

ESTRUCTURA ANATÓMICA DEL RAQUIS Y DEL PECÍOLO DE NUEVE TAXONES DE *Geonoma* WILLD. (ARECACEAE) PRESENTES EN VENEZUELA

Arnaldo Briceño¹, Damelis Jáuregui¹ y Fred Stauffer²

¹Postgrado en Botánica Agrícola e Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. ²Laboratoire de Systématique et Biodiversité, Conservatoire et Jardin botaniques de Genève, Université de Genève. Switzerland. arnalbri@gmail.com

COMPENDIO

Las especies de *Geonoma* (Arecaceae) son muy diversas morfológicamente, lo que dificulta su identificación a nivel específico e infra-específico. El objetivo de este trabajo fue caracterizar anatómicamente el raquis y el pecíolo de nueve taxones de este género que crecen en Venezuela, con el fin de encontrar caracteres que contribuyan a su delimitación taxonómica. Los taxones estudiados fueron: *G. deversa* (Poit.) Kunth subsp. *deversa*, *G. pinnatifrons* Willd. subsp. *pinnatifrons*, *G. lehmannii* Dammer ex Burret subsp. *lehmannii*, *G. orbignyana* Mart. subsp. *orbignyana*, *G. paraguayensis* H. Karst. *G. simplicifrons* Willd., *G. spinescens* H. Wendl. ex Burret y *G. undata* Klotzsch subsp. *undata*, con dos de sus morfotipos densa y undata. Los mismos fueron recolectados en algunos de los lugares geográficos donde ha sido indicada su presencia. El muestreo se hizo sobre tres individuos de cada especie; para ello se consideraron las hojas de la región media de la corona de cada taxón; tomando la porción media del pecíolo y fragmentos del raquis de la parte central de una de las hojas; dichas muestras se fijaron en FAA hasta su procesamiento, el cual se efectuó siguiendo las técnicas clásicas para microscopía óptica. Los resultados revelan rasgos anatómicos relevantes en estas dos porciones de la hoja que facilitan la delimitación específica, tal como se evidencia en la clave elaborada. Entre dichos rasgos se pueden citar: epidermis papilosa o no en raquis y pecíolo, contorno del raquis en sección transversal, disposición de haces vasculares en el pecíolo, vaina fibrosa de haces vasculares centrales continua o discontinua en raquis y pecíolo, cilindro esclerótico continuo o discontinuo en la región adaxial del pecíolo, entre otras.

PALABRAS CLAVE

Anatomía, Arecaceae, *Geonoma*, pecíolo, raquis.

ANATOMICAL STRUCTURE OF RAQUIS AND PETIOLE OF NINE TAXA OF *Geonoma* WILLD. (ARECACEAE) PRESENT IN VENEZUELA

ABSTRACT

Geonoma species (Arecaceae) are very morphologically diverse, which makes identification difficult at specific and infra-specific levels. The objective of this work was to anatomically characterize the rachis and the petiole of nine taxa of this genus that grows in Venezuela, in order to find characters that contribute to its taxonomic delimitation. The taxa studied were: *G. deversa* (Poit.) Kunth subsp. *deversa*, *G. pinnatifrons* Willd. subsp. *pinnatifrons*, *G. lehmannii* Dammer ex Burret subsp. *lehmannii*, *G. orbignyana* Mart. subsp. *orbignyana*, *G. paraguayensis* H. Karst. *G. simplicifrons* Willd., *G. spinescens* H. Wendl. ex Burret y *G. undata* Klotzsch subsp. *undata*, with two morphotypes densa y undata; they were collected in some the geographical places where their presence was indicated. The sampling was done on three individuals of each species; in order to do this, leaves from the middle region of the crown of each taxon were collected and samples were taken from the middle portion of the petiole and rachis of such leaves. These were fixed in FAA until their processing, following the classical techniques for optical microscopy. The results revealed anatomical features in these two parts of the leaf that enable specific delimitation, as shown in the identification key proposed. Among these features, we can mention: papillose epidermis in rachis and petiole, contour of rachis in cross section, arrangement of vascular bundles in the petiole, fibrous sheath of central vascular bundles in rachis and petiole continuous or discontinuous, sclerotic cylinder in the adaxial region of the petiole continuous or discontinuous, among others.

KEY WORDS

Anatomy, Arecaceae, *Geonoma*, petiole, rachis.

INTRODUCCIÓN

Geonoma es un género de palmas (Arecaceae) perteneciente a la subfamilia Arecoideae, tribu Geonomateae (Dransfield *et al.* 2005). Se encuentra ampliamente distribuido desde México hasta Brasil, Bolivia y las Antillas con 68 especies (Dransfield *et al.* 2008, Henderson 2011). Este género también está presente en la Mata Atlántica al sudeste de Brasil y puede alcanzar los bosques de montaña de alta elevación (3.150 msnm) de los Andes (Henderson *et al.* 1995).

El género fue descrito por Willdenow (1805), basado en dos especies colectadas por el jardinero austriaco Franz Bredemeyer (1758-1839) en Venezuela: *Geonoma pinnatifrons* Willd. y *Geonoma simplicifrons* Willd. De estas dos colecciones, Moore (1963) tipifica al grupo con la especie *Geonoma simplicifrons* (Bredemeyer, 20, B**) por considerar esta muestra la más completa. El número de especies reconocidas para el género ha ido variando en el tiempo. La primera revisión fue realizada por Burret (1930), quien reconoce 172 especies. En 1940, este mismo autor describe 49 nuevas especies de *Geonoma*, para un total de 221. Wessels-Boer (1968) menciona alrededor de 75 especies; Uhl y Dransfield (1987) más de 75; Henderson *et al.* (1995) registran 51, y Dransfield *et al.* (2008) y Henderson (2011) reconocen 68 especies. Este último trabajo es reforzado por el análisis filogenético de Loiseau *et al.* (2019). Sin embargo, en ambos estudios se indica que las categorías infraespecíficas propuestas por Henderson (2011) fueron delimitadas artificialmente, ya que se usaron pocos caracteres. Por lo que es necesario precisar rasgos que permitan una categorización más efectiva, a este nivel taxonómico.

Las especies de este género son muy diversas morfológicamente, lo que dificulta su identificación; Quero y Pérez-Farrera (2010) señalaron que en México es muy frecuente encontrar ejemplares de la misma especie, creciendo en una población, con hojas divididas en un número variable de segmentos y con variación en el ancho de los mismos; también mencionan que las inflorescencias varían en su tamaño y ramificación dependiendo de la edad y altura de los ejemplares. Lo más constante, según ellos, es la forma de las hendiduras florales, llamadas fóveas y su distribución en las raquillas. Esta dificultad para identificar los taxones obliga a que otras disciplinas botánicas hagan su contribución para lograr una delimitación específica confiable.

