

Anatomía de la lámina foliar de plántulas de seis especies de palmeras (Arecaceae) del bosque húmedo de Río Claro, estado Lara, Venezuela

Anatomy of the seedling leaf blade of six species of palms (Arecaceae) in the humid forest of Río Claro, Lara state, Venezuela

Rosario VALERA ¹✉, Norberto MACIEL ¹, María Elena SANABRIA CHÓPITE ² y Amabilis MENDOZA ¹

¹Laboratorio de Semilla y ²Laboratorio de Microtecnia e Histopatología Vegetal, Postgrado de Agronomía, Universidad Centrocidental Lisandro Alvarado, Barquisimeto, estado Lara, Venezuela.
E-mails: rosariovalera@ucla.edu.ve, norbertomaciel@ucla.edu.ve y mesanabria@ucla.edu.ve

✉ Autor para correspondencia

Recibido: 05/04/2012

Fin de arbitraje: 16/05/2012

Revisión recibida: 24/08/2012

Aceptado: 15/10/2012

RESUMEN

Se estudió la anatomía de la lámina foliar de los eófilos de plántulas de especies nativas de la familia Arecaceae provenientes del sotobosque húmedo de Río Claro, estado Lara: *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst., *Geonoma undata* Klotzsch, *G. orbignyana* Mart., *Hyospathe elegans* Mart., *Prestoea acuminata* (Willd.) H. E. Moore, *Wettinia praemorsa* (Willd.) Wess. Boer), a fin de constatar la existencia de diferencias anatómicas que permitieran su reconocimiento en estados temprano de desarrollo. Las descripciones se hicieron a partir de preparaciones semipermanentes con secciones transversales de las láminas y aclarados epidérmicos. En vista paradérmica, todos los eófilos, en ambas epidermis presentaron células cuadrangulares o rectangulares, con paredes rectas, excepto en la epidermis abaxial de *P. acuminata*, donde fueron levemente sinuosas. Los estomas se presentaron en mayor proporción en la superficie abaxial y son de tipo paracítico en *H. elegans* y *P. acuminata*, tetracíticos en *G. undata* o ambos tipos en *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *W. praemorsa*. Solamente en ésta última se observaron tricomas simples pluricelulares. En las secciones transversales de las láminas de todas las especies se observó que la nervadura central fue prominente en ambas superficies, con un haz colateral cerrado, rodeado por esclerenquima. Las láminas fueron equifaciales, anfistomáticas, con la epidermis e hipodermis monoestratificada, excepto en *Ch. pinnatifrons*. La pared celular externa del tejido protector es convexa y está recubierta por una cutícula delgada. Los eófilos de *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana*, *G. undata*, *H. elegans*, *P. acuminata* y *W. praemorsa* resultaron ser anatómicamente similares, aunque se presentaron diferencias que podrían contribuir a identificar las especies. Se demostró la utilidad de la anatomía foliar en plántulas palmeras para la delimitación de las especies de estudiadas.

Palabras clave: Palmeras, anatomía, eófilos, lámina foliar.

ABSTRACT

The anatomy of the leaf blade of seedling eophylls of native species of Arecaceae family from the moist understory of Río Claro, Lara state was studied: *Chamaedorea pinnatifrons*, *Geonoma undata*, *G. orbignyana*, *Hyospathe elegans*, *Prestoea acuminata*, *Wettinia praemorsa* in order to determine anatomical differences that allow their recognition. In paradermic view, both adaxial and abaxial surfaces showed quadrangular or rectangular cells, with straight walls, except the abaxial surface of *P. acuminata* which were slightly sinuous. Stomata were presented in greater proportion on the abaxial surface, and were paracytic in *H. elegans* and *P. acuminata*, tetracytic in *G. undata* or both types in *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana* and *W. praemorsa*. Only in *W. praemorsa* were observed multicellular simple trichomes. In cross sections the leaves of all species was observed that the midrib was prominent on both surfaces, with a closed collateral bundle, surrounded by sclerenchyma. The leaf blades were equifacial, amphistomatic with the epidermis and hypodermis uni-stratified except in *Ch. pinnatifrons*. The epidermal outer cell walls convex and with a thin cuticle. The eophylls of *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana*, *G. undata*, *H. elegans*, *P. acuminata* and *W. praemorsa* were anatomically similar, although showing some differences that can help to identify the species. Foliar anatomy of palm seedling showed to be useful to delimiting the studied species.

Key words: Palms, anatomy, eophylls, leaf blade.

INTRODUCCIÓN

Las palmeras son un grupo de plantas importantes en la horticultura ornamental por su gran potencial económico y paisajístico. A pesar de la rica diversidad de especies autóctonas, este grupo ha sido poco abordado y la información básica fundamental para su adecuado aprovechamiento es escasa. Los bosques húmedos de zonas altas de la región Centro Occidental del país, son hábitat para un buen número de palmeras y gran parte de su ciclo de vida ocurre en el sotobosque, propiciando así el potencial de algunas de éstas para ser utilizadas en jardinería de ambientes con poca luminosidad, aun cuando el requerimiento de alta humedad pueda ser limitante. Los aspectos que caracterizan su adaptación, así como su adecuado reconocimiento son de utilidad científica y aplicada (Maciel *et al.* 2006; Maciel y Mendoza, 2011).

Los estudios relacionados con la morfología y la anatomía de las hojas de las plantas contribuyen a la comprensión de aspectos ecofisiológicos, tales como los procesos de fotoasimilación, absorción, transporte, almacenamiento de elementos o compuestos esenciales y la tolerancia a factores externos adversos y por otra parte, son un recurso taxonómicamente valioso. Tripplett y Kirchoff (1990) señalaron que en muchas de las especies de monocotiledóneas las hojas eran poco consideradas en el análisis cladístico, a pesar de su potencial como característica taxonómica. Un ejemplo claro del uso de la anatomía de las plantas con el fin de delimitar especies vegetales fue la investigación que en este sentido realizaron Fariñas *et al.* (2003) quienes utilizaron la presencia y localización de cristales similares a cistolitos, densidad y tipo de indumento, la existencia de anatomía similar a la clásica de Kranz y la densidad estomática en las hojas, para separar especies de *Heliotropium* L. comunes en Venezuela.

Tomlinson (1961) y Glassman (1972) consideraron que las investigaciones relacionadas con los órganos aéreos de las palmeras son relativamente escasas, siendo más frecuente, las referidas al análisis morfológico de la lámina foliar con fines taxonómicos, sin enfatizar los aspectos anatómicos que podrían tener importancia. Sin embargo, la utilidad de la anatomía foliar para la delimitación de las especies ha sido evidenciada por diferentes autores (Tomlinson, 1961; Uhl y Dransfield, 1987; Henderson y Galeano, 1996; Pérez y Rebollar, 2003; Chaimsohn *et al.*, 2008; Guevara y Garzón (2008); Millán y Khan, 2010 y Tomlinson, 2011). Por su

parte, Horn *et al.* (2009) estudiaron la anatomía foliar de 161 géneros de Arecaceae, encontrando caracteres de utilidad para su identificación, por lo cual se podrían usar estos caracteres para éste fin.

Se realizó un estudio de la anatomía de la lámina de los eófilos de plántulas de especies de Arecaceae, colectadas en el Bosque húmedo de Río Claro, estado Lara, donde se incluyó *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst (subfamilia Hyosphoheae); *Geonoma undata* Klotzch, *G. orbignyana* Mart., *Hyospathe elegans* Mart., *Prestoea acuminata* (Willd) H. E. Moore y *Wettinia praemorsa* (Willd.) Wess. Boer. (Subfamilia Arecoideae) (Henderson, 2001), con el fin de caracterizar, comparar e identificar caracteres que permitan su determinación en las etapas tempranas del desarrollo y proporcionar información que permitan el esclarecimiento de las dudas taxonómicas relacionadas con el grupo. Es importante considerar la dificultad que existe de reconocerlas en el campo, una vez ocurrida la abscisión de la semilla, por la similitud de sus estructuras durante esta etapa de desarrollo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal utilizado para este estudio consistió en cinco hojas por plántulas de seis especies de palmeras (*Ch. pinnatifrons*, *G. undata*, *G. orbignyana*, *H. elegans*, *P. acuminata* y *W. praemorsa*) y cada una con dos eófilos, localizadas en el sotobosque húmedo de la parte alta al noreste de la población de Río Claro, estado Lara, cuya ubicación es 9° 53' 12,9" N y 69° 22' 8,9" O y a 1.625 msnm. Las plántulas fueron colectadas adheridas a la semilla y trasladadas en bolsas traslucidas herméticas al laboratorio y sus hojas fueron fijadas en etanol (70%) hasta su procesamiento.

