



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Universidad del Perú. Decana de América
Facultad de Ciencias Biológicas
Escuela Académico Profesional de Ciencias Biológicas

Caracterización anatómica en dos fases de desarrollo
de la hoja de *Astrocaryum chambira* Burret
(Arecaceae)

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con Mención en
Botánica

AUTOR

Marinoli RIVAS CHAMORRO

ASESOR

Betty Gaby MILLÁN SALAZAR

Lima, Perú

2012



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Rivas, M. (2012). *Caracterización anatómica en dos fases de desarrollo de la hoja de *Astrocaryum chambira* Burret (Arecaceae)*. Tesis para optar el título de Biólogo con Mención en Botánica. Escuela Académico Profesional de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

A Dios y a mis padres

Por concederme la vida y estar
siempre a mi lado.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Mayor de San Marcos a través del Proyecto colaborativo "*Impacto de cosecha de palmeras en bosques tropicales – PALMS: Project funded by the European Community, 7th Framework programme, Grant Agreement N°212631*", y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC) a través del proyecto "CARACTERIZACIÓN ANATÓMICA Y ECOLÓGICA DE VARIETADES DE LA PALMERA *Astrocaryum chambira* PARA PRODUCCIÓN DE FIBRA: 230-2008-CONCYTEC-OAJ", por el financiamiento del presente trabajo de tesis.

Al Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, especialmente al laboratorio de Anatomía Vegetal del Departamento de Gimnospermas y Monocotiledóneas, que facilitaron sus instalaciones para el desarrollo de esta investigación.

A la Dra. Betty Millán Salazar por su asesoramiento, quién a pesar de sus múltiples responsabilidades brindó el aporte requerido para el desarrollo y culminación de la tesis.

Al Mag. Manuel Marín por su invaluable apoyo en el asesoramiento para preparación de las láminas histológicas, por sus consejos y recomendaciones.

Al Biólogo Miguel Machahua por guiarme en el procesamiento de los datos estadísticos, al Biólogo y gran amigo Carlos Salvador por su orientación en la edición de las fotos. A la Dra. B. Millán, MSc. N. Ortéga y al Biólogo. C. Martel por ayudarme en la búsqueda de bibliografía.

A todas las personas que de alguna manera contribuyeron a la realización del presente trabajo.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
ÍNDICE GENERAL.....	V
ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS.....	VII
RESUMEN.....	IX
ABSTRACT.....	X
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MARCO TEÓRICO.....	3
2.1. La hoja de palmera.....	3
2.2. Anatomía foliar en la familia Arecaceae.....	7
2.3. Anatomía foliar en el género <i>Astrocaryum</i>	12
2.4. <i>Astrocaryum chambira</i>	13
2.4.1. Posición taxonómica.....	13
2.4.2. Sinónimos.....	14
2.4.3. Nombres vernáculos.....	14
2.4.4. Descripción botánica.....	15
2.4.5. Distribución.....	16
2.4.6. Ecología.....	17
2.4.7. Usos.....	17
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	20

4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
4.1. Material biológico.....	21
4.2. Microscopía óptica.....	23
4.2.1. Sección transversal.....	23
4.2.2. Vista superficial.....	24
4.2.3. Densidad estomática (D.E.).....	25
4.3. Análisis de varianza.....	26
5. RESULTADOS.....	31
5.1. Anatomía foliar de <i>Astrocaryum chambira</i>	31
5.1.1. Cogollo (Hoja cerrada).....	31
5.1.2. Hoja abierta.....	34
5.2. Caracteres anatómicos comunes.....	37
5.3. Caracteres anatómicos diferenciales cualitativos.....	40
5.4. Caracteres anatómicos diferenciales cuantitativos.....	46
6. DISCUSIÓN.....	51
7. CONCLUSIONES.....	58
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	59
GLOSARIO.....	66

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Coordenadas geográficas de los puntos de colecta.....	21
Tabla 2. Caracteres anatómicos evaluados	26
Tabla 3. Matriz de las mediciones de los caracteres anatómicos en sección transversal.....	27
Tabla 4. Matriz de las mediciones de los caracteres anatómicos en vista superficial	29
Tabla 5. Datos Comparativos de los caracteres anatómicos de la hoja en sección transversal en los estadios de desarrollo “cogollo” y “hoja abierta” de <i>Astrocaryum chambira</i>	47
Tabla 6. Datos Comparativos de los caracteres anatómicos de la hoja en vista superficial en los estadios de desarrollo “cogollo” y “hoja abierta” de <i>Astrocaryum chambira</i>	48
Figura 1. Hoja de palmera: vaina, peciolo, lámina.....	3
Figura 2. Desarrollo de la hoja de palmera.....	4
Figura 3. Hoja de palmera recientemente expandida.....	5
Figura 4. Relaciones tipológicas de las hojas de palmeras.....	6
Figura 5. <i>Astrocaryum chambira</i> : Hábito, plántula, hoja abierta, cogollo.....	18
Figura 6. Representación botánica de <i>Astrocaryum chambira</i>	19
Figura 7. Lugar de colecta.....	22
Figura 8. Sección transversal de la lámina de <i>Astrocaryum chambira</i>	41

Figura 9. Epidermis de <i>Astrocaryum chambira</i>	42
Figura 10. Sección transversal de la nervadura principal de <i>Astrocaryum chambira</i>	43
Figura 11. Caracteres diferenciales cualitativos de la lámina de <i>Astrocaryum chambira</i>	44
Figura 12. Carácter diferencial cualitativo de la nervadura principal de <i>Astrocaryum chambira</i>	45
Figura 13. Representación gráfica de las medias de los caracteres anatómicos en sección transversal (Parte I).....	49
Figura 14. Representación gráfica de las medias de los caracteres anatómicos en sección transversal (Parte II).....	49
Figura 15. Representación gráfica de las medias de los caracteres anatómicos en vista superficial.....	50

RESUMEN

Se realiza el estudio anatómico foliar en dos fases de desarrollo (cogollo y la hoja abierta) de las plantas adultas de *Astrocaryum chambira*. Se colectaron secciones de la hoja de cinco individuos por fase de desarrollo. Se prepararon láminas histológicas de las muestras en sección transversal y vista superficial. Se hicieron mediciones de 13 caracteres anatómicos para ambas fases. Estos datos fueron procesados estadísticamente mediante la prueba de comparación de medias ANOVA ($p < 0,05$). Se presenta la descripción anatómica de la lámina en sección transversal y vista superficial, y de la nervadura principal en sección transversal para ambas fases. El cogollo y la hoja abierta presentan caracteres anatómicos comunes y diferenciales. Dentro de los caracteres comunes tenemos: la forma de las células epidérmicas abaxial y adaxial, la presencia de una sola capa de células hipodérmicas hacia ambas superficies, el número de capas del parénquima clorofiliano en empalizada y esponjoso, la forma y distribución de las fibras no vasculares y de los haces menores, el número de paquetes de floema y vasos de metaxilema en los haces mayores. Los caracteres diferenciales se dividen en cualitativos y cuantitativos. Dentro de los cualitativos tenemos: el engrosamiento de la pared celular de la hipodermis adaxial, la lignificación de la hipodermis abaxial y el desarrollo de las células de expansión en la hoja abierta. Las diferencias cuantitativas entre ambas fases se evidencian claramente en el aumento de espesor de la epidermis, hipodermis, y mesófilo, así como en la longitud de las células epidérmicas y de los paquetes de fibras no vasculares (adaxial) en la hoja abierta.

Palabras claves: palmera, cogollo, fibras no vasculares, lignificación, haces vasculares.

ABSTRACT

Anatomical study was performed in two stages of leaf development ("cogollo" and leaf open) of adult plants of *Astrocaryum chambira*. Sections of leaf of five individuals of both stages were collected. Histological slides from each sample in cross section and surface view. 13 anatomical characters were measured in both stages. These data were statistically processed by means comparison test ANOVA ($p < 0.05$). The descriptions of the lamina in cross section and surface view and of the main midrib in cross section of both stages are presented. The "cogollo" and leaf open have common and differential characters. Within common characters are: the shape of abaxial and adaxial epidermal cells, the presence of a layer of hypodermic cells to both surfaces, the number of layers chlorophyll palisade parenchyma and spongy, shape and distribution of bundle nonvascular fibers and small vascular bundles and the numbers of divisions of phloem and vessels of metaxylem in large bundles. The differential characters are divided into qualitative and quantitative. Within qualitative are: the thickening of cell wall of adaxial hypodermis, lignification of abaxial hypodermis and the development expansion cells in the open leaf. The quantitative differences between the two stages are clearly shown in the increased thickness of the epidermis, hypodermis and the photosynthetic tissues, also in the length of the epidermal cells and bundle nonvascular fibers (adaxial) in the open leaf.

Keywords: palm, cogollo, nonvascular fibers, lignification, vascular bundles

1. INTRODUCCIÓN

En el Perú el tercer género más diverso de la familia *Arecaceae* es *Astrocaryum* Meyer con 16 especies. Este género está distribuido en la región occidental y subandina de la Cuenca Amazónica, formando parte de todos los ecosistemas amazónicos (Kahn & Millán, 1992; Kahn & Mousa, 1994; Kahn, 2008).

La mayoría de las especies de *Astrocaryum* son utilizadas por los pobladores de las zonas rurales; sin embargo son pocas las que tienen importancia en los mercados locales y regionales (Mejía, 1992; Kahn & Moussa, 1994; Millán, 1998; Kahn, 2008). Uno de los usos más importantes es como fibra, la cual se extrae de las pinnas de *Astrocaryum aculeatum* G. Mey., *Astrocaryum arenarium* Barb. Rodr., *Astrocaryum chambira* Burret, *Astrocaryum jauari* Mart. , *Astrocaryum standleyanum* L. H. Bailey y *Astrocaryum vulgare* Mart. (Archer & Hooker, 1855; Barbosa Rodrigues, 1903; Borgtoft, 1994; Pinheiro & Balik, 1987; Schultes, 1977; Wheeler, 1970).

Astrocaryum chambira está distribuida en la región occidental de la Cuenca Amazónica, en los bosques de terrazas aluviales, presenta hábito solitario y porte arbóreo (Kahn, 2008). Esta palmera fue colectada por primera vez en el Perú por Tessmann en 1925, quién dio el primer reporte sobre su uso por los indígenas. Su valor para estas personas se ve reflejado en los nombres de tres ríos y tres poblados en el este del Perú, los cuales son llamados “chambira”, nombre vernacular de esta palmera (Holm & Balslev, 1995).

Astrocaryum chambira es un recurso localmente significativo por la extracción de fibras foliares, teniendo como productos bolsos y hamacas. Estos son comercializados a través de una red de trabajo de industria artesanal a nivel regional y nacional en países como: Colombia, Ecuador y Perú (Kahn, 1988; Holm & Balslev, 1995; Gómez *et al.*, 1996).

En el Perú, *Astrocaryum chambira* presenta diferencias en el uso de sus hojas con distinta fase de desarrollo, es decir, los cogollos (hojas cerradas) se usan para la extracción de fibras, y las hojas más desarrolladas (hojas abiertas) son raramente usadas por los pobladores pero con un tratamiento diferente (Holm & Balslev, 1995).

Por tanto, el presente estudio tiene por objetivo caracterizar la anatomía foliar de los cogollos y hojas abiertas, para establecer diferencias y similitudes entre estas dos fases de desarrollo de la hoja de *Astrocaryum chambira*.

Las muestras biológicas fueron colectadas en el marco del proyecto “Caracterización Anatómica y Ecológica de Variedades de la Palmera *Astrocaryum chambira* para Producción de Fibra” 230-2008-CONCYTEC-OAJ. Se prepararon láminas histológicas en sección transversal y vista superficial. Se hicieron mediciones de los caracteres anatómicos para obtener datos cuantitativos, los cuales fueron procesados mediante un análisis de varianza (ANOVA).

2. MARCO TEÓRICO

2.1. La hoja de palmera

La hoja de la palmera es un apéndice de estructura y desarrollo único. Sin embargo ésta puede ser descrita en términos de un eje discreto y una lámina (Figura 1). El eje consiste de dos componentes: pecíolo y la vaina basal (Tomlinson, 1961; 1990).

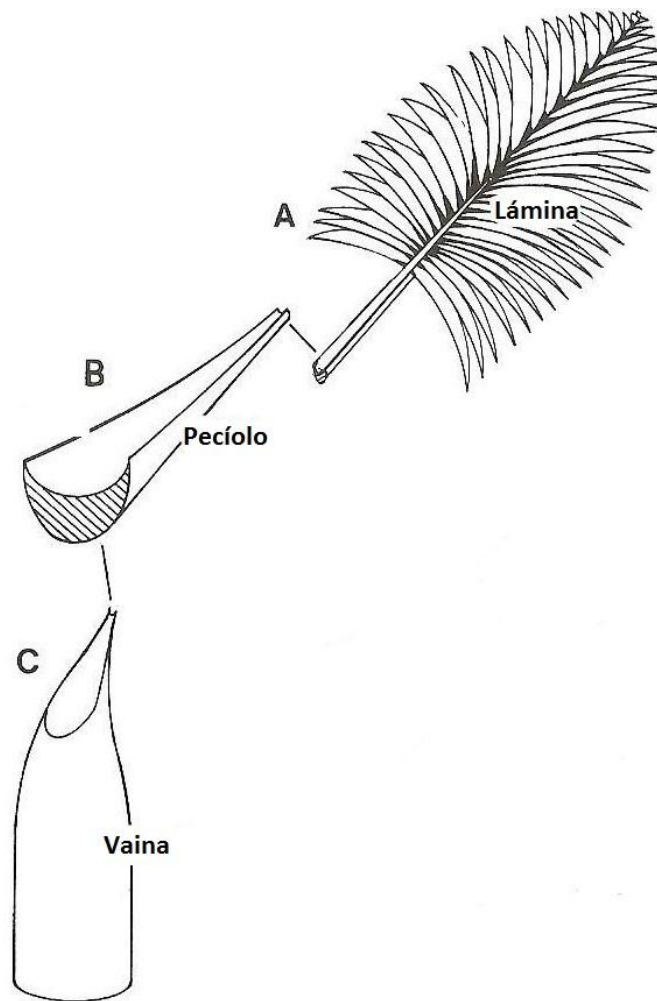


Figura 1. Hoja de palmera. A. Lámina pinnaticompuesta, B. Pecíolo, C. Vaina. (Tomado de Tomlinson, 1990).

En su desarrollo las palmeras muestran características únicas para las plantas vasculares. En las primeras etapas de desarrollo de la hoja se da la plegación de la lámina a partir de un único tejido meristemático no plegado (Fig. 2 A, B, C y D), característica que permite a las palmeras el desarrollo de hojas más grandes que cualquier otro grupo de plantas terrestres (ejemplo: Cyclanthaceae, Hypoxidaceae, Joinvilleaceae, y algunas Orquideaceae y Poaceae). El desarrollo de la hoja finaliza con la segmentación de la lámina (Fig. 2 E, F), la cual se puede apreciar usualmente en el tiempo de expansión de la lámina, donde se puede observar a las pinnas unidas por un tejido marginal que bordea la lámina entera (Fig. 3). Esta característica está relacionada con la reducción de la resistencia al viento.

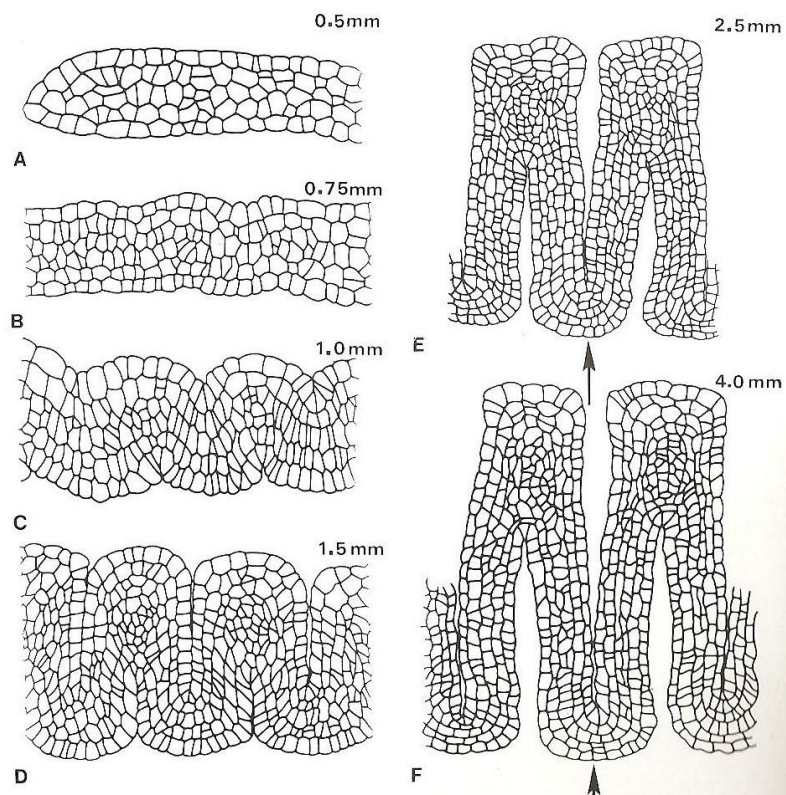


Figura 2. Desarrollo de la hoja de palmera (*Chrysalidocarpus lutescens*). A. Lámina no plegada; B-D. Plegación de la lámina; E-F. Flechas indican punto de segmentación o separación de la lámina. (Tomado de Dengler et al. 1982).



Figura 3. Hoja de palmera recientemente expandida, con el tejido marginal conspicuo, *Archontophoenix alexandrae*. (Tomado de Tomlinson, 1990)

Por otro lado la mayor subdivisión (taxonómica) de la familia Arecaceae depende de dos métodos alternativos de orientación del pliegue en las pinnas de las hojas (Martius, 1823). El cual consiste en una simple diferencia en la posición de la segmentación de la lámina. En las hojas con segmentación induplicada las pinnas tienen forma de “V” en corte transversal con el pliegue abaxial, y en las hojas con segmentación reduplicada las pinnas tienen forma de “^” en corte transversal con el pliegue adaxial (Fig. 4). La diferencia se origina en la lámina plegada inicial, ya que la abertura longitudinal que separa las pinnas puede darse a lo largo del pliegue abaxial o adaxial. En el plegamiento de las hojas de las palmeras, los pliegues formados están normalmente ocupados por nervaduras.

