

# Caracterización anatómica de tres especies arbóreas del Chocó biogeográfico

## Anatomical characterization of three tree species from the Chocó biogeographic region

Bryant Alexander Londoño-Mesa <sup>a</sup>, Felipe Franco-Gaviria <sup>a</sup>

Laura Trujillo-Vargas <sup>a</sup>, Marcela Serna-González <sup>a</sup>, Jorge A. Giraldo <sup>a</sup> <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Tecnológico de Antioquia, Colombia

**Recibido:** noviembre 30, 2024

**Aceptado:** julio 2, 2025

**Publicado en línea:** septiembre 3, 2025

<https://doi.org/10.21068/2539200X.1282>



### Resumen

Este artículo caracteriza la anatomía de la madera de *Cassipourea guianensis*, *Qualea lineata* y *Goupia glabra*, especies de árboles del Chocó biogeográfico, y la compara la de individuos que crecen en bosques menos lluviosos del Neotrópico. Los resultados indican que las tres especies difieren en densidad, diámetro y longitud de los elementos de vaso. Todas presentan vasos que van de solitarios a múltiples, lo que sugiere estrategias contrastantes de adquisición y uso del agua. Este estudio busca fortalecer el conocimiento sobre las especies arbóreas tropicales, con miras a su gestión sostenible y a futuras investigaciones.

**Palabras clave:** ecología funcional, estrategias hídricas, anatomía comparada, morfología xilemática, biodiversidad tropical.

## Abstract

This study characterizes the wood anatomy of *Cassipourea guianensis*, *Qualea lineata*, and *Goupia glabra*, tree species from the Chocó biogeographic region, and compares it with that of individuals growing in less rainy Neotropical forests. The results indicate that the three species differ in density, diameter, and length of vessel elements. All exhibit vessels ranging from solitary to multiple, suggesting contrasting strategies for water acquisition and use. This study aims to strengthen knowledge of tropical tree species to support their sustainable management and future research.

**Keywords:** functional ecology, water-use strategies, comparative anatomy, xylem morphology, tropical biodiversity.

## Introducción

El Chocó biogeográfico es un área prioritaria para la conservación, ubicada en la región noroccidental de América del Sur (Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000). Aunque las primeras descripciones incluyeron diversos ecosistemas, actualmente se delimita como una unidad relativamente continua de bosque húmedo y muy húmedo tropical, según la clasificación de zonas de vida de Holdridge, excluyendo áreas secas o transicionales (Bocanegra-González et al., 2024; Pérez-Escobar et al., 2019). Esta región presenta uno de los regímenes de precipitación más extremos del planeta, con promedios multianuales que oscilan entre 8000 y 13 000 mm en la costa pacífica colombiana, lo que la convierte posiblemente en la más lluviosa del mundo (Mesa & Rojo, 2020; Poveda et al., 2011).

Los bosques del Chocó biogeográfico albergan una diversidad extraordinaria y una notable proporción de especies con distribuciones restringidas o de ocurrencia única (Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Galeano, 2001; Jaramillo, 2006). Sin embargo, la región enfrenta bajos niveles de desarrollo económico y múltiples presiones sobre sus ecosistemas forestales, lo que genera una compleja tensión entre aprovechamiento y conservación (Albarán, 2020). En este contexto, resulta fundamental ampliar el conocimiento sobre su biodiversidad, incluyendo las características fisiológicas, ecológicas y funcionales de sus especies, con el fin de generar herramientas que orienten estrategias efectivas de conservación y manejo sostenible.

Aunque muchas especies de árboles del Chocó biogeográfico se emplean con fines comerciales (p. ej., maderables), existen pocos estudios que caractericen sus propiedades anatómicas y estructurales (Giraldo et al., 2020; Lozano & Pineda, 2015). El análisis detallado de la estructura anatómica de las plantas permite comprender la complejidad funcional de sus tejidos (Schweingruber, 2007). En particular, las especies leñosas presentan estructuras celulares únicas y bien diferenciadas que posibilitan su identificación taxonómica, así como la interpretación de su ecología y adaptaciones funcionales (da Silva et al., 2022; IAWA Committee, 1989; Polanco & Grande, 2008). Estas características también permiten establecer relaciones evolutivas y analizar tendencias, identificando similitudes u homologías en las estructuras de diferentes especies (Carlquist, 2001).

Para determinar la identidad botánica, los anatomistas de la madera observan tres planos (transversal, radial y tangencial), la disposición de los elementos de vaso (poros), el tipo de parénquima, la presencia de radios medulares, fibras, inclusiones minerales, tejidos de almacenamiento y anillos de crecimiento (Carlquist, 2001; Plavcová et al., 2023; Wheeler et al., 2007). El análisis detallado de estos planos proporciona una identificación precisa de la madera y su origen botánico, ecológico y evolutivo (Ruffinatto & Crivellaro, 2019).

Las descripciones anatómicas ofrecen una ventana única hacia el interior de los árboles, revelando detalles intrincados de la madera, corteza y médula (Crivellaro & Schweingruber, 2015). Mientras que la anatomía cualitativa se centra en la descripción visual

de estas características, la anatomía cuantitativa busca medirlas de manera objetiva mediante análisis numéricos y estadísticos (Von Arx et al., 2016). Diversas investigaciones han evidenciado cómo las características anatómicas de la madera influyen en la capacidad de las especies para enfrentar condiciones de estrés ambiental, como sequía o salinidad del suelo (Herrera-Ramírez et al., 2021; Robert et al., 2009). El análisis de rasgos microscópicos y macroscópicos de la madera puede aportar información valiosa para comprender la respuesta de los árboles a las condiciones extremadamente lluviosas del Chocó biogeográfico. Además, el estudio anatómico de los árboles de la región contribuye al avance del conocimiento científico en ecofisiología vegetal, biología evolutiva y ecología de comunidades.

