Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Universidad del Perú. Decana de América

Dirección General de Estudios de Posgrado
Facultad de Ciencias Biológicas
Unidad de Posgrado

Comparación foliar morfológica y anatómica entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal de *Astrocaryum carnosum* (Arecaceae)

TESIS

Para optar el Grado Académico de Magister en Botánica Tropical con mención en Taxonomía y Sistemática Evolutiva

AUTOR

Marinoli RIVAS CHAMORRO

ASESOR

Betty Gaby MILLÁN SALAZAR

Lima, Perú

2016



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

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

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

Referencia bibliográfica

Rivas, M. (2016). *Comparación foliar morfológica y anatómica entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal de Astrocaryum carnosum (Arecaceae)*. [Tesis de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

645

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIDAD DE POSGRADO

Exped. Nº 131-UPG-FCB-16

14.
101

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OPTAR AL GRADO ACADEMICO DE MAGÍSTER EN BOTÁNICA TROPICAL

Siendo las...9:10..... horas del día 16/05/16.....en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas, el Jurado Examinador presidido por:

Dr. Niels M. Valencia Chacón	e integrado por
Mg. Mery L. Suni Ninataype	(Miembro)
Dr. Manuel J. Marín Bravo	(Miembro)
Mg. Domingo Iparraguirre León	(Miembro)
Dra. Betty G. Millán Salazar	(Asesor)

Se reunió para la sustentación oral y pública de la Tesis para optar el Grado Académico de Magíster en Botánica Tropical con mención en Taxonomía y Sistemática Evolutiva, que solicitara la Bachiller Doña MARINOLI RIVAS CHAMORRO..

Después de darse lectura al Expediente Nº 131-UPG-FCB-2016, en el que consta haberse cumplido con todas las disposiciones reglamentarias, los señores miembros del Jurado, recepcionaron la exposición de la Tesis Titulada:

"COMPARACIÓN FOLIAR MORFOLÓGICA Y ANATÓMICA ENTRE EJES PRODUCIDOS POR SEMILLA Y EJES PRODUCIDOS POR RAMIFICACIÓN BASAL DE *Astrocaryum carnosum* (Arecaceae)", y formuladas las preguntas, éstas fueron absueltas por la graduando.

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIDAD DE POSGRADO

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
UNIDAD DE POST GRADO
SECRETARIA
Facultad de Ciencias Biológicas

Acto seguido el Jurado procedió a la votación la que dio como resultado el calificativo de: (18) Muy Bueno

A continuación el Presidente del Jurado recomienda que la Facultad proponga que la Universidad le otorgue el grado académico de Magíster en Botánicas Tropical con mención en Taxonomía y Sistemática Evolutiva a la Bachiller Marinoli Rivas Chamorro.

Siendo las 11:05 se levantó la Sesión, recibiendo la graduando las felicitaciones de los señores miembros del Jurado y público asistente.

Se extiende la presente Acta en Lima, a los 16 días del mes de mayo del año 2016.

Dr. Niels M. Valencia Chacón
Profesor Principal a D. E.
PRESIDENTE

Dra. Betty G. Millán Salazar
Profesora Principal a D.E.
ASESORA

Mg. Mery L. Suni Ninataype
Profesora Principal a T. C.
MIEMBRO

Mg. Domingo Iparraguirre León
Profesor Principal a T.C.
MIEMBRO

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE
SAN MARCOS
Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA
La Oficina General del Sistema de Bibliotecas y Biblioteca Central. Certifica que el autor donó su trabajo académico y se le emitió su constancia..

CONSTANCIA N° 0645

NOMBRES Y APELLIDOS Marinoli Rivas Chamorro

17/06/16
FECHA

FIRMA

Dr. Manuel J. Marin Bravo
Profesor Auxiliar a T.P.
MIEMBRO

U. N. M. S.
Oficina General del Sistema de Bibliotecas y Biblioteca Central
14 JUN 2016
RECIBIDO
Registro N° .....
Hora ..... Firma .....

