

ANATOMÍA DEL LEÑO, ASPECTOS ECOLÓGICOS Y FILOGENÍA EN MANGLES DE VENEZUELA

Williams J. León H.

Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Laboratorio de Anatomía de Maderas, Mérida-Venezuela. E-mail: wleon@forest.ula.ve

RESUMEN

Se realizó el estudio anatómico del leño de las seis especies de mangle que crecen en Venezuela: *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa*. Entre las diferentes especies estudiadas se observó una serie de características comunes: fibras de paredes gruesas a muy gruesas, poros numerosos y pequeños, cristales abundantes. Filogenéticamente, las especies más primitivas son las del género *Rhizophora*, mientras que la más evolucionada es *Avicennia germinans*. Las características del sitio influyen sobre algunas características del xilema caulinar.

Palabras clave: mangles, anatomía de la madera, ecoanatomía, filogenia.

ABSTRACT

This paper deals about the wood anatomy of six mangroves from Venezuela: *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa*. The samples studied have a common features: fibre wall thick to very thick, small and numerous vessels and many crystals. In relation to phylogeny, *Rhizophora* genus is the most primitive and *Avicennia germinans* is the most evolutioned. Site conditions affect some xylematic characters.

Key words: mangroves, wood anatomy, ecoanatomy, phylogeny.

INTRODUCCIÓN

Los manglares son bosques de plantas leñosas tolerantes a la sal, caracterizado por su habilidad para crecer y prosperar a lo largo de litorales protegidos de las mareas; están dominados por un grupo de especies típicamente arbóreas que han desarrollado adaptaciones fisiológicas, reproductivas y estructurales que le permiten colonizar sustratos inestables y áreas anegadas, sujetas a los cambios de las mareas en las costas tropicales y subtropicales. A nivel mundial se estima que la superficie correspondiente a los manglares es de, aproximadamente, 16.530.000 ha. En Venezuela se estima en unas 260.000 ha, lo cual representa el 1,57 % del total mundial (Natura 2000). A nivel taxonómico incluyen en el mundo 20 familias y 69 especies tropicales y subtropicales; especies que en su conjunto están adaptadas en mayor o menor medida a alguna de las siguientes condiciones: áreas costeras inundables, variaciones de salinidad, cambios en el nivel de las mareas, propágulos con

cierto grado de viviparidad y suelos anóxicos (Herrera y Cevallos 2000). Según Veillon (1994) las especies de mangle presentes en nuestro país son *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa*.

Los estudios de estructura anatómica del xilema de especies de mangle se han realizado de forma aislada y dispersa, existiendo descripciones para *Avicennia germinans* (Bascopé *et al.*, 1959; Carreras, 1988; López y Ortega, 1989; Carreras y Dechamps, 1995; LTM, 1995), *Conocarpus erectus* (Bascopé *et al.*, 1959; Vliet, 1979; Carreras, 1988; López y Ortega, 1989; Carreras y Dechamps, 1995), *Laguncularia racemosa* (Bascopé *et al.*, 1959; Vliet, 1979; Carreras, 1988; López y Ortega, 1989; Carreras y Dechamps, 1995; LTM, 1995), *Rhizophora harrisonii* (Vliet, 1976; LTM, 1995), *Rhizophora mangle* (Bascopé *et al.*, 1959; Kribs, 1968; Vliet, 1976; Vales y Carreras, 1987; Carreras

1988; López y Ortega, 1989; Carreras y Dechamps, 1995; Richter y Dallwitz 2000) y *Rhizophora racemosa* (Vliet, 1976).

Con respecto a la influencia de las condiciones del medio ambiente sobre la estructura anatómica de la madera, en los últimos años se han realizado una serie de estudios donde se busca conocer el patrón de variación de las características anatómicas del leño ante cambio en las condiciones del medio ambiente (Baas, 1973, Vliet, 1976; Dickinson, Rury y Stebbins, 1978; Bissing, 1982; Baas, Werker y Fahn, 1983; Baas y Carlquist, 1985; Carlquist y Hoekman, 1985; Dickinson y Phend, 1985; Rury, 1985; Baas y Schweingruber, 1987; Carreras, 1988; Vales y Vilamajo, 1988; Liang y Baas, 1990; Zhang, Baas y Zandee, 1992; February *et al.*, 1995; Sidiyasa y Baas, 1998). En nuestro país destacan los trabajos realizados por Pérez (1989), Silva (1991) y Lindorf (1994). En relación al estudio de la influencia de las condiciones del medio sobre la estructura anatómica de la madera de las especies que crecen en condición de manglar, uno de los pocos estudios realizados es el de Carreras (1988) en el cual se estudian los manglares de Cuba.

En el presente trabajo se estudia la estructura anatómica del leño de seis (6) especies de mangles que crecen en Venezuela (*Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa*), así como los aspectos de ecoanatomía y filogenia de dichas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio corresponde a muestras de madera de seis especies (Cuadro 1) colectadas en diferentes manglares de Venezuela y pertenecen a la Xiloteca MERV del Laboratorio de Anatomía de Maderas de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela).

La preparación del material de estudio se realizó siguiendo la metodología aplicada en el Laboratorio de Anatomía de Maderas de la Universidad de Los Andes (Corothie, 1967) y en la preparación de macerados se utilizó el método de Franklin (1936). La descripción microscópica se hizo según lo estipulado por IAWA Committee (1989). En la determinación de color se utilizó la Tabla de colores de suelos (Munsell, 1975).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las diferentes especies estudiadas se observaron una serie de características comunes: Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición. Engrosamientos espiralados ausentes. Fibras con punteaduras indistintamente areoladas. Traqueidas ausentes. Parénquima no lignificado ausente. Radios de dos tamaños ausentes. Radios agregados ausentes. Células envolventes ausentes. Células tipo baldosa ausentes. Células radiales perforadas ausentes. Estructura estratificada ausente. Sílice ausente. Células oleíferas ausentes. Conductos y tubos laticíferos o taniníferos ausentes.

Estas características, por ser comunes a todas las especies, no se incluyen en las descripciones individuales.

Avicennia germinans (L.) L. (X1174, X1908, X4309)

Avicennia elliptica Holm., *Avicennia floridana* Raf., *Avicennia germinans* (L.) Stearn, *Avicennia germinans* var. *cumanensis* (Kunth) Moldenke, *Avicennia germinans* var. *guayaquilensis* (Kunth) Moldenke, *Avicennia lamarckiana* C. Presl., *Avicennia meyeri* Miq., *Avicennia nitida* Jacq., *Avicennia oblongifolia* Nutt. ex Chapm., *Avicennia officinalis* L., *Avicennia tomentosa* Jacq., *Avicennia tomentosa* var. *cumanensis* Kunth, *Bonita germinans* L., *Hilairanthus nitidus* (Jacq.) Tiegh., *Hilairanthus tomentosus* (Jacq.) Tiegh.