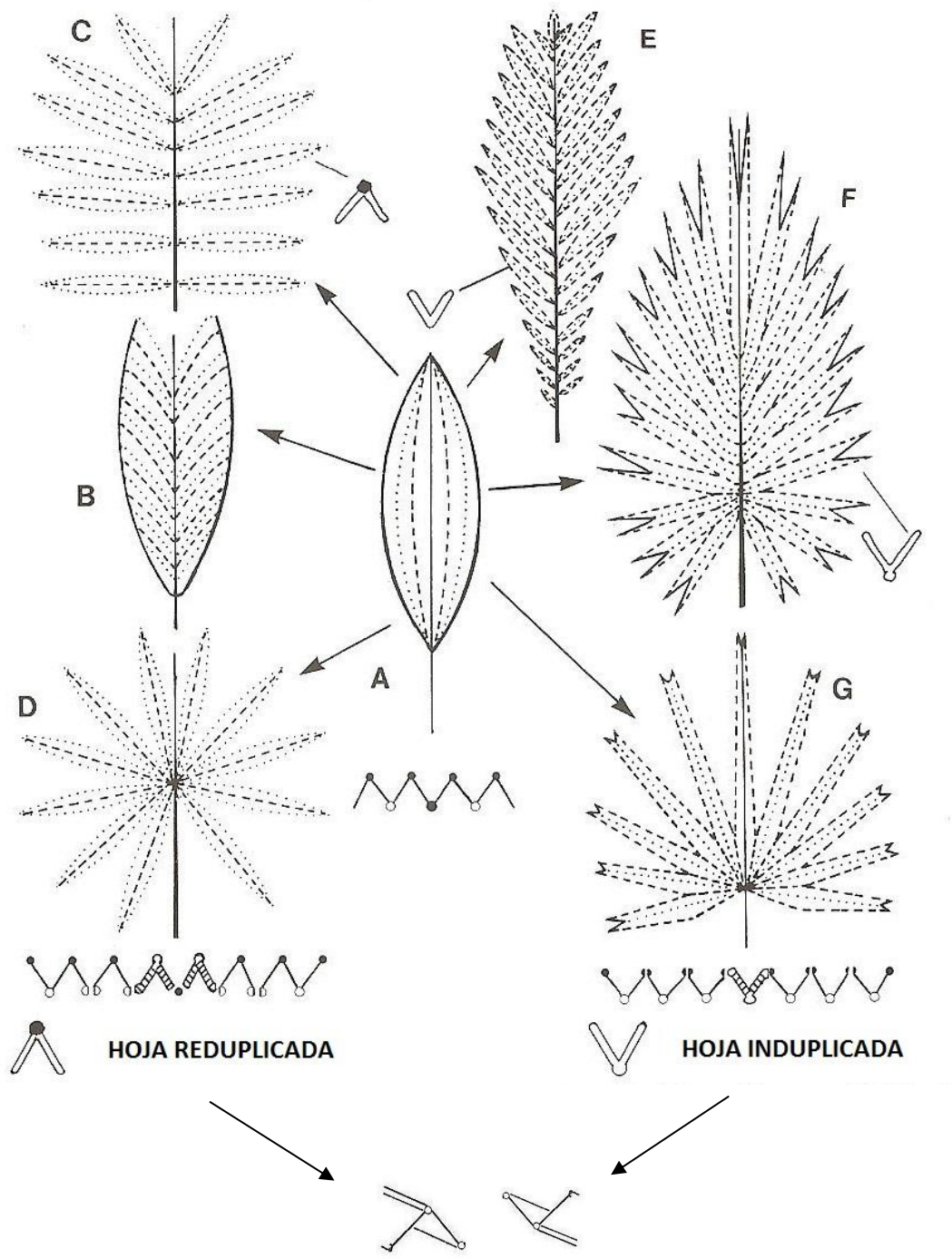


Figura 4. Relaciones tipológicas de las hojas de palmeras. A, B. Hojas simples; C, D. Hojas reduplicadas; E-G. Hojas induplicadas. (Tomado de Tomlinson, 1990)

2.2. Anatomía foliar en la familia Arecaceae

Un conocimiento riguroso de la estructura y el desarrollo de las células y los tejidos es esencial para interpretar con realismo la función vegetal. Las características estructurales de las plantas que crecen en medios tropicales y subtropicales se califican con frecuencia como excepciones o anomalías más que como adaptaciones a medios diferentes. Con la gran diversidad de especies vegetales existentes en los trópicos, queda por descubrir una gran cantidad de información sobre la estructura y desarrollo de las plantas (Evert, 2008). La región amazónica es uno de los ecosistemas más diversos del planeta (Henderson, 1995), siendo las palmeras uno de los grupos taxonómicos más abundantes de esta región (Goulding & Smith, 2007). La hoja de la palmera representa el órgano vegetativo más complejo desarrollado por las plantas. Entender su gran complejidad es de gran importancia para los evolucionistas por que los procesos involucrados en su desarrollo filogenético ejemplifican la forma en que la modificación ontogenética debe haber jugado un rol en la elaboración progresiva de todos los órganos de la planta (Tomlinson, 1990).

En este sentido se han ido desarrollando numerosas investigaciones de la anatomía foliar de las palmeras, una buena parte de ellas con fines taxonómicos. Uno de los trabajos pioneros en esta línea fue desarrollado por Tomlinson (1961), en el cual examina 250 especies de 137 diferentes géneros, y muestra que la combinación de los caracteres anatómicos puede distinguir a los grandes subgrupos. En uno de los tipos, las nervaduras contienen los haces vasculares separados (Borasseae, Sabaleae), las palmeras con este tipo de nervadura tienen los segmentos de la hoja siempre induplicados. En un segundo tipo, las nervaduras tienen los haces vasculares rodeados por un cilindro esclerosado, y las palmeras con este tipo de nervadura tienen frecuentemente los segmentos de hoja reduplicados (Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae, Nypoideae) e induplicados (Coryphoideae). Un tercer y único tipo de estructura se encuentra en *Phoenix*, que no tiene ninguna nervadura mediana

vascularizada prominente en su pinna. Sin embargo, el género *Phoenix* desarrolla hojas induplicadas y tiene más afinidad con las palmeras induplicadas del grupo de los Sabaloides. Luego de este trabajo se buscó estudiar la significancia taxonómica de tribus tales como: la Tribu **Geonomateae** donde se analizaron principalmente cuatro géneros. *Asterogyne* se caracteriza por presentar una hipodermis solo en el lado abaxial, parénquima en empalizada no diferenciado, fibras bastante numerosas, a menudo solitarias y con lumen amplio y generalmente dispuestas hacia el lado abaxial; *Calypogyne* se caracteriza por presentar una hipodermis poco desarrollada o ausente, parénquima en empalizada ausente, fibras con paredes delgadas y haces vasculares no numerosos; *Geonoma* se caracteriza por presentar células epidérmicas con cloroplastos, fibras escasas, y una epidermis poco diferenciada; y *Welfia* se caracteriza por presentar células epidérmicas adaxiales pequeñas; una hipodermis bien desarrollada debajo de cada superficie, parénquima en empalizada diferenciado, fibras y haces vasculares numerosos (Wessels, 1968). La tribu **Phytelephea** donde tres géneros neotropicales fueron analizados, reconociéndose dos grupos distintivos; en el primer grupo están *Aphandra Natalia* (= *Ammandra Natalia*) y *Ammandra decasperma*, con células de guarda pequeñas, cutícula gruesa y la vaina de esclerénquima gruesa alrededor de los haces; el segundo grupo está formado por *Phytelephas aequatorialis* (= *Palandra aequatorialis*) y *Phytelephas spp.*, con grandes células de guarda, cutícula delgada y una vaina delgada alrededor de los haces conductores (Barfod; 1988,1991). La tribu **Euterpeae** donde tres géneros fueron estudiados (Henderson & Galeano, 1996), el género *Euterpe* es reconocido con siete especies y cuatro variedades, caracterizándose por presentar una hipodermis adaxial y abaxial, un parénquima en empalizada usualmente bien diferenciado y fibras no vasculares dispuestas en el lado adaxial y abaxial; el género *Prestoea* con diez especies y ocho variedades se caracteriza por presentar una hipodermis adaxial y abaxial, un parénquima en empalizada usualmente ausente, fibras no vasculares dispuestas en el lado adaxial y abaxial y células subsidiarias terminales cortas; y el

género *Neonicholsonia* con una especie, donde la estructura general de los haces vasculares y del aparato estomático es similar a los del género *Euterpe* y *Prestoea*, sin embargo la ausencia de una hipodermis y el tamaño y forma de las células del mesófilo separa este género de los otros dos.

También se han realizado estudios a nivel de género tales como: el género ***Syagrus***, donde Glassman (1972) muestra que la combinación de la forma y disposición de varios tejidos como: los paquetes de fibras no vasculares, haces vasculares, la hipodermis y la epidermis abaxial y adaxial de las hojas pueden caracterizar los taxones de este género, permitiendo elaborar una clave de identificación para las especies. Uhl (1978) describe la anatomía foliar de cinco especies del género *Hyophorbe*, reconociendo caracteres distintivos tales como: la distribución de los estomas, células subsidiarias, venas intermedias, paquetes de fibras y la hipodermis; las cinco especies son relativamente constantes en ciertos caracteres. Borchsenius & Bernal (1996) realizaron una revisión taxonómica del género neotropical ***Aiphanes***, el cual se reconoce con 22 especies. *Aiphanes macroloba* se caracteriza por presentar estomas elevados mientras que *A. eggersii* los presenta ligeramente hundidos, siendo estas especies de hábitats húmedos y secos respectivamente. *Aiphanes gelatinosa* y *A. chiribogensis* presentan una cutícula gruesa, siendo este carácter ausente en *Aiphanes aculeata* y *A. eggersii*. Moraes (1996) analizó la posición taxonómica del género ***Allagoptera*** y reconoce cuatro especies *Allagoptera arenaria*, *A. brevicalyx*, *A. campestris* y *A. leucocalyx*. Este género se caracteriza por presentar una hipodermis bien desarrollada con 3 a 4 capas en el lado adaxial y de 1 a 2 capas en el lado abaxial, un parénquima en empalizada diferenciado y células conteniendo abundantes taninos. *Allagoptera arenaria* y *A. brevicalyx* se caracterizan por presentar un tejido mesodérmico en el parénquima en empalizada. La distancia entre los haces vasculares es algo variable entre las especies, siendo la disposición consecutiva en *Allagoptera campestris* y espaciada en

Allagoptera arenaria, mientras que *Allagoptera campestris*, *A. arenaria* y *A. brevicalyx* presentan los haces vasculares más delgados que *A. leucocalyx*.

Un aporte importante de este tipo de estudios se ve reflejado en la descripción de un nuevo género de palmeras de Madagascar, *Tahina*, donde este género monoespecífico es diferenciado de cuatro géneros y cinco especies de las *Chuniophoenicaceae* por presentar fibras no vasculares frecuentemente solitarias, siempre libres en el mesófilo y confinadas al lado adaxial de la lámina (Dransfield, 2008). Así mismo también ha contribuido con estudios filogenéticos. Ferreira (1999) utiliza caracteres anatómicos para el estudio filogenético de *Bactris gasipaes*. Henderson (1999) realiza el análisis filogenético de 28 taxa de la tribu Euterpeae usando caracteres anatómicos y morfológicos, considerándose la presencia o ausencia de los mismos. Obteniéndose un árbol filogenético donde *Euterpe* es separado de *Prestoea*, pero *Jessenia* y *Oenocarpus* son tratados como un solo género.

Por otro lado un menor grupo de estudios anatómicos involucran las fases de desarrollo de la hoja de palmera en sus distintos estadios de desarrollo. Tomlinson (1961) señala, en relación al desarrollo de la hoja, que la forma particular de la segmentación de la lámina en las palmeras no ocurre en otros grupos de angiospermas, por ello las descripciones de la hoja en estadio plántula son importantes para poder establecer las diferencias que se producen en los estadios juvenil y adulto. Pasos y Mendoca (2006) estudiaron la epidermis foliar en tres estadios de desarrollo de *Mauritia flexuosa* donde no se encontraron diferencias significativas entre ellas, sin embargo la sinuosidad de las paredes de las células epidérmicas son fuertemente marcadas en el estadio juvenil, disminuyendo gradualmente en relación a las otras dos estadios y las paredes celulares son más espesas en los individuos del estadio adulto. Chaimsohn *et al.* (2008) describieron la anatomía foliar de *Bactris gasipaes*, y evaluaron la densidad estomática en seis fases

de desarrollo de la hoja de individuos juveniles, encontrando que en la superficie abaxial la densidad estomática se reduce de acuerdo al desarrollo de la hoja.

Se han desarrollado también estudios con un enfoque más aplicativo y etnobotánico. Rillo *et al.* (1972) analizaron las alteraciones anatómicas resultado de la afección del “cadang-cadang”, virus que afecta las hojas del cocotero (*Cocos nucifera*), produciendo en el parénquima clorofiliano una disminución en el número de las células que sufren una desintegración de los cloroplastos. Pérez & Rebollar (2003) describen la estructura anatómica de *Sabal mauritiiformis*, *S. mexicana* y *S. yapa*, donde se destaca la presencia de grandes cantidades de haces vasculares y fibras dispuestas en forma compacta, presentando así, la estructura histológica de la lámina y el pecíolo, cualidades de resistencia y flexibilidad que las hacen adecuadas para ser utilizadas en el techado de viviendas y otras construcciones. Rodríguez & Aschero (2005) demostraron el uso de los haces vasculares de la hoja de *Acromia chunta*, como material para cordeles desde el holoceno temprano y tardío mediante estudios comparativos de hojas frescas y muestras arqueológicas de cordeles.

2.3. Anatomía foliar en el género *Astrocaryum* Meyer

El género *Astrocaryum* presenta tres estadios de desarrollo: plántula, juvenil y adulto. En cada estadio se da una fase de desenvolvimiento foliar, la cual es realizada por las hojas sin abrir, llamadas comúnmente cogollos o velas (Fig. 5 E, F). Los cogollos de las plantas adultas de *Astrocaryum chambira* son utilizados para la extracción de fibras, las cuales provienen exactamente de la epidermis adaxial, hipodermis adaxial y de los paquetes esclerenquimáticos subyacentes (Millán, 1998).

Tomlinson (1961) da inicio al estudio anatómico del género *Astrocaryum*, describe caracteres de la anatomía foliar de *Astrocaryum rostrarum* (= *Hexopetion mexicanum*), y *Astrocaryum sclerophyllum*. Schulter *et al.* (1993) mostraron que las hojas bilaterales de la especie rupícola, *Astrocaryum jauari*, están cubiertas con una capa gruesa de cera que las protege de la inundación. Henderson (2006) describe los caracteres de la anatomía foliar de *Astrocaryum alatum* (= *Hexopetion alatum*).

Un trabajo más reciente presenta descripciones inéditas de la hoja de 23 especies de *Astrocaryum*, y dos especies de *Hexopetion*, así como de dos especies de los géneros *Aiphanes* y *Bactris* en estadio plántula, concluyendo que en *Astrocaryum* varios caracteres anatómicos de la lámina, nervadura principal y la vaina permiten diferenciar las especies entre sí, y elaborar una clave de identificación de las especies, en la cual *Astrocaryum chambira* se separa de las demás especies por presentar estomas con un par de células subsidiarias laterales, una a cada lado, sin células subsidiarias terminales (Millán, 2009; Millán & Kahn, 2010).

2.4. *Astrocaryum chambira* Burret (Figura 5, 6)

Repert Spec. Nov. Regni. Veg. 35: 122. (Burret, 1934).

Tipo. Perú. Loreto: Iquitos, 7 Apr 1995, G. Tessmann 5079 (holotipo)

2.4.1. Posición taxonómica

La clasificación según: Cronquist (1988) para denominaciones superiores a familia; Uhl & Dransfield (1987) y Dransfield et al. (2005) para las denominaciones inferiores a familia (subfamilia, tribu y subtribu); Kahn (2008) para las denominaciones infragenéricas (subgénero y sección).

DIVISIÓN: Magnoliophyta

CLASE: Liliopsida

SUBCLASE: Arecidae

ORDEN: Arecales

FAMILIA: Arecaceae

SUBFAMILIA: Arecoideae

TRIBU: Cocoseae

SUBTRIBU: Bactridinae

GÉNERO: *Astrocaryum*

SUBGÉNERO: *Astrocaryum*

SECCIÓN: *Euchambira* (*)

ESPECIE: *Astrocaryum chambira*

(*) Esta sección es monotípica. *Astrocaryum chambira* se diferencia de las otras especies del subgénero *Astrocaryum* por presentar los frutos más grandes, con epicarpio glabro cuando inmaduro, usualmente liso, a veces escasamente espinuloso, verdoso a amarillento cuando maduro, y un distintivo perianto obcónico masivo, y por presentar espinas amarillentas sobre el pecíolo de las plantas juveniles. Análisis de DNA (AFLP) separa claramente *Astrocaryum chambira* de las otras especies amazónicas del subgénero *Astrocaryum* (Kahn & Second, 1999).

2.4.2. Sinónimos

De acuerdo a Kahn & Millán (1992) y Henderson (1995) los sinónimos son:

Astrocaryum vulgare auct. Non Martius: Wallace, Palm trees of the Amazon: 105, t.40, 1853.

Astrocaryum aculeatum auct. Non Meyer: Galeano, Tropenbos-Colombia, Vol. 1: 46, fig. 6, 1992

2.4.3. Nombres vernáculos

Astrocaryum chambira posee distintos nombres comunes tales como: *tucúm*, *tucuma* (Brasil); *corombolo*, *cumare*, *palma-coco*, *palma de cumare*, *takone* (Colombia); *chambira*, *coco de mono*, *kumri*, *tuinfa* (Ecuador); *batái*, *chambira*, *mataa* (Perú); *cumare* (Venezuela) (Kahn, 1988; Kahn, 1990; Kahn & Millán 1992; Kahn & Moussa, 1994; Kahn, 1997; Rojas, 1992; Henderson, 1995; Kahn, 2008).

