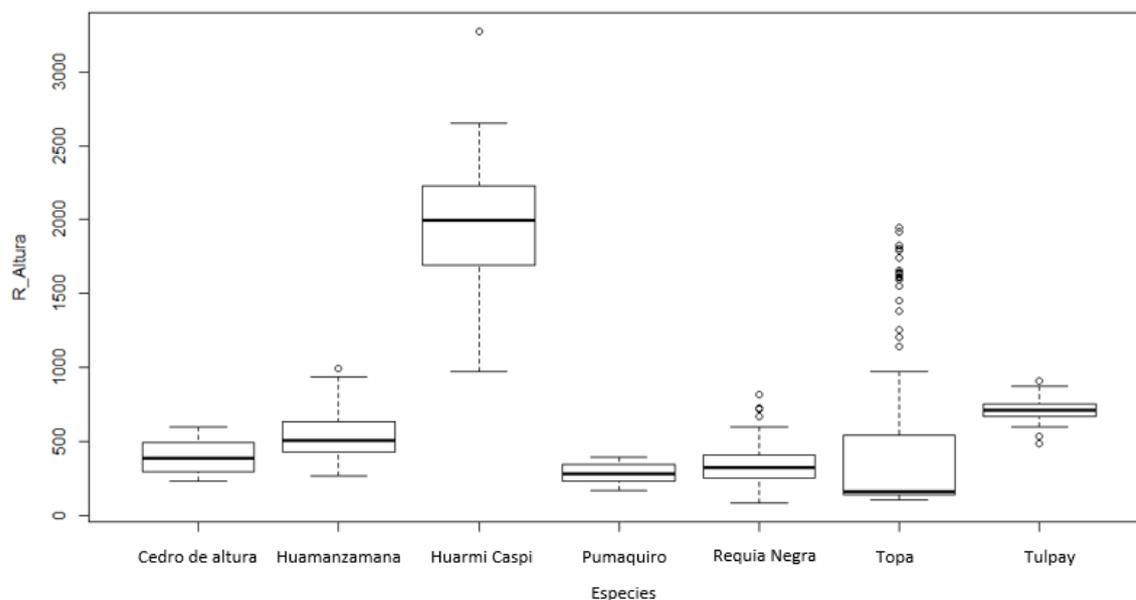


Figura 23. Boxplot de categoría de altura de radios en las especies de selva alta.

4.3.5 Distribución de principales características de los elementos vasculares de las especies de Bosque seco

En la Figura 24 y 26 se observa que los valores medios de diámetro de poros y longitud de elementos vasculares de las especies evaluadas presentan heterogeneidad. *Bursera graveolens* (Palo Santo) presenta mayor variabilidad en su información para ambos casos por su longitud de caja. Al respecto Baas *et. al.*, (1983) explica que en ecosistemas secos los valores de diámetros tienden a ser menores, para asegurar la conducción del agua; en tanto, León (2005) señala que la longitud de vasos se acorta conforme la humedad del ambiente disminuye. El comportamiento descrito debería observarse en las especies evaluadas; sin embargo, es necesario considerar otros factores como la genética de la especie (Zhang *et. al.*, 1992) y el grado de aridez (Moglia & López, 2001), ocasionan esta respuesta poco definida por las especies evaluadas.

La Figura 25 no muestra una similitud clara en su valor medio de frecuencia de poros. La longitud de las cajas permite precisar que *Handroanthus chrysanthus* (Guayacán) posee mayor variabilidad. León (2005) señala que las condiciones del sitio (aridez, salinidad y humedad) determinan el grado de variación de la frecuencia de poros, que conduce en condiciones extremas a desarrollar mayor número de poros por área por parte de las especies

presentes, como ocurre en el caso del *Handroanthus chrysanthus*. Ferreira *et. al.*, (2017) añade que el incremento en la frecuencia de vasos pequeños es una estrategia de las especies para mantener una conducción segura del agua en ambientes con reducida disponibilidad hídrica, como el bosque seco.

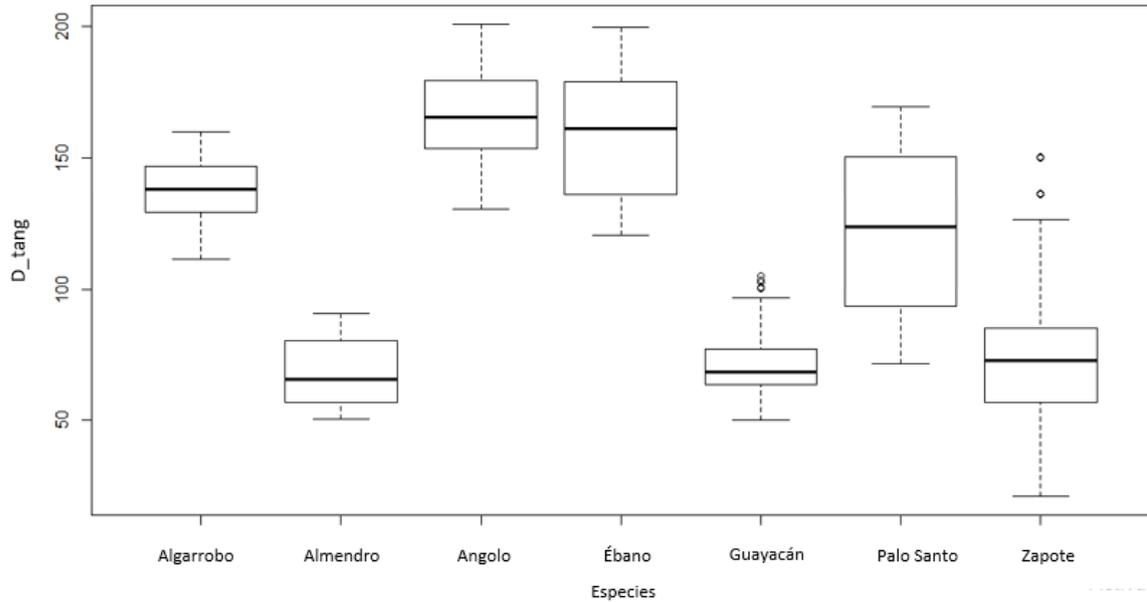


Figura 24. Boxplot de categoría de diámetro de poros en las especies de bosque seco.

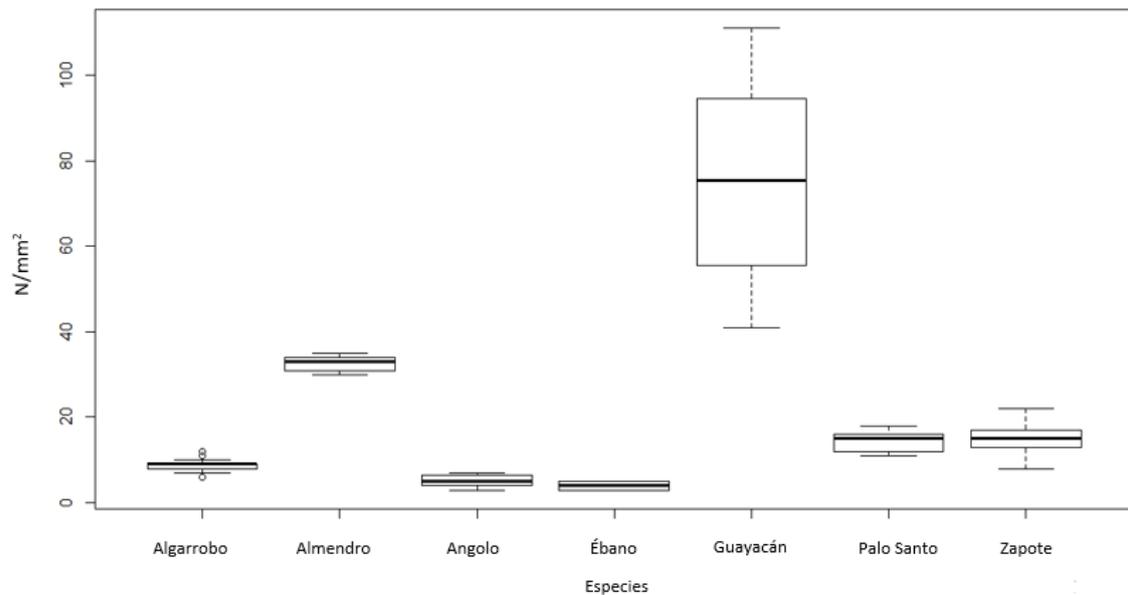


Figura 25. Boxplot de categoría de frecuencia de poros en las especies de bosque seco.

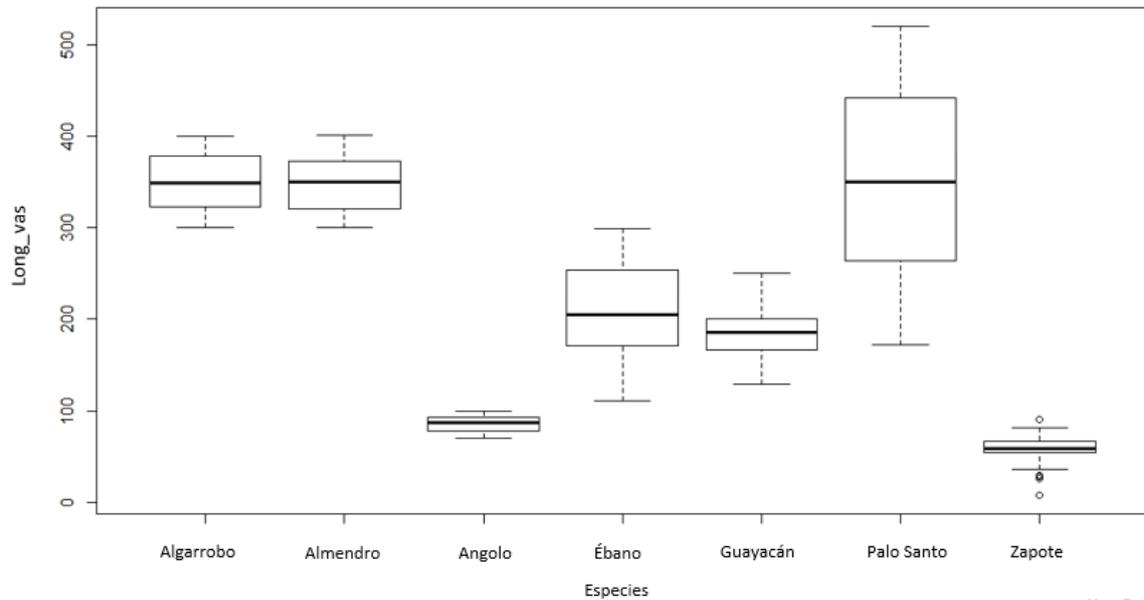


Figura 26. Boxplot de categoría de longitud de elementos vasculares en las especies de bosque seco.

