

Aspectos ecoanatómicos de ocho especies de *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) de los Andes venezolanos

Ecoanatomical aspects of eight species
of *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) in Venezuelan Andes

por

WILLIAMS J. LEÓN H.¹ y LUIS E. GÁMEZ A.²

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

2 Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Laboratorio de Dendrología. Mérida, Venezuela. lgamez@ula.ve

RESUMEN

Pentacalia Cass. es el género de la familia Asteraceae con mayor número de especies en Venezuela y un número considerable de las mismas son endémicas. Tiene una alta representatividad en los páramos andinos venezolanos pero a pesar de ello, son pocos los estudios que se han realizado sobre dicho género, especialmente en lo relacionado entre aspectos anatómicos de la madera y el medio donde crecen.

El presente trabajo es un estudio de las características de elementos xilemáticos de conducción en ocho especies de *Pentacalia* Cass., recolectadas en las montañas altas de los estados Mérida y Táchira (Venezuela), con el fin de conocer el comportamiento (mesomórfico o xeromórfico) de dichas especies en áreas de páramo y selva nublada. Las muestras fueron preparadas utilizando procedimientos estándar de microtecnia xilemática y se determinaron características cualitativas (porosidad, agrupación y disposición de vasos, tipo de placa de perforación, tipo de punteaduras, engrosamientos espiralados) y cuantitativas (frecuencia y diámetro de vasos, longitud de elementos de los vasos, diámetro de punteaduras) de los vasos de acuerdo a lo establecido por IAWA Committee. Se calcularon los índices de vulnerabilidad y mesomorfía para determinar el tipo de comportamiento de las especies en el área de estudio. Algunos caracteres importantes son la presencia de poros numerosos, pequeños, elementos de los vasos cortos y la presencia de engrosamientos espiralados en todas las especies excepto en *P. reflexa*. Desde el punto de vista ecoanatómico, los índices de vulnerabilidad y mesomorfía indican que para las especies de páramo existe un comportamiento xeromórfico, con elementos de conducción que se orientan a garantizar la seguridad en el movimiento de líquidos. *P. reflexa*, única especie colectada en selva nublada, mostró un comportamiento mesomórfico.

PALABRAS CLAVE: Ecoanatomía, engrosamientos espiralados, seguridad de conducción, xeromorfismo, xilema secundario.

ABSTRACT

Pentacalia Cass. is the genus from Asteraceae with more quantity of species in Venezuela and many species are endemic. This genus have a high importance in paramos from venezuelan Andes but are few studies about this genus in Venezuela, specially in relation to wood anatomy and site conditions. This paper is a research about features of xylem conductive elements in eight species of *Pentacalia* Cass. collected in high mountains of Mérida and Táchira states (Venezuela) is presented; with the aim of study ecoanatomical aspects like mesomorphic of xeromorphic type in species collected in zones of paramo and cloudy forest. Samples were prepare using standars procedures of xylem microtechnique and description was made for qualitative (porosity, vessels grouping, vessels arrangement, perforations plates, intervessels pits) and quantitative (frequency and diameter, length element vessels, pits diameter) vessels features according IAWA Committe. Vulnerability and mesomorphic indexes are calculated. Some importants features observed in species studied are: high number of vessels, narrow vessels in diameter, short vessel elements and spiral thickenings in all species studied except in *P. reflexa*. From an ecoanatomical point of view, vulnerabilty and mesomorphy index shows a xeromorphic type for species of *Pentacalia* collected in paramo, with conductive elements oriented to safety in conduction of water and mineral salts. *P. reflexa*, only specie collected in cloudy forest, shows a mesomorphic type.

KEY WORDS: Ecoanatomy, securiy in conduction, secondary xylem, spirals thickening xeromorphic type.

INTRODUCCIÓN

Las condiciones del medio natural donde crecen las plantas ejercen una influencia importante sobre el proceso de crecimiento y desarrollo de éstas (Wieser & Tausz 2007). En las especies vegetales leñosas, el sistema de conducción presenta características que tratan de aprovechar al máximo lo que el medio ofrece en cuanto a la cantidad de humedad disponible (Oskolski & Jansen 2009). Por su parte, los estudios ecoanatómicos xilemáticos tienen como objetivo conocer cómo influyen las condiciones del medio natural sobre la estructura del xilema secundario en, principalmente, especies del grupo de las angiospermas (León 2016). En este sentido, el estudio de los rasgos funcionales es de gran importancia ya que permite explicar la respuesta de las especies vegetales a gradientes y/o cambios ambientales (Salgado & Paz 2016) y uno de los objetivos de la ecología funcional es entender cómo los rasgos funcionales varían entre y dentro de especies. Entre los rasgos claves, por su importancia en el comportamiento de las plantas, se encuentran algunos propios de la madera, que permiten conocer las características de los elementos celulares encargados de la movilización del agua y las sales minerales, es decir los caracteres cualitativos y especialmente los cuantitativos correspondientes a los vasos y elementos complementarios de conducción que se pueden presentar en algunas angiospermas como lo son las traqueidas (vasicéntricas o vasculares). Carlquist (2001) manifiesta que el nivel genérico es el comúnmente utilizado para la realización de estudios de ecoanatomía xilemática e indica que los caracteres de mayor interés son el diámetro y frecuencia de vasos, longitud de elementos de los vasos y el número de barras de la placa de perforación en caso que sean de

tipo escalariforme, siendo algunos de estos caracteres esenciales para determinar los índices de vulnerabilidad y mesomorfía propuestos por Carlquist (1977).