Del tercio medio de las láminas foliares de cada especie se realizaron cinco preparaciones semipermanentes con secciones transversales y vistas frontales obtenidas a partir de igual número de porciones epidérmicas foliares de 0,5 cm², maceradas parcialmente con hipoclorito de sodio comercial las cuales fueron dejadas a temperatura ambiente hasta lograr la separación del tejido protector, seguidamente se lavaron con agua destilada (Alvarado y Jáuregui, 2011). En ambos casos la tinción fue con cristal violeta, el montaje se realizó en glicerina acuosa (V:V) y el sellado con esmalte para uñas (Johansen, 1940, García *et al.*, 2008). El total de preparaciones por especie fue de veinticinco.

Los tejidos preparados se observaron bajo un microscopio de luz MOTIC con cámara incorporada, realizándose fotomicrograffas que fueron procesadas con el programa ImageJ 1.47, para relacionar sus medidas (Ferreira y Rasband, 2009).

Entre las variables a valorar en las secciones transversales se consideraron: el grosor de la cutícula junto a la pared externa de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (GCyPCEada y GCyPCEaba), grosor de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (GCeada y GCeaba), largo de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (LCeada y LCeaba), el grosor del mesofilo (Gm), el grosor de la lámina foliar (Gl) y la longitud de los haces vasculares de la nervadura principal y en la lámina (LHVNP y LHVL).

En las vistas frontales de la epidermis se determinaron, longitud de los estomas (LE), la densidad (DE) e índice estomático (IE) en tres campos con un aumento de 400X. En cada caso se realizaron tres observaciones por preparación, para un total de setenta y cinco.

El cálculo de IE se realizó mediante la fórmula de Wilkinson (1999):

$$IE = \frac{\text{No de estomas}}{\text{No de estomas} + \text{No de células epidérmicas}} \times 100$$

La DE se calculó contando en número de estomas x 0,0792 mm², este último valor se correspondió con el área observada en el microscopio óptico, en un campo con un aumento de 400X (Salas *et al.*, 2009).

Las variables cuantitativas se expresaron como promedio ± una desviación estándar.

RESULTADOS

Las diferencias y similitudes cualitativas observadas en las secciones transversales y vistas frontales de los eófilos de plántulas de palmeras colectadas en el Bosque húmedo de Río Claro, estado Lara, se presentan en los Cuadros 1, 2 y 3.

En todos los eófilos en vista paradérmica, la epidermis adaxial presenta células cuadrangulares o rectangulares, con paredes rectas; en tanto que la cara abaxial son rectangulares, romboidales o fusiformes,

en ambos casos extendidas longitudinalmente y con paredes rectas, excepto en cara abaxial de *P. acuminata* donde son ligeramente onduladas (Figuras 1, 2, 3, 4, 5 y 6).

Los estomas están en mayor proporción en la superficie abaxial y del tipo paracítico o tetracítico (Roth *et al.*, 1986). Los resultados de la determinación de la DE y IE en la epidermis adaxial y abaxial de las láminas de los eófilos de las plántulas se muestran en el Cuadro 2. Los mayores valores de DE e IE se presentan en las epidermis abaxiales de *H. elegans* (113,64 ± 15,46 estomas/mm² y 7,996 ± 1,231, respectivamente), *W. praemorsa* (90,91 ± 13,83 estomas/mm² y 7,962 ± 1,352, respectivamente), *G. orbignyana* (78,28 ± 31,44 estomas/mm² y 4,883 ± 2,011, respectivamente) y *G. undata* (60,61 ± 24,29 estomas/mm² y 4,392 ± 1,441, respectivamente). Los estomas de mayor longitud se presentan en la lámina foliar de *G. undata* y *G. orbignyana* (31 ± 1 µm; 30 ± 3 µm, respectivamente), los más pequeños en *H. elegans* (20 ± 1 µm) y en estos dos últimos casos, en epidermis la adaxial.

En las secciones transversales de las láminas de los eófilos de las plántulas de todas las especies se observa que la nervadura central es prominente, tanto en la superficie adaxial como en la abaxial y está formada por un haz colateral cerrado, rodeado por fibras esclerenquimáticas. Las láminas son equifaciales y anfiestomáticas. La epidermis e hipodermis son monoestratificadas y la pared celular externa del primer tejido, está recubierta por una cutícula delgada (Figuras 7, 8, 9, 10, 11 y 12).

El grosor de la cutícula y la pared externa de las células epidérmicas es mayor en la superficie abaxial, excepto en *G. orbignyana* donde éste carácter fue igual para ambas superficies (2 ± 1 µm). Por otra parte, GCE varía entre ambas superficies siendo más gruesa en la abaxial de *Ch. pinnatifrons* (15 ± 4 µm), *H. elegans* (8 ± 2 µm), *G. orbignyana* (10 ± 2 µm) y *G. undata* (12 ± 5 µm), excepto en *P. acuminata* donde las células de la superficie adaxial alcanzan valores de 20 ± 17 µm y las de la abaxial de 9 ± 2 µm. En *W. praemorsa* podrían considerarse iguales ya que lo valores obtenidos son 13 ± 1 y 13 ± 2µm, respectivamente. Por otra parte, se presentan variaciones en cuanto a los valores del LCE, siendo más largas en las superficies adaxiales y abaxiales las de hojas de *W. praemorsa* (20 ± 3 y 22 ± 3 µm) y las más cortas en *P. acuminata* (16 ± 2 y 14 ± 2 µm) (Cuadro 3).

Cuadro 1. Variables anatómicas de la lámina foliar en plántulas de seis especies de palmeras de bosque húmedo en Río Claro, estado Lara, Venezuela.

Especies	Tipo de hoja según al arreglo del mesofilo	Idio-blastos	Tipo de hoja según la ubicación de los estomas	Posición de los estomas respecto a la epidermis	Presencia de cuernos cuticulares	Presencia y tipos de tricoma	Presencia de fibras extravasculares, forma de agruparse y posición	Características de la hipodermis	Características de la pared celular en epidermis-vista frontal
<i>Chamadorea pinnatifrons</i>	Equifaciales	+	Anfiestomáticas	Al mismo nivel	-	-	Fibras en pares	Ausente	Rectas
<i>Geonoma undata</i>	Equifaciales	-	Anfiestomáticas	Ligeramente elevados	-	-	-	Una capa, discontinua	Rectas
<i>Geonoma orbignyana</i>	Equifaciales	+	Anfiestomáticas	Elevados	-	-	Grupos de 2 a 4 fibras dispersas en el mesofilo.	Una capa, discontinua	Rectas
<i>Hyospathe elegans</i>	Equifaciales	-	Anfiestomáticas	Al mismo nivel	+	-	-	Una capa, discontinua	Rectas
<i>Prestoea acuminata</i>	Equifaciales	+	Anfiestomáticas	Al mismo nivel	-	-	Solitarias, por debajo de la epidermis en ambas superficies de la lámina	Una capa, discontinua	Ligeramente sinuosas
<i>Wettinia praemorsa</i>	Equifaciales	+	Anfiestomáticas	Al mismo nivel	+	Simples, no glandulares, no simétricos, no ramificados, uniseriados.	Grupos de fibras, no vasculares en paquetes redondeados	Una capa, continua	Rectas

Presencia = +, ausencia = -

Cuadro 2. Valores promedio de la densidad estomática (DE), Índice estomático (IE) y longitud de estomas (LE) en la lámina foliar de plántulas de seis especies de palmeras del bosque húmedo de Río Claro, estado Lara, Venezuela

Subfamilia	Tribu	Subtribu	Especie	Superficie	DE (Estomas/mm ²)	IE	LE (μm)
Arecoideae	Iriarteae	Wettiniinae	<i>Wettinia praemorsa</i>	Adaxial	15,38 ± 34,40	3,452 ± 0,001	26 ± 2
			“Prapa”	Abaxial	90,91 ± 13,83	7,962 ± 1,352	27 ± 1
	Arecaceae	Euterpeinae	<i>Hyospathe elegans</i>	Adaxial	30,77 ± 42,13	3,853 ± 0,210	20 ± 1
			“Mapora”	Abaxial	113,64 ± 15,46	7,996 ± 1,231	24 ± 1
			<i>Prestoea acuminata</i>	Adaxial	2,53 ± 5,65	0,935 ± 0,001	24 ± 1
			“Palmicho”	Abaxial	40,40 ± 10,56	2,971 ± 0,673	29 ± 2
	Geonomeae	Bactridinae	<i>Geonoma orbignyana</i>	Adaxial	15,39 ± 34,40	3,131 ± 0,001	30 ± 2
			“Palmilla”	Abaxial	78,28 ± 31,44	4,883 ± 2,011	28 ± 5
			<i>Geonoma undata</i>	Adaxial	15,38 ± 34,40	2,381 ± 0,001	31 ± 1
			“Palmilla”	Abaxial	60,61 ± 24,29	4,392 ± 1,441	25 ± 4
Ceroxyloideae	Hyophorbeae	Raphiinae	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	Adaxial	15,39 ± 34,40	1,220 ± 0,001	27 ± 1
			“Molinillo”	Abaxial	37,88 ± 17,86	3,361 ± 1,931	28 ± 3

Cuadro 3. Variables cuantitativas en la sección transversal de la lámina foliar en plántulas de seis de especies de palmeras del bosque húmedo de Río Claro, estado Lara, Venezuela.