La escasez de estudios anatómicos sobre la madera de especies arbóreas del Chocó biogeográfico limita la capacidad de generar información que favorezca un aprovechamiento más eficiente de estos recursos. En consecuencia, surgen las siguientes preguntas: 1) ¿Cuáles son las características anatómicas de las especies de árboles de los bosques hiperhúmedos del Chocó biogeográfico?; 2) ¿Existen diferencias en sus rasgos anatómicos en ambientes contrastantes del trópico americano? Para responderlas, se propone caracterizar la anatomía de la madera de tres especies: *Cassipourea guianensis* Aubl. (Rhizophoraceae), *Qualea lineata* Stafleu (Vochysiaceae) y *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae), y determinar si presentan variaciones anatómicas entre individuos que crecen en ambientes más secos del Neotrópico.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El área de estudio corresponde a la cuenca baja del río Calima, específicamente en los bosques aledaños al Centro Forestal Tropical Pedro Antonio Pineda de la Universidad del Tolima (3°55'N, 77°07'W), Buenaventura, Valle del Cauca, Colombia. Este centro forestal se encuentra en el corazón del Chocó biogeográfico. El relieve se caracteriza por colinas

bajas y una altitud media de 60 m s. n. m., con una temperatura promedio anual de 24,9 °C y una precipitación media de 7219 mm/año. El sitio se clasifica como bosque muy húmedo tropical (Holdridge, 1967).

### Obtención de muestras

En el área de estudio, una comunidad afrocolombiana local, perteneciente al Consejo Comunitario de la Cuenca del Bajo Calima, habita estos bosques y realiza actividades de subsistencia, económicas y culturales, incluida la tala doméstica en pequeñas áreas. Aprovechando dichas prácticas, en 2016 se recolectaron secciones transversales de 5 cm de espesor tomadas de la base de árboles recién aprovechados, así como hojas, flores y frutos destinados a su identificación taxonómica en el herbario MEDEL de la Universidad Nacional de Colombia (Giraldo et al., 2020).

El objetivo inicial de estas muestras fue evaluar el potencial dendrocronológico del mayor número posible de especies presentes en el sitio (Giraldo et al., 2020), quedando posteriormente disponibles para estudios anatómicos más detallados. En el presente estudio se seleccionaron probetas de madera obtenidas de piezas correspondientes a tres especies que presentan anillos de crecimiento anuales (Giraldo et al., 2023) y que son ampliamente utilizadas por las comunidades locales: *Cassipourea guianensis* (aceitillo), *Qualea lineata* (pomo) y *Goupia glabra* (chaquiro).

*C. guianensis*, de la familia Rhizophoraceae, es un árbol de sotobosque que alcanza hasta 18 m y habita bosques tropicales siempre húmedos desde el nivel del mar hasta 2000 m s. n. m. Su distribución se extiende desde el sur de México y el Caribe hasta Brasil, Perú, Colombia y las Guayanas. La madera es pesada y duradera, empleada localmente en durmientes y estructuras pesadas, lo que incrementa la presión de aprovechamiento (Fern, 2024).

*Q. lineata*, de la familia Vochysiaceae, es un árbol tolerante a la sombra que alcanza el dosel en los bosques hiperhúmedos del Chocó. En parcelas permanentes del Bajo Calima figura entre las diez especies más frecuentes y con mayor área basal

(0,55 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), lo que evidencia su importancia estructural (Faber-Langendoen & Gentry, 1991). Su madera es apreciada para la construcción ligera y como leña (Albarán, 2020; BIOREDD+ Project., 2014).

*G. glabra*, de la familia Goupiaceae, es una especie pionera de rápido crecimiento que alcanza 40-50 m y coloniza claros sobre suelos de tierra firme en toda la cuenca amazónica y el istmo de Panamá. También se encuentra en el valle medio del río Magdalena y sus afluentes, así como en el litoral Pacífico de América del Sur, desde el norte de Ecuador hasta el Tapón del Darién colombo-panameño (David, 2024). En la región del Bajo Calima, el ejemplar de *G. glabra* más grande registrado como árbol clímax alcanzó un DAP de 97 cm y una altura de 35 m (Faber-Langendoen & Gentry, 1991). Su madera se emplea principalmente para construcción pesada, vigas estructurales, carrocerías y otros usos (Albarán, 2020).

### Preparación de las muestras

A partir de las piezas de madera recolectadas en campo, se cortaron cubos de aproximadamente 1 cm<sup>3</sup> para su posterior hidratación y procesamiento. Las muestras se depositaron en etanol al 40 % en frascos con tapa rosca y fueron embaladas para preservarlas durante su traslado al Laboratorio de Biología y Química del Tecnológico de Antioquia, en Colombia.

En el laboratorio, los cubos fueron perfilados hasta obtener tamaños aproximados de 0,5–1 cm y posteriormente sumergidos en agua destilada con hipoclorito de sodio al 6 %, con el fin de ablandar el tejido y prevenir el desarrollo de hongos. Las muestras permanecieron en esta solución durante 20 días.