El género *Pentacalia* Cass. (Senecioneae, Asteraceae) está constituido por unas 217 especies distribuidas principalmente en Sudamérica, especialmente al Norte del continente (Sagástegui & Rodríguez 2009). Según Badillo *et al.* (2008) es el género de Asteraceae con mayor cantidad de especies en Venezuela, con un total de 49, de las cuales 20 son endémicas (Briceño & Morillo 2002, Badillo *et al.* 2008, Lapp *et al.* 2013b, Lapp 2014). Este género abarca especies sufrútices, arbustos, arbustivas escandentes y trepadoras, propias de selvas nubladas (raras en selvas semidecíduas) y de los páramos, siendo su distribución principal en la zona andina (Lapp *et al.* 2013a). Las dos áreas de distribución de *Pentacalia* (páramo y selva nublada andina) presentan características contrastantes. Con respecto a los páramos, Llambi & Soto (2012) señalan que en Venezuela se encuentran en la Cordillera de Mérida y en la Sierra de Perijá, en los estados de Táchira, Mérida, Trujillo, Barinas, Apure y Zulia ocupando aproximadamente 239.854 ha; se presentan en climas de alta montaña tropical, con temperaturas diarias muy variables, es decir, tienen una gran amplitud térmica: frío congelante durante la noche y calor de más de 25 °C durante el día. Las plantas del páramo poseen adaptaciones para soportar las bajas temperaturas nocturnas, la alta radiación solar durante el día, la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo y en algunos casos, condiciones de sequía estacional. Con respecto a la selva nublada andina, bosque húmedo montano de acuerdo al sistema de clasificación de Holdridge, Veillon (1994) indica que en Venezuela se ubica en las

partes altas de la sierra de Perijá (estado Zulia) y, principalmente en la cordillera de Los Andes (estados Mérida, Táchira y Trujillo). Huber (2008) señala que en el área correspondiente a la cordillera de Los Andes, específicamente en la región de La Carbonera (estado Mérida) se presentan grandes colonias de pino aparrado (*Podocarpus oleifolius*) y pino laso (*Retrophyllum rospigliosii*). Guevara (2007) indica que el clima de la zona sigue un régimen biestacional, con una estación seca (diciembre-marzo) y una estación lluviosa (marzo-noviembre), pudiéndose considerar a enero el único mes seco, siendo la precipitación media anual de 1.500 mm, aumentando hacia la cima del pico El Tambor donde se registran hasta 1.800 mm. De acuerdo a la clasificación de Holdridge (1987), la vegetación corresponde a zona de vida bosque muy húmedo montano y en parte bosque pluvial montano; mientras que para Pittier (1937) es un típico bosque nublado andino. Sarmiento *et al.* (1971) la clasifican como selva nublada montano alta (2.250-2.550 msnm), perennifolia, mixta, alta y de dosel irregular.

En Venezuela, el género *Pentacalia* ha sido estudiado en aspectos de sistemática (Lapp 2014) y morfoanatomía (Lapp *et al.* 2013b; Jáuregui *et al.* 2016; León & Gámez 2018). En relación a su ecoanatomía se tiene muy poca información para el género en el país y uno de los pocos aportes es el presentado por Jáuregui *et al.* (2016). Tomando en consideración que Asteraceae es una de las familias con mayor cantidad de especies en Venezuela y *Pentacalia* es el género de dicha familia con mayor representatividad en cuanto a número de especies en las altas montañas de Venezuela (Badillo *et al.* 2008); son de gran relevancia los aportes que se hagan sobre la misma. La presente investigación

tiene como objetivo estudiar las características de los elementos xilemáticos de conducción y el tipo de comportamiento (xeromórfico o mesomórfico) de ocho especies del género *Pentacalia* en sus principales áreas de distribución en Venezuela, como lo son el páramo y selva nublada andina.

METODOLOGÍA

El material de estudio está representado por muestras de madera de ocho especies de *Pentacalia* recolectadas en los estados Mérida y Táchira (Venezuela), siete en el ecosistema páramo y una en la selva nublada andina, esta última especie se usó con el fin de realizar comparaciones y determinar si existen diferencias estructurales entre las especies que habitan en ambos ecosistemas donde las condiciones son marcadamente distintas (**CUADRO 1**). Por cada especie se colectó material de entre 1 y 3 individuos dependiendo de su abundancia en la zona de colección y las muestras se tomaron en la base del tallo. Cada muestra de leño fue accesada a la colección permanente de la Xiloteca MERw (Laboratorio de Anatomía de Maderas, Universidad de Los Andes) y su respectiva muestra botánica fue incorporada al Herbario MER “Carlos Liscano” de la Universidad de Los Andes. De cada porción de madera se extrajeron piezas de aproximadamente 1,5 cm³, las cuales fueron sometidas a un proceso de ablandamiento en agua hirviendo durante 2-3 h, para ser llevadas a un microtomo de deslizamiento y así obtener las secciones transversales, radiales y tangenciales de 22-25 µm de espesor. Posteriormente, se realizó el proceso de tinción sumergiendo las secciones en una solución de safranina durante 2-3 h para someterlas a un proceso de deshidratación en

CUADRO 1. Lista de especies estudiadas, muestra de xiloteca, herbario y procedencia.