El raquis, el pecíolo y la vaina foliar son partes del eje principal de las hojas, las cuales muestran variaciones importantes en su morfoanatomía. En Arecaceae, los estudios sobre esas porciones foliares se han limitado a describir mayormente sus funciones mecánicas e hidráulicas (Tomlinson 1964, Dassanayake y Sivakadachchan 1972, Pyykkö 1985). Sin embargo, así como la lámina foliar de Arecaceae, el resto de la hoja también puede suministrar caracteres anatómicos de valor diagnóstico para la delimitación de taxones (Ferreira y De Vilhena 2008, Guevara y Garzón 2008, Millán y Khan 2010, Alvarado y Jáuregui 2011, Thomas 2013) o para interpretar aspectos funcionales (Parthasarathy y Klotz 1976; Shengcheng *et al.* 2013) o de uso y producción (Calapis *et al.* 2011, Thomas 2013), e inclusive para el reconocimiento fósil (Bouchaud *et al.* 2011).

Al revisar la utilidad de la anatomía del raquis, del pecíolo y de la vaina foliar en la taxonomía de Arecaceae, se debe indicar que no hay muchos trabajos sobre este aspecto. Guevara y Garzón (2008) estudiaron la morfoanatomía de los órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae, Arecoideae) y concluyeron que el tallo, el pecíolo, el raquis y el cirro presentan anatomía similar. Esos autores indican que en el pecíolo, los haces vasculares son de menor tamaño que los del tallo y presentan bandas de esclerenquima asociado. Por otro lado, se distingue en el área cortical el predominio de células esclerenquimáticas. Ferreira y De Vilhena (2008), al comparar la anatomía de la hoja de tres especies de *Oenocarpus* Mart., encontraron que la forma y la organización de las células del parénquima en el eje pecíolo-raquis, resultaron útiles para la separación de especies.

Asimismo, en un trabajo realizado por Millán y Kahn (2010), en el cual se caracterizó la anatomía foliar de 23 especies de *Astrocaryum* G. Mey. y dos especies de *Hexopetium* Burret (Arecoideae), se identificaron nueve caracteres diferenciales en el pecíolo. Entre éstos destacan: presencia de células epidérmicas rectangulares, ovadas, redondas, con la pared externa gruesa o delgada, hipodermis interrumpida por parénquima, presencia de esclereidas o fibras septadas y presencia de haces de fibras con estégmatas. Estos caracteres han sido fundamentales para que algunos autores conserven los géneros *Astrocaryum* y *Hexopetium* de manera separada, aun cuando trabajos clásicos en el grupo de las palmas (Dransfield *et al.*, 2008) sugieren lo contrario.

Por su parte, Tomlinson (2011) señala varios caracteres de valor diagnóstico a nivel de pecíolo y vaina foliar, relacionados principalmente con la variación en el arreglo y tipo de haces vasculares; sin embargo, indica que se requieren estudios anatómicos detallados de esta porción foliar.

La estructura anatómica del raquis y de la lámina foliar de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer y *A. maripa* (Aubl.) Mart. fue estudiada por Alvarado y Jáuregui (2011), encontrando que el raquis de ambas especies es muy semejante en su estructura anatómica, distinguiéndose básicamente por el número y diámetro de los vasos metaxilemáticos, los cuales se presentan en mayor abundancia y tamaño en *A. maripa*.

Thomas (2013) proporcionó varios descriptores anatómicos útiles para distinguir especies de *Chamaerops* L., *Hyphaene* Gaertn., *Medemia* Wurttemb. ex H. Wendl., *Nannorrhops* H. Wendl. y *Phoenix* L. (Coryphoideae), así como para diferenciar porciones distintas de las plantas (tallo-pecíolo), señalando que esto último es importante para comprender las prácticas de explotación de la palma datilera. Entre los descriptores usados están: el número de vasos por haz fibrovascular, la presencia de haces fibrosos inmersos en parénquima y el número de cordones floemáticos por haz vascular.

Considerando la utilidad de los rasgos anatómicos del pecíolo y del raquis en la delimitación de taxones y la carencia de información en especies de *Geonoma* que crecen en Venezuela, en este trabajo se presenta la caracterización anatómica de estas porciones foliares en nueve taxones del género antes citado y se destacan los rasgos que pueden contribuir a su taxonomía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ocho de los nueve taxones estudiados fueron nominados tomando como referencia la monografía de Henderson (2011); solo *G. paraguayensis* no fue considerada, ya que el holotipo no existe, pero es citada en el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (Stauffer 2008). Los taxones estudiados fueron: *G. deversa* (Poit.) Kunth subsp. *deversa*, *G. pinnatifrons* Willd. subsp. *pinnatifrons*, *G. lehmannii* Dammer ex Burret subsp. *lehmannii*, *G. orbignyana* Mart. subsp. *orbignyana*, *G. paraguayensis* H. Karst., *G. simplicifrons* Willd., *G. spinescens* H. Wendl. ex Burret y *G. undata* Klotzsch subsp. *undata*, con dos de sus morfotipos densa y undata. El material para el estudio fue recolectado en algunos de los lugares donde ha sido indicada su presencia (Tabla I); para precisar su distribución se revisó la literatura actualizada de la familia y el material herborizado existente en MY, CORO, CAR y VEN (acrónimos de acuerdo con Thiers, actualizado continuamente).

El muestreo de las porciones a estudiar se hizo sobre tres individuos de cada especie. Para ello, se consideraron las hojas de la región media de la corona de

cada individuo, tomando la porción media del pecíolo y fragmentos del raquis de la parte central de una de las hojas. Dicho material fue fijado en una mezcla de FAA (formaldehído, ácido acético glacial y etanol 70%) y se seccionó a mano alzada o con un micrótopo de rotación. Los cortes a mano alzada se tiñeron con azul de toluidina acuosa al 1% (O'Brien y McCully 1981) o con azul de astra-safranina (Kraus y Arduin 1997, modificado) y se elaboraron láminas semipermanentes utilizando como medio de montaje una solución de agua-glicerina (1:1). Para la obtención de secciones con micrótopo de rotación, las muestras se deshidrataron en una batería creciente de alcohol butílico terciario. Luego, se incluyeron en paraplast (58°C punto de fusión) y se seccionaron transversalmente a 15-20 μm de espesor. Posteriormente los cortes fueron teñidos con safranina-fast green y se montaron en bálsamo de Canadá, obteniendo láminas permanentes (Johansen 1940).

Las observaciones se realizaron utilizando un microscopio óptico marca Nikon y la toma de fotomicrografías digitales con una cámara incorporada al mismo, marca Evolution LDC. Para la descripción se siguió la terminología propuesta por Tomlinson (1961, 1990) y Tomlinson *et al.* (2011).

Tabla I. Información sobre los taxones de *Geonoma* estudiados y número de pliegos depositados en MY.

Taxón	Localidad	Hábitat	Alitud (msnm)	Colector	Número de Colector	Número de pliegos
<i>Geonoma deversa</i> (Poi.) Kunth subsp. <i>deversa</i>	Amazonas, Venezuela, Mpio. Atures, vía El Muelle.	Bosque húmedo, ambiente esciofilo, planta creciendo sobre suelo arenoso con capa densa de hojarasca.	100	Briceño, A., Silva, K. y Álvarez, L.	30 31 32 33	132864 132865 132866 132867
<i>Geonoma lehmannii</i> Dammer ex Burret subsp. <i>lehmannii</i>	Trujillo, Venezuela, Parque Nacional Guaramacal, carretera de Boconó a Guaramacal, SE de Boconó, vía hacia las antenas	Selva nublada	2450 2469 2460 2401	Briceño, A. y Rodríguez, J.	12 13 14 15 16	132847 132848 132849 132850 132851
<i>Geonoma orbignyana</i> Mart. subsp. <i>orbignyana</i>	Trujillo, Venezuela, Mpio. Boconó, carretera vieja Trujillo-Boconó.	Selva nublada	2394	Briceño, A. y Rodríguez, J.	17 18 19	132852 132853 132854
<i>Geonoma paraguayensis</i> H. Karst.	Falcón, Venezuela, Mpio. Carirubana, cumbre del Cerro Santa Ana.	Selva nublada en cumbres de montañas aisladas, expuestas a fuertes vientos	836	Briceño, A., Castro, M. y Muñoz, D.	1 2 3 4 5 6 24	132836 132837 132838 132839 132840 132841 132859

∞ Tabla I. Continuación.

