



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMÍA
COMISIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
POSTGRADO EN BOTÁNICA AGRÍCOLA**



**ANATOMÍA RADICAL Y FOLIAR DE *Geonoma* Willd.
(ARECACEAE), EN VENEZUELA**

Ing. Agro. Arnaldo Antonio Briceño Hidalgo

Maracay, septiembre 2015

AGRADECIMIENTO

En primer lugar quiero agradecerle a Dios por su infinita misericordia y bondad; quien me ha acompañado en cada lucha, prueba y obstáculo de la vida, dándome siempre la victoria por medio del Señor Jesucristo.

A la profesora Damelis Jáuregui (tutora), por su excelente orientación, enseñanza, dedicación y confianza en la conducción de esta investigación, demostrándome que la labor de un tutor trasciende más allá de una simple guiatura.

A mi esposa, compañera de vida, confidente y cómplice de aventuras, Yenín Rodríguez, por su apoyo incondicional, infinita paciencia y comprensión.

A mis hijos Valentina y Antonio, fuente inagotable de inspiración.

A mi gran amigo el PhD. Fred W. Stauffer, por haber sembrado en mí el amor por la botánica y por acompañarme durante el desarrollo de mi carrera profesional. Gracias por sus valiosas enseñanzas y consejos.

A la profesora Mercedes Castro, por sus valiosos consejos y acompañamiento en algunos viajes de campo.

Al profesor Pedro Torrecilla por su importante asesoramiento y orientación.

A mi apreciado amigo y cuñado, José Ignacio Rodríguez, por acompañarme en varias salidas de campo.

A la Ing. Milagros Lastre, por su apoyo logístico en los viajes de campo y en el procesamiento del material herborizado.

Al personal del laboratorio de Microscopía, en especial a la Sra. Norbelys Garcés, por el procesamiento del material vegetal.

Al Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, por el apoyo económico.

A la profesora Thirza Ruiz y demás Miembros del Comité Académico Postgrado en Botánica Agrícola, por su comprensión y apoyo constante.

A mis padres y a mis suegros por su apoyo incondicional e incesante estímulo.

ANATOMÍA RADICAL Y FOLIAR DE *Geonoma* Willd. (ARECACEAE), EN VENEZUELA

RESUMEN

Se estudió la anatomía radical y foliar (lámina, raquis y pecíolo) de nueve especies del género *Geonoma* en Venezuela, y solo de la lámina en pinnas del resto de taxa de dicho género señaladas para el país, con el fin de establecer sus implicaciones taxonómicas. Nueve de los taxones estudiados fueron recolectados en los lugares de distribución geográfica donde ha sido indicada su presencia y el resto del material vegetal (particularmente para la anatomía de hoja), se obtuvo de muestras herborizadas existentes en herbarios nacionales. El material fresco se fijó en FAA y el herborizado se hidrató previamente; en ambos casos las porciones seleccionadas se seccionaron a mano alzada o con un micrótopo de rotación, siguiendo protocolos ya establecidos. Las epidermis foliares se obtuvieron al someter porciones de la lámina a la acción de hipoclorito de sodio comercial (5,25%). Asimismo, se realizaron pruebas histoquímicas de algunos metabolitos primarios y secundarios. Las láminas obtenidas se estudiaron con un microscopio óptico calibrado; realizando la cuantificación de algunas variables con la ayuda de un ocular micrométrico. Asimismo, se realizó un análisis de conglomerado (cluster). Los resultados obtenidos permiten diferenciar anatómicamente las especies de *Geonoma*. Entre las variables de valor diagnóstico destacan, en la raíz, forma de engrosamiento de las paredes celulares de la exodermis, células parenquimáticas de contornos circulares en la corteza, longitud de los canales de aire, células de paso en la endodermis, arcos xilemáticos compartidos en forma de "V" y "Y", forma de los cordones floemáticos y vasos metaxilemáticos dispersos en la médula; en la hoja, son útiles: los contornos del raquis y el pecíolo en sección transversal, la diferenciación de la región costal e intercostal en la epidermis adaxial, la orientación de las células epidérmicas costales e intercostales, la presencia de papilas en las epidermis, la ubicación de los estomas, el tipo de tricomas, la forma de la pared externa de la epidermis más cutícula, la presencia de hipodermis, el arreglo del mesofilo, la presencia de fibras no vasculares y cavidades secretoras, la diferenciación de tejido de expansión, las características del tejido esclerenquimático que rodea los haces vasculares de la lámina y del nervio medio, la prominencia de este último hacia la cara adaxial o abaxial, el arreglo de los haces periféricos adaxiales en el pecíolo, entre otras. Los análisis fenéticos muestran diferencias con relación a la circunscripción propuesta por Henderson (2011) para *G. undata*, y apoyan las delimitaciones de *G. jussieuana*, *G. interrupta*, *G. orbignyana* y *G. simplicifrons*.

Palabras Clave: *Geonoma*, anatomía, raíces, pecíolo, raquis, lámina foliar.

ROOT AND LEAF ANATOMY IN *Geonoma* Willd. (ARECACEAE) IN VENEZUELA

ABSTRACT

In this research we studied root and leaf anatomy (blade, rachis and petiole) of nine species from the genus *Geonoma* in Venezuela, whereas only blade anatomy was studied in other taxa of the genus reported for the country, in order to establish their taxonomic implications. Nine of the studied taxa were sampled from wild populations and the rest of the plant material (specifically for the leaf anatomy) was obtained from samples stored in national herbaria. The fresh material was fixed in FAA and the dry samples were rehydrated; in both cases the selected fragments were hand-sectioned or produced with a rotation microtome, following established protocols. Leaf epidermis were obtained by exposing blade portions to the action of commercial sodium hypochlorite (5.25%). Histochemical tests were carried out in order to detect the presence of some primary and secondary metabolites. The preparations obtained were studied with a calibrated optical microscope; performing the quantification of some variables by using an eyepiece micrometer. A cluster analysis was undertaken in order to interpret the main results. The latter allow to anatomically differentiate the species of *Geonoma* included in our study. The diagnostic variables in the root are: shape of thickening of the exodermis cell walls, parenchymatic cells with circular contours in the cortex, channels' air length, passage cells in the endodermis, "V" and "Y" shaped xilematic poles, phloem strands shape and scattered metaxilematics vessels in bone marrow cords; on the leaf were identified as useful: contours of the rachis and petiole in cross section, differentiation of the costal and intercostal region in the adaxial epidermis, orientation of the costal and intercostal epidermal cells, presence of papillae in the epidermis, location of the stomata, type of trichomes, shape of the cuticle and external wall of the epidermis, presence of hypodermis, arrangement of the mesophyll, presence of secretory cavities and nonvascular fibers, differentiation of expansion tissue, characteristics of the sclerenchymatic tissue surrounding the vascular bundles of blade and midrib, prominence of the latter towards the adaxial-abaxial faces, arrangement of peripheral adaxial vascular bundles in the petiole, among others. The phenetic analyses showed differences with respect to the taxonomic hypothesis proposed by Henderson (2011) for *G. undata*, and support the delimitations of *G. jussieuana*, *G. interrupta*, *G. orbignyana* and *G. simplicifrons*.

Key Words: *Geonoma*, anatomy, roots, petiole, rachis, blade.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTO	I
RESUMEN	II
SUMMARY	III
TABLA DE CONTENIDO	IV
ÍNDICE DE CUADROS	VII
ÍNDICE DE FIGURAS	VIII
ÍNDICE DE ANEXOS	XII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	4
2.1. Objetivo general	4
2.2. Objetivos específicos	4
3. REVISIÓN DE LITERATURA	5
3.1. Descripción morfológica de las <i>Arecaceae</i>	5
3.2. <i>Arecaceae</i> en el contexto filogenético	9
3.3. La subfamilia <i>Arecoideae</i> y la tribu <i>Geonomateae</i>	11
3.4. Características morfológicas de <i>Geonoma</i> Willd.	14
3.5. Morfología de las raíces	16
3.6. Anatomía de las raíces	16
3.7. Anatomía de la lámina foliar	23
3.8. Anatomía del raquis, pecíolo y vaina foliar	30
4. MATERIALES Y MÉTODOS	35
4.1. Material Vegetal: especies de <i>Geonoma</i> Willd.	35
4.2. Área de estudio y origen del material	35
4.3. Procesamiento del material vegetal	38
4.3.1. Secciones histológicas	38

4.3.2. Obtención de epidermis	39
4.3.3. Pruebas histoquímicas	39
4.4. Observaciones	40
4.5. Variables cualitativas y cuantitativas	40
4.6. Análisis fenético de los datos	43
5. RESULTADOS	45
5.1. Descripción de las raíces de <i>Geonoma Willd.</i>	45
5.2. Descripción de la lámina en pinnas de <i>Geonoma Willd.</i>	54
5.3. Descripción de las epidermis en pinnas de <i>Geonoma Willd.</i>	67
5.4. Descripción del raquis de <i>Geonoma Willd.</i>	80
5.5. Descripción del pecíolo de <i>Geonoma Willd.</i>	89
5.6. Sustancias ergásticas	98
5.7. Análisis fenético	100
5.8. Clave para separar especies de <i>Geonoma</i> , basada en los caracteres de la raíz	103
5.9. Clave para separar especies de <i>Geonoma</i> , basada en los caracteres de la lámina de las pinnas	105
5.10. Clave para separar especies de <i>Geonoma</i> basada en los caracteres del raquis y el pecíolo	107
6. DISCUSIÓN	108
6.1. Raíz	108
6.2. Hoja	112
6.2.1. Lámina	112
6.2.2. Raquis y Pecíolo	119
6.3. Sustancias ergásticas	123
6.4. Consideraciones taxonómicas	124

7. CONCLUSIONES	128
8. RECOMENDACIONES	129
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	130

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Variables anatómicas estudiadas por órgano en <i>Geonoma</i>	40
Cuadro 2. Valores promedio de variables anatómicas en raíces de nueve especies de <i>Geonoma</i>	53
Cuadro 3. Valores promedio de variables anatómicas en la lámina de las pinnas de <i>Geonoma</i>	66
Cuadro 4. Valores promedio de variables anatómicas en las epidermis de las pinnas de <i>Geonoma</i>	79

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Forma del tallo en las palmas	5
Fig. 2. Estructura de una palma tipo	6
Fig. 3. Tipos de hojas en las palmas	6
Fig. 4. Disposición de las inflorescencias en las palmas	7
Fig. 5. Estructura básica de las inflorescencias y flores en las palmas	7
Fig. 6. Morfología de los frutos	8
Fig. 7. Árbol filogenético mostrando la relación de las cinco subfamilias de las palmas	9
Fig. 8. Árbol filogenético mostrando las relaciones entre las tribus y subtribus de la subfamilia Arecoideae	12
Fig. 9. Estela en raíces, Tipo 2 propuesto por Cormack (1896) y Drabble (1904)	20
Fig. 10. Estela en raíces, A y B Tipo 4 propuesto por Cormack (1896) y Drabble (1904)	20
Fig. 11. Estela en raíces, A y B Tipo 5 propuesto por Cormack (1896) y Drabble (1904)	21
Fig. 12. Esquema de la raíz de <i>Geonoma</i> sp. en sección transversal	23
Fig. 13. Mapa de distribución de las especies de <i>Geonoma</i> Willd. que se recolectaron en campo	37
Fig. 14. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma</i> , mostrando detalles de la rizodermis y corteza externa	46
Fig. 15. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma</i> , mostrando detalles de la endodermis y el periciclo	47
Fig. 16. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma</i> , mostrando detalles de la corteza y del cilindro vascular	49

Fig. 17. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de la corteza	50
Fig. 18. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma paraguayensis</i>, mostrando estructuras fúngicas	50
Fig. 19. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles del cilindro vascular	52
Fig. 20. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de las epidermis	55
Fig. 21. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de la hipodermis	57
Fig. 22. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando los tipos de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo	58
Fig. 23. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando fibras en el mesofilo	58
Fig. 24. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando tejido de expansión	60
Fig. 25. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de los haces vasculares	61
Fig. 26. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles del nervio central	63
Fig. 27. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles del nervio central	64
Fig. 28. Secciones transversales de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles del nervio central	65
Fig. 29. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial en pinnas de <i>Geonoma</i>	68
Fig. 30. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial en pinnas de <i>Geonoma</i>	69
Fig. 31. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial en pinnas de <i>Geonoma</i>	70

Fig. 32. Vistas paradérmicas con detalles de estomas y tricomas en pinnas de <i>Geonoma</i>	72
Fig. 33. Vistas paradérmicas de la epidermis abaxial en pinnas de <i>Geonoma</i>	74
Fig. 34. Vistas paradérmicas de la epidermis abaxial en pinnas de <i>Geonoma</i>	75
Fig. 35. Vistas paradérmicas con detalles de estomas y tricomas en pinnas de <i>Geonoma</i>	76
Fig. 36. Vistas paradérmicas con detalles de tricomas en pinnas de <i>Geonoma</i>	77
Fig. 37. Secciones transversales del raquis de <i>Geonoma</i>, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares	81
Fig. 38. Secciones transversales del raquis de <i>Geonoma</i>, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares	82
Fig. 39. Secciones transversales del raquis de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de las epidermis y de la región cortical	83
Fig. 40. Secciones transversales del raquis de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de los tricomas y de las regiones cortical y central	84
Fig. 41. Secciones transversales del raquis de <i>Geonoma</i>, mostrando cilindro esclerótico periférico y región central	86
Fig. 42. Secciones transversales del raquis de <i>Geonoma</i> mostrando tejido de expansión	88
Fig. 43. Secciones transversales del pecíolo de <i>Geonoma</i>, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares	90
Fig. 44. Secciones transversales del pecíolo de <i>Geonoma</i>, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares	91
Fig. 45. Secciones transversales del pecíolo de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de las epidermis y de la región cortical	92

Fig. 46. Secciones transversales del pecíolo de <i>Geonoma</i>, mostrando detalles de la región cortical y de los paquetes de haces periféricos	94
Fig. 47. Secciones transversales del pecíolo de <i>Geonoma</i>, mostrando cilindro esclerótico periférico y región central	95
Fig. 48. Secciones transversales del pecíolo de <i>Geonoma</i>, mostrando haces vasculares centrales de <i>G. paraguayensis</i>	97
Fig. 49. Secciones transversales de raíces de <i>Geonoma</i>, mostrando algunas sustancias ergásticas, reveladas mediante pruebas histoquímicas.	99
Fig. 50. Análisis de conglomerado basado en variables cualitativas de la raíz y la hoja de <i>Geonoma</i>	100
Fig. 51. Análisis de conglomerado basado en variables cualitativas de la lámina en pinnas de <i>Geonoma</i>	101
Fig. 52. Análisis de conglomerado basado en variables cualitativas de la raíz de <i>Geonoma</i>	102

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO 1. Especies de <i>Geonoma</i> Willd. presentes en Venezuela según Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (2008), y cambios nomenclaturales propuestos por Henderson (2011).....	143
ANEXO 2. Especies y especímenes recolectados en campo para los estudios de la raíz y la hoja en especies de <i>Geonoma</i> Willd.	148
ANEXO 3. Especies y especímenes analizados para los estudios de la lámina de las pinnas en especies de <i>Geonoma</i> Willd.	154
ANEXO 4. Matriz de caracteres y estado de caracteres de la raíz y la hoja para el análisis de agrupamiento de <i>Geonoma</i> Willd.	156
ANEXO 5. Matriz de caracteres y estado de caracteres de la lámina de las pinnas para el análisis de agrupamiento de <i>Geonoma</i> Willd.	160
ANEXO 6. Matriz de caracteres y estado de caracteres de la raíz para el análisis de agrupamiento de <i>Geonoma</i> Willd.	164

1. INTRODUCCIÓN

Entre las monocotiledóneas, Arecaceae (Palmae) constituye un grupo taxonómico de gran importancia, que se caracteriza por una amplia diversidad morfológica y ecológica (Dransfield *et al.*, 2008). Los integrantes de dicha familia se encuentran ampliamente distribuidos en el mundo, en las regiones tropicales y subtropicales, con un registro fósil de más de 80 millones de años (Stewart, 1994).

Arecaceae, además de ser un grupo diverso y ecológicamente importante, es valorada por su amplia utilidad para las comunidades humanas, siendo aprovechada en diversas actividades económicas a nivel mundial (Anderson y Anderson, 1985).

Dentro de los ecosistemas tropicales venezolanos, las palmeras resaltan por su forma biológica, su importancia como componente básico de la flora y como elemento significativo en las comunidades vegetales (Vareschi, 1992).

En la actualidad, algunas especies se consideran en peligro de extinción, debido a la sobre explotación con fines comerciales y a la destrucción de los ecosistemas donde se desarrollan. La Cordillera de la Costa de Venezuela es considerada por Stauffer (1999), como una zona de alta diversidad y endemismo para la familia Arecaceae. Esta zona enfrenta problemas graves de conservación, debido al avance descontrolado de actividades agrícolas y urbanísticas que están destruyendo, aceleradamente, los hábitats de las especies. En este contexto, es necesario ejecutar planes urgentes de conservación con estudios taxonómicos y ecológicos, especialmente en sus hábitats naturales, con énfasis en la región de Los Andes, la zona costera, los llanos venezolanos y el Delta del Orinoco (Johnson, 1996; Hokche *et al.*, 2008).

La anatomía vegetal puede hacer contribuciones importantes al esclarecimiento de las relaciones ecológicas, taxonómicas y filogenéticas de las plantas vasculares, así como a la fisiología de las mismas. Las palmas presentan una variabilidad anatómica considerable. El estudio de esta variación proporciona caracteres útiles para delimitar las relaciones entre los diferentes taxones y algunas veces, permite explicar los cambios evolutivos que se han producido (Uhl y Dransfield, 1987).

En los últimos años, los estudios sobre la anatomía de órganos vegetativos de las palmas se han incrementado significativamente. Sin embargo, aún falta mucho por estudiar, esto debido, no solo a la gran variabilidad morfológica de la familia, sino también, a las dificultades y limitaciones relacionadas con la colección de sus órganos (Govaerts y Dransfield, 2005; Dransfield *et al.*, 2008; Tomlinson *et al.*, 2011).

Autores como Tomlinson (1961), Seubert (1998 A y B) y Tomlinson *et al.* (2011), afirman que existen pocas diferencias anatómicas entre especies de un mismo género, siendo éstas, en su mayoría cuantitativas o muy pequeñas para establecer separaciones entre grupos taxonómicos. Estos autores, consideran que los géneros que conforman la tribu Geonomateae (tratada por algunos autores como Geomeae) presentan caracteres anatómicos homogéneos. Sin embargo, el material examinado por estos investigadores, fue poco representativo, razón por la cual sus opiniones podrían no reflejar la realidad desde el punto de vista sistemático. Asimismo, Tomlinson *et al.* (2011), considera que un estudio detallado del género *Geonoma* (por ser el más diverso), resultaría de interés ecológico.

Con base a estas consideraciones, se realizó el estudio anatómico de las raíces y de las hojas de especies del género *Geonoma* (Arecaceae) en Venezuela. Para el caso de las raíces se estudiaron nueve (9) especies que

crecen en la Bio-región cordillera de la Costa, sistemas de colinas Lara-Falcón y los Andes; mientras que para el estudio de las hojas se usaron las mismas nueve especies indicadas para el caso de la raíz, estudiando en ellas además, el arreglo histológico del raquis, pecíolo y lámina de las pinnas, adicionando en este caso el resto de taxa citadas en el país, tomando como referencia el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (2008), ya que a pesar de la existencia de la monografía de Henderson (2011), aún hay muchas divergencias entre los especialistas del grupo en cuanto a la visión taxonómica empleada. No obstante, en el Anexo 1, se listan comparativamente las especies a estudiar con sus correspondientes en la obra antes indicada.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

- Caracterizar la anatomía radical y foliar de especies de *Geonoma* Willd. (Arecaceae) presentes en Venezuela, estableciendo sus implicaciones taxonómicas.

2.2. Objetivos específicos

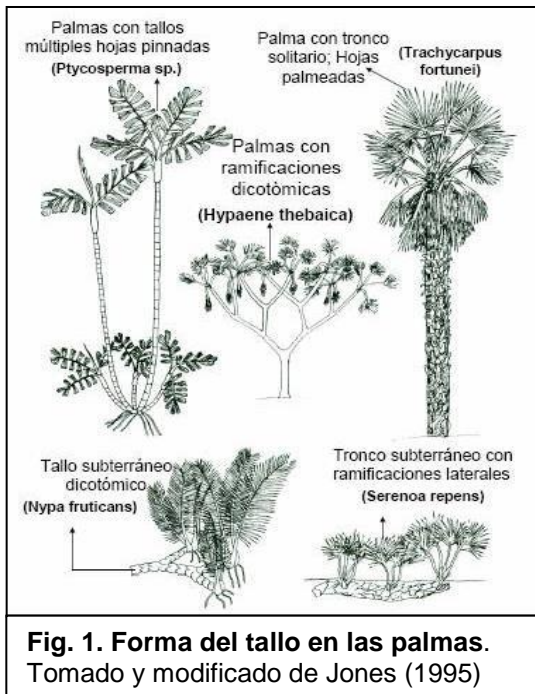
- Describir la estructura anatómica radical de nueve especies de *Geonoma* que crecen en Venezuela.
- Caracterizar la anatomía foliar de las especies de *Geonoma* citadas para Venezuela.
- Comparar el arreglo histológico observado tanto en las raíces como en las hojas, precisando afinidades y diferencias.
- Discutir las implicaciones taxonómicas de los resultados obtenidos.
- Proponer una clave de identificación con base a los caracteres anatómicos de los órganos estudiados.
- Realizar un análisis de conglomerado (cluster) de variables anatómicas cuantitativas y cualitativas de raíz y hoja, con el objeto de diferenciar los taxones bajo estudio.

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1. Descripción morfológica de las Arecaceae

Las palmas representan un pequeño universo si se evalúan desde el punto de vista estructural, su variabilidad morfológica es mayor que la de cualquier otra familia de monocotiledóneas, siendo una de las más diversas entre las plantas con semillas (Uhl y Dransfield, 1987).

Arecaceae está constituida por plantas pequeñas, medianas o grandes,



monoicas, dioicas o hermafroditas, de hábito arbóreo, arbustivo o en ocasiones trepadoras, armadas o inermes, solitarias o cespitosas y entonces gregarias por medio de un rizoma estolonífero. Los tallos o estípites pueden ser subterráneos o aéreos, columnares, rectos o arqueados, mayormente sin ramificaciones (p. ej. *Hypaene*), cubiertos por vainas foliares persistentes o por espinas, y generalmente anillados (Figs. 1 y 2).

Las raíces son adventicias, conspicuas o inconspicuas (Henderson *et al.*, 1995; Stauffer, 2000; Judd *et al.*, 2008).

Los miembros de las Arecaceae pueden presentar desde pocas hasta numerosas hojas. Éstas se encuentran generalmente agrupadas en la porción distal del estípite a manera de penacho apical, denominando al



Fig. 2. Estructura de una palma tipo.
Tomado y modificado de Jones (1995)

conjunto corona (Fig. 2). Las hojas son alternas o pueden estar dispuestas espiraladamente o raras veces en pares (dísticas). Según la composición de la lámina foliar, pueden ser pinnadas (caracterizadas por un eje central llamado raquis, bien desarrollado acompañado de pinnas o segmentos), palmadas (con segmentos irradiando desde un solo punto), costapalmadas (con segmentos divergentes desde un eje central corto o costa que representa una extensión del peciolo) o raras veces bipinnadas (con segmentos o pinnas divididos en un segundo orden); las vainas foliares pueden estar abiertas o cerradas

y entonces forman una estructura

compacta denominada capitel o filoscapo (Figs. 2 y 3), el cual es casi tubular con márgenes prolongados en fibras cortas o largas. El raquis en las hojas pinnadas, puede ser corto o estar bien desarrollado, prolongándose en ocasiones a manera de cirro. Asimismo, puede

presentarse acanalado, comprimido dorsiventralmente o prominentemente quillado; generalmente, presenta indumento. Los folíolos o pinnas pueden ser pocas o abundantes, induplicadas (forma de “V” en sección transversal) o reduplicadas (forma de “V” invertida en sección transversal), de formas variadas como linear-lanceoladas, deltoides o sigmoides; de ápice

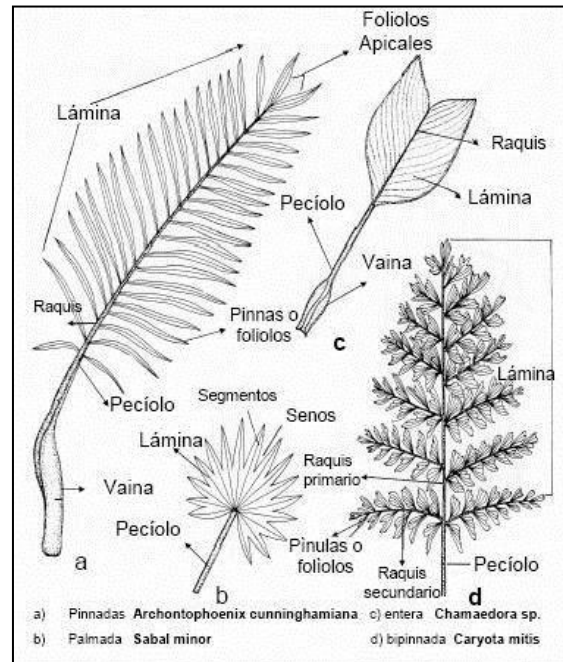


Fig. 3. Tipos de hojas en las palmas.
Tomado y modificado de Jones (1995)

acuminado o irregularmente truncado-laceradas (Henderson, 1997; Stauffer, 2000 y Judd *et al.*, 2008).

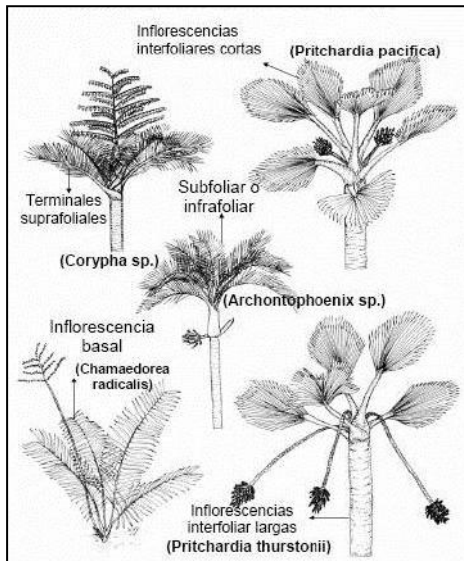


Fig. 4. Disposición de las inflorescencias en las palmas. Tomado y modificado de Jones (1995)

Las inflorescencias, de crecimiento determinado o indeterminado, pueden ser inter, infra o suprafoliar, llamativas y vistosas; en panículas, racimos o espigas, divididas hasta cuatro órdenes o más. Los pedúnculos pueden ser cortos o largos (Fig. 4), teretes (cilíndricos) hasta dorsiventralmente comprimidos, generalmente indumentados; los prófilos (primera bráctea de la inflorescencia) pueden ser cortos o largos, generalmente con dos quillas. Las brácteas pedunculares se presentan desde una hasta numerosas,

de consistencia cartácea (papel o pergamino), coriácea o leñosa, armadas o inermes. El raquis floral puede ser corto o bien desarrollado, generalmente indumentado, en ocasiones cubierto por brácteas raquídeas. La raquilla desde pocas hasta numerosas (Fig. 5) (Uhl y Dransfield, 1987; Henderson, 1997; Stauffer, 2000; Judd *et al.*, 2008).

Las flores puede ser uni o bisexuales (Fig. 5), usualmente sésiles, actinomorfas o ligeramente zigomorfas, dispuestas en triadas (1 flor central pistilada y 2 laterales estaminadas),

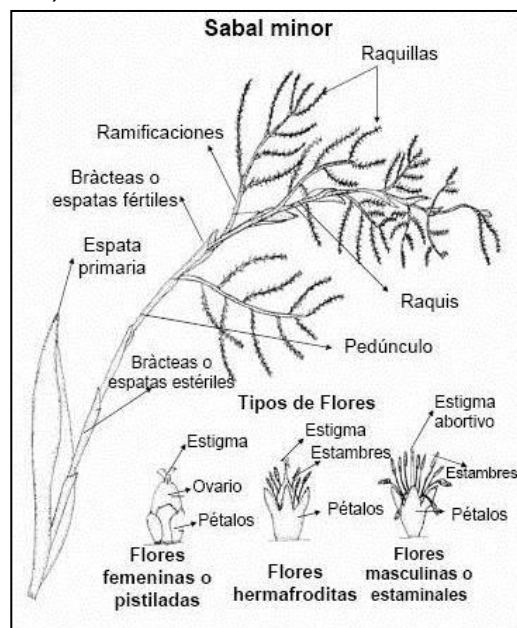


Fig. 5. Estructura básica de las inflorescencias y flores en las palmas. Tomado y modificado de Jones (1995)

díadas (en pares), o acérvulos (en pequeños grupos lineares). El perianto se presenta bien diferenciado en sépalos y pétalos, raramente con un solo verticilo; los sépalos en número de tres, connados de distintas formas, generalmente imbricados; los pétalos generalmente en grupos de tres, connados de distintas formas, de prefloración imbricada o valvada. El androceo varía de 3 a más de 50 estambres (generalmente 6 en dos verticilos de 3 cada uno), o hasta casi 300 como en el caso de la tribu Phytelephea (Ceroxylodeae). El gineceo es súpero, con 3 carpelos libres o unidos, a veces pseudomonómero, con 1 a 3 óvulos de placentación axial o basal. Las flores femeninas presentan generalmente estaminodios y las masculinas pistilodios a veces. Las flores son comúnmente pequeñas y tienen un período de vida corto (Noblick, 1994; Henderson, 1997; Judd *et al.*, 2008).

Los frutos son monospermos, raramente polispermos, mayormente

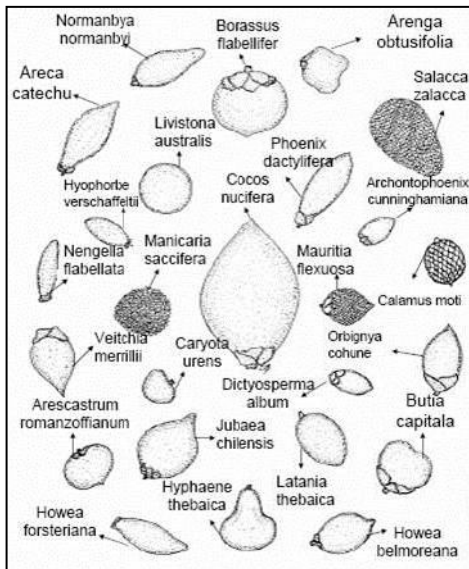


Fig. 6. Morfología de los frutos.
Tomado y modificado de Jones (1995)

indehiscentes, globosos, oblongos, ovoides u obovoides, lisos hasta algo espinulosos, de color amarillo, naranja, rojo, marrón, negro o morado cuando maduros, ocasionalmente cubiertos por protuberancias agudo-leñosas o escamas densamente imbricadas (Fig. 6). El mesocarpio es fibroso o carnoso. El endosperma es homogéneo o ruminado, parcialmente líquido en frutos inmaduros (Stauffer, 2000).

3.2. Arecaceae en el contexto filogenético

ARECACEAE C. H. Schultz-Schultzenstein, *Natürliches System des Pflanzenreichs* 317. 1832. *nom. cons. alt.*

PALMAE Jussieu, *Genera Plantarum* 37. 1789. *nom. cons.*

Typus: *Areca* L. - *Species Plantarum* 2: 1189. 1753.

Las palmas son monocotiledóneas, pertenecientes al orden Arecales, el cual está conformado solamente por la familia Arecaceae o Palmae (Dransfield *et al.*, 2008).

Recientemente, Asmussen *et al.* (2006), realizaron una reconstrucción filogenética de esta familia, basada en el estudio de la secuencia de ADN de genes plásticos, el polimorfismo de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLPs), la secuencia de ADN nuclear y caracteres morfológicos de entre 33 y 90 especies. Con base a esta filogenia, las palmas se encuentran incluidas dentro del clado “commelinoid”, con una monofilia bien

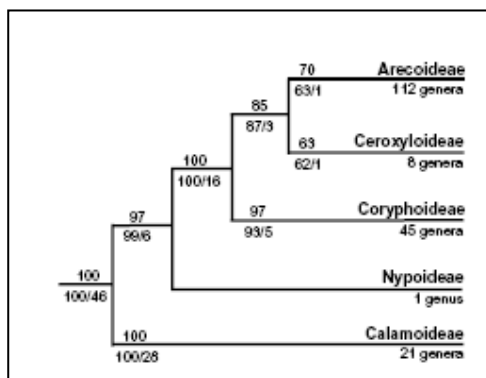


Fig. 7. Árbol filogenético mostrando la relación de las cinco subfamilias de las palmas. Tomado de Asmussen *et al.* (2006)

establecida. Asimismo, propusieron una nueva clasificación para las subfamilias de las palmas, reconociendo solo cinco subfamilias (Fig. 7) en vez de las 6 propuestas clásicamente (cf. Uhl y Dransfield, 1987). En ese estudio fueron corroboradas las circunscripciones de las subfamilias Calamoideae y Nypoideae, pero plantean una nueva circunscripción para la subfamilia Coryphoideae, que

incluye ahora a la tribu Caryoteae, anteriormente perteneciente a la subfamilia Arecoideae debido a la presencia de triadas florales. Esta nueva circunscripción fue confirmada por Dransfield *et al.* (2008).

El análisis filogenético también apoyó una nueva delimitación para la subfamilia Ceroxyloideae que contiene a las tribus Cyclospatheae, Ceroxyleae y a todos los géneros que anteriormente integraban a la subfamilia Phytelephantoideae, quedando excluida de la subfamilia Ceroxyloideae, la tribu Hyophorbeae que pasó a formar parte de la subfamilia Arecoideae (Asmussen *et al.*, 2006), a pesar de la presencia de flores insertas en triadas.

Con relación al número de géneros y especies que conforman la familia Arecaceae, existen discrepancias. Uhl y Dransfield (1987) en su libro "*Genera Palmarum*" mencionaron que la familia consta de 202 géneros y 2.778 especies en el mundo. Años más tarde, Jones (1995) en su libro "*Palms throughout the World*", indicaron que el número de especies varía entre 2.500 y 3.500, las cuales se encuentran incluidas en 210 a 236 géneros. Otro texto muy conocido y publicado en el mismo año "*Field Guide to the Palms of the Americas*" obra de Henderson *et al.*, (1995), señala que en el mundo existen aproximadamente 200 géneros y 1.500 especies de palmeras. Posteriormente, en 1996 en el libro editado por Johnson y publicado por la UICN, titulado "*Palms: Their Conservation and Sustained Utilization*", se plantea que existen unos 2.300 taxones de palmas incluidos en unos 200 géneros. En el año 2005, Govaerts y Dransfield, en el texto "*World Checklist of the Palms*" señalaron que la familia abarca alrededor de 2.364 especies representadas en 190 géneros. Recientemente, Judd *et al.* (2008), en el texto titulado "*Plant Systematics. A phylogenetic approach.*" indicaron que la familia se encuentra constituida por 200 géneros y unas 2.780 especies. La información más reciente, propuesta en el *Genera Palmarum* Dransfield *et al.* (2008), confirman la presencia de 185 géneros y 2.485 especies para el grupo.

En el continente americano, se estima la presencia de unas 550 especies de palmas (Henderson *et al.*, 1995). En Venezuela, la familia comprende 30 géneros y 101 especies, siendo Arecoideae la subfamilia mejor representada y dentro de ella, *Geonoma* y *Bactris* Jacq. ex Scop. los géneros más diversos (Stauffer, 1999). *Geonoma* constituye el género más especializado de la tribu Geonomeae, así como el más grande, con 68 especies en el mundo (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2011). En Venezuela, se reconocen entre 19 y 20 especies (Stauffer, 1999; Hokche *et al.*, 2008).

3.3. La subfamilia Arecoideae y la tribu Geonomeae

Arecoideae representa la subfamilia más grande y morfológicamente diversa de las cinco subfamilias reconocidas en las Arecaceae (Dransfield *et al.*, 2008). Casi el 60% de los géneros de la familia (107) y el 50% de las especies (aprox. 1.300) se incluyen en este grupo (Baker *et al.*, 2011). La subfamilia Arecoideae se encuentra muy extendida en zonas tropicales y subtropicales, principalmente en selvas lluviosas y en menor medida, en algunos hábitats estacionalmente secos. En esta subfamilia se muestran niveles excepcionales de endemismo, especialmente en América y la región del Indo-Pacífico (incluyendo Madagascar) (Baker *et al.*, 2011). Algunas de las palmas más importantes desde el punto de vista económico, están incluidas en las Arecoideae, como la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.), coco (*Cocos nucifera* L.), palma de la nuez de betel (*Areca catechu* L.), palmito (*Bactris gasipaes* Kunth) y muchas especies de importancia en el comercio hortícola mundial (por ejemplo, *Dypsis lutescens* (H. Wendl.) Beentje & J. Dransf., *Howea forsteriana* (F. Muell. & H. Wendl.) Becc. y *Roystonea regia* (Kunth) O.F. Cook) (Balick y Beck, 1990).

Los estudios filogenéticos sustentan el carácter monofilético de la subfamilia con un apoyo de moderado a alto, y la relacionan como grupo hermano de la

subfamilia Ceroxyloideae (Dransfield *et al.*, 2008). Dransfield *et al.* (2005, 2008) y Baker *et al.* (2009) dividen a la subfamilia Arecoideae en 14 tribus (Iriarteae, Chamaedoreae, Roystoneae, Reinhardtiae, Cocoseae, Podococceae, Oranieae, Sclerospermeae, Manicarieae, Euterpeae, Geonomeae, Leopoldinieae, Pelagodoxeae y Areceae) (Fig. 8). Esta clasificación fue fuertemente apoyada por Baker *et al.* (2011), quienes evaluaron las secuencias de ADN para los genes nucleares de baja copia, *PRK* y *RPB2*, de 190 especies de palmas, pertenecientes a 103 géneros (96%) de la subfamilia Arecoideae. De las 14 tribus y 14 sub-tribus propuestas por Dransfield *et al.* (2005, 2008) y confirmadas por Baker *et al.* (2009), solo cinco sub-tribus de la tribu Areceae (Basseliiniinae, Linospadicinae, Oncospermatinae, Rhopalostylidinae y Verschaffeltiinae) no recibieron apoyo estadístico (<50 BP).

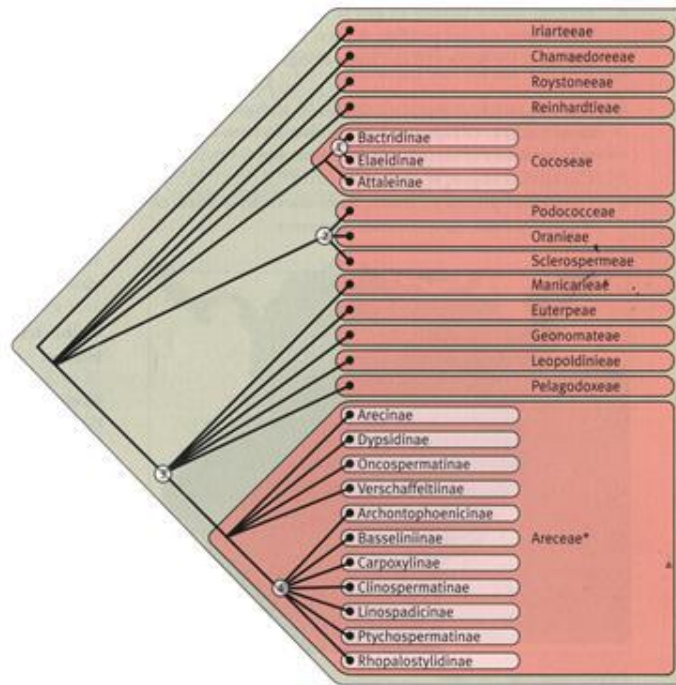


Fig. 8. Árbol filogenético mostrando las relaciones entre las tribus y subtribus de la subfamilia Arecoideae. Tomado de Dransfield *et al.* (2008).

Los miembros de la subfamilia Arecoideae, a excepción de los géneros *Chamaedorea* Willd. y *Wendlandiella* Dammer, comparten el hecho de ser monoicos, con hojas pinnadas o pinnadamente acanaladas, segmentos reduplicados, inflorescencias altamente diferenciadas por brácteas primarias, que subtienden las ramas de primer orden (brácteas del raquis) y brácteas bien desarrolladas en los pedúnculos florales; flores agrupadas en tríadas, constituidas por dos flores estaminadas laterales y una flor central pistilada (Dransfield *et al.*, 2008), con la excepción de la tribu *Chamaedoreae*, que produce un arreglo floral conocido como acérvulo (Uhl y Moore, 1978; Ortega y Stauffer, 2011).

Dentro de Arecoideae se encuentra la tribu Geonomateae, la cual está constituida por géneros restringidos a los trópicos húmedos del Nuevo Mundo (Dransfield *et al.*, 2008). Antiguamente la tribu era conocida como Geomeae (Uhl y Dransfield, 1987; Dransfield y Uhl, 1998; Stauffer y Endress, 2003), hasta que Dransfield *et al.* (2005), propuso algunos cambios de nomenclatura relacionados al uso de nombres anteriormente publicados. Esta tribu consta de seis géneros: *Pholidostachys*, *Welfia*, *Calyptronoma*, *Calyptrogyne*, *Asterogyne* y *Geonoma*, representados en 103 especies (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2012). *Geonoma* se encuentra ampliamente distribuido desde México hasta Brasil, Bolivia y las Antillas (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2011) Este género también está presente en la Mata Atlántica al sudeste de Brasil y puede alcanzar los bosques de montaña de alta elevación (3.150 msnm) de Los Andes (Henderson *et al.*, 1995). Los géneros restantes son menos diversos y tienen una distribución más restringida. *Calyptrogyne* consta de 18 especies, las cuales habitan en el sotobosque y se encuentran en América Central (Henderson, 2005). *Calyptronoma* consta de tres especies de palmas del sub-dosel, endémicas de las Antillas Mayores. *Asterogyne* tiene cinco especies de palmas del sotobosque, una de ellas es común en América Central y el norte de América

del Sur, mientras que las otras cuatro tienen distribución muy restringida en la Guayana Francesa y Venezuela (Stauffer *et al.*, 2003). *Pholidostachys* contiene siete especies de tamaño medio, ampliamente distribuidas desde Nicaragua, Colombia, Ecuador, Perú y Brasil. Por último, *Wellia* incluye dos especies de palmas del dosel, que se distribuyen desde Honduras hasta el oeste de Colombia, Ecuador y Perú (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2012).

Sobre la base de evidencias morfológicas, la tribu Geonomateae fue considerada monofilética, caracterizándose por tres sinapomorfías: 1) flores en tríadas, hundidas en las raquillas y a menudo cubiertas por un opérculo formado por el labio superior que se sobrepone sobre el inferior; 2) los pétalos de las flores pistiladas connados basalmente en un tubo blando y 3) estilos delgados (Wessels Boer, 1968 y Dransfield *et al.*, 2008). En el estudio filogenético basado en las secuencias de ADN de genes plásticos, no se reconoció a la tribu como monofilética (Asmussen *et al.*, 2006). Sin embargo, una filogenia molecular basada en dos regiones de baja copia nuclear dentro de la fosforibuloquinasa (*PRK*) y el ARN polimerasa II (*RPB2*), confirmó la monofilia de la tribu con un apoyo de bootstrap del 100%, encontrando que logró resolver algunas de las relaciones intergenéricas. *Pholidostachys* y *Geonoma* eran monofiléticas, mientras que *Calyptrogyne* fue anidada dentro de una parafilia con *Calyptronoma* (Roncal *et al.*, 2005).