Especie	Variables (μm)									
	GCyPcE ada	GCe ada	LCe ada	GCe aba	LCe aba	GCyPcE aba	Gm	GI	LHVNP	LHVL
<i>Wettinia praemorsa</i>	3 ± 1	13 ± 1	20 ± 3	13 ± 2	22 ± 3	4 ± 1	101 ± 6	124 ± 1	257 ± 24	70 ± 16
<i>Hyospathe elegans</i>	4 ± 1	7 ± 2	14 ± 4	8 ± 2	11 ± 5	5 ± 1	79 ± 4	104 ± 6	213 ± 19	74 ± 13
<i>Prestoea acuminata</i>	4 ± 1	20 ± 17	16 ± 2	9 ± 2	14 ± 2	5 ± 1	71 ± 17	96 ± 2	248 ± 1	44 ± 9
<i>Geonoma orbignyana</i>	2 ± 1	8 ± 1	9 ± 1	10 ± 2	11 ± 3	2 ± 1	60 ± 8	79 ± 6	161 ± 36	49 ± 8
<i>Geonoma undata</i>	2 ± 1	8 ± 3	15 ± 1	12 ± 5	18 ± 5	4 ± 2	54 ± 5	77 ± 8	196 ± 53	42 ± 9
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	3 ± 1	13 ± 3	13 ± 3	15 ± 4	15 ± 5	4 ± 1	66 ± 5	107 ± 2	185 ± 62	49 ± 13

Grosor de cutícula junto a la pared celular de epidermis abaxial y adaxial (GCyPcEada y GCyPcEaba); grosor de la célula epidérmica adaxial y abaxial (GCeada y GCeaba); largo de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (LCeada y LCeaba); grosor del mesofilo (Gm); grosor de la lámina (GI); longitud de los haces vasculares de la nervadura principal y en la lámina (LHVNP y LHVL).

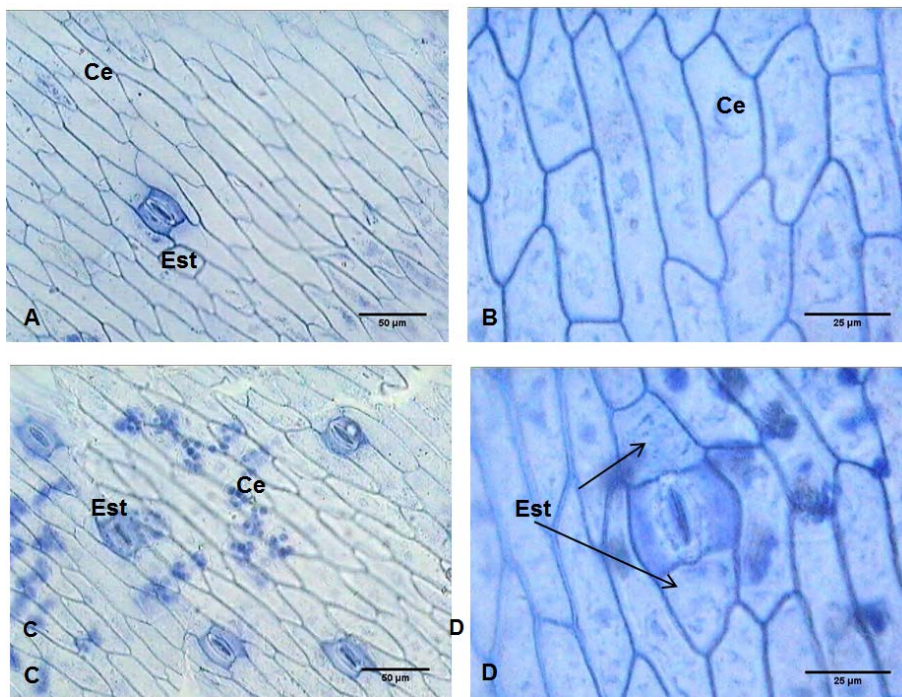


Figura 1. Vista paradérmica del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Chamadorea pinnatifrons* Jacq. Oerst. A. Células epidérmicas adaxiales (Ce) y estomas (Est), B. detalles de las células de la epidermis adaxial con paredes rectas, C. distribución de los estomas en la epidermis abaxial y D. detalles del estoma parásítico.

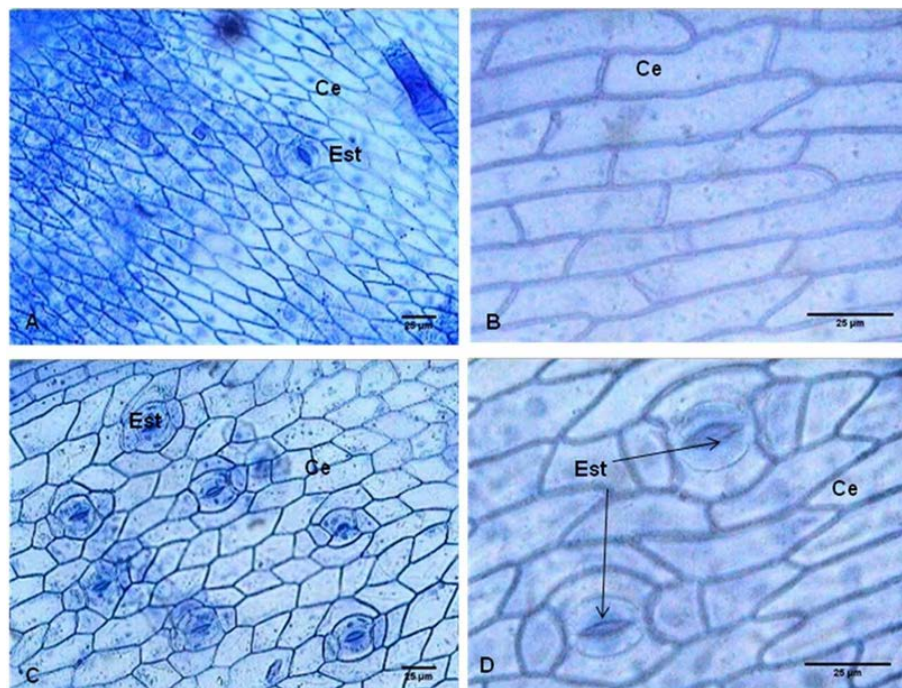


Figura 2. Vista paradérmica abaxial y adaxial del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Geonoma undata* Klotzsch. A. Células epidérmicas adaxiales (Ce) y estoma (Est), B. detalle de las células epidérmicas (Ce) con paredes rectas, C. distribución de los estomas en la epidermis abaxial, D. Detalles de los estomas parásíticos (Est).

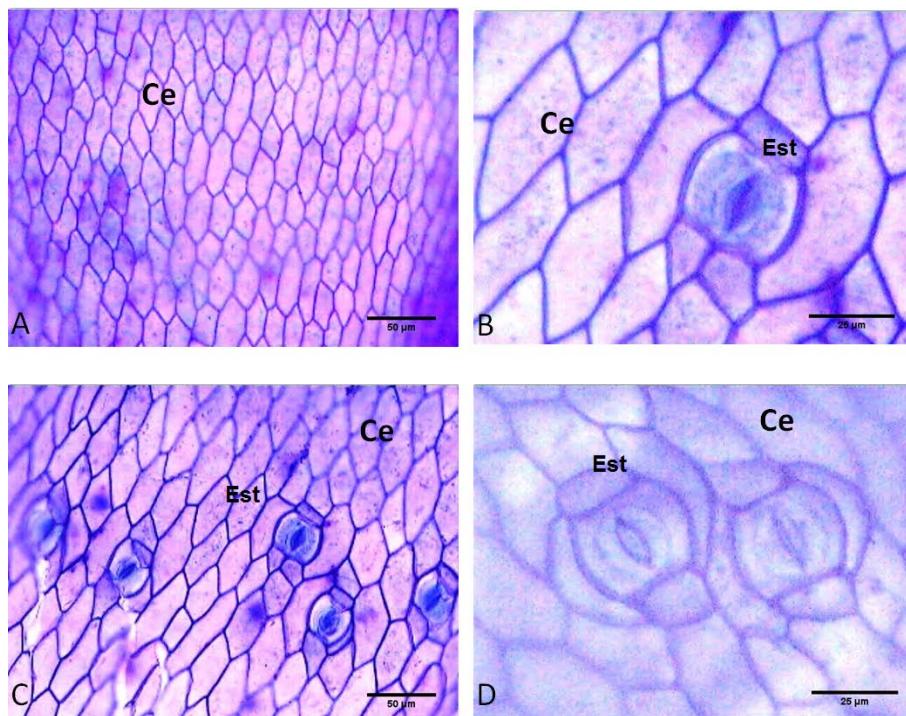


Figura 3. Vista paradérmica abaxial y adaxial del tercio medio de la lámina foliar de *Geonoma orbignyana* Mart. A. Células epidérmicas adaxiales (Ce), B. detalles de estoma (Est) paracítico y de las células de la epidermis adaxial con paredes rectas, C. distribución de los estomas (Est) en la epidermis abaxial, D. Detalles de los estomas paracíticos y tetracíticos.