Madera con albura de color amarillo (10 YR 8/6) y duramen marrón amarillento (10 YR 3/4), transición abrupta entre albura y duramen. Olor y sabor ausentes. Lustre bajo. Textura fina. Grano recto a entrecruzado. Muy dura y pesada.

Anillos de crecimiento definidos por bandas de parénquima marginal. Poros solitarios y múltiples radiales de 2-6 (-8), 14-37 poros/mm², diámetro tangencial (45-) 60-99 (-125) µm. Longitud de elementos vasculares (130-) 192-245 (-370) µm. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, diminutas, diámetro 2-4 µm. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Punteaduras ornadas ausentes. Tíldes presente, poco. Fibras no septadas, paredes muy gruesas, longitud (780-) 938-1251 (-1600) µm. Parénquima

Cuadro 1. Especies estudiadas y número de Xiloteca

Especie	Familia	N° Xiloteca
<i>Avicennia germinans</i>	Verbenaceae	X1174, X1908, X4309
<i>Conocarpus erectus</i>	Combretaceae	X639
<i>Laguncularia racemosa</i>	Combretaceae	X1173, X3188, X5140
<i>Rhizophora harrisonii</i>	Rhizophoraceae	X1909, X4240, X4241, X4306
<i>Rhizophora mangle</i>	Rhizophoraceae	X636, X1619, X1910, X3189, X3388, X4236, X4238, X5142
<i>Rhizophora racemosa</i>	Rhizophoraceae	X1911, X4235, X4239

apotraqueal difuso (X1908), paratraqueal escaso, vasicéntrico, aliforme, ocasionalmente confluyente, unilateral (Figura 1a), anchas bandas marginales; en series de 2-5 células. Parénquima conjuntivo presente. Radios homocelulares y heterocelulares de 1-4 rutas de células marginales o con células procumbentes y cuadradas o erectas mezcladas en el cuerpo del radio; 7-16 radios por mm lineal; 1-4 células de ancho, predominantemente 2-3 células; altura (165-) 302-420 (-870) μm . Parénquima radial disyuntivo ausente a poco. Cristales alargados, isodiamétricos (Figura 1c), fusiformes y tabletoides, ocasionalmente prismáticos en las células parenquimáticas radiales; ocasionalmente en el parénquima conjuntivo; 1-3 cristales por célula. Floema incluso concéntrico (Figura 1b).

Conocarpus erectus L. (X639)

Conocarpus acutifolius Humb. & Bompl. ex Roem. & Schult., *Conocarpus erectus* var. *arboreus* DC., *Conocarpus erectus* var. *procumbens* DC., *Conocarpus erectus* var. *sericeus* Forst. ex DC., *Conocarpus procumbens* L., *Conocarpus pubescens* K. Schum., *Conocarpus sericea* G. Don., *Conocarpus supinus* Crantz, *Terminalia erecta* (L.) Baill.

Madera de color amarillo pálido (2.5Y 8/4), sin transición entre albura y duramen. Olor y sabor ausentes. Lustre bajo. Textura fina. Grano recto a entrecruzado. Dura y pesada.

Anillos de crecimiento definidos por estrechas bandas de parénquima marginal. Poros solitarios y múltiples radiales de 2-7, algunos arracimados; 40

poros/ mm^2 , diámetro tangencial (50-) 71 (-110) μm . Longitud de elementos vasculares (115-) 326 (-510) μm . Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas; circulares a ovaladas; pequeñas a medianas, diámetro 5-7,5 μm . Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Punteaduras ornadas presentes. Tíldes presentes. Fibras no septadas; paredes muy gruesas; longitud (725-) 967 (-1180) μm . Parénquima paratraqueal escaso, vasicéntrico, aliforme de ala ancha, confluyente, unilateral; marginal; en series de 2-6 células. Radios homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con una ruta de células marginales o con células cuadradas o erectas mezcladas en el cuerpo del radio; 9-15 radios por mm lineal; exclusivamente uniseriados (Figura 2a); altura (170-) 252 (-400) μm . Parénquima radial disyuntivo presente. Cristales con la forma y el tamaño de las células donde se encuentran (Figura 2b), predominantemente en los radios, ocasionalmente en el parénquima axial, en algunas células radiales se observa arena cristalífera y cristales estiloides (Figura 2b); un cristal por célula. Floema incluso ausente.

Laguncularia racemosa (L.) C.F. Gaertn. (X1173, X3188, X5140)

Conocarpus racemosus L., *Laguncularia obovata* Miq., *Laguncularia racemosa* fo. *longifolia* J.F. Macbr., *Rhizaeris alba* Raf., *Schousboea commutata* Spreng.

Madera de color amarillo (2.5Y 8/6), sin transición entre albura y duramen. Olor y sabor ausentes. Lustre bajo. Textura fina. Grano recto a inclinado. Dura y pesada.