AGRADECIMIENTOS

La tesis se realizó gracias a la beca otorgada por el Proyecto Europeo Colaborativo *"Impacto de cosecha de palmeras en bosques tropicales – PALMS"* Nro. 212631.

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

A la Dra. Betty Millán Salazar, Profesora Principal de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos e investigadora del Museo de Historia Natural, por su asesoramiento en el desarrollo de la tesis y por su amistad sincera, mi más sincera gratitud.

Al Dr. Jean-Christophe Pintaud, quién fue miembro del IRD y profesor Honorario de la UNMSM, por transmitirme el interés en las palmeras y motivarme a continuar con entusiasmo, muy agradecida.

Al Dr. Francis Kahn, Investigador Honorario del Museo de Historia Natural-UNMSM, por guiarme con rectitud en la redacción del manuscrito.

Al Mg. Miguel Machahua, colaborador del Museo de Historia Natural-UNMSM, por sus valiosas recomendaciones y por guiarme con paciencia, sinceramente agradecida.

A los miembros del Departamento de Gimnospermas y monocotiledóneas: Manuel Marín, Miguel Machahua, Nesly Ortega, Michael Bazán, Miguel Chocce, Margoth Acuña, Carlos Martel, Gabriela Ortiz, Richard Espinoza y Vanessa Bonilla, por su amistad.

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

A Dios, por estar siempre presente.

A mis padres, por su amor incondicional.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN……1
2. ANTECEDENTES……3
   2.1. Reproducción en plantas……3
   2.2. Multiplicación vegetativa en palmeras……..……3
      2.2.1. Implicancias del tipo de crecimiento en la taxonomía de las palmeras……..4
   2.3. Estructura de la anatomía de las palmeras……..7
   2.4. Generalidades del género *Astrocaryum*……...9
      2.4.1. Ecología y ramificación basal……...……...9
      2.4.2. Anatomía foliar……..……10
3. HIPÓTESIS……14
4. OBJETIVOS……15
   4.1. Objetivo general……..15
   4.2. Objetivos específicos……15
5. MATERIALES Y MÉTODOS……...16
   5.1. Área de estudio……...16
   5.2. Material de estudio……....19
      5.2.1. Especie estudiada……19
      5.2.2. Formas de crecimiento……20
      5.2.3. Fases de desarrollo……..20
   5.3. Diseño de muestreo, registro y análisis de datos……..20
      5.3.1. Muestreo seleccionado y parámetros morfológicos……20
      5.3.2. Muestreo seleccionado y parámetros anatómicos……..……....27
      5.3.3. Análisis estadístico……..……..28
6. RESULTADOS……..……31
   6.1. Análisis descriptivo……..……31
      6.1.1. Morfología foliar……..……31
         6.1.1.1. Eje producido por semilla en fase 1……..……31
         6.1.1.2. Eje producido por ramificación basal en fase 1……..31

6.1.1.3. Eje producido por semilla en fase 2……31
6.1.1.4. Eje producido por ramificación basal en fase 2……..34
6.1.1.5. Eje producido por semilla en fase 3……34
6.1.1.6. Eje producido por ramificación basal en fase 3……..37
6.1.2. Anatomía foliar……39
6.1.2.1. Eje producido por semilla en fase 1……39
6.1.2.2. Eje producido por ramificación basal en fase 1……..40
6.1.2.3. Eje producido por semilla en fase 2……44
6.1.2.4. Eje producido por ramificación basal en fase 2……..50
6.1.2.5. Eje producido por semilla en fase 3……51
6.1.2.6. Eje producido por ramificación basal en fase 3……..55
6.2. Análisis comparativo……61
6.2.1. Morfología foliar……61
6.2.2. Anatomía foliar……61
7. DISCUSIÓN……68
7.1. Sobre el método de muestreo y el número de muestras……68
7.2. Implicancias del tipo de crecimiento sobre la expresión de los caracteres morfológicos y anatómicos……68
7.2.1. Morfología foliar……68
7.2.1.1. Caracteres cualitativos……68
7.2.1.2. Caracteres cuantitativos……...69
7.2.2. Anatomía foliar……...71
7.2.2.1. Caracteres cualitativos……..71
7.2.2.2. Caracteres cuantitativos……...72
8. CONCLUSIONES……....75
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS……....76
10. ANEXOS……....82