4.3.6 Distribución de principales características de las fibras y radios de las especies de Bosque seco

Las Figura 27 y 29 no muestra evidencia de similitud entre los valores medios de longitud de fibra y altura de radios. *Handroanthus chrysanthus* (Guayacán) y *Capparis scabrida* (Zapote) presentan una mayor frecuencia de valores atípicos a nivel de la longitud de fibra (Figura 27). La Figura 28 muestra coincidencia entre los valores medios de las especies en estudio a nivel del espesor de pared.

En este caso, las variaciones responderían a las condiciones de sitio ya que las especies están sometidas a condiciones extremas de precipitación y temperatura; propias de un ambiente seco (Montaño *et. al.*, 2011).

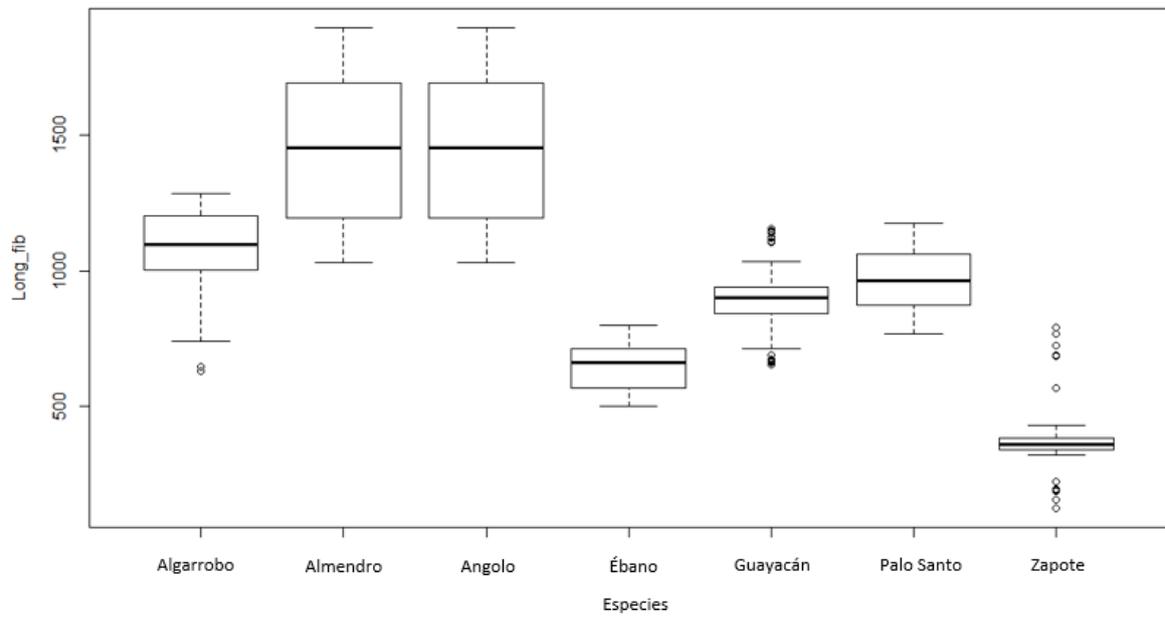


Figura 27. Boxplot de categoría de longitud de fibras en las especies de bosque seco.

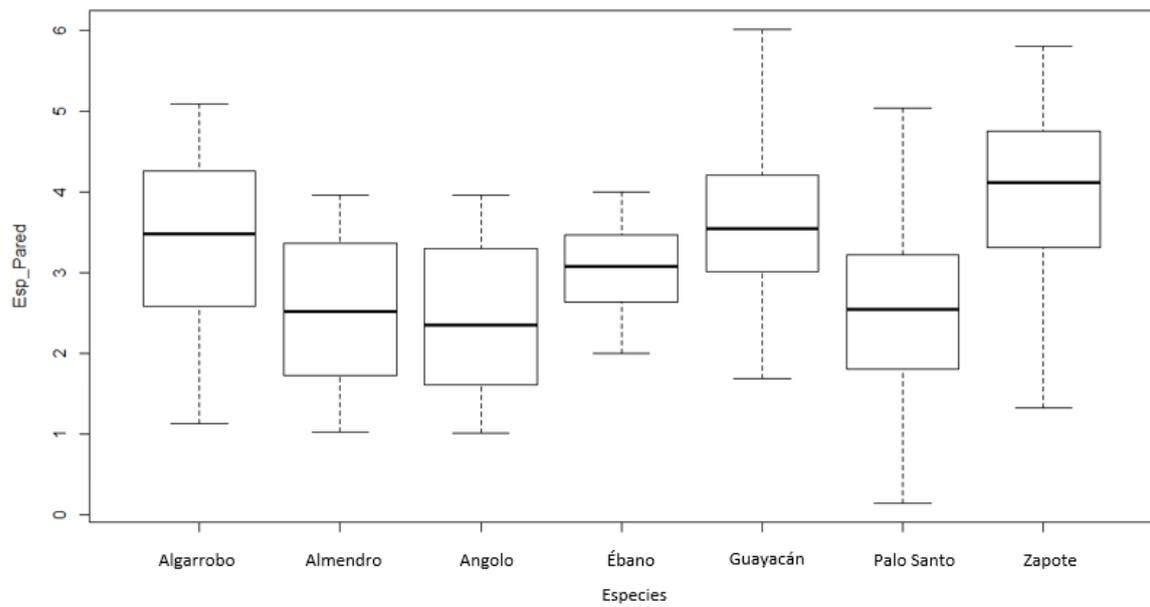


Figura 28. Boxplot de categoría de espesor de pared de fibra en las especies de bosque seco.

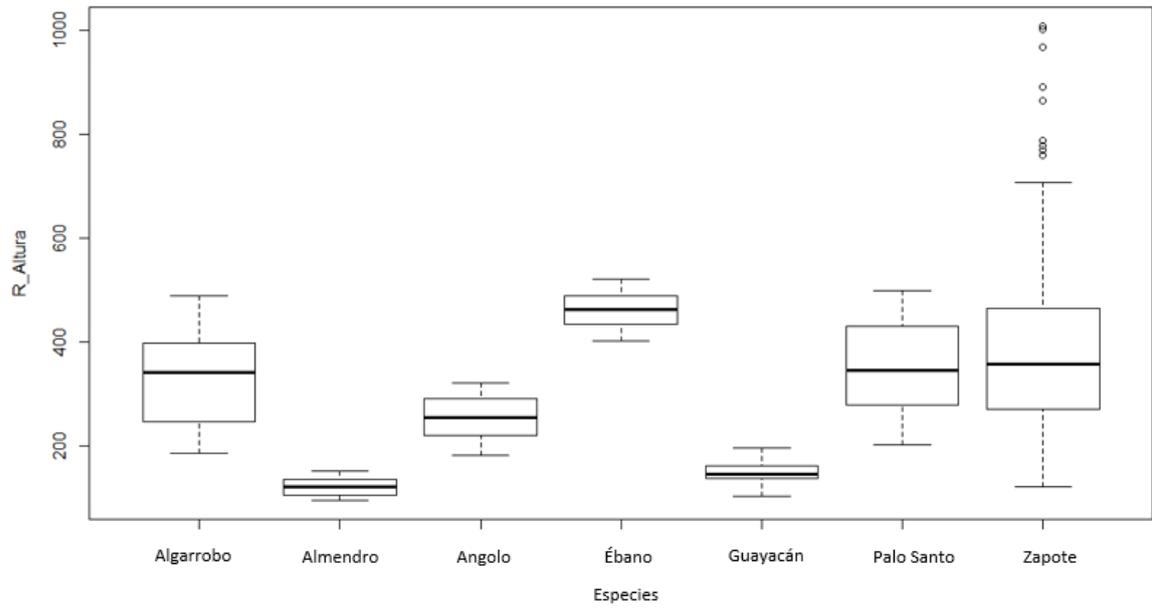


Figura 29. Boxplot de categoría de altura de radios en las especies de bosque seco.