3.4. Características morfológicas de *Geonoma* Willd.

Geonoma Willdenow, Species plantarum 4 (1): 174, 593. (1805).

Lectotipo: *Geonoma simplicifrons* Willdenow (véase H.E. Moore 1963c).

El género *Geonoma* es uno de los más diversos del Neotrópico, constituido por plantas pequeñas o medianas, solitarias o agrupadas, inermes, pleonánticas y monoicas, de tallos cortos o algunas veces altos, delgados

parecidos a una caña, subterráneos, erectos o rastreros, con anillos prominentes (Henderson *et al.*, 1995, 2011; Dransfield *et al.*, 2008).

Las hojas son pinnadas, divididas regular o irregularmente, o enteras y bífidas. La vaina es abierta y el pecíolo es generalmente bastante corto, ambos generalmente de color marrón tomentoso. Los folíolos o segmentos son pocos o muchos y casi siempre insertos en un solo plano. Ellos pueden tener el mismo ancho o presentarse desiguales, de formas sigmoides, lineales o encorvados (Wessels Boer, 1968; Henderson *et al.*, 1995, 2011).

Las inflorescencias son bisexuales, inter o infrafoliares, espigadas o ramificadas con uno (1) a varios órdenes. Pedúnculo muy corto o muy largo, glabro o tomentoso; prófalo tubular, corto o largo y picudo. Brácteas pedunculares (0-2), cortas o largas, deciduas o persistentes, al igual que el prófalo. Las flores son unisexuales, dispuestas en tríadas bracteadas, espiraladas, verticiladas o decusadas en fóveas. Cada fóvea tiene dos brácteas pequeñas o labios, uno conocido como labio inferior y el otro como labio superior. Flores masculinas con 3 sépalos separados y 3 pétalos connados cerca de 2/3 de su longitud total; estambres 6 (raramente 3 o 7-12), los filamentos connados en un tubo basal. Flores femeninas con 3 sépalos basalmente connados y los pétalos connados en la mayoría de su longitud en un tubo 3-lobado, los lóbulos paleáceos, divergentes; estaminodios connados en un tubo truncado a 6-dentado o -lobado; carpelos 3 pero con 2 ovarios vestigiales (pseudomonero), gineceo unilocular, con un solo óvulo desarrollado en antesis, estilos connados, basales, alargados; estigmas 3, lineares, recurvados. Frutos monospermos, maduros lisos, ovoides (rara vez) o elipsoides a globosos u obovoides, usualmente púrpura oscuro o negros, con residuo estigmático basal. El endosperma es homogéneo y el eófilo es bífido (Wessels Boer, 1968; Henderson *et al.*, 1995; Dransfield *et al.*, 2008).

3.5. Morfología de las raíces

En las palmas, la raíz principal o primaria es muy pequeña y funciona por un corto período de tiempo. Esta raíz es sustituida posteriormente por raíces laterales adventicias, que se desarrollan en los entrenudos del tallo (Dransfield *et al.*, 2008). A medida que el tallo aumenta de diámetro, nuevas raíces se van produciendo en los niveles más altos del entrenudo, formando un cono basal, en el que las raíces más jóvenes pueden observarse por encima de la superficie del suelo (Tomlinson, 1961).

Las raíces se ramifican generalmente en dos órdenes, aunque pueden llegar excepcionalmente hasta el cuarto orden. Las raíces de primer orden emergen directamente del tallo, las raíces de segundo orden aparecen como ramificaciones de las de primer orden y así sucesivamente. Grandes masas de raíces relativamente cortas se forman a nivel del suelo o ligeramente por debajo de éste. En suelos arenosos, las raíces de primer orden pueden extenderse horizontalmente hasta 40 m, según lo reportado para *Euterpe oleracea* Mart. y *Mauritia flexuosa* L. f., o en algunos géneros, pueden descender varios metros (Dransfield *et al.*, 2008). En la mayoría de las palmas las raíces tienden a ser muy largas, delgadas y subterráneas, aunque pueden ensancharse cerca de su inserción (Tomlinson, 1961).

3.6. Anatomía de las raíces

La anatomía de las raíces de las palmas es muy variable y ha sido escasamente estudiada (Seubert, 1998 A y B; Dransfield *et al.*, 2008; Tomlinson, *et al.*, 2011).

Los primeros estudios anatómicos de la raíz en Arecaceae fueron realizados por Cormack (1896) y Drabble (1904) (citados por Tomlinson, 1961) quienes

describieron detalladamente los diferentes tejidos que forman este órgano, en aproximadamente 60 especies de palmas.

Tomlinson (1961), analizó la anatomía radical de una gran cantidad de géneros de palmas, estableciendo patrones generales para la familia. Por otro lado, Seubert (1998 A y B) al estudiar la histología de raíces de 101 géneros pertenecientes a la subfamilia Arecoideae, encontró una considerable variación en la estructura interna de las mismas en las diferentes tribus. Ambos autores, señalaron que la anatomía radical de los géneros que conforman la tribu Geonomateae es uniforme y las diferencias detectadas son muy pequeñas para establecer separaciones entre los géneros. Sin embargo, el material examinado por ambos investigadores fue escaso. Con relación al género *Geonoma*, Tomlinson (1961) solo estudió *Geonoma vaga* Griseb. y *Geonoma* sp., mientras que Seubert (1998 A y B) incluyó en su trabajo a *Geonoma congesta* H. Wendl. ex Spruce y dos especies indeterminadas.

No obstante, trabajos como el de Fatima (2011) demuestran que es posible encontrar diferencias anatómicas en la raíz de ciertos grupos de la familia, aún entre categorías taxonómicas infraespecíficas. Esta investigadora evaluó treinta y cuatro cultivares de *Phoenix dactylifera* L. encontrando diferencias en cuanto a: tamaño de las células epidérmicas, tamaño y forma de la región cortical externa, esclerificación de la corteza, paquetes de fibras en la corteza, presencia de aerénquima, espesor de la endodermis, tamaño y forma del floema, disposición de los vasos metaxilemáticos, entre otras.

En general, las raíces en las palmas presentan externamente la rizodermis, que puede ser uniestratificada o estar compuesta por varias capas de células de paredes delgadas, referida por algunos autores como “velamen” (término comúnmente utilizado en la anatomía de las raíces de orquídeas), sobre todo

si se presenta en múltiples capas (Dransfield *et al.*, 2008). La exodermis está compuesta frecuentemente por una sola capa de células escleróticas, que pueden contener taninos en las paredes o en el lumen (Seubert, 1998A). En ocasiones, capas de corcho reemplazan la rizodermis, exodermis y parte de la corteza externa (Seubert, 1998A), lo cual ha sido referido en raíces viejas de Chamaedoreae (Dransfield *et al.*, 2008).

La corteza media normalmente incluye canales de aire grandes, separados entre sí por diafragmas cortos, verticales e irregulares, constituidos por células parenquimatosas, de paredes delgadas (Tomlinson, 1961). Dicho aerénquima puede ser de origen esquizógeno o lisígeno (Seubert, 1998A). La corteza interna está constituida por capas de células organizadas regularmente, las cuales se esclerotizan (Tomlinson, 1961). En la mayoría de las Arecoideae las células de esta región presentan mucílagos, rafidios y taninos. Adicionalmente, dentro de la corteza interna se han determinado dos tipos diferentes de fibras. Las primeras con un lumen grande, de paredes moderadamente engrosadas, lignificadas, generalmente con taninos, y opacas a la luz polarizada. Las fibras del segundo tipo presentan un lumen reducido, paredes fuertemente engrosadas pero no lignificadas, carecen de taninos, y las paredes se observan de color blanco brillante bajo luz polarizada. Normalmente, las fibras del segundo tipo son solitarias y raras veces se unen formando pequeños haces o fascículos (Seubert, 1998A). Esta región limita internamente con la endodermis típicamente uniestratificada, pero en ocasiones puede ser biestratificada (Tomlinson, 1961).

El cilindro vascular está delimitado por una capa de periciclo, con células de paredes gruesas. El número de polos protoxilemáticos excede los cien. Solereder y Meyer (1928) (citado por Tomlinson, 1961) consideran que en las raíces de las palmas, las arcas xilemáticas comparten elementos, tomando

forma de “V”, “Y” o incluso forma de “U” en sección transversal. Los cordones de floema habitualmente se alternan con las arcas xilemáticas y a menudo tienden a ser pequeños, aunque a veces se muestran desarrollados; pueden adoptar formas semejantes a las referidas para el xilema. En el centro se distingue la médula, la cual por lo general, está compuesta de células de paredes delgadas, algunas veces lignificadas; no obstante, en ocasiones dichas células pueden colapsarse produciendo una cavidad central en las raíces maduras. La presencia de fibras en la médula es frecuente (Tomlinson, 1961).

El patrón estelar en las raíces de las palmas, a menudo presenta variaciones que han despertado el interés de anatomistas. Cormack (1896) y Drabble (1904) (citados por Tomlinson, 1961), mostraron que la complejidad estelar es proporcional al diámetro de la raíz, y señalaron que dicha complejidad se relaciona con el modo de inserción de las raíces en el tallo. Estos autores, a conveniencia, proponen cinco tipos estelares en las raíces de las palmas:

- 1-. Estela cilíndrica, poliarca; centro de la estela ocupado por tejido fibroso. Este corresponde con el tipo habitual presente en las monocotiledóneas
- 2.- Estela cilíndrica, con una médula estriada, constituida por células de paredes delgadas. Esta condición se observa en la mayoría de las palmas con raíces subterráneas y también es común en otras monocotiledóneas.
- 3-. Estela cilíndrica, con una médula estriada que incluye vasos aislados rodeados cada uno por una vaina fibrosa; médula en ocasiones con agrupaciones exclusivamente fibrosas, rara vez con agrupaciones floemáticas. Esto es bastante común en palmas con raíces subterráneas.

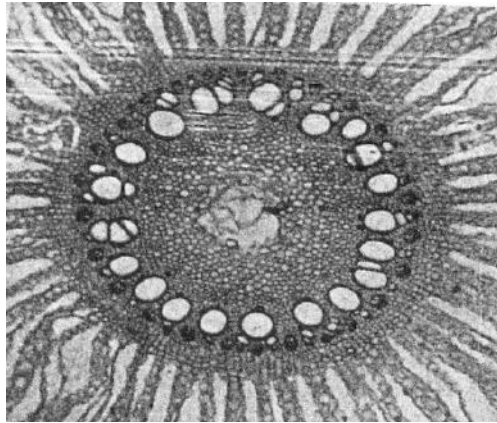


Fig. 9. Estela en raíces, Tipo 2 propuesto por Cormack (1896) y Drabble (1904). Tomado de Tomlinson (1961).

4-. Estela estriada, no cilíndrica, lobulada en sección transversal, con endodermis continua; médula presente, incluyendo a menudo vasos medulares. Este tipo se observa en raíces ensanchadas cerca de la inserción con el tallo.

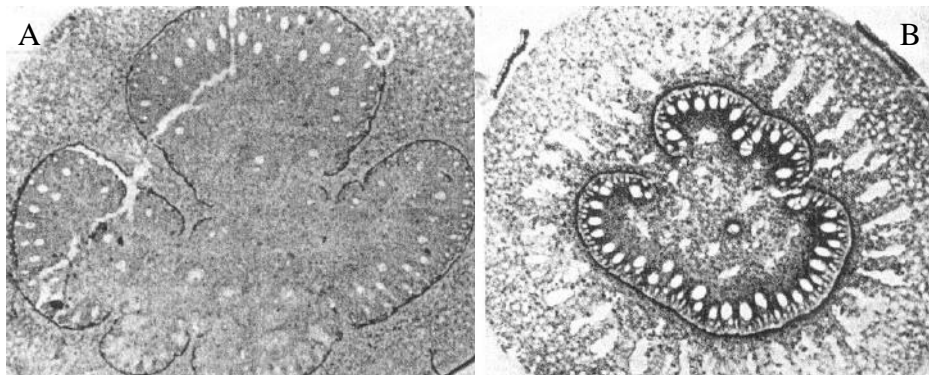


Fig. 10. Estela en raíces, A y B Tipo N° 4 propuesto por Cormack (1896) y Drabble (1904). Tomado de Tomlinson (1961).

5-. Estela seccionada en haces distintos, cada uno rodeado por un aro de células endodérmicas interrumpidas o poliestélica con una endodermis continua rodeando haces vasculares aislados; corteza y la médula continua.

Este tipo se encuentra en raíces aéreas o en raíces ensanchadas cerca de la inserción con el tallo.

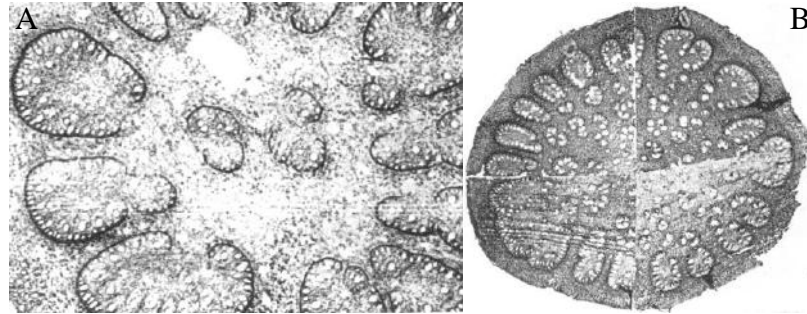


Fig. 11. Estela en raíces, A y B Tipo estelar N° 5 propuesto por Cormack (1896) y Drabble (1904). Tomado de Tomlinson (1961).

Sin embargo, Tomlinson (1961) planteó que la distribución estelar no tiene un valor sistemático importante, y afirmó que la anatomía radical de las palmas habitualmente se encuentra conformada por cordones alternos de xilema y floema con una médula central. Este autor considera otras variables de mayor valor taxonómico, como lo son: la composición de la corteza, lignificación del parénquima, las características de la exodermis, haces de fibras, distribución de lagunas de aire en la corteza, presencia de suberina en las paredes de la endodermis, presencia de haces vasculares en la médula, entre otras.

Asimismo, Seubert (1998A), señaló que las Arecoideae pueden presentar variaciones en el cilindro vascular proponiendo algunos tipos:

En el primer tipo, denominado cilindro vascular "normal", la endodermis es continua, los vasos se encuentran incrustados regularmente en el tejido esclerótico, y en la periferia y hacia el centro se presenta una médula parenquimática. En esta médula se pueden encontrar fibras solitarias o

agrupadas en haces; así como vasos integrados al tejido esclerótico de dicha región.

En el segundo tipo, la endodermis es discontinua y segmenta el cilindro vascular. Este tipo puede ser dividido en dos sub-tipos. En el primer sub-tipo, la endodermis es raramente interrumpida y en su mayoría se muestra lobulada. En consecuencia, el cilindro vascular es lobulado según la endodermis. En el segundo, sub-tipo la endodermis se presenta frecuentemente interrumpida y el cilindro vascular se disecciona marcadamente. A pesar que este tipo revela un cilindro vascular fuertemente dividido, éste se produce en una gran cantidad de palmas cuyas raíces tienen diámetro relativamente grande. El grado de disección no depende directamente del diámetro de la raíz. También hay muchos géneros con raíces gruesas, cuyo cilindro vascular se mantiene entero (*Euterpe*, *Prestoea*).

Por otro lado, Seubert (1998A), describe la estructura interna de las raíces de la tribu Geonomateae (tratada como Geomeae). Los miembros de esta tribu muestran una rizodermis de paredes delgadas que tiende a desaparecer en raíces maduras. En secciones transversales, las células de la exodermis y la corteza externa son similares y están conformadas por unas pocas capas. En estas células, se puede observar frecuentemente el lumen, sus paredes son moderadamente gruesas y presentan taninos. En secciones longitudinales, la corteza externa y la exodermis son distintas; las células de la exodermis son alargadas y tienen extremos romos, mientras que las células que conforman la corteza externa son aún más alargadas y con extremos puntiagudos. La corteza interna suele ser homogénea, con un aerénquima poco desarrollado, presentando canales de aire ubicados en la porción media. En contraste, con todos los demás géneros de Arecoideae, las células de la corteza interna son de paredes moderadamente gruesas,

careciendo de células de paredes delgadas. En esta corteza las fibras solitarias y estrechas se encuentran dispersas. Las células de la endodermis muestran contenido tanífero y engrosamientos en forma de “U”, siguiendo el patrón básico de las Monocotiledóneas. El periciclo está formado por una sola capa de células y el cilindro vascular muestra el patrón normal de las palmas.

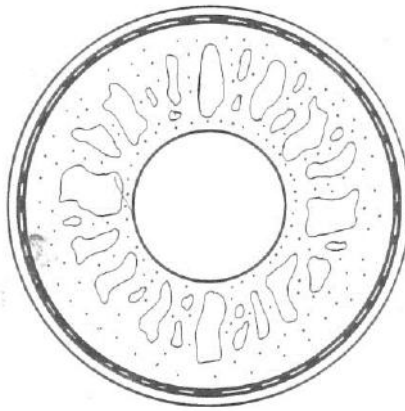


Fig. 12. Esquema de la raíz de *Geonoma* sp. en sección transversal. Las líneas periféricas de color negro representan tejido esclerótico, los pequeños puntos indican fibras solitarias esparcidas en la corteza, las áreas irregulares contorneadas en la corteza interna muestran la presencia de canales de aire y la línea de color negro en el centro representa la endodermis. Tomado de Seubert

3.7. Anatomía de la lámina foliar

La hoja de las palmas, como en la mayoría de las monocotiledóneas, está compuesta por tres partes: la base foliar envainadora, el pecíolo y la lámina. Sin embargo, lejos de conformar una estructura simple, representa el órgano más complejo de la arquitectura de las palmas (Tomlinson, 1990).

Los estudios anatómicos de la lámina foliar en palmas son relativamente amplios. Tomlinson (1961), analizó la anatomía de la lámina foliar de una gran cantidad de géneros de palmas, estableciendo las tendencias generales

de la familia. Estudios posteriores de la anatomía de esta porción foliar de varios grupos, han demostrado ser útiles desde el punto de vista diagnóstico. Glassman (1972), separó las especies del género *Syagrus* Mart. utilizando principalmente caracteres de la superficie foliar y de la hipodermis. Asimismo, caracteres anatómicos del mesofilo foliar y de los estomas, han sido valiosos para distinguir las especies de *Thrinax* Sw. (Read, 1975). Por otro lado, especies de *Chelyocarpus* Dammer (Uhl, 1972) y de *Hyophorbe* Luer. (Uhl, 1978), pudieron ser identificadas a partir de secciones de la lámina foliar. Igualmente, la anatomía de la hoja fue considerada valiosa en la monografía de *Euterpe* Mart., *Prestoea* Hook. f. y *Neonicholsonia* Dammer (Henderson y Galeano, 1996).

Tomlinson (1961), considera que *Geonoma* y los géneros relacionados *Asterogyne* H. Wendl., *Calyptrigyne* H. Wendl., *Calyptronoma* Griseb. y *Pholidostachys* H. Wendl. ex Hook. f. (Geonomeae), forman una alianza anatómica homogénea dentro de la tribu, los cuales se distinguen principalmente por los tipos de tricomas y la distribución de las fibras no vasculares en la lámina foliar. Tal como se señaló para la raíz, este autor examinó pocas especies en cada uno de los géneros de Geonomeae.

Si bien, el trabajo de Tomlinson (1961) describe las tendencias anatómicas generales de las *Arecaceae*, en ocasiones, las conclusiones taxonómicas basadas en las evidencias anatómicas, no coinciden con otros estudios. Por ejemplo, para este autor, *Oenocarpus* Mart. es considerado un grupo uniforme desde el punto de vista anatómico, en el que las diferencias estructurales se producen solo en términos cuantitativos. En un trabajo reciente, realizado por Ferreira y De Vilhena (2008) sobre la anatomía de la hoja de tres especies de *Oenocarpus* Mart., se encontraron varios caracteres útiles para su identificación y separación, los cuales fueron: tipo de estoma, patrón de distribución del esclerénquima, características de la nervadura

central, presencia o ausencia de masas aisladas de tejido floemático, número de capas del tejido de expansión, forma y organización del parénquima en la región central del eje pecíolo-raquis, entre otros.

Asimismo, Horn *et al.* (2009) realizaron un estudio filogenético, en el cual consideraron la anatomía foliar de 161 géneros de la familia Arecaceae y discutieron la relación entre ésta, la biomecánica y la ecofisiología de las plantas. Estos autores, encontraron que los patrones evolutivos de algunos caracteres anatómicos de la lámina foliar son altamente homoplásicos y que la morfología de la lámina evoluciona independientemente de su anatomía. Por otro lado, sugirieron que la anatomía foliar puede ser capaz de proporcionar algunos caracteres útiles para identificar especies, entre los que destacan la forma y contorno de las células epidérmicas típicas adaxiales y de la hipodermis, la presencia de fibras (subepidérmicas y no vasculares en el mesofilo), la presencia de extensiones entre los haces vasculares hacia cada epidermis y el tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo.

Guevara *et al.* (2011) al estudiar comparativamente la anatomía de la lámina foliar en la subtribu Mauritiinae (Arecaceae), pudieron identificar la presencia de dos grupos: uno donde se ubica *Lepidocaryum* Mart., que se distingue por la presencia de un mesofilo homogéneo y un segundo grupo, formado por *Mauritia* L. f. y *Mauritiella* Burret que comparten la presencia de un mesofilo diferenciado en parénquima en empalizada y esponjoso. Sin embargo, no lograron identificar caracteres lo suficientemente concluyentes para separar las especies.

Por otro lado, Noraini *et al.* (2012), estudiaron la anatomía comparada de la hoja de cuatro especies *Johannesteijsmannia* H.E. Moore, en la península de Malasia, encontrando caracteres de importancia taxonómica como por ejemplo: características de las células epidérmicas y los estomas, presencia

de hipodermis, idioblastos, esclereidas y fibras subepidérmicas, atributos de los paquetes esclerenquimáticos, distribución de los haces vasculares en el mesofilo, división del floema en los haces vasculares y forma de los márgenes de las hojas.

En términos generales, la estructura interna de las hojas se caracteriza por la presencia de una capa de epidermis, de células rectangulares en vista superficial, con estomas ubicados en la superficie abaxial o en ambas superficies. Generalmente, no presenta tricomas ni indumento visible; la presencia de este último es frecuente en la vaina foliar, donde llega a formar una capa de lana continua en muchas especies (Tomlinson, 1990).

El mesofilo está constituido por una hipodermis conformada por una o varias capas de células grandes, incoloras y de paredes gruesas; y por el clorénquima compuesto de células redondeadas y de paredes delgadas. El número de capas de la hipodermis es bastante constante en la región intermedia entre el nervio central y el margen de la hoja. En gran cantidad de palmas, las filas de células hipodérmicas son parcialmente reemplazadas por fibras, como en la hipodermis adaxial de muchas *Cocoeae* y *Lepidocaryeae*. A veces, las fibras son más numerosas que las células de la hipodermis y se forma una capa fibrosa casi continua como en algunas especies del género *Raphia* (Tomlinson, 1990).

Se presentan hojas isofaciales y dorsiventrales. En *Pseudophoenix* H. Wendl. ex Sarg. (Ceroxyloideae) el parénquima en empalizada ocupa hasta la mitad de la profundidad total de la lámina. Hay casos de hojas isofaciales con un número variable de capas de parénquima en empalizada a ambos lados, y las células del mesofilo central, grandes e isodiamétricas. En raras ocasiones, las células del mesofilo están dispuestas alrededor de los haces

vasculares, como en *Ptychosperma* Labill. y *Sclerosperma* Mann & H. Wendland, pero nunca como en las gramíneas (Tomlinson, 1990).

La presencia de fibras no vasculares es común en casi todas las hojas de las palmas. Éstas pueden estar solitarias o agrupadas formando un haz o paquete, cuya configuración podría tener valor diagnóstico (Tomlinson, 1990). Los principales patrones son los siguientes:

1. Las fibras hipodérmicas reemplazan las filas de células hipodérmicas o subhipodérmicas, separadas de la epidermis por células incoloras. Por lo general son más abundantes adaxialmente en las hojas dorsiventrales, pero pueden ser igual de frecuentes debajo de cada superficie, en las hojas isolaterales.
2. Las fibras se presentan en el mesofilo solitarias y dispersas, rara vez en contacto con la hipodermis, como en *Geonoma* y *Calyptronoma*.
3. Las fibras del mesofilo forman haces o paquetes, en raras ocasiones se presentan solitarias, pero limitadas a un mismo nivel en el mesofilo y con presencia de pectinas, como en los haces vasculares de algunas Bactridinae.
4. Se presentan extensiones fibrosas rodeando la vaina del haz con prolongaciones visibles hacia la hipodermis, como en *Jubaea* Kunth y las palmas borassoides. Las fibras de las extensiones contrastan con respecto a las de la vaina vascular.

En ocasiones, pueden observarse en las hojas de las palmas los estegmatas, constituidos básicamente por cuerpos silíceos, asociados tanto a las fibras vasculares como a las no vasculares (Tomlinson, 1990).

Las nervaduras de la lámina foliar de las palmas son paralelas, con haces longitudinales grandes y pequeños, conectados por haces transversales

pequeños cuya separación puede ser diagnóstica para cada especie (Tomlinson, 1990).

Individualmente, los haces vasculares presentan una configuración similar en todas las hojas de las palmas y están rodeados por dos capas distintas. En los haces mayores, el metaxilema se encuentra interrumpido por bandas escleróticas cortas, de paredes gruesas (Tomlinson, 1990).

El xilema incluye gran cantidad de parénquima asociado, cuyas células son alargadas, a menudo escleróticas. Los elementos traqueales de las venas más grandes están constituidos por protoxilema, que puede observarse largo, estrecho, extendido o incluso presentarse rasgado parcialmente, y metaxilema conformado por lo general por un solo vaso, de diámetro amplio. En las venas más pequeñas, el protoxilema es poco extendido y sus elementos traqueales son a menudo bastante estrechos y poco visibles. El floema se separa del xilema por una o más capas de parénquima conjuntivo de paredes finas o esclerotizadas. El tejido floemático de los haces pequeños es indivisible pero en los grandes, en muchos géneros, se divide en dos porciones (pocas veces en más) separadas por tabiques escleróticos (Tomlinson, 1990).

Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011), realizaron una descripción de la lámina foliar del género *Geonoma*. Dorsiventralmente, se destaca la presencia de abundantes pelos en la región costal de la superficie abaxial. Estos pelos son uniseriados con células basales de paredes lignificadas. La epidermis es uniestratificada, y de menor espesor en la región costal de las venas grandes. La pared externa de las células epidérmicas típicas es de poco espesor, y está cubierta por una cutícula delgada. Estas células son romboidales o hexagonales en la superficie adaxial (vista frontal), siendo más pequeñas, rectangulares y alargadas hacia la región costal. En la superficie

abaxial, las células tienden a ser isodiamétricas, aunque irregulares en la región intercostal. Los estomas están restringidos a la superficie abaxial de la región intercostal, no en filas sino dispersos. Asimismo, la lámina de las especies del género *Geonoma* carece de hipodermis. El mesofilo, está constituido fundamentalmente por clorénquima, no se diferencia en parénquima en empalizada y esponjoso. Con frecuencia, se pueden presentar fibras solitarias y dispersas en el mismo, específicamente hacia la epidermis, o pueden estar ausentes en algunas especies. Debajo de la epidermis, luego de dos a tres capas de clorénquima, se encuentra un haz esclerótico. Los haces son más prominentes hacia la superficie adaxial; se encuentran limitados por dos capas distintas, la exterior rodea completamente las venas más pequeñas y solo parcialmente a las más grandes; se caracteriza por ser una vaina de células más o menos cúbicas, con paredes radiales lignificadas, a manera de una endodermis. La cubierta interior se presenta bien desarrollada, aunque por lo general, en los haces más grandes puede estar conformada por un tejido fibroso ubicado en la parte superior e inferior de la vena; en las venas más pequeñas está constituida por células parenquimáticas, de paredes delgadas. El tejido floemático de las venas grandes está interrumpido por un tabique esclerótico estrecho, el cual lo divide en dos porciones.

Roth, *et al.* (1986), al evaluar la anatomía foliar de *Geonoma simplicifrons*, *G. pinnatifrons* y *G. spinescens*, creciendo en la selva nublada del Parque Nacional "Henri Pittier", encontraron algunas características comunes entre las especies, tales como: epidermis uniestratificada en ambas caras de la lámina foliar, estomas en la superficie abaxial, ubicados en las regiones intercostales, tricomas pluricelulares presentes en las regiones costales; mesofilo no diferenciado en parénquima en empalizada y esponjoso, con presencia de esclereidas dispersas, fibras no lignificadas dispuestas paralelamente al eje longitudinal de la lámina, presencia de idioblastos con

rafidios y estegmatas, entre otras características. Sin embargo, se distinguieron, en cuanto a: forma de las células epidérmicas; densidad estomática; distribución de los estomas; número de capas del mesofilo; forma, orientación y grado de compactación de las células del mesofilo; número de fibras agrupadas, ubicación, forma y abundancia de idioblastos con rafidios y estegmatas, entre otros rasgos. Es de resaltar, que las autoras no caracterizaron el sistema vascular de la lámina foliar.

3.8. Anatomía del raquis, pecíolo y vaina foliar

Los estudios sobre el eje de la hoja (raquis, pecíolo y vaina foliar) de las Arecaceae se han limitado a describir las funciones mecánicas e hidráulicas de estas estructuras (Tomlinson, 1964; Dassanayake y Sivakadachchan, 1972; Pyykkö, 1985). Sin embargo, así como la lámina foliar de las Arecaceae, el resto de la hoja también puede suministrar caracteres de interés.

Raquis

La estructura del eje de la hoja varía considerablemente desde su inserción en el tallo hasta su extremo distal. La anatomía del raquis en las Arecaceae, ha sido considerada similar a la del pecíolo en distintas investigaciones (Tomlinson, 1961; Guevara y Garzón, 2008; Ferreira y De Vilhena, 2008).

Sin embargo, Guevara y Garzón (2008), al evaluar la morfoanatomía de órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthacanthos*, resaltaron algunas características particulares como: mayor cantidad de esclerenquima que la del tallo, formando bandas hacia los ángulos, producto de la unión de los paquetes esclerenquimáticos de haces vasculares individuales, elementos de

los vasos del metaxilema con un diámetro promedio menor que la del pecíolo.

Alvarado y Jáuregui (2011), estudiaron la anatomía del raquis y la lámina foliar de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer y *A. maripa* (Aubl.) Mart., con el propósito de caracterizarlas, compararlas y aportar información de posible valor taxonómico. Estas autoras encontraron que el raquis de ambas especies es muy semejante en su estructura anatómica, distinguiéndose básicamente por el número y diámetro de los vasos metaxilemáticos, los cuales se presentan en mayor abundancia y tamaño en *A. maripa*.

Pecíolo

A continuación se presenta una descripción general del pecíolo de las palmas realizada por Tomlinson (1961), quien tomó muestras del pecíolo en la porción ubicada debajo de la inserción de la lámina foliar o los segmentos de algunas palmas.

Pelos o espinas microscópicas son comunes en la hoja, a veces están ausentes en la lámina, como en *Raphia* y algunas palmeras borassoides. Los pelos se distribuyen en áreas específicas del eje. La base de cada uno de ellos suele estar formada por varias células escleróticas irregulares, las cuales producen un indumento superficial como por ejemplo en *Bactris*. En algunas especies de *Chamaedorea* la epidermis tiene numerosas papilas multicelulares (Tomlinson, 1961).

La epidermis suele estar totalmente cutinizada y la pared externa de las células presenta mayor grosor que las paredes anticlinales. En vista superficial, las células epidérmicas son cuadradas o rectangulares, rara vez

romboédricas o en forma de huso. Los estomas son igualmente numerosos en ambas superficies. Las células oclusivas a menudo están hundidas. Por debajo de la epidermis se desarrolla una hipodermis incolora constituida por una o más capas de células, aunque a menudo es confusa su determinación. En hojas viejas, la hipodermis se vuelve esclerótica. Seguido a esta capa, se presenta generalmente un estrato de células clorenquimáticas de paredes delgadas, las cuales son más pequeñas que las células parenquimáticas centrales que tienden a ser incoloras. Hacia la periferia del pecíolo, a menudo se encuentran bandas fibrosas dispersas, no observables en la zona central (Tomlinson, 1961).

El pecíolo de las hojas se caracteriza por presentar numerosos haces vasculares dispersos, grandes, entre los que se intercalan haces vasculares pequeños. Los haces longitudinales están conectados a intervalos irregulares con haces transversales cortos y estrechos, los cuales se encuentran rodeados sólo por parénquima y no por fibras como en los haces de la lámina de muchas palmeras. Los haces periféricos se encuentran aglomerados y están cubiertos por una vaina fibrosa más gruesa que las que rodea las venas centrales. Los paquetes de haces periféricos a veces se funden de manera irregular e incompleta formando un cilindro esclerótico periférico casi continuo. En ocasiones los tejidos centrales de la parte superior del pecíolo y raquis incluyen arcos de haces vasculares en forma de V (Tomlinson, 1961).

Los haces vasculares centrales están rodeados, casi completamente, por una vaina de fibras periféricas, la cual normalmente es sustituida por parénquima a nivel del metaxilema, o en ocasiones el tejido xilemático está cubierto solo por parénquima. Los haces vasculares más grandes contienen uno o más vasos metaxilemáticos cerca del floema. El floema puede estar agrupado formando una unidad o dividido en dos paquetes separados por una banda esclerótica. En *Sabal* Adans. se forman tres paquetes de floema y

en *Cyrtostachys* Blume el floema se encuentra mucho más dividido, separado por tabiques de bandas escleróticas irregulares (Tomlinson, 1961).

El parénquima central del pecíolo de la hoja es muy uniforme y a diferencia de algunos tallos, éste no experimenta expansión, por lo que no es posible observar espacios lagunosos (Tomlinson, 1961).

Guevara y Garzón (2008), al estudiar la morfoanatomía de los órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae, Arecoideae), concluyen que tanto el tallo, como el pecíolo, el raquis y el cirro presentan anatomía similar. En el pecíolo, los haces vasculares son de menor tamaño que los del tallo y presentan bandas de esclerenquima asociado, por otro lado, en el área cortical predominan células esclerenquimáticas.

Ferreira y De Vilhena (2008), al estudiar la anatomía de la hoja de tres especies de *Oenocarpus*, encontraron que la forma y la organización de las células del parénquima, para el eje pecíolo-raquis, son útiles para la separación de especies.

Asimismo, en un trabajo realizado por Millán y Kahn (2010), en el cual se caracterizó la anatomía foliar de 23 especies de *Astrocaryum* G. Mey. y dos especies *Hexopetion* Burret (Arecoideae), se identificaron nueve caracteres diferenciales en el pecíolo. Entre estos caracteres destacan: presencia de células epidérmicas rectangulares, ovadas, redondas, con la pared externa gruesa o delgada; hipodermis interrumpida por parénquima, presencia de esclereidas o fibras septadas y presencia de haces de fibras con estégmatas.

Vaina foliar

Con relación a la vaina foliar, su estructura interna tiende a variar considerablemente con respecto a la del pecíolo y el raquis.

En comparación con el pecíolo, el número de estomas es menos abundante, y éstos suelen estar ausentes en la superficie adaxial. La hipodermis abaxial a menudo está densamente esclerotizada. Las capas de células ubicadas hacia la superficie adaxial se encuentran ampliamente extendidas tangencialmente y comprimidas radialmente, esto debido posiblemente a la expansión radial del tallo. Alrededor de los haces más grandes, las células del parénquima central son más grandes, probablemente para adaptarse a las ampliaciones del tallo. El clorénquima está restringido hacia la superficie abaxial o frecuentemente está ausente. Numerosas bandas fibrosas son visibles en la base foliar (Tomlinson, 1961).

En las bases foliares de las hojas grandes, los haces mayores se disponen en arcos irregulares. Los arcos más abaxiales están rodeados por una banda fibrosa muy notable. Los haces vasculares ubicados hacia la superficie adaxial son escasos y estrechos (Tomlinson, 1961).

En el estudio sobre *Astrocaryum* y *Hexopetion*, Millán y Kahn (2010) identificaron seis caracteres diferenciales de la vaina, entre las que destacan: presencia de células epidérmicas rectangulares, ovadas, redondas, con la pared externa gruesa o delgada e hipodermis interrumpida por parénquima o con células escleróticas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Material Vegetal: especies de *Geonoma* Willd.

Para el estudio de raíces se consideraron, por la factibilidad de colección: *G. densa* Linden & H. Wendl., *G. deversa* (Poit.) Kunth, *G. interrupta* (Ruiz & Pav.), *G. jussieuana* Mart, *G. orbignyana* Mart., *G. paraguayensis* H. Karst., *G. simplicifrons* Willdenow, *G. spinescens* H. Wendl. y *G. undata* Klotzsch (Anexo 2). A estas mismas especies se les estudió la anatomía de las láminas de las pinnas; adicionándose para el estudio de esta última estructura material herborizado de las especies: *Geonoma appuniana* Spruce, *G. aspidiifolia* Spruce, *G. baculifera* (Poit.) Kunth, *G. cuneata* H. Wendl. ex Spruce, *G. leptospadix* Trail, *G. macrostachys* Mart., *G. maxima* (Poit.) Kunth, *G. stricta* (Poit.) Kunth y *G. weberbaueri* Dammer ex Burret (Anexo 3), a fin de completar un total de 18 especies presentes en el país. En las primeras nueve especies citadas, también se caracterizó el arreglo histológico del raquis y del pecíolo. En el resto de las especies, no se estudiaron estas estructuras debido a que la toma de muestra podría causar daños a las exsiccata.

4.2. Área de estudio y origen del material

Nueve de los taxones estudiados, fueron recolectados en los lugares de distribución geográfica donde ha sido indicada su presencia (Fig. 13). Para ello, se revisó literatura actualizada de la familia y se examinó el material herborizado existente en las siguientes instituciones: Herbario de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela “Víctor M. Badillo”, Maracay (MY); Herbario del Instituto Universitario de Tecnología “Alonso Gamero”, Coro (CORO), Herbario del Museo de Historia Natural La Salle (CAR) y Herbario Nacional de Venezuela, Caracas (VEN).

Para las salidas de campo, se realizó la solicitud de permisos de colección en Parques Nacionales a INPARQUES y al MINAMB para el resto del país.

El resto del material vegetal (particularmente para la anatomía de la hoja), se obtuvo de muestras herborizadas existentes en los herbarios antes mencionados, previa autorización de los curadores. En la mayoría de las especies, se tomaron muestras de tres especímenes.

En el caso del material fresco, se recolectaron raíces y hojas de al menos tres individuos por especie. Para el estudio de anatomía radical, se tomaron muestras de raíces de primer orden de plantas adultas, de 10 cm de longitud, contados a partir del ápice radical. Para el estudio de la anatomía foliar, se consideraron las hojas de la región media de la corona de cada individuo y se tomó la porción media de los folíolos del tercio medio de cada hoja. Asimismo, para la caracterización del pecíolo y el raquis, se tomaron fragmentos de su parte central. El material fresco fue fijado en una mezcla de FAA (formaldehído, ácido acético glacial y etanol 70%), para ser utilizado en los estudios histológicos e histoquímicos.

Inicialmente, el trabajo anatómico incluía a *G. weberbaueri* Dammer ex Burret. para los estudios de raíces y *G. oligoclona* Trail para los estudios de láminas de las pinnas. Según el "Nuevo Catálogo de la Flora Vasculare de Venezuela (Hokche *et al.* 2008), *G. weberbaueri* se encuentra distribuida en los estados Aragua, Carabobo, Miranda, Táchira y Trujillo. Con base a esto, se realizaron dos salidas de campo, una hacia la carretera vieja Boconó-Trujillo, según datos de la muestra herborizada (Dorr, *et al.* 7214, VEN) y una segunda salida hacia la Estación Experimental "Bajo Seco" FAGRO UCV, estado Vargas, atendiendo a los datos de la muestra herborizada (Espinoza, *et al.* 499, VEN). La población ubicada en el estado Trujillo, correspondía al género *Prestoea*, lo que indica problemas de identificación en el exsiccatum.

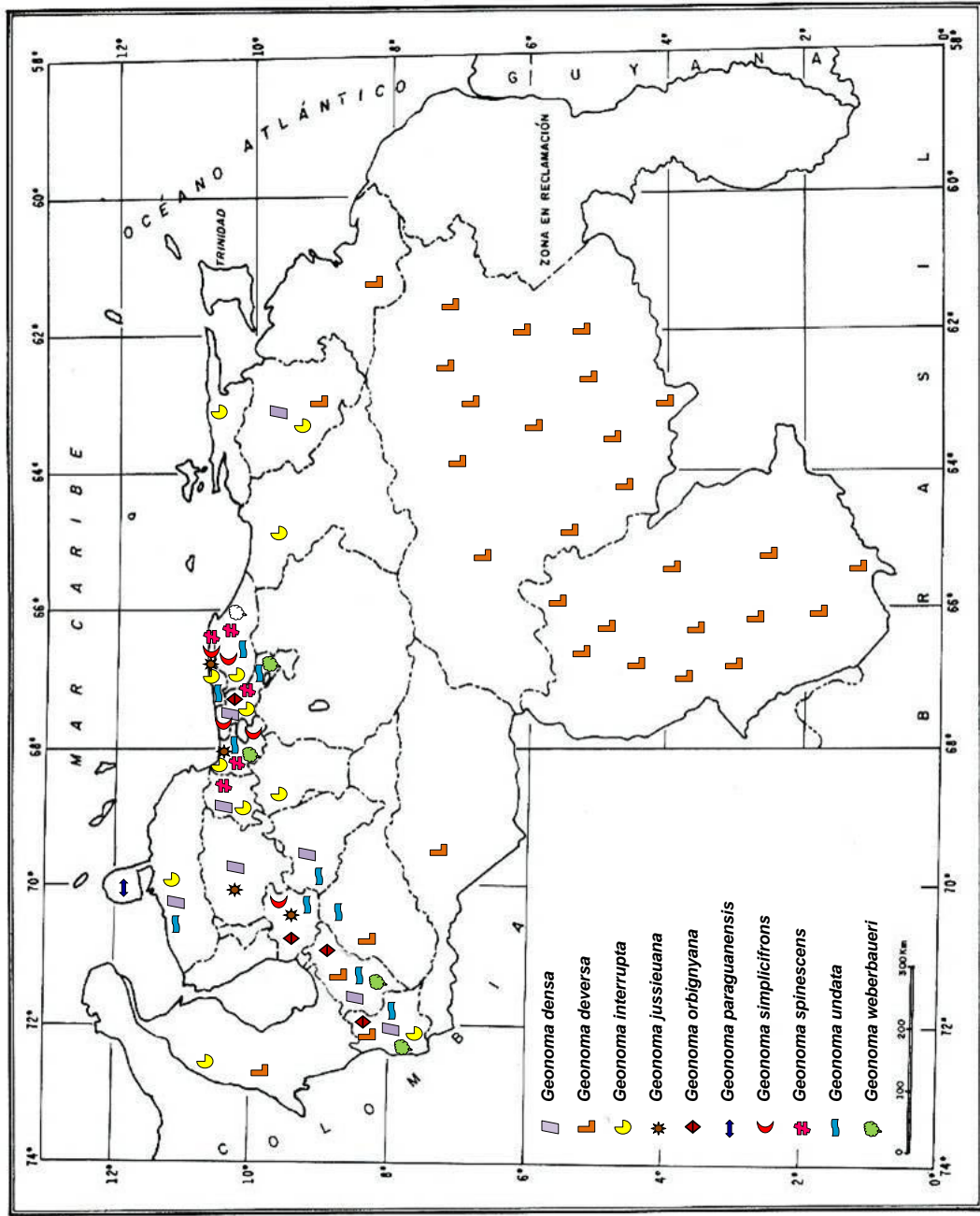


Fig. 13. Mapa de distribución de las especies de *Geonoma* Willd. que se recolectaron en campo.