Tras el ablandamiento, se realizaron cortes de 16–20 µm de grosor en los planos transversal, radial y tangencial, utilizando un micrótopo Leica RM2125 RTS equipado con una cuchilla de bajo perfil. Los cortes realizados se mantuvieron humectados en agua destilada hasta reunir entre 10 y 15 muestras en una caja de Petri (Serna González et al., 2024). Luego, se sometieron a doble tinción Safranina/Astrablue con una mezcla 1 a 1, durante cinco minutos (Gärtner & Schweingruber, 2013). El exceso de tinte se eliminó con agua destilada.

A continuación, las muestras se colocaron sobre portaobjetos y se deshidrataron de forma secuencial en soluciones alcohólicas al 50 %, 75 % y 96 %, durante cinco minutos cada una. Una vez deshidratadas, se perfiló e impregnó cada muestra con xilol antes de aplicar resina sintética para histología (Gärtner & Schweingruber, 2013). Con este último paso, se obtuvieron las placas permanentes de los diferentes planos de la madera para su posterior observación y análisis.

### Descripción anatómica

La anatomía de la madera se describió siguiendo las normas de la International Association Of Wood Anatomists (IAWA), utilizando un microscopio trinocular Primo Star Zeiss. Las características anatómicas cualitativas descritas en cada plano fueron: 1) plano transversal: tipo de porosidad, tipo de parénquima y anillos de crecimiento; 2) plano tangencial: dimensiones de los radios medulares (número de células); 3) plano radial: tipo de placas de perforación y punteaduras.

En cuanto a las características cuantitativas, se midieron el diámetro de vasos (plano transversal), densidad de vasos (plano transversal) y longitud de vasos (radial). La obtención de imágenes y las mediciones respectivas se realizaron con la ayuda del software Zen Blue 3.0.

Para evaluar las diferencias en las características anatómicas del xilema entre las tres especies estudiadas, se efectuó un análisis de varianza (ANOVA) unifactorial para las variables: longitud del vaso (µm), diámetro del vaso (µm) y densidad de vasos (vasos/mm<sup>2</sup>). Posteriormente, se aplicó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para identificar diferencias significativas entre pares de especies. Los resultados se visualizaron mediante diagramas de cajas y bigotes (*boxplots*), en los que letras distintas indican grupos estadísticamente diferentes ( $p < 0.05$ ). El análisis se realizó en R v.4.5.1 (R Core Team, 2025) utilizando el paquete *agricolae* (de Mendiburu, 2023).

## Resultados

Según los lineamientos de descripción de IAWA, la caracterización de la madera se realiza de forma macroscópica en el plano transversal, donde se observan el color, la densidad de sus vasos, los radios medulares y anillos de crecimiento. Microscópicamente, se describen los planos transversal, radial y tangencial (Figuras 1-4).

*C. guianensis* presenta un color amarillo claro, porosidad difusa (vasos solitarios) y parénquima difuso. Aunque sus anillos de crecimiento se aprecian en las muestras macroscópicas (Figura 1A), resultan difíciles de apreciar en las microscópicas; estos se definen por un mayor espesor de la pared de las fibras. Las placas de perforación son escaleriformes y las punteaduras, en su mayoría simples, son en menor proporción areoladas (Figura 2).

*Q. lineata* muestra duramen marrón y albura amarillo claro, porosidad difusa con vasos solitarios o, en ocasiones, agrupados de dos a tres, y parénquima paratraqueal aliforme y confluyente. Los anillos de crecimiento son visibles macroscópicamente (Figura 1A), pero difíciles de ver en las muestras microscópicas; se definen por el aumento del espesor de la pared de las fibras y el aplanamiento radial de las fibras. Presenta placas de perforación simples y punteaduras alternadas (Figura 3C).

*G. glabra* presenta duramen marrón anaranjado y albura rojizo anaranjado (Figura 1C), porosidad difusa con vasos exclusivamente solitarios (Figura 4A) y parénquima apotraqueal. Sus anillos de crecimiento son visibles macroscópicamente, pero poco visibles o ausentes a 4x de aumento. Las placas de perforación son escaleriformes y las punteaduras alternas (Figura 4C).

### Datos cuantitativos

En la Tabla 1 se presentan las características cuantitativas de las especies, comparando ejemplares de ambientes hiperhúmedos y menos húmedos. Se registraron diferencias en la longitud, diámetro y densidad de los vasos, así como en el ancho de los radios.

*C. guianensis* mostró una densidad de vasos de  $58 \pm 16$  vasos/mm<sup>2</sup> y un diámetro promedio de  $60,1 \pm 16,9$   $\mu$ m (Tabla 1). En el plano tangencial (Figura 2B), los radios son principalmente biseriados, con una célula en los extremos. La longitud de los vasos, medida en el plano radial (Figura 2C), fue de  $435,6 \pm 85,9$   $\mu$ m (Tabla 1).

*Q. lineata* presentó una densidad de  $5 \pm 1$  vasos/mm<sup>2</sup>, un diámetro promedio de  $219,1 \pm 64,4$   $\mu$ m y una longitud de  $2345,9 \pm 1397,1$   $\mu$ m (Figura 3B). Sus radios son principalmente biseriados, con un ancho de una a tres células (Figura 3C).

*G. glabra* registró una densidad de  $9 \pm 2$  vasos/mm<sup>2</sup> (Figura 4A), un diámetro promedio de  $143,5 \pm 33,2$   $\mu$ m y una longitud radial de  $765,3 \pm 279,0$   $\mu$ m (Tabla 1). Sus radios son biseriados y, ocasionalmente, triseriados (una a tres células) en la parte central, mientras que en los extremos son uniseriados (Figura 4B).