ANEXO 1. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los cuatro parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1..……..82

ANEXO 2. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 12 parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2.……83

ANEXO 3. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 12 parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3...……..84

ANEXO 4. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 14 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1..…….85

ANEXO 5. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 14 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2……..86

ANEXO 6. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 14 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3…..……..87

ANEXO 7. Análisis de varianza de los cuatro parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1…...……..……..……..…….88

ANEXO 8. Análisis de varianza de 11 parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2..…..……..……..……..…….88

ANEXO 9. Prueba de Kruskal-Walis de un parámetro morfológico de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2…...……..……..……..…….89

ANEXO 10. Análisis de varianza de ocho parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3……..……...……..…….89

ANEXO 11. Prueba de Kruskal-Walis de cuatro parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3…...……..……..……..…….90

ANEXO 12. Análisis de varianza de siete parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1……..……..……..……..…….90

ANEXO 13. Prueba de Kruskal-Walis de siete parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1……..……..……..…91

ANEXO 14. Análisis de varianza de 12 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2...91

ANEXO 15. Prueba de Kruskal-Walis de dos parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2……92

ANEXO 16. Análisis de varianza de 12 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3……92

ANEXO 17. Prueba de Kruskal-Walis de dos parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3…..93

ANEXO 18. Artículo científico……..94

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Estructura de la anatomía foliar de palmeras en sección transversal (*Phoenix dactylifera*)……8

Figura 2. Sistema de ramificación basal en dos especies de la sección *Huicungo* del género *Astrocaryum* (*A. carnosum* y *A. huicungo*). ……11

Figura 3. Distribución de la sección *Huicungo* del género *Astrocaryum* (Arecaceae) en Perú. ……12

Figura 4. Localidades de evaluación y de colecta de muestras……17

Figura 5. Vista panorámica del valle del Alto Huallaga……18

Figura 6. *Astrocaryum carnosum*……21

Figura 7. Formas de crecimiento de los ejes de *Astrocaryum carnosum*……22

Figura 8. Fases de desarrollo de *Astrocaryum carnosum*……23

Figura 9. Ramificación basal en *Astrocaryum carnosum*……24

Figura 10. Trabajo de campo……25

Figura 11. Trabajo de laboratorio……30

Figura 12. *Astrocaryum carnosum* en fase 1. ……32

Figura 13. Eje producido por semilla de en fase 2. ……33

Figura 14. Eje producido por ramificación basal en fase 2……35

Figura 15. Eje producido por semilla en fase 3……36

Figura 16. Eje producido por ramificación basal en fase 3……38

Figura 17. Sección transversal de la lámina del eje producido por semilla en fase 1...41

Figura 18. Vista superficial de la lámina del eje producido por semilla en fase 1……..42

Figura 19. Sección transversal de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 1.....45

Figura 20. Vista superficial de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 1.....46

Figura 21. Sección transversal de la lámina del eje producido por semilla en fase 2…48

Figura 22. Vista superficial de la lámina del eje producido por semilla en fase 2……..49

Figura 23. Sección transversal de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 2.....52

Figura 24. Vista superficial de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 2.....53

Figura 25. Sección transversal de la lámina del eje producido por semilla en fase 3...56

Figura 26. Vista superficial de la lámina del eje producido por semilla en fase 3……..57

Figura 27. Sección transversal de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 3.....59

Figura 28. Vista superficial de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 3.....60

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Géneros de palmeras Tropicales Americanas dividido de acuerdo a sus patrones de ramificación y la prevalencia de especies cespitosas comparado con el número total de especies……...5