2.4.4 Descripción botánica (Kahn & Millán, 1992; Kahn ,2008).

Palmera arborescente, de tamaño grande, monocaule. Tallo hasta 30 m de alto, hasta 40 cm de diámetro, armado de agujones negros muy densos, hasta 20 cm de largo, densamente dispuestos en anillos, hasta 25-30 cm de alto, alternando con zonas inermes. Hojas 9-16; vaina y pecíolo hasta 380 cm de largo, armada con agujones de color negro hasta 10 cm de largo; raquis 280-450 cm de largo, densamente armado en la cara adaxial con agujones de color pardo a marrón, 3-5 cm de largo, agujones en densidad menor, hasta 7 cm de largo en la cara abaxial; pinnas 120-175 por lado, orientadas en diversas direcciones a partir del raquis, cara adaxial verde, cara abaxial glauca, con agujones pequeños en las márgenes y en la nervadura prominente en la cara adaxial; pinna proximal 51-150 cm de largo, 0,7-2,6 cm de ancho; pinna medial 119-173 cm de largo, 3-6 cm de ancho; pinna distal 22-48 cm de largo, 0,7-5 cm de ancho. Inflorescencia e infrutescencia erguidas; prófilo 80-120 cm de largo, 17-22 cm de ancho, muy aplanado con márgenes rugosas, cara abaxial densamente armada con agujones pequeños, oscuros, menos de 2 cm de largo; bráctea peduncular hasta 230 m de largo, 12-20 cm de diámetro, insertada a 12-30 cm de la base del raquis, con alta densidad de agujones pequeños; pedúnculo 110-200 cm de largo, sección oval hasta 12 cm de ancho; raquis 106-171 cm de largo; raquillas 130-320, hasta 50 cm de largo, parte proximal 18-22 cm de largo con (1)-2-3-(4-5) triadas, cada una con 1 flor pistilada sésil y 2 flores estaminadas con pedicelo de 1-2 mm de largo, la triada distal usualmente reducida a 2 flores estaminadas, parte distal 20-28 cm de largo, 0,6-0,7 cm de diámetro, con tomento amarillo, con flores estaminadas muy densas, de color purpurino, 1/3 inmersas en la raquilla. Flor estaminada con sépalos soldados en la base, $2,0 \pm 0,2$ mm de largo; pétalos oblongos, soldados en la base, de color marrón a purpurino, $6,1 \pm 0,3$ mm de largo; estambres 6; anteras lineales, $3,7 \pm 0,1$ mm de largo; filamento de color rosa, $2,6 \pm 0,5$ mm de largo; pistilodio tripartido, ca. 1 mm de largo. Flor pistilada cilíndrica, 12-22 mm de largo incluidos los estigmas, 10-12 mm de

ancho; cáliz urceolado a cilíndrico, brevemente estrechado en la boca, ésta con 2 mm de diámetro, glabro, inerme, $15,6 \pm 1,0$ mm de largo, tridentado; corola globosa a obpiriforme, $10,3 \pm 0,6$ mm de largo, $9,4 \pm 0,5$ mm de ancho, con setas dispersadas, 0,3–0,5 mm de largo, limbo incurvado rodeando el estilo, con margen ciliada; anillo estaminodial alto como la corola; pistilo oblongo, 9–10 mm de largo, 5,5–6,6 mm de ancho, purpurino; estilo bien individualizado, $5,1 \pm 0,7$ mm de largo, levemente curvado, con diámetro de 1,5 mm en su parte proximal a 1,2 mm en su parte distal; estigma 3, 4–6 mm de largo. Fruto obovado a subgloboso, rostrado, 6–7 cm de largo, 4,5–5 cm de diámetro; epicarpo piloso cuando verde, amarillento en la madurez; mesocarpo fibroso; endocarpo obovado, agudo en la base; perianto con corola obcónica, 12–14 mm de largo, levemente crenulada; anillo estaminodial alto como la corola; cáliz crenado, 5–7 mm de largo.

2.4.3. Distribución

En la región occidental de la Cuenca Amazónica en Brasil (Acre, Amazonas), Colombia (Amazonas, Caquetá, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés), Ecuador (Morona-Santiago, Napo), Perú y Venezuela (Amazonas) (Henderson, 1995).

En el Perú se encuentra en los departamentos de Amazonas (Condorcanqui), Loreto (Maynas, Requena), San Martín (San Martín) y Ucayali (Pucallpa). (Kahn & Moussa, 1994).

2.4.4. Ecología

Astrocaryum chambira se encuentra en los bosques de altura sobre suelos de buen drenaje (acrisol, luvisol) con frecuencia media y densidad baja (Kahn, 1990; Henderson, 1995). Algunos individuos han sido encontrados en los bosques de quebrada en suelos hidromórficos (gleysol). Esta palmera forma poblaciones muy densas en las áreas deforestadas y en los bosques secundarios, obviamente favorecida por el hombre (Kahn, 1990).

2.4.5. Usos

La palmera *Astrocaryum chambira* ha sido utilizada desde tiempos ancestrales por diferentes poblaciones indígenas (Gallego, 2005). Uno de los usos más importantes es la extracción de fibra (Wheeler, 1970; Schultes, 1977), la cual proviene exactamente de la epidermis adaxial, hipodermis adaxial y de los paquetes esclerenquimáticos subyacentes (Millán, 1998). La fibra se emplea para la confección de las “shicras” (bolsas de uso múltiple) y hamacas (Kahn, 1988; Mejía 1988; Kahn, 1990; Gallego, 2005). Esta fibra es conocida como “cumare” en zonas como los llanos orientales y Caquetá, “tucumã” en Brasil, “kuru” en Guyana y “hericungo” en Perú. Algunas comunidades (ej. Yagua) usan los restos que quedan de las hojas, después de sacar la fibra, para hacer pequeñas escobas para limpiar las casas (Gallego, 2005). También se consumen los frutos (endospermo) como cocos pequeños y se venden en las calles de las ciudades amazónicas (Kahn, 1988; Kahn, 1990). Por otro lado *Astrocaryum chambira* es considerada como una especie potencial para la agroforestería por su fácil crecimiento en bosques secundarios. (Kahn, 1988; Kahn & de Granville, 1992; Vormisto, 2002)



Figura 5. *Astrocaryum chambira*. A. Hábito: palmera monocaule de 30 m de altura (Foto de F. Kahn), B. y C. Hoja abierta, D. Plántula, E. y F. Cogollo. (Fotos de M. Marín)

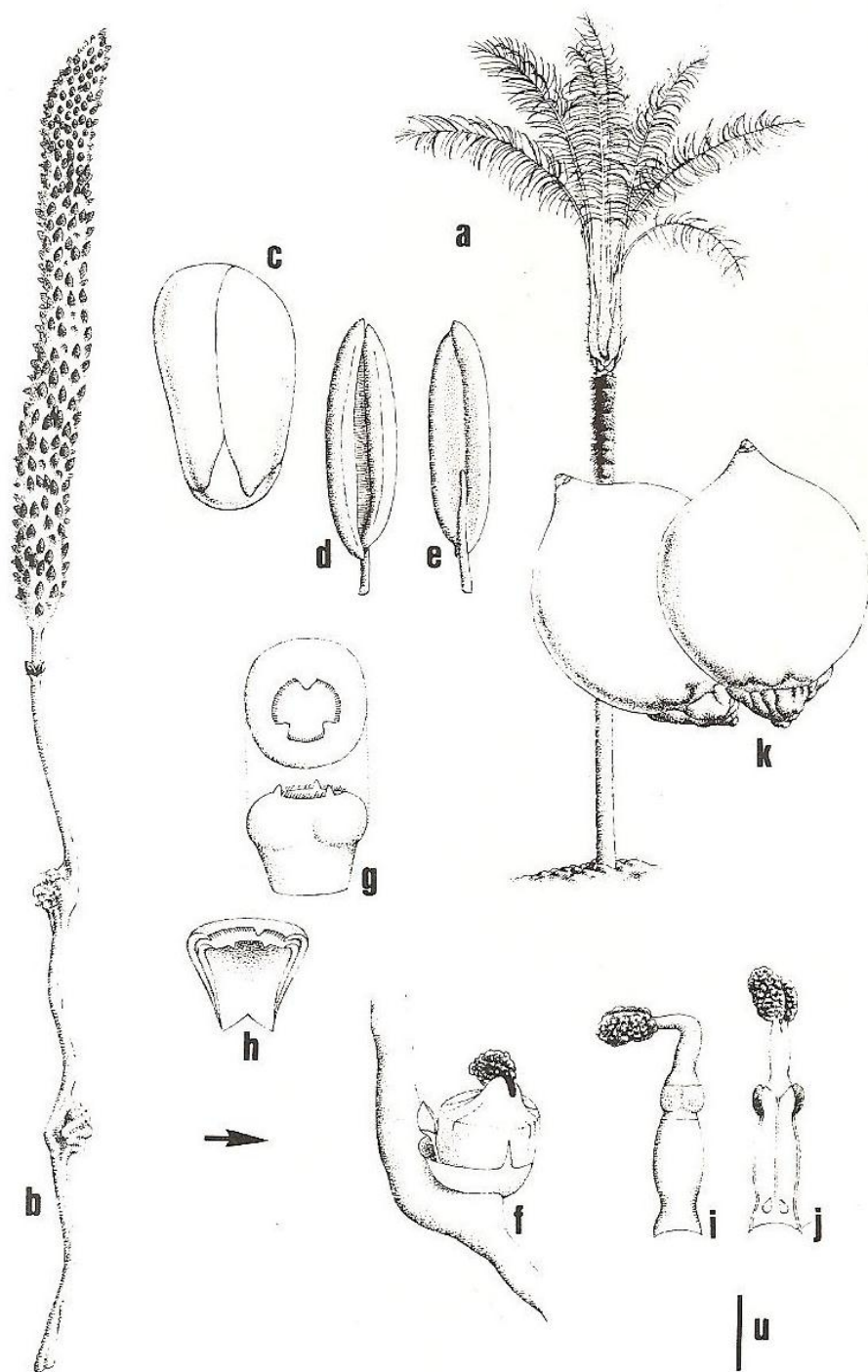


Figura 6. Representación botánica de *Astrocaryum chambira*. Palmera (**a**, u = 1.4 m). Raquila (**b**, u = 2.6 cm). Flor estaminada con cáliz y corola (**c**, u = 1.7 mm), estambre (**d**, **e**, u = 1 mm). Flor pistilada (**f**, u = 7 mm), corola (**g**, u = 7.2 mm), anillo estaminodial adnato (**h**, u = 7.2 mm), gineceo (**i**, **j**, u = 5 mm). Fruto (**k**, u = 1.6 cm). (Tomado de Kahn, 1990)

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis:

El desarrollo de las hojas, “cogollos”, en las plantas adultas de la especie *Astrocaryum chambira* implica un cambio significativo a nivel de la anatomía foliar.

Objetivo general:

Caracterizar la anatomía foliar en dos fases de desarrollo (cogollo y hoja abierta) de *Astrocaryum chambira* (Arecaceae).

Objetivos específicos:

1. Realizar la descripción anatómica del cogollo y la hoja abierta de las plantas adultas de *Astrocaryum chambira* (Arecaceae).
2. Establecer diferencias a nivel de la anatomía foliar en dos fases de desarrollo (cogollo y hoja abierta) de *Astrocaryum chambira* (Arecaceae).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Material Biológico

Las muestras para el estudio anatómico se han colectado en el marco del proyecto “CARACTERIZACIÓN ANATÓMICA Y ECOLÓGICA DE VARIEDADES DE LA PALMERA *Astrocaryum chambira* PARA PRODUCCIÓN DE FIBRA” 230-2008-CONCYTEC-OAJ

La colecta se realizó en Noviembre del 2009 en la localidad Santa Luz de Abujao (Fig. 2), ubicada a orillas del río Abujao, a 78 Km de la ciudad de Pucallpa, en el distrito de Callería, provincia de Coronel Portillo, región Ucayali, con una altitud de 154 msnm; el bosque predominante en esta área es de tipo secundario, temporalmente inundable; con temperatura promedio anual de 24°C y 400-4500 mm de precipitación promedio anual.

Tabla N° 1. Coordenadas geográficas de los puntos de colecta.

individuo	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
1	S 08° 26' 38.9"	W 74° 03' 31.6"	156
2	S 08° 26' 46.8"	W 74° 03' 32.6"	168
3	S 08° 24' 37.2"	W 74° 03' 59.8"	152
4	S 08° 24' 41.7"	W 74° 03' 50.3"	179
5	S 08° 24' 40.0"	W 74° 03' 59.7"	202

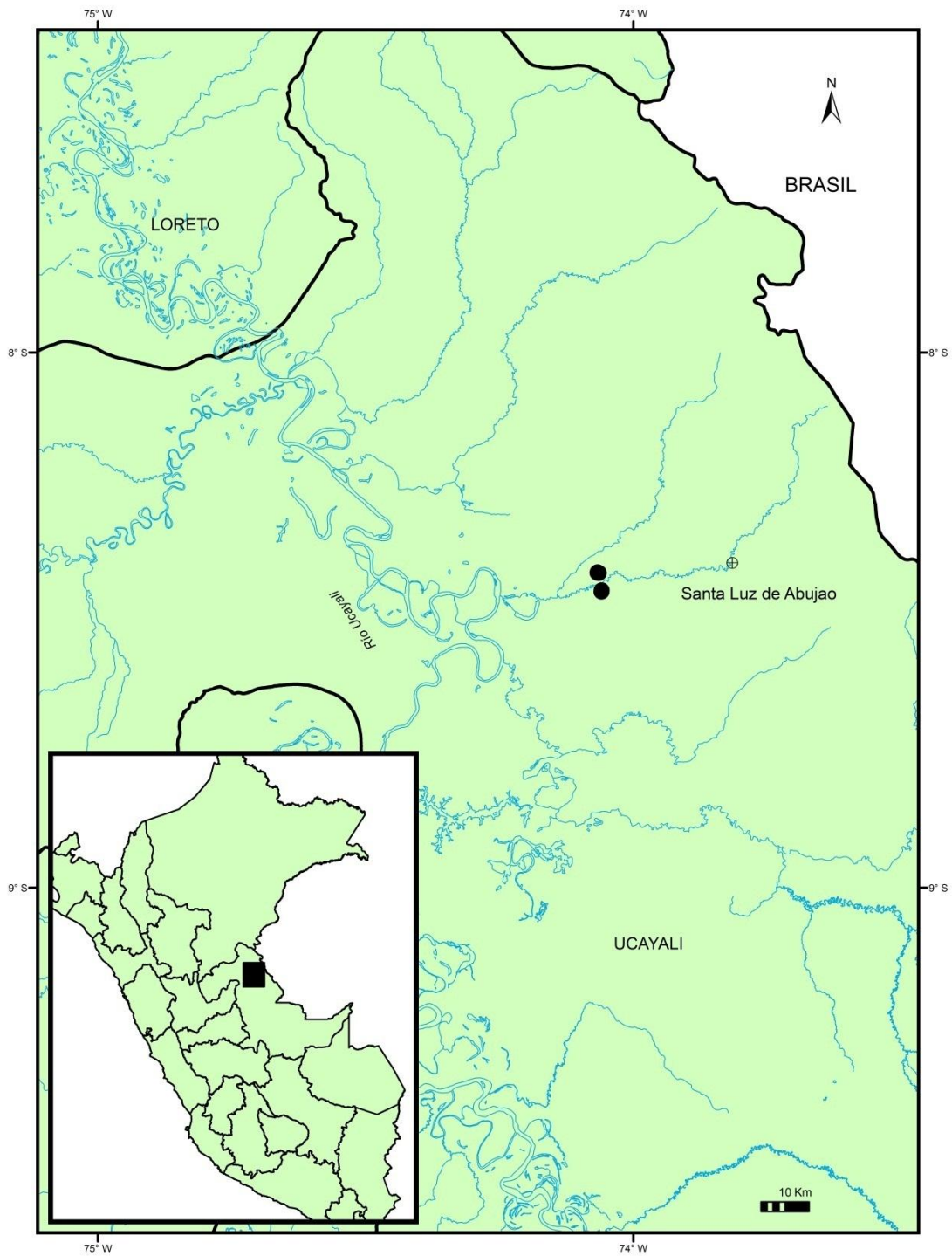


Figura 7. Lugar de colecta de las muestras de *Astrocaryum chambira*, en la localidad Santa Luz, Ucayali.

4.2. Microscopía óptica

4.2.1. Sección transversal

Muestra: Se seleccionaron los segmentos de la parte media de la hoja, de cogollos (hojas cerradas) y de hojas abiertas de cinco individuos adultos de la especie *Astrocaryum chambira* Burret. Secciones de 1 cm de lámina fueron fijadas en solución FAA (formol 10%, ácido acético 5%, alcohol etílico 50%, agua destilada 35%) para realizar el estudio anatómico, de acuerdo a D' Ambrogio (1986).

Preparación: se prepararon 5 láminas histológicas de cada uno de los especímenes muestreados. Las muestras se procesaron según D' Ambrogio (1986).

Se hicieron cortes transversales a mano alzada, los cuales pasaron por un proceso de i) *Aclarado:* en Hipoclorito de sodio 50% (20 minutos, lámina; 60 minutos, nervadura aproximadamente), posteriormente se enjuagaron con agua destilada, ii) *Blanqueado:* en solución Hidrato de cloral 5% (3-4 días) y iii) *Tinciones:* se realizaron con safranina 1 %, para finalmente realizar un montaje temporal en glicerina diluida. En el caso de los cortes de las hojas abiertas, la técnica de aclarado no tuvo mucho efecto, quedando aún mucha clorofila en el parénquima, por lo que se optó por introducir los cortes en alcohol de 70° en baño maría por pocos segundos.

Adicionalmente se hicieron cortes a micrótopo, para lo cual las muestras fijadas en FAA pasaron por un proceso de i) *Deshidratación:* con una serie ascendente de alcoholes etílicos (50°, 70°, 80°, 90°, 96°, 100°) 4 horas cada uno, el último a 24 horas; ii) *Diafanizado:* con una serie de mezclas de alcohol absoluto-xilol (3:1), alcohol absoluto-xilol (1:1), alcohol absoluto-xilol (1:3), xilol puro I, xilol puro II. 30 minutos cada uno; iii) *Infiltración:* con una serie de mezclas de xilol-parafina I, xilol-parafina II, parafina pura I, parafina pura II, en estufa 60° C, 2 horas cada uno, el último 6 horas; iv) Embebido en parafina pura, v) Obtención de bloques de parafina.

Los cortes se hicieron con un micrótomo rotatorio *minot* con un grosor de 18 micras, los cuales fueron adheridos a las láminas portaobjetos usando una capa delgada de albúmina de Meyer. Se realizó una coloración combinada sucesiva doble: safranina-verde rápido. Los cortes adheridos a las láminas porta objetos pasaron por una batería de xilol I, xilol II, alcohol 100° y 96°, luego se colorearon en safranina durante pocos minutos, se pasó por alcohol 96°, se coloreó otra vez con verde rápido (Fast-green) durante pocos segundos, luego pasó por alcohol 100° dos veces y xilol (2 minutos en cada paso). Finalmente se realizó el montaje de las láminas con entellan.

Adicionalmente se realizó la prueba de floroglucina para diferenciar los tejidos y las células con paredes lignificadas.

4.2.2. Vista superficial

Muestra: Se seleccionaron los segmentos de la parte media de la hoja, de cogollos (hojas cerradas) y de hojas abiertas de tres individuos adultos de la especie *Astrocaryum chambira*. Secciones de 1 cm de lámina fueron fijadas en solución FAA para realizar el estudio anatómico, de acuerdo a D' Ambrogio (1986).

Preparación: se prepararon 5 láminas histológicas de cada uno de los especímenes muestreados. Las muestras se procesaron según D' Ambrogio (1986).

Para la obtención de la epidermis foliar primero se aplicó la técnica de hidróxido de Potasio al 5%, la cual no permitió visualizar claramente la epidermis en vista superficial.