4.4 Comparación estadística de principales elementos anatómicos de especies por tipo de bosque

Tabla 3: Prueba de ANVA y Kruskal-Wallis ($\alpha=0.05$)

Selva baja								
Variables anatómicas	Variación entre sp	<i>Cedrela odorata</i>	<i>Calycophyllum spruceanum</i>	<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Guazuma crinita</i>	<i>Manilkara bidentata</i>	<i>Hymenaea oblongifolia</i>	<i>Cedrelinga cateniformes</i>
D_tang	*	ab	c	d	b	e	a	f
N°/mm ²	*	c	b	a	d	b	a	e
Long_vaso	*	ab	c	b	d	e	a	ab
Long_fibra	*	a	b	c	d	d	b	d
Selva alta								
Variables anatómicas	Variación entre sp	<i>Guarea kunthiana</i>	<i>Cedrela montana</i>	<i>Jacaranda copaia</i>	<i>Ochroma pyramidale</i>	<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	<i>Sterculia frondosa</i>	<i>Clarisia racemosa</i>
D_tang	*	a	b	c	d	e	f	g
N°/mm ²	*	a	abc	b	e	f	c	abc
Long_vaso	*	a	b	bc	a	a	c	d
Long_fibra	*	a	b	b	c	b	d	d
Bosque seco								
Variables anatómicas	Variación entre sp	<i>Prosopis pallida</i>	<i>Capparis scabrida</i>	<i>Handroanthus serratifolius</i>	<i>Bursera graveolans</i>	<i>Geoffroea decorticans</i>	<i>Pithecellobium multiflorum</i>	<i>Zizyphus thyrsoiflora</i>
D_tang	*	a	b	b	c	b	d	d
N°/mm ²	*	a	c	d	c	e	b	ab
Long_vaso	*	a	b	c	a	a	d	e
Long_fibra	*	a	b	c	c	d	d	e

Nota: NS = No significativa. * = Significativa ($\alpha = 0.05$). Letras diferentes indican diferencias significativas con el test de Kruskal-Wallis.

En Tabla 3 se muestran los resultados del ANVA y test Kruskal-Wallis para las variables diámetro de poros, frecuencia de poros, longitud de elementos vasculares y longitud de fibra, donde se observa que existen diferencias significativas entre las especies evaluadas para las variables mencionadas.

En selva baja, las especie *Cedrela odorata* presenta menores variaciones a nivel del diámetro de poros y longitud de vasos; en *Cedrelinga cateniformis* las diferencias poco significativas se presentan en longitud de vasos. En selva alta, *Clarisia racemosa* y *Cedrela montana* son las que menos diferencias significativas muestran a nivel de la frecuencia de poros. Finalmente, para el bosque seco, la especie *Zizyphus thyrsoiflora* es la que menor diferencia significativa muestra en lo que respecta a la frecuencia de poros. Según Zobel & Jett (1995) estas variaciones significativas en las características anatómicas responden principalmente a la región geográfica; así como las producidas entre y dentro de los individuos. Las diferencias en las condiciones ambientales de la zona de procedencia determinan que las especies a nivel de cada zona experimenten diferencias en sus rasgos anatómicos por los factores del sitio. Giménez & López (2000) añaden que al mismo tiempo a nivel de cada zona, las propias especies experimentarán variaciones internas a semejanza de un propio patrón que no necesariamente sigue la misma tendencia que el resto de las especies aún bajo las mismas condiciones de sitio.

4.5 Índice de vulnerabilidad (IV) e Índice de mesomorfía (IV)

Tabla 4: Valores de índice de vulnerabilidad y mesomorfía por especie

ZONA	N°	Especie	IV	IM	Resistencia _sequía	Mesomorfía
SELVA BAJA	1	<i>Calycophyllum spruceanum</i>	3,4	2112,5	A	B
	2	<i>Cedrela odorata</i>	67,3	19351,3	B	M
	3	<i>Cedrelinga cateniformis</i>	189,6	90533,8	B	A
	4	<i>Ceiba pentandra</i>	151,2	59581,7	B	A
	5	<i>Guazuma crinita</i>	35,5	11719,2	B	M
	6	<i>Hymenaea oblongifolia</i>	59,2	23253,9	B	A
	7	<i>Manilkara bidentata</i>	4,5	2733,8	A	B
SELVA ALTA	8	<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	4,9	2709,5	A	B
	9	<i>Cedrela montana</i>	46,5	17976,2	B	M
	10	<i>Clarisia racemosa</i>	59,5	21014,7	B	M
	11	<i>Guarea kunthiana</i>	27,5	14742,4	B	M
	12	<i>Jacaranda copaia</i>	124,1	52429,2	B	A
	13	<i>Ochroma pyramidale</i>	98,6	53038,7	B	A
	14	<i>Sterculia frondosa</i>	48,4	17476,0	B	M
BOSQUE SECO	15	<i>Bursera graveolans</i>	8,6	3000,9	A	B
	16	<i>Capparis scabrida</i>	5,0	288,4	A	B
	17	<i>Geoffroea decorticans</i>	2,1	729,7	A	B
	18	<i>Handroanthus chrysanthus</i>	1,0	193,8	A	B
	19	<i>Pithecellobium multiflorum</i>	34,9	3014,5	B	B
	20	<i>Prosopis pallida</i>	16,4	7340,0	M	B
	21	<i>Zizyphus thyrsoiflora</i>	43,0	9053,6	B	B

Nota: El grado de resistencia de sequía y mesomorfía se clasifican en tres categorías, (A) alta, (M) media y (B) baja.

En la Tabla 4 se observan los valores de los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) de las especies evaluadas, donde el valor del IV de todas las especies supera la unidad; por lo tanto, se consideran vulnerables a la sequía. Sin embargo, esta vulnerabilidad posee distintos grados.

En la Figura 30A se observa gran dispersión entre los valores de vulnerabilidad. Los promedios de las especies muestran un rango amplio, de 3,4 a 189,6 (Tabla 4). Indicador de la tendencia de las especies al comportamiento de tipo mesomórfico, por superar la unidad acorde a lo descrito por Carlquist (1977). Significa que en su mayoría las especies son vulnerables al estrés hídrico y no tienen características anatómicas que les permitan resistir a condiciones de sequía. Resultados similares fueron encontrados en ecosistemas húmedos con valores de IV por encima de 2,83; atribuidos a un carácter mesomórfico (Giménez *et al.*, 2015).

En la Figura 30B dentro de los datos obtenidos no se encuentra valores atípicos; por tanto, no hay especies entre las estudiadas que posean una máxima eficiencia en la conducción de agua, y una mínima resistencia al estrés hídrico.

Para especies de selva baja (especies 1-7), las especies *Calycophyllum spruceanum* y *Manilkara bidentata* presentan la mejor resistencia por su cercanía a la unidad en el valor de IV.

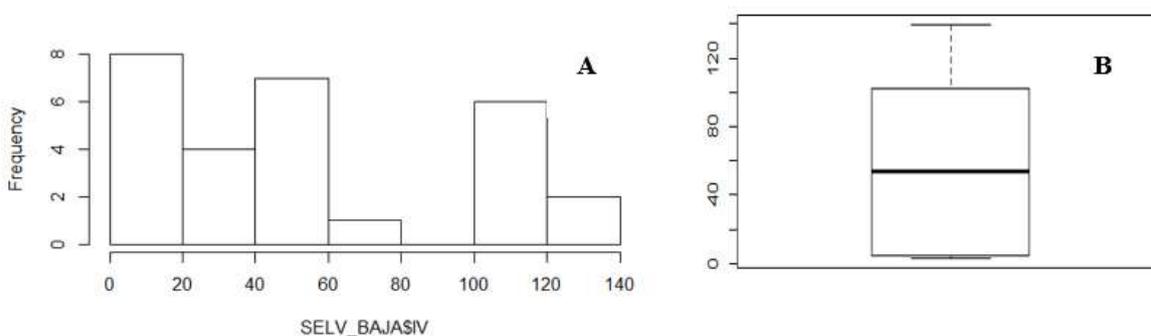


Figura 30. Índice de vulnerabilidad en zona de bosque húmedo (Selva Baja). A. Histograma de índice de vulnerabilidad. B. Boxplot de índice de vulnerabilidad.

En la Figura 31A, se observa una dispersión entre los valores de vulnerabilidad similar al caso de la Figura 30A. Los valores de IV de las especies se muestran en un rango de 4,3 a 124,1 (Tabla 4) que resulta en considerar a las especies, mesomórficas según los criterios de Carlquist (1977). El estudio se respalda por lo hallado por Parra (2010) que al evaluar bosques húmedos montañosos, reportó valores de IV entre 5,06 a 29,94, que asoció al comportamiento mesomórfico.

Asimismo, en la Figura 31B dentro de los datos obtenidos se registra un valor atípico asociado a *Jacaranda copaia* explicado por la baja frecuencia de poros que posee comparado con las otras especies de la zona (Tabla 2). Por tanto, esta especie poseería una mayor eficiencia a la conducción de agua, y menor resistencia al estrés hídrico en comparación a las otras especies. En esta zona; la especie *Aspidosperma macrocarpon* presentan mejor resistencia a la sequía por su valor de IV más cercano a la unidad (Tabla 4).

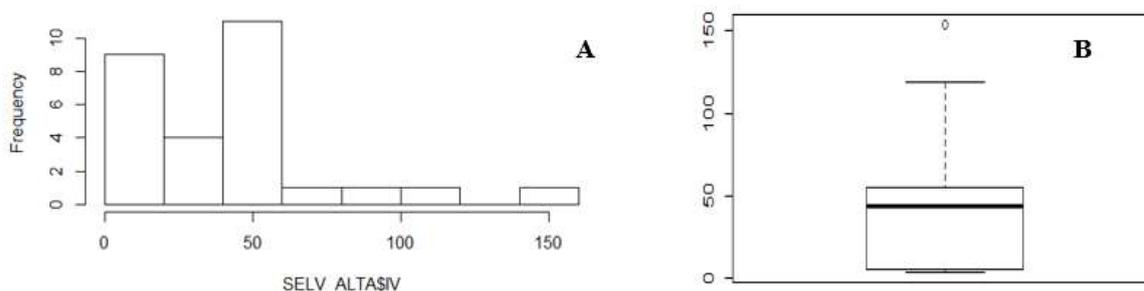


Figura 31. Índice de vulnerabilidad en zona de bosque húmedo (Selva Alta). A. Histograma de índice de vulnerabilidad. B. Boxplot de índice de vulnerabilidad.