ESPECIE	MUESTRA DE MADERA (XILOTECA MERW) Y BOTÁNICA (HERBARIO MER)	LUGAR DE COLECCIÓN, COORDENADAS Y ALTITUD
<i>P. cachacoensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	X7052; 3291 Gámez	X7052: Páramo El Rosal (Táchira); 8° 00' N, 71°34' E; 3176 msnm
<i>P. greenmaniana</i> (Hieron.) Cuatrec.	X7037; 1671 Gámez X7038; 1989 Gámez	X7037: Laguna La Fría (Mérida), coordenadas: 8°19' N, 71°03' E; 3566 msnm; X7038: Páramo San José (Mérida), 8°11' N, 65°10' E; 3100 msnm.
<i>P. imbricatifolia</i> (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	X7040; 1899 Gámez X7041; 2017 Gámez	X7040: páramo Piedras Blancas (Mérida); 8°32' N, 70°30' E; 4086 msnm X7041: páramo Piedras Blancas (Mérida); 8°31' N, 64°31' E; 4302 msnm
<i>P. mason-halei</i> (Ruiz Teran & López-Fig.) Cuatrec.	X7042; 1670 Gámez	X7042: Laguna La Fría (Mérida); 8°19' N, 71°03' E; 3566 msnm
<i>P. pachypus</i> (Greenm.) Cuatrec.	X7043; 1990 Gámez X7044; 2160 Gámez X7045; 2206 Gámez	X7043: Páramo San José (Mérida), 8°11' N, 71°10' E; 3108 msnm; X7044: Páramo Quirorá (Mérida), 8°11' N, 71°15' E; 3118 msnm; X7045: Sendero Laguna La Fría (Mérida), 8°19', 71°03' E; 3485 msnm
<i>P. quirorana</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	X7046; 2195 Gámez X7047; 2197 Gámez	X7046, X7047: Páramo Quirorá (Mérida); 8°11' N, 71°15' E; 3111 msnm
<i>P. reflexa</i> (Kunth) Cuatrec.	X7048; 1900 Gámez	X7048: Bosque San Eusebio (Mérida), 8°22' N, 77°13' E; 2468 msnm
<i>P. venezuelensis</i> (Sanwith) Cuatrec.	X7049; 1926 Gámez X7050; 1985 Gámez	X7049: Páramo San José (Mérida), 8°11' N; 71°10' E; 3108 msnm; X7050: Sendero Laguna La Fría (Mérida), 8°19' N, 77°03' E; 3485 msnm

baños sucesivos de alcohol (50 %, 15 min; 70 %, 15 min; 75 %, 15 min; 95 %, 2 h), una mezcla alcohol-xilol (1:1; 40 min) y xilol (2 h). Finalmente se procedió a hacer el respectivo montaje y rotulado. Se tomaron en consideración los rasgos funcionales de tipo hidráulico-biomecánico del tallo propuestos por Salgado *et al.* (2016) y la descripción de los mismos se realizó siguiendo las pautas indicados por la International Association of Wood Anatomists (IAWA Committee 1989). Para la determinación de la longitud de elementos de los vasos se preparó tejido macerado sumergiendo astillas de madera en una solución de ácido acético-peróxido de hidrógeno (1:1) y llevadas a estufa (50 °C, 12 h) para luego proceder a la individualización de elementos celulares aplicando fricción mecánica, tinción con safranina y el respectivo montaje. Para las características cuantitativas (frecuencia y

diámetro de vasos, diámetro de punteaduras, longitud de elementos de los vasos) se realizó el número de mediciones indicadas por IAWA Committee (1989), se determinó la estadística básica (promedio, desviación, máximo, mínimo, coeficiente de variación) y se realizó el respectivo análisis de varianza y prueba de diferencia de medias (Tukey, $\alpha = 0,01$). Además, se utilizó la medida de disimilaridad mediante el índice de Bray-Curtis utilizando el programa PRIMER 6, el cual permitió la ordenación de las especies por escalamiento multidimensional no métrico, pudiendo ordenar los taxones analizados y las variables de forma continua a lo largo de ejes de variación (gradientes) y visualizar sus relaciones de similaridad representado a través de un diagrama la matriz de disimilaridad.

Para determinar el tipo de comportamiento de las especies se calcularon los índices de vul-

CUADRO 2. Características cualitativas de los vasos para especies de *Pentacalia* Cass.: Porosidad (Po), Disposición (Disp.), Agrupación (Agr.), Placas de perforación (Ppf), Punteaduras intervascuales (Ptiv), Punteaduras radiovasculares (Prv), Engrosamientos espiralados (Esp)

ESPECIE	PO	DISP.	AGR.	PPF.	PTIV	PRV	ESP
<i>P. cachacoensis</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-6 (-11)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes
<i>P. greenmaniana</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-12 (-23)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes
<i>P. imbricatifolia</i>	Difusa; ocasionalmente tendencia semicircular	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-6)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes
<i>P. mason-halei</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-10	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes
<i>P. pachypus</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-20)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes
<i>P. quirorana</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-6)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes
<i>P. reflexa</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-6)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Ausentes
<i>P. venezuelensis</i>	Difusa	Sin patrón definido	solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-20)	Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Similares a Ptiv	Presentes

nerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977):

IV = Diámetro de vasos/Frecuencia de vasos.

IM = IV x Longitud de elementos de los vasos.