Tabla 2. Frecuencia de individuos cespitosos en especies de palmeras Amazónicas……...6

Tabla 3. Parámetros morfológicos..…….....26

Tabla 4. Parámetros anatómicos…….29

Tabla 5. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de cuatro parámetros morfológicos de la hoja para la fase 1 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal……..62

Tabla 6. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 12 parámetros morfológicos de la hoja para la fase 2 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal……..63

Tabla 7. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 12 parámetros morfológicos de la hoja para la fase 3 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal……64

Tabla 8. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para la fase 1 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal……65

Tabla 9. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para la fase 2 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal……66

Tabla 10. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para la fase 3 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal……...67

RESUMEN

La ramificación basal es considerada una tendencia evolutiva en las palmeras, las cuales han llegado a ocupar todos los ecosistemas tropicales. Por otro lado, la amplia variabilidad de los caracteres morfológicos es considerada uno de los problemas relacionados a la descripción y reconocimiento de especies en palmeras, algunos caracteres varían en función de la forma de crecimiento de los ejes producidos por semilla o por ramificación basal. En este contexto, el presente trabajo describe y compara la morfología y anatomía foliar entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 de la palmera *Astrocaryum carnosum*, con la finalidad de conocer como el tipo de crecimiento de los ejes, a partir de semilla o ramificación basal, influye en la expresión de los caracteres anatómicos y morfológicos. La evaluación y colecta de las muestras se realizó en cuatro localidades ubicadas en el valle del Alto Huallaga. En cada tipo de crecimiento se midieron cuatro parámetros morfológicos y 14 parámetros anatómicos para la fase 1; y 12 parámetros morfológicos y 14 parámetros anatómicos para las fases 2 y 3. Los resultados indican que en *Astrocaryum carnosum*, el tipo de crecimiento de los ejes, a partir de semilla o ramificación basal, no influye en la expresión de caracteres cualitativos morfológicos y anatómicos en las tres fases de desarrollo, pero si en la expresión de caracteres cuantitativos morfológicos y anatómicos, de los cuales el número de hojas, la longitud del pecíolo y el espesor del parénquima en empalizada muestran que cada forma de crecimiento produce ejes con adaptaciones propias que les permiten desarrollarse. Se discuten estas y otras diferencias en relación a su significancia ecológica y taxonómica.

Palabras claves: *Huicungo*, hábito cespitoso, ramificación basal.

ABSTRACT

The basal branching is considered a evolve evolutionary trend in the palms, which they have come occupy all tropical ecosystems. On the other hand, wide variability of morphological characters is considered one of the problems relation to description and recognition of species in palms, some characters vary in relation to growth form of axes produced by seed or by basal branching. In this context, the present work described and compared the leaf morphology and anatomy between axes produced by seed and basal branching in the phases of development 1, 2 and 3 of *Astrocaryum carnosum* palm, in order to know how the type of growth of the axes, by seed or basal branching, influences in the expression of anatomical and morphological characters. Assessment and collection of samples was carried out in four localities placed in Alto Huallaga valley. In each growth type were measured four morphological parameters and 14 anatomical parameters for phase 1; and 12 morphological parameters and 14 anatomical parameters for phases 2 and 3. Results show that in *Astrocaryum carnosum*, the growth form of the axes, by seed or basal branching, does not influences in expression of morphological and anatomical qualitative characters in the three phases of development, but influences in the expression of morphological and anatomical quantitative characters, from which number of leaves, length of petiole and thickness of spongy parenchyma show that each growth form produce axes with own adaptations that allow them to develop. We discuss these and others differences in relation to ecological and taxonomical significance.

Key words: *Huicungo*, caespitose habit, branching basal.

1. INTRODUCCIÓN

Las plantas clonales son abundantes en los bosques tropicales (Caballé 1994). Se han planteado muchas ventajas adaptativas del crecimiento clonal, tales como: la habilidad para una rápida colonización de espacios abiertos, alta competitividad y mayor sobrevivencia bajo condiciones ambientales adversas (Bond y Midgley 2001).