	Miranda, Venezuela, Mpio. Baruta, calle Principal "Los Guayabitos", selva nublada de los Jardines Ecológicos Topotepuy, zona "El Volcán".	1461	Briceño, A. y Espinoza, Y.	43	132877
<i>Geonoma pinnatifrons</i> Willd. subsp. <i>pinnatifrons</i>				44	132878
				45	132879
	Aragua, Venezuela, Mpio. Mario Briceño Iragorry, Rancho Grande, 100-200 m desde el Paso de Portachuelo hacia el Pico Periquito.	1193	Briceño, A. y Rodríguez, J.	40	132874
<i>Geonoma simplicifrons</i> Willd.				41	132875
				42	132876
	Aragua, Venezuela, Mpio. Mario Briceño Iragorry, Rancho Grande, 100-200 m desde el Paso de Portachuelo hacia el Pico Periquito.	1193	Briceño, A. y Rodríguez, J.	35	132869
<i>Geonoma spinescens</i> H. Wendl.				37	132871
				39	132873

Tabla I. Continuación.

	Falcón, Venezuela, Mpio. Petit, Sierra de San Luis, Cumbre de Uria, entrando por el camino adyacente a la caseta del Guardaparques.	1372	7	132842
			8	132843
	Selva nublada	Briceño, A., Castro, M. y Muñoz, D.		
		1390	9	132844
<i>Geonoma undata</i> Klotzsch subsp. <i>undata</i> (morfortipo densa)	Falcón, Venezuela, Mpio. Petit, Sierra de San Luis, vía Cerro Galicia, hacia el complejo de Antenas.	1486	11	132846
	Aragua, Venezuela, Mpio. Mario Briceño Iragorry, Rancho Grande, 100-200 m desde el Paso de Portachuelo hacia el Pico Periquito.	1132	34	132868
		1193	36	132870
	Selva nublada	Briceño, A. y Rodríguez, J.	38	132872
		1198		
<i>Geonoma undata</i> Klotzsch subsp. <i>undata</i> (morfortipo <i>undata</i>)	Trujillo, Venezuela, Mpio. Boconó, entre Boconó y El Batatal	1863	21	132856
		1864	22	132857
		1861	23	132858

RESULTADOS

ANATOMÍA DEL RAQUIS

En sección transversal, el raquis muestra contornos semejantes en los taxones bajo estudio, predominando la forma triangular, excepto en *G. deversa* (Fig. 1A) en la que tiene forma de trapecio y *G. spinescens* (Fig. 1B) donde es aproximadamente cuadrangular. Los taxones de contorno triangular se separan en dos grupos, aquellos con contorno abaxial semicircular: *G. pinnatifrons*, *G. simplicifrons* y *G. undata* morfotipo densa (Fig. 1C) y undata y los otros con contorno casi plano: *G. lehmannii*, *G. orbignyana* (Fig. 1D) y *G. paraguayensis*. Cabe destacar que *G. undata* morfotipo densa (Fig. 1C) y *G. spinescens* (Fig. 1B) se caracterizan por tener protuberancias a cada lado del saliente de la cara adaxial; además, en el último taxón citado el contorno abaxial es ligeramente lobulado.

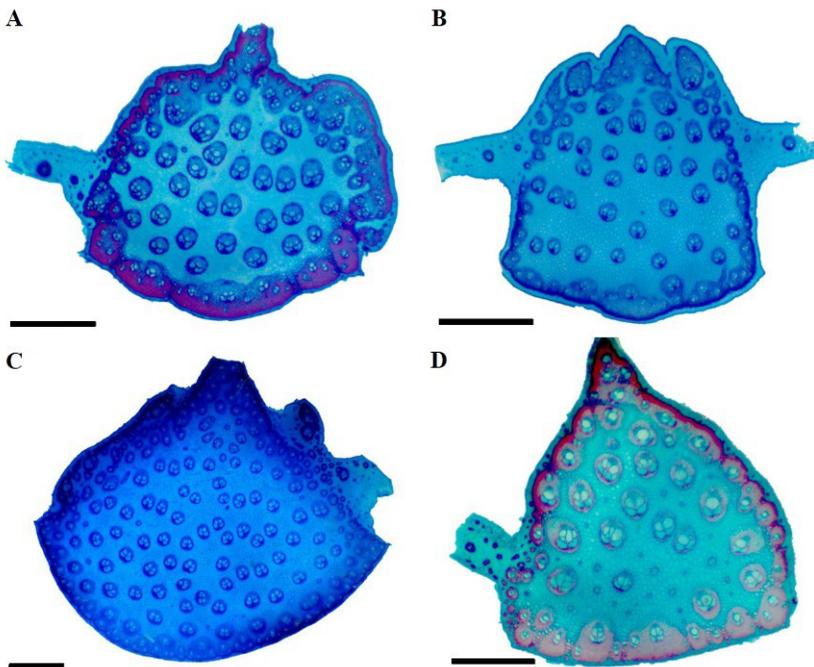


Fig. 1. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares. A. *G. deversa*, B. *G. spinescens*, C. *G. undata* morfotipo densa, D. *G. orbignyana*. Barra A, D = 0,5 mm; B, C = 1 mm.

En sección transversal, todas las especies estudiadas presentan las epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas, con células cuadrangulares o rectangulares, de tamaño más o menos uniforme. En *G. paraguayensis* estas células se disponen con su eje mayor perpendicular a la superficie (Fig. 2A). Las células de la epidermis adaxial en todas las especies presentan la pared externa más cutícula gruesa y recta (Fig. 2A) o convexa como en *G. deversa*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens* y *G. undata* morfotipo densa (Fig. 2B). Por otro lado, las de la epidermis abaxial destacan por ser más delgadas y siempre rectas, a excepción de *G. lehmannii* y *G. paraguayensis* en las cuales son gruesas. Asimismo, en *G. deversa*, *G. lehmannii* y *G. simplicifrons* (Fig. 2C) éstas son convexas, y en *G. spinescens* esta epidermis es papilosa (Fig. 2D).

Los estomas se ubican al mismo nivel que las células epidérmicas típicas, y están presentes en ambas epidermis (Fig. 2C). Todas las especies presentan tricomas tectores en la superficie adaxial, observándose también hacia la abaxial en *G. deversa*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens*. En *G. paraguayensis* no se observaron tricomas en ninguna de las superficies. En todos los taxones, estos apéndices son pluricelulares, uniseriados y longitudinalmente uniformes en anchura (Fig. 2E), a excepción de *G. undata* morfotipo densa donde son ligeramente abultados en la porción media.