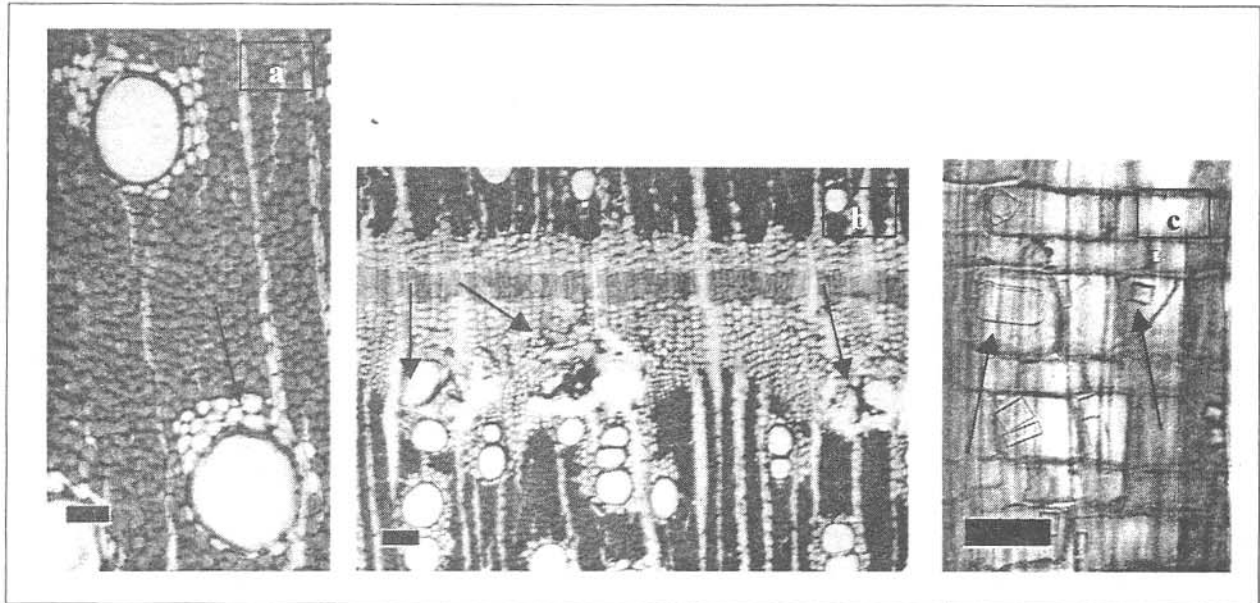


Figura 1. a. *Avicennia germinans*. Parénquima unilateral (Barra = 50 µm)
 b. *Avicennia germinans*. Floema incluido concéntrico (Barra = 100 µm)
 c. *Avicennia germinans*. Cristales isodiamétricos y alargados (Barra = 100 µm)

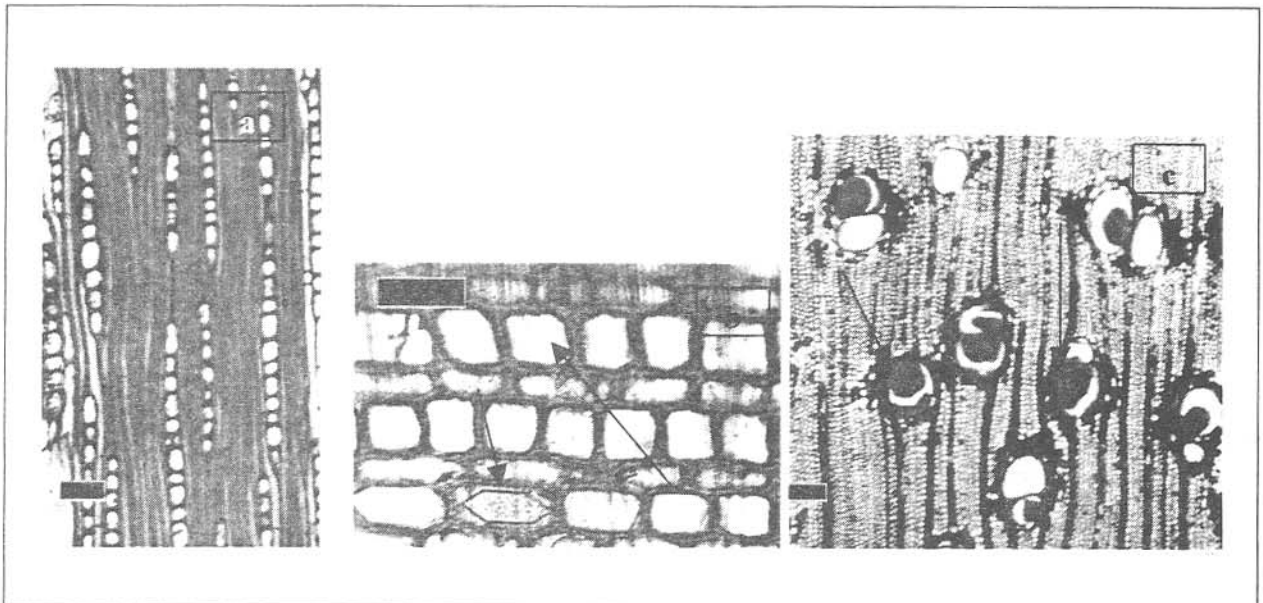


Figura 2. a. *Conocarpus erectus*. Radios exclusivamente uniseriados (Barra = 50 µm)
 b. *Conocarpus erectus*. Cristales de forma y tamaño similar a la célula donde se encuentran y estiloides (Barra = 100 µm)
 c. *Laguncularia racemosa*. Poros con goma (Barra = 100 µm)

Anillos de crecimiento no definidos. Poros solitarios y múltiples radiales de 2-4, ocasionalmente arracimados y múltiples tangenciales; 7-13 poros/mm², diámetro tangencial (60-) 83-105 (-135) µm. Longitud de elementos vasculares (140-) 275-366 (-560) µm. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas; circulares a

ovaladas; pequeñas a medianas, diámetro 4,5-10 µm. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Punteaduras ornadas ausentes. Depósitos de goma presentes, abundantes (Figura 2c). Fibras no septadas; paredes delgadas a medianas, ocasionalmente gruesas; longitud (690-) 819-965 (-1220) µm. Parénquima paratraqueal aliforme de

ala ancha, confluyente; bandas anchas; en series de 3-7 células. Radios homocelulares y heterocelulares con una ruta de células marginales, ocasionalmente con células cuadradas o erectas mezcladas en el cuerpo del radio; 7-14 radios por mm lineal; exclusivamente uniseriados; altura (120-)193-326 (-590) μm . Parénquima radial disyuntivo ausente. Cristales prismáticos en células procumbentes y erectas de los radios; estiloides y alargados en los radios; ocasionalmente en el parénquima axial, algunos cristales con la forma y el tamaño de las células donde se encuentran (X1173); 1-3 cristales por célula. Floema incluso ausente.

***Rhizophora harrisonii* Leechm. (X1909, X4240, X4241, X4306)**

Rhizophora brevistyla Salvoza

Madera de color castaño rojizo claro (5YR 6/4), sin transición entre albura y duramen. Olor y sabor ausentes. Lustre mediano. Textura fina. Grano recto. Muy dura y pesada.

Anillos de crecimiento no definidos, aunque macroscópicamente se pueden distinguir por zonas de madera tardía de coloración oscura. Poros solitarios y múltiples radiales de 2-3, algunos arracimados; 10-15 poros/ mm^2 , diámetro tangencial (70-) 87-126 (-135) μm . Longitud de elementos vasculares (380-) 718-873 (-1120) μm . Platinas de perforación escalariformes con 3-13 barras. Punteaduras intervasculares escalariformes. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, redondeadas o alargadas y aparentemente simples; en algunas zonas se pueden observar como pequeñas, redondeadas y claramente areoladas (X4240, X4241). Punteaduras ornadas ausentes. Tíldes presentes. Fibras no septadas, ocasionalmente septadas (X4240, X4306); paredes gruesas a muy gruesas; longitud (1340-) 1618-2001 (-2590) μm . Parénquima paratraqueal escaso; en series de 3-8 células. Radios homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con 1-3 rutas de células marginales, predominantemente homocelulares; 3-10 radios por mm lineal; 1-8 células de ancho, predominantemente 3-5; altura (410-) 711-1639 (-3800) μm . Parénquima radial disyuntivo presente y abundante, también observado en el parénquima axial. Cristales prismáticos en células procumbentes y erectas de los radios; ocasionalmente en el parénquima axial

(Figura 3c) (X1909), algunos cristales estiloides en las células de los radios (X4306); 1-3 cristales por célula. Floema incluso ausente.