En las palmeras, el crecimiento clonal se da por ramificación basal, este proceso implica la producción de nuevos ejes a partir de yemas laterales ubicadas en la base del eje primario (Holttum 1955, Hallé *et al*. 1978, Tomlinson 1990). Un eje está formado por un vástago con raíces (Font Quer, 1982). La ramificación basal se presenta en un 33% de las especies de las palmeras de América tropical (Balslev *et al*. 2011), y las especies que lo desarrollan son denominadas cespitosas, siendo calificadas de solitarias las que no ramifican (Corner 1966). La ramificación basal es considerada una tendencia evolutiva en las palmeras, las cuales han llegado a ocupar todos los ecosistemas tropicales (Kahn y De Granville 1992), debido que contribuye a reducir su tasa de mortalidad (Svenning 2000) y porque favorece su establecimiento más eficiente a partir de pequeñas poblaciones, haciéndolos buenos colonizadores (Salm *et al*. 2007).

La sección *Huicungo* del género *Astrocaryum* abarca ocho especies cespitosas, las cuales tienen una única forma de vida (palmeras con hojas largas con tallo mediano o corto) y, sin embargo, su distribución alcanza una gran variedad de hábitats desde la región Sub Andina hasta la Amazonía baja (Kahn y Moussa 1994, Kahn 2008, Kahn y Millán 2013). Según Machahua *et al*. (2015) el proceso de ramificación basal en *Astrocaryum carnosum* de la sección *Huicungo* permite una explotación óptima del espacio y asegura la continuidad de la población en el tiempo.

Por otro lado, la amplia variabilidad de los caracteres morfológicos es considerada uno de los problemas relacionados a la descripción y reconocimiento de especies en palmeras, debido que algunas de estas variaciones han sido

usadas para separar especies; varios caracteres pueden variar en función de la forma de crecimiento de los ejes (Dransfield 1999). Según Svenning (2000) la producción de ejes por ramificación basal y a partir de semillas cumplen estrategias ecológicas diferentes. Es fundamental conocer toda la variabilidad de los caracteres morfológicos que presentan los individuos de una especie para realizar una identificación taxonómica confiable (Dransfield 1999).

En este contexto, el presente trabajo describe y compara la morfología y anatomía foliar entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal, en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 de la palmera *Astrocaryum carnosum*, con la finalidad de conocer como el tipo de crecimiento influye en la expresión de los caracteres anatómicos y morfológicos.

2. ANTECEDENTES

2.1. Reproducción en plantas

La reproducción en las plantas con flores son básicamente de dos formas: sexual y asexual (Fryxell 1957, Vallejo-Marín *et al*. 2010). La reproducción sexual consiste en la formación de un individuo genéticamente diferente al progenitor a través de la fusión de gametos y la producción de semillas; mientras la reproducción asexual consiste en la generación de un individuo genéticamente igual al progenitor a partir de células meristemáticas (Cook 1985, Klimĕs *et al*. 1997). El tipo más común de reproducción asexual en las plantas con flores es la multiplicación vegetativa, también conocido como crecimiento clonal o propagación vegetativa. La multiplicación vegetativa consiste en la producción de rametos vegetativos con potencial para quedar conectados a la planta parental (Fischer y Kleunen 2002) y son capaces de llevar una vida independiente si se separa de la planta progenitora (Cook 1985). Según Tiffney y Niklas (1985) la multiplicación vegetativa se presenta en aproximadamente el 70% de las angiospermas, más frecuente en las monocotiledóneas que en las dicotiledóneas, como un mecanismo de compensación por la ausencia del cambium (Holttum 1955). Debido a que los rametos producidos por multiplicación vegetativa, mantienen la conexión a la planta madre, presentan ventajas frente a los individuos producidos por semillas, tales como: la habilidad para una rápida colonización de espacios abiertos, alta competitividad y mayor sobrevivencia bajo condiciones ambientales adversas (Bond y Midgley 2001).