La región cortical está constituida por dos a seis capas de células clorenquimáticas de paredes delgadas (Figs. 2B-2E, 2G-2H), las cuales tienden a ser más pequeñas que las células parenquimáticas centrales. Asimismo, en esta región son evidentes células esclerenquimáticas en grupos de dos a diez (Figs. 2E, 2H). En todas las especies, debajo de la corteza, se distingue periféricamente una gran cantidad de haces vasculares colaterales cerrados, de complejidad diversa, los cuales están inmersos en una vaina fibrosa. Los mismos se agrupan y fusionan entre ellos, formando paquetes vasculares de 2-12 haces. Estos paquetes se disponen irregularmente a manera de cilindro esclerótico discontinuo (Figs. 2F-2J), y se encuentran separados por columnas de células parenquimáticas de anchura variable, que en muchos casos engruesan y lignifican sus paredes (Figs. 2F-2H). Las fibras adyacentes a la corteza tienen paredes muy gruesas (Figs. 2G-2J).

En la región central del raquis no se distingue médula, debido al patrón de distribución de los haces vasculares en el tejido fundamental (Fig. 1). La mayoría de las especies presenta en esta región cordones de fibras no vasculares pequeños, dispersos en el parénquima (Fig. 2F), a excepción de *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons* y *G. undata* morfotipo densa donde estos no fueron observados.

Los haces vasculares centrales son colaterales cerrados. En la mayoría de las especies, estos haces se encuentran rodeados parcialmente por una vaina fibrosa, que se ubica bordeando al floema y es interrumpida por tejido parenquimático esclerosado que se extiende desde la porción media del haz y circunda al xilema (Fig. 2J). Solo en *G. lehmannii* y *G. orbignyana*, dichos haces están rodeados completamente por una vaina fibrosa periférica. En esta región, los haces vasculares menores presentan a menudo un solo vaso metaxilemático y un único cordón floemático. Mientras que los mayores frecuentemente presentan de dos a tres vasos metaxilemáticos, pudiendo observarse hasta cinco en algunos casos (Fig. 2K), y tienen el floema conformado por dos cordones, separados por un tabique esclerótico (Figs. 2F, 2G, 2I, 2J). En muy pocos haces se evidencia la presencia de hasta cinco cordones floemáticos (Fig. 2K).

En algunas de las especies estudiadas se observó un conjunto de células parenquimáticas dilatadas en la región ubicada entre el raquis y la semilámina. Éste se presenta hacia la superficie adaxial en *G. orbignyana*, formado por una o dos capas (Fig. 2L), mientras que en *G. deversa* y *G. paraguayensis* está constituido por tres a cuatro estratos. Este conjunto de células se ubica en la región abaxial de *G. spinescens* formado por una a dos capas y hasta seis en *G. undata* morfotipo densa (Fig. 2M).

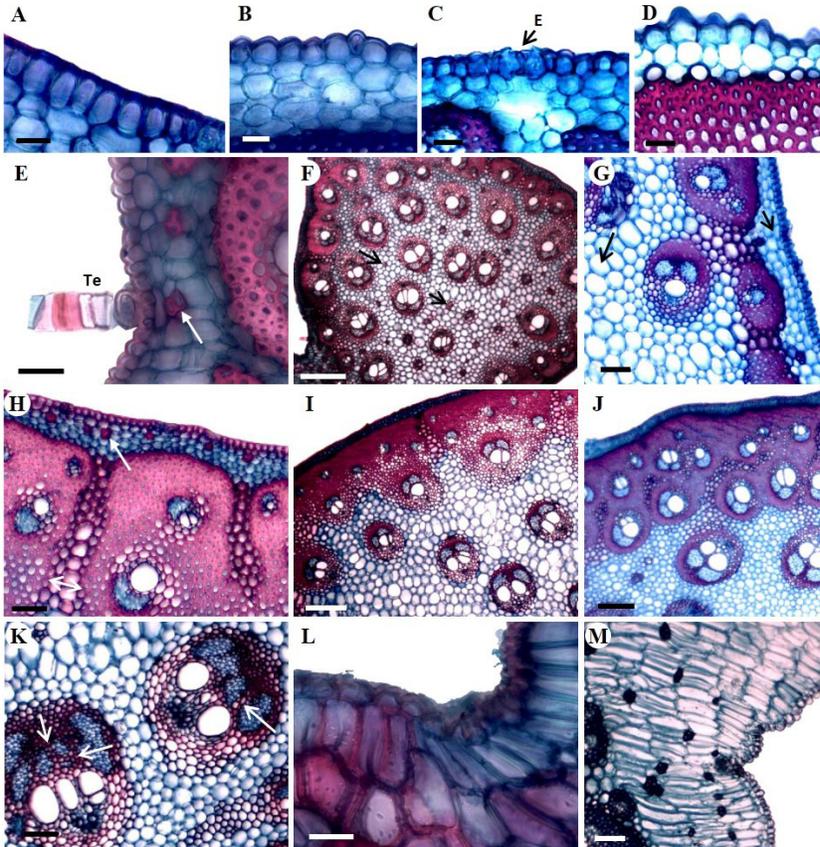


Fig. 2. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*. A. *G. paraguayensis*, epidermis adaxial mostrando células con eje mayor dispuesto perpendicularmente a la superficie. B. *G. undata* morfotipo densa, epidermis adaxial con paredes celulares externas convexas. C. *G. simplicifrons*, epidermis abaxial con paredes celulares convexas y estoma (E). D. *G. spinescens*, epidermis abaxial papilosa. E. y F. *G. orbignyana*, nótese tricoma (Te) y fibras no vasculares señaladas con flechas. G. *G. spinescens*, flechas señalan células parenquimáticas de la corteza y la región central. H. e I. *G. pinnatifrons*, nótese fibras no vasculares indicada con flecha y columna de células parenquimáticas que separa los paquetes de haces vasculares, señalada con flecha doble. J. *G. undata* morfotipo densa, nótese haces vasculares con vaina discontinua esclerosada. K. *G. spinescens*, haz vascular con cinco cordones floemáticos, flechas indican tabiques escleróticos. L. y M. Tejido de expansión en *G. orbignyana* y *G. undata* morfotipo densa, respectivamente. Barra A-E, L = 30 µm; G, H, K y M = 100 µm; F, I y J = 300 µm.

ANATOMÍA DEL PECÍOLO

El contorno del pecíolo en sección transversal es semicircular por el lado abaxial en todas las especies, mientras que por el adaxial puede ser plano, como ocurre en: *G. deversa* (Fig. 3A), *G. lehmannii* (Fig. 3B), *G. orbignyana*, *G. simplicifrons* (Fig. 3C); o ligeramente convexo, tal como fue observado en: *G. pinnatifrons* (Fig. 3D), *G. undata* morfotipos densa (Fig. 3E) y undata, *G. paraguayensis* y *G. spinescens* (Fig. 3F).