En la Figura 32A se observa que la dispersión entre los valores de vulnerabilidad es similar a las otras zonas. Los IV de las especies evaluadas se encuentran en un rango de 1 a 43 (Tabla 4). Si bien, la tendencia es hacia la mesomorfía según el análisis de Carlquist (1977); el hecho de que la amplitud del rango sea menor al de las zonas húmedas es indicativo de que las especies en cuestión mantienen cierta capacidad de resistir condiciones de sequía y ser menos vulnerables al estrés hídrico, particularmente si el IV está por debajo de 3, que según Scholz *et al.* (2013) consideran indicativo de xeromorfía. También León (2005) al estudiar el IV en bosques secos tropicales; encontró valores entre 1 a 100; con comportamiento variado por parte de las especies, entre seguridad y eficiencia.

La Figura 32B dentro de los datos obtenidos no presenta valores atípicos; por tanto, no se distingue especie alguna que posea una máxima eficiencia en la conducción de agua, y una mínima resistencia al estrés hídrico.

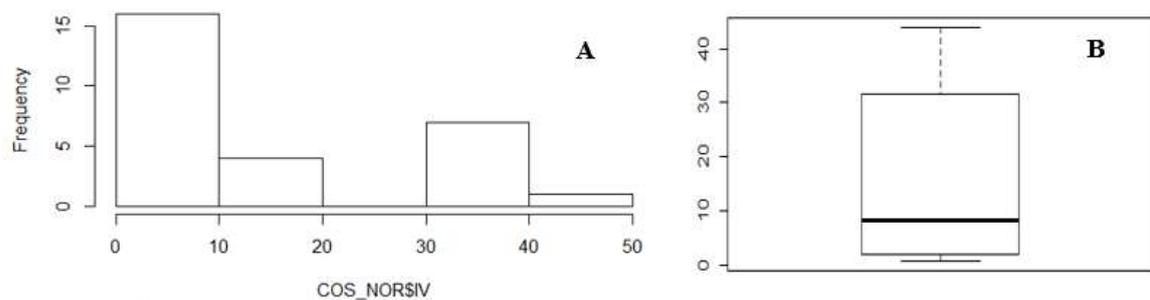


Figura 32. Índice de vulnerabilidad en zona de bosque seco (Costa Norte). A. Histograma de índice de vulnerabilidad. B. Boxplot de índice de vulnerabilidad.

Con relación al índice de vulnerabilidad, el establecimiento de una planta con un índice de vulnerabilidad alto la hace muy susceptible a efectos de estrés hídrico (Quintanar-Isaías *et al.*, 2012). En general, la mayoría de especies de bosque seco presentan valores bajos por consiguiente tienen mayor resistencia a la sequía. Destacan *Handroanthus chrysanthus* (1,0) y *Geoffroea decorticans* (2,1); de mejor aptitud en su establecimiento y crecimiento en climas secos. Asimismo, sequías prolongadas como resultado del cambio climático podrían ser superadas por estas especies (Alonso-Amelot, 2008).

Comportamiento similar podría esperarse de *Calycophyllum spruceanum* y *Manilkara bidentata* en selva baja; y de *Aspidosperma macrocarpon* de selva alta, por sus bajos valores del índice. Sin embargo, en estos casos su limitante es el tamaño de los poros; a diferencia de las especies de bosque seco sus poros son de mayor tamaño por lo que el riesgo de embolia es mayor reduciendo su resistencia al estrés hídrico (Polanco & Grande, 2009). Es decir, a medida que las condiciones se vuelven más secas, aumenta la probabilidad de que se formen embolias y deformaciones en los elementos vasculares, con la consiguiente pérdida de conductividad del sistema de transporte y perjudicando el intercambio gaseoso en la respiración (Scoffoni *et al.*, 2011).

En lo que respecta a los valores de mesomorfía, se observa que todas las especies superan el valor de 200 por lo que presentan un comportamiento mesomórfico, en distinto grado acorde a la especie.

En relación al Índice de mesomorfía (Figura 33A) se observa que en selva baja existe gran dispersión entre los datos obtenidos. Los IM de las especies se encuentran en un rango de 193,8 a 9053,6 (Tabla 4). Por lo expuesto, las especies por tener un IM superior a 200, muestran un comportamiento orientado a la mesomorfía conforme lo estipulado por Carlquist (1977); existiendo reportes para bosques húmedos de IM mayores a 615 determinados como mesomórficos según Giménez *et. al.*, (2015)

Para el caso específico de las especies de selva baja, el comportamiento es variable, por la amplitud que muestra la caja de la Figura 33B. Sin embargo, se puede asegurar que, la especie con mayores valores de IM como *Cedrelinga cateniformis* y *Ceiba pentandra* tienden a la eficiencia del transporte de agua por encima de la seguridad.

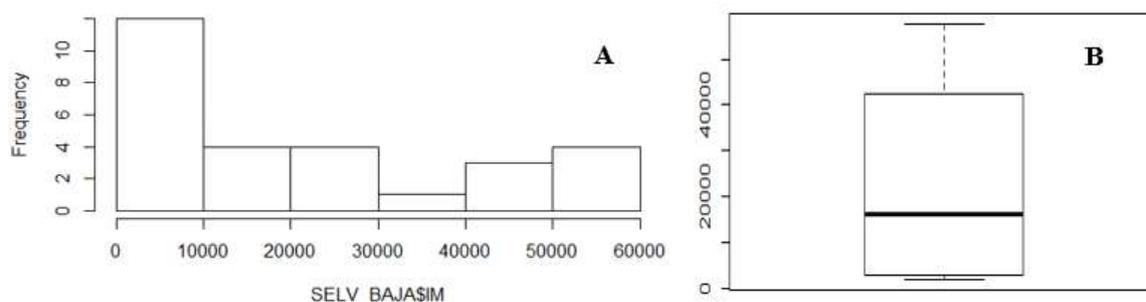


Figura 33. Índice de mesomorfía en zona de bosque húmedo (Selva Baja). A. Histograma de índice de mesomorfía. B. Boxplot de índice de mesomorfía.

En la Figura 34A se observa dispersión entre los datos encontrados. Los valores de IM de las especies se hallan por encima de 2000, evidencia de un comportamiento mesomórfico (Tabla 4). Lo mencionado concuerda con los resultados hallados por Parra (2010), quien al estudiar bosques húmedos montañosos determinó que valores de IM superiores a 2196 asociados a especies mesomórficas.

Se distinguen datos atípicos de IM en la Figura 34B que corresponde a la especie *Jacaranda copaia*, que posee el mayor valor de IV en comparación a las otras especies. Lo que implica que esta especie prioriza la eficiencia por encima de la seguridad en el transporte de agua en un mayor grado.

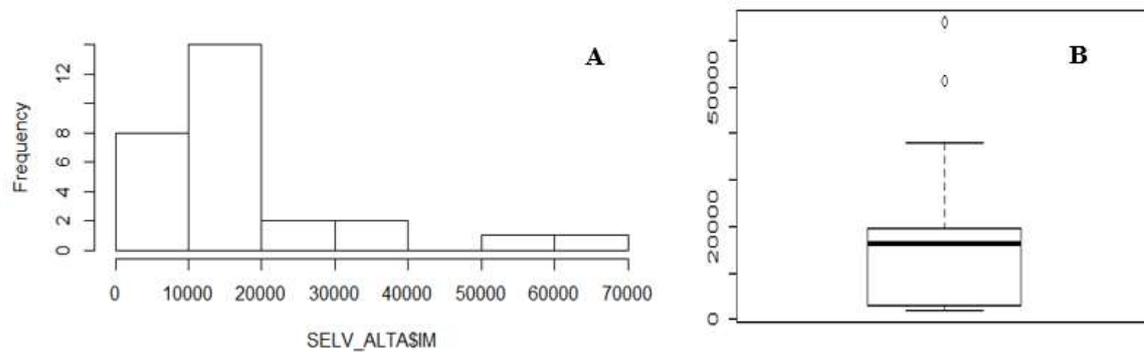


Figura 34. Índice de mesomorfía en zona de bosque húmedo (Selva Alta). A. Histograma de índice de mesomorfía. B. Boxplot de índice de mesomorfía.

El índice de mesomorfía de la zona de bosque seco (Costa Norte) muestra cierta tendencia entre los datos a disminuir su frecuencia conforme se incrementa el valor del IM (Figura 35A). Los IM de las especies se encuentran en mayoría por encima de 200 (Tabla 4). Las especies muestran un comportamiento mesomórfico en menor magnitud comparado a los otros ecosistemas; por lo que estas especies preferirían la seguridad del transporte del líquido por encima de la eficiencia. Al respecto, León (2005) encontró en bosques secos tropicales valores de IM entre 100 a 20000; pero con mayor frecuencia cercana al límite inferior; aludiendo cierta tendencia en las especies de zonas secas a la seguridad del transporte, aunque afectadas por las especializaciones de la anatomía de la madera.

En la Figura 35B no se observan datos atípicos. Sin embargo, se puede asegurar que, la especie de menores valores de IM como *Handroanthus chrysanthus* y *Capparis scabrida* tienden a la seguridad del transporte de agua por encima de la eficiencia. En general, el IM indica que *Jacaranda copaia* y *Ceiba pentandra* se adaptarían mejor en lugares húmedos donde presentarían óptimo crecimiento; debido a que mostrarían un xilema mesofítico por sus altos valores (Vidaurre *et. al.*, 2006). Asimismo, se podría inferir que estas especies han evolucionado y se han adaptado fenotípicamente para optimizar la absorción del agua posiblemente por tener raíces delgadas con pelos absorbentes superficialmente para succionar el agua con rapidez (DiMichele *et. al.*, 2008).