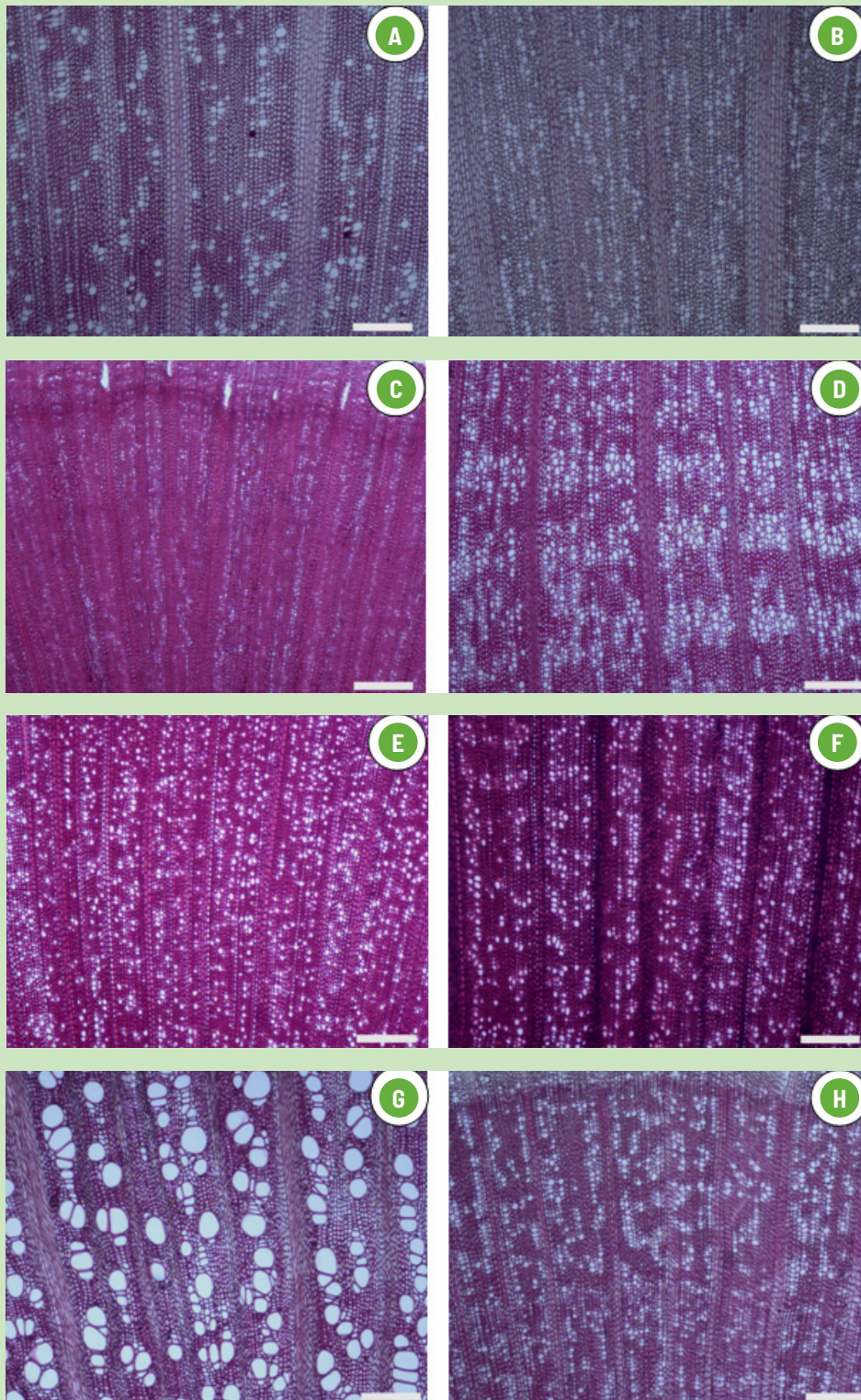
Los valores de dichos índices son indicativos de si existe un comportamiento xeromórfico (IV < 1; IM < 75) o mesomórfico (IV > 1; IM > 200).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las especies analizadas mostraron similitudes en los caracteres cualitativos de los vasos, particularmente todas las que se recolectaron en el ecosistema páramo, las cuales se diferencian de *P. reflexa*, especie recolectada en la selva nublada, la cual no presenta engrosamientos espiralados, contrastando con la presencia de los mismos en el resto de las especies estudiadas

(FIGURA 2). Según Carlquist (2001), este tipo de estructura se puede presentar en lugares donde la planta pueda ser sometida a estrés hídrico, bien sea por fuertes sequías o zonas donde predominan temperaturas muy bajas. Estas condiciones pueden generar altas tensiones en los vasos e inducir a embolismos y la presencia de engrosamientos espiralados puede reducir la susceptibilidad a embolismo o, en caso que se produzca, que el elemento conductor pueda retomar su función. En el caso de *P. reflexa*, el material de estudio fue recolectado en la región del bosque San Eusebio (selva nublada), lugar donde las condiciones no son tan severas como las encontradas en los otros sitios de colección.

A nivel de características cuantitativas (CUADRO 3) se encontró que, en general, los vasos son de tamaño reducido (FIGURAS 1, 3), de alta frecuencia (FIGURAS 1, 4), con punteaduras diminutas a

**FIGURA 1.**

Frecuencia y diámetro de vasos en:

- (A) *P. cachacoensis*,
 - (B) *P. greenmaniana*,
 - (C) *P. imbricatifolia*,
 - (D) *P. mason-halei*,
 - (E) *P. pachypus*,
 - (F) *P. quirorana*,
 - (G) *P. reflexa* y
 - (H) *P. venezuelensis*
- (Barra = 300 μ m).