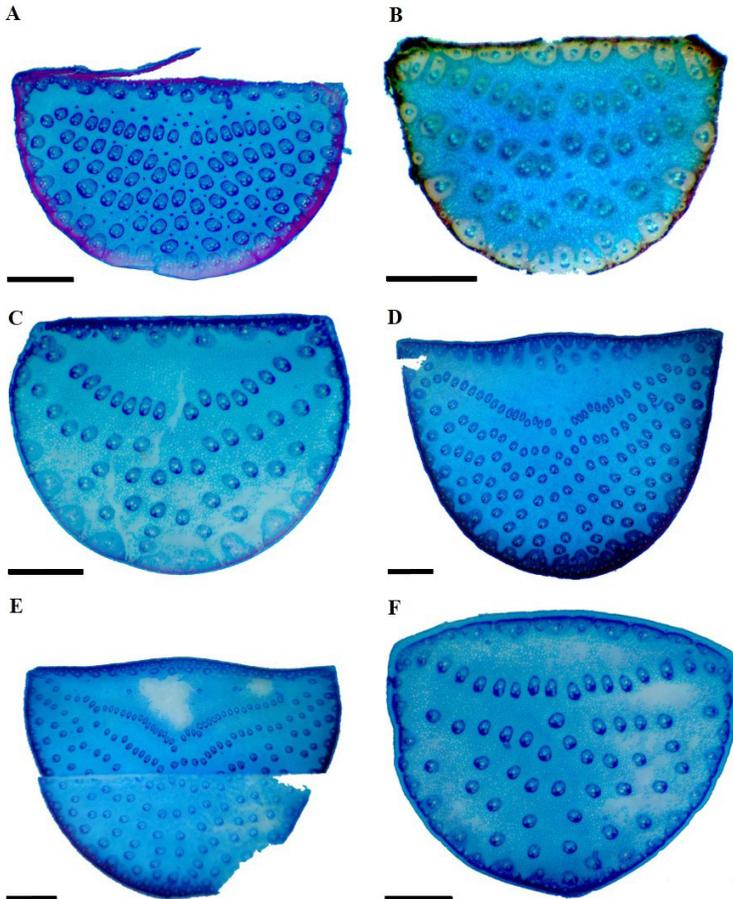


Fig. 3. Secciones transversales de pecíolos mostrando contornos y distribución de haces vasculares. A. *G. deversa*, B. *G. lehmannii*, C. *G. simplicifrons*, D. *G. pinnatifrons*, E. *G. undata* morfotipo densa y F. *G. spinescens*. Barra A-D, F = 1 mm; E = 2 mm.

En sección transversal, todas las especies estudiadas presentan la epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas, con células cuadrangulares o rectangulares, de tamaño más o menos uniforme (Figs. 4A-4D). Las células de la epidermis adaxial en todas las especies presentan la pared externa más cutícula gruesa y plana; mientras que en la abaxial son también planas pero delgadas, a excepción de *G. lehmannii*, *G. orbignyana* y *G. paraguayensis*, donde son gruesas. Asimismo, en *G. undata* morfotipo densa (Fig. 4B), *G. deversa* (Fig. 4C) y *G. simplicifrons* éstas son convexas, y en *G. spinescens* la epidermis es papilosa (Fig. 4D).

Los estomas se ubican al mismo nivel que las células epidérmicas típicas, siendo difíciles de distinguir en sección transversal. En *G. undata* morfotipo densa, se observaron en la epidermis adaxial y en *G. pinnatifrons* (Fig. 4A), *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens* y *G. undata* morfotipo undata están presentes en ambas epidermis. En el resto de los taxa no fueron evidentes.

En sección transversal solo se observaron tricomas tectores en la epidermis adaxial de *G. deversa*, y en la abaxial de *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens*. Estos apéndices son pluricelulares, uniseriados y longitudinalmente uniformes en anchura, semejantes a los observados en el raquis.

La región cortical está constituida por dos a seis capas de células clorenquimáticas de paredes delgadas (Figs. 4A-4D), las cuales tienden a ser más pequeñas que las células parenquimáticas centrales. En *G. deversa* subepidérmicamente se distingue la primera capa de células de la corteza, interrumpida por paquetes de fibras (Fig. 4C). En esta región a menudo se presentan cordones de fibras no vasculares dispersos (Fig. 4E). En la mayoría de las especies dichos cordones están formados por grupos de dos a nueve células, mientras que en *G. lehmannii*, *G. orbignyana* y *G. undata* morfotipo undata pueden llegar a estar constituidos por 20 células. Estos cordones fibrosos son muy abundantes en *G. orbignyana* y *G. lehmannii* (Fig. 4E) y exiguos en *G. simplicifrons* (Fig. 4F) y *G. spinescens*.

Debajo de la corteza, en todas las especies, se distinguen periféricamente gran cantidad de haces vasculares colaterales cerrados, rodeados de una vaina fibrosa gruesa; dichos haces se agrupan y fusionan entre ellos, formando paquetes vasculares con 2-13 haces (Fig. 4E). En la mayoría de las especies, estos paquetes se disponen irregularmente a manera de cilindro esclerótico discontinuo (Figs. 4E-4G). Sin embargo, en *G. paraguayensis* la porción del cilindro paralela a la epidermis adaxial forma una banda continua (Fig. 4H). Cuando el cilindro

es discontinuo, dichos paquetes están separados por columnas de células parenquimáticas de anchura variable, las cuales en ocasiones se presentan muy dilatadas, principalmente en el plano tangencial y con paredes gruesas y lignificadas (Figs. 4F-4G y 5A). Por otro lado, las células de la banda fibrosa adyacente a la corteza tienen paredes muy gruesas (Fig. 5A).

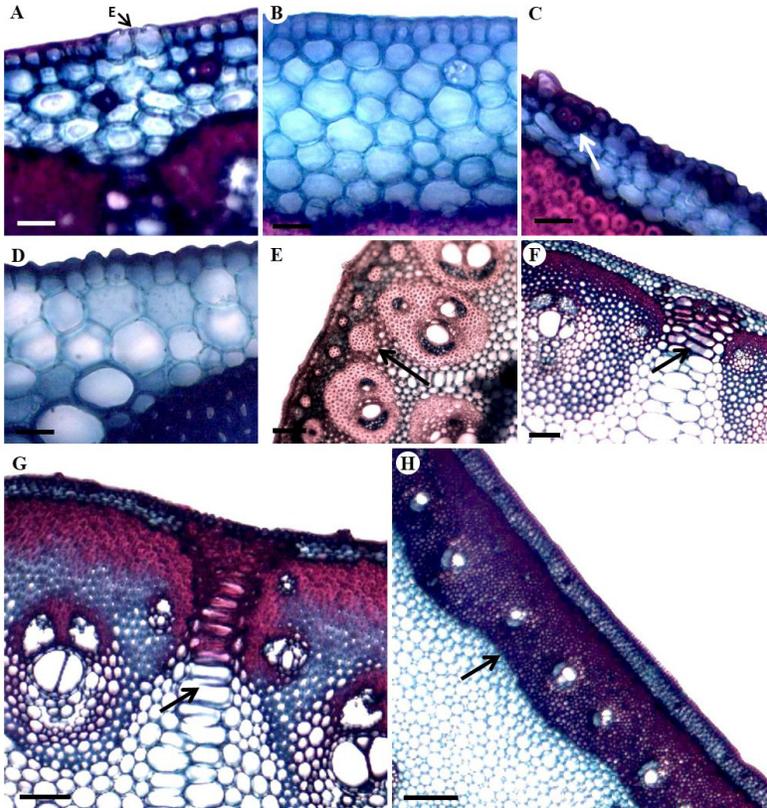


Fig. 4. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*. A. *G. interrupta*, estoma (E). B. *G. undata* morfotipo densa. C. *G. deversa*, paredes celulares externas delgadas y convexas, flecha indica fibras subepidérmicas. D. *G. spinescens*, nótese epidermis papilosa. E. *G. lehmannii*, nótese cordón de fibras, indicado con flecha. F. *G. simplicifrons*, nótese cordones fibrosos escasos en la corteza y células parenquimáticas de diferentes tamaños, indicadas con flecha. G. *G. deversa*, nótese parénquima con células dilatadas tangencialmente, indicadas con flecha. H. *G. paraguayensis*, obsérvese banda vascular periférica continua, indicada con flecha. Barra A-D = 30 μm ; E-G = 100 μm ; H = 300 μm .