La prueba de Tukey reveló diferencias significativas en las características hidráulicas del xilema para las tres variables anatómicas evaluadas ( $p < 0.00002$  en todas las variables). *Q. lineata* se diferencia por su mayor longitud de vasos. El diámetro de vasos mostró diferencias significativas entre todas las especies (*Q. lineata* > *G. glabra* > *C. guianensis*). *C. guianensis* presentó la mayor densidad de vasos, lo que indica una estrategia hidráulica distinta respecto a las otras dos especies (Figura 5).

## Discusión

Los resultados evidencian patrones anatómicos cualitativos heterogéneos entre *Cassipourea guianensis*, *Goupia glabra* y *Qualea lineata*, lo que refleja tanto su diversidad taxonómica como su adaptación a las condiciones ecológicas particulares del Chocó biogeográfico. Pese a esta variabilidad, identificamos rasgos comparables que permiten establecer analogías con especies que crecen en bosques menos lluviosos: la morfología general de los elementos de vaso y el rango del ancho de radios coinciden con valores reportados para las mismas especies o para taxones afines de otras regiones (InsideWood, 2004; León, 2003; Miller & Détienné, 2001).

**Tabla 1.** Comparación de estructuras anatómicas de las especies estudiadas versus las especies o géneros en condiciones menos húmedas. Aunque se desconocen las condiciones exactas de precipitación de las especies usadas en la comparación, es claro que estas son inferiores a 7000 mm/año.

Especie	<i>C. guianensis</i>	<i>C. guianensis</i> <sup>1</sup>	<i>Q. lineata</i>	<i>Q. rosea</i> <sup>2</sup>	<i>G. glabra</i>	<i>G. glabra</i> <sup>3</sup>
Densidad de vasos (vasos/mm <sup>2</sup> )	58 ± 16	50 -- 40	5 ± 1	2 -- 3	9 ± 2	5 -- 10
Diámetro del vaso (µm)	60,1 ± 16,9	-	219,1 ± 64,4	227 ± 56,6	143,5 ± 33,2	40 - 90
Longitud del vaso (µm)	435,6 ± 85,9	≥ 800	2345,9 ± 1397,1	460 ± 88,0	765,3 ± 279,0	1375-1900
Ancho de radio	1-3 células, principalmente biseriados	1-3 células	1-3 células, principalmente biseriados	1-3 células	1-3 células	2-4 células

Notas. 1) Procedente de la Amazonía Brasileña (InsideWood, 2004); 2) procedente de Guyana (León, 2003); 3) procedente de Guyana (Miller & Détienne, 2001).

En particular, *C. guianensis* destaca por una alta densidad de vasos cortos y estrechos (menor longitud y diámetro), lo que corresponde a una estrategia hidráulica típica de especies de sotobosque. Esta configuración incrementa la resistencia a la cavitación a costa de una menor eficiencia de transporte, reduciendo el riesgo de embolia (Hacke et al., 2006). Por su parte, *Q. lineata* presenta vasos más anchos y notablemente más largos que los reportados para otras especies del género en ambientes menos húmedos (InsideWood, 2004; León, 2003). Esta anatomía favorece la eficiencia hidráulica, pero podría aumentar la vulnerabilidad a embolias durante eventos de estrés hídrico (Tyree & Zimmermann, 2002). Este rasgo coincide con la alta tasa de crecimiento diamétrico documentada para *Q. lineata* en el Bajo Calima (1,05 cm/año), notablemente superior que la de *G. glabra* (0,42 cm/año) y *C. guianensis* (0,32 cm/año) en el mismo sitio (Giraldo et al., 2023; Martínez et al., 2025).

En el área de estudio, *G. glabra* exhibe una estrategia hidráulica intermedia entre *Q. lineata* y *C. guianensis*: presenta mayor densidad de vasos que la descrita en otros estudios y una longitud de vasos considerablemente menor (InsideWood, 2004; Miller & Détienne, 2001). En la Amazonia, esta especie

alcanza diámetros de hasta 170 cm y tasas de crecimiento diamétrico de 1,22 cm/año (Braz et al., 2014), valores muy superiores a los observados en el Bajo Calima (Faber-Langendoen & Gentry, 1991). Esto sugiere que la menor longitud de vasos registrada para *G. glabra* en el Chocó podría representar un ajuste local al alto régimen de precipitaciones, evidenciando un *trade-off* entre rasgos hidráulicos y tasa de crecimiento.

En cuanto al ancho de radios, todas las especies estudiadas presentan un rango similar de una a tres células, con excepción de *G. glabra* en estudios previos, donde se reportaron radios de dos a cuatro células (InsideWood, 2004; León, 2003; Miller & Détienne, 2001). Esta aparente uniformidad contrasta con la divergencia en longitud, diámetro y densidad de vasos, rasgos que varían de forma coherente con la pluviosidad del sitio y reflejan la plasticidad fenotípica de cada taxón frente al ambiente (Fontes et al., 2022; Rodríguez-Ramírez et al., 2022). El patrón convergente en el ancho de radios sugiere que el ajuste anatómico ocurre en los elementos conductores, mientras que el parénquima radial —tejido encargado del almacenamiento de carbono no estructural, como lípidos y carbohidratos no estructurales— permanece relativamente estable

(Herrera-Ramírez et al., 2021; Słupianek et al., 2021). Así, las especies parecen modular la eficiencia o la seguridad hidráulica mediante cambios en los vasos, pero conservar una fracción de parénquima capaz de sostener la demanda metabólica y la resiliencia frente a eventos de estrés hídrico (Martínez-Celis et al., 2024).