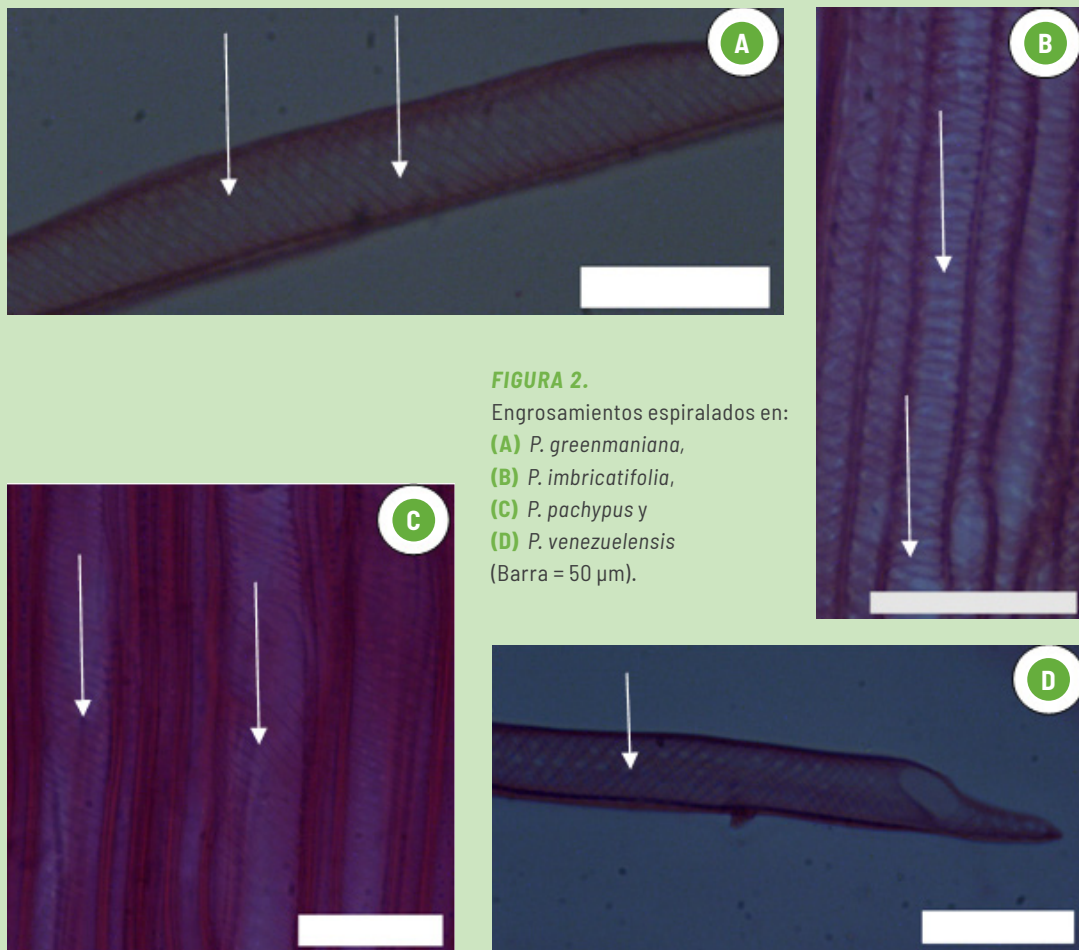


FIGURA 2.

Engrosamientos espiralados en:

(A) *P. greenmaniana*,

(B) *P. imbricatifolia*,

(C) *P. pachypus* y

(D) *P. venezuelensis*

(Barra = 50 μ m).

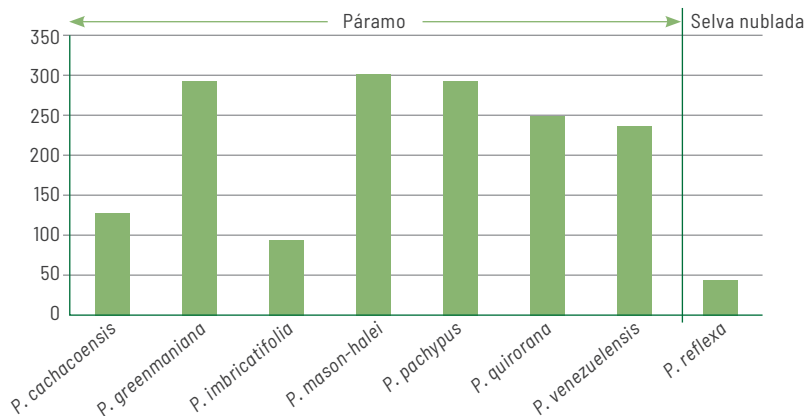


FIGURA 3.

Frecuencia de vasos (vasos/mm²) para ocho especies de *Pentacalia* en páramos y selva nublada andina de Venezuela.

CUADRO 3. Características cuantitativas de vasos: frecuencia (vasos/mm²), diámetro de vasos y punteaduras, longitud de elementos de los vasos (mínimo, promedio, desviación, máximo, número de mediciones, coeficiente de variación, prueba de Tukey).

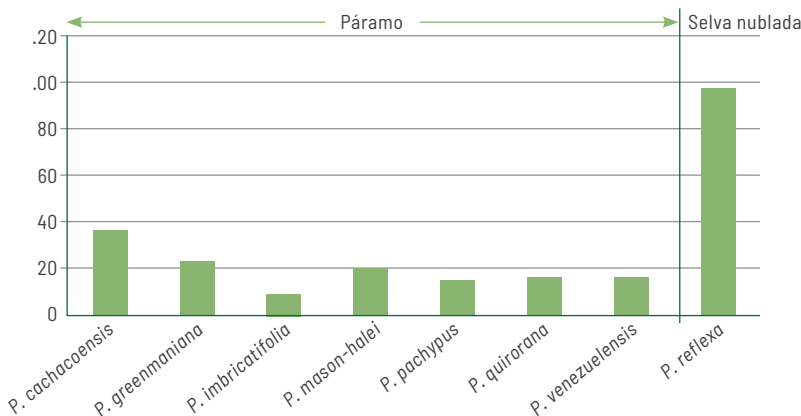
ESPECIE	VASOS/mm ²	DIÁMETRO VASOS (μm)	DIÁM. PUNTEADURAS (μm)	LEV (μm)
<i>Pentacalia cachacoensis</i>	(96) 142,09 ^{a,b,c} ± 41,71 (182) n = 5; CV = 29,35 %	(35) 44,8 ^e ± 6,99 (65) n = 25; CV = 15,6 %	(3,75) 5,125 ^b ± 0,709 (6,25) n = 10; CV = 13,83 %	(125) 213,4 ^b ± 31,35 (260) n = 25; CV = 14,69 %
<i>P. greenmaniana</i>	(201) 309,96 ^{c,d} ± 90,58 (445) n = 10; CV = 29,22 %	(25) 30,4 ^d ± 3,76 (35) n = 50; CV = 12,37 %	(5) 5,288 ^a ± 0,548 (6,25) n = 13; CV = 10,36 %	(150) 319,2 ^d ± 79,82 (470) n = 50; CV = 25,01 %
<i>P. imbricatifolia</i>	(74) 110,18 ^{a,b} ± 33,62 (157) n = 10; CV = 30,51 %	(10) 16,8 ^a ± 2,81 (25) n = 50; CV = 16,73 %	---	(110) 159,3 ^a ± 26,48 (245) n = 50; CV = 16,62 %
<i>P. mason-halei</i>	(218) 318,45 ^d ± 66,34 (404) n = 5; CV = 20,83 %	(20) 27,2 ^{c,d} ± 4,1 (35) n = 25; CV = 15,07 %	(2,5) 3,75 ^a ± 0,668 (5) n = 8; CV = 17,81 %	(235) 312 ^d ± 42,91 (385) n = 25; CV = 13,75 %
<i>P. pachypus</i>	(168) 312,09 ^{c,d} ± 110,25 (582) n = 10; CV = 35,33 %	(15) 22,2 ^b ± 4,1 (30) n = 100; CV = 18,47 %	(2,5) 3,819 ^a ± 0,417 (5) n = 36; CV = 10,92 %	(165) 244,12 ^{b,c} ± 44,98 (360) n = 85; CV = 18,42 %
<i>P. quirorana</i>	(184) 270,35 ^{b,c,d} ± 62,69 (380) n = 20; CV = 23,19 %	(15) 23,4 ^{b,c} ± 4,45 (35) n = 50; CV = 19,02 %	(2,5) 3,562 ^a ± 0,734 (5) n = 20; CV = 20,61 %	(185) 278,1 ^{c,d} ± 44,31 (360) n = 50; CV = 15,93 %
<i>P. reflexa</i>	(41) 58,47 ^a ± 13,68 (75) n = 5; CV = 23,4 %	(80) 104,4 ^f ± 12,85 (140) n = 25; CV = 12,31 %	(5) 5,75 ^b ± 0,645 (-6,25) n = 10; CV = 11,22 %	(310) 417,2 ^e ± 69,16 (580) n = 25; CV = 16,58 %
<i>P. venezuelensis</i>	(97) 256,21 ^{b,c,d} ± 137,44 (534) n = 10; CV = 53,64 %	(15) 24,4 ^{b,c} ± 3,99 (30) n = 50; CV = 16,35 %	(3,75) 3,958 ^a ± 0,479 (5) n = 18; CV = 12,1 %	(190) 302,8 ^d ± 66,62 (460) n = 50; CV = 22 %