En la región central de esta parte de la hoja no se distingue la médula, esto debido al patrón de distribución de los haces vasculares en el tejido fundamental (Fig. 3). El arreglo es particular, ya que luego de los haces periféricos adaxiales existe una región relativamente amplia de parénquima, observándose luego los primeros haces centrales, organizados de tres formas diferentes: a) en arco [*G. lehmannii* (Fig. 3B), *G. orbignyana*, *G. paraguayensis* y *G. simplicifrons* (Fig. 3C)]; b) en “V” [*G. pinnatifrons* (Fig. 3D), *G. undata* morfotipo densa (Fig. 3E) y *undata*] y c) casi lineales [*G. deversa* (Fig. 3A) y *G. spinescens* (Fig. 3F)]. En la zona parenquimática son evidentes haces vasculares pequeños solo en *G. deversa* (Fig. 4A) y *G. orbignyana*. El tejido fundamental donde están inmersos los haces es mayormente parénquima con paquetes de fibras no vasculares dispersos (Fig. 5B), a excepción de *G. pinnatifrons*, *G. simplicifrons* y *G. undata* morfotipo densa, donde no fueron observados. Asimismo, en *G. lehmannii* se presentan células parenquimáticas dilatadas en esta región (Fig. 5C) y en *G. orbignyana* son evidentes abundantes amiloplastos (Fig. 5D).

Los haces vasculares centrales son colaterales cerrados. En la mayoría de las especies, estos haces se encuentran rodeados parcialmente por una vaina fibrosa, que se ubica bordeando al floema y es interrumpida por tejido parenquimático esclerosado que se extiende desde la porción media del haz y circunda al xilema (Fig. 5E). Solo en *G. deversa*, *G. lehmannii* (Figs. 5B, 5C) y *G. orbignyana* (Fig. 5D), dicha vaina rodea completamente los haces vasculares centrales. En esta región, los haces vasculares menores presentan a menudo uno o dos vasos metaxilemáticos y un solo cordón floemático. Mientras que los haces mayores frecuentemente presentan de dos a tres vasos metaxilemáticos, pudiendo observarse hasta cinco en algunos casos. En estos haces el floema está conformado por dos cordones, los cuales se encuentran separados por un tabique esclerótico (Figs. 5B-5E). En muy pocos haces se evidencian tres cordones floemáticos. Es de hacer notar, que en *G. paraguayensis* se observaron otros haces, también dispersos, pero de considerable menor tamaño a los que habitualmente se presentan en la región central (Fig. 5E).

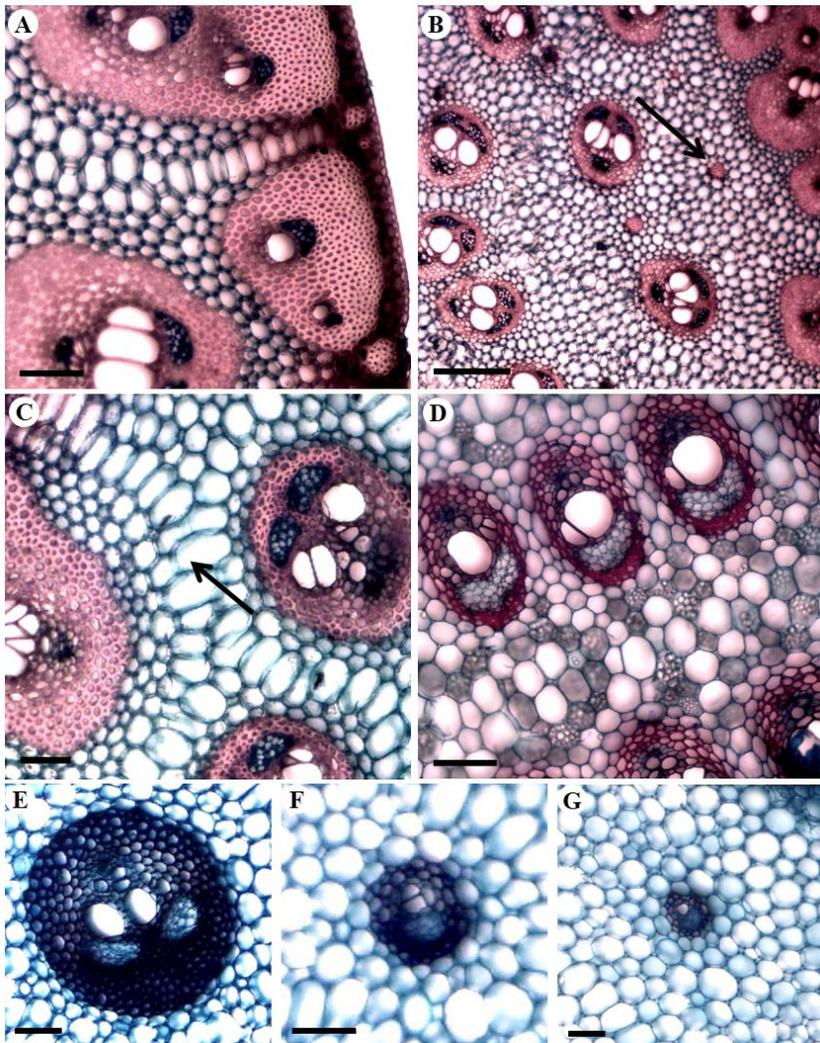


Fig. 5. Secciones transversales del peciolo de *Geonoma*. A-C. *G. lehmannii*, mostrando vista general región externa (A), fibras no vasculares (B) y parénquima dilatado (C), estos dos últimos caracteres indicados con flechas. D. *G. orbignyana*, mostrando parénquima central con almidón en algunas de sus células. E-G. *G. paraguayensis*, haz vascular ubicado en porción central, mayor, mediano y diminuto, respectivamente. Barra A, C-G = 100 μm ; B = 300 μm .