## Conclusiones

Los resultados de esta investigación resaltan la importancia de analizar las características anatómicas internas de las especies para comprender sus adaptaciones al ambiente. En general, las tres especies aquí caracterizadas presentan diferencias estadísticamente significativas en los elementos de vaso, densidad, longitud y diámetro. En particular, *C. guianensis* prioriza la seguridad (vasos pequeños y densos), *Q. lineata* maximiza la eficiencia (vasos anchos y largos) y *G. glabra* muestra un compromiso intermedio. El ancho de los radios se mantiene estable, indicando que la plasticidad se concentra en los vasos. Asimismo, los anillos de crecimiento en especies de ambientes hiperhúmedos y de menor precipitación son bien diferenciados en el plano transversal, aunque apenas visibles a escala microscópica.

El conocimiento de la estructura interna de la madera es fundamental para entender su funcionalidad y maximizar su uso eficiente y sostenible, garantizar la seguridad y durabilidad de las estructuras y, no menos importante, preservar el patrimonio natural. Además, este conocimiento impulsa la innovación en materiales y procesos industriales, contribuye a lidiar con el tráfico ilegal de especies maderables y favorece la evolución del sector maderero dentro de un enfoque de sostenibilidad ambiental (Ferreira & Inga, 2022).

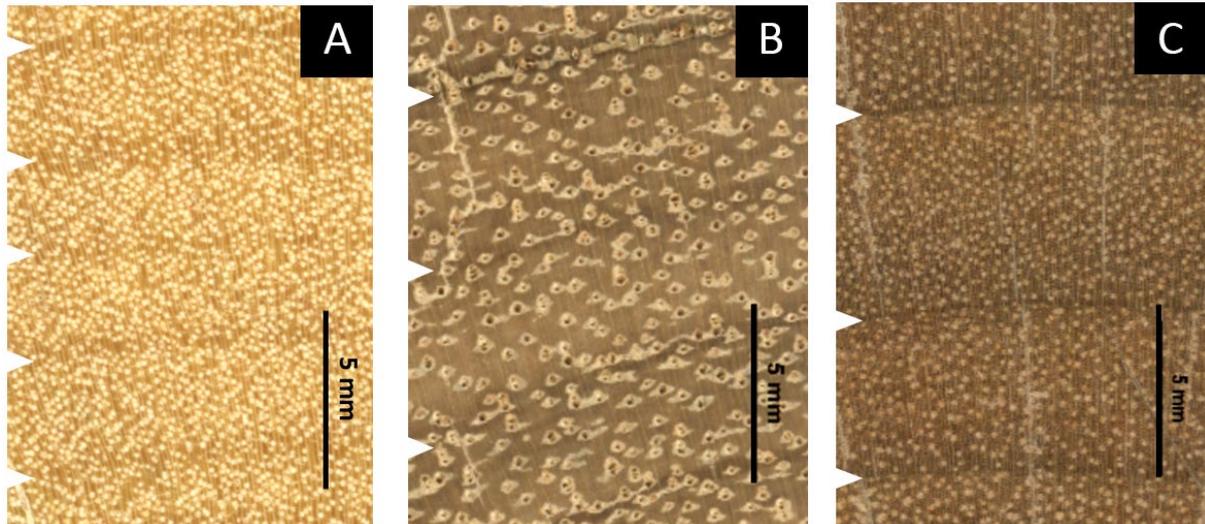
## Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el Comité de Investigación CODEI (código de proyecto 206001361) del Tecnológico de Antioquia. Un especial agradecimiento a Sergio Vásquez y a todos los técnicos y auxiliares de los laboratorios de las Facultades de Ingeniería, Derecho y Ciencias Forenses del Tecnológico de Antioquia.

## Contribuciones de los autores

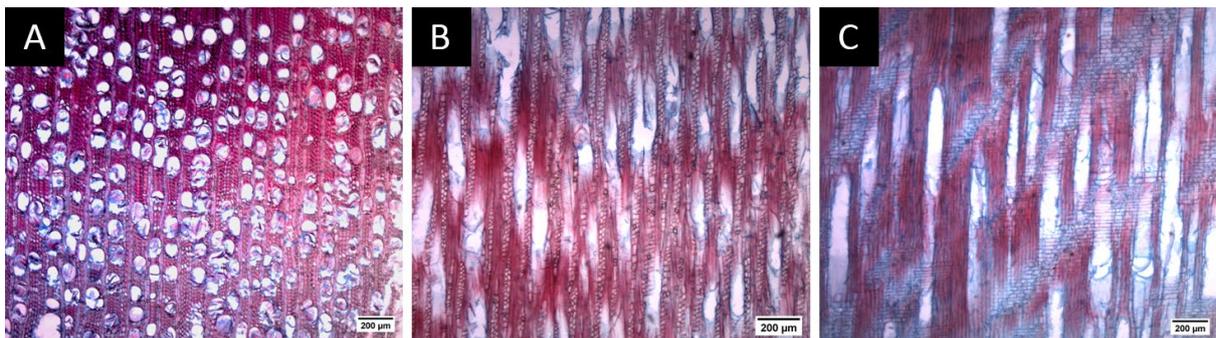
JAG contribuyó al diseño y concepción del estudio. BALM realizó el trabajo de laboratorio y escribió la primera versión del manuscrito. FFG apoyó con los análisis estadísticos. JAG, FFG, LTV & MSG ayudaron con la interpretación de los resultados y a mejorar las diferentes versiones del manuscrito. Todos los autores discutieron y aceptaron la última versión del manuscrito.