***Rhizophora mangle* L. (X636, X1619, X1910, X3189, X3388, X4236, X4238, X5142)**

Madera de color rosado (5YR 7/4) a castaño rojizo claro (5YR 6/4), sin transición entre albura y duramen. Olor y sabor ausentes. Lustre mediano. Textura fina. Grano recto a entrecruzado. Dura y pesada a muy dura y pesada.

Anillos de crecimiento no definidos, aunque macroscópicamente se pueden distinguir por zonas de madera tardía de coloración oscura. Poros solitarios y múltiples radiales de 2-3 (-4), algunos arracimados; 14-36 poros/ mm^2 , diámetro tangencial (55-) 65-103 (-120) μm . Longitud de elementos vasculares (240-) 513-805 (-1060) μm . Platinas de perforación escalariformes con 3-9(-17) barras. Punteaduras intervasculares escalariformes. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, redondeadas o alargadas y aparentemente simples; en algunas zonas se pueden observar como pequeñas, redondeadas y claramente areoladas (X636, X1619). Punteaduras ornadas ausentes. Tíldes presentes, ocasionalmente cristales, de tipo prismáticos y drusas (Figura 3a), en los poros (X3388). Fibras no septadas, ocasionalmente septadas; paredes gruesas a muy gruesas; longitud (1145-) 1438-1658 (-2140) μm . Parénquima paratraqueal escaso; en series de 3-10 células. Radios homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con 1-2 (ocasionalmente 3-4) rutas de células marginales, predominantemente homocelulares; 4-9 radios por mm lineal; 1-5(-7) células de ancho, predominantemente 3-4; altura (365-) 707-1679 (-3800) μm . Parénquima radial disyuntivo presente, algunas veces en el parénquima axial (X636, X5142). Cristales prismáticos en células procumbentes y erectas de los radios; ocasionalmente cristales alargados y estiloides (Figura 3b) en los radios y prismáticos en el parénquima axial (X5142); 1-2(-3) cristales por célula. Floema incluso ausente.

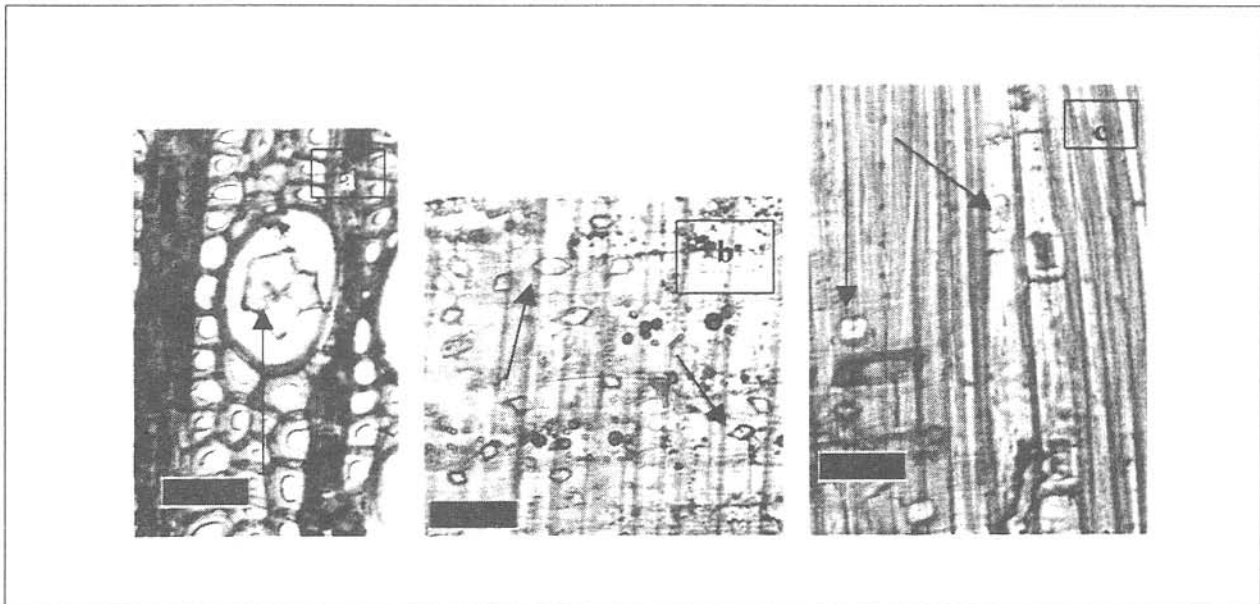


Figura 3. a. *Rhizophora mangle*. Cristal tipo drusa en los poros (Barra = 100 µm)
 b. *Rhizophora mangle*. Cristales prismáticos y estiloides en radio (Barra = 100 µm)
 c. *Rhizophora mangle*. Cristales en los radios y parénquima axial (Barra = 100 µm)

***Rhizophora racemosa* L. (X1911, X4235, X4239)**

Rhizophora mangle var. *racemosa* (G. Mey.) Engl.

Madera de color rosado (5YR 8/4, 7.5YR 8/4), sin transición entre albura y duramen. Olor y sabor ausentes. Lustre mediano. Textura fina. Grano recto a entrecruzado. Muy dura y pesada.

Anillos de crecimiento no definidos, aunque macroscópicamente se pueden distinguir por zonas de madera tardía de coloración oscura. Poros solitarios y múltiples radiales de 2-3, algunos arracimados; 10-19 poros/mm², diámetro tangencial (80-) 105-114 (-150) µm. Longitud de elementos vasculares (455-) 702-850 (-1230) µm. Platinas de perforación escalariformes con 3-9 barras. Punteaduras intervasculares escalariformes. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, redondeadas o alargadas y aparentemente simples. Punteaduras ornadas ausentes. Tíldes presentes, ocasionalmente depósitos de goma (X4239). Fibras septadas y no septadas, predominantemente no septadas; paredes gruesas a muy gruesas; longitud (1220-) 1797-1919 (-2525) µm. Parénquima paratraqueal escaso; en series de 3-10 células. Radios homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con una ruta de

células marginales, predominantemente homocelulares; 4-9 radios por mm lineal; 1-4 células de ancho, predominantemente 3-4; altura (330-) 810-1463 (-2800) µm. Parénquima radial disyuntivo presente y abundante, también en el parénquima axial. Cristales prismáticos en células procumbentes y erectas de los radios; ocasionalmente cristales alargados (X4235); 1-2 cristales por célula. Floema incluso ausente.