CLAVE PARA NUEVE TAXONES VENEZOLANOS DE *Geonoma*, BASADA EN LOS CARACTERES ANATÓMICOS DEL RAQUIS Y DEL PECÍOLO

1. Epidermis abaxial del raquis y pecíolo con papilas *G. spinescens*
1. Epidermis abaxial del raquis y pecíolo sin papilas 2
2. Raquis de contorno triangular y pecíolo sin fibras subepidérmicas 3
2. Raquis de contorno en forma de trapecio y pecíolo con fibras subepidérmicas *G. deversa*
3. Raquis con protuberancias a cada lado del saliente de la cara adaxial
..... *G. undata* morfotipo densa
3. Raquis sin protuberancias en la cara adaxial 4
4. Porción del cilindro esclerótico periférico, paralelo a la epidermis adaxial del pecíolo, dispuesto en una banda continua *G. paraguayensis*
4. Porción del cilindro esclerótico periférico, paralelo a la epidermis adaxial del pecíolo, dispuesto en una banda discontinua 5
5. Amiloplastos presentes en el parénquima de la región central del pecíolo *G. orbignyana*
5. Amiloplastos ausentes en el parénquima de la región central del pecíolo 6
6. Haces periféricos adaxiales del pecíolo dispuestos en forma de “V” 7
6. Haces periféricos adaxiales del pecíolo dispuestos en forma de arco 8
7. Fibras no vasculares presentes en la región central del pecíolo
..... *G. undata* morfotipo undata
7. Fibras no vasculares ausentes en la región central del pecíolo
..... *G. pinnatifrons*
8. Haces vasculares centrales del pecíolo y el raquis rodeados completamente por una vaina fibrosa periférica. *G. lehmannii*
8. Haces vasculares centrales del pecíolo y el raquis rodeados parcialmente por una vaina fibrosa periférica *G. simplicifrons*

DISCUSIÓN

A pesar de su importancia para la estructura y biomecánica de la familia de las palmas, el eje de la hoja, constituido por la vaina, el pecíolo y el raquis, es conocido solo de manera fragmentaria. Estos órganos presentan una estructura compleja, con rasgos anatómicos variables, poco estudiados por los anatomistas (Tomlinson *et al.* 2011). La anatomía del raquis y el pecíolo en *Geonoma* resultó ser estructuralmente similar, aunque con algunas variaciones que permitieron la construcción de una clave de identificación. Estas porciones foliares a pesar de ser muy homogéneas anatómicamente entre especies, muestran rasgos de interés diagnóstico, como lo han referido para otros géneros de Arecoideae tales como *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena 2008) y para la especie *Desmoncus orthacanthos* (Guevara y Garzón 2008).

En sección transversal, los contornos de ambas estructuras mostraron variaciones, las cuales en algunos casos pueden ser de utilidad taxonómica. Rowe e Isnard (2009) encontraron variaciones en el contorno del raquis de *Desmoncus polyacanthos* Mart. y *Calamus tetradactylus* Hance, desde la porción proximal de la estructura hasta la distal.

El pecíolo en las palmas presenta una epidermis uniestratificada, cutinizada y de paredes gruesas (Tomlinson *et al.* 2011). No obstante, la presencia de pared externa más cutícula convexa en algunas especies de *Geonoma*, tanto en el raquis como en el pecíolo, representa un carácter anatómico distintivo. Asimismo, en ambas partes de la hoja se evidenciaron papilas en la epidermis abaxial de *G. spinescens*, rasgo no señalado en las descripciones generales hechas por Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011) para el género.

En todas las especies de *Geonoma* se distingue la presencia de una corteza. Este carácter es común en la mayoría de las palmas (Tomlinson 1961, 1990, Guevara y Garzón 2008). Sin embargo, esta región no fue observada en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena 2008), debido a la distribución aleatoria de los haces vasculares en el tejido fundamental. Esta zona anatómica está constituida en *Geonoma* principalmente por clorénquima; sin embargo, tanto en el raquis como en el pecíolo se distinguen grupos de fibras no vasculares conformados por un número variable de células, y en el caso del pecíolo también hay variación en su proporción, encontrándose especies donde son abundantes y en otras, escasos a nulos.

No fue evidente la presencia de una hipodermis en ninguna de estas porciones foliares. Sin embargo, en *G. deversa* se observaron paquetes de fibras subepidérmicas en el pecíolo, que considerando lo expuesto por Tomlinson *et al.* (2011), pudiesen interpretarse como una hipodermis, debido a que dichos autores solo reconocen la presencia de fibras no vasculares asociadas a dicho tejido. La presencia de paquetes vasculares periféricos, que se disponen a manera de cilindro esclerótico discontinuo en la mayoría de las especies, o continuo en la superficie adaxial del pecíolo de *G. paraguayensis*, coincide con las descripciones de Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011) para la familia. Este cilindro no fue observado en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena 2008).

El parénquima de células dilatadas ubicado entre el raquis y la semilamina, fue denominado tejido en expansión por Tomlinson (1990), quien considera que dicho tejido está vinculado con mecanismos de flexibilidad y expansión de las pinnas.

En la región central del raquis y del pecíolo no se distingue la médula, debido al patrón de distribución de los haces vasculares. Esto ocurre igualmente en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena 2008). En el pecíolo, los primeros haces adaxiales centrales presentan un arreglo particular. Tomlinson *et al.* (2011) señala que el arreglo en “V” de una o dos filas de haces centrales, es frecuente en muchas palmas. Sin embargo, se pudieron determinar en las especies estudiadas de *Geonoma* al menos tres tipos de arreglo (en arco, en “V” y casi lineal). Por otro lado, estos autores reportan que un arreglo de haces centrales dispersos, puede ser interpretado como un carácter plesiomórfico, es decir un rasgo ancestral, aunque reconoce que esta aseveración es subjetiva en ausencia de un verdadero estudio de reconstrucción de caracteres evolutivos sobre una filogenia molecular estable para el grupo.

El tejido parenquimático ubicado entre los haces vasculares, puede contener espacios intercelulares, paquetes de fibras y pequeños haces vasculares (Tomlinson *et al.* 2011). En el pecíolo de *G. lehmannii* se presentan células parenquimáticas dilatadas. Ferreira y De Vilhena (2008) observaron estas células en *Oenocarpus mapora* H. Karst., concluyendo que éstas probablemente están sujetas a procesos esquizogénicos que pueden conducir a la formación de lagunas de aire. Sin embargo, Tomlinson *et al.* (2011) sostienen que la formación de estas lagunas ocurre en pocas palmas de lugares húmedos, como por ejemplo en el caso de *Nypa* Steck (Nypoideae). La expansión en estas células podría estar asociada a un engrosamiento secundario difuso (Rudall

1991). Este engrosamiento se caracteriza por la expansión celular, acompañada de divisiones celulares lentas, sin intervención de un meristema específico y sin la formación de haces vasculares adicionales. Dicha expansión produce la ampliación de los espacios intercelulares, contribuyendo de esta forma al incremento del diámetro del tallo. La presencia de tal crecimiento difuso en las palmas, ha sido confirmada en varios trabajos (Tomlinson 1961, 1990, Tomlinson *et al.* 2011).

Con relación a la conformación de los haces vasculares, Tomlinson *et al.* (2011) hacen una clasificación, en la cual *Geonomateae* presenta haces con uno o dos elementos metaxilemáticos y dos cordones floemáticos. Esto coincide con lo observado en la mayoría de los haces vasculares de las especies estudiadas. No obstante, la presencia de un elemento metaxilemático y un único cordón floemático, es común en haces menores; mientras que en haces mayores se observaron hasta cinco vasos metaxilemáticos y tres cordones floemáticos. Es de destacar que todos los haces están rodeados por una vaina esclerenquimática, la cual es discontinua en la mayoría de las especies exceptuando a *G. lehmannii* y *G. orbignyana* a nivel de raquis y pecíolo y *G. deversa* solo en esta última porción, en las que la vaina es continua y de células con mayor grado de lignificación en sus paredes. En la literatura revisada no se encontró información al respecto.