**Figura 1.** Características anatómicas macroscópicas de las especies en su plano transversal.



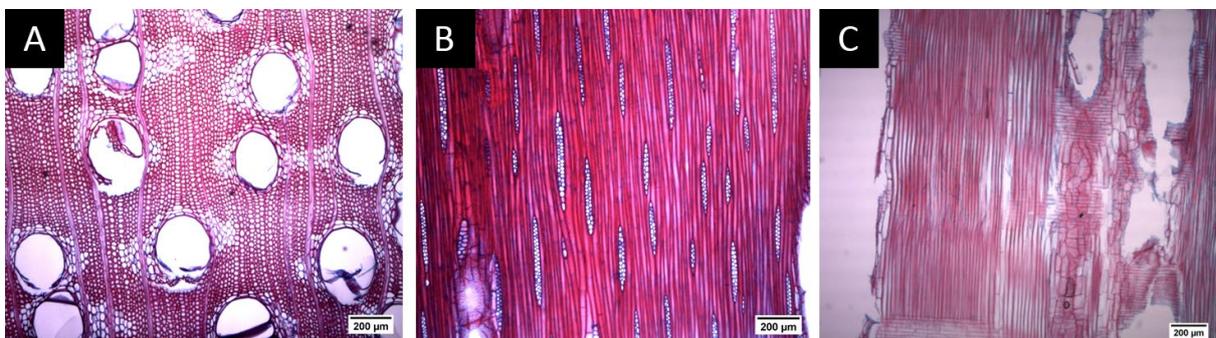
Notas. A) *Cassipourea guianensis* (aceitillo); B) *Qualea lineata* (pomo); C) *Goupia glabra* (chaquiro). Las flechas al margen indican el límite de los anillos de crecimiento.

**Figura 2.** Características anatómicas de la madera (4x) de *Cassipourea guianensis*.



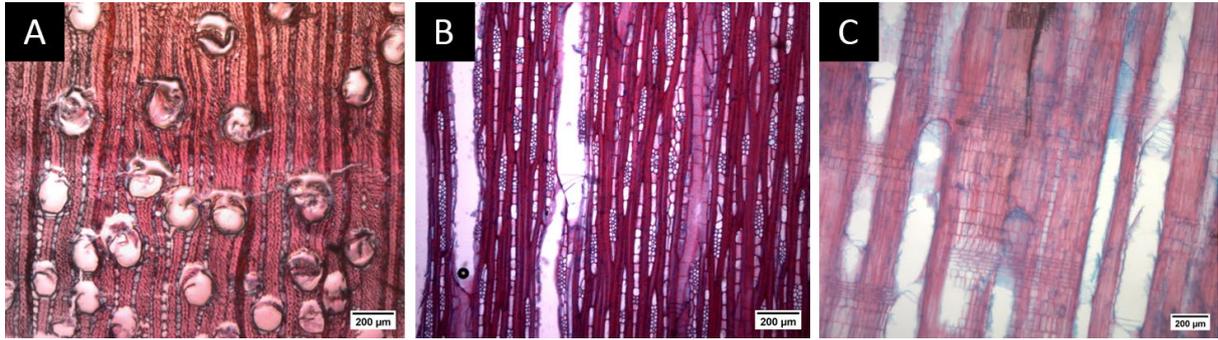
Notas. A) plano transversal; B) plano tangencial; C) plano radial.

**Figura 3.** Características anatómicas de la madera (4x) de *Qualea lineata*.



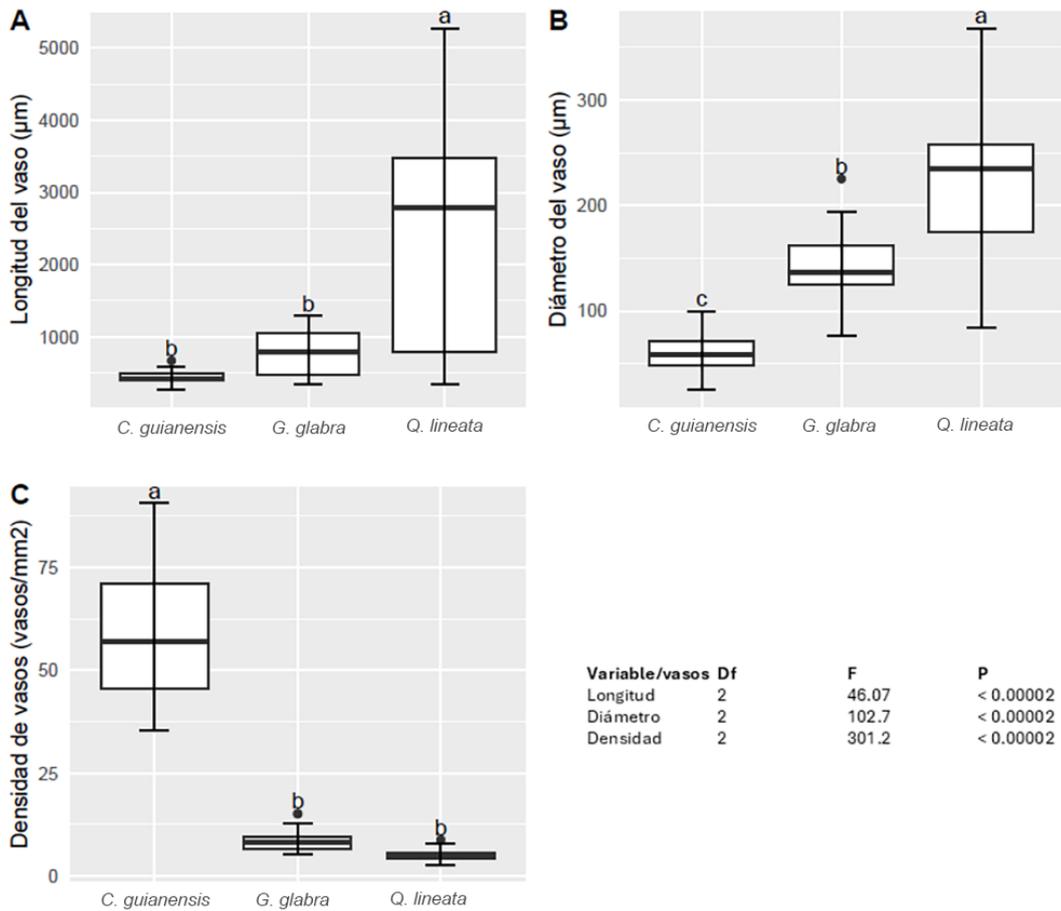
Notas. A) plano transversal; B) plano tangencial; C) plano radial.