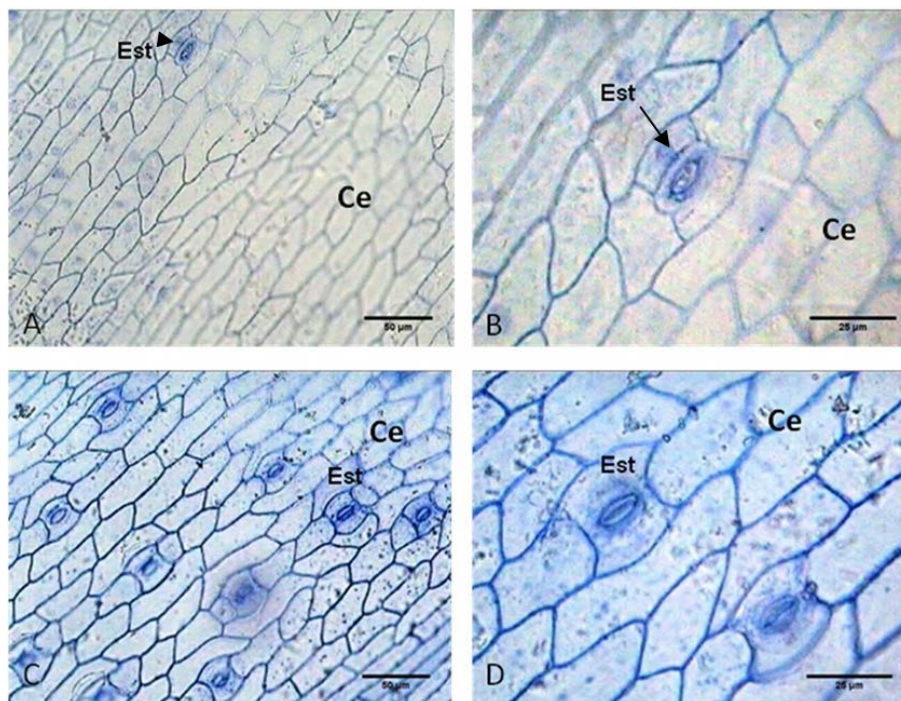


Figura 4. Vista paradérmica abaxial y adaxial del tercio medio de la lámina foliar de *Hyospathe elegans* Hort. A. epidermis adaxial mostrando las células epidérmicas (Ce) y la distribución de los estomas (Est), B. detalle del estoma paracítico en la epidermis adaxial y células epidérmicas con paredes rectas, C. Distribución de los estomas en la superficie abaxial y D. Detalles de estomas paracíticos.

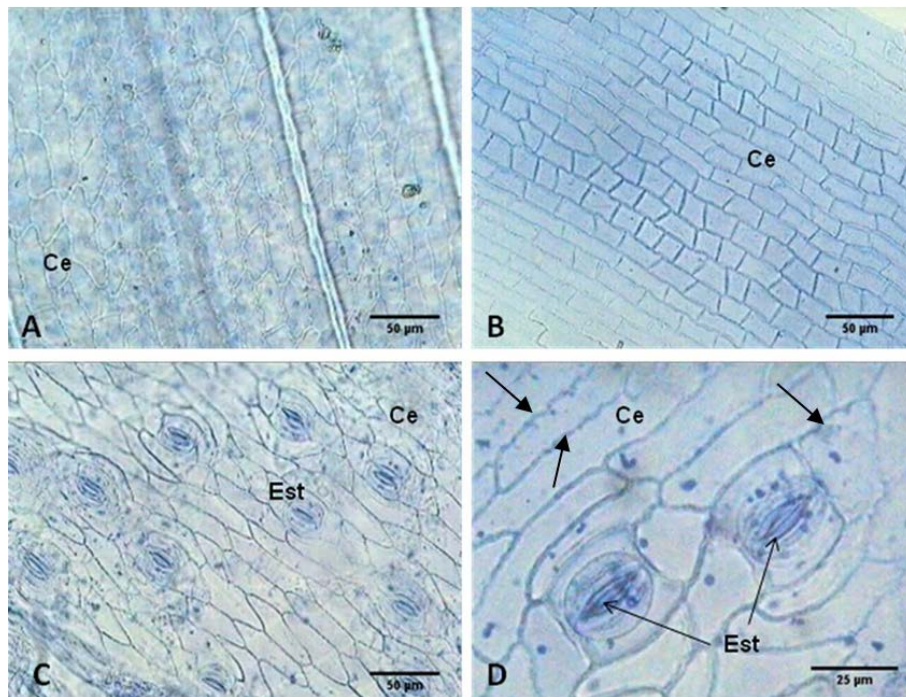


Figura 5. Vista paradérmica abaxial y adaxial del tercio medio de la lámina foliar de *Prestoea acuminata* (Willd.) H.E. Moore. A. Células epidérmicas (Ce), B. Detalles de las células epidérmicas cuadrangulares y rectangulares en la epidermis adaxial, C. Distribución de los estomas en la epidermis abaxial y D. detalles de estomas paracítico y de las células epidérmicas de paredes ligeramente onduladas (señaladas con flechas).

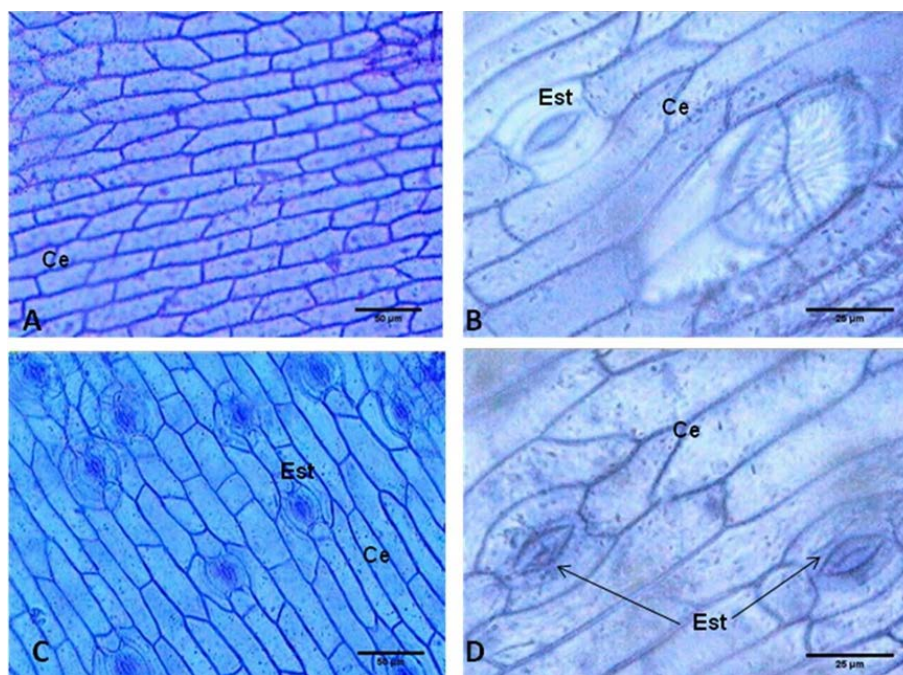


Figura 6. Vista frontal abaxial y adaxial del tercio medio de la lámina foliar de *Wettinia praemorsa* (Willd.) Wess. Boer. A. Células epidérmicas (Ce) adaxiales con paredes rectas, B. Detalles del estoma paracítico (Est) en la superficie adaxial, C. distribución estomas tetracíclicos en la epidermis abaxial y D. Detalles de estomas paracítico en la epidermis abaxial.

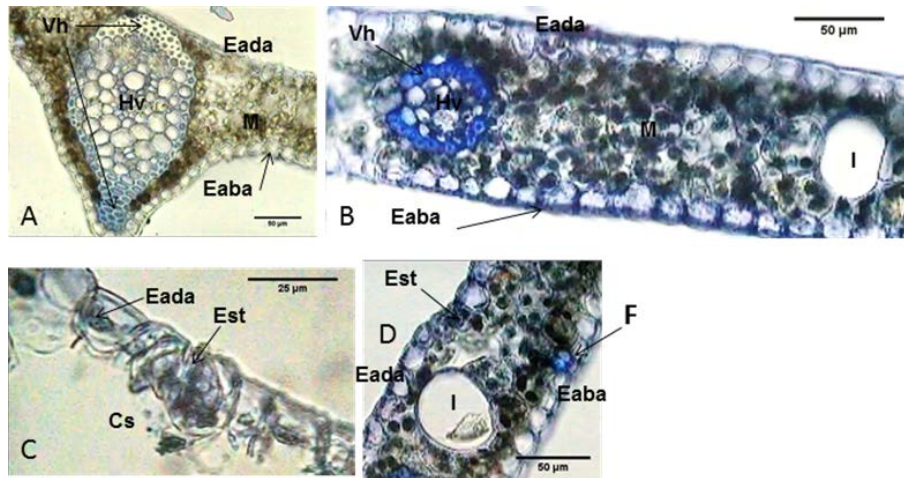


Figura 7. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Chamadorea pinnatifrons* Jacq. Oerst. A. Nervadura principal, B. Lámina foliar, C. Detalle de estoma en la superficie adaxial y D Detalles de idioblasto y fibras en pares. Epidermis adaxial y abaxial (Eada y Eaba), estomas (Est), cámara subestomática (Cs), haz vascular (Hv), vaina del haz (Vh); mesofilo (M), par de fibras (F), idioblastos (I).