NOTA: letras diferentes indican grupos estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey ($\alpha = 0,01$).

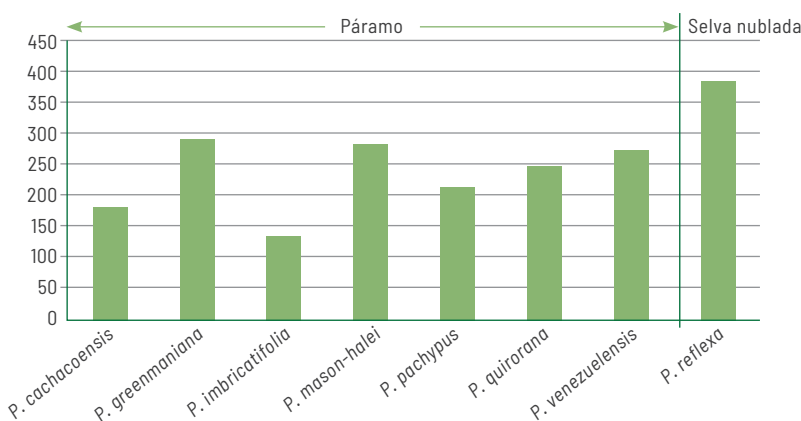
pequeñas y elementos de los vasos cortos (FIGURA 5). Con respecto al diámetro de los vasos, si se toman en consideración las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), siete de las ocho especies estudiadas se ubican en la categoría inferior (vasos con diámetro < 50 μm), mientras que *P. reflexa* se ubica en la cercanía del límite inferior de la categoría III (vasos con diámetro promedio de 100-200 μm). Con relación a esto, Jáuregui *et al.* (2016) señalan que el diámetro relativamente bajo de los poros xilemáticos tanto de raíces y tallos de *Pentacalia*, probablemente constituya una estrategia de estas especies para asegurar la disponibilidad de agua, al disminuir la probabilidad del embolismo. En varias zonas del páramo, el agua suele ser un recurso limitado o no disponible por encontrarse en fase sólido

da, por lo que las plantas están sometidas a estrés hídrico por carencia de este elemento.

En relación a la frecuencia de vasos, *P. reflexa* se ubicó en la categoría IV (40-100 vasos/mm²) de IAWA Committee (1989) mientras que el resto de las especies se ubicaron en la categoría V (> 100 vasos/mm²). Esto coincide con lo indicado por Miller (1975), quien manifiesta que un número elevado de poros se reporta tanto en especies xerófilas como de ambientes fríos. Igual comportamiento se observó en la longitud de los elementos de los vasos, con *P. reflexa* ubicada en la categoría II (350-800 μm) de IAWA Committee (1989) y el resto de las especies en la categoría I (< 350 μm), notándose la diferencias anatómicas entre esta especie encontrada en la selva nublada con las otras siete que se recolectaron en el páramo.

**FIGURA 4.**

Diámetro de vasos (μm) para ocho especies de *Pentacalia* en páramos y selva nublada andina de Venezuela.

**FIGURA 5.**

Longitud de elementos de los vasos (μm) para ocho especies de *Pentacalia* en páramos y selva nublada andina de Venezuela.

Con base a la densidad y diámetro de los poros, longitud de los elementos de los vasos y diámetro de las punteaduras intervasculares se realizó un clúster, demostrando que existe una separación clara de *P. reflexa* con respecto a las otras siete especies que se recolectaron en el páramo (FIGURA 6A). Reforzando lo anteriormente expuesto, el escalamiento multidimensional reflejó resultados similares al clúster, ya que las siete especies recolectadas en el ecosistema páramo son bastante próximas entre sí, separándose claramente de *P. reflexa* (FIGURA 6B). Esta separación, desde el punto de vista ecológico, indica que bajo las condiciones más limitantes que representa la zona de vida de páramo, los

individuos y especies que allí se desarrollan requieren de un sistema de conducción que garantice el aprovechamiento de la humedad disponible mediante vasos con características orientadas hacia la seguridad en la movilización de líquidos, incrementando la cantidad de vasos (mayores frecuencias) y reduciendo su tamaño. En el caso de *P. reflexa*, al existir condiciones menos limitantes como las que corresponden a la selva nublada en comparación con el páramo, los elementos de conducción incrementan su tamaño y disminuyen su frecuencia como un mecanismo para la búsqueda de eficiencia en conducción. Esto también se refleja en los valores de los índices de vulnerabilidad (CUADRO 4,