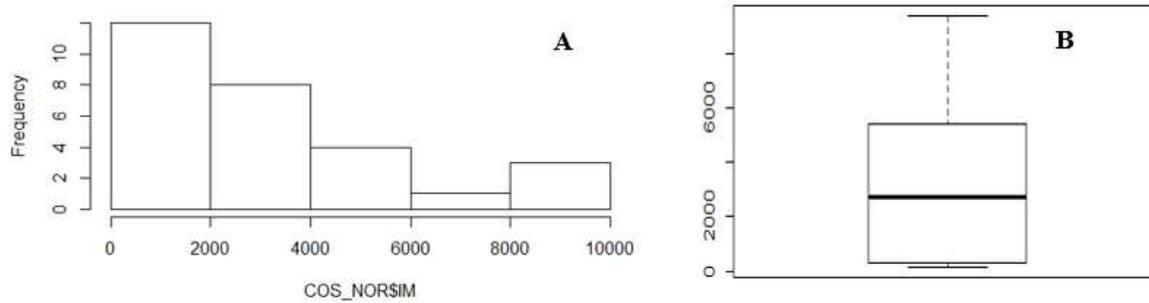


Figura 35. Índice de mesomorfía en zona de bosque seco (Costa norte). A. Histograma de índice de mesomorfía. B. Boxplot de índice de mesomorfía.

4.6 Correlación de los rasgos anatómicos cuantitativos

En la Tabla 5 se muestra la correlación existente entre las variables cuantitativas de los elementos anatómicos de las especies evaluadas. Se resaltan las relaciones positivas se observan entre diámetro de poros y altura de radios, con 0,44; y entre longitud de vaso con longitud de fibra, con 0,44.

Al respecto, no se puede establecer una relación clara entre las variables señaladas. Sin embargo, Quintanar-Isaías *et. al.*, (2009) han relacionado que las variables en cuestión se asocian al factor época (lluvias-sequía) y zona (albura-duramen); encontrando que las variables diámetro de poros y altura de radios se afectan por ambos factores, mientras la longitud de fibra y vaso por el segundo factor. Agregan que en épocas secas o en presencia de albura, los diámetros de poros y altura de radios se incrementan mientras el número de radios disminuye; lo inverso sucede en condiciones de lluvia o en la zona de duramen.

Tabla 5: Matriz de correlación de rasgos anatómicos cuantitativos

	Diámetro de poros	Frecuencia de poros	Altura de radios	Espesor de pared	Longitud de fibra	Longitud de vaso
Diámetro de poros	1,00					
Frecuencia de poros	-0,19	1,00				
Altura de radios	0,44	-0,27	1,00			
Espesor de pared	0,00	0,19	0,00	1,00		
Longitud de fibra	0,09	-0,26	0,20	-0,14	1,00	
Longitud de vaso	0,25	0,11	0,17	0,21	0,44	1,00

4.7 Análisis de componentes principales

Mediante este análisis se espera encontrar cuales son las variables que explican en mayor medida el comportamiento de las especies y así concluir cuáles son las variables más representativas para este estudio. Se presenta un análisis entre las variables diámetro de vasos, longitud de vasos, frecuencia de vasos, longitud de la fibra, y altura de radios. Los números al interior del cuadro indican las especies referidas en la Tabla 1.

En la Figura 36 se observa que el comportamiento de las especies es explicado en un 38 % por el componente principal 1 (PC1) y en un 24 % por el componente principal 2 (PC2).

Las variables que más explican el comportamiento de las especies son el diámetro de vaso, la altura de radio, longitud del vaso y longitud de fibra, por el contrario, la variable frecuencia de poros es poco representativa. En cuanto a las variables representativas se observa que la variable diámetro de vaso esta inversamente relacionada con la variable frecuencia de poros y la variable longitud de vaso está directamente relacionada con la variable longitud de fibra.

Asimismo, en lo que concierne a las especies en estudio, aquellas que corresponden a la región selva baja (1-7) y selva alta (8-14) se concentran en un intervalo aproximado de 0 a +0,5 en el PC1, en tanto los de la costa norte (15-21), de 0 a -0,5. Es decir, ambos grupos están diferenciados por las características anatómicas en el primer componente.

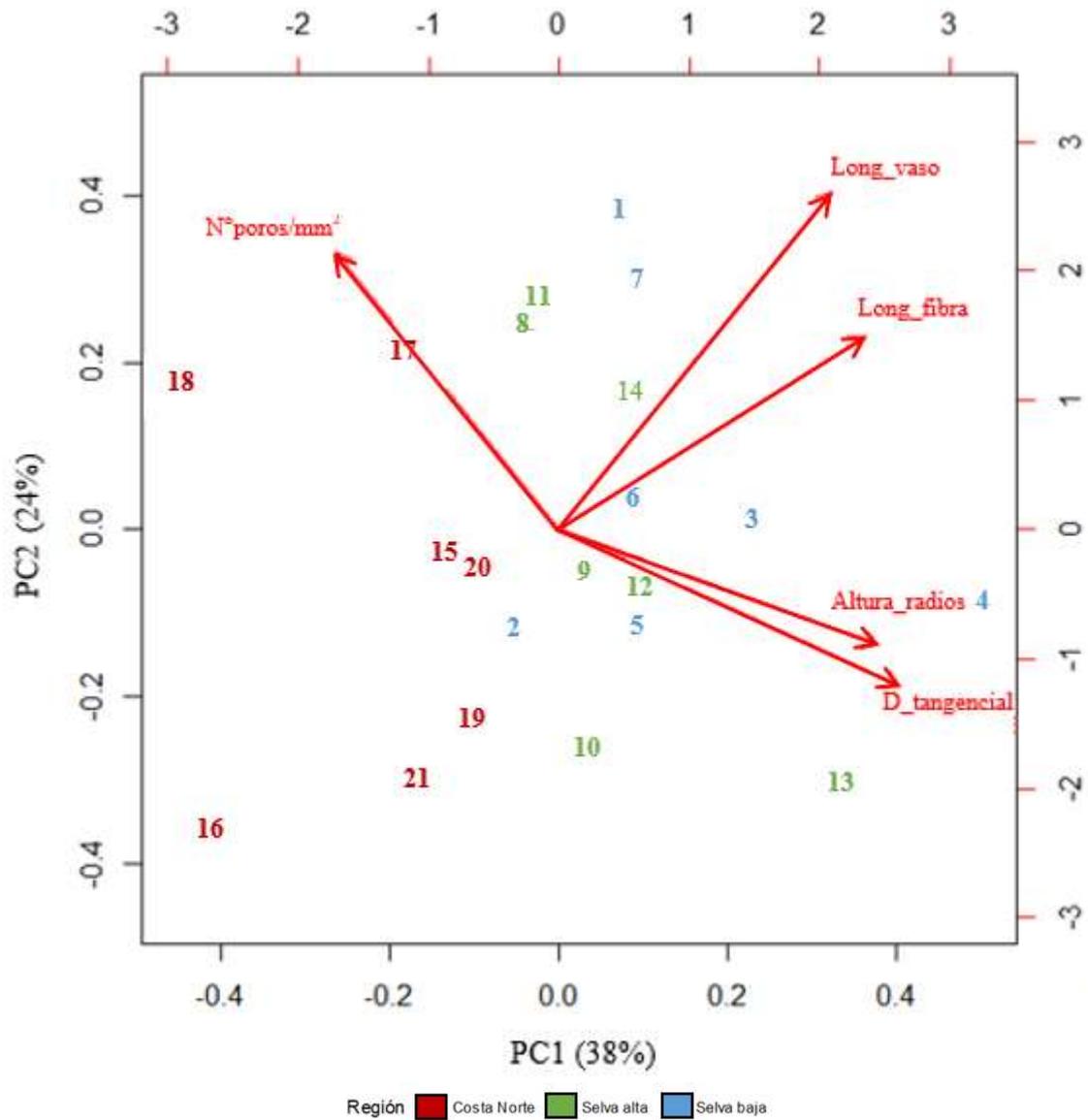


Figura 36. Análisis de componentes principales para las variables cuantitativas.

4.8 Comparativo de resultados con investigaciones ecoanatómicas internacionales

Para analizar las variables ecoanatómicas, de índice de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) obtenidos; estos fueron comparados con resultados de distintos tipos de bosque, realizados por diversos investigadores conforme se presenta en la Tabla 6.

Tabla 6: Estudios revisados y designación para uso en el estudio

Autor	Tipo de Bosque	Designación
Barajas-Morales, 1985	Bosque muy seco tropical	BmsT-B
Lindorf, 1994	Bosque muy seco tropical	BmsT-L
León, 2013	Bosque húmedo tropical	BhT-L
Castrillón & Pinzón, 2015	Bosque húmedo tropical	BhT-CP
León, 2005	Bosque seco tropical	BsT-L
Pérez, 1989	Bosque húmedo premontano	BhP-P
Autor*	Bosque húmedo tropical	BhT-A
Autor*	Bosque seco tropical	BsT-A

Nota: (*) Ecosistemas referidos a las especies evaluadas en la presente investigación.

En la Figura 37 se contrasta el porcentaje de especies por categorías de índice de vulnerabilidad (IV) obtenidos en el presente estudio con otros en diferentes tipos de bosque. De acuerdo al IV; se observa que las especies de bosque seco tropical analizadas tienen un comportamiento similar al obtenido por Lindorf (1994) para bosque muy seco tropical y León (2005) para bosque seco tropical, donde la mayor proporción de individuos se ubica en la categoría II en estos bosques. Carlquist (1977) señala que el comportamiento de las especies en estas zonas tendería al xeromorfismo; caracterizados por priorizar la seguridad en el transporte de agua por encima de la eficiencia. Para el caso de los ecosistemas húmedos no se encontraron semejanzas precisas, más allá de ubicar sus valores entre la categoría II a IV.