Asimismo, la población ubicada en el estado Vargas, mostraba caracteres morfológicos afines con *G. undata*. Partiendo de estas premisas y por las dificultades económicas de planificar otra salida de campo, se decidió la exclusión de *G. weberbaueri* para los estudios de raíces y se utilizaron muestras herborizadas para el caso de las hojas. Asimismo, se comprobó la inexistencia de muestras herborizadas de *G. oligoclona* Trail en los herbarios nacionales. Según Stauffer (2000), esta especie es conocida en el país por la colección (Maguire y Politi 28.800, NY) en el cerro Sipapo, estado Amazonas.

4.3. Procesamiento del material vegetal

Estos trabajos se llevaron a cabo en el laboratorio de Morfoanatomía Vegetal de la Facultad de Agronomía de la UCV. Para los estudios anatómicos de las raíces y las hojas (material fresco), se tomaron muestras previamente fijadas en FAA. El estudio con material herborizado requirió de hidratación previa, para lo cual se utilizó la metodología propuesta por Peña y Saralegui (1982).

4.3.1. Secciones histológicas

Las porciones muestreadas de raíces, pecíolo, raquis y lámina foliar, previamente fijadas en FAA o hidratadas, fueron seccionadas a mano alzada o con un micrótopo de rotación. Los cortes a mano alzada se realizaron con una hojilla de afeitar, utilizando anime como material de apoyo. Posteriormente fueron teñidos con azul de toluidina acuosa (1%) (O'Brien y McCully, 1981) o con azul de astra-safranina (Kraus y Arduin, 1997, modificado) y se elaboraron láminas semipermanentes, utilizando como medio de montaje una solución de glicerina-agua (1:1). Los bordes entre la lámina portaobjeto y el cubreobjeto se sellaron con esmalte para uñas incoloro (Purvis *et al.*, 1966). Para la obtención de secciones con micrótopo de rotación, las muestras se deshidrataron en una batería creciente de

alcohol butílico terciario. Luego, se incluyeron en paraplast (58°C punto de fusión) y se seccionaron transversalmente. Posteriormente los cortes fueron teñidos con safranina-fast green y se montaron en bálsamo de Canadá, obteniendo láminas permanentes (Johansen, 1940).

4.3.2. Obtención de epidermis

Para la obtención de las epidermis foliares, se realizaron macerados parciales, tomando fragmentos de folíolos (0,5 cm² aproximadamente), los cuales se colocaron en hipoclorito de sodio comercial (5,25%), a temperatura ambiente (24 °C) durante un día, al finalizar este período se realizaron lavados con agua destilada y se separaron las epidermis con ayuda de un pincel; éstas fueron teñidas y montadas en forma semejante a lo expuesto para las secciones obtenidas a mano alzada.

4.3.3. Pruebas histoquímicas

Se elaboraron láminas temporales con cortes trasversales de raíz, para realizar pruebas histoquímicas, siguiendo los protocolos propuestos por Johansen (1940) y Kraus y Arduin (1997), a fin de determinar la presencia de grasas con Sudan III, lignina con floroglucinol al 1% y taninos con cloruro férrico al 10%.

Asimismo, se elaboraron láminas temporales con cortes trasversales de los pecíolos, para determinar la presencia de almidón con solución de Lugol, siguiendo el protocolo propuesto por Johansen (1940).

4.4. Observaciones

Las observaciones se realizaron utilizando un microscopio óptico calibrado marca Nikon, con la ayuda de un ocular micrometrado incorporado al mismo, y un microscopio estereoscópico marca Leitz. Las variables cuantitativas mencionadas más adelante, fueron registradas en cinco campos visuales por lámina. Además, se tomaron fotografías por medio de una cámara adaptada a estos equipos. Para la descripción anatómica de las raíces y las hojas se siguió la terminología propuesta por Tomlinson (1961, 1990, 2011).

4.5. Variables cualitativas y cuantitativas

En el Cuadro 1 se indican las variables analizadas, considerando el órgano o estructura estudiado

Cuadro 1. Variables anatómicas estudiadas por órgano en *Geonoma*

TEJIDO Y/O ZONA ANATÓMICA	VARIABLES	ÓRGANO O ESTRUCTURA		
		RAÍZ	PECÍOLO Y RAQUIS	LÁMINA FOLIAR
EPIDERMIS	CUANTITATIVAS			
	Número de capas	X	X	X
	Espesor	X		X
	Grosor de pared externa más cutícula			X
	Densidad estomática			X
	Densidad de tricomas			X

TEJIDO Y/O ZONA ANATÓMICA	VARIABLES	ÓRGANO O ESTRUCTURA		
		RAÍZ	PECÍOLO Y RAQUIS	LÁMINA FOLIAR
	CUALITATIVAS			
	Forma de las células	X	X	X
	Presencia y características de pelos radicales	X		
	Presencia de micorrizas	X		
	Presencia y características de los tricomas		X	X
	Tipo de estomas			X
	Ubicación y distribución de los estomas			X
SISTEMA FUNDAMENTAL	CUANTITATIVAS			
	Número de capas corteza	X	X	
	Número de capas del mesofilo			X
	Número de capas de la exodermis	X		
	Número de capas de la endodermis	X		
	Grosor de la corteza	X		
	Espesor del mesofilo			X
	CUALITATIVAS			
	Presencia de exodermis, características	X		
	Presencia de hipodermis, características		X	X

TEJIDO Y/O ZONA ANATÓMICA	VARIABLES	ÓRGANO O ESTRUCTURA		
		RAÍZ	PECÍOLO Y RAQUIS	LÁMINA FOLIAR
	Presencia de canales de aire con o sin diafragmas	X	X	X
	Presencia, ubicación y características del tejido esclerenquimático	X	X	X
	Ubicación, forma y abundancia de idioblastos con cristales y estegmatas		X	X
	Presencia de células de paso en la endodermis	X		
	Presencia de tejido de expansión		X	X
	Orientación y grado de compactación de las células del mesofilo			X
	Tipo de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo			X
CILINDRO VASCULAR	CUANTITATIVAS			
	Diámetro del cilindro vascular	X		
	Número de capas del periciclo	X		
	Número de arcas xilemáticas	X		
	Número de vasos metaxilemáticos/haz	X	X	X
	Diámetro interno de los vasos metaxilemáticos	X		
	Diámetro de la médula	X		
	CUALITATIVAS			
	Presencia de médula	X	X	
	Características de las células medulares	X		

TEJIDO Y/O ZONA ANATÓMICA	VARIABLES	ÓRGANO O ESTRUCTURA		
		RAÍZ	PECÍOLO Y RAQUIS	LÁMINA FOLIAR
	Forma de las células del periciclo	X		
	Forma de las arcas xilemáticas	X		
	Forma de los cordones floemáticos	X	X	X
	Presencia y características de esclerénquima medular	X	X	
	Distribución de los haces vasculares		X	X
	Presencia y características de la vaina vascular			X
	Presencia de tejido esclerenquimático asociado a los haces vasculares		X	X
	Características de la vena media			X

4.6. Análisis fenético de los datos

Tomando en consideración las variables señaladas anteriormente, se codificaron los estados de los caracteres de las unidades taxonómicas operativas (OTUS) en matrices de datos (Anexos 4, 5 y 6). A partir de dichas matrices, y mediante tratamientos estadísticos adecuados (p.e. análisis factorial y multivariados), se obtuvo clasificaciones y ordenaciones de los taxones en estudio.

Para estos análisis se utilizó el programa NTSYS pc v. 2.11a (Rohlf, 2000), el cual permite identificar los patrones y la estructura de datos multivariantes (Nabors, 2006). Con esta herramienta se transforman los datos de la distribución de caracteres en una matriz de distancia. Las distancias son una

estimación del número de cambios que han ocurrido entre los datos de todas las unidades taxonómicas operativas (OTUS). Para el cálculo de la matriz de distancia, se utilizaron el coeficiente SM (Simple Matching Coefficient) para datos cualitativos, y el coeficiente DIST (Distance Coefficient) para datos cuantitativos.

Posteriormente se realizó el análisis de conglomerado (cluster), empleando como método de agrupamiento jerárquico el UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), el cual, busca agrupar elementos (o variables) tratando de lograr la máxima homogeneidad en cada grupo y la mayor diferenciación entre los grupos.

La interpretación de los análisis se llevó a cabo a través de fenogramas, los cuales facilitaron la explicación de los resultados. En cada uno de ellos se hace referencia a la línea fenón, es decir el límite trazado a un determinado valor del coeficiente de similitud, para definir un agrupamiento de interés taxonómico.

5. RESULTADOS

5.1. Descripción de las raíces de *Geonoma Willd.*

Todas las especies estudiadas muestran en sección transversal una rizodermis uniestratificada, con células de contornos cuadrangulares a rectangulares; de paredes delgadas, pectocelulósicas, sin pelos absorbentes (Fig.14). El grosor de esta capa varía entre las especies, presentándose los valores más bajos en *G. deversa*, *G. simplicifrons* y *G. interrupta*; el valor mayor se registró en *G. paraguayensis*; en el resto de los taxa es más o menos similar (Cuadro 2).

La región cortical está constituida por parénquima, y se encuentra delimitada externamente por una capa subepidérmica, conformada por células de rasgos diferentes a sus inmediatas. En *G. densa* (Fig. 14A), *G. deversa*, *G. interrupta*, *G. orbignyana* (Fig. 14D), *G. simplicifrons* y *G. spinescens* (Fig. 14E), las células de esta capa, presentan formas más o menos cuadrangulares, de paredes delgadas en el primer taxón, y de paredes engrosadas para el resto de los taxones. En *G. jussieuana* predominan células rectangulares con fuerte engrosamiento en las paredes externas (Fig.14B), y en *G. paraguayensis* y *G. undata*, dichos engrosamientos, ocurren tanto en las tangenciales como en las radiales, por lo que adoptan forma de U invertida (Figs. 14C y 14F). La capa más interna de la corteza es la endodermis, la cual tiene paredes fuertemente lignificadas en *G. densa* (Fig. 15F), *G. deversa* (Fig. 15A), *G. interrupta* (Fig. 15B), *G. paraguayensis* (Fig. 15C) y *G. undata* y relativamente más delgadas en el resto de las especies (Fig. 15E). Asimismo, se evidenció la presencia de células de paso en *G. spinescens* y *G. orbignyana* (Fig. 15D).

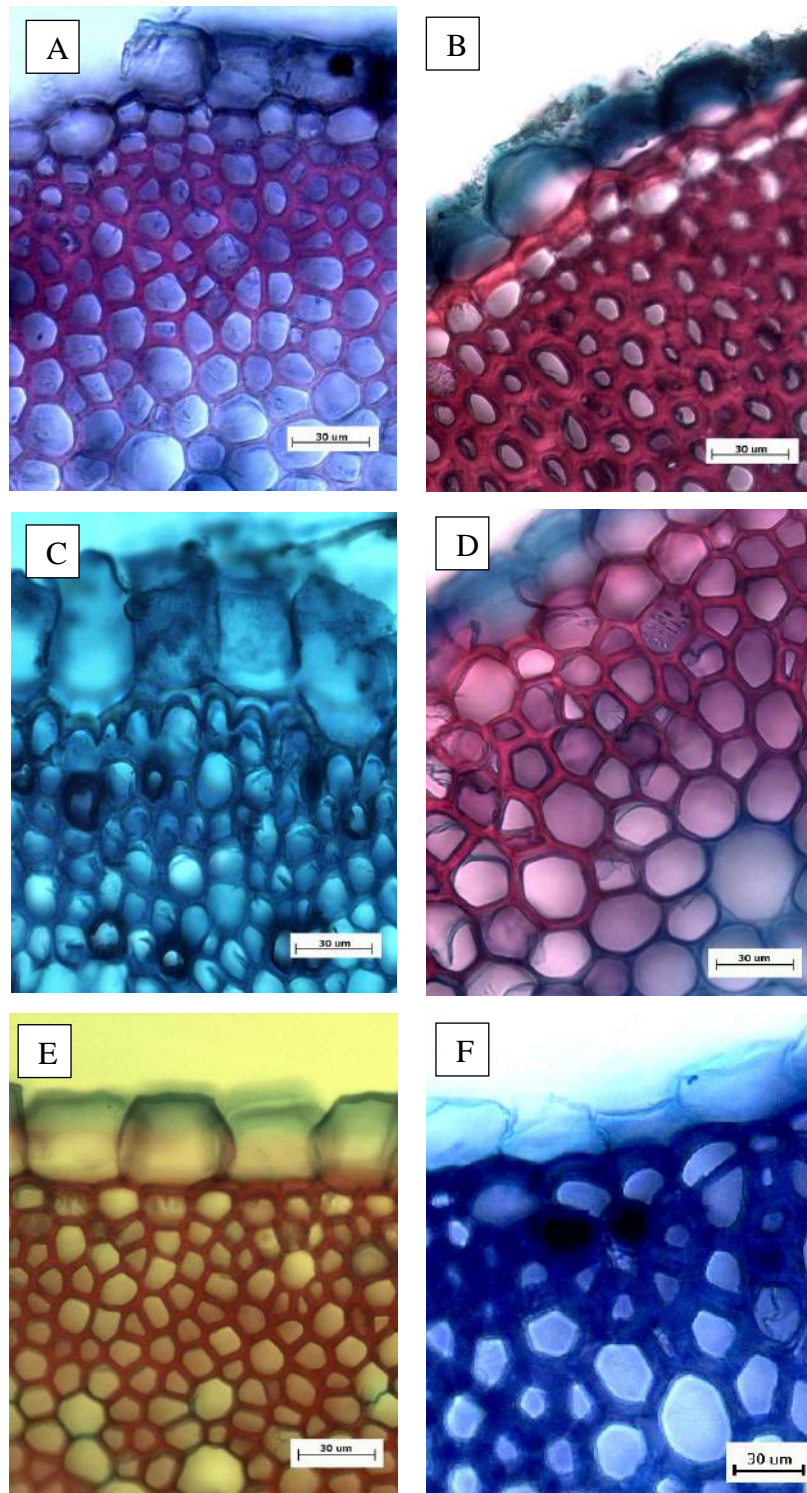


Fig. 14. Secciones transversales de raíces de *Geonoma*, mostrando detalles de la rizodermis y corteza externa. A. *G. densa*. B. *G. jussieuana*. C. *G. paraguayensis*. D. *G. orbignyana*. E. *G. spinescens*. F. *G. undata*.

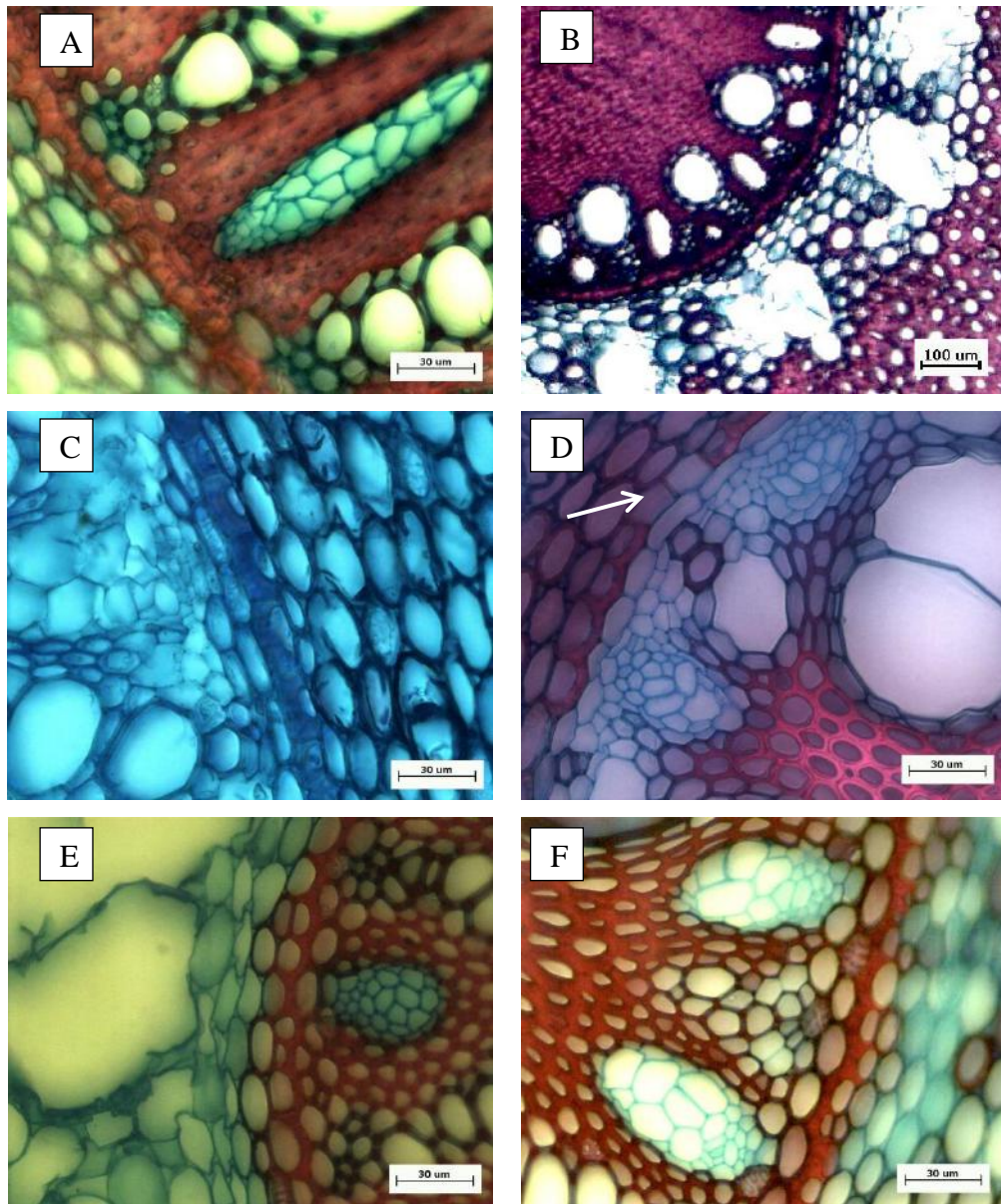


Fig. 15. Secciones transversales de raíces de *Geonoma*, mostrando detalles de la endodermis y el periciclo. A. *G. deversa*. B. *G. interrupta*. C. *G. paraguayensis*. D. *G. orbignyana*, se observan células de paso (indicadas con flecha). E. *G. spinescens*. F. *G. densa*.

El tejido cortical ubicado entre las dos capas referidas, fue dividido en tres zonas considerando la organización y características de sus células. La externa constituida por células relativamente pequeñas, que van incrementando su diámetro a medida que se alejan de la capa subepidérmica (Fig. 16A), con paredes fuertemente esclerosadas en *G. deversa* (Fig. 16D), *G. interrupta*, *G. jussieuana* (Fig. 16E), *G. orbignyana* (Fig. 14D), *G. spinescens* (Fig. 14E) y *G. undata* (Fig. 14F); y en menor cuantía en *G. densa* (Fig. 16A), *G. paraguayensis* (Fig. 16F) y *G. simplicifrons* (Fig. 16C). En esta zona, específicamente en *G. undata*, son evidentes células parenquimáticas de diámetro variable y de contorno circular (Fig. 17B). La zona media se caracteriza por ser un área, con células mayormente de paredes delgadas y con un número de 13-23 espacios intercelulares de tamaños diferentes (Cuadro 2), que se distribuyen radialmente y constituyen canales de aire, los cuales están limitados por columnas de células de anchura diferente (Fig. 16 D-F); en ocasiones algunas de ellas engruesan y lignifican sus paredes como es el caso de *G. deversa* (Fig. 16D) y *G. densa* (Fig. 17A). La última zona, está formada también por parénquima, pero sus células muestran contorno ovalado, con su eje mayor paralelo a la superficie, organizadas radialmente, en capas concéntricas alrededor del cilindro vascular (Figs. 16D-F). El número de capas de células corticales es variable entre las especies, así como el espesor de dicha región, el cual fue más amplio y con mayor número de capas en *G. paraguayensis* y de menor grosor en *G. interrupta*; sin embargo, el menor número de capas se registró en *G. orbignyana* y *G. jussieuana* (Cuadro 2).

G. paraguayensis fue la única especie donde se observaron estructuras fúngicas en las células de la rizodermis y del tejido cortical (Figs. 18 A-B).

El cilindro vascular está delimitado por una capa de periciclo, con células rectangulares u ovaladas, dispuestas con su eje mayor paralelo a la

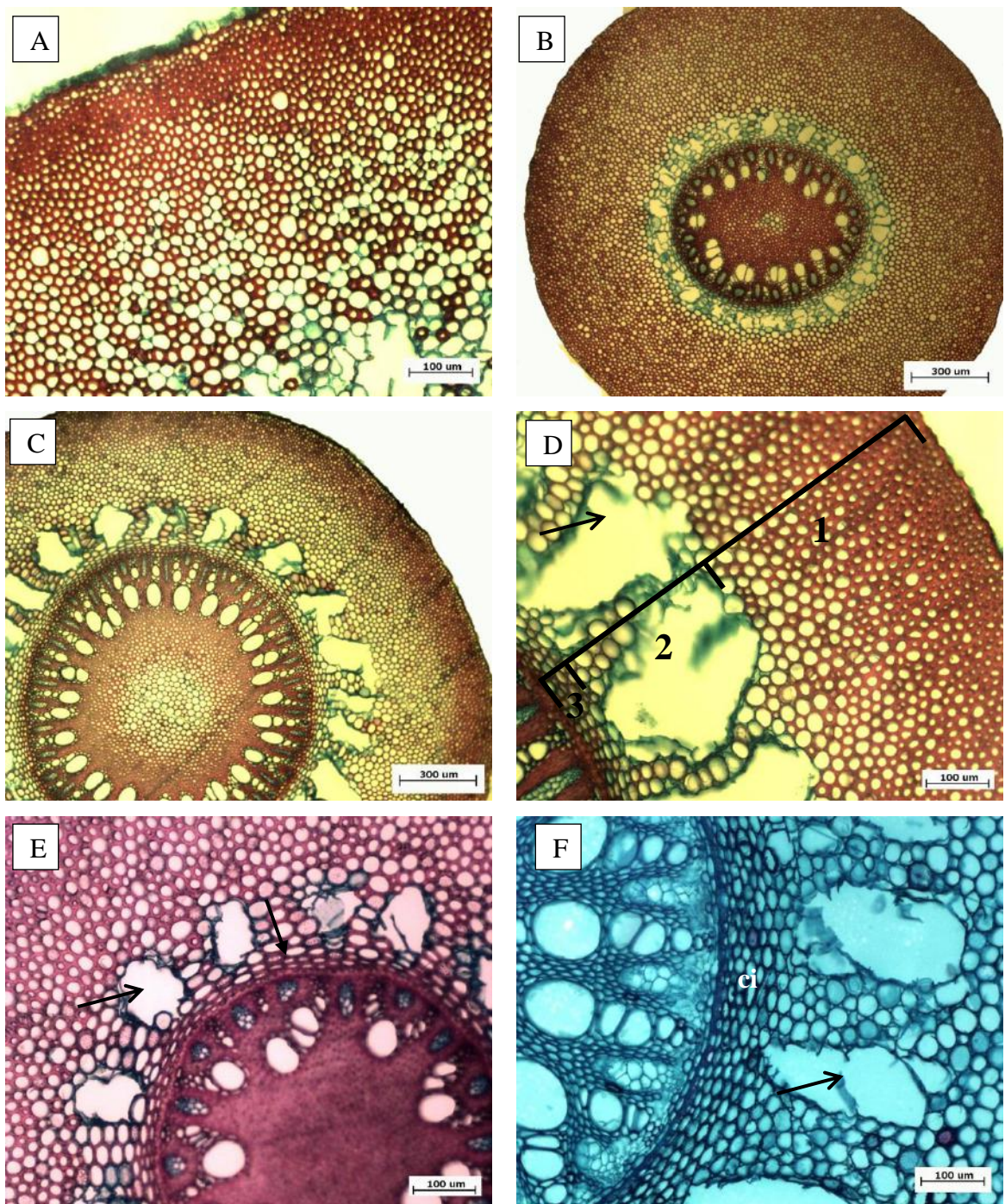


Fig. 16. Secciones transversales de raíces de *Geonoma*, mostrando detalles de la corteza y del cilindro vascular. A. *G. densa*. B. *G. spinescens*. C. *G. simplicifrons*. D. *G. deversa* con canales de aire grandes (indicado con flecha), nótese barra indicando zonas del tejido cortical (1:externa, 2:media, 3:interna). E. *G. jussieuana* con canales de aire pequeños (indicado con flecha) y células de la corteza interna esclerificadas (indicado con flecha). F. *G. paraguayensis*, nótese células de la corteza interna (ci) y canales de aire (indicado con flecha).

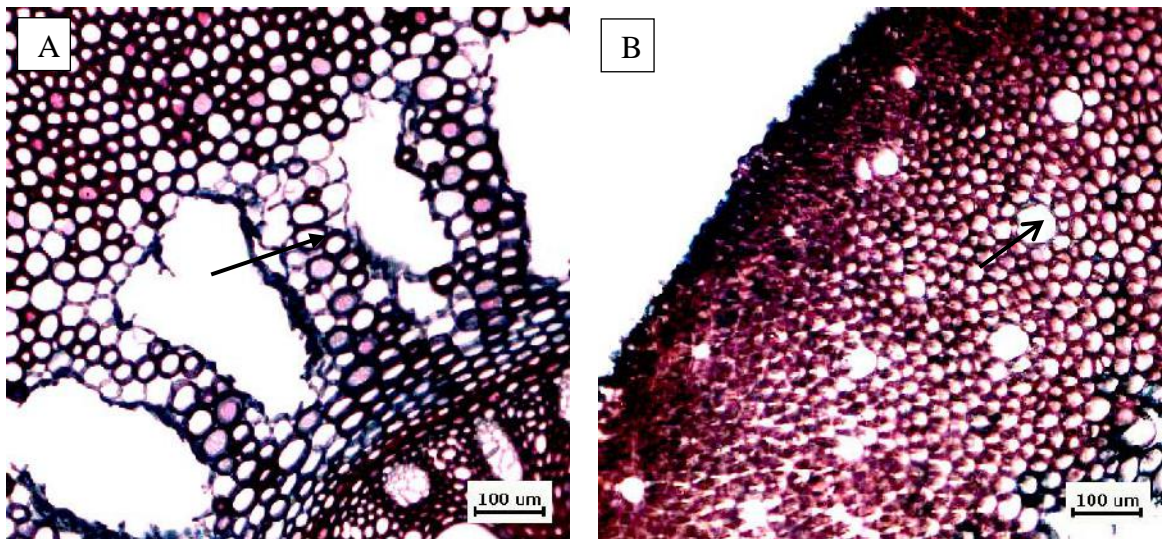


Fig. 17. Secciones transversales de raíces de *Geonoma*, mostrando detalles de la corteza. A. *G. densa* con canales de aire limitados por columnas de células esclerosadas (indicada con flecha). B. *G. undata* con células parenquimáticas de contorno circular (indicado con flecha).

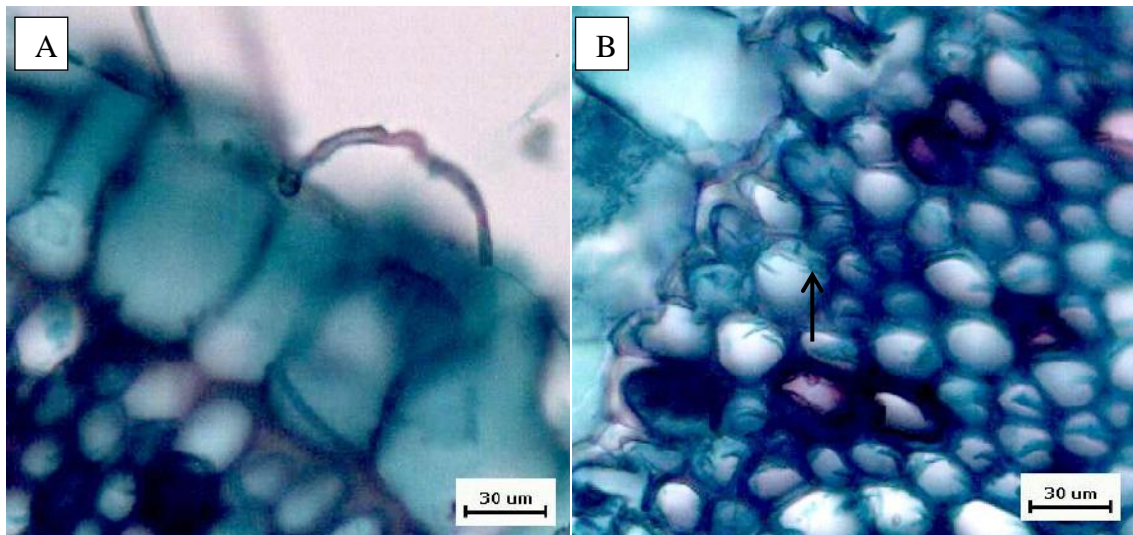


Fig. 18. Secciones transversales de raíces de *Geonoma paraguayensis*, mostrando estructuras fúngicas. A. Filamentos fúngicos sobre la epidermis. B. Hifas dentro de las células de la corteza (indicado por una flecha).

superficie, de paredes delgadas, pectocelulósicas en *G. interrupta* (Fig. 15 B), *G. orbignyana* (Fig. 15D), *G. paraguayensis* (Fig. 15C) y *G. undata*; y esclerosadas en *G. densa*, *G. deversa* (Fig. 15A), *G. jussieuana*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens* (Fig. 15D). El diámetro del cilindro vascular es

variable entre las especies, presentándose el mayor valor en *G. deversa* y *G. undata*, y el menor en *G. jussieuana* (Cuadro 2).

El haz radial está conformado por un número variable de arcas xilemáticas en las diferentes especies (Cuadro 2). Dichas arcas pueden compartir elementos metaxilemáticos, por lo que adoptan forma de “V”, esto puede ser observado en todas las especies, pero adicionalmente en *G. densa* algunas tenían forma de “Y” (Figs. 19A-B). En la mayoría de las especies son evidentes también arcas en forma de “I”, patrón común. El número de vasos metaxilemáticos por arca, así como su diámetro fueron también diferentes entre las especies. La mayor cantidad de vasos por arca se registró en *G. orbignyana* y la menor en *G. interrupta*; asimismo, el mayor diámetro de los vasos se observó en *G. undata* y el menor en *G. spinescens* (Cuadro 2).

Los cordones floemáticos son claramente distinguibles y presentan formas redondeadas u ovaladas; la longitud de su eje mayor es diferente entre los taxones, presentándose los más largos en *G. deversa* (Fig. 19C), *G. paraguayensis*, *G. undata*, *G. densa* y *G. orbignyana*; y los más cortos en *G. jussieuana* (Fig. 19D), *G. spinescens*, *G. simplicifrons* y *G. interrupta* (Cuadro 2).

La región central del cilindro vascular está constituida por células parenquimáticas con paredes delgadas, en aquellas ubicadas más al centro, y gruesas, lignificadas en las externas, próximas a las arcas. En ocasiones en *G. deversa* (Fig. 19E) y *G. paraguayensis* (Fig. 19F) fueron evidentes, uno o dos vasos metaxilemáticos, ocupando la región central del cilindro. Esta zona fue amplia en *G. undata* y *G. simplicifrons*, y reducida en *G. jussieuana* y *G. interrupta*.

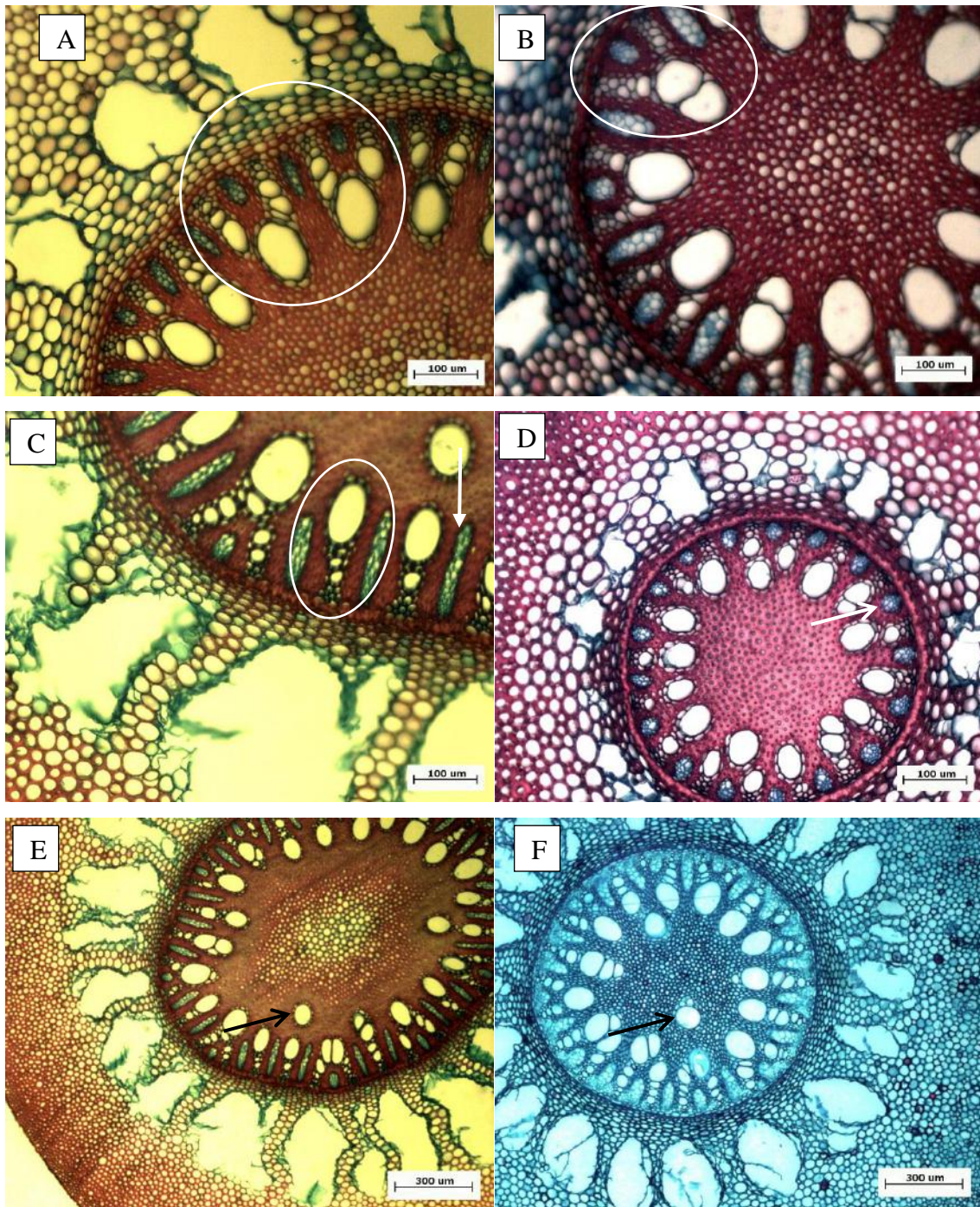


Fig. 19. Secciones transversales de raíces de *Geonoma*, mostrando detalles del cilindro vascular. A. *G. simplicifrons*, arcas xilemáticas compartiendo elemento en forma de "V", indicado con círculo. B. *G. densa*, arcas xilemáticas compartiendo elemento en forma de "Y", indicado con círculo. C. *G. deversa*, cordones floemáticos elongados, indicado con flecha y arca xilemática en forma de "I", indicado con ovalo. D. *G. jussieuana*, cordones floemáticos cortos (indicado con flecha). E. y F. *G. deversa* y *G. paraguayensis*, con elementos metaxilemáticos en la médula.

Cuadro 2. Valores promedio de variables anatómicas en raíces de nueve especies de *Geonoma*

VARIABLES	<i>Geonoma densa</i>	<i>Geonoma deversa</i>	<i>Geonoma interrupta</i>	<i>Geonoma jussieuana</i>	<i>Geonoma orbignyana</i>	<i>Geonoma paraguayensis</i>	<i>Geonoma simplicifrons</i>	<i>Geonoma spinescens</i>	<i>Geonoma undata</i>
EPIDERMIS									
Espesor (μm)	30	19,5	20	35	32,5	52,5	19,5	32,5	32,5
SISTEMA FUNDAMENTAL									
Número de capas corteza	45	44	33	32	32	50	46	43	47
Espesor de la corteza (μm)	860	930	520	560	610	1.010	730	610	840
N° de canales de aire	18	21	14	13	17	20	20	23	21
Longitud máxima de los canales de aire	240	360	110	100	150	360	180	95	350
CILINDRO VASCULAR									
Diámetro del cilindro vascular (μm)	800	1.300	790	520	860	1.030	970	840	1.260
Número de arcos xilemáticos	22-25	29-34	20-26	19	18	23	32-40	29-32	38-41
Número de vasos metaxilemáticos/Arca	2-5	2-5	1-3	3-6	3-8	4-6	4-6	2-5	2-4
Diámetro interno de los vasos metaxilemáticos considerando el eje mayor (μm)	71,5	55,5	76,5	42,5	84,5	72	56	39	97
Longitud máxima de los cordones floemáticos (μm)	113	150	85	50	102,5	137,5	75	65	137
Diámetro de la médula (μm)	480	610	370	270	390	480	650	570	820

5.2. Descripción de la lámina en pinnas de *Geonoma* Willd.

En sección transversal, todas las especies estudiadas presentan la epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas, con pared externa más cutícula delgada, a excepción de *G. stricta*, *G. appuniana*, *G. macrostachys* y *G. densa* en la adaxial y *G. stricta*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens* en la abaxial que la tienen engrosada (superior a 7 μm) (Cuadro 3). En la mayoría de las taxa, ambas epidermis, están formadas por células de contorno cuadrangular a rectangular, de tamaño más o menos uniforme y de pared externa recta (Fig. 20A-B). Sin embargo, en *G. undata*, las células de la epidermis adaxial, presentan las paredes externas convexas (Fig. 20D). Asimismo, *G. stricta* presenta papilas en ambas epidermis (Fig. 20C), mientras que *G. spinescens* solo presenta papilas en la abaxial (Fig. 20E), y *G. appuniana* solo en la adaxial (Fig. 20F). En la muestra herborizada de *G. appuniana* (Delascio *et al.*, 19403, VEN) no se evidencian estas papilas (Fig. 21D-E). Los estomas se ubican al mismo nivel que las células epidérmicas típicas. El espesor mayor de la epidermis adaxial y abaxial (zona intercostal) se registró en *G. stricta* y el menor en *G. baculifera* y *G. leptospadix* para la epidermis adaxial y *G. simplicifrons* y *G. baculifera* para la abaxial.

La mayoría de las especies carecen de hipodermis. En *G. weberbaueri* se evidencia su presencia subepidérmicamente en ambas caras de la pinna (Fig. 21B), mientras que en *G. spinescens* solo se presenta hacia la superficie adaxial (Fig. 21A). En ambos taxa, la hipodermis está conformada por una capa de células grandes e incoloras. Sin embargo, la hipodermis abaxial en *G. weberbaueri* está constituida por células más pequeñas que las de la superficie adaxial (Figs. 21B y 22B). En las muestras herborizadas de *G. appuniana* (Delascio *et al.*, 19403, VEN) y (Steyermark *et al.*, 128223, VEN) se observa la hipodermis, constituida por células pequeñas en el primer

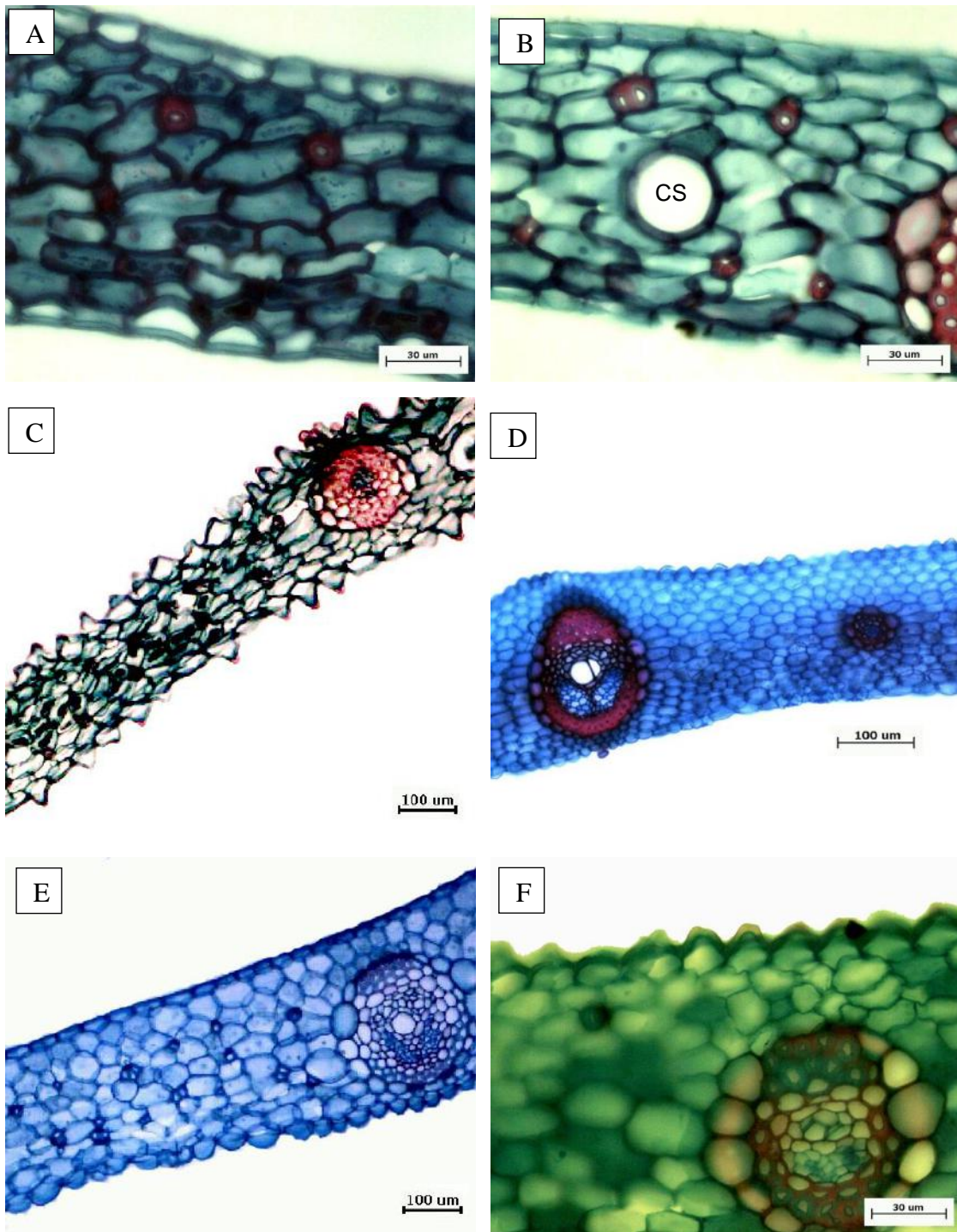


Fig. 20. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando detalles de la epidermis. A. *G. aspidiifolia*. B. *G. deversa*. C. *G. stricta*, mostrando papilas. D. *G. undata* con células de pared externa y cutícula convexa en la epidermis adaxial. E *G. spinescens*, mostrando papilas en la epidermis abaxial. F. *G. appuniana*, mostrando papilas en la epidermis adaxial (Muestra herborizada colectada por Steyermark *et al.*, 130864, VEN.). CS: canal secretor.

espécimen (Fig. 21D-E), y de mayor tamaño en el segundo, con el eje mayor de las células orientado anticlinalmente (Fig. 21F). Sin embargo, en la muestra (Steyermark *et al.*, 130864, VEN), de la misma especie no se aprecia dicho tejido (Fig. 21C).