El tejido esclerenquimático es un importante componente mecánico que se presenta en estas partes de la hoja, como haces fibrovasculares o no. En el caso de las palmas es un carácter constante en casi todos los órganos (Tomlinson *et al.* 2011); particularmente en las hojas, está vinculado a la capacidad del sostén que requieren las mismas, debido a sus dimensiones y su morfología. Hare (1943, citado por Howard 1979) indicó que la estructura del pecíolo se vincula con el gran peso que debe soportar y con los movimientos foliares que pueden ser provocados por factores bióticos (p.ej. herbívoros visitantes) o abióticos (p.ej. viento, lluvias torrenciales). Los haces fibrovasculares o no ameritan estudios detallados que permitan explorar sus variaciones; en este sentido, recientemente Shengcheng *et al.* (2013) reportaron tres tipos de haces fibrovasculares al estudiar la vaina foliar en 18 especies de palmas, los cuales están correlacionados con la clasificación filogenética actual de las palmas; asimismo, confirman la relación entre el diámetro de dichos haces con las propiedades mecánicas de los mismos y su resistencia a la tracción.

La caracterización histológica del pecíolo y raquis proporcionó caracteres de utilidad para la delimitación de las especies bajo estudio, los cuales se ponen de

manifiesto en la clave construida. Se debe destacar que también se observaron rasgos que permiten distinguir los dos morfotipos de *G. undata* estudiados. Un estudio similar en un mayor número de taxones de *Geonoma* pudiera ser fundamental para confirmar estos resultados y eventualmente interpretarlos desde las perspectivas ecológicas y filogenéticas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarado, G. y D. Jáuregui. 2011. Anatomía del raquis y la lámina foliar de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer y *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae, Arecoideae). *Pittieria* 35: 71-83.
- Bouchaud, Ch., R. Thomas and M. Tengberg. 2011. The multipurpose date palm “tree”: anatomical identification of modern palm stems and practical application in the archaeological site of Madâ’in Sâlih (Saudi Arabia). *SAGVNTVM EXTRA* 11: 47-48.
- Burret, M. 1930. Geonomeae americanae. *Bot. Jahrb. Syst.* 63: 123-270.
- Calapis, R.M., V.C. Daracan, S. Villa-Castillo, W.M. Carandang and W.P. Abasolo. 2011. Structural characterization of buri (*Corypha utan* Lam.) petioles. *Philipp. J. Sci.* 140: 69-77.
- Dassanayake, M. and B. Sivakadachchan. 1972. The vascular skeleton of the leaf base of *Caryota urens*. *Phytomorphology* 22: 296-304.
- Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley and C. Lewis. 2005. A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bull.* 60: 559-569.
- Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley and C. Lewis. 2008. *Genera palmarum*. Second edition. Kew Publishing. London, England. 732 p.
- Ferreira, R.J. e R.C. De Vilhena. 2008. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Bot. Bras.* 22: 999-1014.
- Guevara, L. y P. Garzón. 2008. Morfoanatomía de órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae, Arecoideae). *Ernstia* 18: 71-88.

- Henderson, A., G. Galeano and R. Bernal. 1995. Field guide to the palm of the Americas. Princeton University Press. New Jersey, USA. 353 p.
- Henderson, A. 2011. A revision of *Geonoma* (Arecaceae). Phytotaxa 17: 1-271.
- Howard, R. 1979. The petiole. In: Metcalfe, C. and L. Chalk (Eds.). Anatomy of the dicotyledons. 88-96. Vol. I. Oxford University Press. Oxford, England. 276 p.
- Johansen, D. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill. New York, USA. 523 p.
- Kraus, J. e M. Arduin. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR. Rio de Janeiro, Brasil. 198 p.
- Loiseau, O., I. Olivares, M. Paris, M. de La Harpe, A. Weigand, D. Koubínová, J. Rolland, ChD. Bacon, H. Balslev, F. Borchsenius, A. Cano, T. Couvreur, C. Delnatte, F. Fardin, M. Gayot, F. Mejía, T. Mota-Machado, M. Perret, J. Roncal, M.J. Sanin, F. Stauffer, Ch. Lexer, M. Kessler and N. Salamin. 2019. Targeted capture of hundreds of nuclear genes unravels phylogenetic relationships of the diverse neotropical palm Tribe Geonomateae. Frontiers in Plant Science 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00864>
- Millán, B. and F. Kahn. 2010. Characterization of leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Arecaceae). Rev. Peru. Biol. 17: 81-94.
- Moore, H. 1963. The types and lectotypes of some palm genera. Gentes Herb. 9: 245-274.
- O'Brien, T. and M. McCully. 1981. The study of plant structure. Principles and selected methods. Termarcaphy Pty, LT. Melbourne, Australia. 344 p.
- Parthasarathy, M. and L. Klotz. 1976. Palm «Wood» I. Anatomical aspects. Wood Sci. Technol. 10: 215- 229.
- Pyykkö, M. 1985. Anatomy of the stem and petiole of *Raphia hookeri* (Palmae). Ann. Bot. Fenn. 22: 129-138.
- Quero, H. y M. Pérez-Ferrara. 2010. El género *Geonoma* (Arecaceae: Arcoideae) en México. Rev. Mex. Biodiv. 81: 231-237.
- Rowe, N. and S. Isnard. 2009. Biomechanics of climbing palms and how they climb. Plant Signal. Behav. 4: 875-877.

- Rudall, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. *Bot. Rev.* 57: 150-163.
- Shengcheng, Z., I. Tomoya, H. Yoshiki and S. Junji. 2013. Anatomical and mechanical characteristics of leaf-sheath fibrovascular bundles in palms. *Iawa J.* 34: 285-300.
- Stauffer, F. 2008. Arecaceae. *In*: Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds.). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. 688-695. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela. 859 p.
- Thiers, B. (Actualizado continuamente). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at <<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>> access on 24 August 2019.
- Thomas, R. 2013. Anatomy of the endemic palms of the Near and Middle East: archaeobotanical perspectives. *Revue d'ethnoécologie* 4: 1-16.
- Tomlinson, P. 1961. Anatomy of the monocotyledons. II. Palmae. Clarendon Press. Oxford, England. 453 p.
- Tomlinson, P. 1964. The vascular skeleton of coconut leaf base. *Phytomorphology* 14: 218-230.
- Tomlinson, P. 1990. The structural biology of palm. Clarendon Press. Oxford, England. 492 p.
- Tomlinson, P., J. Horn and J. Fisher. 2011. The Anatomy of palms. Oxford University Press, Hardback. Oxford, England. 276 p.
- Uhl, N. and J. Dransfield. 1987. Genera palmarum. Allen Press Inc., Lawrence. Kansas, USA. 610 p.
- Wessels-Boer, J. 1968. The geonomoid palms. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde. Tweede Sectie* 58: 1-202.
- Willdenow, C. 1805. *Species plantarum*. Vol. 4, part 1. Berlin, Germany. 629 p.