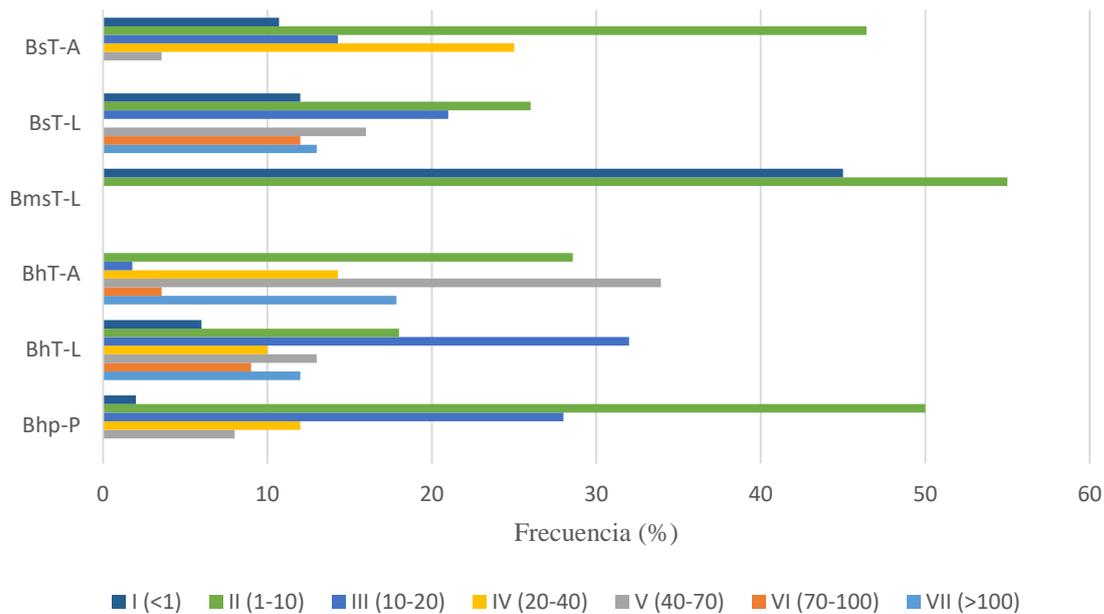


Figura 37. Diagrama de barras de índice de vulnerabilidad en diferentes ecosistemas.

En la Figura 38 se contrasta el porcentaje de especies por categorías de índice de mesomorfía (IM) para el presente estudio y otros ecosistemas. Conforme al IM; se observa que las especies analizadas del bosque húmedo tropical tienen un comportamiento similar al obtenido por Pérez (1989) para bosque húmedo premontano y León (2013) para bosque húmedo tropical siendo que la mayor proporción de individuos se ubican en la categoría IV. Esto implica que las especies de este ecosistema presentan una anatomía orientada a la eficiencia del transporte del agua, lo que muestra su adaptación al hábitat de bosque húmedo tropical y las condiciones de humedad que muestra. Al respecto, León (2005) añade que mientras más se aleja el índice de vulnerabilidad del valor correspondiente a la unidad, mayor será la orientación de la especie a condiciones que garanticen la eficiencia de la conductividad en sacrificio de la seguridad como sucede en esta situación.

Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos por Parra (2010) en los que concluyó que las maderas que crecen en ecosistemas húmedos tienen varias características que van orientadas hacia la eficiencia del transporte de agua como son: diámetro de los vasos medianos, frecuencia de poros baja, longitud de los elementos vasculares medianamente largos, diámetros de punteaduras intervasculares grandes y platinas de perforación simples.

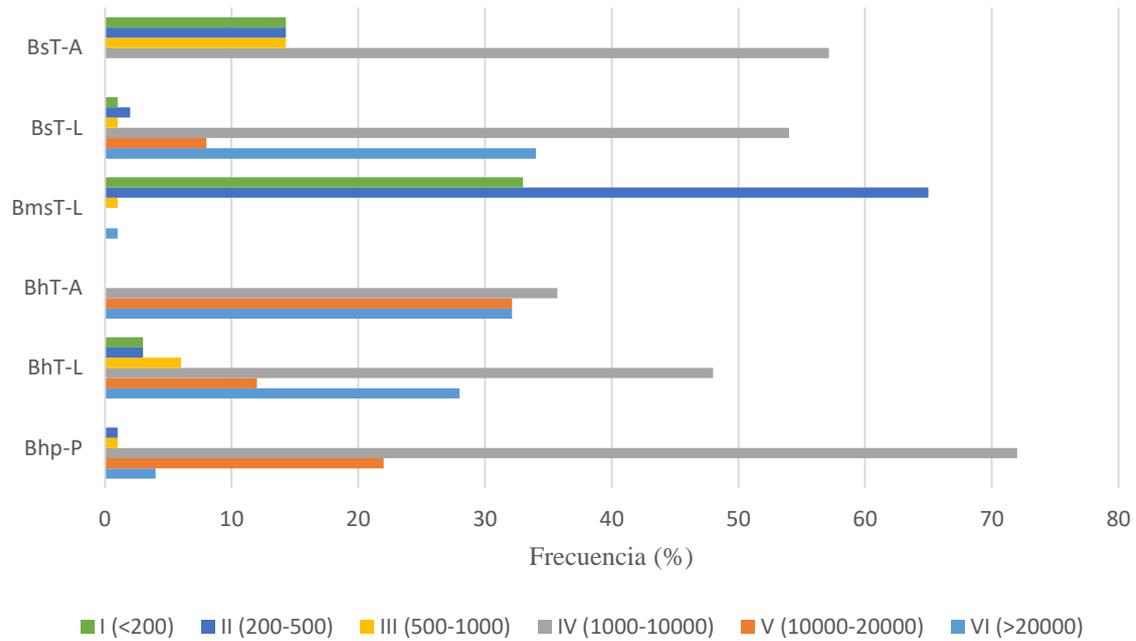


Figura 38. Diagrama de barras de índice de mesomorfía en diferentes ecosistemas.

Al comparar los valores de índice de vulnerabilidad y mesomorfía en los ecosistemas presentados, se observa que estos últimos presentan una amplia variabilidad. León (2005), menciona que 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 vasos) está influenciado por el grado de especialización; es decir, mientras mayor sea la especialización, la longitud de los vasos se reduce.

Asimismo, el comportamiento variable entre ambos índices se debería a que los índices de Carlquist no toman en consideración dos parámetros cruciales en el comportamiento hidráulico: la longitud total de los vasos y la estructura de las punteaduras (Lens *et al.*, 2011). Asimismo, Van der Oever *et al.*, (1981) señalan que además del diámetro y frecuencia de vasos, longitud de vasos y la proporción de tejido de conducción pueden ejercer una notable influencia sobre la eficiencia del movimiento de líquidos en el xilema.

V. CONCLUSIONES

1. Las especies de selva alta y selva baja tienen un comportamiento mesomórfico y de vulnerabilidad al estrés hídrico, con características anatómicas orientadas a la eficiencia del transporte del agua, lo que muestra su adaptación a las condiciones de humedad.
2. Las especies de bosque seco presentan un comportamiento con tendencia mesomórfica; en menor magnitud en comparación al bosque húmedo. Destacan por su mayor resistencia al estrés hídrico, con características anatómicas en su mayoría orientadas a la seguridad del transporte del agua.
3. Los rasgos anatómicos que mejor explican el comportamiento de las especies en sus respectivas condiciones ambientales son el diámetro de poros, la altura de radios, la longitud de vasos y la longitud de fibras.
4. El rasgo anatómico que no presenta una relación con las condiciones ambientales es la frecuencia de poros.

VI. RECOMENDACIONES

- En próximas investigaciones verificar la importancia de evaluar las variables espesor de pared de fibra y frecuencia de radios, pues en el presente estudio dichas variables no explicaron el comportamiento de las especies en sus respectivas condiciones ambientales.
- Realizar estudios con mayor cantidad de especies en diferentes ecosistemas con el fin de determinar de forma más precisa el comportamiento anatómico de las especies dependiendo de la ecología.
- Teniendo en cuenta que cada ecosistema es diferente, debe incluirse variables como suelo, gradientes de temperatura, latitud, distribución geográfica, altitud entre otras que se consideren pertinentes.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso-Amelot, M. (2008). High altitude plants, chemistry of acclimation and adaptation. *Studies in Natural Products Chemistry*, 34 (C): 883-982.
- Andersen, A.; Lucchini, F.; Moriconi, J.; Fernández, E. (2006). Variabilidad en la morfología foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). *Revista Internacional de Botánica Experimental*, 75: 137-143.
- Angulo, W. (1996). Comportamiento silvicultural del pumaquiro *Aspidosperma macrocarpon* en plantaciones establecidas en el bosque nacional Alexander Von Humboldt.
- Angulo, F. (2009). Los bosques secos del noroeste del Perú: Una invitación a la reflexión. Xilema.
- Araque, A., & León, W. (2006). Anatomía Comparada del Leño de *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae) que crece en Zonas de Banco y Bajío de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana*, 50(1): 9-17.
- Armijos, A.; Alvarado, J.; Quito, J.; León, T.; Guamán, L.; Pucha, D. (2017). Anatomía de la madera de diez especies forestales de bosque andino del sur del Ecuador. *CEDAMAZ*, 7: 83-95.
- Barajas-Morales, J. (1985). Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin*, 6 (4): 355-364.
- Begazo, A. (2018). Bosque húmedo tropical amazónico. Avian Report.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7): 887-896.