2.2. Multiplicación vegetativa en palmeras

En las palmeras la multiplicación vegetativa se da por ramificación basal y corresponde al modelo de crecimiento de Tomlinson, este proceso implica la producción de nuevos ejes a partir de yemas laterales ubicadas en la base del eje primario (Holttum 1955, Hallé *et al*. 1978, Tomlinson 1990). Este modelo se presenta en un 33% de las especies de las palmeras de América tropical (Balslev *et al*. 2011) y las especies que lo desarrollan son denominadas cespitosas, siendo calificadas de solitarias las que no ramifican (Corner 1966). Se ha diferenciado tres formas como se puede presentar una especie cespitosa: i) aquellas que producen una palmera con múltiples tallos (ej. *Astrocaryum jauari*, *Euterpe oleracea*, *Oenocarpus*

mapora, *Syagrus stratincola*); ii) aquellas que producen un solo tallo con muchos brotes basales (ej. *Astrocaryum ulei*, *Bactris simplicifrons*, *Oenocarpus minor*, *Wettinia augusta*) y; iii) aquellas que producen un solo tallo sin ramificación basal aparente (ej. *Geonoma brongniartti*, *G. macrostachys*, *Phytelephas macrocarpa*), pero que mantendrán su capacidad de ramificar basalmente (Balslev *et al*. 2011). El hábito cespitoso puede ser dominante o variable entre las especies de un género (tabla 1) y dentro de una misma especie (tabla 2).

Según Salm *et al*. (2007) la capacidad para producir nuevos brotes debería reducir la vulnerabilidad a ambientes extremos, ya que estas palmeras no dependen de un solo meristemo apical; por otra parte, las palmeras cespitosas son menos dependientes de la reproducción sexual y podrían, por lo tanto, establecerse más eficientemente a partir de pequeñas poblaciones, haciéndolos buenos colonizadores. Sin embargo, la proporción de especies de palmeras cespitosas es mayor en ambientes más cálidos y húmedos y menor en climas estacionales (Balslev *et al*. 2011).

La ramificación basal es considerada una tendencia evolutiva en las palmeras, debido a que es una forma de compensar el potencial de variación muy limitado de la estructura básica de las palmeras, mediante la multiplicación de la misma; así, las palmeras han realizado una radiación adaptativa muy completa ocupando todos los ecosistemas tropicales (Kahn y Granville 1992), se encuentran en los bosques tropicales, del dosel con palmeras grandes al sotobosque, con palmeras con tallo corto o subterráneo y formas miniaturizadas; también se encuentran en las sabanas y las vegetaciones semiáridas, con palmeras grandes, medianas, y palmeras tan reducidas que se confunden con las gramíneas (Kahn y Millán 1992, Kahn y Moussa 1994, Kahn y Ferreira 1995, Kahn 2008).

2.2.1. Implicancias del tipo de crecimiento en la taxonomía de las palmeras

La amplia variabilidad de los caracteres morfológicos es considerado uno de los problemas relacionados a la descripción y reconocimiento de especies en palmeras, ya que algunas de estas variaciones han sido usadas para separar especies; así tenemos que los caracteres que pueden ser usados fidedignamente para distinguir especies en un grupo de palmeras, podrían no ser fidedignos para

Tabla 1. Géneros de palmeras Tropicales Americanas dividido de acuerdo a sus patrones de ramificación y la prevalencia de especies cespitosas comparado con el número total de especies (Balslev *et al*. 2011).