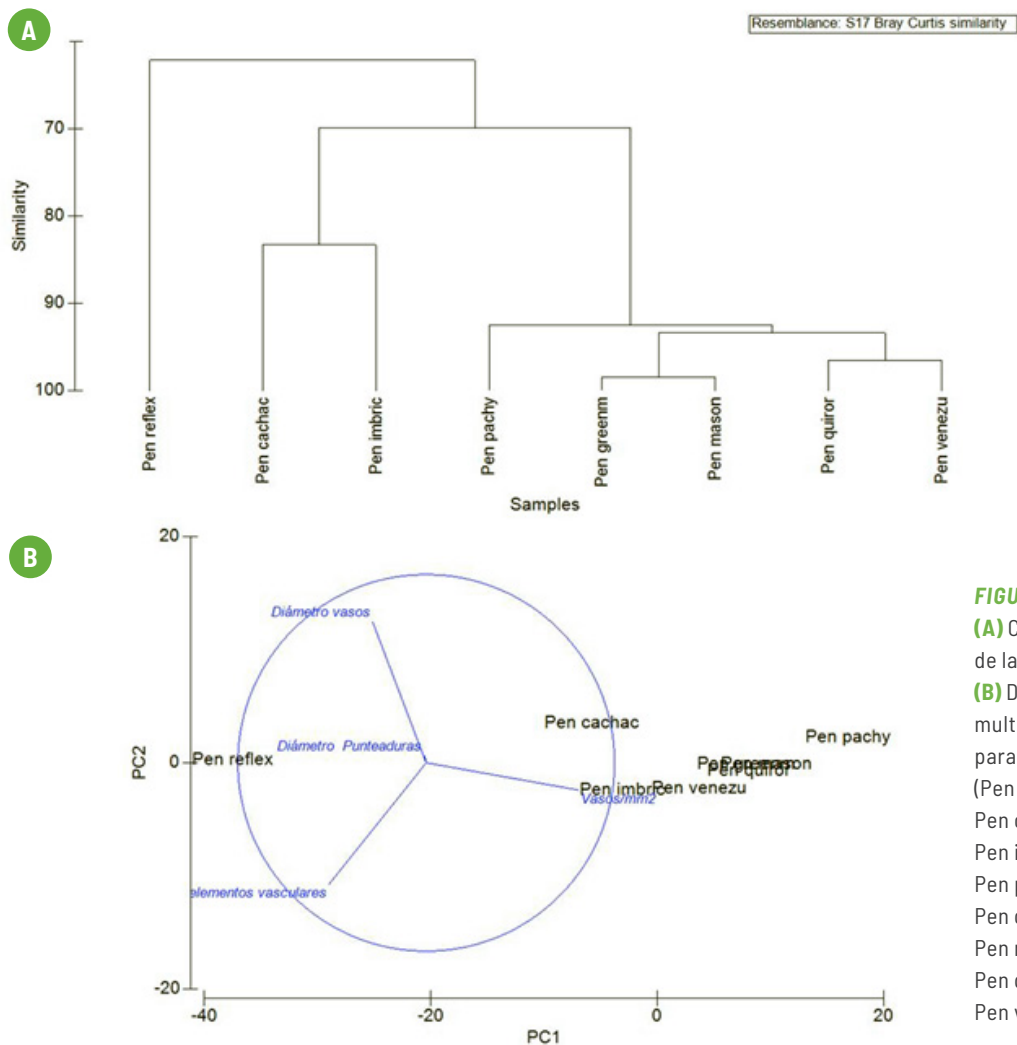


FIGURA 6.

(A) Clúster de similitud de las especies estudiadas. (B) Diagrama de ordenación multidimensional no métrico para las especies analizadas (Pen reflex = *Pentacalia reflexa*, Pen cachac. = *P. cachacoensis*, Pen imbric = *P. imbricatifolia*, Pen pachy = *P. pachypus*, Pen greenm = *P. greenmaniana*, Pen mason = *P. mason-halei*, Pen quiror = *P. quiroarana*, Pen venez = *P. venezuelensis*).

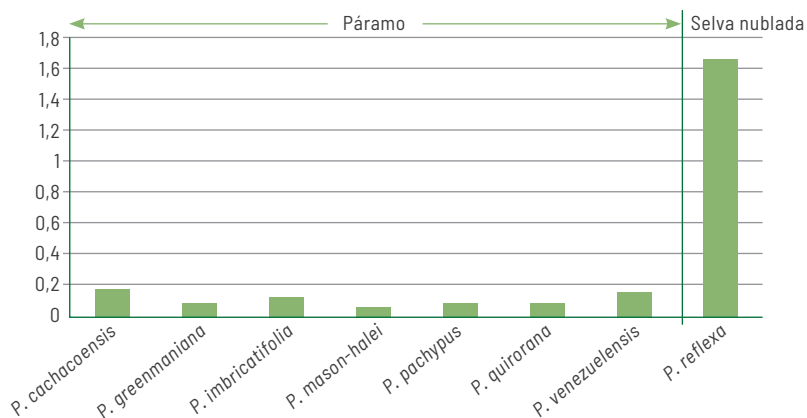
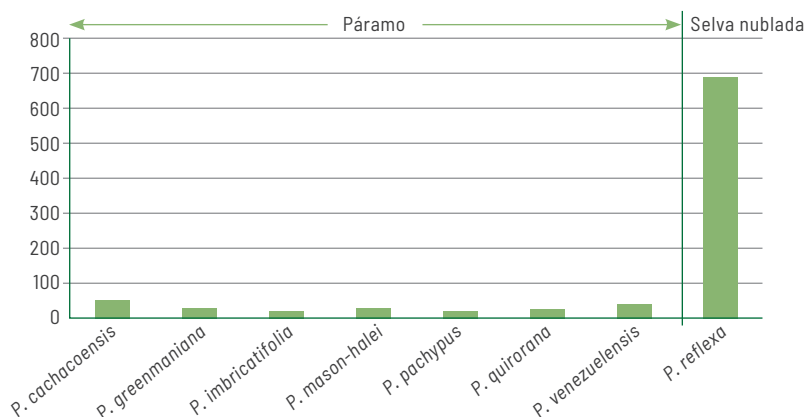


FIGURA 7.