- Carlquist, S. (2001). Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlín, Germany: Springer Verlag.
- Cassab, G. & Sánchez, Y. (2006). Diferenciación y Crecimiento Diferencial: La Capacidad Motriz de Las Plantas. Fisiología. La Serena, Chile: Ediciones Universidad de La Serena.
- Castrillón, J. & Pinzón, L. (2015). Ecoanatomía del xilema de 25 especies maderables de bosque húmedo tropical (bh-t) de Colombia. (Tesis de pregrado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Colombia.
- Ccayanchira, F. (2019). Anatomía, propiedades físico-mecánicas, químicas y potencial dendrocronológico de *Cedrela odorata* L. y *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pav.). Junín: Centro Anapiari-Pichanaki.
- Chow, P. (1971). Fiber length variation in the bole of an eccentric sweetgum tree. *Forest Science*, 17(2): 186-189.
- Cosmo, N. (2012). Ecología do lenho de 19 espécies nativas do estado do Paraná. (Tesis doctoral). Universidade Federal do Paraná, Brasil.
- Diaz-vaz, O. (2003). Anatomía de Maderas. Valdivia: Universidad Austral de Chile.
- DiMichele, W.; Kerp, H.; Tabor, N.; Looy, C. (2008). The so-called «Paleophytic-Mesophytic» transition in equatorial Pangea - Multiple biomes and vegetational tracking of climate change through geological time. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 268 (3-4): 152-163.
- Fahn, A. (1978). Anatomía Vegetal. Madrid : Blume ediciones.
- Ferreira, J.; Torres, M.; Amorim, M.; Herdt, S.; Da Silva, M.; Da Silva, K.; Soffiatti, P. (2017). Anatomia funcional da madeira e condutividade hidráulica de espécies lenhosas de restinga.

- Gámez, A. (2013). Estudio Ecoanatómico de cuatro especies arbóreas de Malvaceae en la Estación Experimental Caparo, Estado Barinas (Venezuela). *Pittieria*, 37: 41-51.
- García, L.; Guindeo, A.; Peraza, C.; Palacios, P. (2003). La madera y su anatomía. Anomalías y defectos, estructura microscópica de coníferas y frondosas, identificación de maderas, descripción de especies y pared celular.
- Giménez, A. & López, C. (2000). Caracteres anatómicos que determinan la variabilidad del leño de *Schinopsis quebracho colorado*, Anacardiaceae. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.*, 9 (2).
- Giménez, A.; Moglia, J.; Hernández, P. (2005). Anatomía de la Madera. Santiago del Estero.
- Giménez, A.; Catayu, F.; Diaz, J.; Figueroa, M.; Gonzáles, D. (2015). Anatomía comparada del leño de tres especies nativas de *Schinopsis* (Anacardiaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 50 (3): 323-335.
- Gracia, C. (2000). Ecología Forestal: Estructura, Funcionamiento y Producción de las masas forestales.
- Holbrook, N. & Zwieniecki, A. (1999). Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? *Plant Physiology*, 120: 7-10.
- IAWA Committee. (1989). List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.*, 10: 226-332.
- JUNAC. (1989). Manual del grupo andino para aserrío y afilado de sierras cintas y sierras circulares. Lima, PE: Junta del Acuerdo de Cartagena.
- Lens, F.; Sperry, J.; Chritsman, M.; Choat, B.; Rabaey, D.; Jansen, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytol.*, 190: 709-723.

- León, W. (2001). Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Revista Forest. Venez.*, 45: 191-203
- León, W. (2005). Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Bot. Venez.*, 28 (2): 257-274.
- León, W. (2013). Ecoanatomía de la madera en un bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana.*, 57:(2). 115-129.
- León, W., & Espinoza, N. (2001). Anatomía de la madera. Mérida, Venezuela: Universidad de los Andes.
- León, W. (2014). Elementos xilemáticos de conducción en 69 especies leñosas de la reserva forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *ACTA BOT. VENEZ.*, 37 (2): 91-121.
- Lindorf, H. (1994). Eco-Anatomical Wood Features of Species from a Very Dry Tropical Forest. *IAWA Journal*, 15(4): 361 – 376.
- Loepfe, I.; Martínez-Vilalta, J.; Piñol, J.; Mencuccini, M. (2007). The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247(4): 788-803.
- Medina, A.; Razquin, M.; Andia, I. (2013). Estrategia conductiva del leño de *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae), cuenca Lacar, Neuquén, Argentina. *Bosque (Valdivia)*, 34(1):81-88.
- MEF. (2016). Ficha estándar n° 117 Familia 20720033: Madera topa o balsa.
- Moglia, J. & Giménez, A. (1998). Rasgos Anatómicos Característicos del Hidrosistema de las Principales Especies Arbóreas de la Región Chaqueña Argentina. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 7 (1-2).

- Moglia, J. & López, C. (2001). Estrategia adaptativa del leño *Aspidosperma quebracho* blanco. *Madera y Bosques*, 7(2): 13-25.
- Montaño, S.; Camargo, S.; Grether, R.; Pérez, C. (2011). La Madera en función del Ambiente: Un análisis ecoanatómico. *Elementos: Ciencia y cultura*, 18 (83):19-23.
- Montaño, S.; Camargo, S.; Grether, R.; Díaz, D. (2017). Ecoanatomía de la madera de dos taxa mexicanos del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Acta Botánica Mexicana*, 118: 105-120.
- Montaño-Arias, S.; Camargo-Ricalde, S.; Pérez-Olvera, C. (2013). Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Botanical Sciences*, 91(1): 1-10.
- Moreno, K.; Spavento, E.; Monteoliva, S. (2018) Variabilidad en la anatomía y densidad de la madera de *Eucalyptus globulus*: análisis preliminar del efecto de la procedencia, suelo y edad. *Revista de la Facultad de Agronomía La Plata*. 117(1): 163-170.
- Palacios, P. (s.f.) Biogeografía. Instituto de investigaciones científicas SINCHI – Universidad Nacional de Colombia.
- 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.
- Paz, F. (2008). Determinación de la composición química de la madera obtenida del primer clareo en árboles de melina (*Gmelina arborea* roxb.), de una plantación proveniente del departamento de Izabal. (Tesis de grado). Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Pérez, M. (1989). Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del bosque La Mucuy, Estado de Mérida, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 33: 43-51.

- Polanco, C., & Grande, D. (2009). Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque alto Andino Colombiano. *Revista Colombia Forestal*, 12: 183-203.
- Quintanar-Isaías, A.; Ángeles, G.; Zavala-Hurtado, J. (2009). Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Madera Bosques*, 15(2): 71-91.
- Rana, R.; Langenfeld-Heysler, R.; Finkeldey, R.; Polle, A. (2009). Functional anatomy of five endangered tropical timber wood species of the family Dipterocarpaceae. *Trees*, 23(3): 521-529.
- Scholz, A.; Klepsch, M.; Karimi, Z.; Jansen, S. (2013). How to quantify conduits in wood? *Frontiers Pl. Sci.*, 4(56): 1-11.
- Scoffoni, C.; Rawls, M.; Mcknow, A.; Cochard, H.; Sack, L. (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156(2): 832-843.
- SERFOR. (2017). Nuestros bosques en números. Primer reporte del Inventario Nacional Dorestal y de Fauna Silvestre. MINAGRI. Recuperado de <https://sinia.minam.gob.pe/documentos/nuestros-bosques-numeros>
- SERFOR. (2018). Lista Oficial de Especies Forestales. MINAGRI. Recuperado de <https://www.serfor.gob.pe/portal/wp-content/uploads/2018/09/Lista-de-especies-maderables.pdf>
- SERFOR. (2018). Lineamientos para la restauración de ecosistemas forestales y otros ecosistemas de vegetación silvestre. MINAGRI.
- Van der Oever, L.; Baas, P.; Zandee, M. (1981). Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bull.*, 2: 3-24.

- Vásquez, A. (2010). Anatomía de la Madera de las podocarpáceas colombianas. (Tesis doctoral). Universidad de Córdoba, España.
- Vásquez, M. (2013). Dinámica y biomasa fustal de un bosque alto andino: Una aproximación a su función ecológica (Trabajo de pregrado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá.
- Vidaurre, M.; Pacheco, F.; Roldan, I. (2006). Composition and abundance of birds in Andean alder (*Alnus acuminata*) patches with past and present harvest in Bolivia. *Biological Conservation*, 132(1): 12-21.
- Webster, N., & McKetchine, J. (1980). Webster new twentieth century dictionary of the English language unabridged.
- Wodzicki, N. (2001). Natural factors affecting wood structure. *Wood Science and Technology*, 35: 5-26.
- Zhang, S.; Baas, P.; Zandee, M. (1992). Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA Bull.*, 13: 307-349.
- Zobel, B. & Jett, J. (1995). Genetics of wood production. Berlín.
- Zobel, B. & Van Buijtenen, J. (1989). *Wood Variation: Its Causes and Control* Springer Verlag. New York.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de características microscópicas para identificación de madera - según IAWA

Nº de poros por mm²

Muy pocos	< 5
Pocos	5 a 20
Moderadamente numeroso	21 a 40
Numerosos	41 a 100
Muy Numerosos	> 100

Diámetro de poros

Muy pequeños	< 50u
Pequeños	50 a 100u
Medianos	101 a 200u
Grandes	> 200u

Longitud de elementos vasculares

Cortos	< 350u
Medianos	351 a 800u
Largos	> 800u

Nº de radios/mm

Pocos	hasta 4
Poco numerosos	4 a 11
Numerosos	> 11

Altura de radios

Extremadamente bajos	menos de 600u
Bajos	600-2000u
Medianos	2000-5000u
Altos	5000-10000u
Muy altos	> 10000u

Ancho de radios

Muy finos	menor de 50u
Finos	51 a 100u
Medianos	101 a 200u
Anchos	> 200u

Longitud de fibras

Cortas	< 900u
Medianas	901 a 1600u
Largas	> 1600u

Diámetro de fibras

Angostas	menor de 25u
Medianas	25 a 40u
Anchas	más de 40u

Espesor de Pared de las fibras (u)