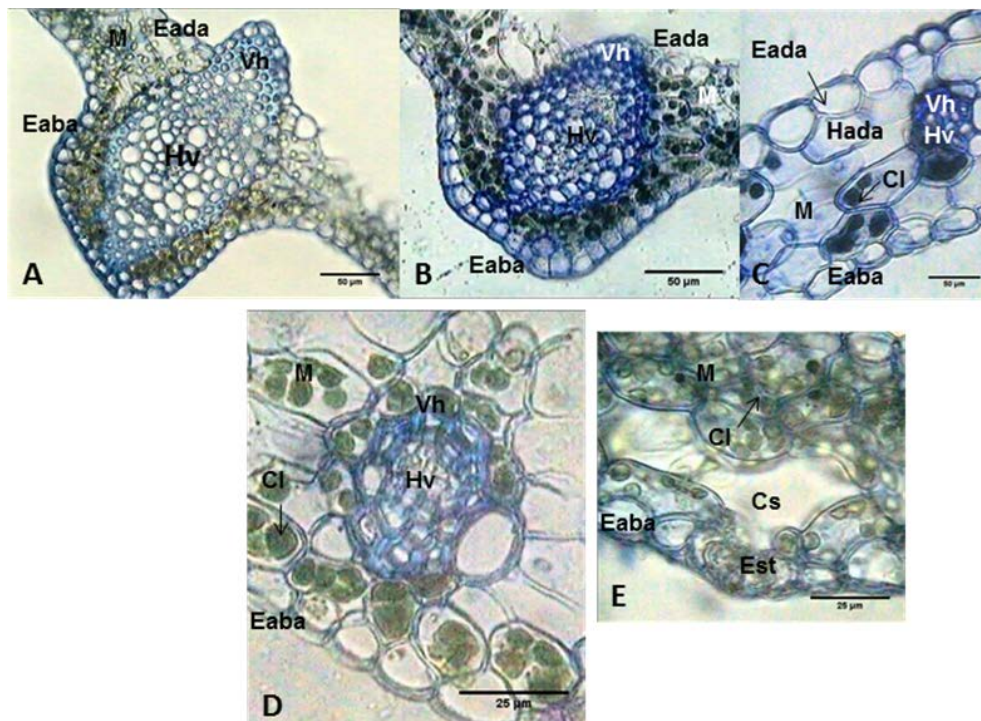


Figura 8. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Geonoma undata* Klotzsch. A y B. Nervadura principal, C. Lámina foliar, D. Detalle de nervadura secundaria en la lámina foliar y E. Detalle del estoma en la superficie abaxial. Epidermis adaxial y abaxial (Eada y Eaba), hipodermis adaxial (Hada), estomas (Est), cámara subestomática (Cs), haz vascular (Hv), vaina del haz (Vh); mesofilo (M), cloroplastos (Cl).

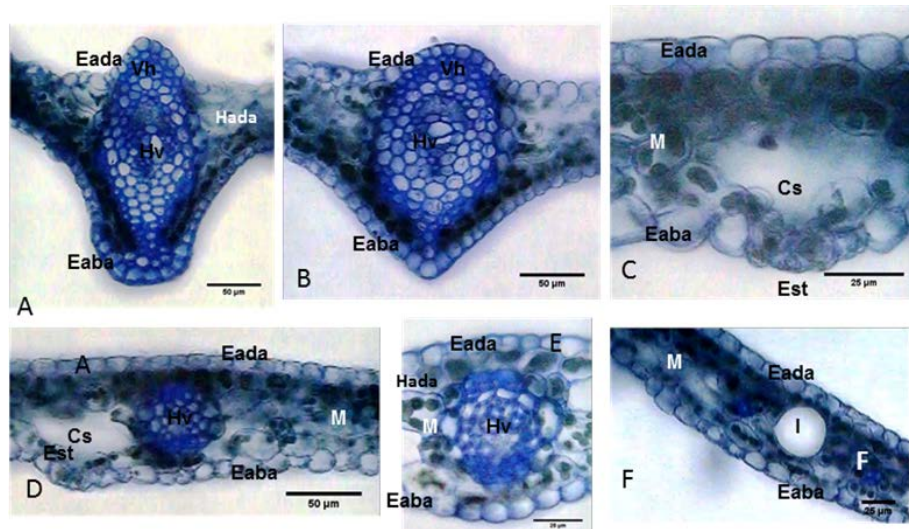


Figura 9. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Geonoma orbignyana* Mart. A y B. Nervadura principal C. lámina. Epidermis adaxial y abaxial (Eada y Eaba), hipodermis adaxial (Hada), estomas (Est), Cámara subestomática, haz vascular (Hv), vaina del haz (Vh), mesofilo (M), cloroplastos (Cl), Fibras (F), idioblastos (I).

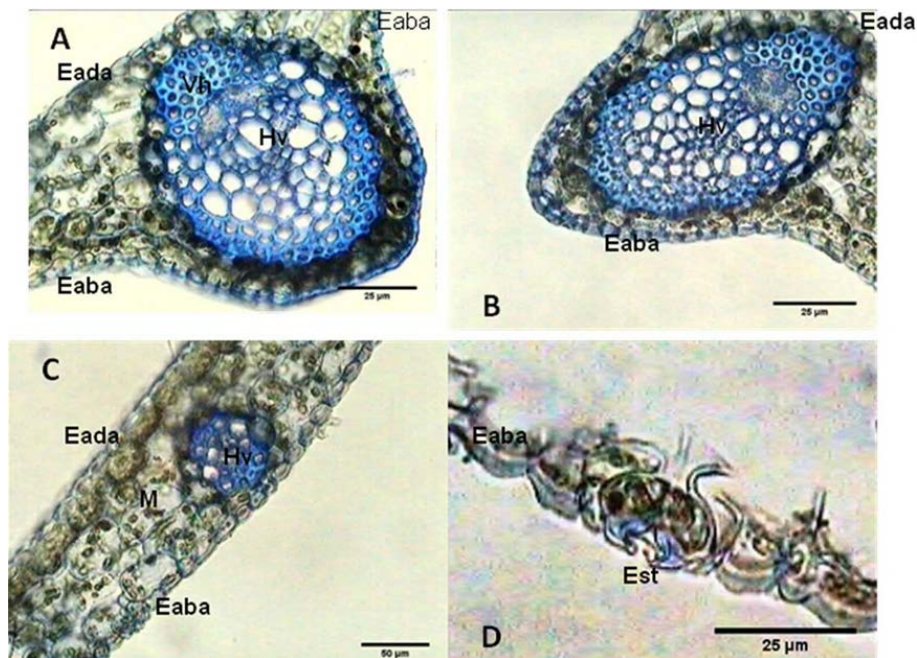


Figura 10. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Hyospathe elegans* Hort. A y B. Nervadura principal, C. Lámina, D. Detalle del estoma en la superficie abaxial. Epidermis adaxial y abaxial (Eada y Eaba), estomas (Est), haz vascular (Hv), vaina del haz (Vh), mesofilo (M), cloroplastos (Cl).