Índice de vulnerabilidad para ocho especies de *Pentacalia* en páramos y selva nublada andina de Venezuela.

**FIGURA 8.**

Índice de mesomorfía para ocho especies de *Pentacalia* en páramos y selva nublada andina de Venezuela.

FIGURA 7) y mesomorfía (**CUADRO 4, FIGURA 8)** los cuales indican un comportamiento principalmente de tipo xeromórfico. El 87,5 % de las especies estudiadas mostraron índices por debajo de los límites establecidos para considerarlas xeromorfas ($IV < 1$; $IM < 75$). Sólo *P. reflexa* (especie de selva nublada) mostró valores superiores a los indicados ($IV = 1,785$; $IM = 744,9$). Además de la

diferencia en aspectos cuantitativos, también es notable el desarrollo de engrosamientos espiralados en todas las especies colectadas en la zona de páramo, carácter que busca reducir la posibilidad de embolismos generados por altas tensiones en los vasos y garantiza una mayor seguridad en la conducción.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BADILLO, V., S. DÍAZ-PIEDRAHITA & C. BENÍTEZ. 2008. Asteraceae. En: Hokche, O., P. Berry & O. Huber (eds). *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. pp. 230-265. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela.
- BRICEÑO, B. & G. MORILLO. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliópsida). *Acta Botanica Venezuelica* 25 (1): 1-46.
- 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*. Springer Verlag. Series in wood science. 2^{da} edición. New York. 448 p.
- EWEL, J., A. MADRIZ & J. TOSI. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, Venezuela. 270 p.
- GUEVARA, J. 2007. *Flórula arborea del Bosque Universitario San Eusebio, La Carbonera, estado Mérida*. XVII Congreso Venezolano de Botánica. Memorias. pp. 123-125. Maracaibo, Zulia. Venezuela.

- HOLDRIDGE, L. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. IICA. San José, Costa Rica.
- HUBER, O. 2008. Breve síntesis de los grandes paisajes vegetales de Venezuela. En: Hokche, O., P. Berry & O. Huber (eds). *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. pp. 41-56. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela.
- IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin new series* 10 (3): 219-332.
- JÁUREGUI, D., M. LAPP, P. TORRECILLA & T. RUÍZ-ZAPATA. 2016. Anatomía de raíces y tallos de *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) presentes en Venezuela. *Pittieria* 40: 6-27.
- LAPP, M. 2014. *Sistemática de Pentacalia Cass. y Monticalia Jeffrey (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela*. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Postgrado en Botánica. 445 pp.
- LAPP, M., D. JÁUREGUI, P. TORRECILLA & T. RUÍZ-ZAPATA. 2013a. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23 (1): 25-46.
- LAPP, M., T. RUÍZ-ZAPATA & P. TORRECILLA. 2013b. Nueva especie de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae). *Ernstia* 23 (1): 15-24.
- LEÓN H., W. 2016. Caracterización de elementos xilémicos de conducción de 40 especies de El Dorado-Santa Elena de Uairén (estado Bolívar, Venezuela). *Pittieria* 40: 28-53.
- LEÓN H., W. & L. GÁMEZ. 2018. Anatomía de la madera de ocho especies de *Pentacalia* (Asteraceae) en Venezuela. *Caldasia* 40: 41-53.
- LLAMBI, L. & A. SOTO. 2012. Ecología de páramos. En: Llambí, L., A. Soto, R. Céleri, Bert de Bievre, B. Ochoa & P. Borja (eds). *Páramos andinos. Ecología, hidrología y suelos de páramo*. pp. 1-87. Proyecto Páramo Andino.
- MILLER, H. 1975. *Anatomical characteristics of some woody plants of the Angmassalik district of southeast Greenland*. C. A. Reitzel Meddelelser om Grønland Series. 30 pp.
- OSKOLSKI, A. & S. JANSEN. 2009. Distribution of scalariform and simple perforation plates within the vessel network in secondary xylem of Araliaceae and its implications for wood evolution. *Plant Systematics and Evolution* 278: 43-51.
- PITTIER, H. 1937. Clasificación de los bosques. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales IV* (30): 93-110.
- SAGÁSTEGUI, A. & E. RODRÍGUEZ. 2009. Una nueva especie de *Pentacalia* (Senecioneae: Asteraceae) del norte de Perú. *Revista Peruana de Biología* 16 (2): 157-160.
- SALGADO, B. & H. PAZ. 2016. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. En: Salgado, B. (eds). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolo y aplicaciones*. pp. 13-35. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá, Colombia.

- SALGADO, B., E. PULIDO, M. CABRERA, C. RUÍZ & H. PAZ. 2016. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en las plantas. En: Salgado, B. (eds.). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolo y aplicaciones*. pp. 37-79. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- SARMIENTO, G., M. MONASTERIO, A. AZÓCAR, E. CASTELLANO & J. SILVA. 1971. *Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto III. Vegetación natural*. Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida, Venezuela. 84 p.
- VEILLON, J. 1994. *Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela*. Instituto Forestal latinoamericano. 2da edición. Mérida, Venezuela. 226 p.
- WIESER, G. & TAUSZ, M. 2007. *Tree at their upper limit. Tree limitation at the Alpine Timberline*. Groningen: Springer.