Muy gruesa	: cuando el ϕ del lumen es menor de $1/3$ del ϕ total	$\phi L = < 1/3 \phi$ total
Gruesa	: cuando el ϕ del lumen es de $1/3$ a $1/2$ del ϕ total	$\phi L = 1/3$ a $1/2 \phi$ total
Delgada	: cuando el ϕ del lumen es de $1/2$ a $3/4$ del ϕ total	$\phi L = 1/2$ a $3/4 \phi$ total
Muy delgada:	cuando el ϕ del lumen es mayor de $3/4$ del ϕ total	$\phi L = > 3/4 \phi$ total

Anexo 2. Registro fotográfico de las especies contrastantes (Sección transversal y tangencial) por tipo de bosque

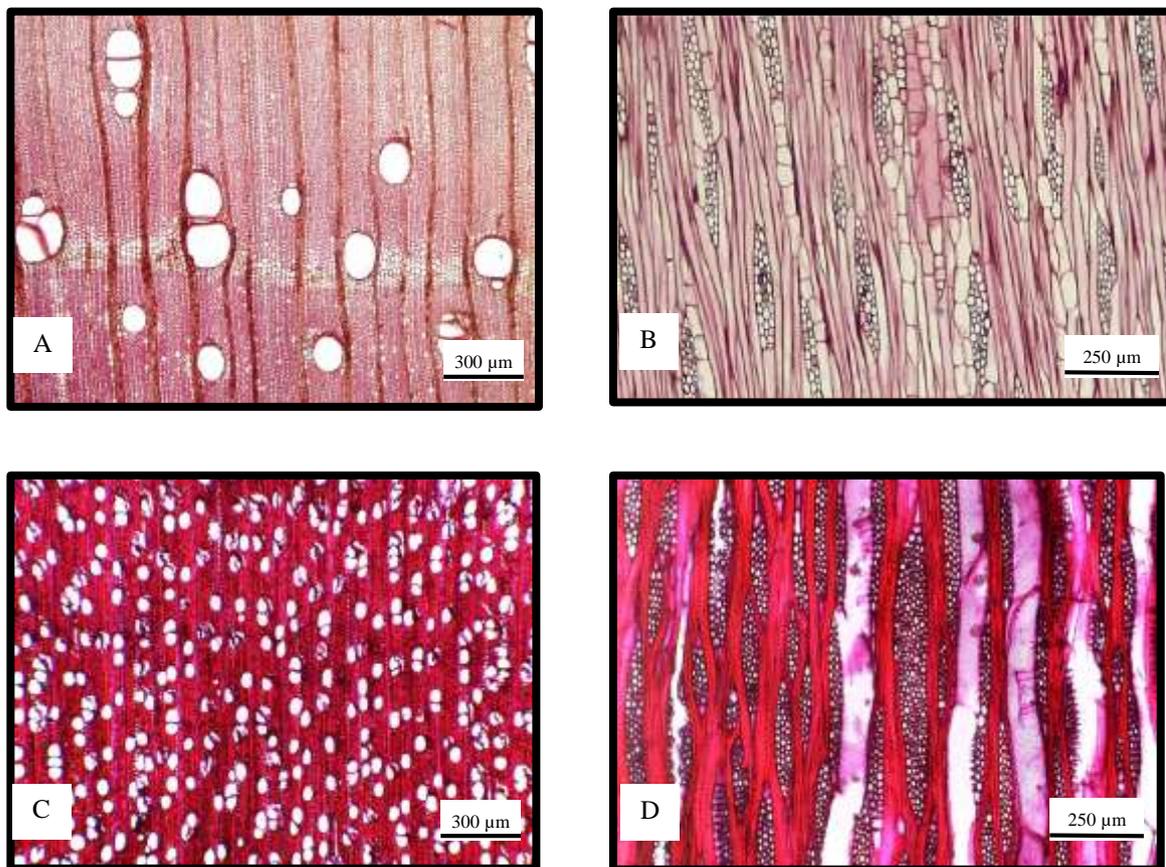


Figura 39. Especies de Selva Baja. Cedrela odorata (A, B) Sección transversal y tangencial; Calycophyllum spruceanum (C, D) Sección transversal y tangencial.

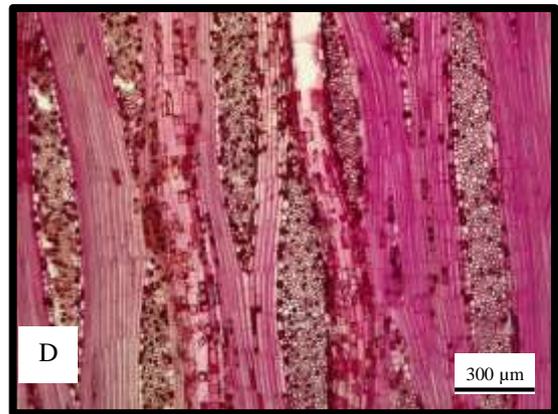
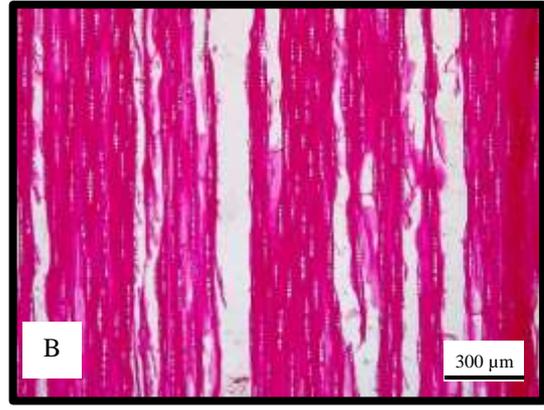
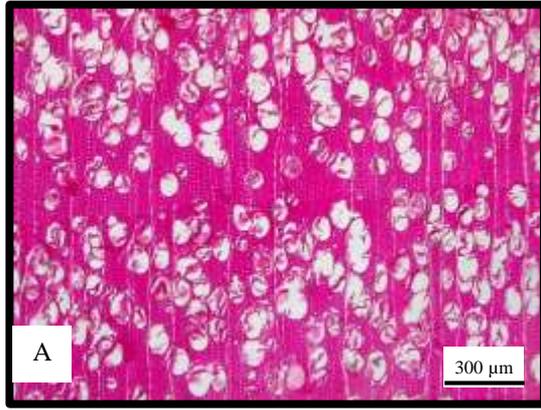


Figura 40. Especies de Selva Alta. *Aspidosperma macrocarpon* (A, B) Sección transversal y tangencial; *Sterculia frondosa* (C, D) Sección transversal y tangencial.

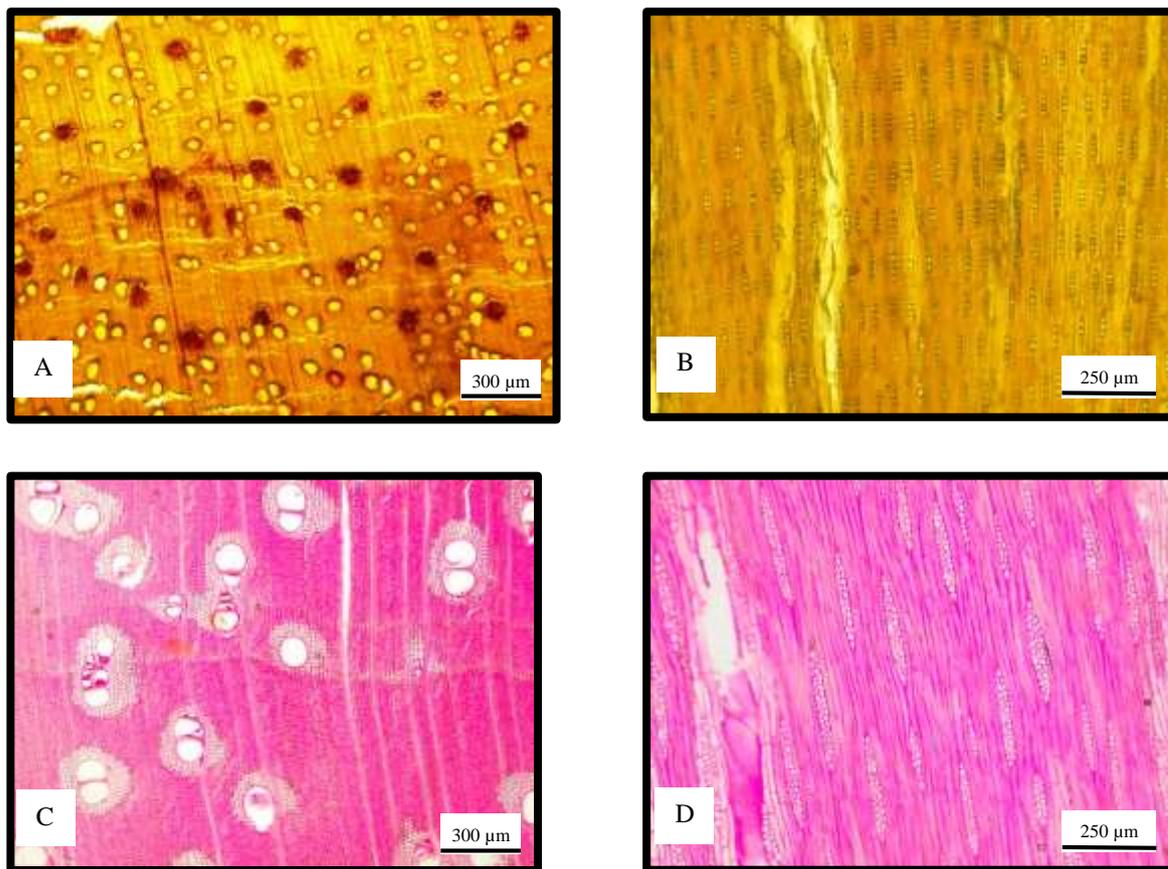


Figura 41. Especies de Bosque Seco. *Handrianthus chrysanthus* (A, B) Sección transversal y tangencial; *Pithecellobium multiflorum* (C, D) Sección transversal y tangencial.