Las hojas de todas las especies son isofaciales (Fig. 22A), a excepción de *G. weberbaueri* que exhibe un mesofilo bifacial (Fig. 22B). El clorénquima está constituido por 6-17 capas de células orientadas periclinalmente a la superficie, con espacios intercelulares restringidos. En *G. weberbaueri* hay tres a cuatro filas de células cortas de parénquima en empalizada, y aproximadamente 13-14 capas de parénquima esponjoso compacto, formado por células redondeadas.

La presencia de fibras no vasculares, dispersas en el mesofilo es frecuente en la mayoría de las especies (Fig. 23A-B), a excepción de *G. paraguayensis* que no tiene. En *G. simplicifrons* y *G. spinescens* (Fig. 20E) las fibras se ubican en la porción media de la lámina, formando filas relativamente ordenadas, paralelas a la superficie. Dichas fibras son generalmente escasas en el mesofilo, a excepción de *G. appuniana* (Fig. 21C), *G. baculifera* (Fig. 23A) y *G. weberbaueri* (Figs. 21B y 22B) donde son abundantes. Éstas pueden presentarse solitarias, o en ocasiones, formando grupos de dos a cuatro células. En *G. leptospadix* y *G. macrostachys* llegan a agruparse en paquetes de seis a ocho células y en *G. weberbaueri* los grupos están formados por hasta 12 células (Fig. 23B).

Por otro lado, en la mayoría de las especies, en la porción media del mesofilo, se distinguen cavidades secretoras circulares, bien delimitadas por células epiteliales (Figs. 20B y 21D); a excepción de *G. aspidiifolia*, *G. cuneata*, *G. leptospadix* y *G. orbignyana* en las que no se observan. Estas

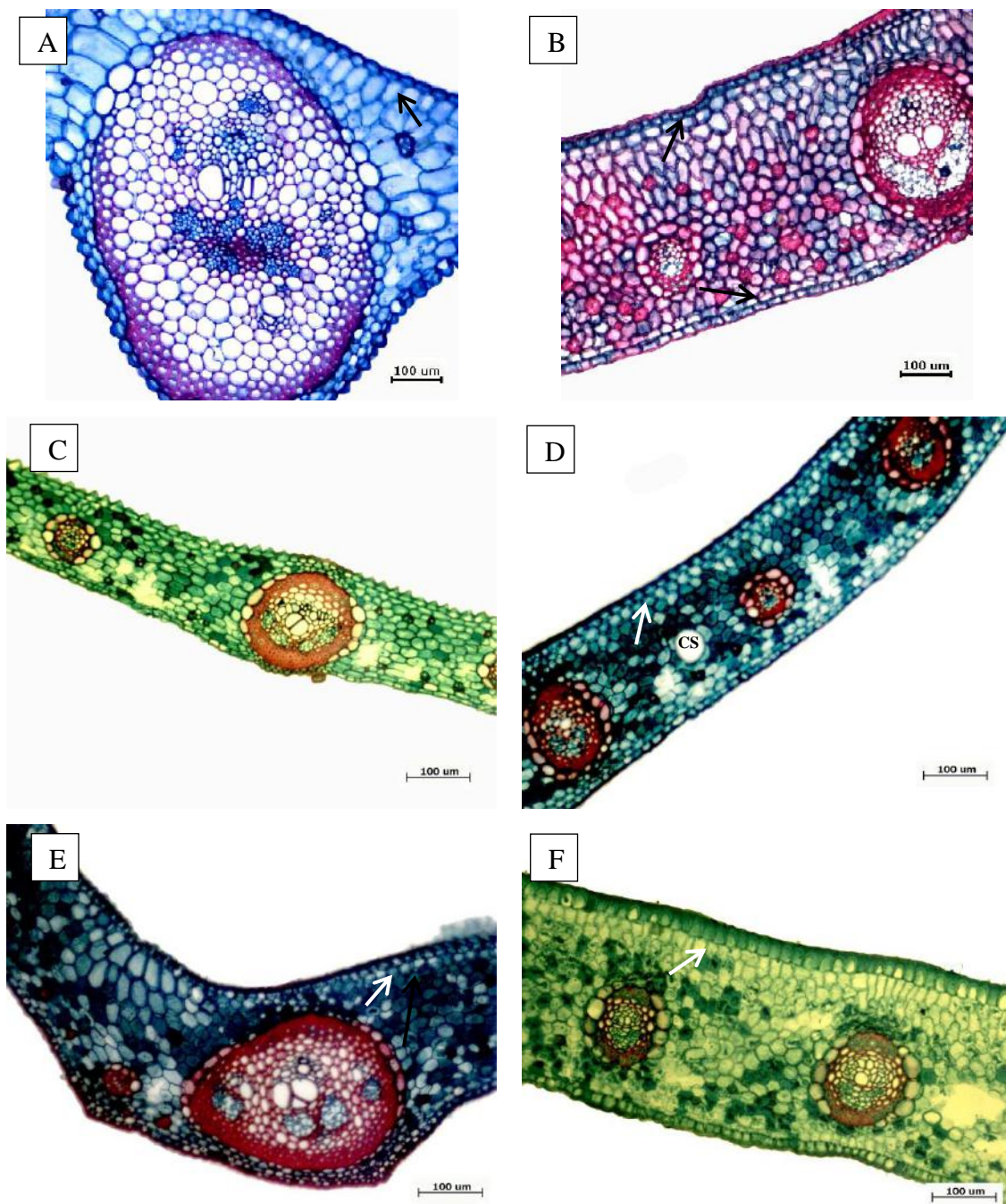


Fig. 21. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando detalles de la hipodermis. A. *G. spinescens*. B. *G. weberbaueri*. C. *G. appuniana* (muestra herborizada, Steyermark *et al.*, 130864, VEN.) no presenta hipodermis. D. y E. *G. appuniana* con hipodermis (muestra herborizada, Delascio *et al.*, 19403, VEN.) F. *G. appuniana* con hipodermis (muestra herborizada, Steyermark *et al.*, 128223) (flechas señalan la hipodermis). CS: canal secretor.

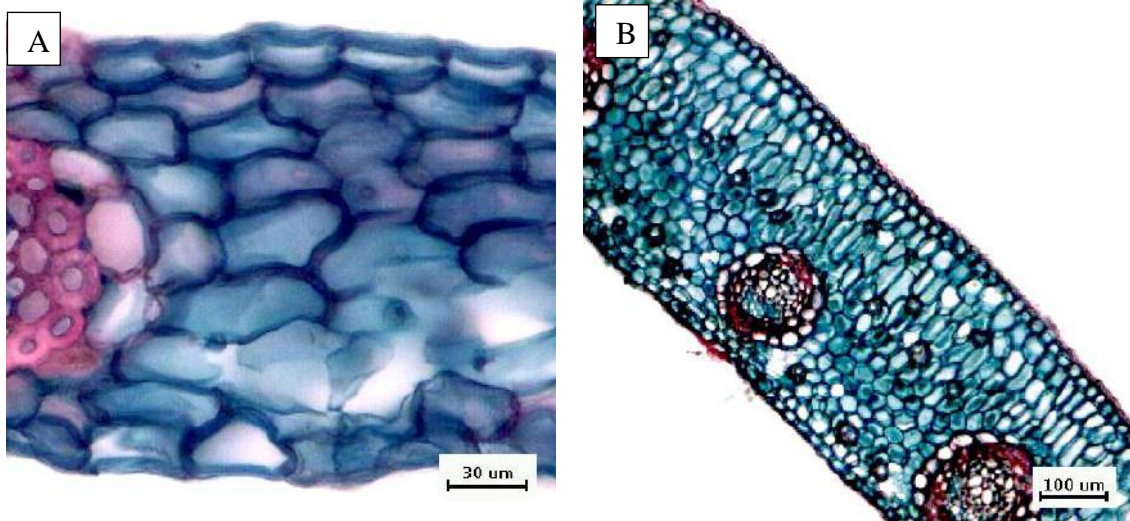


Fig. 22. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando los tipos de hoja de acuerdo al arreglo del mesofilo. A. *G. maxima* con mesofilo isofacial. B. *G. weberbaueri* con mesofilo bifacial.

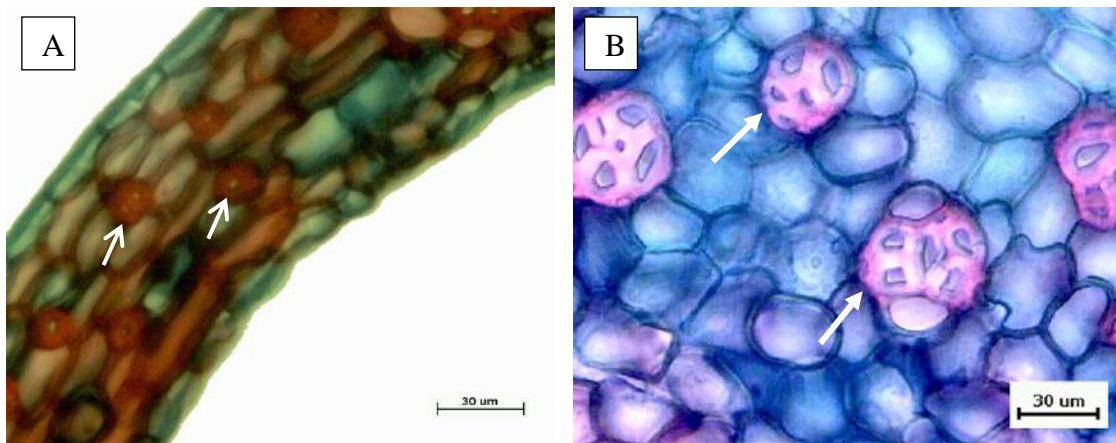


Fig. 23. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando fibras en el mesofilo. A. *G. baculifera*. B. *G. weberbaueri* (fibras indicadas con flechas).

cavidades suelen ser escasas, a excepción de *G. weberbaueri* donde son abundantes.

El espesor del mesofilo es variable entre las especies, siendo de mayor grosor y con mayor número de capas en *G. weberbaueri* y de menor grosor en *G. baculifera* y *G. leptospadix*; sin embargo, el menor número de capas se registró en *G. stricta* (Cuadro 3). Los taxa pueden reunirse en dos grupos de acuerdo a este carácter, hojas cuyo grosor de mesofilo está por debajo de 100 μm y el otro grupo donde es mayor a este valor.

Los haces vasculares mayores y menores de la semilámina son colaterales cerrados y se localizan próximos a la superficie abaxial. En todas las especies, se encuentran rodeados parcial o totalmente por una vaina de fibras. En *G. densa*, *G. macrostachys*, *G. orbignyana* (Fig. 25B), *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens*, *G. stricta* y *G. undata* (Fig. 25A) los limita parcialmente, ya que está interrumpida por tejido parénquimático muy esclerosado. En el resto de las especies, dicho tejido rodea totalmente los haces vasculares (Figs. 25C-F). Por fuera del esclerénquima es evidente una vaina parenquimática interrumpida en las zonas adaxial y abaxial, la cual está constituida por células ovoides, redondeadas o lenticulares (Fig. 25). En los haces más pequeños de *G. jussieuana* esta vaina puede llegar a rodear casi totalmente el haz (Fig. 25E). Las células del mesofilo, adyacentes a la vaina vascular, se muestran amplias y distendidas, diferenciándose del resto de las células de dicha región (Fig. 25C).

Los haces vasculares menores tienen un solo cordón floemático (Figs. 25B-D). Mientras que los mayores, en la mayoría de los taxa, presentan uno a tres vasos metaxilemáticos y uno, mayormente dos cordones floemáticos, separados por un tabique esclerótico (Fig. 25A). Sin embargo, en *G.*

interrupta y *G. cuneata* (Fig. 25F) se contaron tres y cuatro cordones floemáticos, separados igualmente por tabiques escleróticos.

En todas las especies estudiadas, a excepción de *G. aspidiifolia*, *G. stricta* y *G. deversa* se evidencia en la región del mesofilo ubicada entre nervadura central y la epidermis abaxial, un conjunto de células parenquimáticas alargadas de mayor tamaño que el resto, dispuestas en empalizada o ligeramente oblicuas a la superficie, denominado por Tomlinson (1990), tejido de expansión. Éste se presenta formando una sola capa de células en la mayoría de las especies, de una a tres estratos en *G. appuniana* (Fig. 24B) y de dos a tres en *G. densa*, *G. jussieuana* (Fig. 24A) y *G. spinescens*.

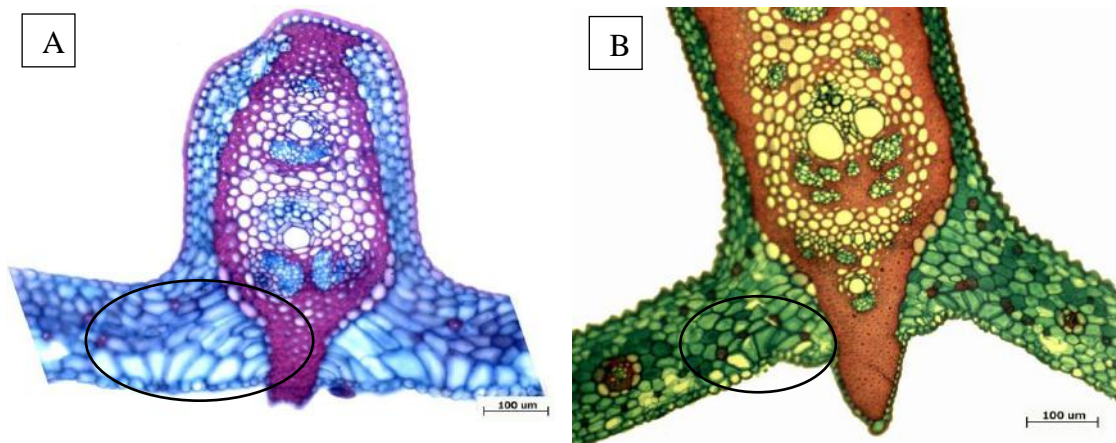


Fig. 24. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando tejido de expansión. A. *G. jussieuana*. y B. *G. appuniana*. (tejido de expansión encerrado en óvalos)

El nervio central tiende a ser más prominente hacia la cara abaxial en: *G. deversa* (Fig. 26E), *G. leptospadix* (Fig. 26C), *G. macrostachys* (Fig. 27A), *G. simplicifrons* (Fig. 27E), *G. spinescens* (Fig. 28A), *G. stricta* y *G. weberbaueri* (Fig. 28B); mientras que, en el resto de las especies, dicha prominencia ocurre hacia la superficie adaxial (Figs. 26A-B; 26D; 27B-D). Éste se

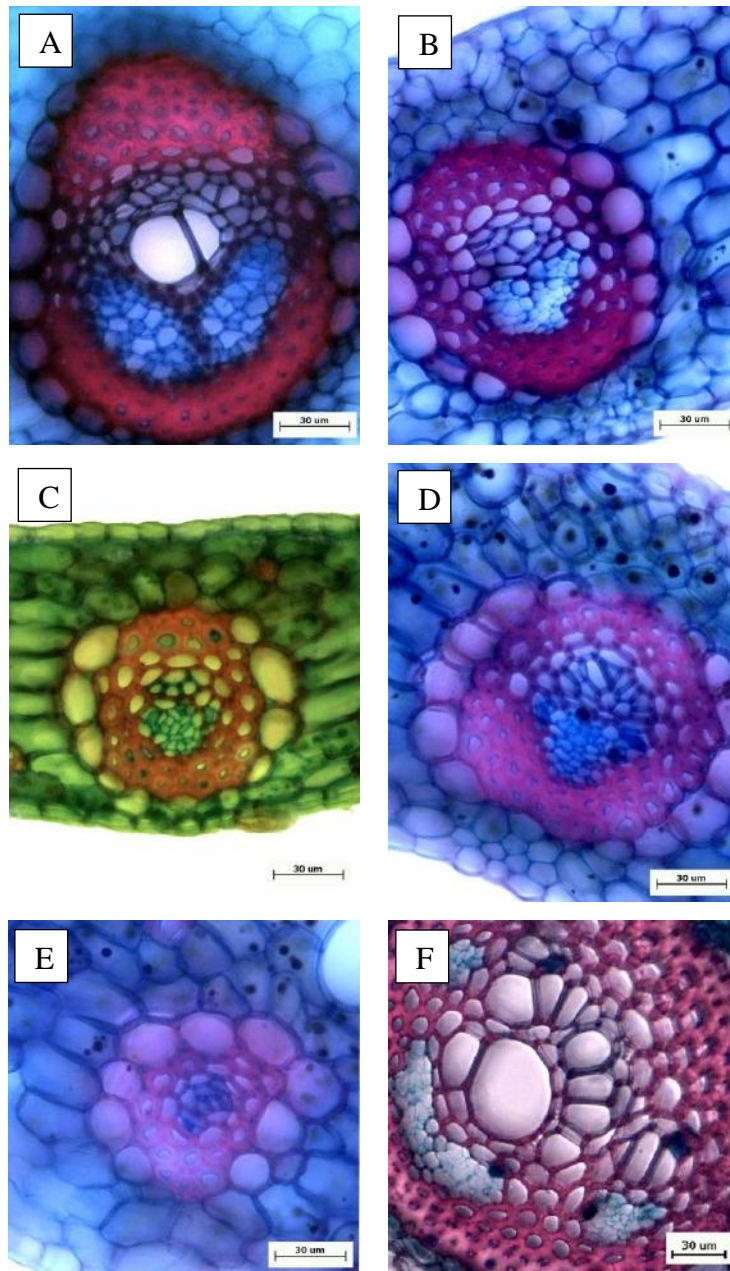


Fig. 25. Secciones transversales de la lámina en pinnas *Geonoma*, mostrando detalles de los haces vasculares. A. *G. undata*. B. *G. orbignyana*. C. *G. deversa*. D. y E. *G. jussieuana*. F. *Geonoma cuneata*.

encuentra protegido también por una epidermis uniestratificada, de células más pequeñas que las de la semilamina. Seguido a este tejido, se pueden diferenciar de 2-4 capas de clorénquima. En el clorénquima subepidérmico de *G. cuneata* y *G. weberbaueri* (Fig. 28B), se diferencian paquetes de fibras, de 2-3 células para la primera especie y de 2-12 células para la segunda.

Seguidamente, en *G. densa*, *G. deversa* (Fig. 26E), *G. macrostachys* (Fig. 27A), *G. paraguayensis* (Fig. 27D), *G. simplicifrons* (Fig. 27E), *G. spinescens* (Fig. 28A), *G. stricta* y *G. undata*, se presenta un anillo esclerenquimático interrumpido por parénquima esclerótico; en el resto de los taxa es continuo (Figs. 26A-D; 27B-C; 28B). En la mayoría de las especies, este tejido se extiende hasta la epidermis abaxial. Solo en *G. jussieuana* (Fig. 24A), *G. paraguayensis* (Fig. 27D), *G. orbignyana* (Fig. 27C) y *G. spinescens* (Fig. 28A), lo hace hasta debajo de la epidermis adaxial. En *G. baculifera* y *G. weberbaueri* (Fig. 28B), el tejido esclerenquimático del nervio central limita en toda la periferia con parénquima clorofiliano.

El tejido vascular del nervio central está formado por un número variable de haces vasculares que oscila entre 1 y 10 haces (Cuadro 3). *G. leptospadix* (Fig. 26C), *G. simplicifrons* (Fig. 27E) y *G. stricta* presentan un solo haz grande en el nervio central, mientras que *G. cuneata* (Fig. 26D), *G. densa* y *G. undata*, pueden llegar a tener de 8 a 10 haces. En todos los nervios centrales resalta un haz vascular de mayor tamaño, el cual está conformado por uno a cuatro vasos metaxilemáticos y 2-9 cordones floemáticos separados por tabiques escleróticos. En *G. densa*, *G. leptospadix* (Fig. 26C), *G. macrostachys* (Fig. 27A), *G. orbignyana* (Fig. 27C), *G. simplicifrons* (Fig. 27E) y *G. undata* se observa cordones floemáticos solitarios dispersos en el nervio central. Asimismo, en *G. appuniana* (Fig. 26A), *G. aspidiifolia* (Fig. 26B), *G. cuneata* (Fig. 26D), *G. interrupta* y *G. maxima* (Fig. 27B) son

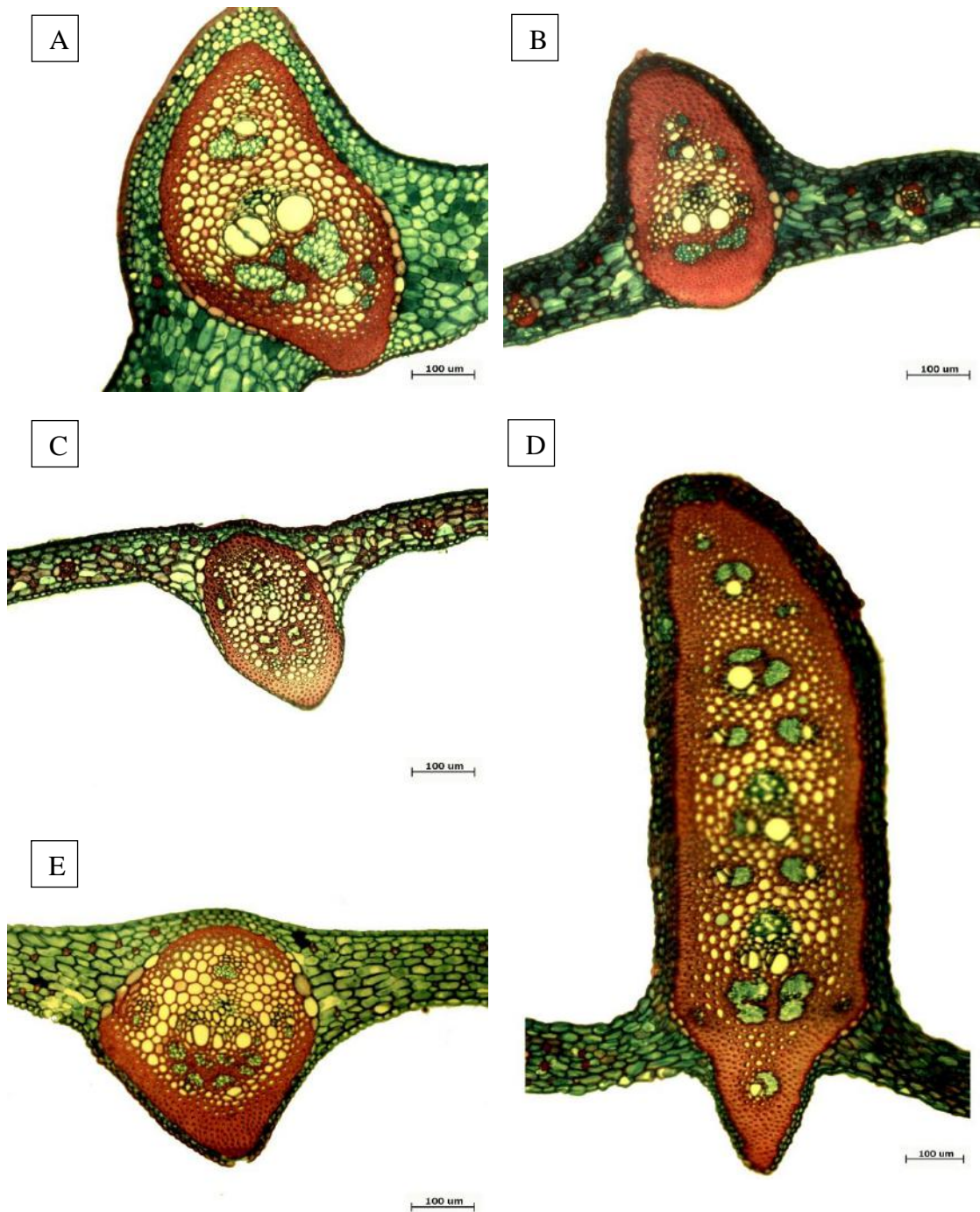


Fig. 26. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando detalles del nervio central. A. *G. appuniana*. B. *G. aspidiifolia*. C. *G. leptospadix*. D. *G. cuneata*. E. *G. deversa*.

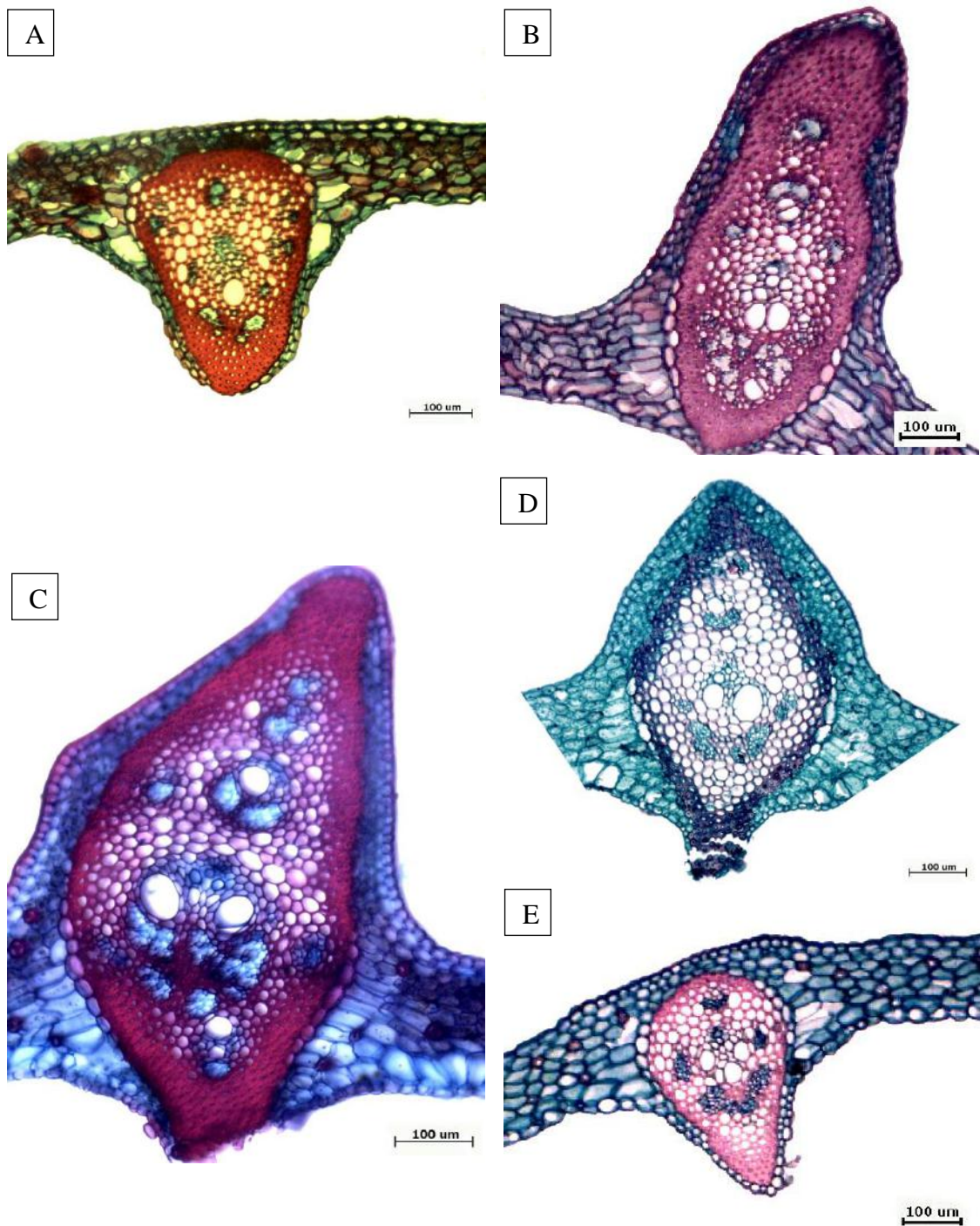


Fig. 27. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando detalles del nervio central. A. *G. macrostachys*. B. *G. maxima*. C. *G. orbignyana*. D. *G. paraguayensis*. E. *G. simplicifrons*.

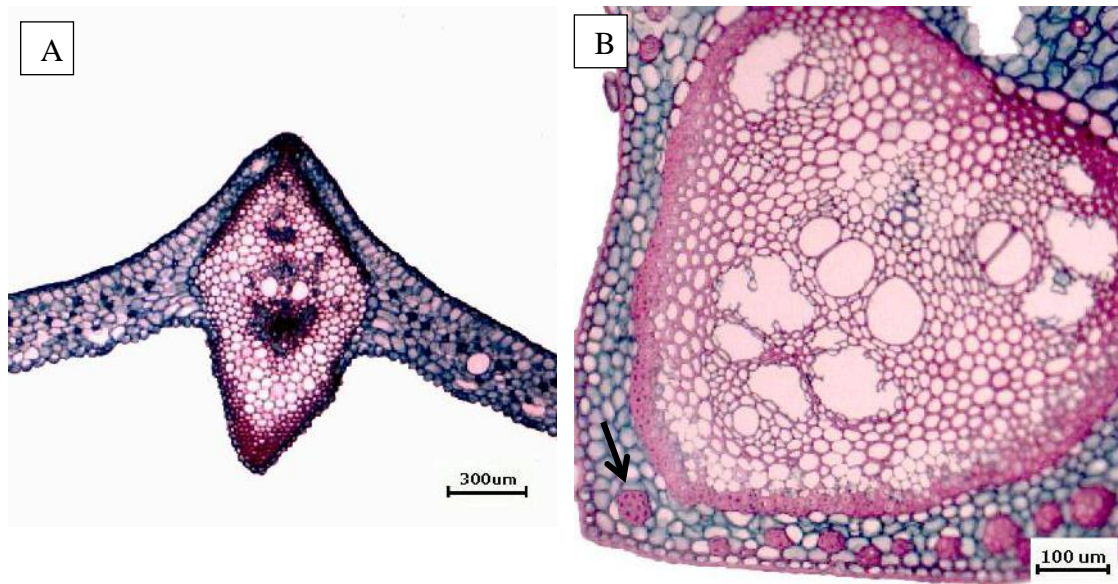


Fig. 28. Secciones transversales de la lámina en pinnas de *Geonoma*, mostrando detalles del nervio central. A. *G. spinescens*. B. *G. weberbaueri* (flecha señala paquetes de fibras).

evidentes cordones floemáticos dispersos incluidos en el tejido esclerenquimático que rodea el conjunto de haces.

Cuadro 3. Valores promedio de variables anatómicas en la lámina de las pinnas de *Geonoma*

VARIABLES	<i>Geonoma appuniana</i>	<i>Geonoma aspidiifolia</i>	<i>Geonoma baculifera</i>	<i>Geonoma cuneata</i>	<i>Geonoma densa</i>	<i>Geonoma deversa</i>	<i>Geonoma interrupta</i>	<i>Geonoma jussieuana</i>	<i>Geonoma leptospadix</i>	<i>Geonoma macrostachys</i>	<i>Geonoma maxima</i>	<i>Geonoma orbignyana</i>	<i>Geonoma paraguayensis</i>	<i>Geonoma simplicifrons</i>	<i>Geonoma spinescens</i>	<i>Geonoma stricta</i>	<i>Geonoma undata</i>	<i>Geonoma weberbaueri</i>
EPIDERMIS ADAXIAL																		
Espesor de la pared externa más cutícula (µm)	12,5	5	2,5	5	7,5	2,5	5	2,5	1,25	7,5	6,25	2,5	2,5	5	5	20	2,5	6,25
Espesor en la región intercostal (µm)	22,5	15	7,5	15	17,5	7,5	12,5	15	7,5	22,5	20	12,5	10	15	17,5	32,5	15	17,5
EPIDERMIS ABAXIAL																		
Espesor de la pared externa más cutícula (µm)	2,5	2,5	2,5	2,5	5	2,5	3,75	2,5	1,25	5	5	2,5	2,5	15	7,5	20	2,5	6,25
Espesor en la región intercostal (µm)	10	12,5	7,5	12,5	13,75	10	12,5	12,5	10	22,5	22,5	15	12,5	2,5	25	35	15	17,5
SISTEMA FUNDAMENTAL																		
Número de capas del mesófilo	13-11	6	7	8	11	8	10	8	7	6	7	9	8	8	7	5	14	17
Espesor del mesófilo (µm)	160	90	70	90	150	100	120	140	70	110	90	160	160	110	150	75	160	320
CILINDRO VASCULAR																		
Número de haces vasculares en el nervio central	8	3-5	3-4	5-7	10	4	5	2-3	1	2-3	3-4	3-4	2-3	1	2	1	8	3-4

5.3. Descripción de las epidermis en pinnas de *Geonoma* Willd.

En las dos epidermis son evidentes la zona costal e intercostal (Figs. 30C-F y 31A-B) a excepción de *G. deversa*, donde estas zonas son indistinguibles en la epidermis adaxial.

- ***Epidermis adaxial***

La región intercostal está formada por células típicas poligonales de 4-7 lados, alargadas, de paredes engrosadas, rectas en la mayoría de las especies (Fig. 29A-C); no obstante, son sigmoides en *G. densa* (Fig. 29D), *G. jussieuana* (Fig. 29E), *G. stricta* (Fig. 31E) y *G. undata* (Fig. 29F), o ligeramente onduladas en *G. baculifera* (Fig. 30A) y *G. deversa* (Fig. 30B). En esta región, las células se encuentran con su eje mayor orientado de manera oblicua respecto al eje mayor de la hoja en todas las especies (Figs. 30C-F; 31A-B), a excepción de *G. cuneata* (Fig. 29B) donde se disponen de forma casi perpendicular. Destacan por la longitud de estas células *G. stricta* y *G. macrostachys*, con valores superiores a 70 μm , el resto de los taxa, presentan valores que oscilan entre 32,5 y 50 μm (Cuadro 4).

La región costal está conformada por células más angostas que las intercostales (Fig. 30F), ligeramente alargadas en sentido longitudinal, rectangulares o poligonales (mayormente hexagonales), de paredes gruesas y rectas en la mayoría de las especies, o con paredes sigmoides en *G. densa* (Fig. 29D), *G. stricta* (Fig. 31F) y *G. undata*, o con paredes ligeramente onduladas en *G. aspidiifolia* (Fig. 30D), *G. baculifera*, *G. cuneata*, *G. deversa*, *G. macrostachys* (Fig. 30C), *G. maxima*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens*. Las células de esta región se encuentran orientadas con el eje mayor paralelo al eje de la hoja. A excepción de *G. densa* (Fig. 29D), *G. deversa*, *G. spinescens* (Fig. 31B) y *G. undata* que son oblicuas.

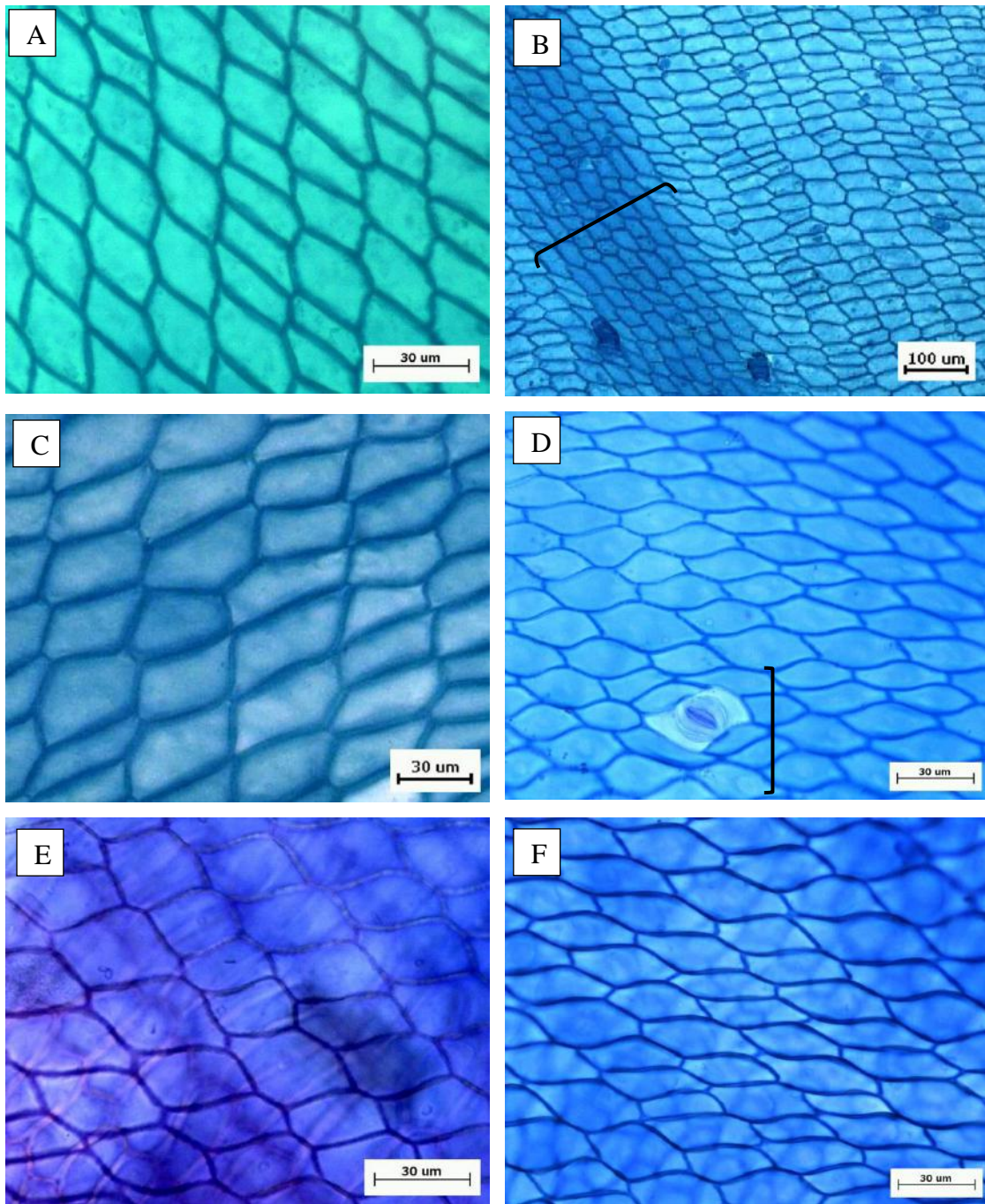


Fig. 29. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial en pinnas de *Geonoma*; A-C,E-F zona intercostal, D. zonas costal e intercostal. A. *G. aspidiifolia*. B. *G. cuneata*, zona costal señalada con corchete. C. *G. interrupta*. D. *G. densa*, zona costal señalada con corchete, encima de ésta, la zona intercostal. E. *G. jussieuana*. F. *Geonoma undata*.

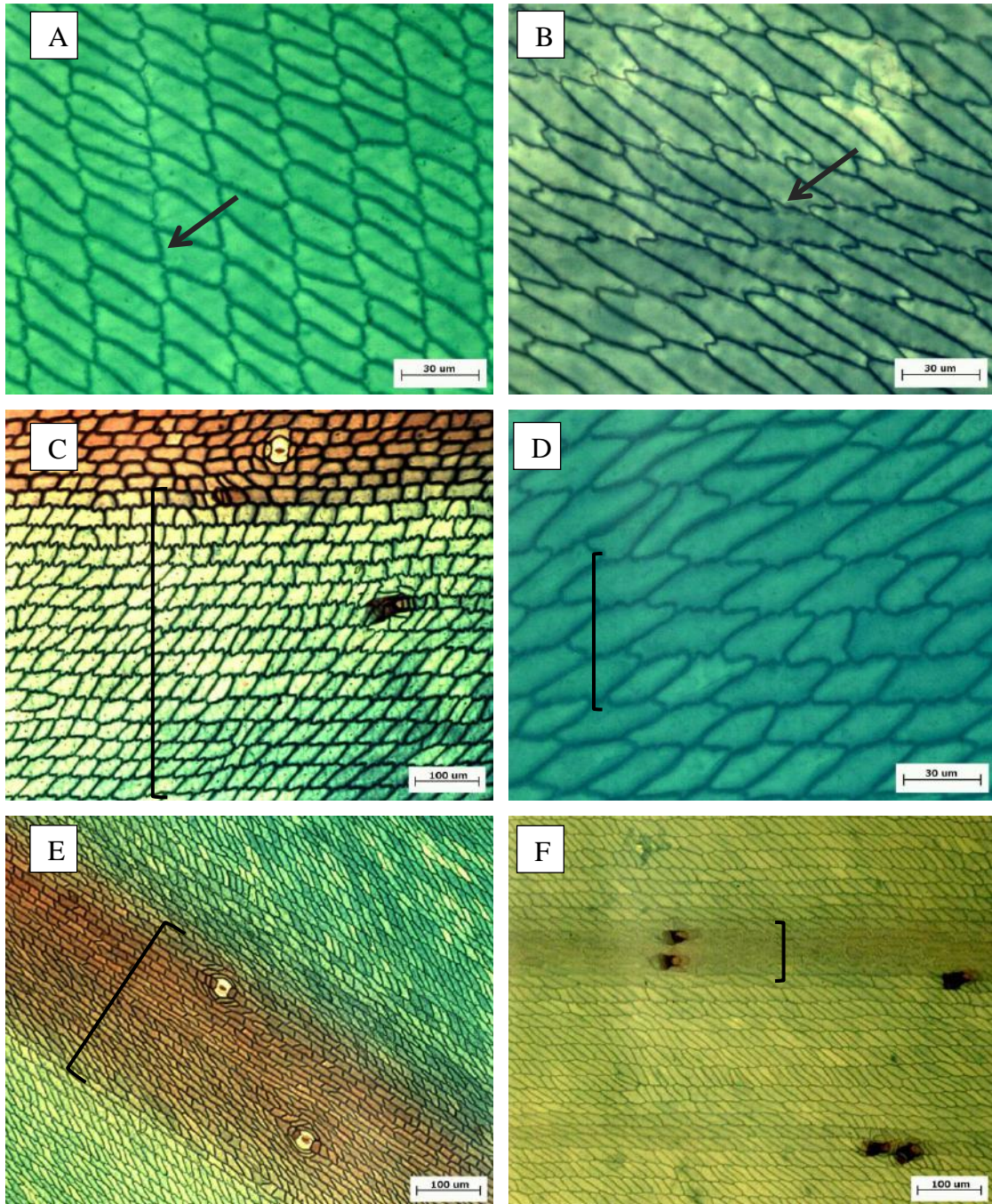


Fig. 30. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial en pinnas de *Geonoma*. A-B zona intercostal, C-F zonas costal e intercostal. A. *G. baculifera*, B. *G. deversa*, flechas señalan ondulaciones en las paredes. C. *G. macrostachys*. D. *G. aspidiifolia*. E. *G. leptospadix*. F. *G. maxima*. Corchetes delimitan regiones costales.