Características cuantitativas

a) Diámetro y frecuencia de poros:

El menor diámetro promedio de poros lo presenta *Conocarpus erectus*, mientras que el mayor valor corresponde a *Rhizophora racemosa* (Cuadro 2). Tomando en consideración las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), la mayoría de los individuos estudiados se ubican en la categoría II: poros con diámetro entre 50 y 100 µm. El 69,57 % de los individuos estudiados se ubican en esta categoría y el resto (30,43 %) están en la categoría III, la cual corresponde a maderas con poros cuyo diámetro oscila entre 100 y 200 µm. Sin embargo, de acuerdo a lo indicado por la prueba de rangos múltiples a 95 % de nivel de probabilidad, no existen diferencias entre el diámetro promedio de los poros

de *Avicennia germinans* (X1908) y *Rhizophora harrisonii* (X1909), *R. mangle* (X4236), *R. racemosa* (X1911, X4235) y *Laguncularia racemosa* (X1173) y esto indica que, desde el punto de vista estadístico sólo dos individuos se ubican en la categoría III (*R. harrisonii*, X4240, y *R. racemosa*, X4239), es decir que el 91,30 % de las muestras estudiadas corresponden a la categoría II. Con respecto al número de poros por mm², los menores valores se observan en *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora harrisonii* y *R. racemosa* mientras que el mayor número de poros se observa en *Conocarpus erectus*.

b) Longitud de elementos vasculares:

Los menores valores en la longitud de los elementos vasculares los presenta *Avicennia germinans*, mientras que los mayores valores corresponden a las tres especies del género

Rhizophora (Cuadro 3). De acuerdo a lo establecido por IAWA Committee (1989) para la longitud de los elementos vasculares, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus* y *Laguncularia racemosa* se ubican en la categoría I (longitud promedio inferior a 350 µm); mientras que las tres especies de *Rhizophora* se ubican en la categoría II (longitud promedio entre 350 y 800 µm). Estos valores se mantienen tanto en función de valores absolutos como en base a los resultados del análisis estadístico.

c) Longitud de fibras:

Los mayores valores en la longitud de las fibras lo presentan las tres especies del género *Rhizophora*, mientras que los menores valores se encuentran en *Conocarpus erectus* y *Laguncularia racemosa* (Cuadro 4). Con base a lo establecido por IAWA Committee (1989), diez (10) de los individuos estudiados (43,48 %) se

Cuadro 2. Diámetro de poros y número de poros por mm².

Especie	Diámetro de poros(µm)				Poros/ mm ²
	Promedio	CV(%)	Máximo	Mínimo	
<i>Avicennia germinans</i>	85.90	12.05	125	80	14-37
<i>Conocarpus erectus</i>	71.40	21.91	110	50	40
<i>Laguncularia racemosa</i>	94.25	12.27	135	60	7-16
<i>Rhizophora harrisonii</i>	101.35	10.59	160	70	10-15
<i>Rhizophora mangle</i>	81.02	11.66	120	55	14-36
<i>Rhizophora racemosa</i>	108.80	11.41	150	80	10-19

CV = coeficiente de variación

Cuadro 3. Longitud de elementos vasculares (µm)

Especie	Promedio	CV(%)	Máximo	Mínimo
<i>Avicennia germinans</i>	221.8	21.47	370	130
<i>Conocarpus erectus</i>	325.8	24.38	510	115
<i>Laguncularia racemosa</i>	318.7	29.09	560	130
<i>Rhizophora harrisonii</i>	794.8	19.49	1120	380
<i>Rhizophora mangle</i>	664.82	24.47	1060	240
<i>Rhizophora racemosa</i>	772.27	22.19	1230	455

CV = coeficiente de variación

Cuadro 4. Longitud de fibras (μm) y relación longitud de fibras/longitud de elementos vasculares.

Especie	(LF/LEV)				
	Promedio	CV(%)	Máximo	Mínimo	LF/LEV
<i>Avicennia germinans</i>	1121,13	13,14	1600	780	5,05
<i>Conocarpus erectus</i>	967,00	10,76	1180	725	2,97
<i>Laguncularia racemosa</i>	888,65	10,13	1220	690	2,79
<i>Rhizophora harrisonii</i>	1776,85	11,47	2590	1340	2,23
<i>Rhizophora mangle</i>	1560,58	11,59	2140	1145	2,35
<i>Rhizophora racemosa</i>	1850,96	12,47	2525	1220	2,40

CV = coeficiente de variación

ubicar en la categoría II (longitud promedio entre 900 y 1600 μm); diez (10) individuos (43,48 %) en la categoría III (longitud promedio superior a 1600 μm) y tres (3) individuos (13,03 %) en la categoría I (longitud promedio inferior a 900 μm). La relación longitud de fibras/longitud de elementos vasculares (LF/LEV) presenta los mayores valores en la especie *Avicennia germinans*. En el resto de las especies estudiadas, esa relación oscila entre 2,23 para *Rhizophora harrisonii* y 2,97 para *Conocarpus erectus*.

d) Altura de radios:

El menor valor promedio de la altura de los radios se observa en las dos especies de la familia Combretaceae; mientras que los mayores valores corresponden a los miembros del género *Rhizophora* (Cuadro 5). La prueba de rangos múltiples (95 % de probabilidad) permite diferenciar dos grupos:

Grupo I: radios con altura promedio de 192,80 μm - 419,60 μm : este grupo se caracteriza por ser estadísticamente homogéneo. Aquí se incluyen las especies *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus* y *Laguncularia racemosa*.

Grupo II: radios con altura promedio de 706,80 μm - 1679,20 μm : los individuos que conforman este grupo muestran heterogeneidad desde el punto de vista estadístico, observándose diferencias significativas entre los miembros de una misma especie. Los constituyentes de este grupo son *R. harrisonii*, *R. mangle* y *R. racemosa*.