La segunda técnica aplicada fue el “*raspado*” (técnica de Metcalfe). Sobre un portaobjeto se colocó la superficie adaxial de la epidermis hacia abajo, luego se colocó sobre la muestra unas gotas de solución concentrada de hipoclorito de sodio, dejando que este actúe unos minutos, se procedió a raspar suavemente la superficie con una hoja de afeitar, paralelo al raspado se fue agregando hipoclorito de sodio hasta

obtener la superficie de la epidermis. Las muestras raspadas se sumergieron en hipoclorito de sodio concentrado por unos 30 minutos para retirar los restos celulares, luego fueron enjuagadas de 5 a 6 veces. La coloración se realizó con safranina (por unos minutos) y posteriormente se realizó el montaje con glicerina diluida. Se repite el mismo procedimiento para la superficie abaxial.

4.2.3. Densidad estomática (D.E.)

Muestra: De las muestras preparadas en vista superficial se realizó el conteo del número de estomas a 40 aumentos en 10 campos por espécimen, tanto para el cogollo como para la hoja abierta.

Procedimiento: La D.E. se determinó contando el número de estomas observados en un área de 0,159 mm², equivalente al área del campo observado, a 40 X aumentos.

La representación de los transcortes en sección transversal y en vista superficial se realizaron según los signos convencionales de Metcalfe & Chalk (1957). Se tomaron micrografías con cámara digital incorporada a un microscopio de luz *Leica ICC50* a 4x, 10x y 40x aumentos. Las imágenes fueron procesadas con CorelDRAW X5 (Versión prueba).

4.3. Análisis de varianza

Muestra: *Sección transversal:* de las muestras utilizadas para la descripción anatómica se realizó la medición de ocho caracteres anatómicos (Tabla N° 2), por carácter evaluado se obtuvo 25 datos cuantitativos, para el cogollo y hoja abierta (n=25) (Tabla N°3).

Vista superficial: de las muestras utilizadas para la descripción anatómica se realizó la medición de 5 caracteres anatómicos (Tabla N° 2), por carácter evaluado se obtuvo 30 datos cuantitativos por fase (n=30) (Tabla n° 4).

Procedimiento: El diseño estadístico empleado fue completamente aleatorio, con dos tratamientos cogollo (hoja cerrada) y hoja abierta. Los datos cuantitativos se procesaron estadísticamente mediante una comparación de medias (ANOVA de un factor), con un $p < 0,05$. Para el análisis se utilizó el paquete estadístico SPSS Statistics 18.0 (Nie et al., 1975) (Versión de prueba).

Tabla N° 2. Caracteres anatómicos evaluados

Lámina	Carácter anatómico	Abreviación
Sección transversal	Espesor de la lámina	EspLam
	Espesor del parénquima en empalizada	EspEmp
	Espesor del parénquima esponjoso	EspEsp
	Longitud del paquete de fibra no vascular (adaxial)	LongFibras
	Espesor de la hipodermis adaxial	HipAdax
	Espesor de la hipodermis abaxial	HipAbax
	Espesor de la epidermis adaxial	EpiAdax
Vista superficial	Espesor de la epidermis abaxial	EpiAbax
	Diámetro mayor del estoma (cara abaxial)	DMestoma
	Diámetro mayor de la célula epidérmica poligonal alargada abaxial	DMEpiAbax
	Diámetro mayor de la célula epidérmica poligonal alargada adaxial	DMEpiAdaxPolig
	Diámetro mayor de la célula epidérmica trapezoidal alargada adaxial	DMEpiAdaxTrap
	Densidad estomática	DE

Tabla N° 3. Matriz de las mediciones (μm) de los caracteres anatómicos en sección transversal. 1=cogollo, 2= hoja abierta.

n	Fase	EspLam	EspEmp	EspEsp	LongFibras	HipAdax	HipAbax	EpiAdax	EpiAbax
1	1	187	87	57	78	11	8	8	9
2	1	198	98	87	77	9	5	11	10
3	1	209	103	87	74	10	7	12	10
4	1	177	87	57	40	10	7	12	9
5	1	224	103	79	96	14	8	10	12
6	1	181	75	50	63	13	10	7	7
7	1	163	66	55	67	12	9	9	9
8	1	141	56	50	63	11	7	9	8
9	1	158	66	55	71	11	7	8	9
10	1	162	73	55	81	11	8	10	10
11	1	207	90	75	98	13	7	11	10
12	1	211	89	68	100	12	7	9	10
13	1	207	88	60	89	13	7	10	10
14	1	232	89	81	94	14	9	9	10
15	1	192	82	56	79	9	7	9	9
16	1	217	94	73	87	16	11	11	13
17	1	232	106	70	77	13	8	9	9
18	1	201	79	60	68	14	7	12	10
19	1	165	71	59	62	10	8	11	11
20	1	148	64	38	73	12	7	10	9
21	1	170	65	57	71	14	7	11	10
22	1	175	79	45	109	12	8	10	8
23	1	181	74	49	97	13	10	10	8
24	1	203	103	64	92	13	7	11	9
25	1	186	93	57	106	12	7	9	10

Continúa.....

n	Fase	EspLam	EspEmp	EspEsp	LongFibras	HipAdax	HipAbax	EpiAdax	EpiAbax
1	2	215	108	64	102	17	13	5	12
2	2	216	87	78	96	14	12	7	12
3	2	207	73	89	100	14	10	5	11
4	2	238	105	61	91	17	15	8	9
5	2	223	87	86	96	13	12	8	6
6	2	217	88	71	98	15	13	7	6
7	2	227	98	87	105	14	7	5	8
8	2	237	108	60	108	17	25	9	9
9	2	224	101	65	112	16	19	8	9
10	2	234	101	87	82	15	14	9	7
11	2	233	114	72	75	16	11	6	8
12	2	214	91	77	87	13	11	8	7
13	2	203	86	65	89	11	12	6	8
14	2	223	91	88	94	13	10	9	8
15	2	210	102	63	82	9	13	7	9
16	2	224	83	88	108	18	13	8	10
17	2	218	99	66	93	23	14	9	8
18	2	215	109	49	123	15	10	8	11
19	2	219	98	69	121	14	14	9	9
20	2	227	106	73	91	15	11	10	9
21	2	235	91	88	92	21	13	10	8
22	2	222	109	68	95	15	8	8	7
23	2	219	95	75	101	16	14	8	8
24	2	226	100	66	99	16	16	9	9
25	2	223	89	79	96	21	11	8	12

Tabla N° 4. Matriz de las mediciones (μm) de los caracteres anatómicos en vista superficial. 1=cogollo, 2=hoja abierta.

n	Fase	DMestoma	DMEpiAbax	DMEpiAdaxPolig	DMEpiAdaxTrap	D.E.
1	1	86	50	52	56	195
2	1	75	46	56	49	208
3	1	65	44	45	60	201
4	1	91	50	35	59	226
5	1	67	55	52	48	220
6	1	64	42	49	44	220
7	1	68	37	44	47	201
8	1	66	45	48	60	220
9	1	83	55	51	47	201
10	1	69	63	47	49	208
11	1	77	58	54	41	252
12	1	63	50	52	40	258
13	1	62	56	45	50	264
14	1	81	56	43	39	252
15	1	77	45	46	35	296
16	1	61	43	49	36	302
17	1	66	64	41	33	277
18	1	63	81	45	52	239
19	1	73	52	52	49	258
20	1	75	46	45	46	214
21	1	96	34	43	49	182
22	1	79	38	49	41	164
23	1	79	50	43	36	170
24	1	82	47	47	50	182
25	1	79	54	42	41	164
26	1	78	66	46	40	195
27	1	76	53	52	56	176
28	1	81	56	48	52	182
29	1	71	51	49	45	201
30	1	84	72	52	63	201

Continúa.....

n	Fase	DMestoma	DMEpiAbax	DMEpiAdaxPolig	DMEpiAdaxTrap	D.E.
1	2	56	61	53	37	189
2	2	57	35	49	52	208
3	2	66	45	50	61	189
4	2	56	45	65	53	195
5	2	59	43	49	50	233
6	2	59	49	61	48	214
7	2	69	44	64	59	201
8	2	62	58	55	59	226
9	2	65	68	59	54	226
10	2	64	40	66	54	201
11	2	59	38	56	41	226
12	2	67	51	55	39	195
13	2	61	49	54	41	195
14	2	68	54	45	43	170
15	2	63	49	65	44	176
16	2	70	56	49	52	201
17	2	61	63	67	58	189
18	2	64	37	59	57	164
19	2	64	36	54	51	189
20	2	70	62	58	36	226
21	2	70	61	47	48	182
22	2	85	57	56	44	164
23	2	74	63	65	54	195
24	2	85	69	46	48	164
25	2	81	49	62	42	182
26	2	69	54	53	43	164
27	2	74	57	52	39	176
28	2	81	49	55	45	189
29	2	72	65	55	46	182
30	2	79	50	49	42	170

5. RESULTADOS

Se presenta las descripciones detalladas de la anatomía del cogollo (hoja cerrada) y la hoja abierta de las plantas adultas de *Astrocaryum chambira*.

También se presentan caracteres anatómicos comunes y diferenciales, dentro de los diferenciales tenemos los cualitativos y cuantitativos. Para determinar la significancia de los datos cuantitativos se aplicó un análisis de varianza (ANOVA).

5.1. Anatomía foliar de *Astrocaryum chambira*

Las descripciones corresponden a la lámina o limbo en sección transversal, la epidermis del envés y del haz en vista superficial y la nervadura principal en sección transversal.

5.1.1. Cogollo (Hoja cerrada)

Sección transversal:

Lámina – Epidermis adaxial formada por células cuadrangulares y rectangulares con paredes externas gruesas y las internas delgadas, 7-12 μm de espesor; epidermis abaxial formada por células con forma redondeada a obovada, con las paredes externas gruesas y las internas delgadas, 7-13 μm de espesor, estomas ligeramente hundidos en relación a las células epidérmicas, tricomas glandulares pluricelulares y uniseriados con forma obovada y cónicos pluricelulares y uniseriados y papilas con forma ovada muy desarrolladas y abundantes. Hipodermis formada por una sola capa de células hacia ambas caras; hipodermis adaxial 9-16 μm de espesor, formada por células rectangulares, con las paredes externas e internas ligeramente engrosadas respecto a las células del mesófilo; hipodermis abaxial 5-11 μm de espesor, formado por células oblicuamente extendidas con paredes externas e internas ligeramente engrosadas respecto a las células del mesofilo no lignificadas. Mesófilo con dos o tres capas de parénquima clorofiliano en empalizada 56-106 μm de

espesor, y tres, cuatro o cinco capas de parénquima esponjoso 38-87 μm de espesor; por debajo de la hipodermis adaxial, una fila de paquetes de fibras no vasculares con forma obovada elongada, 40-109 μm de longitud, siendo estos de menor tamaño cuando se encuentran adyacentes al haz principal y de mayor tamaño en la zona intercostal, rodeados por estegmatos con cuerpos de sílice del tipo hat-shape (forma de sombrero); por encima de la hipodermis abaxial, una fila de paquetes de fibras no lignificadas, con forma esférica y rodeados por estegmatos con cuerpos de sílice del tipo hat-shape (forma de sombrero). Haz vascular mayor con forma elíptica, uno o dos vasos grandes de metaxilema en la parte central del haz, cuatro o cinco vasos pequeños de protoxilema en la parte superior del metaxilema, floema con seis paquetes rodeando en forma de media luna al xilema; fibras vasculares abundantes en el extremo inferior del haz formando una media luna, vaina del haz incompleta formada por una capa de células de parénquima, extensión de la vaina formada por fibras agrupadas y dos células cortas de parénquima; haces vasculares secundarios con forma esférica y, haces vasculares menores con forma esférica, orientados hacia la epidermis abaxial.

Nervadura principal – Poco prominente en la cara abaxial a 651-1148 μm del nivel de la lámina inferior, más prominente en la cara adaxial, a 1073-1626 μm del nivel de la lámina superior; hipodermis adaxial formada por células de forma romboidal a oblicuamente extendida con paredes engrosadas, de 14-19 μm de espesor, por debajo una capa de células de parénquima de forma rectangular con paredes delgadas y de mayor tamaño a las que se encuentran formando parte del tejido clorenquimático periférico. Hipodermis abaxial de forma igual a la adaxial, de menor tamaño de 5-10 μm de espesor y continua con la hipodermis de la lámina. Tejido clorenquimático periférico es continuo con el tejido de asimilación de la lámina, formado por 3 capas de células en lado adaxial e interrumpido por los tejidos fibrosos de la nervadura en el lado abaxial. Vaina perivascular externa continua formada por

células de parénquima con paredes delgadas; vaina perivascular interna esclerificada de varias capas, con mayor abundancia de fibras en los extremos y con varias invaginaciones hacia el parénquima en el lado adaxial, interrumpida ligeramente a nivel del parénquima incoloro central por células de parénquima de paredes engrosadas (esclerosadas). Sistema vascular, en la vaina perivascular esclerenquimática se disponen hacia la cara adaxial; 20 a 42 haces vasculares colaterales, pequeños de 20-51 μm de DM (diámetro mayor) dispuestos en la periferia y medianos de 56- 92 μm de DM mayormente formando parte las invaginaciones de la vaina y rodeando concéntricamente a los haces más grandes; y hacia la cara abaxial ocho a 12 haces vasculares colaterales, pequeños de 26-52 μm , medianos 63-99 μm y grandes 103-120 μm de DM, frecuentemente dos paquetes de floema rodeados por casquetes de fibras floemáticas ubicados opuestamente y próximos al límite inferior de la zona de interrupción de la vaina; y en el parénquima incoloro hacia la cara adaxial ocho a 13 haces vasculares, medianos 73-95 μm y grandes 103-152 μm de DM, y hacia la cara abaxial dos haces vasculares 107-166 μm de DM. En la vaina perivascular esclerenquimática los haces vasculares pequeños que se disponen perifericamente hacia la cara adaxial y abaxial, se caracterizan por presentar un paquete pequeño de floema rodeado por fibras floemáticas, un vaso pequeño de metaxilema, parénquima xilemático y fibras xilemáticas, y los haces medianos que se encuentran en el contorno interno formando invaginaciones se caracterizan por presentar uno o dos paquetes de floema rodeados por fibras floemáticas a manera de casquetes, uno o dos vasos de metaxilema, parénquima xilemático y fibras xilemáticas. En el parénquima incoloro hacia la cara abaxial, los haces vasculares se caracterizan por ser de mayor tamaño y disponerse opuestamente en línea vertical separados por cuatro paquetes de floema rodeados por abundantes fibras floemáticas en forma de casquete, lateralmente presentan dos paquetes pequeños de floema uno a cada lado rodeados por escasas fibras floemáticas, uno o dos 2 vasos grandes de metaxilema, seis a 11 vasos medianos de protoxilema y parénquima xilemático. En el

parénquima incoloro hacia la cara adaxial los haces vasculares grandes están frecuentemente asociados por un casquete de fibras y dispuestos opuestamente, presentan dos paquetes de floema rodeados por fibras floemáticas, uno o dos vasos grandes de metaxilema, dos a cinco pequeños vasos de protoxilema y parénquima xilemático.

Vista superficial:

Lamina – Epidermis adaxial formada por células con forma poligonal alargada 35-56 μm y trapezoidal alargada 33-63 μm de DM (diámetro mayor), dispuestas en líneas paralelas y continuas. Epidermis abaxial formada por células con forma poligonal alargada 34-81 μm de DM. Estomas 61-96 μm de DM presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas; estomas dispuestos en la epidermis en líneas paralelas y alternas a los demás estomas.

Densidad estomática:

La fase cogollo presenta de 164 a 302 estomas/ mm^2 .

5.1.2. Hoja abierta

Sección transversal:

Lámina – Epidermis adaxial formada por células cuadrangulares y rectangulares con paredes externas gruesas y las internas delgadas, 5-10 μm de espesor; epidermis abaxial formada por células con forma redondeada a obovada con las paredes externas gruesas e internas delgadas, 6-12 μm de espesor, estomas ligeramente hundidos en relación a las células epidérmicas, tricomas glandulares pluricelulares y uniseriados con forma obovada y cónicos pluricelulares y uniseriados y

papilas de forma ovada muy desarrolladas y abundantes. Hipodermis formada por una sola capa de células hacia ambas caras; hipodermis adaxial 9-23 μm de espesor, formada por células rectangulares, con las paredes anticlinales, externas e internas fuertemente engrosadas respecto a las células del mesófilo; hipodermis abaxial 7-25 μm de espesor, formada por fibras con forma oblicuamente extendida, con las paredes externas e internas fuertemente engrosadas respecto a las células del mesófilo y lignificadas, y con los extremos superpuestos. Mesófilo con dos o tres capas de parénquima clorofiliano en empalizada 73-114 μm de espesor, y tres, cuatro o cinco capas de parénquima esponjoso 49-89 μm de espesor; por debajo de la hipodermis adaxial, una fila de paquetes de fibras no vasculares con forma obovada elongada, 75-123 μm de longitud, siendo estos de menor tamaño cuando se encuentran adyacentes al haz principal y de mayor tamaño en la zona intercostal, y rodeados por estegmatos con cuerpos de sílice del tipo hat-shape (forma de sombrero); por encima de la hipodermis abaxial, una fila de paquetes de fibras no lignificadas, con forma esférica y rodeados por estegmatos con cuerpos de sílice del tipo hat-shape (forma de sombrero). Haz vascular mayor con forma elíptica, uno o dos vasos grandes de metaxilema en la parte central del haz, cuatro o cinco vasos pequeños de protoxilema en la parte superior del metaxilema, floema con seis paquetes rodeando en forma de media luna al xilema; fibras vasculares abundantes en el extremo inferior del haz formando una media luna, vaina del haz incompleta formada por una capa de células de parénquima, extensión de la vaina formada por fibras agrupadas y dos células cortas de parénquima; haces vasculares secundarios con forma esférica y, haces vasculares menores con forma esférica, orientados hacia la epidermis abaxial.