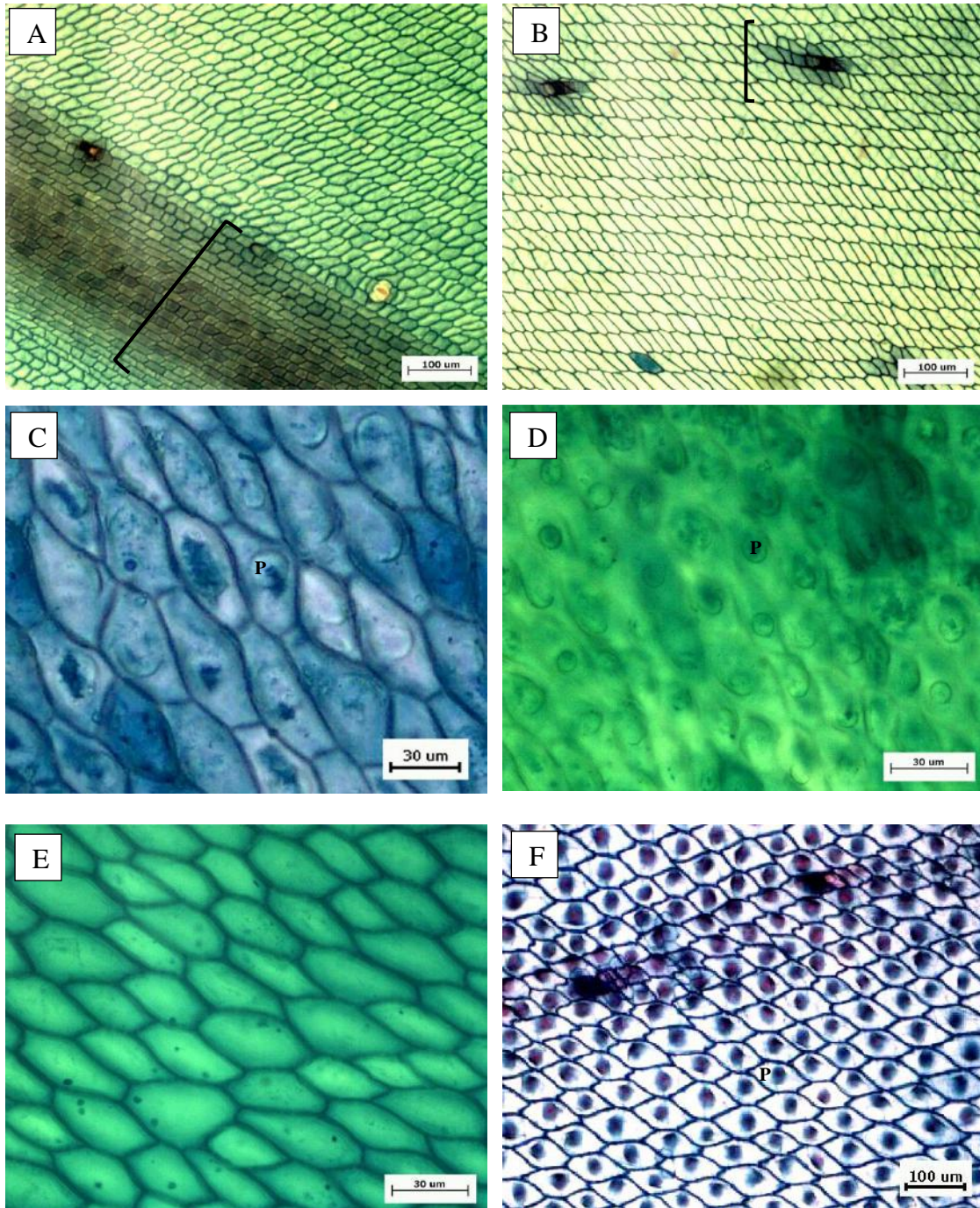


Fig. 31. Vistas paradérmicas de la epidermis adaxial en pinnas de *Geonoma*. A-B zonas costal e intercostal, C-F zona intercostal. **A.** *G. simplicifrons*. **B.** *G. spinescens*. **C.** *G. simplicifrons*. **D.** *G. appuniana* con papilas (muestra herborizada, Steyermark *et al.*, 128223). **D.** *G. appuniana* con papilas (muestra herborizada, Steyermark *et al.*, 130864, VEN.). **E.** *G. appuniana* sin papilas (muestra herborizada, Delascio *et al.*, 19403, VEN.) **F.** *G. stricta* con papilas. Corchetes delimitan regiones costales. P: papilas.

En *G. appuniana* (Fig. 31C-D) y *G. stricta* (Fig. 31F) se evidencia la presencia de una papila por célula, tanto en la región costal como en la intercostal. Sin embargo, en la muestra herborizada de *G. appuniana* (Delascio *et al.*, 19403, VEN) no se observan esas estructuras (Fig. 31E).

En su mayoría, las especies son hipostomáticas; sin embargo, algunos taxa también presentan estomas, aunque menos abundantes, en la epidermis adaxial (Cuadro 4). Estos estomas se ubican en las zonas intercostales adyacentes a las venas mayores en *G. macrostachys* (Fig. 30C) y *G. simplicifrons* (Fig. 31A), o en las regiones costales más amplias de *G. cuneata*, *G. densa* (Fig. 29D) y *G. leptospadix* (Fig. 30E). El aparato estomático está constituido por cuatro células subsidiarias de paredes lisas, dos paralelas a las oclusivas, arriñonadas con pared externa convexa y dos apicales, poligonales con cuatro a cinco lados.

A excepción de *G. appuniana*, *G. jussieuana*, *G. leptospadix* y *G. paraguayensis*, todas las especies presentan tricomas en la superficie adaxial; aunque en densidad baja, varía entre 6,15 y 30,8 tricomas/mm². Éstos ocurren predominantemente en las regiones costales en todas las especies (Figs. 30C y F; 31A-B). En *G. stricta* y *G. weberbaueri* se disponen de manera organizada formando filas, en el resto de las especies se presentan dispersos sin organización definida. Los tricomas en todos los taxa son pluricelulares, constituidos por células basales y medias de paredes gruesas y las distales de paredes delgadas. En la mayoría de las especies, dichos tricomas son uniseriados (Tipo A) (Fig. 32B-D), excepto en *G. weberbaueri*, cuya porción distal está conformada por dos a tres hileras de células (multiseriado), las basales también de paredes gruesas y las apicales delgadas (Fig. 32E) (Tipo B). La forma de los apéndices Tipo A varía entre las especies: en *G. cuneata*, *G. densa*, *G. deversa*, *G. spinescens* (Fig. 32B) y *G. undata* son longitudinalmente uniformes en anchura, con células

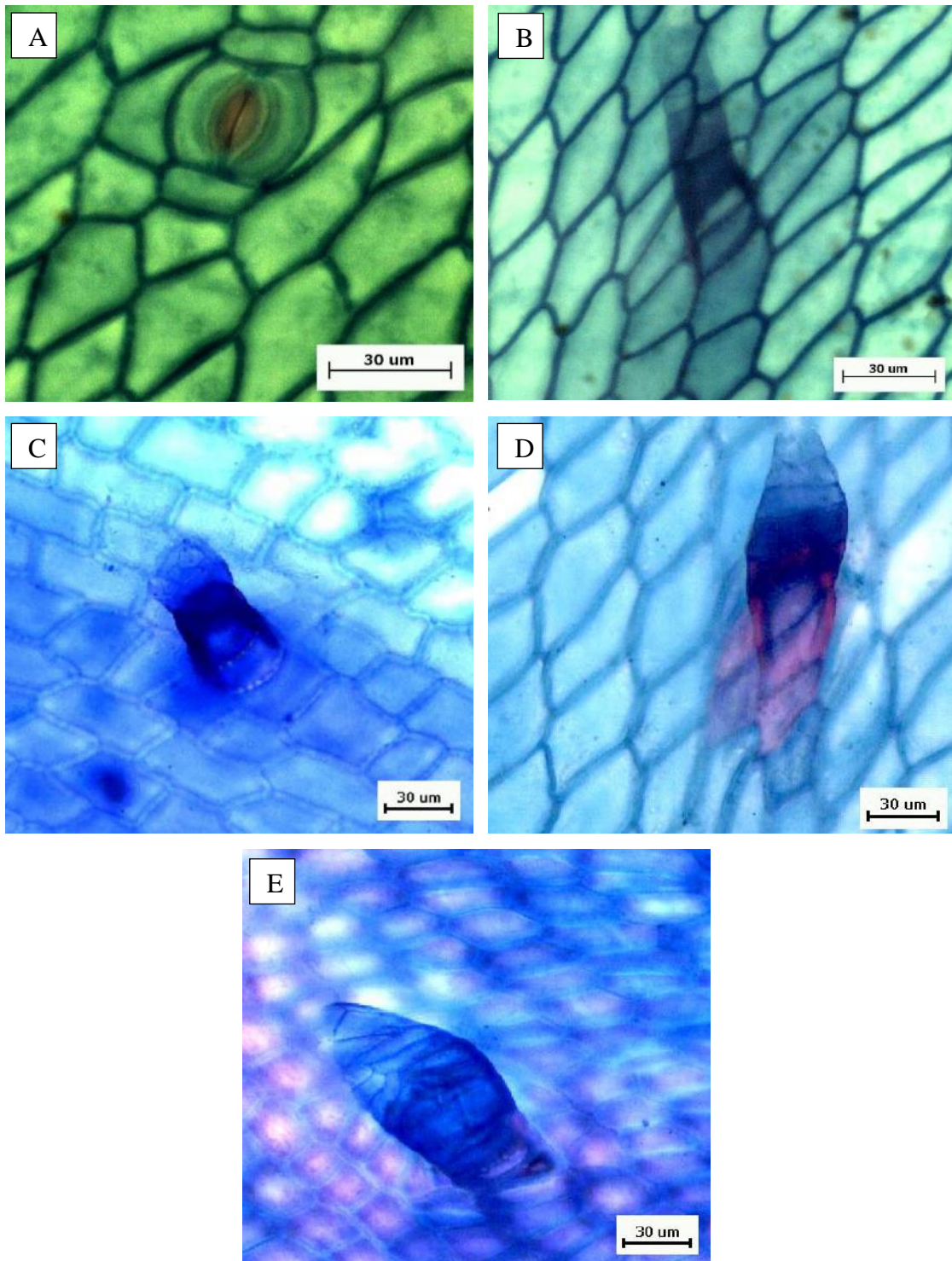


Fig. 32. Vistas paradérmicas con detalles de estomas y tricomas en pinnas de *Geonoma*. A. *G. simplicifrons*, detalles del aparato estomático. B. *G. spinescens*, Subtipo A-1. C. *G. simplicifrons*, Subtipo A-2. D. *G. maxima*, Subtipo A-3. E. *G. weberbaueri*, Tipo B.

distales elongadas (Subtipo A-1); en *G. simplicifrons* (Fig.32C) tienen base ligeramente ensanchada (Subtipo A-2) y en el resto de las especies son globosos, abultados notoriamente en la porción media (Subtipo A-3) (Fig. 32D).

- ***Epidermis abaxial***

La región intercostal está formada por células poligonales de 4-6 lados, equidimensionales en *G. appuniana*, *G. densa*, *G. jussieuana* (Fig. 35A), *G. orbignyana* (Fig. 33B), *G. paraguayensis* (Fig. 33A) y *G. undata*, predominando en el resto de las especies, las alargadas (Figs. 33C-D; 34B-D). La mayoría de las especies presentan células de paredes rectas, a excepción de *G. macrostachys* (Fig. 34D) que las tiene ligeramente onduladas y *G. spinescens* (Fig. 33E) y *G. stricta* (Fig. 33F) donde son sigmoides. Dichas células se encuentran con su eje mayor orientado de manera oblicua o ligeramente oblicua al eje mayor de la hoja en la mayoría de las especies, excepto en *G. paraguayensis* (Fig. 34A), en la que están de forma paralela, y en *G. cuneata* (Fig. 34E) y *G. jussieuana* en las que las células se disponen casi perpendicularmente. Al igual que en la epidermis adaxial, estas células son más largas en *G. stricta* y *G. macrostachys*; siendo su longitud semejante en ambas epidermis en *G. simplicifrons* y *G. weberbaueri*, en el resto de los taxa estas células son más largas cuando se comparan con la de la adaxial, excepto en *G. cuneata*, *G. macrostachys*, *G. orbignyana* y *G. paraguayensis*.

La región costal está conformada por células más angostas que las intercostales, alargadas en sentido longitudinal, rectangulares o romboidales, de paredes rectas en la mayoría de las especies o parcialmente onduladas como ocurre en *G. aspidiifolia*, *G. baculifera* (Figs. 33D; 36A), *G. deversa* (Fig. 34C), *G. macrostachys* (Figs. 34D; 36B), *G. maxima*, *G. simplicifrons* y

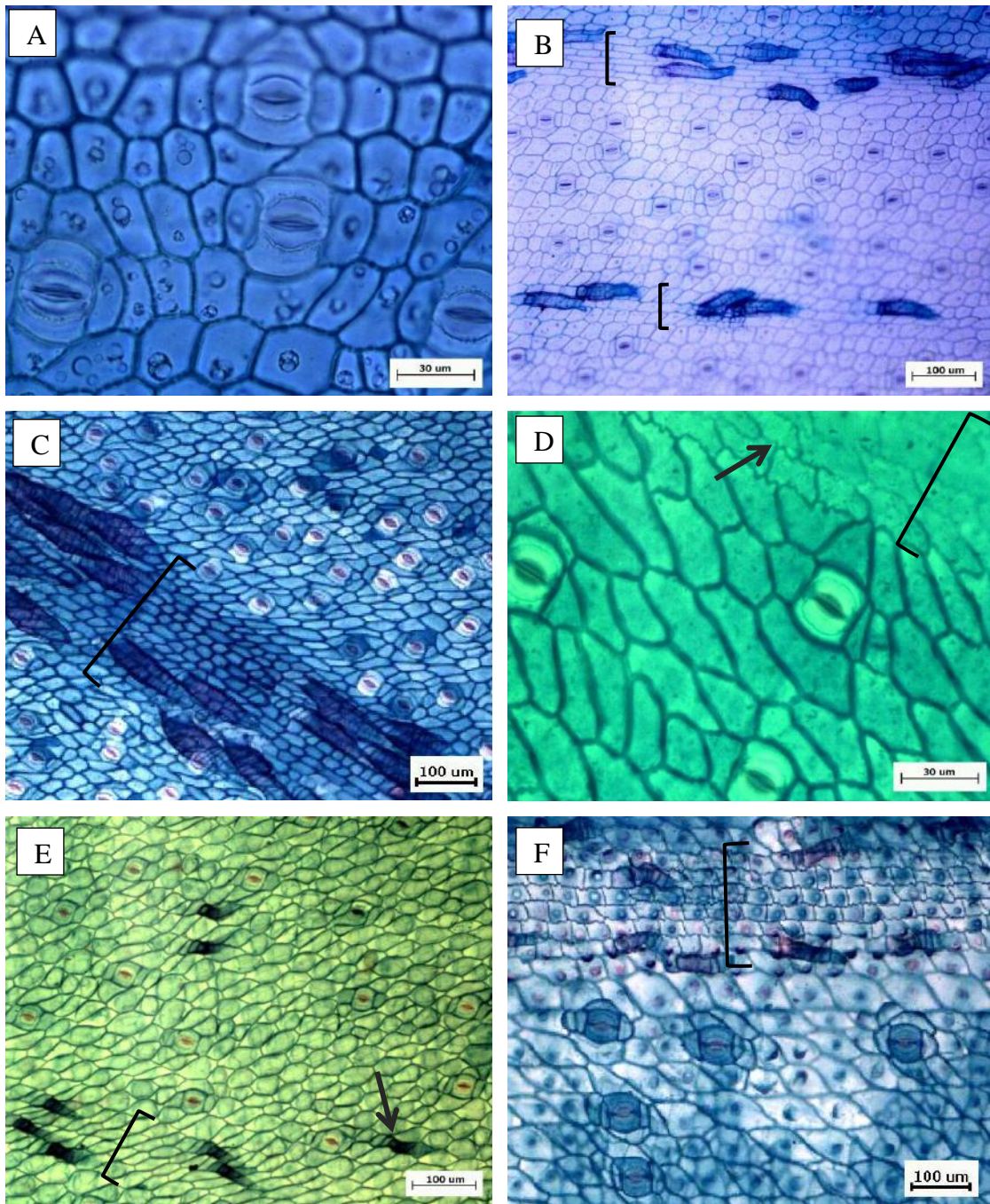


Fig. 33. Vistas paradérmicas de la epidermis abaxial en pinnas de *Geonoma*; A zona intercostal, B-F zonas costal e intercostal. A. *G. paraguayensis*. B. *G. orbignyana*. C. *G. weberbaueri*. D. *G. baculifera* (flecha señalando paredes onduladas). E. *G. spinescens*, flecha indicando tricoma. F. *G. stricta*. Corchetes delimitan regiones costales.

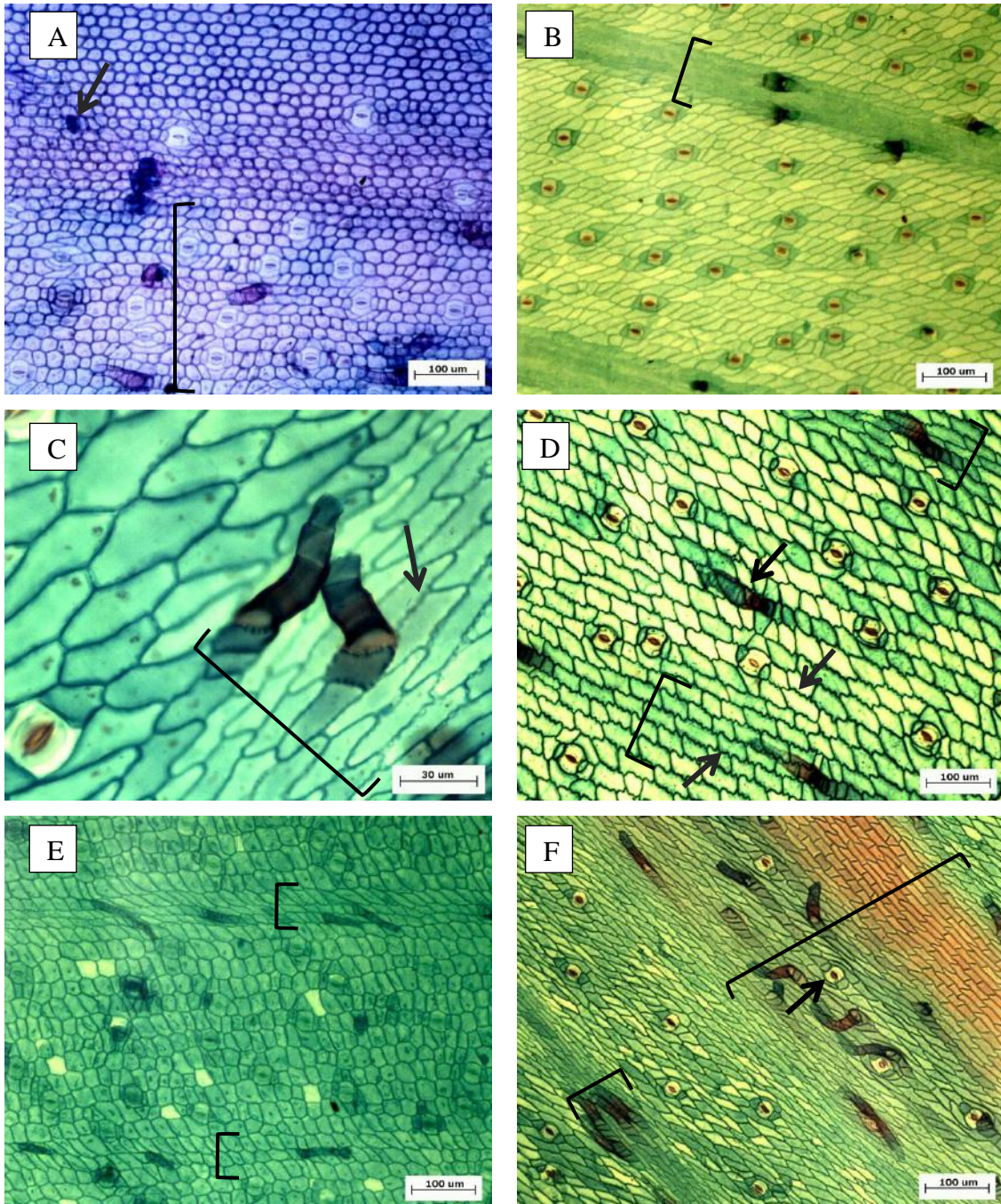


Fig. 34. Vistas paradérmicas de la epidermis abaxial en pinnas de *Geonoma*; A-F zonas costal e intercostal. A. *G. paraguayensis*, flecha señalando tricoma. B. *G. maxima*. C. *G. deversa*, flecha señala ondulaciones en las paredes. D. *G. macrostachys*, flechas señalan ondulaciones en las paredes. E. *G. cuneata*, con células costales oblicuas. F. *G. leptospadix*, flecha indicando estoma. Corchetes delimitan regiones costales.

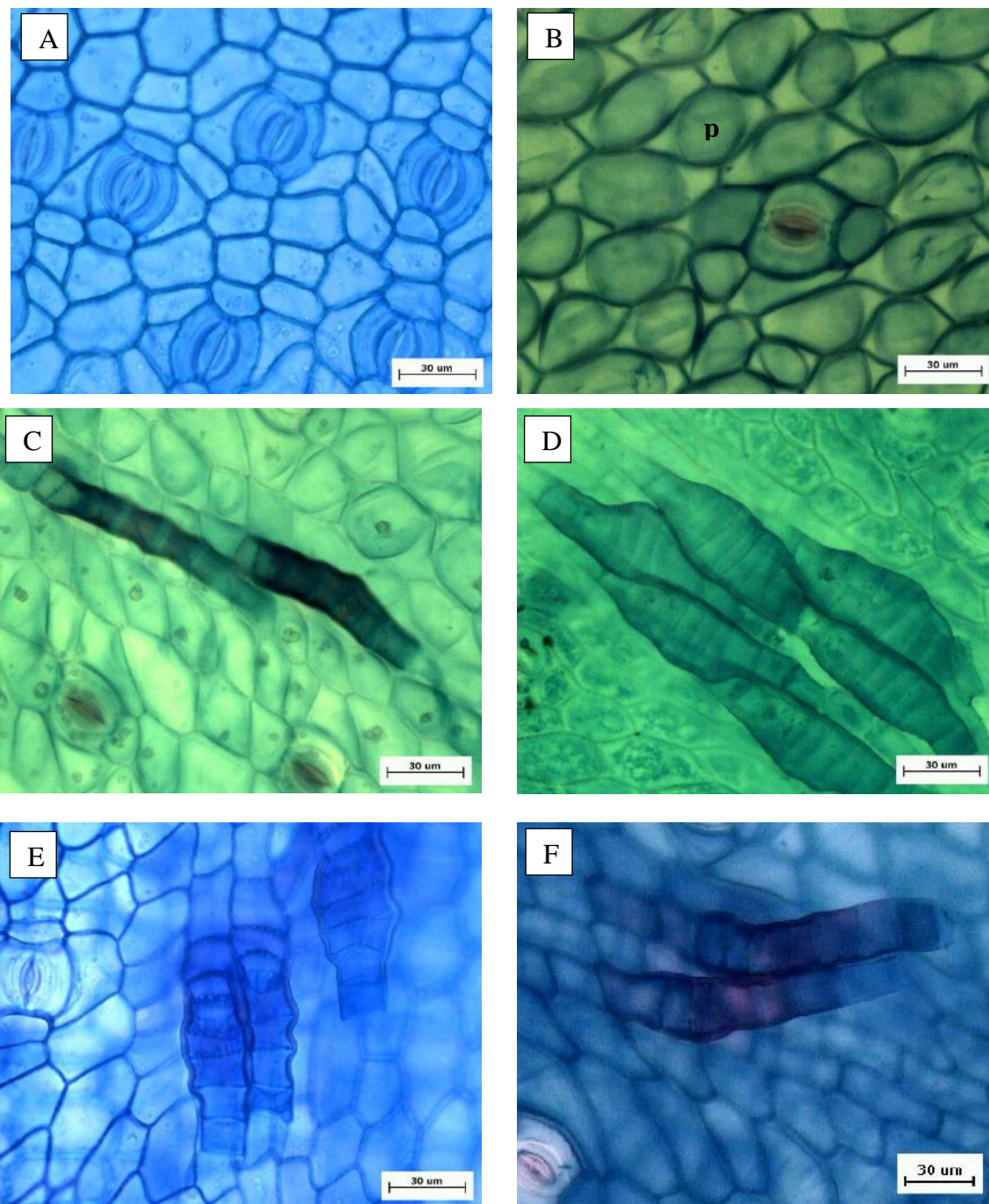


Fig. 35. Vistas paradérmicas con detalles de estomas y tricomas en pinnas de *Geonoma*.
A. *G. jussieuana*, detalles de estomas. **B.** *G. spinescens*, células con papilas (p). **C.** *G. densa*, tricoma Subtipo A-1. **D.** *G. appuniana*, tricoma Subtipo A-3. **E.** *G. jussieuana*, tricoma Subtipo A-3. **F.** *G. interrupta*, tricoma Subtipo A-2.

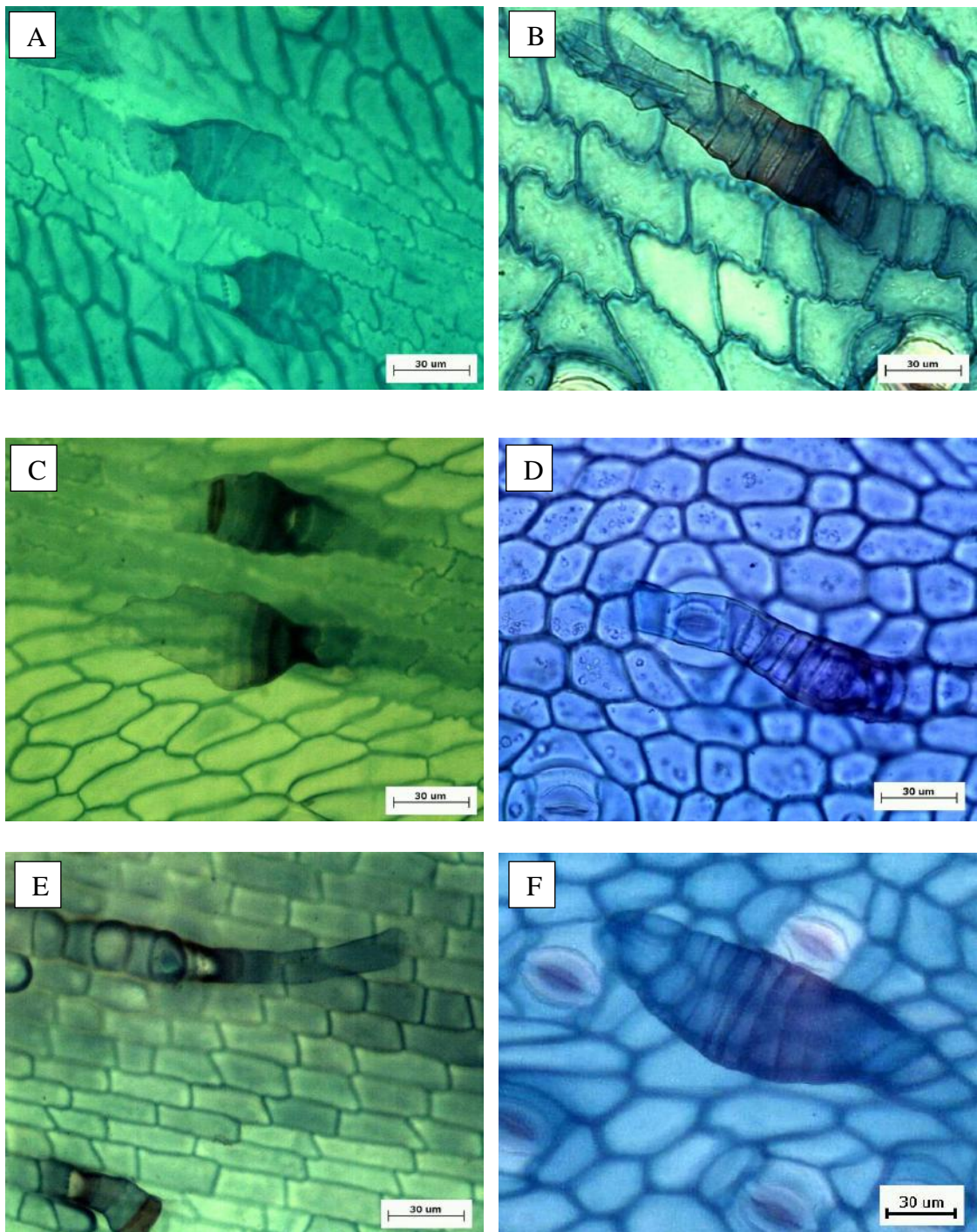


Fig. 36. Vistas paradérmicas con detalles de tricomas en pinnas de *Geonoma*; A-C tricomas Subtipo A-3; D-E tricoma, Subtipo A-2; F. tricoma Tipo 3. A. *G. baculífera*. B. *G. macrostachys*. C. *G. maxima*. D. *G. paraguayensis*. E. *G. simplicifrons*. F. *G. weberbaueri*.

G. stricta (Fig. 33F). Las células se organizan con su eje mayor paralelo al eje mayor de la hoja, excepto en *G. spinescens* (Fig. 33E) y *G. cuneata* (Fig. 34E) que se presentan oblicuas.

Tanto en la región costal como intercostal, *G. stricta* (Fig. 33F) y *G. spinescens* (Fig. 35B) tienen papilas, a razón de una por célula.

Los estomas se presentan generalmente en las zonas intercostales, sin embargo, en *G. leptospadix* (Fig. 34F) y *G. paraguayensis* (Fig. 34A) se observan también en la región costal, evidenciándose, en el primer taxón, hacia los nervios más grandes. Asimismo es de resaltar, que en el segundo taxón, la densidad estomática es mayor en la región costal (Cuadro 3). El aparato estomático está constituido por cuatro células subsidiarias, dos paralelas a las oclusivas, arriñonadas con pared externa convexa y dos apicales, poligonales con 4-5 lados (Figs. 33A; 35A y B). *G. weberbaueri* y *G. appuniana* son las especies con mayor densidad estomática en esta superficie, mientras que *G. paraguayensis* y *G. spinescens* presentan los valores más bajos.

Todas las especies tienen tricomas en la superficie abaxial, ubicados fundamentalmente en la región costal, pero también en las regiones intercostales de *G. interrupta*, *G. macrostachys* (Fig. 34D), *G. paraguayensis* (Fig. 34A) y *G. spinescens* (Fig. 33E). En la muestra herborizada de *G. appuniana* (Steyermark *et al.*, 128223, VEN) la superficie abaxial carece de tricomas. Las características generales de los tricomas son similares a las descritas en la epidermis adaxial. Sin embargo, en cuanto a la forma se presentan algunas variaciones, tienden a ser más largos en esta superficie. En *G. cuneata*, *G. densa* (Fig. 35C), *G. deversa* (Fig. 34C), *G. leptospadix* y *G. undata* se distinguen tricomas Subtipo A-1, con células distales más elongadas; en *G. interrupta* (Fig. 35F), *G. paraguayensis* (Fig. 36D), *G.*

simplicifrons (Fig. 36E), *G. spinescens*, y *G. stricta* se pueden incluir en el Subtipo A-2, y en el resto de las especies, predominan tricomas abultados notoriamente en la porción media, subtipo A-3. (Figs. 35D; 36A-C y F). *G. aspidiifolia*, *G. macrostachys* y *G. undata*, son las especies con menor número de tricomas en esta superficie; en el resto de las especies varía entre 24 y 55 tricomas/mm², registrándose el valor mayor en *G. simplicifrons*.

Cuadro 4. Valores promedio de variables anatómicas en las epidermis de las pinnas de *Geonoma*.

VARIABLES	<i>Geonoma appuniana</i>	<i>Geonoma aspidiifolia</i>	<i>Geonoma baculifera</i>	<i>Geonoma cuneata</i>	<i>Geonoma densa</i>	<i>Geonoma deversa</i>	<i>Geonoma interrupta</i>	<i>Geonoma jussieuana</i>	<i>Geonoma leptospadix</i>	<i>Geonoma macrostachys</i>	<i>Geonoma maxima</i>	<i>Geonoma orbignyana</i>	<i>Geonoma paraguayensis</i>	<i>Geonoma simplicifrons</i>	<i>Geonoma spinescens</i>	<i>Geonoma stricta</i>	<i>Geonoma undata</i>	<i>Geonoma weberbaueri</i>
EPIDERMIS ADAXIAL																		
Longitud del eje mayor de las células intercostales (µm)	32,5	35	42,5	47,5	37,5	52,5	47,5	40	50	75	37,5	40	35	45	42,5	80	35	35
Densidad estomática (mm ²)	0	0	0	6,154	36,92	0	0	0	6,154	12,31	0	0	0	12,3	0	0	0	0
Densidad en tricomas (mm ²)	0	6,15	12,3	12,31	18,46	6,154	12,3	0	0	12,31	6,15	12,3	0	30,8	12,3	18,5	12,3	6,154
EPIDERMIS ABAXIAL																		
Longitud del eje mayor de las células intercostales (µm)	50	55	55	40	42,5	47,5	60	45	52,5	70	40	27,5	27,5	45	55	87,5	42,5	35
Densidad estomática región costal (mm ²)	0	0	0	0	0	0	0	0	30,77	0	0	0	80	0	0	0	0	0
Densidad estomática región intercostal (mm ²)	185	111	80	61,54	116,9	116,9	129	92,3	67,69	36,92	98,5	98,5	30,8	67,7	36,9	43,1	148	264,6
Densidad en tricomas (mm ²)	43,1	18,5	30,8	30,77	36,92	24,62	30,8	36,9	36,92	18,46	24,6	24,6	49,2	55,4	36,9	30,8	18,5	36,92

5.4. Descripción del raquis de *Geonoma* Willd.

El raquis muestra contornos semejantes en los taxones bajo estudio, predominando la forma triangular, excepto en *G. deversa* (Fig. 37C), en la que tiene forma de trapecio y *G. spinescens* (Fig. 38C) donde es cuadrangular. Las de contorno triangular, se separan en dos grupos, aquéllas con contorno abaxial semicircular: *G. densa* (Fig. 37A y B), *G. interrupta* (Fig. 37D), *G. simplicifrons* (Fig. 38B) y *G. undata* (Fig. 38D) y las otras con contorno casi plano: *G. jussieuana* (Fig. 37E), *G. orbignyana* (Fig. 37F) y *G. paraguayensis* (Fig. 38A). Cabe destacar a *G. densa* (Fig. 37A y B) y *G. spinescens* (Fig. 38C) por tener protuberancias a cada lado del saliente de la cara adaxial, además en el último taxón citado, el contorno abaxial es ligeramente lobulado.

En sección transversal, todas las especies estudiadas presentan las epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas, con células cuadrangulares o rectangulares, de tamaño más o menos uniforme (Fig. 39). En *G. paraguayensis* estas células se disponen con su eje mayor perpendicular a la superficie (Fig. 39A). Las células de la epidermis adaxial en todas las especies presentan la pared externa más cutícula gruesa y recta (Fig. 39A) o convexa como en *G. densa* (Fig. 39C), *G. deversa* (Fig. 39B), *G. simplicifrons* y *G. spinescens*. Por otro lado, las de la abaxial destacan por ser más delgadas y siempre rectas, a excepción de *G. jussieuana* y *G. paraguayensis* en las cuales son gruesas. Asimismo, en *G. deversa* (Fig. 39D), *G. jussieuana* y *G. simplicifrons* (Fig. 39E) son convexas, y en *G. spinescens* esta epidermis es papilosa (Fig. 39F).

Los estomas se ubican al mismo nivel que las células epidérmicas típicas, y están presentes en ambas epidermis (Fig. 39E). Todas las especies presentan tricomas en la superficie adaxial, observándose también hacia la

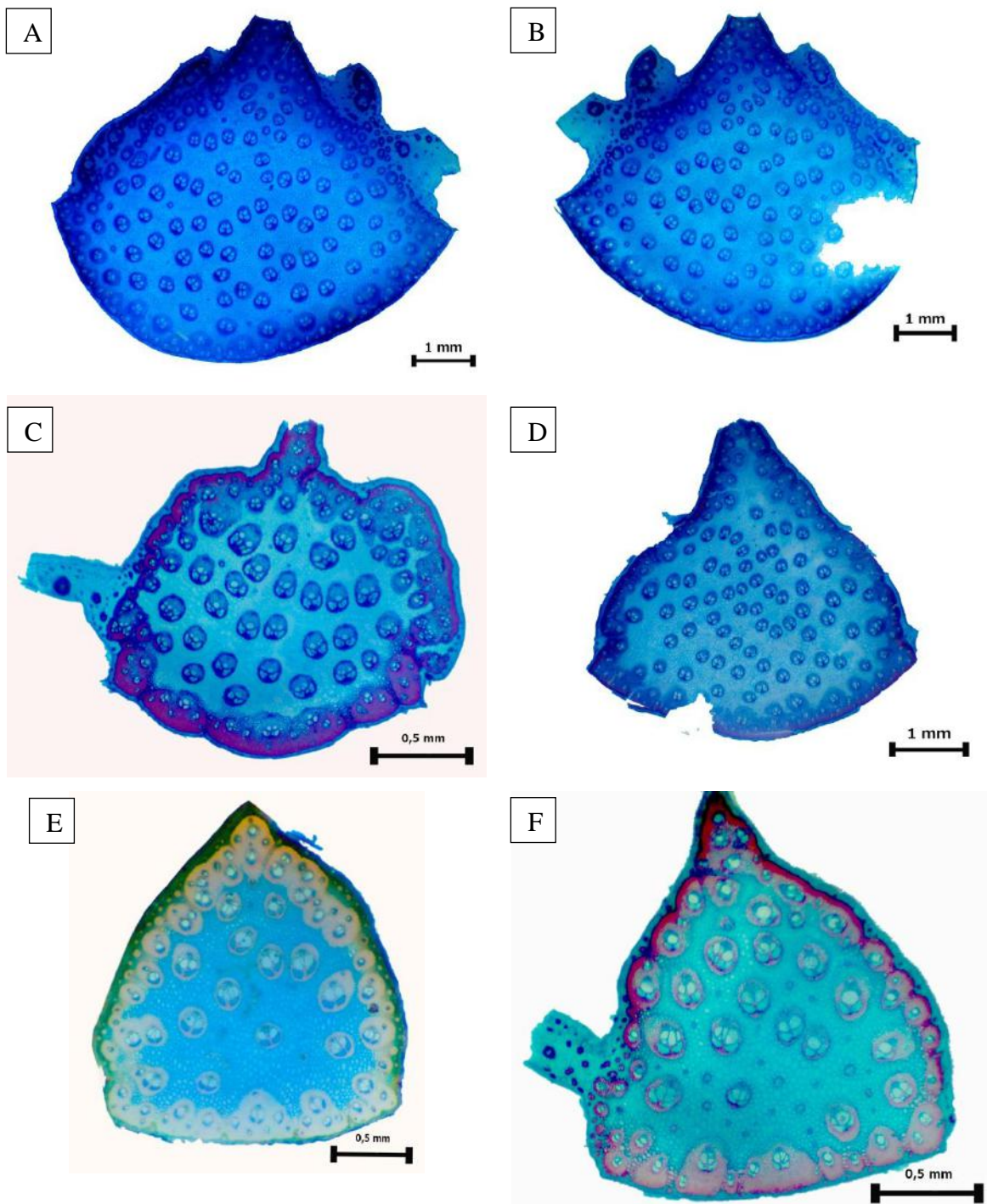


Fig. 37. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares. A. y B. *G. densa*. C. *G. deversa*. D. *G. interrupta*. E. *G. jussieuana*. F. *G. orbignyana*.

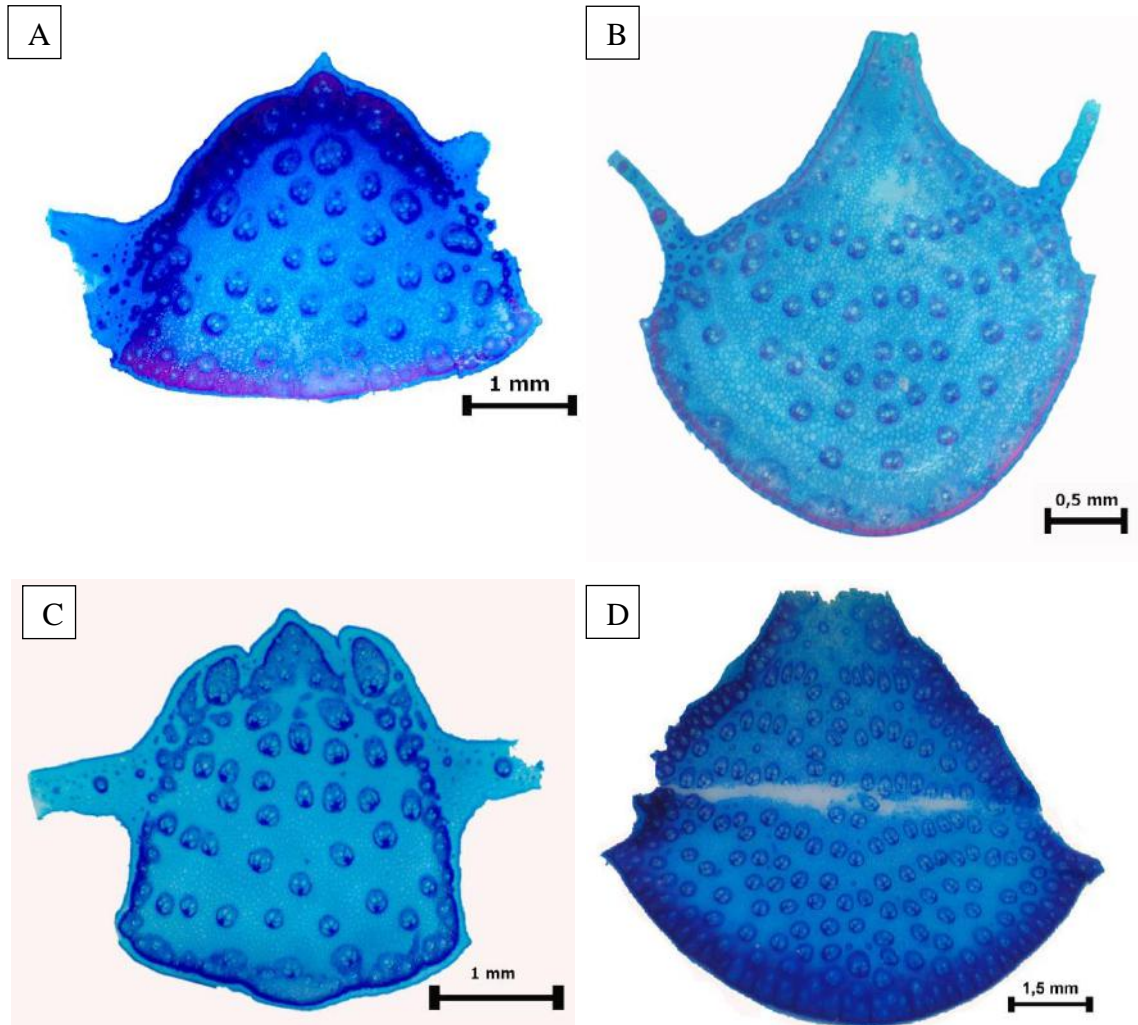


Fig. 38. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares. A. *G. paraguayensis*. B. *G. simplicifrons*. C. *G. spinescens*. D. *G. undata*.

abaxial en *G. deversa*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens*. En *G. paraguayensis* no se observaron tricomas en ninguna de las superficies. En todos los taxa, estos apéndices son pluricelulares, uniseriados y longitudinalmente uniformes en anchura (Fig. 40A y 40B), a excepción de *G. densa* donde son ligeramente abultados en la porción media (Fig. 40C).