Bascopé *et al.* (1959), Carreras (1988), Carrera, Dechamps y Avella (1989) presentan la descripción

del xilema de *Avicennia germinans* y menciona la presencia de cristales en el parénquima axial y radial de dicha especie, pero no hace referencia al tipo de cristal observado. Bascopé *et al.* (1959) menciona la presencia de lapachol en los poros *Avicennia germinans*; este tipo de depósito no fue observado en las muestras incluidas en el presente estudio; así como no se menciona en otras investigaciones sobre esta especie. Carreras y Dechamps (1995) indican que *A. germinans* presenta parénquima paratraqueal escaso y marginal; los resultados del presente trabajo indican que también puede encontrarse parénquima paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente y unilateral. Con respecto a *Conocarpus erectus*, las observaciones realizadas coinciden con lo reportado por Vliet (1979), excepto en lo correspondiente a las fibras septadas mencionadas por Vliet (1979) las cuales no fueron observadas en el material de estudio ni son reportadas por otros autores (Bascopé *et al.*, 1959; Carreras, 1988; Carreras y Dechamps, 1995). Adicionalmente, el material estudiado indica la presencia de tílides y parénquima radial disyuntivo, caracteres no reportados por Bascopé *et al.* (1959), Vliet (1979), Carreras (1988) y Carreras y Dechamps (1995). La presencia de parénquima unilateral sólo ha sido mencionada, entre los autores consultados, por Bascopé *et al.* (1959). Para *Laguncularia racemosa*, Vliet (1979), Carreras (1988) y Carreras y Dechamps (1995) no reportan la presencia de depósitos de goma en los poros ni parénquima radial disyuntivo. La observación de depósitos de goma

Cuadro 5. Altura de radios (μm).

Especie	Promedio	CV(%)	Máximo	Mínimo
<i>Avicennia germinans</i>	364,07	34,37	870	165
<i>Conocarpus erectus</i>	251,60	22,09	400	170
<i>Laguncularia racemosa</i>	233,75	24,66	590	120
<i>Rhizophora harrisonii</i>	1156,20	40,68	3800	410
<i>Rhizophora mangle</i>	1178,50	39,36	3560	365
<i>Rhizophora racemosa</i>	1062,73	34,21	2800	330

CV = coeficiente de variación

en los poros coincide con lo indicado por Bascopé et al. (1959). Para *Rhizophora mangle*, Vliet (1976) menciona la presencia de fibras comúnmente septadas y las observaciones de este estudio correspondientes a esa especie indican que la presencia de septas en esa especie es de forma ocasional: no se observan en todas las muestras y en los casos donde se presentan, son escasas. Record y Hess (1939), Bascopé et al. (1959), Kribs (1968), Carreras (1988), Carreras y Dechamps (1995) y Richter y Dallwitz (2000) indican que para *R. mangle* las fibras no son septadas.

Aspectos ecológicos

Las tendencias ecológicas y evolutivas en el diámetro de los poros, tipo de platinas de perforación, frecuencia de poros, longitud de elementos vasculares, longitud total de vasos y tipos de fibras han sido ampliamente discutidos en términos de la 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 los poros. El incremento del diámetro de los poros aumenta la eficiencia de la conducción, pero al mismo tiempo disminuye la seguridad (Sidiyasa y Baas 1998). En general, el diámetro de los poros y la longitud de los elementos vasculares disminuye mientras que la frecuencia de los poros aumenta a medida que se incrementan las condiciones de aridez (February et al. 1995). Esto trae como consecuencia que se produzca una reducción de la eficiencia y un incremento en la seguridad de conducción. En el caso de las especies estudiadas, fue

común la presencia de poros pequeños con diámetros promedios que pocas veces exceden valores de 100 μm y una alta frecuencia de poros, por lo general con valores superiores a 10 poros por mm^2 , pudiendo alcanzar valores de 40 poros por mm^2 . El habitat de manglar posee características que inducen a procesos de sequía fisiológica y los individuos que allí crecen deben desarrollar adaptaciones que permitan una alta seguridad en la conducción.

Los valores de vulnerabilidad y mesomorfía mayores de 1 y 200 respectivamente caracterizan las especies mesomórficas. Cuando estos valores son bastante altos parecen caracterizar la ecoanatomía de la madera de especies principalmente higrófilas (Pérez 1989). En el caso de las especies estudiadas, los valores obtenidos reflejan condiciones de mesomorfía (Cuadro 6). Sin embargo, Carlquist y Hoekman (1985) señalan que entre los caracteres indicadores de mesomorfía se encuentran los siguientes: número reducido de poros por mm^2 y poros grandes. Estas condiciones acentúan la eficiencia de conducción de agua a expensas de la seguridad ya que la posibilidad de dañar gran parte del tejido conductor del tallo es mayor en caso, por ejemplo, de embolias gaseosas producto del déficit hídrico (Silva 1991). Las especies estudiadas, a pesar de tener índices que las clasifican como mesomórficas, poseen características de especies xeromórficas: vasos estrechos y poros numerosos. Esto puede responder a que se encuentran en un habitat en donde existe una elevada humedad y salinidad lo cual requiere de un sistema conductor donde se garantice la seguridad en la conducción y esto se alcanza con un incremento en el área de conducción mediante el

Cuadro 6. Índices de vulnerabilidad (IV) y Mesomorfía (IM).

Especie	IV	IM
<i>Avicennia germinans</i>	5.09	1178.91
<i>Conocarpus erectus</i>	1.78	581.55
<i>Laguncularia racemosa</i>	7.03	2369.89
<i>Rhizophora harrisonii</i>	7.92	6338.04
<i>Rhizophora mangle</i>	4.14	2912.28
<i>Rhizophora racemosa</i>	8.60	6710.58

aumento del número de poros y la reducción de su diámetro. Los mayores valores para los índices de vulnerabilidad y mesomorfía fueron encontrados en *Rhizophora racemosa* y *R. mangle*; mientras que los menores valores corresponden a *Conocarpus erectus*. Este resultado es contrario a lo encontrado por Carreras (1988) donde indica que *Conocarpus erectus* es la especie que presenta mayores valores en los índices antes mencionados.

Natura (2000) indica que la estructura de los manglares está determinada por la capacidad de adaptación de las diferentes especies a los gradientes topográficos, a la inestabilidad del sustrato y a la salinidad, de manera que cada especie domina aquellas áreas en la cual se adapta mejor. En estos bosques, la composición de las especies está determinada en primer lugar por el género *Rhizophora*; luego se encuentra el género *Avicennia* el cual puede soportar inundaciones periódicas y luego las Combretaceae: *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*, ubicadas en tierra firme. Este tipo de estructura o zonación también es reportado por Ninin (1957), Bascopé et al. (1959), Cuatrecasas (1958) y Marín (1987) quienes señalan que la especie *Conocarpus erectus* es la que se desarrolla hacia el lado más interno del manglar (más alejado del mar), sobre suelos ya formados y sin excesos de salinidad. Al estar más alejada de la influencia de la salinidad, existe mayor seguridad en la conducción y esto se refleja en los menores índices de vulnerabilidad y mesomorfía.