Figura 4. Características anatómicas de la madera (4x) de *Goupia glabra*.



Notas. A) plano transversal; B) plano tangencial; C) plano radial.

Figura 5. Comparación cuantitativa de los rasgos anatómicos hidráulicos de las especies estudiadas.



Notas. A) comparativo de la longitud de vasos, B) comparativo del diámetro de vasos, C) comparativo de la densidad de vasos. Letras distintas implican diferencias estadísticas significativas. Resumen del análisis de varianza ANOVA.

## Referencias

- Albarán, N. J. (2020). *Avances y perspectivas de investigación en biodiversidad y su uso en el territorio colectivo del Bajo Calima*. Universidad del Tolima.
- BIOREDD+ Project. (2014). *BIOREDD+ Cajambre REDD+ Project: Project description document* (Version 2.2). Ecological Carbon Offsets Partners, LLC; Offsetters; ClearSky Climate Solutions. [https://s3.amazonaws.com/CCBA/Projects/BIOR EDD%2B\\_Cajambre\\_REDD%2B\\_Project/Cajambre\\_PDD\\_Final\\_Draft\\_v2.2.pdf](https://s3.amazonaws.com/CCBA/Projects/BIOR EDD%2B_Cajambre_REDD%2B_Project/Cajambre_PDD_Final_Draft_v2.2.pdf)
- Bocanegra-González, K., Cuevas-González, J. P., Dexter, K., & Pennington, T. (2024). *The genus Inga in the Chocó region*. Universidad del Tolima.
- Braz, E. M., Mattos, P. P. D., Oliveira, M. F., & Basso, R. O. (2014). Strategies for Achieving Sustainable Logging Rate in the Brazilian Amazon Forest. *Open Journal of Forestry*, 4(2), 100-105. <https://doi.org/10.4236/ojf.2014.42015>
- Carlquist, S. (2001). Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. En T. Timell (Ed.), *Comparative Wood Anatomy*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04578-7>
- Crivellaro, A., & Schweingruber, F. H. (2015). *Stem anatomical features of Dicotyledons*. (Originalausgabe). Verlag.
- da Silva, N., Deklerck, V., Baetens, J. M., Van Den Bulcke, J., De Ridder, M., Rousseau, M., Bruno, O. M., Beeckman, H., Van Acker, J., De Baets, B., & Verwaeren, J. (2022). Improved wood species identification based on multi-view imagery of the three anatomical planes. *Plant Methods*, 18(1), 79. <https://doi.org/10.1186/s13007-022-00910-1>
- David, D. (2024). *Annual tree rings in Goupia glabra from a hyper-humid tropical forest; Colombia* [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/86070>
- de Mendiburu, F. (2023). *agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research* (Versión R package version 1.3-7) [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Faber-Langendoen, D., & Gentry, A. H. (1991). The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Choco Region, Western Colombia. *Biotropica*, 23(1), 2-11. <https://doi.org/10.2307/2388682>
- Fern, K. (2024). *Cassipourea guianensis*. *Tropical Plants Database*. <https://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Cassipourea+guianensis>
- Ferreira, C., & Inga, G. (2022). *Guía de anatomía e identificación de 50 especies maderables comerciales en Selva Central, Perú*. Universidad Continental. <https://doi.org/10.18259/978-612-4443-43-5>
- Fontes, C. G., Pinto-Ledezma, J., Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., & Cavender-Bares, J. (2022). Adaptive variation among oaks in wood anatomical properties is shaped by climate of origin and shows limited plasticity across environments. *Functional Ecology*, 36(2), 326-340. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13964>
- Galeano, G. (2001). Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. *Caldasia*, 23(1), 213-236.
- Gärtner, H., & Schweingruber, F. H. (2013). *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Kessel Publishing House.
- Giraldo, J. A., Valle, J. I. del, González-Caro, S., David, D. A., Taylor, T., Tobón, C., & Sierra, C. A. (2023). Tree growth periodicity in the ever-wet tropical forest of the Americas. *Journal of Ecology*, 111(4), 889-902. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14069>
- Giraldo, J. A., Valle, J. I. del, Sierra, C. A., & Melo, O. (2020). Dendrochronological potential of trees from America's rainiest region. En M. Pompa-García & J. J. Camarero (Eds.), *Latin American Dendroecology* (pp. 79-119). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9_5)
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure