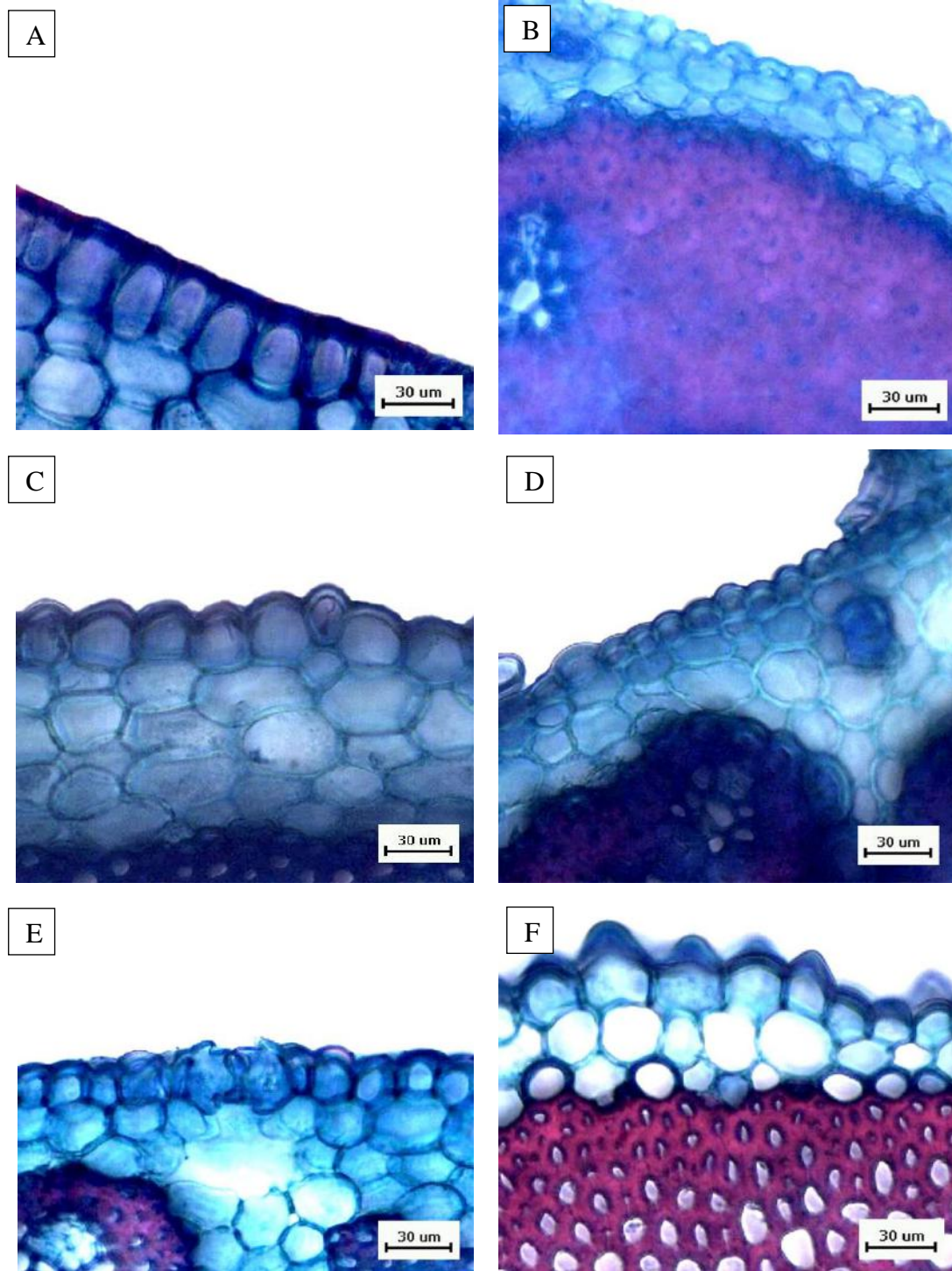


Fig. 39. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando detalles de las epidermis y región cortical. A. *G. paraguayensis*, cara adaxial células con eje mayor dispuesto perpendicularmente a la superficie. B. y C. *G. deversa* y *G. densa*, cara adaxial con paredes celulares externas convexas D. *G. deversa*, cara abaxial con paredes celulares externas convexas. E. *G. simplicifrons*, cara abaxial con paredes celulares convexas y estoma al nivel del resto de las células epidérmicas. F. *G. spinescens*, cara abaxial papilosa.

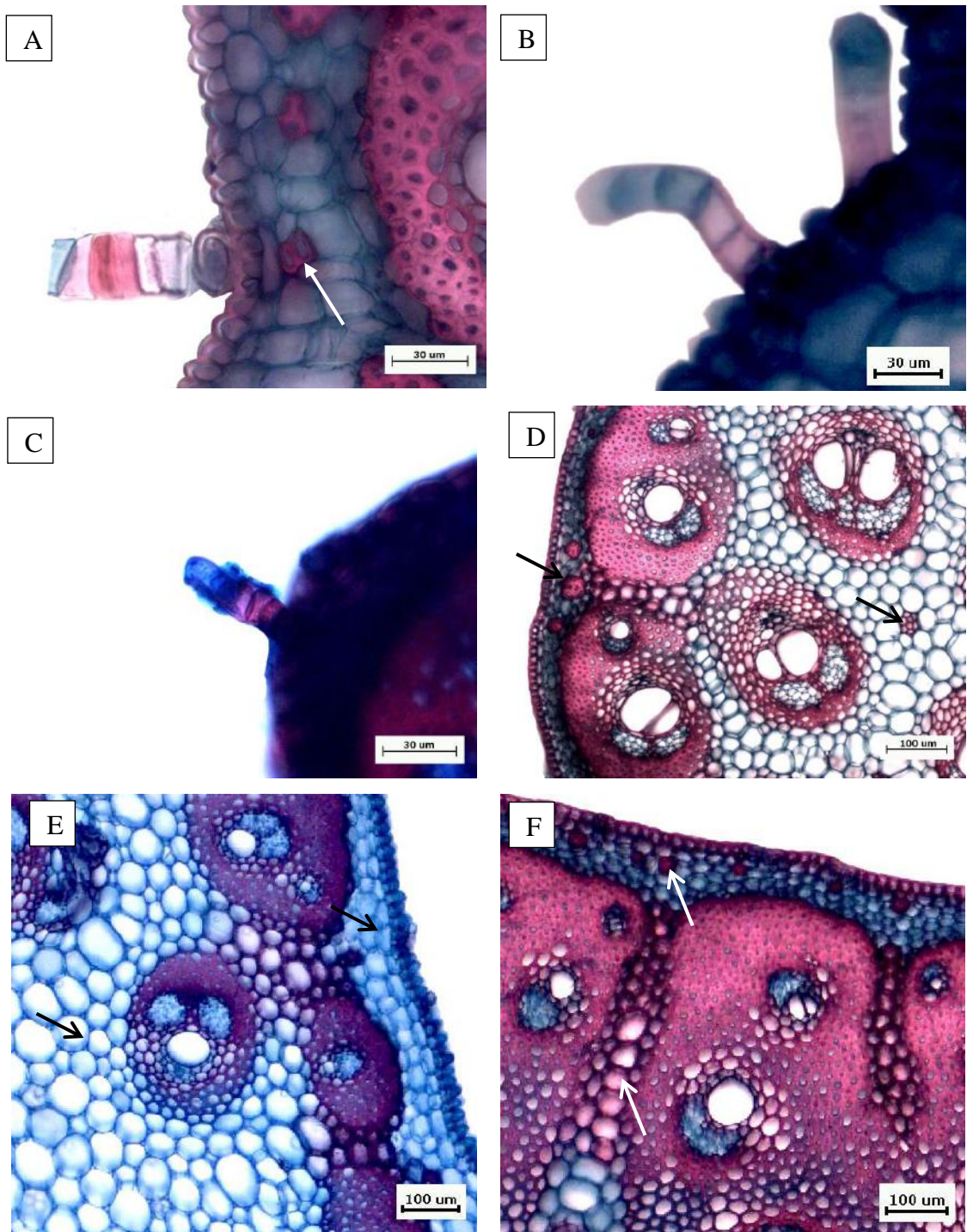


Fig. 40. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando detalles de los tricomas y la región cortical y central. A. y D. *G. orbignyana*, flechas señalan fibras no vasculares. B. y E. *G. spinescens*, flechas señalan células parenquimáticas de la corteza y la región central. C. *G. densa*, tricoma uniseriado, abultado. F. *G. interrupta*, flechas señalan fibras no vasculares y columna de células parenquimáticas que separan los paquetes de haces vasculares.

Debajo del tejido de la epidermis, se distingue la región cortical, constituida por dos a seis capas de células clorenquimáticas de paredes delgadas (Figs. 39 B-F; 40 A, D-F), las cuales tienden a ser más pequeñas que las células parenquimáticas centrales (Fig. 40D-E). Asimismo en esta región son evidentes células esclerenquimáticas en grupos de 2-10 células.

Debajo de la corteza, en todas las especies, se distingue periféricamente, una gran cantidad de haces vasculares colaterales cerrados, de complejidad diversa, los cuales están inmersos en una vaina fibrosa, los mismos se agrupan y fusionan, entre ellos, formando paquetes vasculares de 2-12 haces. Estos paquetes se disponen irregularmente, a manera de cilindro esclerótico discontinuo (Fig. 41A-D), y se encuentran separados por columnas de células parenquimáticas de anchura variable, que en muchos casos engruesan y lignifican sus paredes (Fig. 40F). Las fibras adyacentes a la corteza tienen paredes muy gruesas (Fig. 41B y D).

En la región central del raquis, no se distingue médula, debido al patrón de distribución de los haces vasculares en el tejido fundamental (Figs. 37A-F; 38 A-D; 41A). La mayoría de las especies, presentan en esta región cordones de fibras no vasculares pequeños, dispersos en el parénquima (Fig. 40D), a excepción de *G. densa*, *G. paraguayensis* y *G. simplicifrons* donde no fueron observados.

Los haces vasculares centrales son colaterales cerrados. En la mayoría de las especies, estos haces se encuentran rodeados parcialmente por una vaina fibrosa, que se ubica bordeando al floema y es interrumpida por tejido parenquimático esclerosado que se extiende desde la porción media del haz y circunda al xilema (Fig. 41F). Solo en *G. jussieuana* y *G. orbignyana*, dichos haces están rodeados completamente por una vaina fibrosa periférica (Fig. 41E). En esta región, los haces vasculares menores presentan a

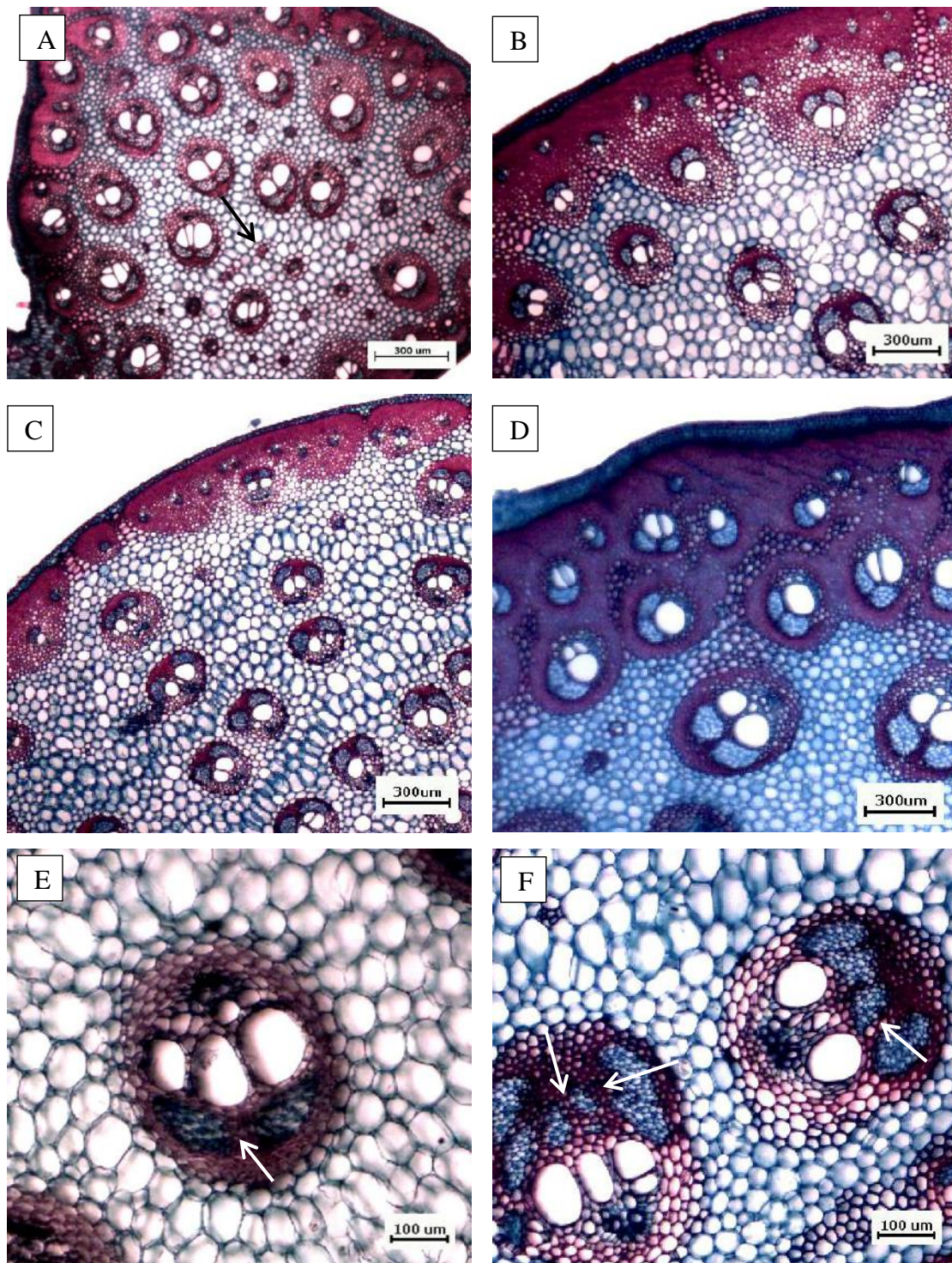


Fig. 41. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando cilindro esclerótico periférico y región central. A. Vista general de *G. orbignyana*, nótese fibras no vasculares indicadas con flechas. B. *G. interrupta*. C. *G. simplicifrons*. D. *G. densa*. E. *G. jussieuana*. F. *G. spinescens*, haz vascular con cinco cordones floemáticos, flechas indican tabiques escleróticos.

menudo un solo vaso metaxilemático y un único cordón floemático (Fig. 41D). Mientras que, los mayores frecuentemente presentan de dos a tres vasos metaxilemáticos, pudiendo observarse hasta cinco en algunos casos (Figs. 41A-D), y tienen el floema conformado por dos cordones, separados por un tabique esclerótico (Fig. 41). En muy pocos haces se evidencia la presencia de hasta cinco cordones floemáticos (Fig. 41F).

En algunas de las especies estudiadas, se observó en la región ubicada entre el raquis y la semilámina, un conjunto de células parenquimáticas dilatadas, denominadas por Tomlinson (1990) tejido de expansión. Éste se presenta hacia la superficie adaxial en *G. orbignyana*, formado por una o dos capas (Fig. 42C), mientras que, en *G. deversa* (Fig. 42B) y *G. paraguayensis* (Fig. 42D) está constituido por tres a cuatro estratos, y se ubica en la abaxial de *G. spinescens* formado por una a dos capas y con hasta seis en *G. densa* (Fig. 42A).

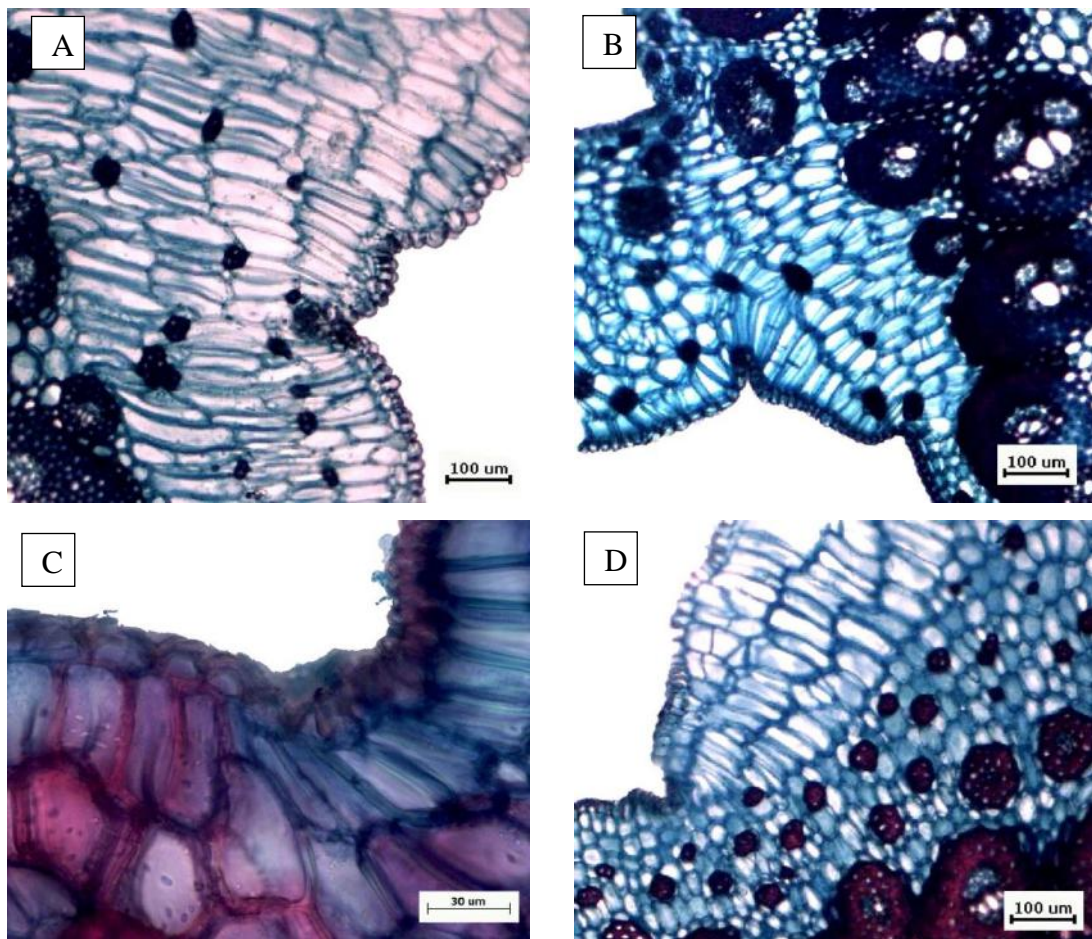


Fig. 42. Secciones transversales del raquis de *Geonoma*, mostrando tejido de expansión. A. *G. densa*. B. *G. deversa*. C. *G. orbignyana*. D. *G. paraguayensis*.

5.5. Descripción del pecíolo de *Geonoma* Willd.

El contorno del pecíolo en sección transversal es semicircular por el lado abaxial en todas las especies, mientras que, por el adaxial puede ser plano, como ocurre en: *G. deversa* (Fig. 43B), *G. jussieuana* (Fig. 43D), *G. orbignyana* (Fig. 43E), *G. simplicifrons* (Fig. 44A); o ligeramente convexo, observado en: *G. densa* (Fig. 43A), *G. interrupta* (Fig. 43C), *G. paraguayensis* (Fig. 43F), *G. spinescens* (Fig. 44B) y *G. undata* (Fig. 44C).

En sección transversal, todas las especies estudiadas presentan la epidermis adaxial y abaxial uniestratificadas, con células cuadrangulares o rectangulares, de tamaño más o menos uniforme (Fig. 45). Las células de la epidermis adaxial en todas las especies presentan la pared externa más cutícula gruesa y plana (Fig. 45A-C); mientras que en la abaxial son también planas, pero delgadas, a excepción de *G. jussieuana* (Fig. 45D), *G. orbignyana* y *G. paraguayensis*, donde son gruesas. Asimismo, en *G. densa*, *G. deversa* (Fig. 45E) y *G. simplicifrons* son convexas, y en *G. spinescens* es papilosa (Fig. 45F).

Los estomas se ubican al mismo nivel que las células epidérmicas típicas, siendo difíciles de observar en esta sección. En *G. densa*, se observaron en la epidermis adaxial y en *G. interrupta* (Fig. 45A), *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens* y *G. undata* están presentes en ambas epidermis. En el resto de los taxa no se observaron.

En corte transversal, solo se observaron tricomas en la epidermis adaxial de *G. deversa*, y en la abaxial de *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens*. Estos apéndices, son pluricelulares, uniseriados y longitudinalmente uniformes en anchura.

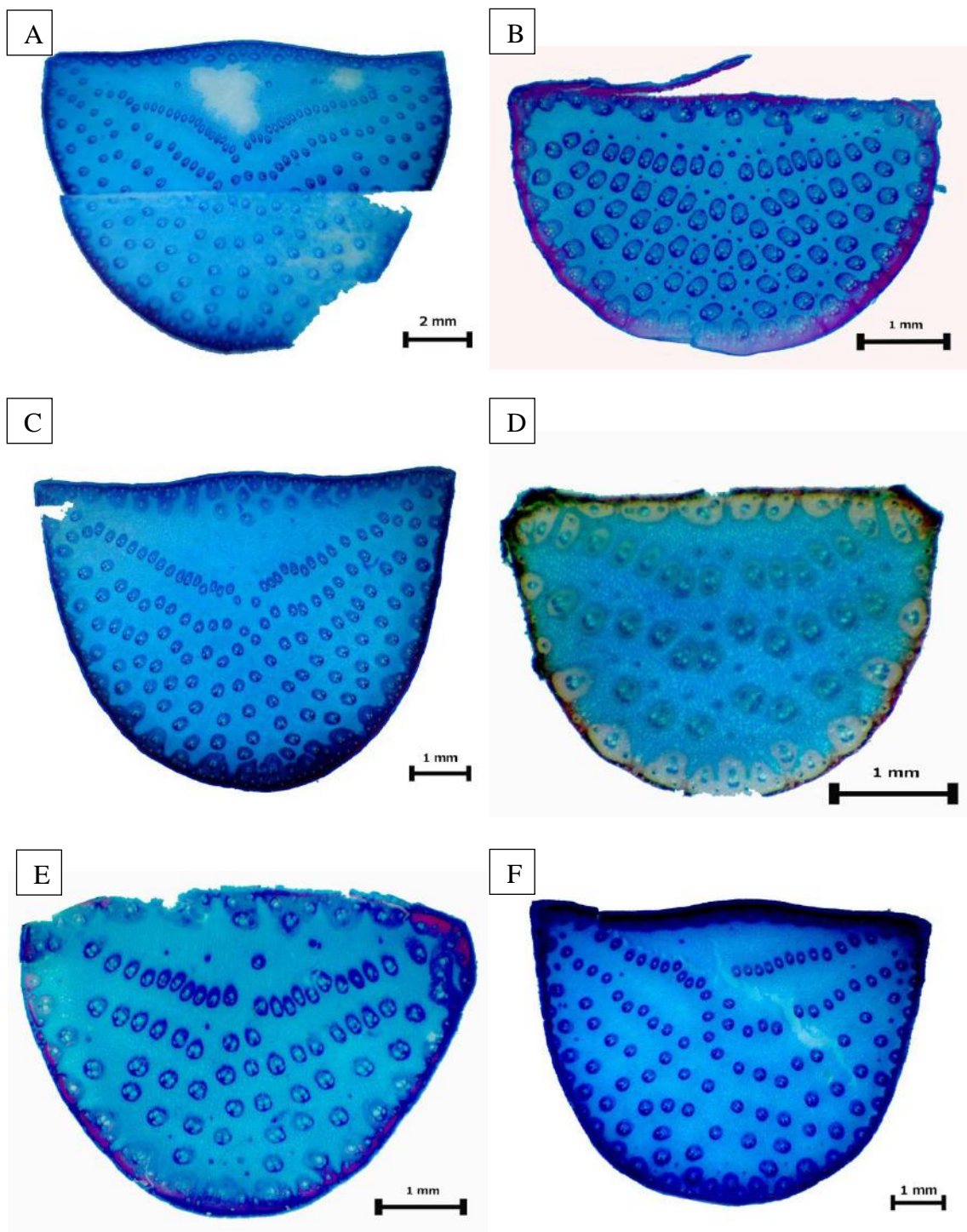


Fig. 43. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares. A. *G. densa*. B. *G. deversa*. C. *G. interrupta*. D. *G. jussieuana*. E. *G. orbignyana*. F. *G. paraguayensis*.

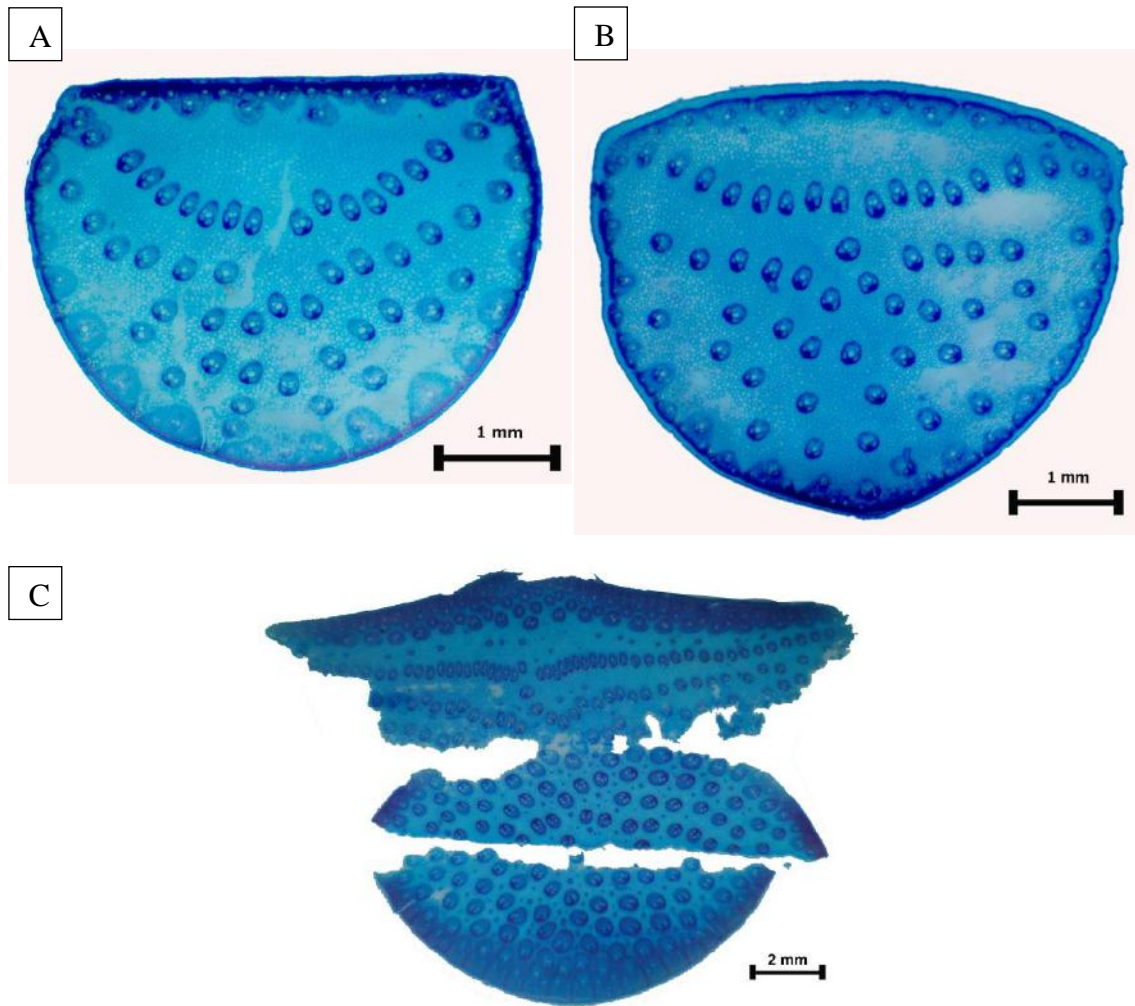


Fig. 44. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*, mostrando contornos y distribución de los haces vasculares. A. *G. simplicifrons*. B. *G. spinescens*. C. *G. undata*.

Debajo del tejido de protección, se distingue la región cortical, constituida por dos a seis capas de células clorenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 45), las cuales tienden a ser más pequeñas que las células parenquimáticas centrales (Fig. 46B, E-F). En *G. deversa*, subepidérmicamente se distingue la primera capa de células de la corteza, interrumpida por paquetes de fibras (Fig. 45C y E).

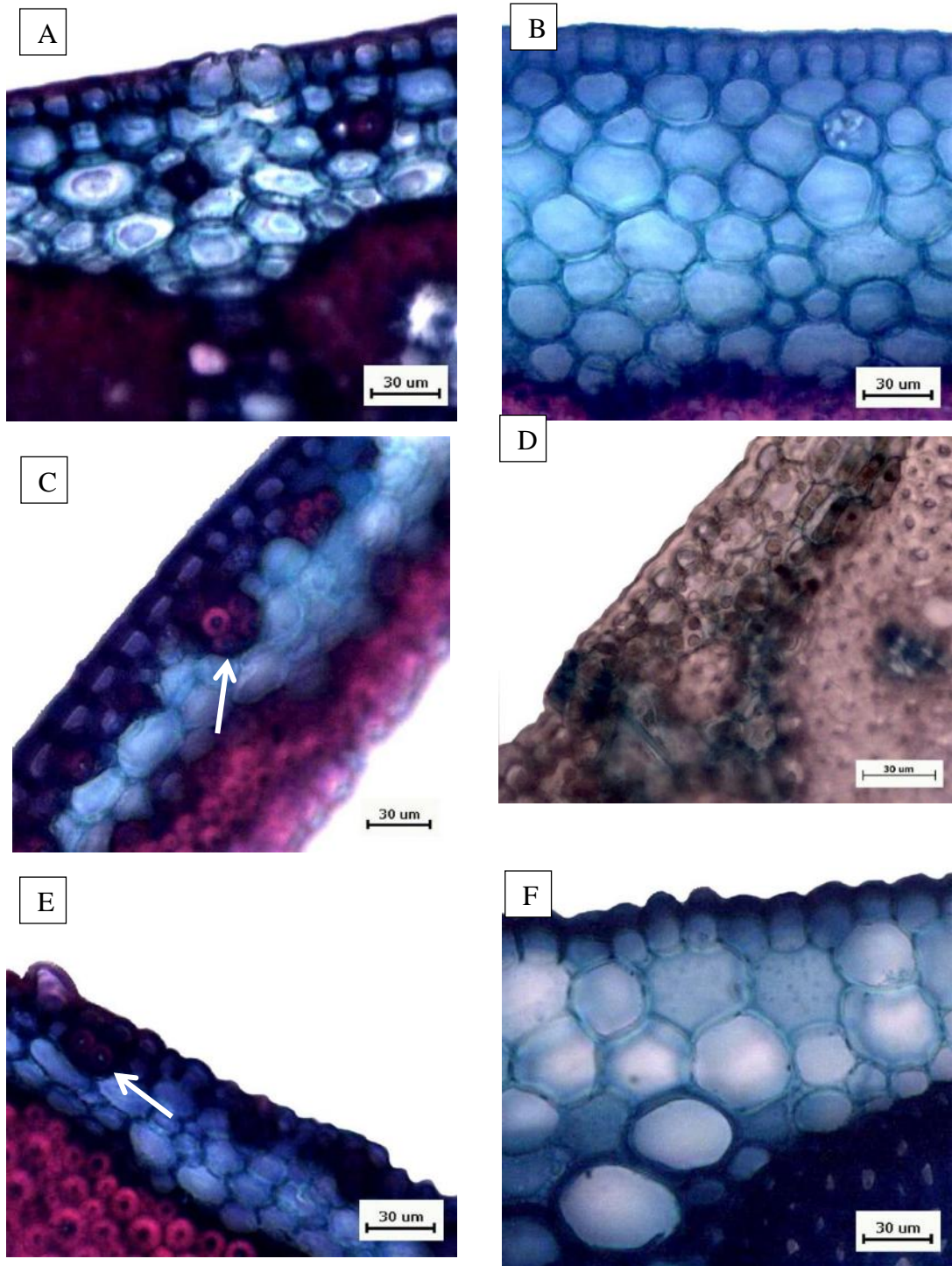


Fig. 45. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*, mostrando detalles de las epidermis y de la región cortical, A-C adaxial con paredes celulares externas planas y gruesas; D-F abaxial. A. *G. interrupta*, nótese estoma. B. *G. densa*. C. *G. deversa*, nótese fibras subepidérmicas indicadas con flecha. D. *G. jussieuana*, nótese paredes celulares gruesas. E. *G. deversa*, paredes celulares externas delgadas y convexas, flecha indica fibras subepidérmicas. F. *G. spinescens*, papilosa.

En la corteza, a menudo se presentan cordones de fibras no vasculares dispersos. En la mayoría de las especies, dichos cordones están formados por grupos de dos a nueve células, mientras que en *G. jussieuana* (Fig. 46D), *G. orbignyana* (Fig. 46A) y *G. undata* (Fig. 46C) pueden llegar a estar constituidos por 20 células. Estos cordones fibrosos son muy abundantes en *G. orbignyana* (Fig. 46A) y *G. jussieuana* (Fig. 46D), y exiguos en *G. simplicifrons* (Fig. 46B) y *G. spinescens*.

Debajo de la corteza, en todas las especies, se distinguen periféricamente, gran cantidad de haces vasculares colaterales cerrados, rodeados de una vaina fibrosa gruesa; dichos haces se agrupan y fusionan entre ellos, formando paquetes vasculares con 2-13 haces (Fig. 46B-F). En la mayoría de las especies, estos paquetes se disponen irregularmente, a manera de cilindro esclerótico discontinuo (Fig. 46B-D y F). Sin embargo, en *G. paraguayensis*, la porción del cilindro, paralela a la epidermis adaxial, forma una banda continua (Fig. 46E). Cuando el cilindro es discontinuo, dichos paquetes están separados por columnas de células parénquimáticas de anchura variable, las cuales, en ocasiones se presentan muy dilatadas, principalmente en el plano tangencial y con paredes gruesas y lignificadas (Figs. 46B y F; 47A-B). Por otro lado, las células de la banda fibrosa adyacente a la corteza tienen paredes muy gruesas (Fig. 47A-B).

En la región central de esta parte de la hoja, no se distingue la médula, esto debido al patrón de distribución de los haces vasculares en el tejido fundamental (Figs. 43 y 44). El arreglo es particular, ya que luego de los haces periféricos adaxiales existe una región relativamente amplia de parénquima, observándose luego los primeros haces centrales, organizados de tres formas diferentes: a) arco [*G. jussieuana* (Fig. 43D), *G. orbignyana* (Fig. 43E), *G. paraguayensis* (Fig. 43F) y *G. simplicifrons* (Fig. 44A)]; b) "V"

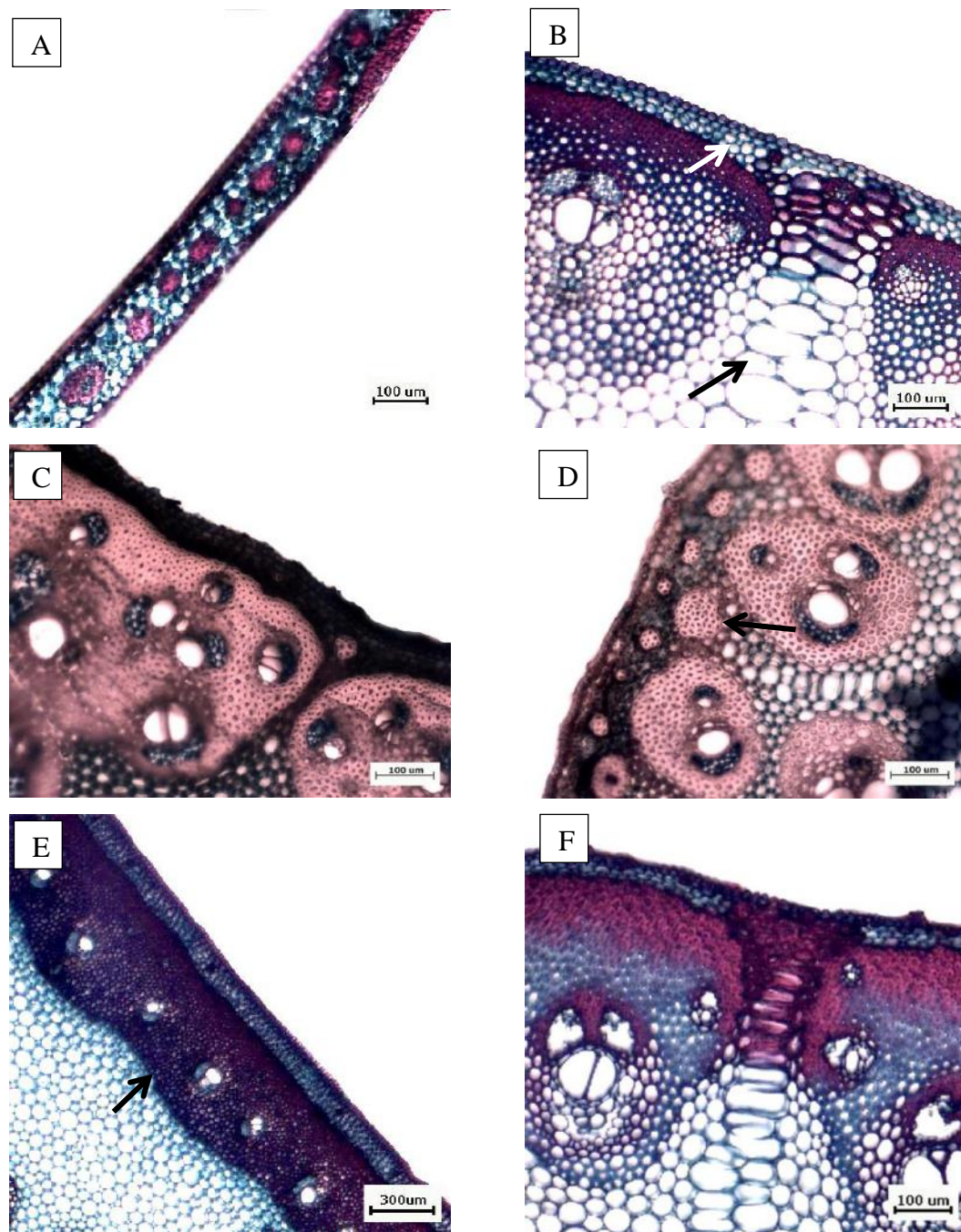


Fig. 46. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*, mostrando detalles de la región cortical y de los paquetes de haces periféricos. A. *G. orbignyana*, sección de la corteza mostrando gran cantidad de cordones fibrosos. B. *G. simplicifrons*, cordones fibrosos escasos en la corteza, nótese las diferencias en el tamaño de las células parenquimáticas, indicadas con flechas. C. *G. undata*, paquetes de haces. D. *G. jussieuana*, nótese número de células en cordón de fibras, indicado con flecha. E. *G. paraguayensis*, obsérvese banda vascular periférica continua, indicada con flecha. F. *G. deversa*, nótese parénquima con células dilatadas tangencialmente.

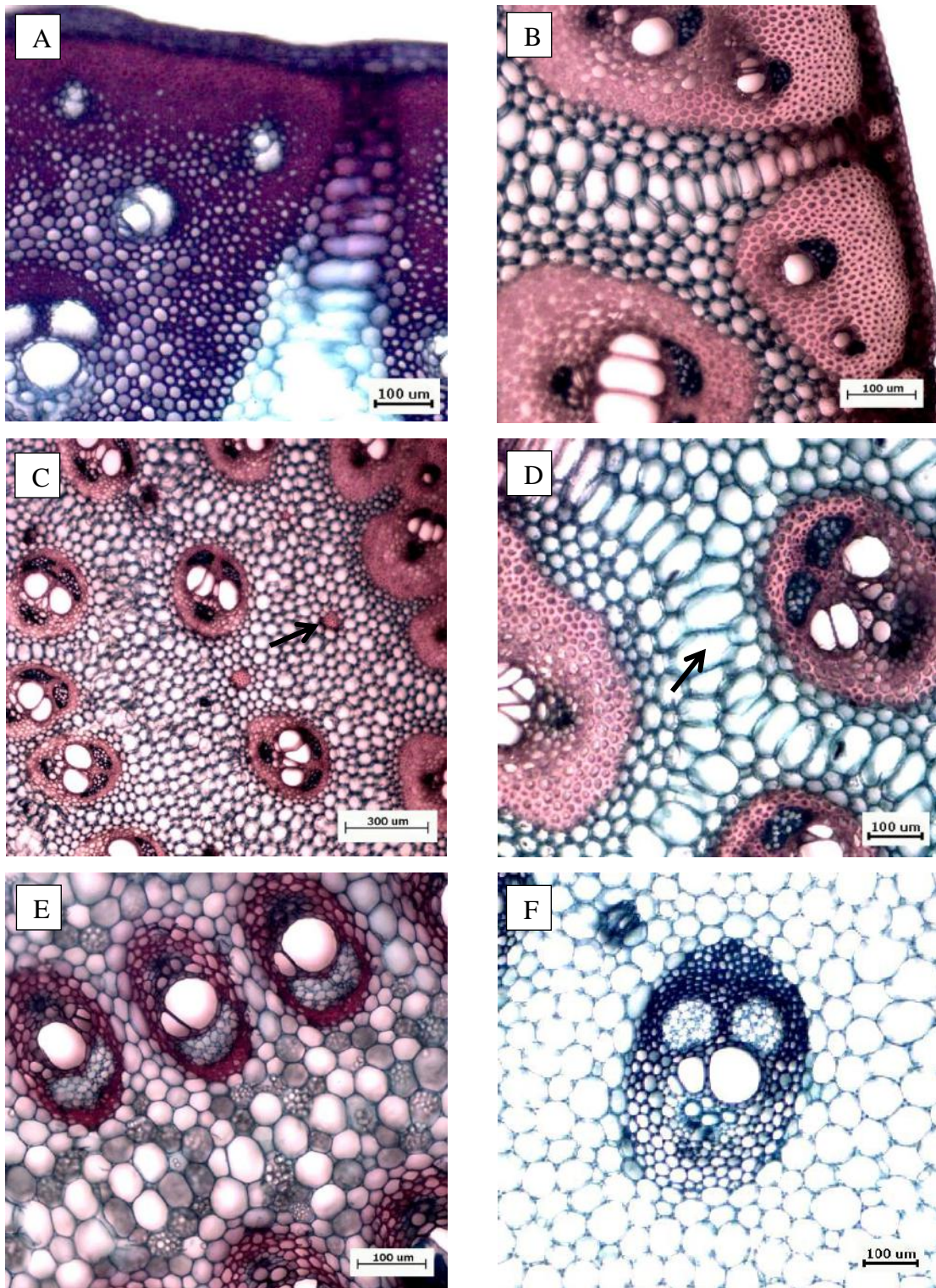


Fig. 47. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*, mostrando cilindro esclerótico periférico y región central. A. *G. interrupta*. B., C. y D. *G. jussieuana*, mostrando fibras no vasculares y parénquima dilatado, indicados con flechas. E. *G. orbignyana*, mostrando parénquima central con almidón. F. *G. densa*, detalle de haz vascular central.

[*G. densa* (Fig. 43A), *G. interrupta* (Fig. 43C) y *G. undata* (Fig. 44C)] y c) casi lineales [*G. deversa* (Fig. 43B) y *G. spinenscens* (Fig. 44B)]. En la zona parenquimática son evidentes haces vasculares pequeños, sólo en *G. deversa* (Fig. 43B) y *G. orbignyana* (Fig. 43E). El tejido fundamental donde están inmersos los haces es parénquima de reserva, observándose abundantes amiloplastos en las células de *G. orbignyana* (Fig. 47E). Asimismo, en *G. jussieuana* se presentan células parenquimáticas dilatadas en esta región (Fig. 47D). Por otro lado, la mayoría de las especies, tienen paquetes de fibras pequeños no vasculares dispersos en el parénquima (Fig. 47C), a excepción de *G. densa*, *G. interrupta* y *G. simplicifrons* donde no fueron observados.