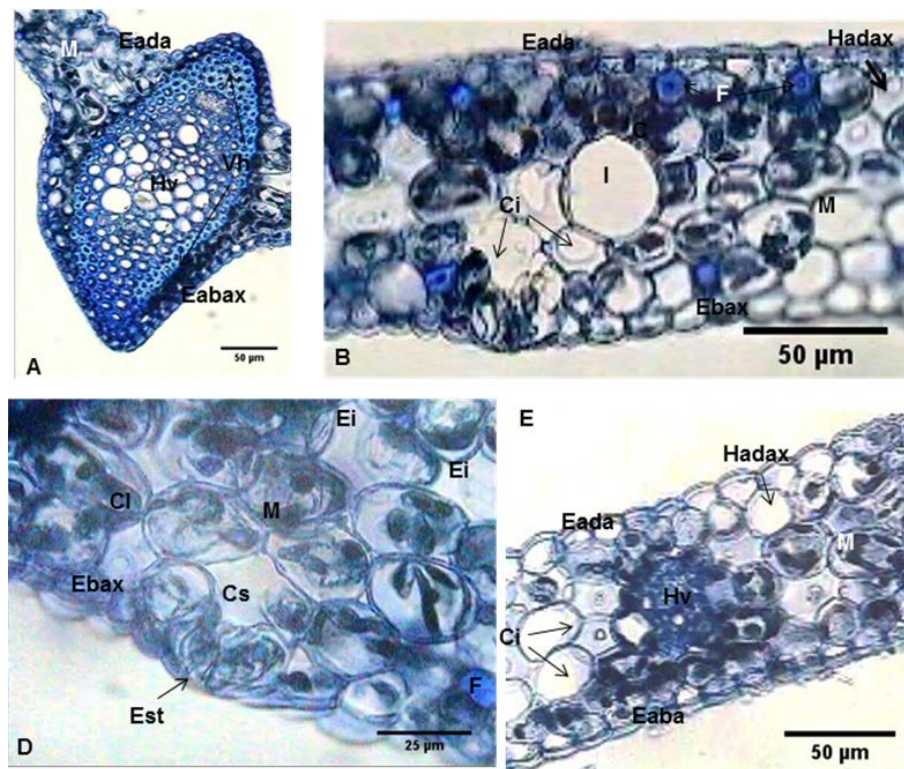


Figura 11. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Prestoea acuminata* (Willd.) H.E. Moore. A Nervadura principal, B. Lámina, C. Detalle del estoma y E Detalle del haz vascular en la lámina. Epidermis adaxial y abaxial (Eada y Eaba), estomas (Est), cámara subestomática (Cs), haz vascular (Hv), vaina del haz (Vh), mesofilo (M), cloroplastos (Cl), Fibras aisladas (F), idioblastos (I) y espacio intercelular (Ei).

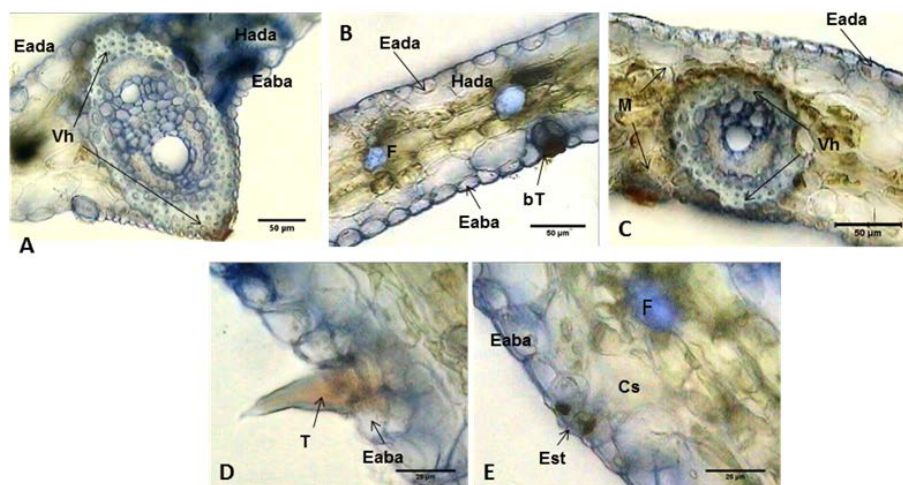


Figura 12. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de plántulas de *Wettinia praemorsa* (Willd.) Wess. Boer. A. Nervadura principal, B. Lámina foliar, C. Lámina con detalle del haz vascular, D. detalle del tricoma en epidermis abaxial y E. Detalle del estoma. Epidermis adaxial y abaxial (Eada y Eaba), tricoma (T), estomas (Est), hipodermis adaxial y abaxial (Hada y Haba), haz vascular (Hv), vaina del haz (Vh); mesofilo (M), cloroplastos (Cl), paquetes de fibras (F).

Las células de la epidermis en ambas superficies de la lámina foliar y en sección transversal son isodiamétrica en *Ch. pinnatifrons* y *G. orbignyana*, solamente las de *H. elegans* presentan esta misma característica en la abaxial, en las restantes especies son rectangulares.

Los estomas se observan ligeramente elevados o elevados respecto a las restantes células epidérmicas en *G. undata* y *G. orbignyana*, respectivamente (Figuras 8 y 9), en las restantes especies están al mismo nivel y con cuernos cuticulares en *W. praemorsa* y *H. elegans* (Figuras 10 y 12). Las láminas foliares de las plántulas de palmeras son glabras y solamente en *W. praemorsa* se presentan tricomas, los cuales se clasifican según su morfología como no glandulares, multicelulares (con tres células), simétricos, no ramificados y uniseriados (Werker, 2000) (Figura 12).

La hipodermis se observa continua en ambas superficies de la lámina foliares de *W. praemorsa*, discontinua en *H. elegans*, *G. undata*, *G. orbignyana* y *P. acuminata* y ausente en *Ch. pinnatifrons* (Figura 7). Las células de éste tejido, en contacto con el mesofilo, presentan la pared interna en forma de embudo. El parénquima clorofiliano del mesofilo en las laminas foliares de las plántulas de palmeras se observa como un tejido compacto y homogéneo, con células de formas variadas con cloroplastos en todas las especies consideradas. En el caso de *W. praemorsa* en éste tejido se presentan grupos de fibras, no vasculares, en paquetes redondeados, en el caso de *Ch. pinnatifrons* están en pares, en *P. acuminata* solitarias y subepidérmicas, hacia ambas superficies y en *G. orbignyana* dispersas en el mesofilo, en grupos de dos a cuatro. En *H. elegans* y en *G. undata*, no se observan fibras así como tampoco los idioblastos con rafidios que se presentan en las demás especies (Figuras 7-12).

Las especies de palmeras que presentan mayores valores de Gl y del Gm fueron *W. praemorsa* (124 ± 1 y 101 ± 6 μm , respectivamente), seguida por *Ch. pinnatifrons* (107 ± 2 y 66 ± 5 μm , respectivamente) y estas variables resultaron menores en *G. undata* (77 ± 8 y 54 ± 5 μm , respectivamente) y *G. orbignyana* (79 ± 6 μm y 60 ± 8 μm , respectivamente).

Las nervaduras centrales en las láminas foliares de las plántulas se presentan prominentes hacia ambas superficies y en sección transversal se observa un gran desarrollo de esclerénquima, en

forma de cilindro que encierra el haz colateral único, cuya longitud varía desde 161 ± 36 μm en *G. orbignyana* y hasta 257 ± 24 μm en *W. praemorsa*. Los haces vasculares de las nervaduras secundarias son colaterales cerrados y se distribuyen homogéneamente a lo largo de toda la sección transversal de la lámina, presentando a su alrededor tejido esclerenquimático, que no lo rodea completamente, lo que se corresponde con casquetes de fibras sobre el xilema y el floema. El LHVLC alcanza valores mínimos de 42 ± 9 μm en *G. undata* y máximos de 74 ± 13 μm en *H. elegans*.

DISCUSIÓN

Las células epidérmicas rectangulares y romboidales observadas en las vista paradérmicas de las láminas foliares de *Ch. pinnatifrons*, *G. undata*, *G. orbignyana*, *H. elegans*, *P. acuminata*, *W. praemorsa*, fueron descritas de esta misma forma por Tomlinson (1961) y por Guevara y Garzón (2008) para *Desmoscus* sp. y para *D. orthacanthos*, respectivamente. Del mismo modo lo especificaron, Valera (2005) y Valera *et al.* (2007) para *S. mauritiiformis*, *C. barbadensis* y *R. oleracea* y por su parte Alvarado y Jáuregui (2011) las observaron de cuadrangulares a rectangulares en *Attalea butyracea* y *A. maripa* y según estos autores, en algunos casos, éstas se presentan extendidas longitudinalmente y con paredes rectas o ligeramente onduladas, características que coinciden con las observadas, en esta investigación, en los eófilos de *P. acuminata*.

Los estomas en las hojas de las plántulas de palmeras en las vista paradérmica se clasifican como paracíticos o tetracíticos, semejantes a los observados por Roth *et al.* (1986), aunque en hojas de plantas adultas de *Bactris setulosa*, *Iriaratea cornuta*, *Syagrus* sp., *Geonoma* sp. y *G. simplicifrons* colectadas en la Selva Nublada de Rancho Grande y así mismo fueron considerados por Valera (2005) y Valera *et al.* (2007) en *S. mauritiiformis*, *C. barbadensis* y *R. oleracea* y por Alvarado y Jáuregui (2011) para *A. butyracea* y *A. maripa*.