Nervadura principal – Poco prominente en la cara abaxial, aproximadamente a 425-567 μm del nivel de la lámina inferior, más prominente en la cara adaxial, a 1128-1305 μm del nivel de la lámina superior; hipodermis adaxial formada por células de forma romboidal a oblicuamente extendida con paredes engrosadas, de 13-17 μm

de ancho; hipodermis abaxial de forma igual a la adaxial, de 8-10 μm de ancho hasta el ángulo con la nervadura donde forma a ambos lados células de expansión presentes en dos a tres capas, la primera capa subepidérmica formada por células rectangulares con paredes bastante engrosadas y las otras dos capas de forma columnar o empalizada de paredes menos engrosadas. Vaina perivascular externa continua formada por células de parénquima con paredes delgadas; vaina perivascular interna esclerificada, con mayor abundancia de fibras a los extremos e interrumpida ligeramente a nivel de lámina superior por células de parénquima de paredes engrosadas. Sistema vascular, en la vaina perivascular esclerenquimática se disponen hacia la cara adaxial 15-23 haces vasculares colaterales, pequeños 19-52 μm de DM (diámetro mayor) dispuestos en la periferia y medianos 56-87 μm de ancho mayormente formando parte las invaginaciones de la vaina y rodeando concéntricamente a los haces más grandes; y hacia la cara abaxial cuatro a nueve haces vasculares colaterales, pequeños 20-46 μm y medianos 54-57 μm , frecuentemente dos paquetes de floema rodeado concéntricamente por fibras floemáticas a manera de casquetes ubicados opuestamente y próximos al límite inferior de la zona de interrupción de la vaina; y en el parénquima incoloro hacia la cara adaxial cuatro a nueve haces vasculares medianos 73-89 μm de ancho y grandes 103-142 μm ; y hacia la cara abaxial dos haces vasculares grandes 109-157 μm . Los haces vasculares en la vaina perivascular esclerenquimática que se disponen hacia la cara adaxial y abaxial, se caracterizan por presentar un paquete pequeño de floema rodeado por fibras floemáticas, uno o dos vasos pequeños de metaxilema, parénquima xilemático y fibras xilemáticas. Los haces vasculares en el parénquima incoloro que se disponen hacia la cara abaxial se caracterizan por ser de mayor tamaño y disponerse opuestamente en línea vertical separados por cuatro paquetes de floema rodeados por abundantes fibras floemáticas en forma de casquete, lateralmente presentan dos paquetes pequeños de floema uno a cada lado rodeados por escasas fibras floemáticas, uno o dos vasos grandes de metaxilema, tres a 10

vasos medianos de protoxilema y parénquima xilemático. En el parénquima incoloro hacia la cara adaxial los haces vasculares grandes están frecuentemente asociados en pares por un casquete de fibras y dispuestos opuestamente, presentan dos paquetes de floema rodeados por fibras floemáticas, uno o dos vasos grandes de metaxilema, dos a cuatro pequeños vasos de protoxilema y parénquima xilemático.

Vista superficial:

Lamina – Epidermis adaxial formada por células con forma poligonal alargada 45-67 μm y trapezoidal alargada 36-61 μm de DM (diámetro mayor), dispuestas en líneas paralelas y continuas. Epidermis abaxial formada por células con forma poligonal alargada 35-69 μm de DM. Estomas 56-85 μm de DM presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas; estomas dispuestos en la epidermis en líneas paralelas y alternas a los demás estomas.

Densidad estomática:

La fase hoja abierta presenta de 56 a 85 estomas/ mm^2 .

Las descripciones y los datos cuantitativos de los caracteres anatómicos para las dos fases de desarrollo (cogollo y hoja abierta), anteriormente presentadas, permiten mostrar caracteres anatómicos comunes y diferenciales entre ambas fases.

5.2. Caracteres anatómicos comunes

Las fases de desarrollo cogollo y hoja abierta presentan una estructura anatómica muy similar en sección transversal y vista superficial, a nivel de la lámina y nervadura principal, como se presenta a continuación:

Sección transversal:

Lámina – *Células epidérmicas*, en lado adaxial (8,84 μm) con forma cuadrangular y rectangular (Fig. 8, A), y en el lado abaxial (9,18 μm) con forma redondeada a obovada con las paredes externas gruesas e internas delgadas. *Estomas* ligeramente hundidos en relación a las células epidérmicas (Fig. 9, D). *Tricomas* glandulares (Fig. 9, F) y cónicos, (Fig. 9, E). *Papilas* con forma ovada muy desarrolladas y abundantes en el lado abaxial (Fig. 8, D). *Hipodermis adaxial* (13,80 μm) de mayor espesor que la *hipodermis abaxial* (10,28 μm), ambas con una capa de células (Fig. 8, C). *Mesófilo* con dos o tres capas de parénquima en empalizada (89,98 μm) y tres, cuatro o cinco capas de parénquima esponjoso (67,56 μm) (Fig. 8, C). *Fibras no vasculares*, hacia el lado adaxial con forma obovada elongada y adyacentes a la hipodermis, y hacia el lado abaxial con forma esférica no adyacentes a la hipodermis, ambos rodeados de estegmatos con cuerpos de sílice del tipo hat-shape (forma de sombrero) (Fig. 8, C). *Haz vascular mayor* con forma elíptica, uno o dos vasos grandes de metaxilema en la parte central del haz, cuatro o cinco vasos pequeños de protoxilema en la parte superior del metaxilema, floema con seis paquetes rodeando en forma de media luna al xilema, fibras vasculares abundantes en el extremo inferior del haz formando una media luna, extensión de la vaina del haz formada por fibras agrupadas y dos células cortas de parénquima (Fig. 8, B). *Haz vascular menor* de forma esférica dispuesto hacia la epidermis abaxial (Fig. 8, C).

Nervadura principal – Poco prominente en la cara abaxial (a 664,61 μm del nivel de la lámina inferior), más prominente en la cara adaxial (a 1238,22 μm del nivel de la lámina superior). *Vaina perivascular externa* continua, formada por células de parénquima. *Vaina perivascular interna* esclerificada interrumpida por células de parénquima de paredes engrosadas (Fig. 10, B). *Sistema vascular*, en la vaina perivascular esclerenquimática se disponen hacia la cara adaxial y abaxial haces vasculares colaterales pequeños y medianos, se caracterizan por presentar un

paquete pequeño de floema rodeado por fibras floemáticas, uno o dos vasos pequeños de metaxilema, parénquima xilemático y fibras xilemáticas (Fig. 10: C, D); y en el parénquima incoloro hacia la cara adaxial haces vasculares medianos, se caracterizan por estar frecuentemente asociados en pares por un casquete de fibras y dispuestos opuestamente, presentan dos paquetes de floema rodeados de fibras floemáticas, uno o dos vasos grandes de metaxilema, dos a cuatro pequeños vasos de protoxilema y parénquima xilemático (Fig. 10, E); y hacia la cara abaxial haces vasculares grandes, se caracterizan por ser de mayor tamaño y disponerse opuestamente en línea vertical separados por cuatro paquetes de floema rodeados por abundantes fibras floemáticas en forma de casquete, lateralmente presentan dos paquetes pequeños de floema uno a cada lado rodeados por escasas fibras floemáticas, uno o dos vasos grandes de metaxilema, tres a 10 vasos medianos de protoxilema y parénquima xilemático (Fig. 10, F).

Vista superficial:

Lámina – *Epidermis adaxial* formada por células con forma poligonal alargada (51,58 μm de diámetro mayor) y trapezoidal alargada (47,55 μm de diámetro mayor), dispuestas en líneas paralelas y continuas (Fig. 9, A). *Epidermis abaxial* (51,93 μm de diámetro mayor) formada por células con forma poligonal alargada (Fig. 9, B). *Estomas* (71,12 μm de diámetro mayor) presentes solamente en la cara abaxial, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas (Fig. 9, C); estomas dispuestos en la epidermis en líneas paralelas y alternas a los demás estomas (Fig. 9, B).

5.3. Caracteres anatómicos diferenciales cualitativos

Las fases de desarrollo cogollo y hoja abierta presentan algunos caracteres que las diferencian en sección transversal, a nivel de la lámina y nervadura principal, como se presenta a continuación:

Lámina:

Hipodermis adaxial- En el cogollo, formada por células con paredes externas e internas ligeramente engrosadas respecto a las células del mesófilo (Fig. 11, A); en la hoja abierta, formada por células con paredes externas e internas fuertemente engrosadas respecto a las células del mesófilo (Fig. 11, B).

Hipodermis abaxial- En el cogollo, formada por células con paredes externas e internas ligeramente engrosadas respecto a las células del mesófilo (Fig. 11, C); en la hoja abierta, formada por fibras con forma oblicuamente extendida y con las paredes externas e internas fuertemente engrosadas respecto a las células del mesófilo y lignificadas (Fig. 11, D).

Nervadura principal:

Células de expansión- En el cogollo, están ausentes (Fig. 12: A, B); en la hoja abierta, se encuentran presentes en 2 a 3 capas (Fig. 12: C, D).

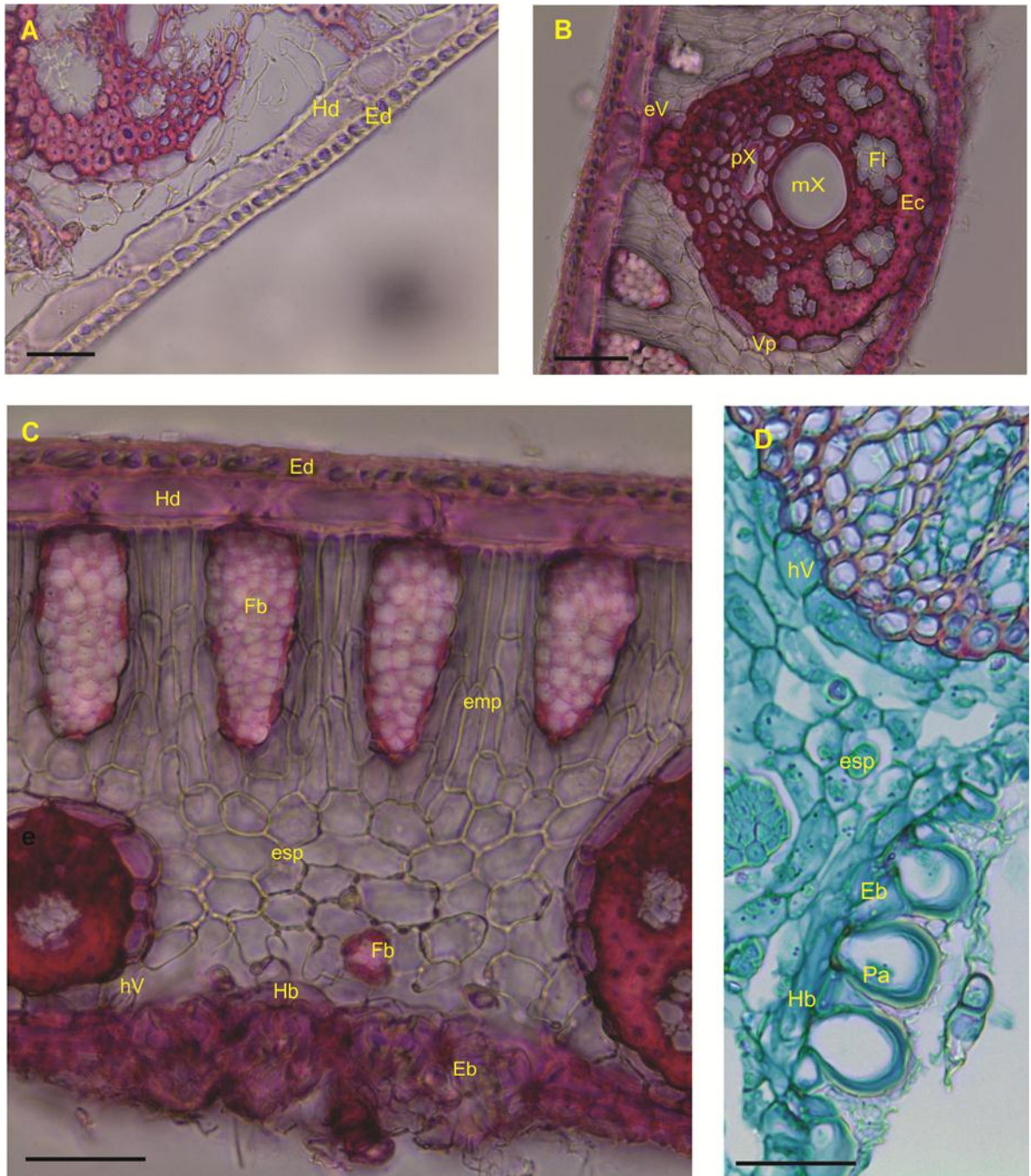


Figura 8. Sección transversal de la lámina de *Astrocarylum chambira*. A. Detalle de la epidermis adaxial, B. Haz vascular mayor, C. Lámina foliar (Hoja abierta); D. Detalle de la epidermis abaxial con papilas muy desarrolladas (Cogollo). Abreviaturas: Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, Ec= esclerenquima, eV= Extensión de la vaina, Fb= Fibras no vasculares, FI= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, hV= haz vascular menor, mX= Metaxilema, Pa= Papila, pX= Protaxilema, Vp= Vaina parequimática externa. Aumento: 400X. Barra: 40 μ m en A, C y D; 50 μ m en B.

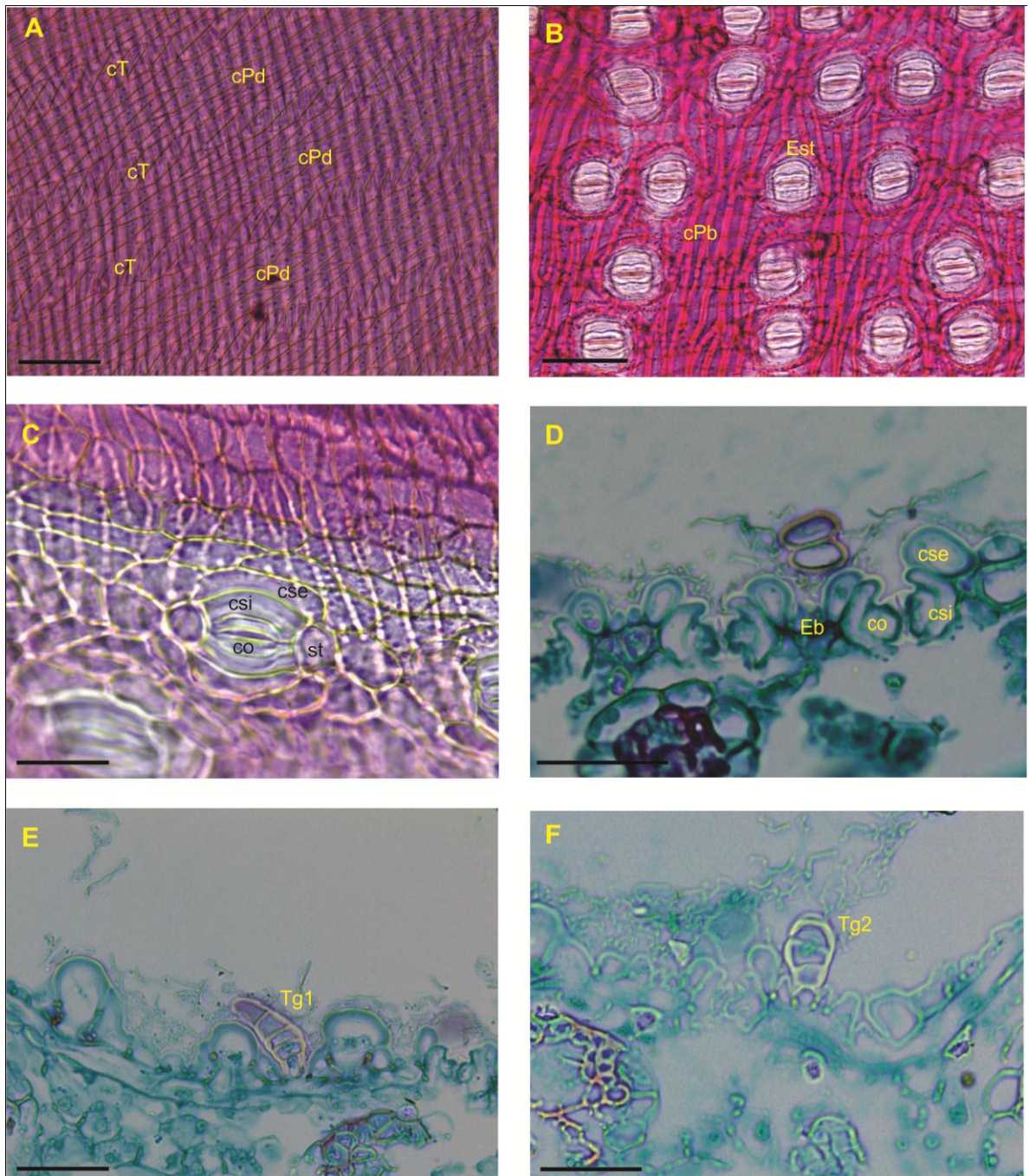


Figura 9. Epidermis de *Astrocarium chambira*. Vista superficial: A. Epidermis adaxial, B. Epidermis abaxial, C. Estoma (Hoja abierta); Sección transversal: D. Estomas, E. Tricoma cónico pluricelular uniseriado, F. Tricoma glandular pluricelular obovado (Cogollo). Abreviaturas: cPb= Célula epidérmica poligonal alargada abaxial, cPd= Célula epidérmica poligonal alargada adaxial, cT= Célula epidérmica trapezoidal alargada, Est= Estoma, Eb= Epidermis abaxial, co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, st= Célula subsidiaria terminal, Tg1= Tricoma cónico pluricelular uniseriado, Tg2= Tricoma glandular pluricelular uniseriado obovado. Aumento: 400X. Barra: 45 µm en A, 50 µm en B, 30 µm en C, D, E y F.