Los haces vasculares centrales son colaterales cerrados. En la mayoría de las especies, estos haces se encuentran rodeados parcialmente por una vaina fibrosa, que se ubica bordeando al floema y es interrumpida por tejido parenquimático esclerosado que se extiende desde la porción media del haz y circunda al xilema (Figs. 47F y 48A). Solo en *G. deversa*, *G. jussieuana* (Figs. 47C y D) y *G. orbignyana* (Fig. 47E), dicha vaina rodea completamente los haces vasculares centrales. En esta región, los haces vasculares menores presentan a menudo uno o dos vasos metaxilemáticos y un solo cordón floemático (Fig. 48B). Mientras que, los haces mayores frecuentemente presentan de dos a tres vasos metaxilemáticos, pudiendo observarse hasta cinco, en algunos casos. En estos haces, el floema está conformado por dos cordones, los cuales se encuentran separados por un tabique esclerótico (Figs. 47C-F y 48A). En muy pocos haces se evidencian tres cordones floemáticos. Es de notar, que en *G. paraguayensis*, se observaron otros haces, también dispersos, pero de considerable menor tamaño (diminutos) a los que habitualmente se presentan en la región central (Fig. 48C).

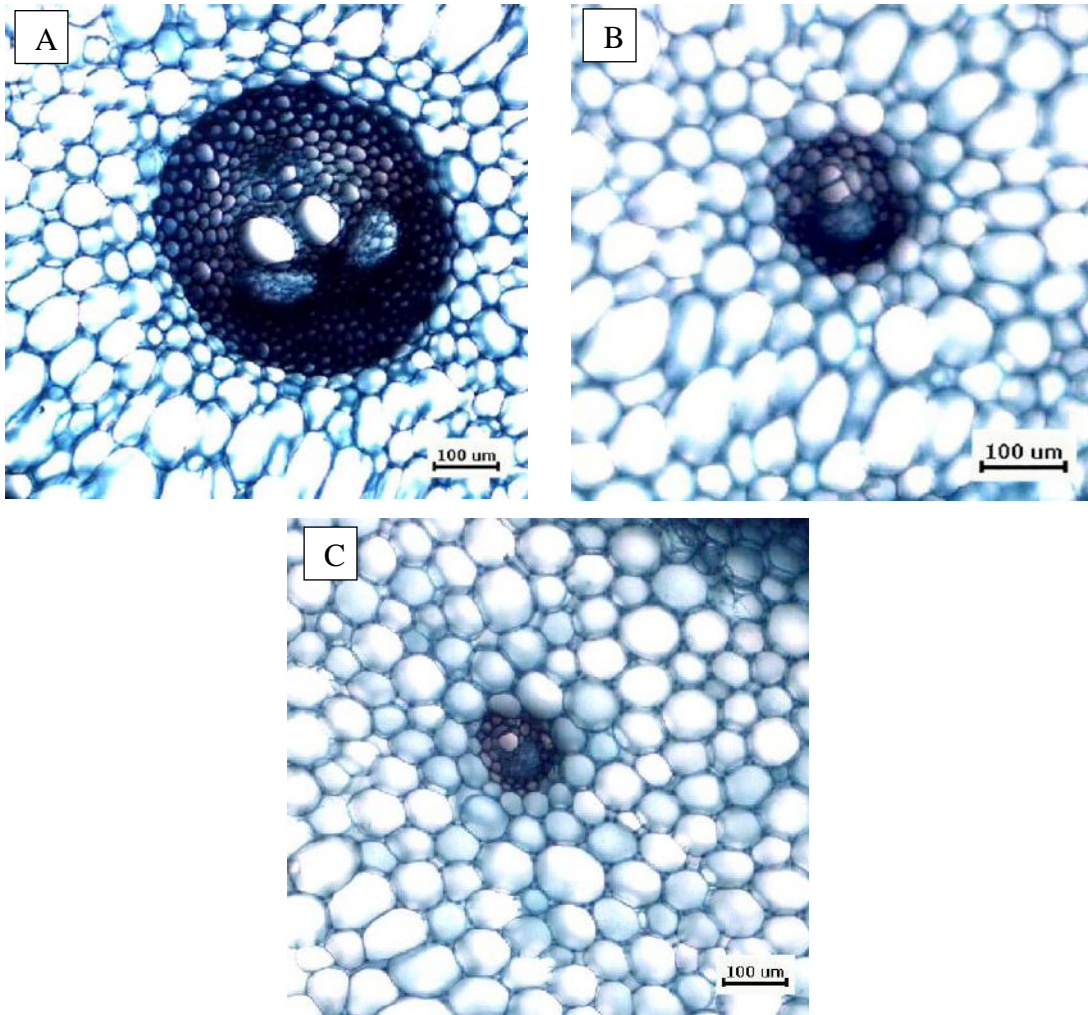


Fig. 48. Secciones transversales del pecíolo de *Geonoma*, mostrando haces vasculares centrales de *G. paraguayensis*. A. Haz mayor. B. Haz mediano. C. Haz diminuto.

5.6. Sustancias ergásticas

La respuesta ante la prueba histoquímica para detección de lignina de las secciones de raíces de las especies estudiadas resultó positiva, en la exodermis, región cortical externa parenquimática e inclusive porciones más internas, y a nivel de endodermis y periciclo, cuando tienen paredes gruesas; indudablemente en el xilema también se detectó este compuesto (Fig. 49A-C).

En cuanto a la prueba para grasas, todas las especies mostraron reacción positiva en la exodermis, en células endodérmicas de paredes delgadas o en la pared tangencial externa de células de este tejido que tienen engrosamientos en U (Fig. 49D- E); adicionalmente, se observó reacción en algunas células del parénquima cortical medio e interno en *G. densa* y *G. orbignyana*.

G. jussieuana (Fig. 49F) y *G. undata* fueron las únicas especies donde se registró la presencia de taninos en células corticales parenquimáticas próximas a la endodermis; en el resto de las especies la reacción fue muy pobre, localizada en células parenquimáticas asociadas al tejido xilemático.

Adicionalmente, en los pecíolos fue evidente la reserva amilácea; no obstante la respuesta en *G. orbignyana* fue muy marcada en el parénquima que rodea los haces vasculares centrales (Fig. 47E).

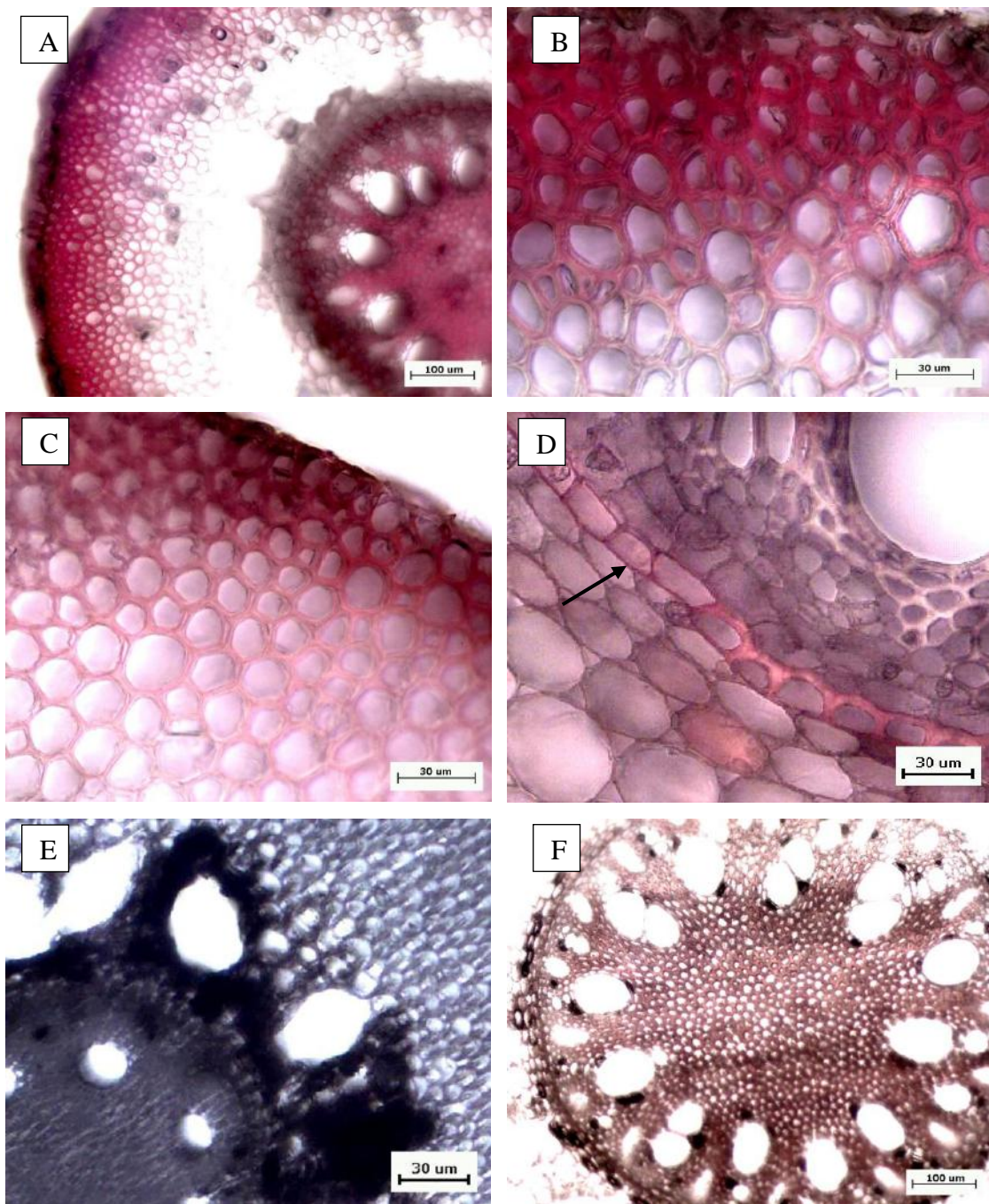


Fig. 49. Secciones transversales de raíces de *Geonoma*, mostrando algunas sustancias ergásticas, reveladas mediante pruebas histoquímicas. A. y B. prueba de lignina, C-D. prueba de grasa, E-F prueba de taninos. A.-C. *G. simplicifrons*. D. *G. orbignyana*, flecha indica células de paso. E. *G. spinescens*. F. *G. jussieuana*.

5.7. Análisis fenético

Se seleccionaron tres fenogramas construidos a partir de variables cualitativas, por ser éstas más sólidas y consistentes.

El primer fenograma, elaborado con datos anatómicos de la raíz y la hoja (lámina, raquis y pecíolo) en nueve especies de *Geonoma* (Fig. 50), muestra la formación de dos grupos, uno conformado por *G. densa*, *G. undata*, *G. interrupta*, *G. simplicifrons*, *G. deversa* y *G. spinescens* (línea fenón 0,578), y el otro integrado por *G. jussieuana*, *G. orbignyana* y *G. paraguayensis* (línea fenón ca. 0,584). En el primer grupo se aprecia que *G. densa* y *G. undata* son bastante similares entre sí, mientras que en el segundo grupo, *G. paraguayensis* se separa considerablemente del subgrupo formado por *G. jussieuana* y *G. orbignyana*.

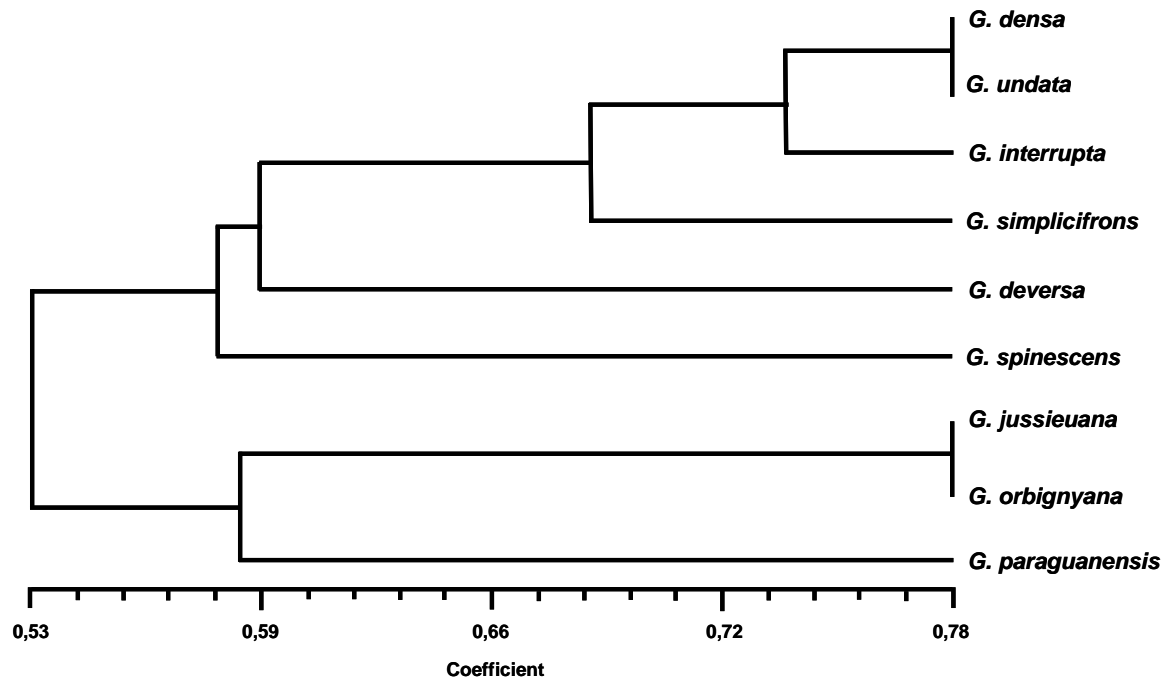


Fig. 50. Análisis de conglomerado basado en variables cualitativas de la raíz y la hoja de *Geonoma*.

El segundo fenograma, obtenido a partir de datos anatómicos de la lámina foliar de 18 especies de *Geonoma* (Fig. 51), muestra también la formación de dos grupos, cercanos a la línea fenón 0,658. En el primer grupo, conformado por *G. appuniana*, *G. interrupta*, *G. orbignyana*, *G. jussieuana*, *G. aspidiifolia*, *G. maxima*, *G. baculifera*, *G. weberbaueri*, *G. paraguayensis*, *G. cuneata* y *G. leptospadix*, se observa que *G. aspidiifolia* y *G. maxima* presentan la mayor afinidad y se encuentran separadas por una corta distancia (línea fenón ca. 0,902) de *G. baculifera*. Seguidamente, *G. appuniana* y *G. interrupta* conforman el segundo subgrupo con mayor similitud. En el segundo grupo, constituido por *G. densa*, *G. undata*, *G. deversa*, *G. macrostachys*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens* y *G. stricta*, se mantiene al igual que en el fenograma anterior, la similitud entre *G. densa* y *G. undata* (línea fenón ca. 0,902). A este mismo nivel, destaca la afinidad entre *G. macrostachys* y *G. simplicifrons*.

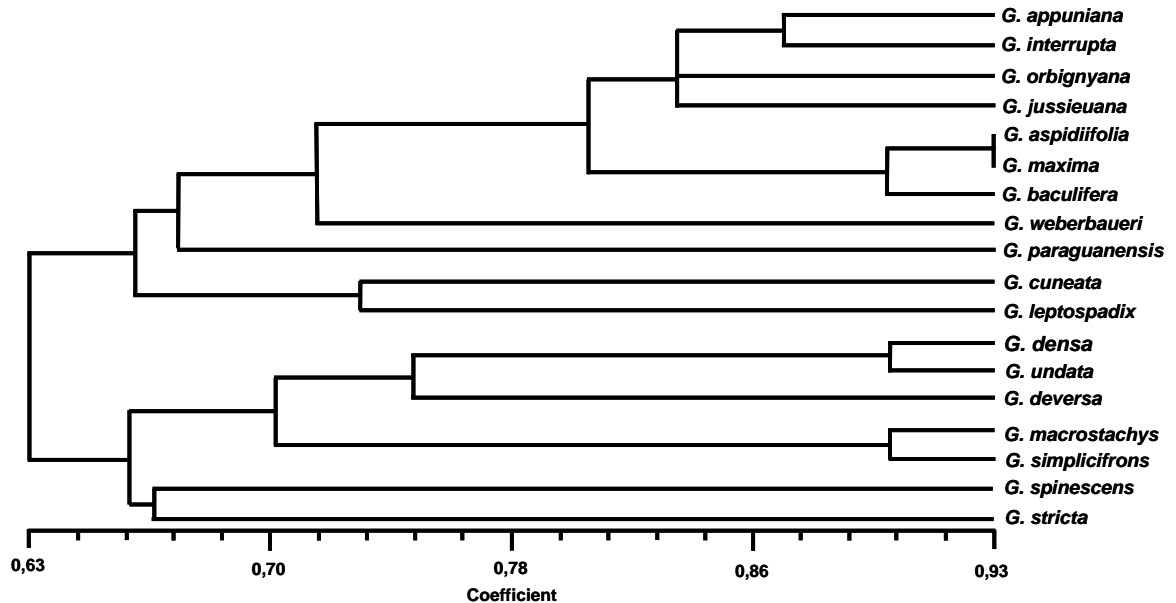


Fig. 51. Análisis de conglomerado basado en variables cualitativas de la lámina en pinnas de *Geonoma*.

En el tercer y último fenograma, construido solo con datos de la raíz (Fig. 52), se evidencia que *G. undata* se separa del resto de las especies bajo estudio, seguidamente se forman dos grupos, uno constituido por *G. densa*, *G. interrupta*, *G. jussieuana*, *G. simplicifrons*, *G. orbignyana* y *G. spinescens* (línea fenón 0,75); y otro conformado por *G. deversa* y *G. paraguayensis* (línea fenón 0,802). Destaca en el primer grupo, la similitud entre *G. interrupta*, *G. jussieuana* y *G. simplicifrons*, y la de *G. orbignyana* y *G. spinescens*.

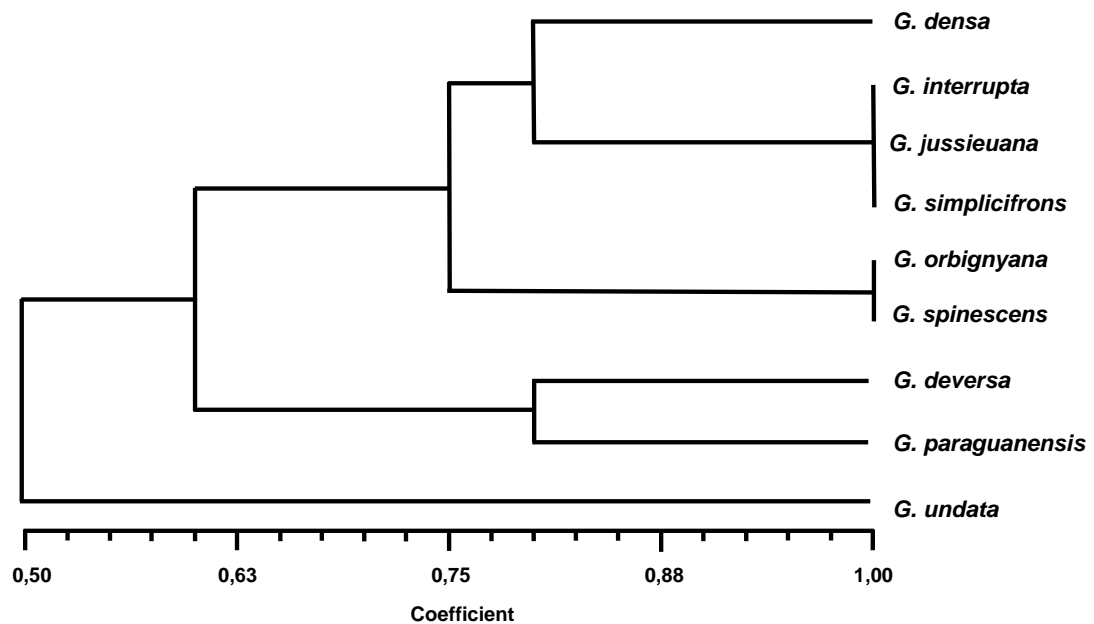


Fig. 52. Análisis de conglomerado basado en variables cualitativas de la raíz de *Geonoma*.

5.8. Clave para separar especies de *Geonoma*, basada en los caracteres de la raíz.

1. Vasos metaxilemáticos aislados, ocupando la región central del cilindro vascular 2
1. Vasos metaxilemáticos ubicados siempre en las arcas, nunca aislados en la región central del cilindro vascular 3
2. Rizodermis con espesor mayor a 50 μm ; exodermis con paredes externas engrosadas en forma de "U" invertida ***G. paraguayensis***
2. Rizodermis con espesor entre 17-20 μm ; exodermis sin paredes externas engrosadas en forma de "U" invertida ***G. deversa***
3. Presencia de células parenquimáticas de contornos circulares en la corteza ***G. undata***
3. Ausencia de células parenquimáticas de contornos circulares en la corteza 4
4. Presencia de células de paso en la endodermis 5
4. Ausencia de células de paso en la endodermis 6
5. Canales de aire en la corteza de hasta 150 μm de longitud, vasos metaxilemáticos con diámetro interno promedio de 84,5 μm y cordones floemáticos largos de hasta 102,5 μm ***G. orbignyana***
5. Canales de aire en la corteza de hasta 95 μm de longitud, vasos metaxilemáticos con diámetro interno promedio de 39 μm y cordones floemáticos cortos de hasta 65 μm ***G. spinescens***
6. Arcas xilemáticas con elementos metaxilemáticos compartidos, que adoptan forma de "V" y "Y" ***G. densa***
6. Arcas xilemáticas con elementos metaxilemáticos compartidos, que adoptan solo forma de "V" 7
7. Células de la exodermis cuadrangulares, de paredes engrosadas uniformemente 8
7. Células de la exodermis rectangulares, con paredes externas fuertemente engrosadas ***G. jussieuana***

8. Corteza externa constituida por células fuertemente esclerosadas, y endodermis de paredes muy lignificadas ***G. interrupta***
8. Corteza externa constituida por células esclerosadas en menor cuantía, y endodermis de paredes poco lignificadas ***G. simplicifrons***

5.9. Clave para separar especies de *Geonoma*, basada en los caracteres de la lámina de las pinnas.

- 1. Mesofilo diferenciado en parénquima empalizada y parénquima esponjoso ***G. weberbaueri***
- 1. Mesofilo homogéneo 2
- 2. Epidermis adaxial diferenciada en región costal e intercostal 3
- 2. Epidermis adaxial no diferenciada en región costal e intercostal ***G. deversa***
- 3. Presencia de papilas en la epidermis 4
- 3. Ausencia de papilas en la epidermis 6
- 4. Presencia de papilas en ambas epidermis ***G. stricta***
- 4. Presencia de papilas en una de las epidermis 5
- 5. Presencia de papilas en la epidermis adaxial ***G. appuniana***
- 5. Presencia de papilas en la epidermis abaxial ***G. spinescens***
- 6. Hojas anfiestomáticas 7
- 6. Hojas hipostomáticas 11
- 7. Región intercostal de la epidermis adaxial, conformada por células típicas con paredes sigmoides, en vista paradérmica ***G. densa***
- 7. Región intercostal de la epidermis adaxial, conformada por células típicas con paredes rectas, en vista paradérmica 8
- 8. Presencia de tricomas en la epidermis adaxial 9
- 8. Ausencia de tricomas en la epidermis adaxial ***G. leptospadix***
- 9. Células de la región intercostal de la epidermis adaxial, con su eje mayor orientado de forma casi perpendicular al eje mayor de la hoja ***G. cuneata***

9. Células de la región intercostal de la epidermis adaxial, con su eje mayor orientado de manera oblicua al eje mayor de la hoja 10
10. Tricomas con base ensanchada y esclerosada **G. simplicifrons**
10. Tricomas abultados notoriamente en la porción media **G. macrostachys**
11. Estomas presentes tanto en la región intercostal como costal, siendo más abundantes en esta última **G. paraguayensis**
11. Estomas presentes solo en la región intercostal 12
12. Nervio medio rodeado periféricamente por clorénquima **G. baculifera**
12. Nervio medio con proyecciones esclerenquimáticas que se extienden hasta la epidermis abaxial o adaxial 13
13. Células epidérmicas típicas adaxiales con pared externa convexa, en sección transversal **G. undata**
13. Células epidérmicas típicas adaxiales con pared externa recta, en sección transversal 14
14. Mesofilo con cavidades secretoras 15
14. Mesofilo sin cavidades secretoras 17
15. Presencia de tricomas en la epidermis adaxial 16
15. Ausencia de tricomas en la epidermis adaxial **G. jussieuana**
16. Región costal en ambas epidermis, conformada por células típicas con paredes ligeramente onduladas **G. maxima**
16. Región costal en ambas epidermis, conformada por células epidérmicas típicas con paredes rectas **G. interrupta**
17. Presencia de tejido de expansión **G. orbignyana**
17. Ausencia de tejido de expansión **G. aspidiifolia**

5.10. Clave para separar especies de *Geonoma* basada en los caracteres del raquis y el pecíolo

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

6. DISCUSIÓN

6.1. Raíz

Las características anatómicas observadas en las raíces de *Geonoma*, coinciden con lo señalado por Tomlinson (1961), Seubert (1998A) y Tomlinson *et al.* (2011) respecto a las descripciones generales para este género. No obstante, existen algunas diferencias entre especies.

La rizodermis mostró un espesor significativamente mayor en *G. paraguayensis* (superior a 50 μm) con respecto al resto de las especies. Esto pudiese estar relacionado a funciones de almacenamiento de agua, debido a que esta especie crece en la cumbre del Cerro Santa Ana, a plena exposición solar, expuesta a la incidencia de fuertes vientos, esto último puede conllevar a escasas de agua en el suelo. Evert (2008) afirmó que en muchos casos, las células con un marcado desarrollo funcionan para almacenar agua. Una notable característica de la epidermis radical es el desarrollo de pelos absorbentes (Esau, 1959). En *Geonoma*, no fueron observados. Seubert (1998A) señaló que Arecoideae, a diferencia de Coryphoideae y Ceroxyloideae, no presenta estos apéndices. Por su parte, Tomlinson (1961) indicó que una capa pilífera se desarrolla solo en raíces muy delgadas, que corresponden a raíces de órdenes altos.

La exodermis, en *G. densa* presenta paredes delgadas, contrario a lo planteado por Tomlinson (1961), Seubert (1998A) y Tomlinson *et al.* (2011) quienes señalaron que esta capa se encuentra compuesta por células escleróticas de paredes gruesas. Asimismo, en *G. paraguayensis* y *G. undata* el engrosamiento de esta capa no es uniforme, ya que es más pronunciado en las paredes tangenciales y radiales, por lo que adopta forma de “U” invertida. El engrosamiento de las paredes celulares en esta capa

puede vincularse a la protección contra la deshidratación y ataque de patógenos (Enstone *et al.*, 2003).

La corteza es variable entre las especies, en lo que se refiere al espesor, número de capas y al grado de esclerotización, debiendo indicar que de las tres zonas en las que se dividió, la externa, exhibe una fuerte esclerotización. Michael y Ehwal (2010) afirman que la esclerotización en las raíces puede minimizar la pérdida de agua, además de controlar su flujo radial y el de los nutrientes. La zona media, caracterizada por aerénquima bien desarrollado, con espacios intercelulares de tamaño variable, los cuales según Seubert (1998A), son de origen lisígeno. La variación en el tamaño de los canales de aire de una especie, depende del grado de intensidad del proceso que conlleva a su formación (Smirnoff y Crowford, 1983). Las raíces de plantas que viven en lugares húmedos con frecuencia desarrollan un parénquima muy esponjoso, con numerosos espacios intercelulares, esenciales para la aireación (Flores-Vindas, 1999B). La mayoría de los taxones estudiados crecen en el sotobosque, disfrutando de condiciones húmedas casi constantes, escapa a esto *G. paraguayensis*. La zona interna, se distingue por la disposición de las células parenquimáticas adyacentes a la endodermis, en capas concéntricas organizadas radialmente, lo cual podría indicar la actividad de un meristema de engrosamiento primario en esas raíces. Menezes *et al.* (2005), al estudiar la anatomía de este órgano en las especies: *Cephalostemon riedelianus* Körn (Rapateaceae), *Cyperus papyrus* L. (Cyperaceae), *Lagenocarpus rigidus* (Kunth) Nees, *L. junciformis* (Kunth) Kuntze (Cyperaceae), *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) y *Zingiber officinale* Roscoe (Zingiberaceae), proponen una nueva interpretación del engrosamiento primario de las monocotiledóneas. Estos autores observaron la presencia de endodermis con actividad meristemática, en las raíces de todas esas especies. Para ellos, la endodermis produce parénquima de manera centrífuga, formando capas de células, que

denominan “derivadas de la endodermis meristemática” (DME), las cuales muestran una organización radial y constituyen la corteza interna. Sin embargo, es necesario profundizar los estudios en esta área.

La presencia de una endodermis de paredes gruesas, revestida por una banda de Caspary, funciona como barrera fisiológica limitando la difusión apoplástica de solutos de la corteza al cilindro vascular (Flores-Vindas, 1999B). Este carácter es común en las palmas, así como en muchas monocotiledóneas (Tomlinson, 1961). En todos los taxa estudiados la endodermis mostró paredes engrosadas en forma de “U”. El patrón de engrosamiento de la pared secundaria en la endodermis, es uno de los pocos caracteres anatómicos informativos desde el punto de vista filogenético (Tomlinson, 1961; Seubert, 1998A; Tomlinson *et al.*, 2011). En sección transversal, existen dos estados de caracteres para la endodermis: 1) paredes radiales y tangenciales internas, desigualmente engrosadas en forma de “U, y 2) paredes uniformemente engrosadas en forma de “O”, siendo considerado el primero sinapomórfico y el último plesiomórfico para la familia (Tomlinson *et al.*, 2011). La presencia de células de paso en la endodermis de *G. spinescens* y *G. orbignyana*, es un carácter poco frecuente en palmas (Tomlinson, 1961). Estas células de paredes delgadas, ubicadas frente a las arcas xilemáticas, permiten el paso de agua y sustancias disueltas por el protoplasto (Roth, 1976). Se debe recordar que las raíces utilizadas en este estudio fueron de primer orden y por ende no tienen una función de absorción significativa, la cual está vinculada a raíces de órdenes mayores (Tomlinson, 1961), por lo que probablemente la presencia de células de paso en las especies antes indicadas pudiese constituir un carácter de valor taxonómico.

La presencia de estructuras fúngicas en la rizodermis y el tejido cortical de *G. paraguayensis*, no sorprende, ya que puede tratarse de micorrizas. En los

bosques tropicales donde la competencia por luz, nutrientes y agua puede ser alta, la asociación con micorrizas arbusculares puede influir en la capacidad de las plantas para adquirir nutrientes y aumentar el crecimiento (Zobel *et al.*, 1997; Allen *et al.*, 2003). Esta condición quizás pone en evidencia que el hábitat de esta especie: laderas escarpadas fuertemente sometidas al viento (pobre acumulación de suelo) y frecuente lavado de nutrientes; puede eventualmente favorecer este tipo de relaciones simbióticas. Las palmas son monocotiledóneas perennes y sus raíces tienden a formar micorrizas (St. John, 1988; Zona, 1996; Broschat y Elliott, 2009). Sin embargo, existe poca información sobre esta asociación, debido probablemente a que las raíces de las palmas presentan muchos tejidos lignificados y cuerpos de sílice, lo que dificulta los estudios (Tomlinson, 1990).

Como se ha señalado antes, las raíces recolectadas fueron las de primer orden, por lo que pueden considerarse infuncionales en absorción. En raíces viejas, las células del periciclo pueden desarrollar paredes secundarias (Flores-Vindas, 1999B), probablemente esto explica la presencia de un periciclo esclerosado en *G. densa*, *G. deversa*, *G. jussieuana*, *G. simplicifrons* y *G. spinescens*.

Considerando los tipos de estela en raíces de palmeras propuestos por Cormack (1896) y Drabble (1904) (citados por Tomlinson, 1961), la mayoría de las especies estudiadas se ubican en el tipo 2, caracterizado por una estela cilíndrica, con una médula formada por células parenquimáticas de paredes delgadas. Asimismo, la configuración estelar de *G. deversa* y *G. paraguayensis* corresponde al tipo 3, debido a la presencia de vasos metaxilemáticos aislados en la médula. Por otro lado, según la clasificación simplificada de Seubert (1998A), todas las especies de este estudio estarían

incluidas dentro del cilindro vascular tipo 1, denominado por ella como cilindro vascular “normal”.

Asimismo, la existencia de arcas con elementos metaxilemáticos compartidos, que adoptan forma de “V” en todas las especies y forma de “Y” en *G. densa*, concuerda con lo observado por Solereder y Meyer (1928) (citados por Tomlinson, 1961), quienes consideran este rasgo común en palmas. Sin embargo, también fueron evidentes arcas donde no se comparten elementos metaxilemáticos (forma de “I”), lo cual es común en las monocotiledóneas (Seago y Fernando, 2013) y ha sido referido en raíces de plántulas de especies de *Astrocaryum* (Martel, 2012).

Áreas floemáticas amplias como las observadas en *G. deversa*, *G. undata* y *G. paraguayensis*; así como el mayor diámetro de los vasos metaxilemáticos registrados en *G. undata*, *G. orbignyana* y *G. interrupta*, pueden incrementar el transporte de agua, nutrientes y sustancias de reserva de manera significativa (Patrick y Offler, 2001). Diferencias en estas variables fueron utilizadas por Fatima *et al.* (2014) para separar 22 cultivares de *Phoenix dactylifera* L.

6.2. Hoja

6.2.1. Lámina

Las características anatómicas generales observadas en la lámina de las pinnas de *Geonoma* coinciden con lo señalado por Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011). Sin embargo, fue posible identificar algunas diferencias. En sección transversal, la pared externa más cutícula engrosada, en las epidermis adaxial y abaxial de algunas de las especies, así como, la convexidad de las paredes externas en *G. undata*, representan,

probablemente, un mecanismo de protección ante la radiación solar asociada a las elevadas altitudes en las que se desarrolla esta palma, previniendo la desecación de los tejidos internos (Roth, 1976; Lindorf *et al.*, 2006). La presencia de papilas en *G. stricta*, *G. spinescens* y *G. appuniana* (Steyermark, *et al.* 130864, VEN; y Steyermark, *et al.* 128223, VEN) puede estar relacionada con los ambientes donde crecen estas especies. Las dos primeras son típicas del sotobosque. Flores-Vindas (1999A), señala que en muchas plantas de sombra, la pared externa forma papilas grandes y cónicas, siendo éstas el resultado del desarrollo excesivo de la pared pectocelulósica o de la cutícula misma. Contrariamente, *G. appuniana* crece a plena exposición solar. La misma autora menciona, que el desarrollo de papilas puede ocurrir en plantas que crecen a pleno sol como *Lonchocarpus phaseolifolius* Benth. (Fabaceae) y *Euphorbia heterophylla* L. (Euphorbiaceae). Las papilas en plantas de sombra, podrían estar involucradas en la captación de luz, mientras que en plantas expuestas a la radiación solar participarían en la reflexión de la luz (Flores-Vindas, 1999A). La presencia de papilas en *G. spinescens* había sido indicada antes por Lindorf (1980) y Roth *et al.* (1986). No obstante, dada la procedencia de las muestras estudiadas, puede tratarse también de un carácter fijado genéticamente, considerándosele de valor diagnóstico como se observa en las Aveneae-Poaceae (López y Devesa, 1991) y en algunas Scrophulariaceae (Sosa, 2005).

En vista paradérmica, se observaron ondulaciones o sinuosidades en las paredes anticlinales de las células epidérmicas costales o intercostales. Este rasgo distingue a muchas Calamoideae y Coryphoideae y rara vez se observa en otras subfamilias (Tomlinson *et al.*, 2011). En *Geonoma* este rasgo no había sido reportado. Para Alquini *et al.* (2003), dichas sinuosidades están relacionadas al ambiente donde se desarrollan las hojas. Según Santiago *et al.* (2001), las paredes de las células epidérmicas son más

gruesas y rectas en hojas que crecen a plena exposición solar, mientras que son sinuosas en plantas del sotobosque, mostrando que las condiciones ambientales, como la radiación solar influyen en el crecimiento y desarrollo de los tejidos vegetales. Passos y Mendoça (2006) al estudiar las epidermis de segmentos foliares de *Mauritia flexuosa*, encontraron que estos rasgos varían a lo largo de las fases de desarrollo (joven, intermedia y adulta), debido a que las condiciones ambientales en cada estadio cambian. En la mayoría de las *Geonoma*, las células intercostales adaxiales y abaxiales, se disponen de manera oblicua respecto al eje mayor de la hoja; mientras que, las células costales en ambas superficies se orientan con su eje mayor paralelo al eje. Según, Tomlinson *et al.* (2011), este rasgo es importante para la distinción de taxa en la familia, y señala que el ángulo de oblicuidad puede cambiar, observándose porciones del tejido con células orientadas de forma diferente.

En su mayoría, las especies son hipostomáticas, sin embargo, *G. macrostachys*, *G. simplicifrons*, *G. cuneata*, *G. densa* y *G. leptospadix*, también presentan estomas en la epidermis adaxial. Lindorf (1980) señaló que *G. simplicifrons* tiene estomas en las regiones intercostales de la epidermis inferior y Valera *et al.* (2012) citan la ocurrencia de estomas en ambas caras de los eófilos de *G. orbignyana* y *G. undata*. La ubicación de los estomas se ha utilizado ampliamente como un carácter de valor diagnóstico (Solleder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950; Rashid y Beg, 1989); sin embargo, diversos autores han encontrado que la distribución de los estomas en una especie puede variar (Standley, 1986; Jáuregui y Benítez de Rojas, 2002; García y Lapp, 2005). Los estomas son del tipo tetracítico (Cutter, 1986); sin embargo, Tomlinson (1990) señaló que desde el punto de vista del desarrollo, las células estomáticas en las palmas muestran un arreglo complejo y no corresponden con un arreglo simple tetracítico. En algunas especies los valores de densidad estomática en la zona intercostal abaxial superan los citados para *Elaeis guinensis*, creciendo bajo condiciones de

invernadero (Zanderluce *et al.*, 2010) y para *Bactris gasipaes in vivo* (Batagin-Piotto *et al.*, 2012), pero son en general inferiores a los señalados para *Borassus aethiopum*, *Roystonea regia* y *Cocos nucifera* (Abdulrahman y Oladele, 2009). Cabe destacar, que Roth y Mérida (1979) citan para *G. simplicifrons* 27 estoma/mm², mientras que Roth *et al* (1986) señalan 40,58 estoma/mm², valores muy diferentes al obtenido en este estudio (67,7 estoma/mm²), al igual ocurre en *G. spinescens* ya que Roth *et al.* (1986) indican un valor promedio de 23,43 estoma/mm², y en este trabajo se registraron 36,9 estoma/mm². En este trabajo se detectan variaciones importantes entre los taxa, ya que se registraron valores superiores a 150 estomas/mm² en dos de ellos, y en otros no superaron los 50 estomas/mm². La densidad es un rasgo muy variable con el ambiente y hasta en las porciones de la hoja (Lindorf *et al.*, 2006), de forma general, se puede considerar que las especies tienen valores bajos de densidad estomática, lo cual se puede asociar al ambiente húmedo y poco expuesto a radiación solar donde crecen la mayoría de estas especies.

Los tricomas encontrados en la semilámina corresponden con la descripción general dada por Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011) para las palmas. Estos se caracterizan por presentar células basales de paredes gruesas, generalmente esclerificadas y distales de paredes delgadas. En el presente estudio, definimos dos tipos de tricomas, ya que hay uniseriados y multiseriados (*G. weberbaueri*), y además se refieren tres subtipos, atendiendo a las diferentes formas dentro del Tipo A; contrario a lo planteado por Tomlinson *et al.* (2011) quienes solo señalan que Geonomateae presenta tricomas lineales. Por otro lado, Lindorf (1980) y Roth *et al.* (1986) indicaron que en *G. pinnatifrons* (actualmente *G. interrupta*) y *G. spinescens* se presentan tricomas únicamente en las regiones costales de ambas superficies. Sin embargo, en este estudio se observaron también en las regiones intercostales de la epidermis abaxial. Por otra parte, se ha indicado

que en pocas palmas las células distales de los tricomas pueden persistir en la madurez, ya que se desprenden tempranamente, siendo su permanencia un carácter útil en la sistemática del grupo (Tomlinson *et al.*, 2011). Es de destacar que en *Geonoma* la porción distal de los tricomas es persistente. En cuanto a la densidad de estos apéndices, los valores son relativamente semejantes en la epidermis abaxial de todas las especies; no obstante, al compararlos con otras especies de palmas (Zanderluce *et al.*, 2010; Batagin-Piotto *et al.*, 2012) resultan significativamente mayores. Estos tricomas pueden actuar como mecanismos de protección contra la radiación, la herbivoría, o más probablemente, como estructuras de secreción, sin embargo, esto último debe ser comprobado.

Según Chaimsohn *et al.* (2008), las palmas cuyas hojas crecen bajo sombra, carecen de hipodermis. La ausencia de esta capa en *Geonoma* ha sido reportada por distintos autores (Tomlinson, 1961; Roth *et al.*, 1986; Tomlinson *et al.*, 2011). No obstante, fue observada en *G. weberbaueri*, *G. spinescens* y *G. appuniana* (Delascio *et al.*, 19403, VEN; y Steyermark, *et al.*, 128223, VEN). La hipodermis puede especializarse como tejido almacenador de agua (Lindorf *et al.*, 2006) y se ha sugerido como mecanismo de fotoprotección en las Proteaceae (Jordan *et al.*, 2005). Este tejido ha sido referido para otras palmas (Pérez y Rebollar, 2003; Chaimsohn *et al.*, 2008; Alvarado y Jáuregui, 2011; Guevara *et al.*, 2011). Asimismo, su presencia se ha señalado en eófilos de plántulas de *G. orbignyana* y *G. undata* (Valera *et al.*, 2012), lo cual llama la atención, ya que no fue observada en las pinnas adultas de dichas especies.

Las diferencias anatómicas encontradas entre las muestras herborizadas de *G. appuniana* (Steyermark, *et al.*, 130864, VEN; Delascio *et al.*, 19403, VEN; y Steyermark, *et al.*, 128223, VEN) probablemente se deben a problemas en la identificación.

Tomlinson (1961), Roth *et al.* (1986) y Tomlinson *et al.* (2011) afirmaron que en *Geonoma* el mesofilo no se diferencia en parénquima en empalizada y esponjoso (hojas isofaciales). Sin embargo, *G. weberbaueri* exhibe un mesofilo bifacial. Este rasgo ha sido señalado en *Attalea* (Tomlinson 1961; Alvarado y Jáuregui, 2011); en *Bactris gasipaes* (Chaimsohn *et al.*, 2008), en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena 2008) y en la Subtribu Mauritiinae (Guevara *et al.*, 2011). No obstante, la literatura refiere que la diferenciación de parénquima en empalizada resulta estimulada por la luz (Shields, 1950; Lindorf *et al.*, 2006), por lo que la bifacialidad es un carácter que debe ser considerado cuidadosamente en la especie donde fue observada.

La presencia de paquetes de fibras no vasculares es una característica común en casi todas las hojas de las palmas (Tomlinson, 1990), y es considerada como una plesiomorfía (Tomlinson, 1959; Horn *et al.*, 2009). Tomlinson (1990), señaló que en *Geonoma*, estas fibras se presentan solitarias y dispersas en el mesofilo. Si bien, en la mayoría de las especies se evidencian así, también se pueden encontrar formando cordones de dos a cuatro células. En *G. leptospadix* y *G. macrostachys* llegan a agruparse en paquetes de seis a ocho y en *G. weberbaueri* los grupos están formados por hasta 12 células.

En la mayoría de las especies se observaron estructuras secretoras, distribuidas al azar en el mesofilo; las mismas se caracterizan por ser circulares y estar delimitadas por células epiteliales. Estructuras similares fueron observadas por Ferreira y De Vilhena (2008) en *Oenocarpus*, y pueden tratarse de cavidades secretoras de mucílago como lo indica Tomlinson (1990). La presencia o ausencia de estas estructuras, así como su abundancia en la lámina foliar puede tener valor diagnóstico.