Lo antes mencionado indica que los índices de vulnerabilidad y mesomorfía son adecuados para

especies que se desarrollan en condiciones métricas o xéricas reales; pero pierden su confiabilidad en especies que crecen en hábitas donde ocurren procesos de sequía fisiológica tal como es el caso de los manglares. Adicionalmente, los índices de Carlquist, específicamente el de mesomorfía, toma en cuenta un elemento el cual está notablemente determinado por aspectos de filogenia (longitud de los elementos vasculares) y esto trae como consecuencia que especies que crezcan bajo condiciones similares muestren índices de mesomorfía diferentes como consecuencia de posibles diferencias desde el punto de vista evolutivo. En este caso particular, las especies del género *Rhizophora* muestran una serie de características primitivas entre las cuales se encuentran los altos valores en la longitud promedio de los elementos vasculares y esto incide directamente sobre los mayores valores en el índice de mesomorfía.

Una característica común en las diferentes especies estudiadas fue la presencia de abundantes cristales. Azócar, Rada y Orozco (1992), estudiando las especies *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*, encontraron altas concentraciones de calcio en el agua xilemática e indican que en el agua de mar cercana a los manglares existen altas concentraciones de magnesio y calcio; siendo mayor la concentración de magnesio pero con una mayor capacidad de absorción, por parte de las plantas, de los iones de calcio. Esto puede influir sobre la gran cantidad de cristales encontrados en las diferentes especies estudiadas. Rasmussen y Smith (1961), citados por Espinoza de P. (1987), señalan que las

plantas normalmente mantienen su balance iónico y cuando se desarrollan en medios de alta concentración de calcio resultan los cristales.

Las especies estudiadas se caracterizaron por presentar fibras de paredes gruesas a muy gruesas. Esto puede responder a que los individuos que crecen en el ecosistema manglar se desarrollan bajo condiciones en donde están expuestos a la acción de la marea, de los vientos y se encuentran sobre suelos inestables y requieren del desarrollo de tejido fibroso con paredes gruesas para garantizar la eficiencia de la función de soporte.

Aspectos de Filogenia

Desde el punto de vista filogenético; las especies de más primitivas son las del género *Rhizophora*. La presencia de platinas de perforación y punteaduras escalariformes, elementos vasculares largos, fibras largas, parénquima sólo de tipo paratraqueal escaso, en series hasta de 10 células; radios mayores de 1 mm y abundantes radios multiseriados indican la confluencia de una alta proporción de características consideradas como primitivas. Con respecto al resto de las especies, es difícil establecer diferencias evolutivas entre ellas; en el género *Avicennia* se observan características consideradas de alta especialización como lo son los elementos vasculares cortos, platinas de perforación simples y horizontales, punteaduras intervasculares diminutas; series parenquimáticas cortas; radios bajos. En *Conocarpus erectus* y *Laguncularia racemosa* se observa similitud filogenética entre ambas especies. Posiblemente el mayor grado de evolución se presenta en *Avicennia germinans*; aún cuando el ancho de los radios se muestre más primitivo que el observado en las dos especies de la familia Combretaceae. Con respecto a la altura de los radios; aún cuando *Avicennia germinans* presente radios con mayor altura promedio que *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*, desde el punto de vista estadístico no hay diferencias significativas entre las tres especies y por esa razón se pueden ubicar a un mismo nivel de altura.

Rury (1985) señala que un indicativo del grado evolutivo de las especies es el valor de la relación LF/LEV observándose un mayor grado de especialización a medida que aumenta el valor de dicha relación. De acuerdo a lo indicado en el Cuadro

4, los mayores valores se observan en *Avicennia germinans*, mientras que los menores valores corresponden a las tres especies de *Rhizophora* y, con base a los valores de este índice, se puede decir que la especie más evolucionada es *Avicennia germinans*.