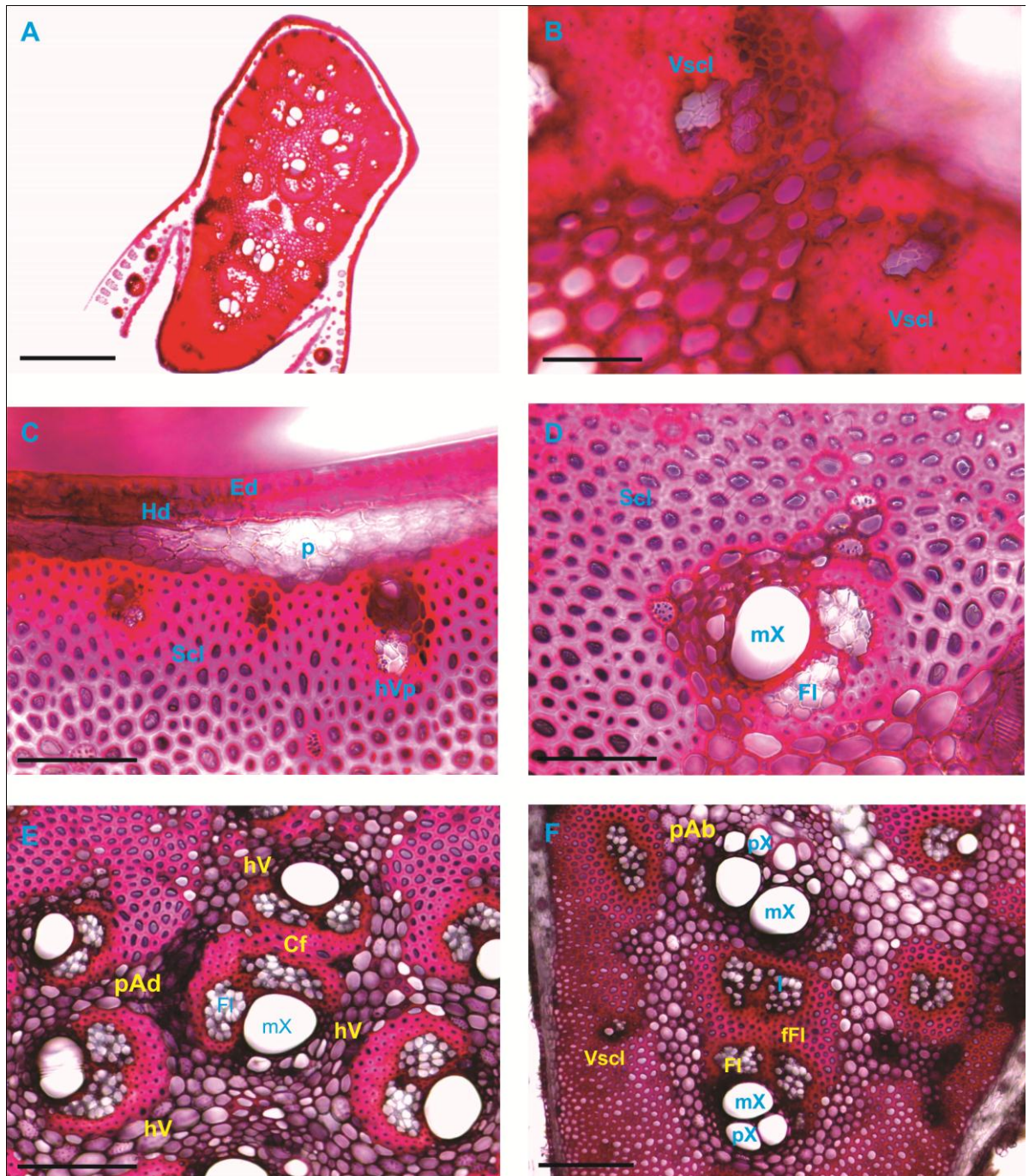


Figura 10. Sección transversal de la nervadura principal de *Astrocaryum chambira*. A. Vista panorámica de la nervadura principal (Cogollo); B. Detalle de la interrupción de la vaina esclerenquimática (Hoja abierta); C. Haces vasculares colaterales pequeños, D. Haz vascular colateral mediano, E. Parénquima incoloro adaxial con haces vasculares colaterales asociados en pares por un casquete de fibras, F. Parénquima incoloro abaxial con haces vasculares dispuestos en línea vertical separados por cuatro paquetes de floema (Cogollo). Abreviaturas: Cf= Casquete de fibras, Ed= Epidermis adaxial, FI= Floema, fFI= Fibras floemáticas, Hd= Hipodermis adaxial, hV= Haz vascular, hVp= Haz vascular pequeño, mX= Metaxilema, p= Parénquima, pAb= Parénquima abaxial, pAd= Parénquima adaxial, pX= Protoxilema, Scl= Esclerenquima, Vscl= Vaina esclerenquimática, Aumento: 40X en A; 400X en B, C, D, E y F. Barra: 500 μ m en A; 50 μ m en B; 80 μ m en C y D; 160 μ m en E y F.

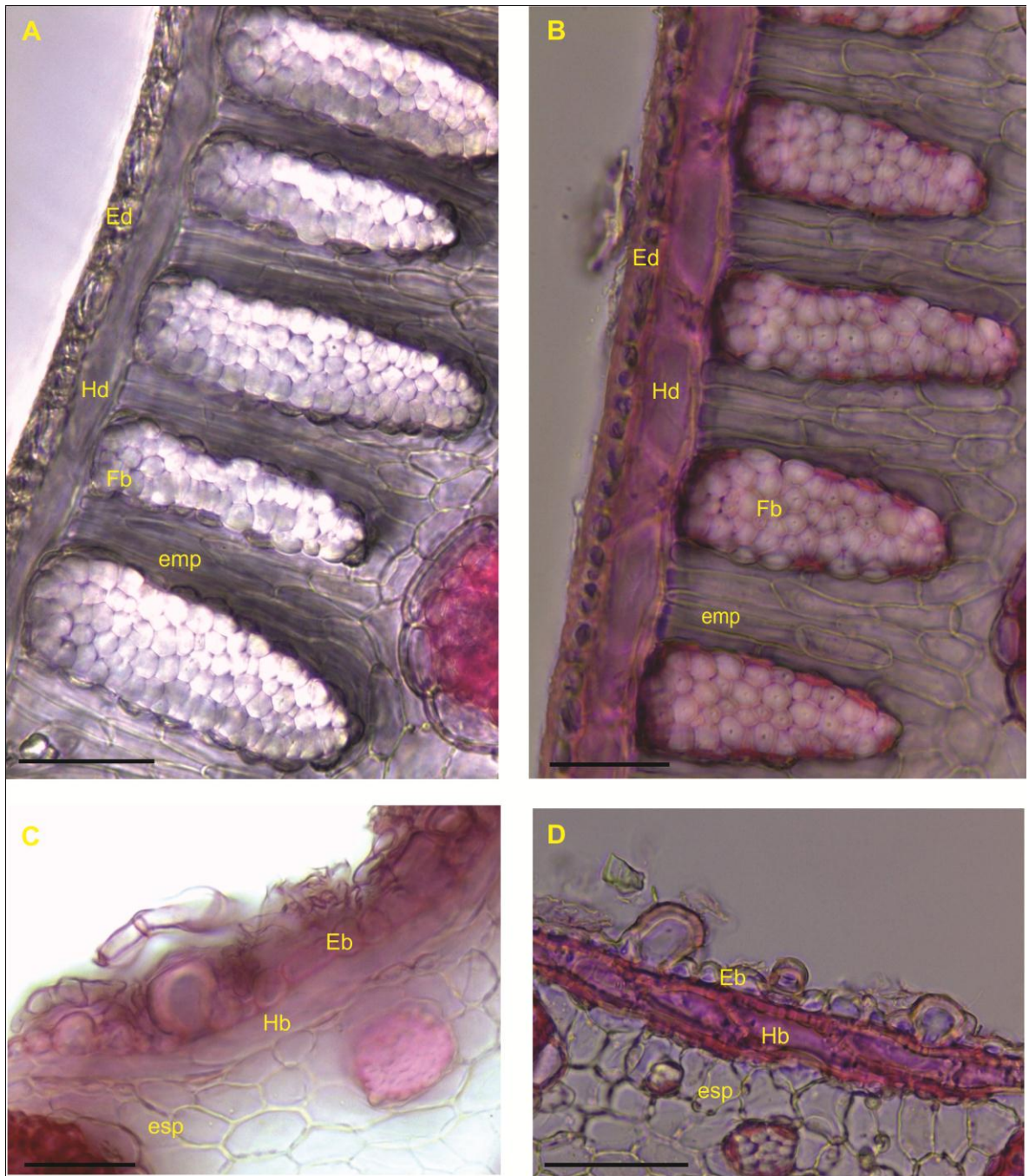


Figura 11. Caracteres diferenciales cualitativos de la lámina de *Astrocaryum chambira*. Hipodermis adaxial: A. formada por células con paredes ligeramente engrosadas (Cogollo), B. formada por células fuertemente engrosadas (Hoja abierta); Hipodermis abaxial: C. formada por células con paredes ligeramente engrosadas (Cogollo), D. formada por fibras con paredes fuertemente engrosadas y lignificadas (Hoja abierta). Abreviaturas: Ed= Epidermis adaxial, Eb= Epidermis abaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, Fb= Fibras no vasculares, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial. Aumento: 400X. Barra: 40µm en A, B, C y D.

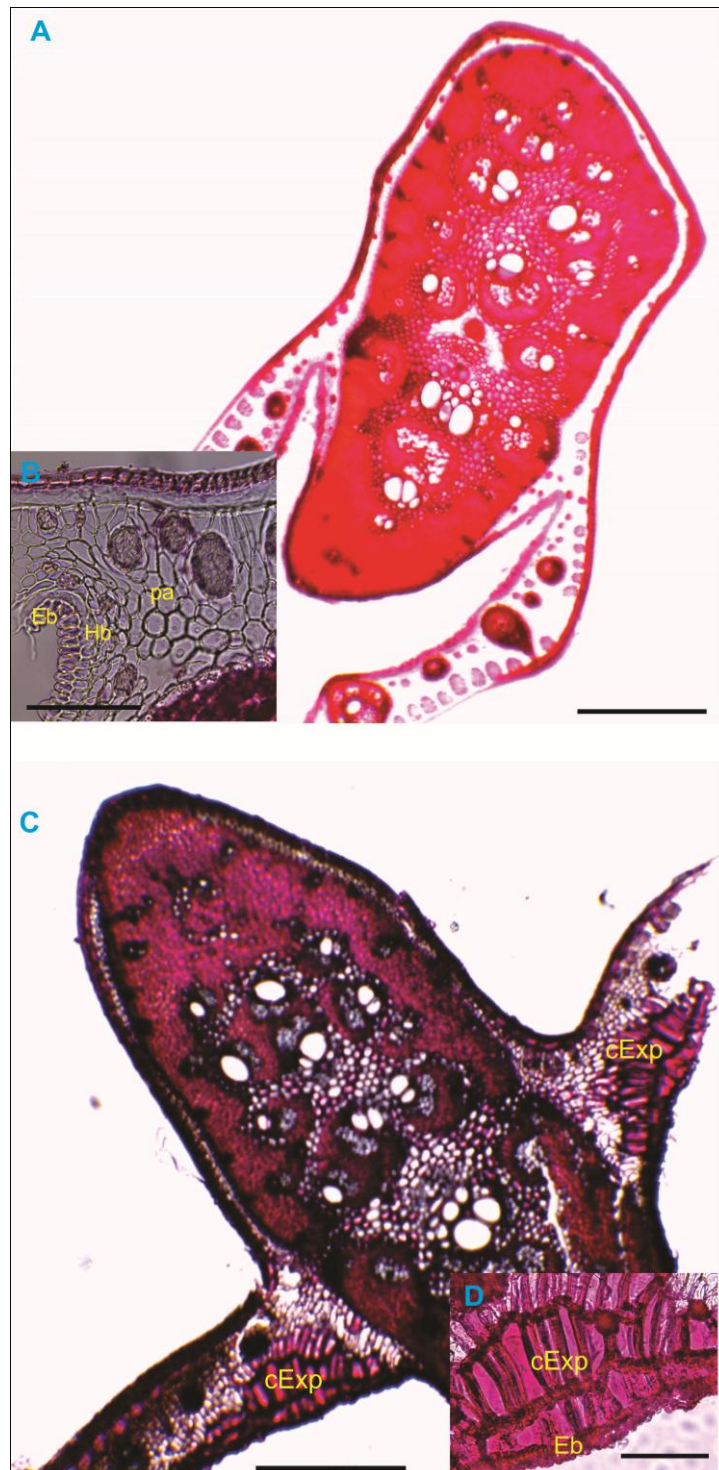


Figura 12. Carácter diferencial cualitativo de la nervadura principal de *Astrocarium chambira*. A. Nervadura principal del cogollo, B. Detalle del punto de unión entre la nervadura principal y la lámina, C. Nervadura principal de la hoja abierta, D. Detalle de las células de expansión. Abreviaturas: cExp= Células de expansión, Eb= Epidermis abaxial, Hb= Hipodermis abaxial. Aumento: 40X en A y C; 400X en B y D. Barra: 400 μ m en A y C, 100 μ m en B y D.

5.4. Caracteres anatómicos diferenciales cuantitativos

El análisis estadístico (ANOVA de un factor) de los datos cuantitativos de los caracteres anatómicos en sección transversal (Tabla 3) y en vista superficial (Tabla 4) para el cogollo y hoja abierta nos dieron los siguientes resultados.

En sección transversal, los caracteres anatómicos de la lámina que presentaron una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre las dos fases son: el espesor de la lámina ($205,52 \pm 25,12 \mu\text{m}$), el espesor del parénquima en empalizada ($89,98 \pm 13,88 \mu\text{m}$), el espesor del parénquima esponjoso ($67,56 \pm 13,17 \mu\text{m}$), la longitud del paquete de fibra no vascular (adaxial) ($88,9 \pm 16,28 \mu\text{m}$), el espesor de la hipodermis adaxial ($13,80 \pm 3,00 \mu\text{m}$), el espesor de la hipodermis abaxial ($10,28 \pm 3,70 \mu\text{m}$), el espesor de la epidermis adaxial ($8,84 \pm 1,75 \mu\text{m}$). Teniendo así al espesor de la epidermis abaxial ($9,18 \pm 1,54 \mu\text{m}$) como único carácter que no presentó una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre ambas fases dentro de este grupo de caracteres (Tabla 5, Figs. 13 y 14).

En vista superficial, los caracteres anatómicos de la lámina que presentaron una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre las dos fases son: el diámetro mayor del estoma ($71,12 \pm 9,27 \mu\text{m}$), el diámetro mayor de la célula epidérmica poligonal alargada adaxial ($51,58 \pm 6,92 \mu\text{m}$) y la densidad estomática ($205,17 \pm 32,64$ estomas/ mm^2). Dentro de los caracteres que no presentaron una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre ambas fases en este grupo de caracteres tenemos: al diámetro mayor de la célula epidérmica poligonal alargada abaxial ($51,93 \pm 9,86 \mu\text{m}$) y al diámetro mayor de la célula epidérmica trapezoidal alargada adaxial ($47,55 \pm 7,50 \mu\text{m}$) (Tabla 6, Fig. 15).

Tabla 5. Datos Comparativos de los caracteres anatómicos de la hoja en sección transversal en los estadios de desarrollo “cogollo” y “hoja abierta” de *Astrocaryum chambira*. (N=25; * Diferencia significativa $p < 0.05$).

Estadio	Cogollo				Hoja abierta				Promedio total
	Promedio	D.S.	Min	Max	Promedio	D.S.	Min	Max	
Carácter anatómico									
Espesor de la lámina (μm)*	189,08	25,36	141	232	221,96	9,08	203	238	205,52
Espesor del parénquima en empalizada (μm)*	83,20	14,09	56	106	96,76	9,96	73	114	89,98
Espesor del parénquima esponjoso (μm)*	61,76	12,77	38	87	73,36	11,01	49	89	67,56
Longitud del paquete de fibra no vascular (adaxial) (μm)*	80,48	16,25	40	109	97,44	11,29	75	123	88,96
Espesor de la hipodermis adaxial (μm)*	12,08	1,73	9	16	15,52	3,04	9	23	13,80
Espesor de la hipodermis abaxial (μm)*	7,72	1,28	5	11	12,84	3,56	7	25	10,28
Espesor de la epidermis adaxial (μm)*	9,92	1,32	7	12	7,76	1,45	5	10	8,84
Espesor de la epidermis abaxial (μm)	9,56	1,26	7	13	8,80	1,73	6	12	9,18

Tabla 6. Datos Comparativos de los caracteres anatómicos de la hoja en vista superficial en los estadios de desarrollo “cogollo” y “hoja abierta” de *Astrocaryum chambira*. (N=30; * Diferencia significativa p<0.05).

Estadio	Cogollo				Hoja abierta				Promedio total
	Promedio	D.S.	Min	Max	Promedio	D.S.	Min	Max	
Carácter anatómico									
D.M. del estoma (cara abaxial) (μm)*	74,57	9,00	61	96	67,67	8,32	56	85	71,12
D.M. célula epidérmica poligonal alargada abaxial (μm)	51,97	10,19	34	81	51,90	9,70	35	69	51,93
D.M. célula epidérmica poligonal alargada adaxial (μm)*	47,40	4,50	35	56	55,77	6,40	45	67	51,58
D.M. célula epidérmica trapezoidal alargada adaxial (μm)	47,10	7,99	33	63	48,00	7,10	36	61	47,55
Densidad estomática*	217,63	37,72	164	302	192,70	20,57	164	233	205,17

D.M.=Diámetro mayor

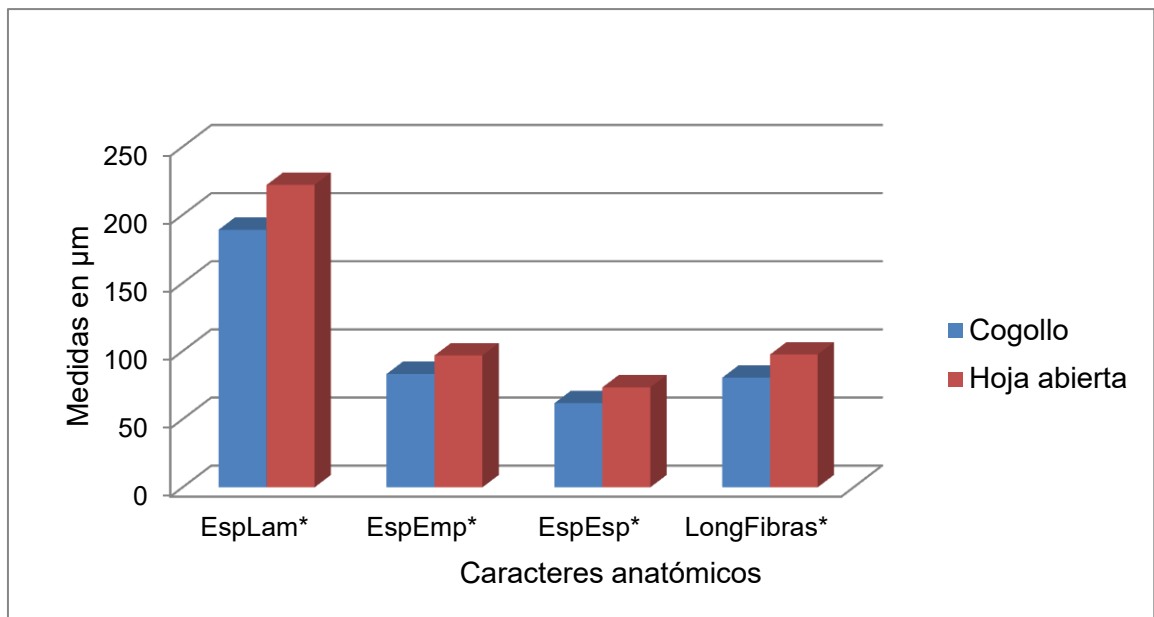


Figura 13. Representación gráfica de las medias de los caracteres anatómicos en sección transversal del cogollo y la hoja abierta de *Astrocaryum chambira* (N=25; * Diferencia significativa $p < 0.05$) (Parte I).