Se presentan variaciones en cuanto a los valores de DE, IE y LE entre las superficies de las láminas foliares de los eófilos y entre las hojas de las especies de las palmeras consideradas en ésta investigación. En el caso de la DE oscilaron entre $2,53 \pm 5,65$ y $30,77 \pm 5,65$ estomas/ mm^2 y $37,88 \pm 17,86$ y $113,64 \pm 15,46$ estomas/ mm^2 en las superficies adaxiales y abaxiales, respectivamente, lo que ya había sido señalado por otros autores y en

otras especies de palmeras por Brownlee (2001) quien determinó valores que oscilaron entre 150 a 180 estomas/mm², podrían considerarse como bajos, sin embargo, Chaimsohn *et al.* (2008) quienes reportaron entre $14,20 \pm 4,05$ estomas/mm² en *B. gasipaes* y encontraron que la DE fue menor en la superficie abaxial de la lámina, a medida que aumentó la edad de la hoja y por último Tomlinson (1960) en *Caryota mitis*, *Dictyosperma alba*, *Ptychosperma macarthurii*, *S. umbraculifera* y *W. filifera* y Tomlinson (1990) en *Butia*, *Phoenix*, *Corypha* y otras coryphoides.

El índice estomático y la longitud de los estomas también varía considerablemente entre las superficies de las hojas de las plántulas y entre las especies de palmeras incluidas. Al hacer comparaciones de estas variables habría que considerar que según Brownlee (2001) pueden ser diferentes dependiendo de las condiciones ambientales, entre hojas de la misma planta, más aún entre sectores de una hoja y en el caso de esta investigación, se comparan eófilos de plántulas con hojas de plantas adultas y de ambientes distintos, por lo tanto no tendrían un valor para separar las especies de palmeras del Bosque húmedo de Río Claro.

En las secciones transversales de las láminas foliares de los eófilos de las plántulas de *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana*, *G. undata*, *H. elegans*, *P. acuminata* y *W. praemorsa* se constata que son equifaciales y anfiestomáticas. La clasificación de las hojas de las plántulas como anfiestomáticas según Tomlinson (1990) no es muy común, sin embargo coincide con lo observado por Valera *et al.* (2007) en la epidermis de las hojas de *S. mauritiiformis* y por su parte Guevara y Garzón (2008) también encontraron estomas en ambas superficies en hojas de en *D. orthacanthos*. Esta característica también fue señalada por Pérez y Rebollar (2003) en hojas de especies de *Sabal*, pero en hojas de plantas adultas, así como Valera (2005) en *C. barbadensis* y *R. oleracea*, Guevara y Garzón (2008) en hojas de *D. orthacanthos* y Chaimsohn *et al.* (2008) en *B. gasipaes*.

En sección transversal de la lámina foliar de las hojas de las plántulas se observa que la epidermis es monoestratificada en ambas superficies en *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana*, *G. undata*, *H. elegans*, *P. acuminata* y *W. praemorsa*, característica ésta que ya había sido señalada Valera (2005), Valera *et al.* (2007); Chaimsohn *et al.* (2008), Guevara y Garzón (2008) y Alvarado y Jáuregui (2011) en otras especies de palmeras. Estos autores, excepto los últimos,

coincidieron en el hecho de que las hojas de las especies consideradas en sus investigaciones eran glabras, a diferencia, en *W. praemorsa*, se observan tricomas no glandulares, multicelulares (con tres células), simétricos, no ramificados y uniseriados (Werker, 2000), distintos a los descritos por Alvarado y Jáuregui (2011), quienes los describieron como tectores, pluricelulares, hundidos y fuertemente lignificados para *A. butyracea* y *A. maripa*.

En las células epidérmicas en las hojas de las plántulas son rectangulares o cuadradas, estas últimas isodimétricas, en ambos casos con la pared externa convexa y en algunas, la interna, en forma de embudo, nunca engrosadas como las descritas por Alvarado y Jáuregui (2011) en *A. butyracea* y *A. maripa*. Estas características discrepan en parte de las observaciones de este mismo tejido realizada por Roth *et al.* (1986) quienes en *Bactris setulosa*, *Iriaratea cornuta*, *Syagrus* sp., *Geonoma* sp. y *G. simplicifrons* encontraron células pequeñas, con paredes externas gruesas y se coincide con ellos en que las de la cara abaxial fueron más grandes que en la adaxial. Chaimsohn *et al.* (2008), Leite y Scatena (2001) y Pérez y Rebollar (2003) las consideraron como angostas y rectangulares en *B. gasipaes*, *Sabal* y *Syagrus*, respectivamente, sin especificar a qué superficie se referían.

Las diferencias observadas en cuanto al GCyPc en ambas epidermis de las hojas de las plántulas, al compararlas con los resultados obtenidos por Alvarado y Jáuregui (2011) en *A. butyracea* y *A. maripa* podrían deberse a que éste tejido funciona como un mecanismo de protección ante la radiación solar a las que están sometidas las hojas. En esta investigación solo se incluyeron plántulas del sotobosque húmedo, donde esta condición de irradiación no está presente y por otra parte, Costa *et al.* (2006) y Guevara y Garzón (2008) encontraron que en *Phoenix dactylifera* y *D. orthacanthos*, respectivamente, estas mismas paredes fueron delgadas, lo cual atribuyeron a una característica anatómica de estas plantas o a la influencia del hábitat donde se desarrollaron. No se presentaron en la superficie abaxial de los eófilos células buliformes como las descritas por Chaimsohn *et al.* (2008) para *B. gasipaes* o las denominadas células de expansión observadas por Alvarado y Jáuregui (2011) en *A. butyracea* y *A. maripa*.

En las secciones transversales de las hojas de los eófilos de *Ch. pinnatifron*, *H. elegans*, *P. acuminata* y *W. praemorsa* los estomas se presentan

al mismo nivel de las células epidérmicas adyacentes, tal como los describió Guevara y Garzón (2008) para las hojas de *D. orthacanthos*. En el caso de *G. orbignyana* y *G. undata*, se observan algo elevados con respecto a éste tejido. Se podría pensar que en la ubicación de estas estructuras con respecto a las restantes células epidérmicas, ejerce algún efecto las condiciones bajo las cuales se desarrollan las plantas (Schoch *et al.*, 1980) y en el caso de las palmeras, Valera *et al.* (2007) al estudiar la anatomía foliar de plantas adultas de *S. mauritiiformis* sometida a distintas condiciones de irradiación observaron diferencias en cuanto a esta característica, dependiendo si se trataba de plantas cultivadas bajo condiciones de sombra o a plena exposición solar.

En las hojas de las plántulas, la hipodermis es uniestratificada, bien desarrollada y con las células cuadradas o rectangulares en ambas superficies de las láminas, excepto en *Ch. pinnatifrons* donde está ausente. Esto coincide con lo señalado por Guevara y Garzón (2008), Chaimsohn *et al.* (2008) y Alvarado y Jáuregui (2011) en *D. orthacanthos*, *B. gasipaes* y *A. butyracea* y *A. maripa*, respectivamente, quienes describieron este tejido como formado por una sola capa de células alargadas. Contrario a lo señalado por Tomlinson (1960), la hipodermis fue frecuente, aun cuando las hojas estudiadas provenían de plántulas de palmeras que se encontraban creciendo en sombra densa (sotobosque), debido a que según este autor, el desarrollo de este tejido es mayor en las especies de zonas áridas y en *Asterogyne martiana* y *A. spicata* lo observó, solamente en la superficie abaxial (Stauffer *et al.*, 2003).

Contrario a lo descrito para *A. butyracea* y *A. maripa* por Alvarado y Jáuregui (2011) en las especies incluidas en esta investigación, no se presenta el tejido clorofiliano diferenciado en parénquima en empalizada y esponjoso, sin embargo, según estos mismos autores, en este caso habría que considerar que la formación de folíolos bifaciales o equifaciales depende mayormente del estímulo ejercido por la luz y por otra parte la sombra producida por otras plantas adultas que crecían en el bosque, podrían impedir que la intensidad lumínica fuese la misma (Medina, 1986; Nikolaeva y Vlasova, 1990), además habría que considerar también que no todas las plántulas fueron colectadas en un mismo sitio del bosque, por lo tanto los efectos por factores ambientales podrían ser distintos (Ferreira Silva y de Vilhena, 2008). Todas las plántulas de las especies consideradas presentan en común que el arreglo del parénquima clorofiliano del mesofilo es compacto y

homogéneo, con células de formas variadas y con cloroplastos. Del mismo modo que fue descrito por Valera (2005); Valera *et al.* (2007); Chaimshon *et al.* (2008) y Guevara y Garzón (2008) en las hojas de *S. mauritiiformis*, *C. barbadensis*, *R. oleracea*, *D. orthacanthos* y *B. gasipaes* y a la vez coincidió con lo señalado por Tomlinson (1961) para las bactroides.

La presencia de elementos esclerenquimáticos en el mesofilo de las hojas de las plántulas, bien sea aislados, en pares o en grupos formando paquetes redondeados, fue también señalado por Chaimsohn *et al.* (2008) en las hojas de *B. gasipaes* y por Alvarado y Jáuregui (2011) en *A. butyracea* y *A. maripa* y a juicio de los primeros autores, estas estructuras y también las vainas esclerenquimáticas de los haces vasculares, son las que proporcionan resistencia al folíolo frente a fuerzas físicas, ya que su función es la de soporte de los tejidos de las láminas foliares de las palmeras. Del mismo modo, los idioblastos cilíndricos, en algunos casos conteniendo rafidios y presentes en el parénquima clorofiliano del mesofilo, también fueron descritos por Valera *et al.* (2007) en *S. mauritiiformis*.