- with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26(6), 689-701.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.6.689>
- Herrera-Ramírez, D., Sierra, C. A., Römermann, C., Muhr, J., Trumbore, S., Silvério, D., Brando, P. M., & Hartmann, H. (2021). Starch and lipid storage strategies in tropical trees relate to growth and mortality. *New Phytologist*, 230(1), 139-154.  
<https://doi.org/10.1111/nph.17239>
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center, Costa Rica. <https://doi.org/Via10.1046/j.1365-2699.1999.00329.x>
- IAWA Committee. (1989). IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IWA Bulletin*, 10(3), 219-332.
- InsideWood. (2004). *InsideWood database*. <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>
- Jaramillo, M. A. (2006). Using Piper Species Diversity to Identify Conservation Priorities in the Chocó Region of Colombia. *Biodiversity & Conservation*, 15(5), 1695-1712.  
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-5018-9>
- León, W. (2003). Anatomía xilemática comparativa de los géneros *Qualea* y *Ruizterania* (Vochysiaceae). *Pittieria*, 32, 69-81.
- Lozano, D., & Pineda, Y. (2015). *Descripción anatómica y no anatómica de la madera de cuatro especies procedentes del Bajo Calima, Buenaventura*. Universidad del Tolima.
- Martínez, C. E., Orrego, S. A., Giraldo, J. A., Del Valle, J. I., Hernández-Barajas, F., & David, D. A. (2025). Autocorrelation as a critical factor of growth depensation of tropical trees in the Chocó biogeographic region. *Ecological Modelling*, 500, 110949.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2024.110949>
- Martínez-Celis, J. M., Bonilla-Jaimes, D. C., Díaz-López, S. M., & Vega-Marín, C. A. (2024). Influencia de factores ambientales en rasgos funcionales anatómicos e hidráulicos de madera en bosque seco tropical. *Biota Colombiana*, 25, e1207. <https://doi.org/10.21068/2539200x.1207>
- Mesa, O. J., & Rojo, J. D. (2020). On the general circulation of the atmosphere around Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(172), 857-875.  
<https://doi.org/10.18257/raccefyn.899>
- Miller, R., & Détienne, P. (2001). *Major timber trees of Guyana wood anatomy*. Tropenbos International.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. En F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots* (pp. 3-22). Springer.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1)
- Myers, N., Mittermeyer, R. A., Mittermeyer, C. G., Fonseca, G. A. B. D., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.  
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Pérez-Escobar, O., Lucas, E., Jaramillo, C., Monro, A., Morris, S., Borgarin, D., Greer, D., Dodsworth, S., Aguilar-Cano, J., Sanchez, A., & Antonelli, A. (2019). The Origin and Diversification of the Hyperdiverse Flora in the Chocó Biogeographic Region. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1-9.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01328>
- Plavcová, L., Olson, M. E., Jandová, V., & Doležal, J. (2023). Parenchyma is not the sole site of storage: Storage in living fibres. *IAWA Journal*, 44(3-4), 465-476. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10112>
- Polanco, C., & Grande, D. C. (2008). Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque altoandino colombiano. *Colombia Forestal*, 12(0), 183.  
<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.f or.2009.1.a13>
- Poveda, G., Álvarez, D. M., & Rueda, Ó. A. (2011). Hydro-climatic variability over the Andes of Colombia associated with ENSO: A review of climatic processes and their impact on one of the Earth's most important biodiversity hotspots.

- Climate Dynamics*, 36(11-12), 2233-2249. <https://doi.org/10.1007/s00382-010-0931-y>
- R Core Team. (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (R version 4.5.1) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Robert, E. M. R., Koedam, N., Beeckman, H., & Schmitz, N. (2009). A safe hydraulic architecture as wood anatomical explanation for the difference in distribution of the mangroves *Avicennia* and *Rhizophora*. *Functional Ecology*, 23(4), 649-657. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01551.x>
- Rodríguez-Ramírez, E. C., Ferrero, M. E., Acevedo-Vega, I., Crispin-DelaCruz, D. B., Ticse-Otarola, G., & Requena-Rojas, E. J. (2022). Plastic adjustments in xylem vessel traits to drought events in three *Cedrela* species from Peruvian Tropical Andean forests. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25645-w>
- Ruffinatto, F., & Crivellaro, A. (2019). Atlas of Macroscopic Wood Identification. En *Atlas of Macroscopic Wood Identification*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-23566-6>
- Schweingruber, F. H. (2007). *Wood structure and environment*. Springer.
- Serna González, M., Franco, J., Giraldo, J. A., Muriel-Ruíz, S., Mercado-Mesa, M., & Cardona-Medina, E. (2024). *Guía de laboratorios de botánica y fisiología*. Tecnológico de Antioquia.
- Ślupianek, A., Dolzblasz, A., & Sokołowska, K. (2021). Xylem Parenchyma—Role and Relevance in Wood Functioning in Trees. *Plants*, 10(6), 1247. <https://doi.org/10.3390/plants10061247>
- Tyree, M. T., & Zimmermann, M. (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A. L., Čufar, K., & Carrer, M. (2016). Quantitative Wood Anatomy—Practical Guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>
- Wheeler, E. A., Baas, P., & Rodgers, S. (2007). Variations in dicot wood anatomy: A global analysis based on the insidewood database. *IAWA Journal*, 28(3), 229-258. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001638>