CONCLUSIONES

- 1) Las diferentes especies constituyentes de la formación manglar en Venezuela presentan una serie de características anatómicas xilemáticas similares entre sí: poros pequeños, numerosos, abundancia de cristales y fibras de paredes gruesas a muy gruesas. Las condiciones propias del medio donde se desarrollan pueden ser responsables de estas características. La alta cantidad de humedad disponible y el nivel de salinidad influyen sobre el tamaño y frecuencia de los poros ya que esas condiciones inducen a procesos de sequía fisiológica y la planta desarrolla adaptaciones que garanticen la seguridad en la conducción. Las altas concentraciones de calcio a nivel del agua y del suelo puede ser responsable de la alta cantidad de cristales presentes en las diferentes especies. Respecto al grosor de paredes de las fibras, los mangles se desarrollan en lugares en donde la acción del viento, la marea y los suelos inestables exigen el desarrollo de un tejido de soporte eficiente y dicha eficiencia se manifiesta a través de la formación de fibras con paredes gruesas a muy gruesas.
- 2) Los índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía clasifican a las especies de mangles como mesomórficas; sin embargo algunas características del tallo coinciden con características de especies xeromórficas. La discrepancia entre los valores obtenidos en los índices antes mencionados y las características xilemáticas del tallo se pueden deber a que las condiciones del medio ambiente inducen a procesos de sequía fisiológica.
- 3) Filogenéticamente, en la comunidad de manglar se encuentran especies con diferentes grados de evolución: Las diferentes especies del género *Rhizophora* se muestran como las más primitivas; mientras que *Avicennia germinans* presenta características xilemáticas que la clasifican como la más evolucionada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AZÓCAR, A., F. RADA y A. OROZCO. 1992. Relaciones Hídricas e Intercambio de Gases en Especies de Mangle, con Mecanismos Contrastantes de Regulación de la Salinidad Interna. *Ecotropicos*, 5(2): 11-19.
- BAAS, P. 1973. The Wood Anatomical Range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its Ecological and Phylogenetic Significance. *Blumea*, 21: 193-258.
- BAAS, P. y S. CARLQUIST. 1985. A Comparison of the Ecological Wood Anatomy of the Floras of Southern California and Israel. *IAWA Bull. n.s.*, 6: 349-353.
- BAAS, P. y F. SCHWEINGRUBER. 1987. Ecological Trends in the Wood Anatomy of Trees, Shrubs and Climbers from Europe. *IAWA Bull. n.s.*, 8: 245-274.
- BAAS, P. E. WERKER y A. FAHN. 1983. Some Ecological Trends in Vessel Characters. *IAWA Bull. n.s.*, 4: 141-159.
- BASCOPE, F., L. BERNARDI, R. JORGENSEN, K. HUECK y H. LAMPRECHT. 1959. Los Manglares en América. Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación. *Descripciones de Árboles Forestales*, N° 5. Mérida, Venezuela. 52 pp.
- BISSING, D. 1982. Variation in Qualitative Anatomical Features of the Xylem of Selected Dicotyledonous Woods in Relation to Water Availability. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 109: 371-384.
- CARLQUIST, S. y D. HOEKMAN. 1985. Ecological Wood Anatomy of the Woody Southern California Flora. *IAWA Bull. n.s.*, 6: 319-347.
- CARRERAS, R. 1988. Caracteres Anatómicos de la Madera de Especies Típicas de Manglares. Consideraciones Ecológicas. *Revista Forestal Barracoa*, 18(1): 7-18.
- CARRERAS, R. y R. DECHAMPS. 1995. Anatomía de la madera de 157 Especies Forestales que Crecen en Cuba y sus Usos Tecnológicos, Históricos y Culturales. *Musee Royal de L'Afrique Centrale. Documentation Sciences Economiques*, Vol. 9. Tervuren, Belgique.
- CARRERAS, R., R. DECHAMPS y T. AVELLA. 1989. Estructura Tridimensional de la Madera de Cinco Especies de Verbenaceae Representadas en Cuba. *Revista Forestal Barracoa*, 19: 67-84.
- COROTHIE, H. 1967. *Estructura Anatómica de 47 Maderas de la Guayana Venezolana*. Ministerio de Agricultura y Cría-Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 125 pp.
- CUATRECASAS, J. 1958. Introducción al Estudio de los Manglares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 23: 84-98.
- DICKINSON, W. y K. PHEND. 1985. Wood Anatomy of the Styracaceae: Evolutionary and Ecological Consideration. *IAWA Bull. n.s.*, 6: 3-22.
- DICKINSON, W., P. RURY y G. STEBBINS. 1978. Xylem Anatomy of *Hibbertia* (Dilleniaceae) in Relation to Ecology and Evolution. *Journal of the Arnold Arboretum*, 59: 32-49.
- ESPINOZA DE PERNÍA, N. 1987. Cristales y Sílice en Maderas Dicotiledóneas de Latinoamérica. *Revista Pittieria*, 15: 13-65.
- FEBRUARY, E., W. STOCK, W. BOND y D. LE ROUX. 1995. Relationships Between Water Availability and Selected Vessel Characteristics in *Eucalyptus grandis* and two hybrids. *IAWA Journal*, 16: 269-276.
- FRANKLIN, G. 1936. Permanent Preparations of Macerated Wood Fibres. *Tropical Woods*, 49: 21-22.
- HERRERA, J. y E. CEVALLOS. 2000. Manglares: Ecosistemas valiosos. <http://www.Conabio.gob.mx/biodiversitas/mangle.htm>
- IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification. *IAWA Bull. n.s.*, 10: 219-332.
- KRIBBS, D. 1968. *Commercial Foreign Woods on the American Market*. Dover Publications Inc., New York. 241 pp.
- LIANG, D. y P. BAAS. 1990. Wood Anatomy of Trees and Shrubs from China II. Theaceae. *IAWA Bull. n.s.* 11: 337-378.
- LINDORF, H. 1994. Eco-anatomical Wood Features of Species from a very Dry Tropical Forest. *IAWA Journal*, 15: 361-376.
- LÓPEZ, C. y E. ORTEGA. 1989. *Angiospermas Arbóreas de México N° 2: Anatomía de Once Especies*. LACITEMA. Instituto de Ecología A.C. Veracruz, México. 128 pp.
- LTM. 1994. *Estudio Tecnológico de la Madera de Tres Especies de Mangle*. Laboratoriod e Tecnología de la Madera. Investigación Forestal. Servicio Forestal Nacional. Managua. 93 pp.
- MARÍN, E. 1980. Estratificación Preliminar del manglar del Río Limón, Isla San Carlos, Estado Zulia. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal (Tesis de Grado). Mérida, Venezuela.
- MUNSELL SOIL COLOR CHARTS. 1975. *Munsell Color*. Baltimore.

- NATURA. 2000. Manglares. <http://escenarios.com/natura/manglares.htm>
- NININ, L. 1957. Estudio Silvicultural sobre los Manglares de la Región Puerto Cabello-Tucacas. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal (Tesis de Grado). Mérida, Venezuela.
- PÉREZ, A. 1989. Caracterización Ecoanatómica del Leño de 40 Especies del Bosque "La Mucuy", Estado Mérida, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 33: 43-51.
- RECORD, S. y R. Hess. 1939. *Timbers of the New World*. Yale University Press. New Haven. 640 pp.
- RICHTER, H. y M. DALLWITZ. 2000. Maderas Comerciales: *Rhizophora mangle*. <http://biodiversity.uno.edu.delta.wood/spanish/www/rhirhman.htm>
- RURY, P. 1985. Systematic and Ecological Wood Anatomy of the Erythroxylaceae. *IAWA Bull. n.s.* 6: 365-397.
- SIDIYASA, K. y P. BAAS. 1998. Ecological and Systematic Wood Anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). *IAWA Journal*, 19: 207-229.
- SILVA, A. Anatomía de la Madera de Ocho Especies propias del Bosque de Galería (Vertiente Sur) del Parque Nacional "El Avila". *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 147: 85-136.
- VALES, M. y D. VILAMAJO. 1988. Algunos Aspectos Ecoanatómicos del Xilema Secundario. En *Ecología de los Bosques Siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba*. Editado por R. Herrera, L. Menéndez, M. Rodríguez y E. García. Montevideo.
- VALES, M. y R. CARRERAS. 1987. Anatomía de Maderas de Cuba III. *Acta Botánica Hungárica*, 33: 333-351.
- VEILLON, J. 1994. *Especies Forestales Autóctonas de los Bosques naturales de Venezuela*. Instituto Forestal latinoamericano. 2^{da} Edición. Mérida, Venezuela. 226 pp.
- VLIET, G. VAN. 1979. Wood Anatomy of the Combretaceae. *Blumea*, 25: 141-223.
- VLIET, G. VAN. 1976. Wood Anatomy of the Rhizophoraceae In: *Wood Structure in Biological and Technological Research*. Edited by P. Baas, A. Bolton y D. Catling. Leiden University Press. Leiden Botanical Series No. 3. 280 pp.
- ZHANG, S., P. BAAS y M. ZANDEE. 1992. Wood Structure of the Rosaceae in Relation to Ecology, Habit and Phenology. *IAWA Bull. n.s.* 13: 307-349.