Las nervaduras centrales en las láminas foliares de las plántulas se presentan prominentes hacia ambas superficies y en sección transversal se observa un gran desarrollo del esclerénquima, en forma de cilindro que encierra el haz único. De esta misma forma fue también descrito por Alvarado y Jáuregui (2011) para *A. butyracea* y *A. maripa* y Guevara y Garzón (2008) en *D. orthacanthos*. La diferencia con los resultados de ésta investigación es que en los eófilos éstas nervaduras presentaban un solo haz y en las especies estudiadas por estos autores, se presentaron varios haces y de diferentes tamaños, sin embargo habría que considerar que en las de otras investigaciones se trataba de hojas de plantas adultas. Los haces vasculares de las láminas incluidas en ésta investigación, se distribuyen de manera homogénea a lo largo de la sección transversal, tal como fueron descritos por Guevara y Garzón (2008) en *D. orthacanthos*.

La hipodermis no se observa en la sección transversal de la nervadura principal, distinto a los descritos por Valera *et al.* (2007) en *S. mauritiiformis* donde observaron este tejido en esta misma nervadura, donde el transcorte de la lámina tiene forma de “v” invertida, presentó varias capas de células, de mayor tamaño que las de la lámina y grupos de fibras con paredes de diferentes grosores.

CONCLUSIÓN

En el estudio anatómico de los eófilos de plántulas de *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana*, *G. undata*, *H. elegans*, *P. acuminata* y *W. praemorsa* se evidencian diferencias que podrían contribuir a identificar las especies consideradas en esta etapa temprana del desarrollo y colectadas en el Bosque húmedo en Río Claro, estado Lara.

En este sentido, en las secciones transversales de las láminas se puede considerar: La presencia de idioblastos solo en *Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana*, *P. acuminata* y *W. praemorsa*; los estomas ligeramente elevados por encima de las células epidérmicas adyacente en *G. orbignyana* y *G. undata*, los cuernos cuticulares en *H. elegans* y *W. praemorsa* y en esta última, los tricomas simples, no glandulares y uniseriados. Por otra parte, las fibras estuvieron presentes en *P. acuminata* (solitarias), *Ch. pinnatifrons* (en pares), *G. orbignyana* (en grupos de cuatro) y por último en *W. praemorsa* (grupos de fibras dispuestas en paquetes redondeados). La hipodermis se observó como una capa discontinua en *G. orbignyana*, *G. undata* y *P. acuminata*; continua en *W. praemorsa* y ausente en *Ch. pinnatifrons*.

En vista paradérmica, se observa que en la epidermis de las hojas de las seis especies estudiadas, las células presentaron las paredes rectas, excepto en *P. acuminata* donde fueron ligeramente sinuosas. Los estomas son de los tipos paracíticos (*H. elegans* y *P. acuminata*), tetracíticos (*G. undata*) o ambos (*Ch. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *W. praemorsa*).

Entre las características anatómicas foliares comunes para las seis especies se podría mencionar: Todas las láminas foliares son equifaciales, anfiestomáticas, con valores de densidad estomática, índice estomático y longitud de los estomas variables entre las especies y las superficies de la lámina.

LITERATURA CITADA

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

Brownlee, C. 2001. The long and short of stomatal density signals. *Trends in Plant Science* 6: 441-442.

Costa, N.; M. Aloufa e J. Lichston. 2006. Caracterização anatomica de *Phoenix dactylifera* L.

(Arecaceae) cultivada *in vitro* e *ex vitro*. Universidade Federal Rio Grande Do Norte. Brasil. (Tesis de Maestría). 86 p.

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

Fariñas, A.; D. Arrieche, A. Boada y D. Velásquez. 2003. Anatomía comparada de la lámina foliar de las especies de *Heliotropium* L. (Boraginaceae). *Interciencia* 28 (2): 1-17.

Ferreira, T. A. and W. Rasband. 2009. The ImageJ User Guide Version 1.47. NIH, Bethesda, United States of America.

Ferreira Silva, R. J. e R. C. de Vilhena Potiguara. 2008. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Bot. Bras.* 22 (4): 999-1014.

Glassman, S. 1972. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. *American Journal of Botany* 59 (8): 775-788.

García, M.; D. Jáuregui y E. Medina. 2008. Adaptaciones anatómicas foliares en especies de Angiospermas que crecen en la zona costera del estado Falcón (Venezuela). *Acta Botánica Venezuélica* 31 (1): 291-306.

Guevara, L. y P. Garzón. 2008. Morfoanatomía de órganos vegetativos aéreos en *Desmoncus orthocanthos* Mart. (Arecaceae, Arecoideae). *Ernstia* 18 (1): 7-18.

Henderson, A. y G. Galeano. 1996. *Euterpe, Prestoea, and Neonicholsonia* (Palmae) In: *Flora Neotropica*. The New York Botanical Garden Bronx, New York, United States of America 72: 1-90.

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

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

Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. New York, United States of America. 523 p.

- Leite, K. R. B. e V. L. Scatena. 2001. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) da chapada diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 1 (1): 3-14.
- Medina, E. 1986. Aspectos fisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales. El Bosque Nublado de Rancho Grande. *In: La Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional Henry Pittier. El ambiente físico, ecología y anatomía vegetal. Capítulo VII. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. p. 189-196.*
- Millán, B. and F. Kahn. 2010. Characterization of the leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Arecaceae). *Revista Peruana de Biología* 17 (1): 81-94.
- Maciel, N.; A. Mendoza y R. Valera. 2006. Germinación de tres palmeras del bosque húmedo de los estados Yaracuy y Lara. *Proceedings of Interamerican Society of Tropical Horticulture* 50: 133-137.
- Maciel, N. y A. Mendoza. 2011. Palmeras de la región Centroccidental de Venezuela: Diversidad y amenazas con relación al potencial ornamental. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 28 (Suplemento 1): 200-212.
- Nikolaeva, M. K. and M. P. Vlasova. 1990. Anatomic peculiarities, pigment composition and photosynthetic activity in broad bean leaves grown under different illumination. *Fiziologiya Rastenii* 37 (5): 928-936
- Pérez, M. y S. Rebolgar. 2003. Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de *Sabal* (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical* 51 (2): 333-334.
- Roth, I.; T. Mérida y H. Lindorf. 1986. Morfología y anatomía foliar de plantas de la Selva Nublada. *In: La selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional Henry Pittier. El ambiente físico, ecología y anatomía vegetal. Capítulo IX. Editor Otto Huber. Fondo editorial Acta Científica Venezolana. p. 205-241.*
- Salas, J.; M. E. Sanabria, D. Rodríguez, R. Valera y Y. H. de Fréitez. 2009. Anatomía foliar comparada de materiales genéticos de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Científica UDO Agrícola* 9 (3): 573-570.
- Schoch, P.; C. Zinsou and M. Sibi. 1980. Dependence of the stomatal index on environmental factors during stomatal differentiation in leaves of *Vigna sinensis* L. 1. Effect of light intensity. *Journal of Experimental Botany* 31 (5): 1211-1216.
- Stauffer, F.; C. Asnussen, A. Henderson and P. Endress. 2003. A revision of *Asterogyne* (Arecaceae-Arecoideae). *Brittonia* 55 (4): 326-356.
- Tomlinson, P. 1961. Anatomy of the monocotyledons. II. Palmae. Clarendon Press, Oxford, London, United Kingdom. 453 p.
- Tomlinson, P. 1990. The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford, London, United Kingdom. 492 p.
- Tomlinson, P.; J. Horn and J. Fisher. 2011. The anatomy of palms (Arecaceae-Palmae). University Press. Oxford, London, United Kingdom. 251 p.
- Tripplett, J. and B. Kirchoff. 1990. Lamine architecture and anatomy in the Heliconiaceae and Musaceae (Zingiberales). *Canadian Journal of Botany* 69: 887-900.
- Uhl, N. and J. Dransfield. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press Inc., Lawrence. United States of America. 160 p.
- Valera, R. 2005. Trasplante y crecimiento en vivero de las palmeras *Coccothrinax barbadensis*, *Roystonea oleracea* y *Sabal mauritiiiformis* bajo diferentes irradiancias. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado. Tesis de Maestría. 168 p.
- Valera, R.; N. Maciel, M. E. Sanabria y A. Mendoza. 2007. Efecto de la irradiancia sobre la anatomía foliar de *Sabal mauritiiiformis* (Krass) Grisebs & Wendl. *Revista Facultad de Agronomía (LUZ)* 24 (Suplemento 1): 141-147.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research* 31: 1-35.
- Wilkinson, H. 1979. The plant surface (mainly leaf). Stomata. *In: Anatomy of dicotyledons. C. R. Metcalfe and y L. Chalk (Eds.). Volume 1. 2^{ed}. Clarendon Press. Oxford, London, United Kingdom. p. 97-165.*