Por otro lado no se observaron idioblastos con rafidios o estegmatas, los cuales fueron identificados por Roth, *et al.* (1986), en *Geonoma simplicifrons*, *G. pinnatifrons* y *G. spinescens*. Según Tomlinson (1990) la presencia de sílice y cristales de oxalato de calcio es común en *Arecaceae*. Tal vez la observación de cristales por los primeros autores citados, se pueda asociar a la condición edáfica reinante en el momento de recolección del material que estudiaron, ya que se ha indicado que muchas plantas acumulan cristales de oxalato de calcio en respuesta a los excedentes de calcio que se encuentran en el ambiente natural (Jáuregui-Zuñiga y Moreno, 2004).

El tejido de expansión está presente en todas las especies, excepto en *G. aspidiifolia* y *G. stricta*, ambas de tallos delgados y consideradas por Henderson (2011) como especies muy relacionadas. Tomlinson (1990) considera que dicho tejido está vinculado con mecanismos de flexibilidad y expansión de las pinnas. Salisbury y Ross (1991), indicaron que el pliegue y despliegue de las pinnas, son el resultado de cambios en la presión de turgencia de las células, denominándolos movimientos hidronásticos o higronásticos. .

La ubicación de los haces vasculares mayores y menores hacia la superficie abaxial se corresponde con el Tipo 2 indicado por Tomlinson (1961). Asimismo, las características de los haces antes indicados, coinciden con lo reportado por Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011) para *Geonoma*. No obstante, en algunas de las especies se contaron mayor número de cordones floemáticos (*G. cuneata* y *G. interrupta*).

Con respecto al nervio central se determinaron algunas diferencias. Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011) señalaron que éste es más prominente hacia la superficie adaxial. No obstante, de acuerdo a este estudio, esta condición varía entre las especies de *Geonoma*. Variaciones en

el contorno de esta estructura, han sido consideradas como criterio importante para la delimitación taxonómica en trabajos como los de Tomlinson (1960) en gramíneas, Glassman (1972) en 51 especies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) y D'Arcy y Keating (1979) en siete especies de *Calophyllum* L. (Clusiaceae). La nervadura central tiene abundante tejido esclerenquimático rodeando de forma continua al vascular, tal como ocurre en *Attalea butyracea* (Alvarado y Jáuregui, 2011); *Oenocarpus minor* (Ferreira y De Vilhena, 2008) y *Hexopetion alatum* (Millan y Kahn, 2010). Pero, en *G. densa*, *G. deversa*, *G. macrostachys*, *G. paraguayensis*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens*, *G. stricta* y *G. undata*, lo circunda parcialmente.

Otras diferencias observadas al comparar las especies, fue el desarrollo de una región cortical estrecha, clorenquimática, en algunas de las especies; la presencia de extensiones de tejido esclerenquimático hacia una o ambas superficies y el número de haces vasculares, como se puede ver en antecedentes, no se recopiló información anatómica de esta parte de la hoja en palmas, y en el caso de *Geonoma*, en el trabajo realizado en eófilos de plántulas de *G. orbignyana* y *G. undata* (Valera *et al.*, 2012) se describen, pero esos resultados no son comparables, debido al estado de desarrollo de las pinnas de los taxa aquí estudiados.

6.2.2. Raquis y Pecíolo

El eje de la hoja constituido por vaina, pecíolo y raquis, presenta una estructura compleja, con rasgos anatómicos variables, poco estudiados por los anatomistas (Tomlinson *et al.*, 2011). La anatomía del raquis y el pecíolo en *Geonoma* resultó ser estructuralmente similar, así como fue reportado en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena, 2008) y *Desmoncus orthacanthos* (Guevara y Garzón, 2008).

En sección transversal, los contornos de ambas estructuras, mostraron variaciones, las cuales en algunos casos pueden ser de utilidad taxonómica. Rowe e Isnard (2009) encontraron variaciones en el contorno del raquis de *Desmoncus polyacanthos* Mart. y *Calamus tetradactylus* Hance, desde la porción proximal de la estructura hasta la distal. Asimismo, Jáuregui y Ruíz (2011) al estudiar la anatomía del pecíolo en especies de *Cleome* L. (Cleomaceae) en Venezuela, determinaron rasgos valiosos que permiten la distinción de algunas especies. En palmas, ha sido referida la forma adaxial y abaxial de esta porción foliar en la caracterización de especies de *Syagrus*, *Butia* y *Phoenix* (Delucchi y Hurrell, 2008).

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

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

No fue evidente la presencia de una hipodermis en ninguna de estas porciones foliares. Sin embargo, en *G. deversa* se observaron paquetes de fibras subepidérmicas en el pecíolo, que considerando lo expuesto por Tomlinson *et al.* (2011), pudiese tratarse de una hipodermis, debido a que ellos solo reconocen la presencia de fibras no vasculares asociadas a dicho tejido. En el caso de Mauritiinae, particularmente en la lámina foliar, se ha reportado la presencia de una hipodermis, compuesta por células parenquimáticas grandes, sin cloroplastos, que alternan con paquetes pequeños de fibra (Guevara *et al.*, 2011).

La presencia de paquetes vasculares periféricos, que se disponen a manera de cilindro esclerótico discontinuo en la mayoría de las especies, o continuo en la superficie adaxial del pecíolo de *G. paraguayensis*, coincide con las descripciones de Tomlinson (1961) y Tomlinson *et al.* (2011) para la familia. Este cilindro no fue observado en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena, 2008). En la región central del raquis y el pecíolo no se distingue la médula, debido al patrón de distribución de los haces vasculares. Esto ocurre igualmente en *Oenocarpus* (Ferreira y De Vilhena, 2008). En el pecíolo, los primeros haces adaxiales centrales presentan un arreglo particular. Tomlinson *et al.* (2011) señala que el arreglo en “V” de una o dos filas de haces centrales, es frecuente en muchas palmas. Sin embargo, se pudo determinar en *Geonoma* al menos tres tipos de arreglo (en arco, en “V” y casi lineal). Por otro lado, este mismo autor reporta que un arreglo de haces centrales dispersos, puede significar un carácter plesiomórfico, aunque reconoce que esta aseveración es subjetiva.

El tejido parenquimático ubicado entre los haces vasculares, puede contener espacios intercelulares, paquetes de fibras y pequeños haces vasculares (Tomlinson *et al.*, 2011). En el pecíolo de *G. jussieuana* se presentan células parenquimáticas dilatadas. Ferreira y De Vilhena (2008) observaron estas

células en *Oenocarpus mapora* H. Karst., concluyendo que éstas probablemente están sujetas a procesos esquizogénicos que pueden conducir a la formación de lagunas de aire. Sin embargo, Tomlinson *et al.*, (2011) sostiene que la formación de estas lagunas, ocurre en pocas palmas de lugares húmedos, como por ejemplo en el caso de *Nypa* Steck (Nypoideae). La expansión en estas células, podría estar asociada a un engrosamiento secundario difuso (Rudall, 1991). Este engrosamiento se caracteriza por la expansión celular, acompañada de divisiones celulares lentas, sin intervención de un meristema específico y sin la formación de haces vasculares adicionales. Dicha expansión produce la ampliación de los espacios intercelulares, contribuyendo de esta forma al incremento del diámetro del tallo. La presencia de tal crecimiento difuso en las palmas, ha sido confirmada en varios trabajos (Tomlinson 1960; 1961, 1990; Zimmermann y Tomlinson 1967; Waterhouse y Quinn, 1978; Tomlinson *et al.*, 2011).

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

El tejido esclerenquimático es un importante componente mecánico que se presenta en estas partes de la hoja, como haces fibrovasculares o no. En el caso de las palmas es un carácter constante en casi todos los órganos (Tomlinson *et al.*, 2011); particularmente en las hojas, está vinculado a la capacidad del sostén que requieren las mismas, debido a sus dimensiones y su morfología. Hare (1943, citado por Howard, 1979) indicó que la estructura del pecíolo se vincula con el gran peso que debe soportar y con los movimientos foliares que puedan ocurrir.

6.3. Sustancias ergásticas

Dos metabolitos secundarios, lignina y grasas; se registraron en todas las raíces de *Geonoma*. La lignina representa el componente más abundante de la pared celular, después de la celulosa, la cual aparece durante la formación de las paredes secundarias. Esta sustancia, permite el reforzamiento y rigidez de la pared celular, confiriéndole a la célula mayor capacidad de resistencia a la compresión (Lindorf *et al.*, 2006). Las grasas y sustancias afines se encuentran en casi todas las células vivas (Roth, 1976). La presencia de estas sustancias en la exodermis, endodermis y hasta en las células del parénquima cortical en *Geonoma*, supone una ventaja en cuanto a la economía hídrica del grupo, por cuanto esta sustancia por ser hidrofóbica confiere mayor resistencia contra la pérdida apoplástica de agua (Dickinson 2000).

La acumulación de taninos en las células parenquimáticas próximas a la endodermis y la médula de *G. jussieuana* y *G. undata*, puede asociarse a la síntesis de algún tipo de metabolito que facilite la retención de agua y/o la protección de rutas metabólicas, tal como lo indican Pyykkó (1966) y Casierra-Posada y Rodríguez (2006).

Como se señaló antes, un metabolito primario, almidón, fue detectado en el pecíolo de los diferentes taxa estudiados, siendo relevante su acumulación en *G. orbignyana*. Esta sustancia considerada abundante en las plantas, se desarrolla en forma de granos dentro de plastidios especializados llamados amiloplastos (Roth, 1976). La función biológica de los almidones es ser reserva de energía en las plantas. Cuando se necesita energía y carbono, los almidones, se liberan, son hidrolizados enzimáticamente y producen una mezcla de glucosas, maltosas e isomaltosas (Fornaguera *et al.*, 2004).

6.4. Consideraciones taxonómicas

Los estudios anatómicos y ontogenéticos han sido importantes en la clasificación de las palmas. Distintas investigaciones han determinado que la familia es igualmente variable en su estructura interna como en su morfología externa (Uhl y Dransfield, 1987).

Seubert (1998b) señala que mediante la anatomía radical es posible diferenciar claramente los géneros dentro de las Arecaceae, sin embargo, las diferencias infra-genéricas suelen ser muy sutiles. En el presente estudio fue posible diferenciar anatómicamente las especies de *Geonoma*. Entre las variables que apoyan la diferenciación, destacan: forma de engrosarse las paredes de la exodermis, células parenquimáticas de contornos circulares en la corteza, células de paso en la endodermis, arcos xilemáticos compartidos en forma de "V" o "Y", vasos metaxilemáticos dispersos en la médula, entre otras.

Por otro lado, Horn *et al.* (2009) considera que la lámina foliar, proporciona el mayor número de caracteres anatómicos de importancia sistemática, sin embargo, reconocen que éstos son altamente homoplásicos. Con relación a la hoja de *Geonoma*, distintos caracteres pueden ser útiles para separar los

taxones del grupo, tales como: contornos del raquis y el pecíolo, distinción de la región costal e intercostal en la epidermis adaxial, orientación de las células epidérmicas costales e intercostales, presencia de papilas en las epidermis, ubicación de los estomas, tipo de tricomas, forma de la pared externa de las células epidérmicas típicas, presencia de hipodermis, arreglo del mesofilo, presencia de fibras no vasculares y cavidades secretoras, presencia de tejido de expansión, características del tejido esclerenquimático que rodea los haces vasculares de la lámina y del nervio medio, prominencia de este último hacia la cara adaxial o abaxial, arreglo de los haces periféricos adaxiales en el pecíolo, entre otras.

Los análisis fenéticos construidos con caracteres anatómicos de la raíz y la hoja (lámina, raquis y pecíolo), permiten separar los distintos taxa de *Geonoma*. Los resultados de los agrupamientos, muestran diferencias con respecto al arreglo taxonómico propuesto por Henderson (2011), quien realizó una revisión taxonómica y filogenética del género, basado en datos morfológicos y métodos morfométricos de 4.990 especímenes de herbario. Este autor, considera a *G. appuniana* como *G. undata* subsp. *appuniana*, y a *G. densa* y *G. weberbaueri* como *G. undata* subsp. *undata*. El fenograma elaborado con variables cualitativas de la lámina, muestra una separación significativa entre las especies. *G. appuniana* destaca por la presencia de papilas en la epidermis adaxial, mientras que *G. weberbaueri*, se distingue por el arreglo bifacial del mesofilo, la presencia de tricomas multiseriados, y por el nervio central prominente hacia la cara abaxial, rodeado periféricamente por tejido clorenquimático. Asimismo, *G. densa*, se diferencia por sus hojas afiestomáticas y *G. undata sensu stricto* por la convexidad de la pared externa más cutícula en la epidermis adaxial. Es de resaltar, que *G. densa* y *G. undata* se encuentran muy cercanas en los fenogramas construidos con datos cualitativos de la raíz, lámina, pecíolo y raquis; así como en el elaborado únicamente, con datos de la lámina foliar. Sin

embargo, en el fenograma obtenido con datos cualitativos de la raíz, se presentan separadas por una distancia significativa. *G. undata* se distingue por la presencia de células parenquimáticas de contornos circulares y *G. densa* por la diferenciación de vasos metaxilemáticos compartidos en forma de “Y”. Si bien el trabajo de Henderson (2011), busca resolver los grandes conflictos sistemáticos de *Geonoma*, es necesario revisar algunas circunscripciones como la de *G. undata*, la cual es considerada por este autor, como la segunda especie más variable del grupo (suma de coeficientes de variación de variables de 13.964), donde los criterios geográficos fueron determinantes para los agrupamientos. Estos resultados pudieran servir de base para análisis más detallados sobre la definición taxonómica del complejo “*Geonoma undata*”.

Los fenogramas construidos con datos cualitativos de la raíz, lámina, pecíolo y raquis; así como el elaborado únicamente, con datos de la lámina foliar, indican que *G. jussieuana* y *G. orbignyana* son anatómicamente similares. Esto coincide con lo planteado por Henderson (2011), quien agrupa estas taxa en el Clado *G. undata*. Para Henderson (2011), el material vegetal considerado en este trabajo como *G. jussieuana*, corresponde a *G. lehmannii* Dammer ex Burret. Este autor, señala que *G. lehmannii*, *G. orbignyana* y *G. undata* están estrechamente relacionadas y son difíciles de distinguir.

Asimismo, en los fenogramas construidos con datos cualitativos de la raíz, lámina, pecíolo y raquis; así como en el elaborado únicamente, con datos de la raíz, *G. interrupta* y *G. simplicifrons* se ubican muy cercanas, lo que coincide con Henderson (2011), quien las ubica en un mismo clado.

Adicionalmente, en el fenograma construido con variables cualitativas de la lámina, se muestra una estrecha afinidad entre *G. aspidiifolia* y *G. maxima*,

separadas por una corta distancia de *G. baculifera*. Dicha relación no se evidencia en los análisis filogenéticos propuestos por Henderson (2011), en los cuales *G. aspidiifolia* se ubica estrechamente relacionada a *G. stricta*, compartiendo un mismo clado; mientras que, *G. maxima* se sitúa en el clado de *G. macrostachys*, sin relación aparente con *G. aspidiifolia*; y *G. baculifera* se anida en el clado de *G. congesta*. Es necesario, ampliar las variables morfoanatómicas, vinculándolas con estudios moleculares que permitan clarificar la taxonomía del grupo.

Por otro lado, *G. paraguayensis* (taxón no considerado en la monografía de Henderson, 2011), presenta caracteres sinapomórficos que permiten su distinción, tales como: exodermis radical con paredes externas engrosadas en forma de "U" invertida, presencia de vasos metaxilemáticos en la médula radical, tejido esclerenquimático del nervio medio de la lámina extendido hacia la epidermis adaxial, formas del contorno del raquis y el pecíolo, cilindro esclerótico periférico continuo en la cara adaxial del pecíolo y la presencia de haces diminutos en la región central del pecíolo.

7. CONCLUSIONES

1. Los estudios anatómicos de la raíz y la hoja de *Geonoma*, proporcionan caracteres útiles para la diferenciación de los distintos taxa estudiados.
2. Entre los caracteres anatómicos relevantes a nivel de raíz se pueden citar: forma de engrosamiento de las paredes de la exodermis, células parenquimáticas de contornos circulares en la corteza, células de paso en la endodermis, arcos xilemáticos compartidas en forma de "V" o "Y", vasos metaxilemáticos dispersos en la médula, entre otras.
3. Con relación a la hoja de *Geonoma*, distintos caracteres pueden ser útiles para separar los taxones del grupo, tales como: contornos del raquis y el pecíolo, distinción de la región costal e intercostal en la epidermis adaxial, orientación de las células epidérmicas costales e intercostales, presencia de papilas en las epidermis, ubicación de los estomas, tipo de tricomas, forma de la pared externa de las células epidérmicas típicas, presencia de hipodermis, arreglo del mesofilo, presencia de fibras no vasculares y cavidades secretoras, presencia de tejido de expansión, características del tejido esclerenquimático que rodea los haces vasculares de la lámina y del nervio medio, prominencia de este último hacia la cara adaxial o abaxial, arreglo de los haces periféricos adaxiales en el pecíolo, entre otras.
4. Los resultados de los análisis fenéticos muestran diferencias con relación a la circunscripción propuesta por Henderson (2011) para *G. undata*, Para lo cual, se recomienda una revisión taxonómica detallada. Asimismo, *G. jussieuana* y *G. orbignyana* resultaron ser similares anatómicamente, así como, *G. interrupta* y *G. simplicifrons*, coincidiendo con lo planteado por el mismo autor.

8. RECOMENDACIONES

1. *Geonoma* representa un grupo taxonómico en conflicto y en permanente redefinición, el cual debe ser abordado con estudios exhaustivos que involucren diferentes disciplinas de la botánica de manera integral, a fin de generar un trabajo filogenético más acorde con la realidad del grupo a nivel mundial.

2. Asimismo, se hace necesario un estudio taxonómico detallado de *G. paraguayensis*, para definir su circunscripción real. Un estudio de genética de población empleando micro-satélites pudiera arrojar alguna luz sobre esta problemática.

3. Es recomendable, revisar la identificación de algunas muestras herborizadas a fin de definir su circunscripción taxonómica correcta.

1.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdulrahman, A. & F. Oladele 2009. Stomatal features and humidification potentials of *Borassus aethiopum*, *Oreodoxa regia* and *Cocos nucifera*. *African Journal of Plant Science* 3 (4): 59-63.

Allen E., M. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi & A. Gómez-Pompa. 2003. Impacts of early and late seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications* 13: 1701-1717.

Alquini, Y., C. Bona, M. Boeger, C. Costa & C. Barros. 2003. Epiderme. In: Glória, B. & S. Guerreiro (Eds.). *Anatomia Vegetal*. Editora UFV, Viçosa, Brasil. 87-107 pp.

Alvarado, G. & D. Jáuregui. 2011. Anatomía del raquis y la lámina foliar de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f) Wess. Boer y *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae, Arecoideae). *Pittieria* 35: 71-83.

Anderson, A. & S. Anderson. 1985. A "Tree of Life" grows in Brazil. *Natural History* 94(12): 40-47.

Asmussen, C., J. Dransfield, V. Deickmann, A. Barfod, J. Pintaud & W. Baker. 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 15-38.

Baker, W, V. Savolainen, C. Asmussen, M. Chase, J. Dransfield, F. Forest, M. Harley, N. Uhl & M. Wilkinson. 2009. Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of supertree and supermatrix approaches. *Systematic Biology* 58(2): 240-256.

Baker, W., M. Norup, J. Clarkson, T. Couvreur, J. Dowe, C. Lewis, J. Pintaud, V. Savolainen, T. Wilmont & M. Chase. 2011. Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of Botany* 108: 1417-1432.

Balick M. & H. Beck. 1990. *Useful palms of the world - a synoptic bibliography*. New York: Columbia University Press. 729 p.

Batagin-Piotto, K., C. Vieira De Almeida, F. Piotto & M. De Almeida. 2012. Anatomical analysis of peach palm (*Bactris gasipaes*) leaves cultivated in vitro, ex vitro and in vivo. *Brazilian Journal of Botany* 35(1):71-78.

Broschat, T. & M. Elliott. 2009. Effects of fertilization and microbial inoculants applied at transplanting on growth of Mexican fan palm and queen palm. *Hort Technology* 19: 324-330.

Casierra-Posada, F. & S. Rodríguez. 2006. Tolerancia de plantas de feijoa (*Acca sellowiana* (Berg.) Burret) a la salinidad por NaCl. *Agronomía Colombiana* 24: 258-265.

Chaimsohn, F., M. Montiel, E. Villalobos, & J. Mora. 2008. Anatomía micrográfica del folíolo de la palma neotropical *Bactris gasipaes* (Arecaceae). *Revista de Biología Tropical* 56(2): 951-959.

Cutter, E. 1986. *Anatomia Vegetal. Parte I. Células e Tecidos. 2ª Edição*. Editora Roca Ltda, Sao Paulo, Brasil. 304 p

D'Arcy, W. & R. Keating. 1979. Anatomical support for the taxonomy of *Calophyllum* L. (Clusiaceae) in Panama. *Annals of Missouri Botanical Garden* 66: 557-571.

Dassanayake, M. & B. Sivakadachchan. 1972. The vascular skeleton of the leaf base of *Caryota urens*. *Phytomorphology* 22: 296-304.

Delucchi, G. & J. Hurrell. 2008. Flora rioplatense: sistemática, ecología y etnobotánica de las plantas vasculares rioplatenses, Parte 3: Monocotiledóneas. Vol. 1: Alismatales, Arecales, Commelinales, Zingiberales. Volume 1. Editorial L.O.L.A., Argentina. 336 p.

Dickinson, W. 2000. Integrative plant anatomy. Academic Press, Massachusetts, USA. 533 p.

Dransfield, J. & N. Uhl. 1998. Palmae. In: Kubitzki K. (Ed.). Families and genera of vascular plants, flowering plants monocotyledons. 4: 306-389. Springer, Berlin, Germany.

Dransfield J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley & C. Lewis. 2005. A new phylogenetic classification of the palm family, Areaceae. Kew Bulletin 60: 559-569.

Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley & C. Lewis. 2008. Genera palmarum. Second edition. Kew Publishing, London, England. 732 p.

Enstone, D., C. Peterson & F. Ma. 2003. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. Journal of Plant Growth Regulation 21(4): 335-351.

Esaú, K. 1959. Anatomía Vegetal. Primera edición. Ediciones Omega, Barcelona, España. 779 p.

EVERT, R. 2008. Esaú Anatomía Vegetal. Meristemas, células y tejidos de las Plantas. Su estructura, función y desarrollo. 3ra edición. Ediciones Omega, Barcelona, España. 640 p.

Fatima, G. 2011. Root anatomical characteristics of some date palm (*Phoenix dactylifera* L.) cultivars of diverse origin. Tesis de Grado. Institute of

Horticultural Sciences (Agriculture), University of Agriculture, Faisalabad. 109 p.

Fatima, G., I. Khan, M. Jaskani, & F. Khanum. 2014. Ecological significance of root anatomy in date palm (*Phoenix dactylifera*) cultivars from diverse origins. *International Journal of Agriculture and Biology* 16(4): 795-800.

Ferreira, R. & R. De Vilhena. 2008. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica* 22(4): 999-1014.

Flores-Vinda, E. 1999A. La planta: estructura y función. Volumen I. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 367 p.

Flores-Vinda, E. 1999B. La planta: estructura y función. Volumen II. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 884 p.

Fornaguera, J., & Gómez, G. 2004. Bioquímica: la ciencia de la vida. EUNED. San José, Costa Rica. 340 p.

García, M. y M. Lapp. 2005. Anatomía foliar en especímenes de *Oyedaea verbesinoides* DC. (Asteraceae) creciendo en tres ambientes distintos. *Ernstia* 15 (1-4): 129-143.

Glassman, S. 1972. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. *American Journal of Botany* 59: 775-788.

Govaerts, R. & J. Dransfield. 2005. World checklist of palms. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 223 p

Guevara, L. & P. Garzón. 2008. Morfoanatomía de órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae, Arecoideae). *Ernstia* 18(1): 71-88.

Guevara, L., F. Stauffer & D. Jáuregui. 2011. Anatomía comparativa de la lámina foliar y sistemática en la subtribu neotropical Mauritiinae (Arecaceae, Calamoideae). *Brittonia* 63(3): 379-395.

Henderson A. 2011. A revision of *Geonoma* (Arecaceae). *Phytotaxa* 17 :1-271.

Henderson A. 2012. A revision of *Pholidostachys* (Arecaceae). *Phytotaxa* 43: 1-48.

Henderson, A. & G. Galeano. 1996. *Euterpe*, *Prestoea*, and *Neonicholsonia* (Palmae: Euterpeinae). *Flora Neotropica* 72: 1-90.

Henderson, A. 1997. Arecaceae. In: Berry, P., B. Holst & K. Yatskievych (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana* 3: 32-122. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri, USA.

Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field guide to the palm of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 353 p.

Hokche, O., P. Berry & O. Huber. 2008. *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Caracas, Venezuela. 859 p.

Horn, J., J. Fisher, P. Tomlinson, C. Lewis & K. Laubengaver. 2009. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). *American Journal of Botany* 96(8): 1462-1486.

Howard, R. 1979. The petiole. In: Metcalfe, C. & L. Chalk (Eds.). *Anatomy of the dicotyledon*. Vol. I. Oxford University Press, Oxford, England. 88-96. pp.

Hoyos, J & A. Braun. 2001. *Palmas en Venezuela*. Quebecor World, Bogotá, Colombia. 423 p.

IUCN. 2001. Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland.

Jáuregui, D. & C. Benítez de Rojas. 2002. Estudio morfológico de la hoja de *Solanum imberbe* Bitter, especie notable por su habitat fluvial. Pittieria 31: 7-15.

Jáuregui-Zuñiga, D. & A. Moreno. 2004. La biomineralización del oxalato de calcio en plantas: retos y potencial. Revista de Educación Bioquímica, 23(1): 18-23.

Johansen, D. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York, USA. 523 p.

Johnson, D. (ed.). 1996. Palms: Their conservation and sustained utilization. Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 116 p.

Jones, D. 1995. Palms throughout the world. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA. 410 p.

Jordan, G., R. Dillon & P. Weston. 2005. Solar radiation as factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. American Journal of Botany 92: 789-796.

Judd, W., C. Campbell, E. Kellogg, P. Stevens & M. Donoghue. 2008. Plant Systematics: a phylogenetic approach. Sinauer Associates, Massachusetts, USA. 611 p.

Kraus, J. & M. Arduin. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR. Rio de Janeiro, Brazil. 198 p

Lindorf, H. 1980. Estructura foliar de quince monocotiledóneas de sombra del bosque nublado Rancho Grande I: Bifaciales. Araceae, Maranthaceae y

Musaceae. Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 113: 19-71.

Lindorf, H., L. Parisca y P. Rodríguez. 2006. Botánica. Clasificación. Estructura. Reproducción. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela. Caracas. 584 p.

Llamoza, S., R. Duno, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber & R. Ortiz. 2003. Libro Rojo de la Flora Venezolana. Caracas, Venezuela. PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Conservación Internacional, Caracas, Venezuela. 557 p.

López, J. & J. Devesa. 1991. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar de las Aveneae (Poaceae, Pooideae) del centro-oeste de España. Anales del Jardín Botánico de Madrid 48(2): 171-187.

Martel, C. 2012. Anatomía de la raíz de especies peruanas de *Astrocaryum* G. Mey. (Arecaceae). Tesis de Grado. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú. 95 p.

Menezes, N., D. Silva, R. Arruda, G. Melo-de-Pinna, V. Cardoso, N. Castro & E. Scremin-Dias. 2005. Meristematic activity of the endodermis and the pericycle in the primary thickening in monocotyledons: considerations on the "PTM". Anais da Academia Brasileira de Ciências 77(2): 259-274.

Metcalf, C. & L. Chalk. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. Clarendon Press, Oxford, England. 724 p.

Michael, F. & R. Ehwal. 2010. Mannitol permeation and radial flow of water in maize roots. New Phytologist 189: 210-217.

- Millán, B. & F. Kahn. 2010. Characterization of leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Arecaceae). *Revista Peruana de Biología* 17(1): 81-94.
- Nabors, M. 2006. *Introducción a la Botánica*. Pearson Educación, S.A. Madrid, España. 744 p.
- Noblick, L. 1994. The morphology and taxonomy of Arecaceae (Palmae). *Acta Horticulturae* 360:19-25.
- Noraini, T., A. Ruzi, M. Nurnida & N. Hajar. 2012. Systematic significance of leaf anatomy in *Johannesteijsmannia* HE Moore (Arecaceae). *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science* 35(2): 223-235.
- O'Brien, T. & M. McCully. 1981. *The study of plant structure. Principles and selected methods*. Termarcarphy Pty, LT. Melbourne, Australia. 344 p.
- Ortega, N. & F. W. Stauffer, 2011. Ontogeny and structure of the complex acervulate partial inflorescence in Chamaedoreae (Arecaceae; Arecoideae). *Annals of Botany* 108: 1517-1527.
- Passos, M. & M. Mendoça. 2006. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento. *Acta Amazônica* 36: 431-436.
- Patrick, J. & C. Offler. 2001. Compartmentation of transport and transfer events in developing seeds. *Journal of Experimental Botany* 52: 551-564.
- Peña, E. & H. Saralegui. 1982. *Técnicas de Anatomía Vegetal*. Universidad de La Habana, Cuba. 90 p.
- Purvis, M., D. Collier & D. Walls. 1966. *Laboratory techniques in Botany*. Butterworths, London, England. 439 p.

Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici* 3: 453-622.

Pyykkö, M. 1985. Anatomy of the stem and petiole of *Raphia hookeri* (Palmae). *Annales Botanici Fennici* 22: 129-138.

Quero, H. & M. Pérez–Farrera. 2010. El género *Geonoma* (Arecaceae: Arecoideae) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(2): 231-237.

Rashid, A. & R. Beg. 1989. A foliar key to family Solanaceae. *Pakistan Journal of Forestry* 39: 107-111.

Read, R. 1975. The genus *Thrinax* (Palmae: Coryphoideae). *Smithsonian Contributions to Botany* 19: 1-98.

Rohlf, F. 2000. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.1. Exeter Software. Applied Biostatistics. New York, USA.

Roncal J., J. Francisco-Ortega, C. Asmussen & C. Lewis. 2005. Molecular phylogenetics of tribe Geomeae (Arecaceae) using nuclear DNA sequences of phosphoribulokinase and RNA polymerase II. *Systematic Botany* 30: 275-283.

Roth, I. 1976. Anatomía de las plantas superiores. Ediciones de la Biblioteca de la Universidad Central de Venezuela. Caracas. 357 p.

Roth, I. & T. Mérida. 1979. Morphological and anatomical studies of leaves of the plant of a Venezuelan cloud forest. II. Stomata density and stomatal patterns. *Acta Biologica Venezuelica* 10(1): 69-107.

Roth, I., T. Mérida & H. Lindorf. 1986. Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada de Rancho Grande. In: Huber, O. (Ed). *La Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henry Pittier". El Ambiente Físico,*

Ecología General y Anatomía Vegetal. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela. 205-241 pp.

Rowe, N. & S. Isnard. 2009. Biomechanics of climbing palms and how they climb. *Plant Signaling & Behavior* 4: 875-877.

Rudall, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. *The Botanical Review* 57 (2): 150-163.

Salisbury, F. & C. Ross. 1991. *Plant physiology*. 4th ed. Wadsworth Belmont, USA. 682 p.

Santiago, E., J. Pinto, E. Castro, O. Lameira & H. Conceição. 2001. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C. DC.) sob diferentes condições de luminosidade. *Ciências agrotécnicas* 25(5): 1035-1042.

Seago, J. & D. Fernando. 2013. Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Annals of Botany* 112(2):223-238.

Seubert, E. 1998A. Root anatomy of palms IV. Arecoideae, part 1, General remarks and descriptions on the roots. *Feddes Repertorium* 109(1-2): 89-127.

Seubert, E. 1998B. Root anatomy of palms IV. Arecoideae, part 2 systematic implications. *Feddes Repertorium* 109(3-4): 231-247.

Shields, L. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review* 16(8): 399-447.

Smirnoff, N. & R. Crawford. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plant. *Annals of Botany* 51: 237-249.

Soederer, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. I y II. Clarendon Press, Oxford, England. 1183 p.

Sosa, M. 20015. Anatomía foliar y caulinar en especies de *Stemodia* (Scrophulariaceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 40(1-2): 1-11.

St. John, T. 1988. Prospects for application of vesicular-arbuscular mycorrhizae in the culture of tropical palms. *Advances in Economic Botany* 6: 50-55.

Standley, L. 1986. Variation of stomatal distribution in *Carex aquatilis* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 73: 1393-1399.

Stauffer, F. 1994. Palmas de la selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 167 p.

Stauffer, F. 1999. Datos preliminares para la actualización de la flora de palmas (Arecaceae) de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 22(1): 77-107.

Stauffer, F. 2000. Contribución al estudio de las palmas (Arecaceae) del estado Amazonas, Venezuela. Tratamiento Sistemático. *Scientia Guianae* 10: 35-120.

Stauffer, F., C. Asmussen, A. Henderson & P. Endress. 2003. A revision of *Asterogyne* (Arecaceae). *Brittonia* 55: 326-356.

Stauffer, F. & P. Endress. 2003. Comparative morphology of female flowers and systematics in Geonomateae (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution* 242(1-4): 171-203.

Stewart. L. 1994. A guide to palm and cycads of the world. Angus and Robertson Press. 246 p.

Tomlinson, P. 1959. Structure and distribution of sclereids in the leaves of palms. *New Phytologist* 58: 253-266.

Tomlinson, P. 1960. Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. Clarendon Press, Oxford. England. 731 p.

Tomlinson, P. 1961. Anatomy of the monocotyledons. II. Palmae. Clarendon Press, Oxford. England. 453 p.

Tomlinson, P. 1964. The vascular skeleton of coconut leaf base. *Phytomorphology* 14: 218-230.

Tomlinson, P. 1990. The structural biology of palm. Clarendon Press, Oxford. England. 492 p.

Tomlinson, P., J. Horn & J. Fisher. 2011. The Anatomy of Palms. Oxford University Press, Hardback. Oxford. England. 276 p.

Uhl. N. 1972. Leaf anatomy in the *Chelyocarpus* alliance. *Principes* 16(3): 101-110.

Uhl N. 1978. Leaf anatomy in the species of *Hyophorbe* (Palmae). *Gentes Herbarum* 11: 268-83.

Uhl N. & H. Moore. 1978. The structure of the acervulus, the flower cluster of chamaedoreoid palms. *American Journal of Botany* 65: 197-204.

Uhl, N. & J. Dransfield. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press Inc, Lawrence. Kansas. USA. 610 p.

Valera, R., N. Maciel, M. Sanabria, & A. Mendoza. Anatomía de la lámina foliar de plántulas de seis especies de palmeras (Arecaceae) del bosque

húmedo de Río Claro, estado Lara, Venezuela. Revista Científica UDO Agrícola 12(4): 779-794.

Vareschi, V. 1992. Ecología de la vegetación tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela. 306 p.

Waterhouse, J., & C. Quinn. 1978. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. Botanical Journal of the Linnean Society 77(2): 73-93.

Wessels-Boer, J. 1968. The geonomoid palms. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde. Tweede Sectie 58: 1-202.

Zanderluce, L., M. Kadja, G. Bezerra & J. Scherwinski-Pereira. 2010. Adaptability and leaf anatomical features in oil palm seedlings produced by embryo rescue and pre-germinated seeds. Brazilian Journal of Plant Physiology 22(3): 209-215.

Zimmermann, M. & P. Tomlinson. 1967. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. Journal of the Arnold Arboretum 48: 122-142.

Zobel M, M. Moora & E. Haukioja. 1997 Plant coexistence in the interactive environment: arbuscular mycorrhiza should not be out of mind. Oikos 78: 202-208.

Zona, S. 1996. *Roystonea* (Arecaceae: Arecoideae). Flora Neotropica 71: 1-36.

ANEXO 1. Especies de *Geonoma* Willd. presentes en Venezuela según Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (2008), y cambios nomenclaturales propuestos por Henderson (2011)

Especies reportadas en el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (2008).	Especies reportadas para Venezuela en la monografía de Henderson (2011).	Observaciones
<i>Geonoma appuniana</i> Spruce	<i>Geonoma undata</i> subsp. <i>appuniana</i> (Spruce) Henderson, comb. & stat. nov	Henderson (2011) considera a <i>Geonoma appuniana</i> Spruce, como una Subespecie de <i>G. undata</i> .
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	-----	<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce, No es reconocida por Henderson (2011) como venezolana, sino del Amazonas de Brasil y Guyana. Sin embargo, en VEN existen exsicata de Liesner y Steyermark, colectadas en Amazonas.
<i>Geonoma baculifera</i> (Poit.) Kunth	<i>Geonoma baculifera</i> (Poit.) Kunth	
-----	<i>Geonoma brongniartii</i> subsp. <i>brongniartii</i>	Henderson (2011) reporta la presencia de esta subespecie en Venezuela, aunque con un rango de distribución atípico. En VEN existen muestras colectadas por Steyermark en la Reserva Forestal de San Camilo, Edo. Apure, la cual ha sido devastada por la extracción de madera, y actualmente no queda prácticamente nada de lo que existió alguna vez.
<i>Geonoma cuneata</i> H. Wendl. ex Spruce	<i>Geonoma cuneata</i> subsp. <i>cuneata</i>	Henderson (2011) reporta cambios de circunscripción

<i>Geonoma densa</i> Linden & H. Wendl.	<i>Geonoma undata</i> subsp. <i>undata</i>	Henderson (2011) considera a <i>Geonoma densa</i> , como una Subespecie de <i>G. undata</i> .
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	<i>Geonoma deversa</i> subsp. <i>deversa</i>	Henderson propone cambios de circunscripción.
<i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	<i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	Henderson reporta la presencia de esta especie en Venezuela, con cambios a nivel infraespecífico.
<i>Geonoma interrupta</i> var. <i>interrupta</i>	<i>Geonoma interrupta</i> subsp. <i>purdieana</i> (Spruce) Henderson	Henderson (2011), cambia la circunscripción de la variedad <i>interrupta</i> a <i>Geonoma interrupta</i> subsp. <i>interrupta</i> , distribuida en Bolivia, Ecuador y Perú, sin incluirla en Venezuela. Por otro lado, reporta la presencia de una nueva subespecie para Venezuela.
<i>Geonoma interrupta</i> var. <i>euspatha</i> (Burret) A.J. Hend.	<i>Geonoma euspatha</i> Burret	Henderson (2011) eleva esta variedad de la Guayana venezolana a especie.
	<i>Geonoma lehmannii</i> Burret	Henderson (2011) rescata este taxón, integrado en 1995 en <i>G. jussieuana</i> . Asimismo, reporta que en Venezuela solo está presente <i>Geonoma lehmannii</i> subsp. <i>Lehmannii</i> .
<i>Geonoma jussieuana</i> Mart.	<i>G. orbignyana</i> subsp. <i>orbignyana</i>	<i>G. jussieuana</i> es tratada por Henderson (2011) como sinónimo de <i>G. orbignyana</i> subsp. <i>orbignyana</i> .
<i>Geonoma leptospadix</i> Trail	<i>Geonoma leptospadix</i> Trail	Presente en la Guayana venezolana y Amazonas.

<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	Se mantiene la circunscripción a nivel de especie. Henderson (2011) propone cambios a nivel infraespecífico.
<i>Geonoma macrostachys</i> var. <i>acaulis</i> (Mart.) Skov		Henderson (2011) no reconoce esta variedad.
<i>Geonoma macrostachys</i> var. <i>poiteauana</i> (Kunth) A.J. Hend.	<i>Geonoma poiteauana</i> Kunth	Henderson (2011) eleva esta variedad a especie, la cual se distribuye en la región central y oriental del Amazonas y en la Guayana de Venezuela
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) Kunth	<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) Kunth	Henderson reporta la presencia de esta especie en Venezuela, con cambios a nivel infraespecífico
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>ambigua</i> (Spruce) A.J. Hend.	<i>Geonoma maxima</i> subsp. <i>ambigua</i> (Spruce) Henderson	Henderson (2011), cambia la circunscripción de la variedad, la considera subespecie distribuida en la Guayana venezolana y sus adyacencias.
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelidoneura</i> (Spruce) A.J. Hend	<i>Geonoma maxima</i> subsp. <i>chelidonura</i> (Spruce) Henderson	Henderson (2011) cambia la circunscripción de la variedad, la considera subespecie distribuida en la región centroccidental del Amazonas venezolano.
<i>Geonoma maxima</i> var <i>maxima</i>		Henderson (2011) cambia la circunscripción de esta variedad a <i>Geonoma maxima</i> subsp. <i>maxima</i> , sin reporte para Venezuela.
	<i>Geonoma maxima</i> subsp. <i>dispersa</i> Henderson	Henderson (2011) reporta la presencia de esta subespecie en las laderas andinas orientales de Venezuela
	<i>Geonoma maxima</i> subsp. <i>hexasticha</i> (Spruce) Henderson	Henderson (2011) reporta la presencia de esta subespecie en la Guayana venezolana.

<i>Geonoma oligoclona</i> Trail	<i>Geonoma oligoclona</i> Trail	Se mantiene la circunscripción
<i>Geonoma orbignyana</i> Mart.		Henderson (2011) reconoce en Venezuela la presencia G. orbignyana subsp. orbignyana .
	<i>Geonoma operculata</i> Henderson	Henderson (2011) reporta esta nueva especie, distribuida en la Cordillera de la Costa de Venezuela, en el estado Miranda.
	<i>Geonoma pinnatifrons</i> Willdenow	Henderson (2011) rescata este taxón incluido en 1995 en <i>G interrupta</i> var. <i>interrupta</i> . Reconoce dos subespecies para Venezuela.
	<i>Geonoma pinnatifrons</i> subsp. pinnatifrons	Especie de tallos múltiples, presente en la la Cordillera de la Costa a 1170 m de altitud
	<i>Geonoma pinnatifrons</i> subsp. vaga (Grisebach & Wendland in Grisebach) Henderson	Localizada en la Península de Paria en Venezuela
<i>Geonoma paraguanensis</i> H. Karst.		Henderson (2011) no hace referencia a esta especie, solo la incluye en una lista de nombres no reconocidos por problemas de identificación y tipos nomenclaturales
<i>Geonoma simplicifrons</i> Willd.	<i>Geonoma simplicifrons</i> Willd.	Se mantiene la circunscripción
<i>Geonoma spinescens</i> H. Wendl.	<i>Geonoma spinescens</i> Wendland ex Burret	Se mantiene la circunscripción de la especie con cambios a nivel infraespecífico.
<i>Geonoma spinescens</i> var. spinescens		Henderson (2011) no reconoce esta variedad.
<i>Geonoma spinescens</i> var. braunii Stauffer.	<i>Geonoma braunii</i> (Stauffer) Henderson	Henderson (2011) eleva esta variedad a especie.

<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	Se mantiene la circunscripción de la especie con cambios a nivel infraespecífico.
<i>Geonoma stricta</i> var. <i>stricta</i>		Henderson (2011) cambia la circunscripción de esta variedad a <i>Geonoma stricta</i> subsp. <i>stricta</i> , sin reporte para Venezuela.
	<i>Geonoma stricta</i> subsp. <i>arundinacea</i> (Martius) Henderson	Nuevo reporte, según Henderson (2011).
<i>Geonoma undata</i> Klotzsch	<i>Geonoma undata</i> Klotzsch	Se mantiene la circunscripción de la especie con cambios a nivel infraespecífico.
	<i>Geonoma undata</i> subsp. <i>venezuelana</i> Henderson	Nueva subespecie
<i>Geonoma weberbaueri</i> Dammer ex Burret	<i>Geonoma undata</i> subsp. <i>undata</i>	Henderson (2011) considera a <i>Geonoma weberbaueri</i> , como una subespecie de <i>G. undata</i> .