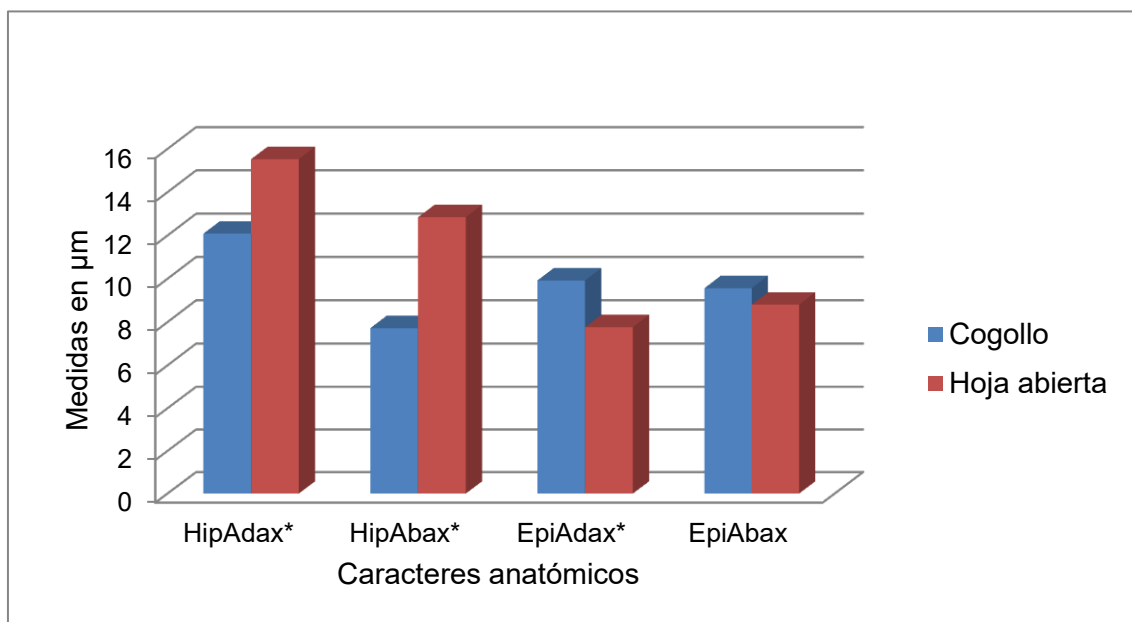


Figura 14. Representación gráfica de las medias de los caracteres anatómicos en sección transversal del cogollo y la hoja abierta de *Astrocaryum chambira* (N=25; * Diferencia significativa $p < 0.05$) (Parte II).

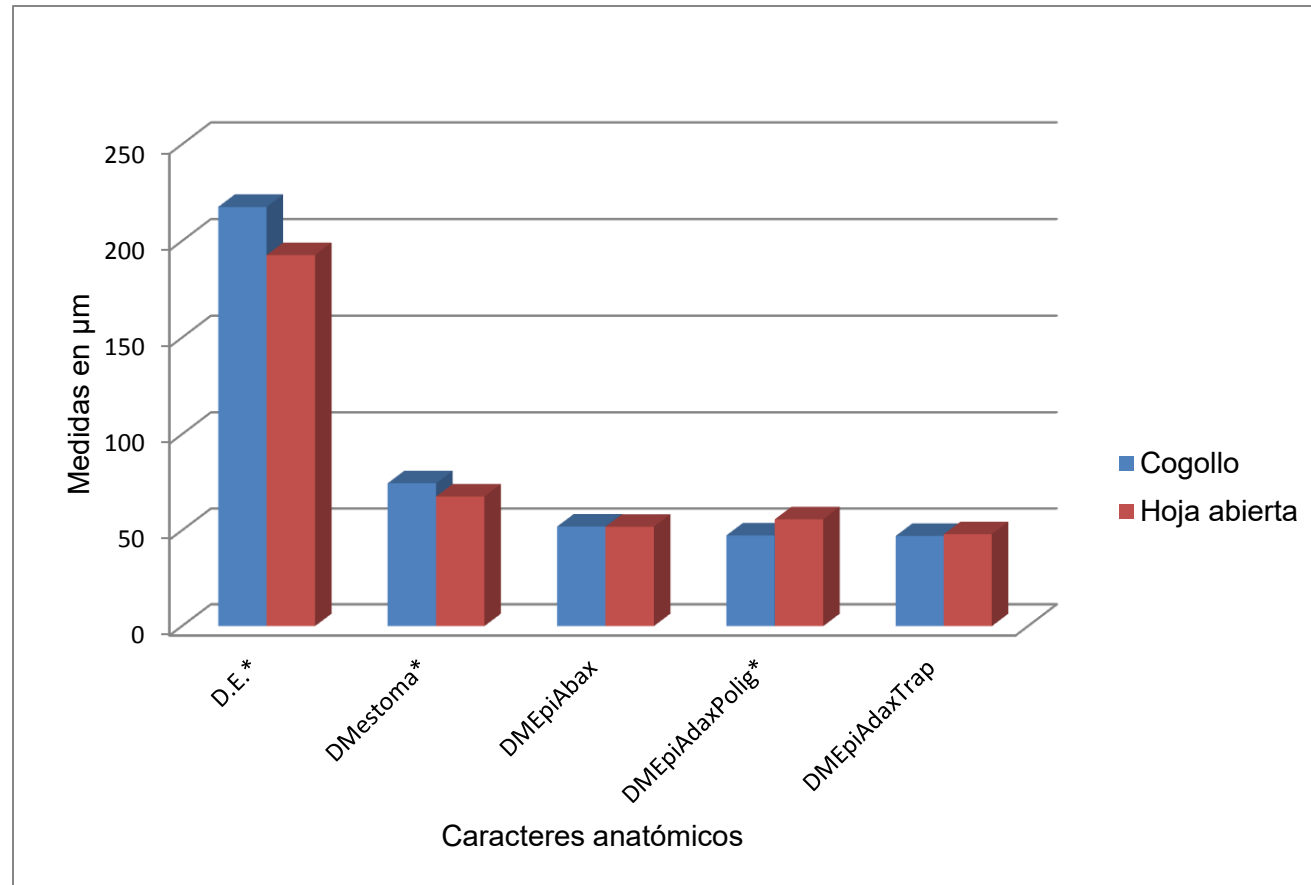


Figura 15. Representación gráfica de las medias de los caracteres anatómicos en vista superficial del cogollo y la hoja abierta de *Astrocaryum chambira* (N=30; * Diferencia significativa $p < 0.05$).

6. DISCUSIÓN

El género *Astrocaryum* Burret presenta distintos estadios de desarrollo (plántula, juvenil y adulto), en cada estadio se da una fase de expansión foliar, la cual es realizada por las hojas sin abrir, llamadas comúnmente cogollos o velas. Los cogollos de las plantas adultas de *Astrocaryum chambira* son utilizadas para la extracción de fibras, las cuales provienen exactamente de la epidermis adaxial, hipodermis adaxial y los paquetes esclerenquimáticos subyacentes (Millán, 1998).

Tomlinson (1961) señala, en relación al desarrollo de la hoja, que la segmentación de la lámina no ocurre en otros grupos de angiospermas, por ello las descripciones de la hoja en estadio plántula son importantes para poder establecer las diferencias que se producen en los estadios juvenil y adulto.

De la caracterización anatómica realizada para las fases cogollo y hoja abierta, se obtuvieron caracteres anatómicos comunes para ambas. Dentro de estos tenemos, en sección transversal; para la *lámina*: estomas ligeramente hundidos en relación a las células epidérmicas; la presencia de papilas en el lado abaxial; una hipodermis adaxial (13,80 μm) de mayor espesor que la hipodermis abaxial (10,28 μm); un mesófilo con dos o tres capas de parénquima en empalizada (89,98 μm) y tres, cuatro o cinco capas de parénquima esponjoso (67,56 μm); presencia de fibras no vasculares con forma obovada elongada (88,96 μm) hacia el lado adaxial; haz vascular mayor con forma elíptica, con uno o dos vasos grandes de metaxilema en la parte central del haz, cuatro o cinco vasos pequeños de protoxilema en la parte superior del metaxilema, floema con seis paquetes rodeando en forma de media luna al xilema, fibras vasculares abundantes en el extremo inferior del haz formando una media luna, extensión de la vaina del haz formada por fibras agrupadas y dos células cortas de parénquima; y para la *nervadura principal*: poco prominente en la cara abaxial (a 665 μm del nivel de la lámina inferior), más prominente en la cara adaxial (a 1238 μm del nivel de la lámina superior). En vista superficial, para la *lámina* tenemos: Estomas

(71,12 μm de diámetro mayor) presentes en la cara abaxial, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales, presencia de tricomas. Algunos de estos caracteres anatómicos difirieron de aquellos presentados por Millán (2009), quién trabajo con las plántulas de esta especie, dentro de estos caracteres están: en sección transversal: ausencia de papilas en el lado abaxial; haz vascular mayor con forma romboide, extensión de la vaina del haz ausente; en vista superficial: estomas al nivel de las células epidérmicas, formados por dos células subsidiarias, laterales a las oclusivas, sin subsidiarias terminales, tricomas ausentes. Estas diferencias anatómicas pueden reflejar la diferencia morfológica que presenta la hoja de *Astrocaryum chambira*, la cual desarrolla una lámina entera de ápice bifido en el estadio plántula y una lámina pinnada en estadio adulto.

Dentro de los caracteres anatómicos comunes entre el cogollo y la hoja abierta, se identificaron caracteres que corresponden a los caracteres comunes de las especies en estadio plántula del género *Astrocaryum* reportados por Millán & Kahn (2010), dentro de estos caracteres tenemos: *en la lámina* - estomas presentes sólo en el lado abaxial, hipodermis con una sola capa de células, epidermis adaxial con pared interna delgada, mesófilo formado por un parénquima en empalizada y esponjoso, vaina externa del haz formada por una capa de células de parénquima; y en la nervadura principal: el parénquima incoloro se localiza en la parte interna con paquetes vasculares colaterales, xilema compuesto de vasos de metaxilema y protoxilema, parénquima xilemático y fibras; floema compuesto de células cribosas y fibras floemáticas.

Millán (2009) reportó caracteres anatómicos de la hoja en plántulas que separan al género *Astrocaryum* de los otros géneros de la subtribu Bactridinae, tales como: vaina perivascular esclerificada discontinua (interrumpida por el parénquima), estomas con seis o dos células subsidiarias y células epidérmicas con forma poligonal

alargada, los cuales están también presentes en la hoja de la planta adulta de *A. chambira*.

Tomlinson (1961) definió dos tipos principales de tricomas para la subfamilia Arecoideae, el primer tipo se caracteriza por ser uniseriado y formado por células cortas, célula basal a veces inflada y poco esclerosada. El segundo tipo se caracteriza por expandirse formando hileras y presentar una base pluricelular elíptica esclerosada. Los tricomas presentes en la epidermis abaxial de las plantas adultas de *Astrocaryum chambira* presentan las características del primer tipo mencionado anteriormente, este está ausente en las plántulas de *A. chambira*. Por otro lado Ehleringer (1984), Fahn (1986) y Fahn & Cutler (1992) indicaron que las plantas que crecen en hábitats áridos tienden a tener hojas más pubescentes que plantas semejantes de hábitats más húmedos.

La hipodermis es un carácter anatómico que presenta una diferencia cualitativa y cuantitativa entre las fases cogollo y hoja abierta. En la hipodermis adaxial se observa el paso de células con paredes ligeramente engrosadas (cogollo) a fuertemente engrosadas (hoja abierta) con respecto a las células del mesófilo, con respecto al espesor de la hipodermis adaxial existe una diferencia significativa ($p < 0,05$) de las medias entre las fases, correspondiendo el valor más alto en promedio (15,52 μm) a la hoja abierta. En el caso de la hipodermis abaxial se observa un cambio mucho más severo, ya que las células que la conforman pasan de tener paredes externas e internas ligeramente gruesas respecto a las células del mesófilo (cogollo) a paredes fuertemente engrosadas y lignificadas por lo que se las denomina fibras (hoja abierta), con respecto al espesor de la hipodermis abaxial existe una diferencia significativa ($p < 0,05$) de las medias entre las fases, correspondiendo el valor más alto en promedio (12,84 μm) a la hoja abierta.

La lignificación de la hipodermis abaxial es mencionada por Tomlinson (1961, 1990), quién describe la presencia de una hipodermis formada por fibras en la descripción anatómica de *Astrocaryum sclerophyllum*.

Se observa claramente el mayor desarrollo de la hipodermis en la hoja abierta. Tomlinson (1990) observó que la hipodermis estaba a menudo ausente especialmente en palmeras que viven en sombra y muy bien desarrollada en las especies expuestas o en situaciones áridas.

La detención del crecimiento durante la maduración celular suele ser un proceso irreversible, atribuible a la pérdida de extensibilidad (plasticidad) de la pared. Dicha detención no se debe a un descenso de la presión de turgencia, sino a una rigidez mecánica de la pared celular (Kutschera, 1996). Toda una serie de modificaciones favorecen esta rigidez, entre ellas la formación de complejos más densos entre las hemicelulosas y la celulosa, la desesterificación de las pectinas, los enlaces cruzados más extensos de Ca^{2+} en las pectinas, los enlaces cruzados de las extensinas y la lignificación (Evert, 2008). Así Tomlinson (1990) también relacionó la ausencia de lignificación de la hipodermis con una posible correlación mecánica.

De esta manera una explicación a la dificultad en la extracción de las fibras no vasculares de la hoja abierta estaría relacionada al aumento de la lignificación y suberificación de los tejidos y células en el proceso de maduración de la hoja.

Sin embargo es posible extraer la fibra de las hojas adultas usando una técnica especial, donde las pinnas previamente secadas al sol son calentadas al fuego en medio líquido de 15-20 min, este proceso ablanda las pinnas facilitando la extracción de la fibra, sin embargo, esta fibra es utilizada para elaborar artículos diferentes a los elaborados a partir de las fibras extraídas del cogollo (Holm & Balslev, 1995).

Un segundo carácter diferencial cualitativo son las células de expansión, las cuales se encuentran sólo en las hojas abiertas, dispuestas en el lado abaxial a ambos

lados de la nervadura principal. Las células de expansión son desarrolladas en la lámina de todas las palmeras que empiezan su expansión en la madurez (Tomlinson 1990). Estas células son muy similares a las células que están situados en la base de los pinnas y espinas las cuales promueven su erguimiento (Buscalioni & Catalano, 1928; Rudolph, 1911). Su súbita y rápida expansión durante cierta etapa de desarrollo foliar provoca el despliegue del limbo (Evert, 2008).

El mesófilo presenta dos o tres capas de parénquima en empalizada (89,98 μm) y tres, cuatro o cinco capas de parénquima esponjoso (67,56 μm) para ambas fases. Sin embargo el espesor de estos tejidos mostraron una diferencia significativa ($p < 0,05$) de las medias entre las fases, correspondiendo los valores más altos en promedio a la hoja abierta, siendo las medias 96,76 μm para el parénquima en empalizada y 73,36 μm para el parénquima esponjoso.

El parénquima es la sede principal de actividades esenciales tales como la fotosíntesis, la asimilación, la respiración, el almacenamiento, la secreción y la excreción (Evert, 2008). Tomlinson (1961) consideró en términos generales que la estructura del clorénquima es un carácter plástico en las palmeras. Barfod (1988) concluye que las capas en empalizada son más o menos conspicuamente diferenciadas de acuerdo a la exposición al sol. De esta manera la expansión del mesófilo (parénquima en empalizada y parénquima esponjoso) en las hojas abiertas, permite una captación de radiación solar eficaz (parénquima en empalizada) y una mejor difusión de los gases (parénquima esponjoso).

La longitud de los paquetes de fibras no vasculares presentó una diferencia significativa ($p < 0,05$) de las medias entre las fases cogollo y hoja abierta, correspondiendo el valor más alto en promedio (97,44 μm) a la hoja abierta.

El aumento en longitud de las fibras no vasculares en el estadio hoja abierta está relacionado al aumento del diámetro de las fibras producto del desarrollo de las

mismas. El aumento en longitud gradual de las fibras del floema primario supone un desarrollo muy complicado de la pared secundaria. Durante el crecimiento simplástico de la fibra la pared es delgada. A continuación, cuando la fibra comienza a crecer intrusivamente, sólo las paredes de los extremos permanecen delgadas, y la formación de la pared secundaria tiene lugar a partir de la mitad de la fibra y de ahí hacia las partes de la misma que han cesado su elongación (Fahn, 1978).

El diámetro mayor de la célula epidérmica poligonal alargada adaxial presentó una diferencia significativa ($p < 0,05$) de las medias entre las fases cogollo y hoja abierta, correspondiendo el valor más alto en promedio ($55,77 \mu\text{m}$) a la hoja abierta.

Así mismo tenemos que la expansión o extensión de la pared celular es un proceso complejo que precisa de respiración, síntesis de polisacáridos y proteínas, relajamiento de la estructura de la pared y presión de turgencia (Darley et al., 2001). Las paredes de las células en crecimiento muestran una extensión constante y muy duradera, que recibe el nombre de fluencia (*creep*) (Shieh & Cosgrove, 1998)

Passos & Mendonca (1998) encontraron que la sinuosidad de la pared de la célula epidérmica está directamente ligada a la exposición de las plantas al sol o sombra y que el engrosamiento de las paredes de estas células puede estar relacionado la alta intensidad luminosa. Para Alquini et al. (2003), la sinuosidad de la pared anticlinal está especialmente relacionada con el ambiente en que la hoja se desarrolla. Por otro lado las paredes de las células epidérmicas se presentan más engrosadas en hojas expuestas directamente al sol y sinuosas en las hojas del sotobosque, mostrando así que las condiciones del ambiente como la radiación solar influyen en el crecimiento y desarrollo de los tejidos vegetales (Santiago et al. 2001).

La densidad estomática presentó una diferencia significativa ($p < 0,05$) de las medias entre las fases cogollo y hoja abierta, correspondiendo el valor más alto en promedio ($217,63 \text{ estomas/mm}^2$) al cogollo. Así mismo Chaimsohn et al. (2008)

evaluaron la densidad estomática en seis fases de desarrollo de la hoja de individuos juveniles de *Bactris gasipaes*, encontrando que en la superficie abaxial la densidad estomática se reduce de acuerdo al desarrollo de la hoja.

Los estomas tienen una función esencial en el mantenimiento de la homeostasis de la planta, especialmente en la regulación de la pérdida de vapor de agua y el ingreso de CO₂ (Flores-Vindas, 1999). Normalmente las palmeras presentan una densidad estomática que oscila entre 150 a 180 estomas mm⁻² (Larcher 1995). La frecuencia o densidad estomática, varía con las condiciones ambientales por lo que puede diferir entre plantas de la misma especie, entre hojas de la misma planta y entre sectores de una misma hoja (Esau, 1972; Brownlee, 2001).

La expansión de área foliar aumenta la asimilación de CO₂, ya que se amplía el área foliar disponible para la intercepción de luz, afectando la tasa de crecimiento relativa (Lambers & AL., 1998).

7. CONCLUSIONES

El estudio comparativo de la anatomía foliar en dos fases de desarrollo (cogollo y hoja abierta) de *Astrocaryum chambira* conduce a las siguientes conclusiones:

Ambas fases de desarrollo, presentan varios caracteres anatómicos comunes en la lámina y la nervadura principal: tales como la forma de las células epidérmicas abaxial y adaxial, la presencia de una capa de células hipodérmicas hacia ambas superficies, el número de capas del parénquima clorofiliano en empalizada y esponjoso, la forma y distribución de las fibras no vasculares y de los haces menores, el número de paquetes de floema y vasos de metaxilema en los haces mayores.

Las diferencias anatómicas entre ambas fases de desarrollo se evidencian principalmente en caracteres cuantitativos como: el espesor de la epidermis, hipodermis y de los tejidos fotosintéticos, la longitud de las células epidérmicas y de los paquetes de fibras no vasculares (adaxial). Presentan tres caracteres cualitativos que los diferencian, el engrosamiento de la pared celular de la hipodermis adaxial, la lignificación de la hipodermis abaxial y el desarrollo de las células de expansión en la hoja abierta.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M. R. T.; COSTA, C. G. & BARROS, C. F. Epiderme. In: GLÓRIA, B. A. & GUERREIRO, S. M. C. (Eds.). *Anatomia Vegetal*. UFV: Viçosa, 2006, p. 87-107.
- ARCHER, T.C. & HOOKER, W.J. On two fibers from Brazil; with a note by Sir W.J. Hooker. Hooker's J. Bot. and Kew GARD. *Miscellany*. 1855, vol. 7, p. 84-87.
- BARBOSA RODRIGUES J. Sertum Palmarum Brasiliensium, ou relation des palmiers nouveaux du Brésil, découverts, décrits et dessinés d' après nature. Imprimerie Monnom, Bruxelles. 1903, vol. 2, nº 1, p. 1-140.
- BARFOD, A. Leaf anatomy and its significance in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Nord. J. Bot.* 1988, vol. 8, nº 4, p. 341-348.
- BARFOD, A. A monographic study of the subfamily phytelephantoideae (Arecaceae). *Opera Bot.* 1991, vol.105, p. 1-73.
- BORCHSENIUS, F. & BERNAL, R. Aiphanes (Palmae). *Flora Neotropica*. 1996, vol. 70, p. 1-94.
- BORGTOFT PEDERSEN, H. Mocoira palm-fibers: use and management of *Astrocaryum standleyanum* (Arecaceae) in Ecuador, *Econ. Bot.* 1994, vol. 48, p. 310-325.
- BROWNLEE, C. The long and the short of stomatal density signals. *Trends Plant Sci.* 2001, Vol. 6, p. 441-442.
- BURRET, M. Die Palmengattung *Astrocaryum* G. F. W. Meyer. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 1934, vol. 35, p. 114-158.
- CHAIMSOHN, F.H.; MONTIEL, M.; VILLALOBOS, E. & URPI, J.M. Anatomía micrográfica del folíolo de la palma neotropical *Bactris gasipaes* (Arecaceae). *Rev. Biol. Trop.* 2008, vol. 56, nº 2, p. 951-959.

- CRONQUIS, A. *The Evolution and classification of Flowering Plants*. 2nd ed. New York, Allen Press, 1988. 555 p. ISBN. 0-89327-332-5.
- D'AMBROGIO, A. *Manual de técnicas en histología vegetal*, 1ra ed. Buenos Aires, Hemisferio Sur S.A., 1986. 81 p. ISBN: 950-504-360-0.
- DRANSFIELD, J.; UHL, N.W.; ASMUSSEN, C.B.; BAKER, W.J.; HARLEY, M.M. & LEWIS, C.E. 2005. *A new phylogenetic classification of the palm family, Areaceae*. *Kew Bull.* 2005, vol. 60, p. 559-569.
- DRANSFIELD, J.; RAKOTOARINIVO, M.; BAKER, W.J.; BAYTON, R.P.; FISHER, J.B.; HORN, J.W.; LEROY, B. & METZ, X. A new Coryphoid palm genus from Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 2008, vol. 156, p. 79-91.
- EHLERINGER, J. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. En: RODRIGUES, E.; HEALEY, P. L. & MEHTA, I. (edit.). *Biology and Chemistry of Plant Tricomes*. Nueva York: Plenum Press, 1984, p. 113-132.
- EVERT, R. *Esau Anatomía vegetal: Meristemas, células y tejidos de las plantas-su estructura, función y desarrollo*. 3era ed. Barcelona: Omega, S.A., 2008. 614 p. ISBN. 978-84-282-1443-3
- ESAU, K. 1972. *Anatomía Vegetal*. 2da ed. Barcelona: Ediciones Omega, 1972. 779 p.
- FAHN, A. Structural and functional properties of tricomnes of xeromorphic plants. *Ann. Bot.* 1986, Vol.57, p. 631-637.
- FAHN, A. *Anatomía vegetal*. 1era ed. Madrid: H. Blume Ediciones, 1978, 643 p. ISBN. 84-7214-147-0
- FAHN, A. & CUTLER, D.F. *Xerophytes*. 1ra ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart. 1992, 176 p. ISBN: 978-3-443-14019-9.
- FLORES-VINDAS, E. *La planta: estructura y función*. 1era ed. Cartago: editorial tecnológica de Costa Rica., 1999. 501 p. ISBN. 9968-801-01-1

- FERREIRA, E. The phylogeny of pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) and allied species. *Mem. New York Bot. Gard.* 1999, vol. 83, p. 225-236.
- GALLEGO ACEVEDO, L.M. El tejido en chambira una actividad que une más que sogas. *Boletín de Antropología.* 2005, vol. 19, p. 164-185.
- GLASSMAN, S.F. Systematics studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. *Am. J. Bot.* 1972, vol. 59, nº 8, p. 775-788.
- GÓMEZ, D.; LEBRUM, L.; PAYMAL, N. & SOLDI, A. 1996. Palmas útiles en la Provincia de Pastaza, Amazonia Ecuatoriana. Manual práctico. Serie Manuales de plantas útiles amazónicas, nº 1, Quito.
- GOULDING, M. & SMITH, N. Palmeras Centinelas para la Conservación de la Amazonía. Lima-Perú. 2007. 356 p. ISBN: 978-9972-2974-1-0.
- HENDERSON, A. *Of The Amazon*. Oxford University Press. 1995. 362p.
- HENDERSON, A. A phylogenetic análisis of the Euterpeinae (Palmae; Arecoideae; Arecaceae) based on morphology and anatomy of palm seedlings. *The Botanical Review.* 1999, vol. 72, nº 4, p. 273-329.
- HENDERSON, F.M. Morphology and anatomy of palm seedlings. *The Botanical Review.* 2006, vol. 72, nº 4, p. 273-329. ISBN: 0-19-508311-3.
- HENDERSON, A. & GALEANO, G. *Euterpe, Prestoea, y Neonicholsonia* (Palmae: Euterpeinae). *Flora Neotropica.* 1996, vol. 72, p. 1-90.
- HOLM JENSEN, O. & BALSLEV, H. Ethnobotany of the fiber palm *Astrocaryum chambira* (Arecaceae) in Amazonian Ecuador. *Econ. Bot.* 1995, vol. 49, p. 309-319.
- KAHN, F. Ecology of Economically Important Palms in Peruvian Amazonia. *Advances in Economy Botany.* 1988, vol. 6, p. 42-49.
- KAHN, F. Las Palmeras del Arborétum Jenaro Herrera (Provincia de Requena, Departamento de Loreto, Perú). Estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonia peruana. XVII. *CANDOLLEA.* 1990, vol. 45, p. 341-362.

- KAHN, F. *Les palmiers de l' Eldorado*. Orstom éditions, 1997. 252 p. ISBN: 2-7099-1359-3.
- KAHN, F. Ecology and economically important palms in Peruvian Amazonia. *Adv. Econ. Bot.* 1998, vol. 49, p. 42-49.
- KAHN, F. El género *Astrocaryum* (Arecaceae). *Rev. peru. biol.* 2008, vol. 15, nº 1, p. 031-048.
- KAHN, F. & J.-J de GRANVILLE. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer Verlag, Berling 1992, 226p.
- KAHN, F. & MILLÁN, B. *Astrocaryum* (Palmae) in Amazonia a preliminary treatment. *Bull. Inst. fr. Études andines*. 1992, vol. 22, nº 2, p. 459-531.
- KAHN, F & MOUSSA, F. *Las palmeras del Perú*. F. Kahn. 1era ed. Lima. IFEA. 1994. 180 p. ISSN 0768-424X.
- KAHN, F. & SECOND, G. The genus *Astrocaryum* in Amazonia: classical classification and DNA analisis. *Men. N.Y. Bot. Gard.* 1999, vol. 83, p. 179-184.
- KUTSHERA, U. Cessation of cell elongation in rye coleoptiles is accompanied by a loss of cell-wall plasticity. *J. Exp. Bot.* 1996, Vol. 47, p. 1387-1394.
- LAMBERS, H.; CHAPIN F.S. & PONS, T.L. *Plant physiological ecology*. New York: Springer-Verlag. 1998, 540 pp.
- LARCHER, W. *Physiological plant ecology*. 3era ed. Nueva York: Springer, 1995. 513 p.
- MARTIUS, C.F.P, Von. *Historia Naturalis Palmarum*, 3 vols. 1823. Munich.
- MEJÍA, K. Las palmeras en los mercados de Iquitos. *Bull. Inst. fr. Études andines*. 1992, vol. 22, nº 2, p. 755-769.
- MEJÍA, K. Utilization of palms in eleven Mestizo villages of the Peruvian Amazon (Ucayali River, Department of Loreto). *Adv. Econ. Bot.* 1988, vol. 6, p. 130-136.

- METCALFE, C.R. & CHALK, L. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol II. London: 4ta ed. Oxford University Press, 1957. 1459 p.
- MILLÁN, Betty. “Estudio Etnobotánico y Taxonómico de Especies Amazónicas del genero *Astrocaryum* (ARECACEAE) Loreto y Madre de Dios. Asesor: Kahn, Francis. Tesis Magister en Botánica Tropical, Mención Etnobotánica. UNMSM, EAP Ciencias Biológicas, Lima, 1998.
- MILLÁN, Betty. “Anatomía Foliar de los géneros *Astrocaryum* y *Hexopetium* (Areaceae) y su Implicancia en la Sistemática”. Asesor: Kahn, Francis. Tesis Doctor en Ciencias Biológicas. UNMSM, EAP Ciencias Biológicas, Lima, 2009.
- MILLÁN, Betty & KAHN, Francis. Caracterización de la anatomía foliar de las especies de *Astrocaryum* y *Hexopetium* (Arecaceae). *Rev. peru. biol.* 2010, Vol. 17, n° 1, p. 81-94.
- MORAES, R.M. *Allagoptera* (Palmae). 1996. *Flora Neotropica*. 1996, vol. 73, p. 1-35.
- NIE, N.H.; HULL, C.H. & BENT, D.H. *SPSS (Statistical Package for the Social Sciences)* [en línea]. Versión 18: National Opinion Research Center, Universidad de Chicago, 1975 [ref. de 3 de diciembre de 2010]. Disponible en: <http://www.spss.com/software/statistics/>.
- PASSOS, M.A.B. & MENDONCA, M.S. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em tres fases de desenvolvimento, *Act. Amaz.* 2006, vol. 36, n° 4, p. 431-436.
- PÉREZ, M. & REBOLLAR, S. Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de *Sabal* (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México, *Rev. Biol. Trop.* 2003, vol. 51, n° 2, p. 300-344.
- PINHEIRO, C.U.B. & BALIK, M.J. Brazilian palms. Notes on their uses and vernacular names, compiled and translated from Pio Corrêa's “Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas”, With updated nomenclature

and added illustrations. Contributions from the New York Botanical Garden. 1987, vol. 17.

- RILLO, E.P.; PABLEO, G.O. & PRICE, W.C. An anatomical study of coconut leaves from healthy trees and those affected by cadang-cadang. *Bull. Torr. Bot. Club*. 1972, vol. 99, nº 6, p. 271-277.
- RODRÍGUEZ, M.F. & ASCHERO, C.A. *Acromia chunta* (Arecaceae) raw material for cord making in the Argentinean Puna. *Journal of Archaeological Science*. 2005, vol. 32, p. 1534 – 1542.
- ROJAS, R.R. Aspectos morfológicos de la chambira (*Astrocaryum chambira*) en áreas libres y boscosas de Jenaro Herrera- Rio Ucayali. *Folia Amazonica*. 1992, vol. 4, nº 2, p. 45-51.
- SANTIAGO, E.J.A.; PINTO, J.E.B.P.; CASTRO, E.M.; LAMEIRA, O.A. & CONCEIÇÃO, H.E.O. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C. DC.) sob diferentes condições de luminosidade. *Ciências agrotécnicas*. 2001, Vol. 25, nº 5, p. 1035-1042.
- SCHULTER, U.B.; FURCH, B. & JOLY, C.A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia, *Biotropica*. 1993, vol. 25, nº 4, p. 384-396.
- SCHULTES, R.E. Promising structural fiber palms of the Colombian Amazon. *Principes*. 1977, vol. 21, p. 72-82.
- SHIEH, M.W. & COSGROVE, D.J. Expansins. *J. Plant Res.* 1998. Vol. III, p. 149-157.
- TOMLINSON, P.B. *Anatomy of the Monocotyledons. II. Palmae*. Metcalfe (edit.). 1ra ed. London, Oxford University Press, 1961. 443 p.
- TOMLINSON, P.B. *The structural biology of palms*. 1ra ed. New York, Oxford University Press, Oxford. 1990, 465p. ISBN: 0-19-854572-X

- UHL, N.W. Leaf anatomy in the species of *Hyophorbe* (Palmae). *Gentes Herbarium*. 1978, vol. 11, n° 4, p. 268-283.
- UHL, N.W. & DRANSFIELD J. *Genera palmarum; a classification of palms based on the work of H.E. Moore Jr.* Bailey Hortorium and International Palm Society, Allen Press, Lawrence, Kansas, 1987. 610 p. ISBN. 0-935868-30-5.
- VORMISTO, J. Making and Marketing Chambira Hammocks And Bags In The Village of Brillo Nuevo, Northeastern Peru. *Economic Botany*. 2002, vol. 56, n° 1, p. 27-40.
- WESSELS BOER, J.G. *The indigenous palms of Suriname*. E.J. Brill, Leiden, 1965.
- WHEELER, M.A. Siona use of chambira palm fiber. *Econ. Bot.* 1970, vol. 24, p. 180-181.

GLOSARIO

Adaxial – Con respecto a la hoja, la cara superior o ventral, el haz.

Abaxial – Opuesto a adaxial, cara inferior o dorsal, el envés.

Auct. – Significa que el nombre de la especie ha sido mal aplicado.

Casquete del haz – Parénquima esclerenquimático o colenquimático que aparece como un casquete sobre el lado del xilema o floema de un haz vascular.

Célula subsidiaria – Célula epidérmica asociada con un estoma y distinguible, por lo menos morfológicamente de las células epidérmicas que componen la masa fundamental del tejido. También llamada *célula accesoria*, *adicional*, *adjunta* o *anexa*.

Célula oclusiva – Par de células que determinan el poro estomático y hacen que el poro se abra y se cierre debido a cambios de turgencia. También llamada *célula de guarda*.

Crecimiento simplástico - cuando el crecimiento de una célula se produce al unísono con el de las células vecinas.

Crecimiento intrusivo - Cuando es disparejo con las células vecinas, cuando el elemento se abre camino entre ellas; las paredes de las células contiguas se separan como durante la formación de espacios intercelulares.

Cutícula – Capa de material graso o céreo que se halla en las paredes externas de las células epidérmicas y que se compone de cutina y cera.

Epidermis – Capa externa de células de la planta, de origen primario.

Estegmatos – Células asociadas a fibras en las que se adosan cuerpos de sílice.

Esclerenquima – Tejido compuesto por células esclerenquimáticas.

Estoma – Abertura de la epidermis de las hojas y tallos que está limitada por dos células oclusivas y que sirve para el intercambio de gases.

Fibra – Célula esclerenquimática alargada, con pared secundaria lignificada o no; puede tener un protoplasto vivo en la madurez o no tenerlo.

Floema – Principal tejido conductor del alimento de la planta vascular, compuesto fundamentalmente de elementos cribosos.

Haz vascular – Parte del sistema vascular semejante a un cordón y compuesta de xilema y floema.

Haz vascular colateral – Haz que tiene floema sólo en un lado del xilema, generalmente el abaxial.

Hipodermis – Capa o capas de células situada por debajo de la epidermis y diferentes de las células del tejido fundamental subyacente.

Idioblasto – célula que se diferencia marcadamente por su forma, tamaño o contenido de las otras células del mismo tejido.

Meato – Espacio intercelular

Mesófilo – Parénquima fotosintético de la lámina foliar situado entre las dos epidermis.

Metaxilema – Parte del xilema primario que se diferencia después del protoxilema y antes que el xilema secundario.

Nerviación – disposición de los nervios en la lámina foliar.

Nervio – cordón de tejido conductor de un órgano plano, como la hoja.

Nervios mayores – En las hojas, grandes haces conductores que están asociados con las costillas; participan sobre todo en el transporte de sustancias hacia adentro y hacia fuera de la hoja.

Nervios menores – Haces conductores de hojas pequeñas, que se encuentran en el mesófilo y están envueltos por una vaina; participan en la distribución de la corriente de transpiración y la absorción de los productos de la fotosíntesis.

Papila – Protuberancia blanda de una célula epidérmica; tipo de tricoma.

Parénquima – Tejido compuesto de células parenquimáticas.

Parénquima en empalizada – Parénquima del mesófilo de la hoja caracterizado por la forma alargada de las células y su disposición, con los ejes largos perpendiculares a la superficie de la hoja.

Parénquima esponjoso – Parénquima del mesófilo de la hoja con espacios intercelulares conspicuos.

Protoxilema – Los primeros elementos del xilema que se forman en un órgano vegetal.

Rafidios – Cristal con forma de agujas que aparece generalmente en los haces.

Tejido – Grupo de células organizadas formando una unidad estructural y funcional.

Tanino – Término general para un grupo heterogéneo de derivados fenólicos.

Vascular – Se aplica a la región o tejido vegetal que se compone de tejido conductor, xilema o floema o que los produce.

Vaina del haz – Capa o capas de células que rodean el haz vascular de la hoja; puede estar compuesta de parénquima o esclerénquima.

Vaso – Una serie de componentes tubiformes de vasos, cuyas paredes comunes presentan perforaciones.

Xilema – El principal tejido conductor del agua en las plantas vasculares, que se caracteriza por la presencia de elementos traqueales.