Patrones de ramificación	Se indica entre paréntesis prevalencia de especies cespitosas comparado con el número total de especies (cespitosas/total)
Géneros que sólo producen especies solitarias	*Acrocomia* (0/6), *Aphandra* (0/1), *Asterogyne* (0/5), *Attalea* (0/64), *Barcella* (0/1), *Calyptrogyne* (0/16), *Calyptronema* (0/3), *Ceroxylon* (0/12), *Coccothrinax* (0/50), *Colpothrinax* (0/3), *Copernicia* (0/21), *Elaeis* (0/1), *Gastrococcos* (0/1), *Gaussia* (0/5), *Hemithrinax* (0/3), *Hexopetion* (0/2), *Iriartea* (0/1), *Itaya* (0/1), *Jubaea* (0/1), *Leucothrinax* (0/1), *Lytocaryum* (0/4), *Mauritia* (0/2), *Neonicholsonia* (0/1), *Parajubaea* (0/3), *Pseudophoenix* (0/4), *Roystonea* (0/10), *Sabal* (0/16), *Schippia* (0/1), *Thrinax* (0/3), *Washingtonia* (0/2), *Welfia* (0/1)
Géneros que producen especies solitarias y cespitosas	*Aiphanes* (11/30), *Allagoptera* (1/5), *Astrocaryum* (13/40), *Brahea* (3/10), *Butia* (2/17), *Chamaedorea* (20/108), *Chelyocarpus* (1/4), *Cryosophila* (2/10), *Dictyocaryum* (1/3), *Euterpe* (5/7), *Geonoma* (56/82), *Hyospathe* (4/6), *Leopoldinia* (2/3), *Manicaria* (1/2), *Oenocarpus* (3/9), *Pholidostachys* (1/4), *Phytelephas* (1/5), *Prestoea* (9/10), *Reinhardtia* (4/6), *Socratea* (1/4), *Syagrus* (17/51), *Synechanthus* (1/2), *Trithrinax* (3/4), *Wettinia* (4/21)
Géneros que sólo producen especies cespitosas	*Acoelorrhaphe* (1/1), *Ammandra* (1/1), *Bactris (76/76), Desmoncus (12/12), Iriartella* (2/2), *Lepidocaryum* (1/1), *Mauritiella* (4/4), *Raphia* (1/1), *Rhapidophyllum* (1/1), *Serenoa* (1/1), *Wendlandiella* (1/1), *Zombia* (1/1).

Tabla 2. Frecuencia de individuos cespitosos en especies de palmeras Amazónicas (Kahn y de Granville 1992).

Especies	% de individuos cespitosos
Astrocaryum carnosum	43
Astrocaryum gynacanthum	38
Bactris elegans	79
Bactris humilis	19
Bactris sphaeocarpa	71
Bactris monticola	40
Geonoma deversa	81
Geonoma maxima	81
Geonoma piscicauda	29
Oenocarpus mapora	49
Oenocarpus minor	21
Wettinia augusta	26

otros grupos, ejemplos de tales caracteres son aquellos relacionados a la forma de crecimiento (ej. forma de la hoja de las plántulas producidas por semillas y brotes producidos por ramificación basal), pecíolo (presente o ausente), disección de la lámina (entera o dividida regular o irregularmente), inflorescencia (número de órdenes de ramificación) y fruto (forma y color) (Dransfield 1999). Según Svenning (2000) la producción de ejes por ramificación basal es considerada una estrategia de crecimiento mientras que, la producción de ejes por semillas corresponde a una estrategia de propagación-dispersión.

Es fundamental conocer toda la variabilidad morfológica de los caracteres que presentan los individuos de una especie, relacionados a su forma de crecimiento, estadíos de desarrollo, entre otros, para realizar una identificación taxonómica confiable.

2.3. Estructura de la anatomía foliar de las palmeras

Según Tomlinson (1990) y Tomlinson *et al*. (2011) la estructura general de la anatomía foliar de las palmeras muestra los siguientes elementos (Fig. 1):

Epidermis.-

Las células epidérmicas se disponen en filas longitudinales, son angostas de paredes engrosadas y fuertemente cutinizadas. Se distinguen principalmente en dos tipos, células costales (ubicadas sobre las nervaduras) y las células intercostales (ubicadas entre las nervaduras).

El complejo estomático presenta principalmente dos componentes: las células de guardia y las células subsidiarias. Las células de guardia están a veces hundidas y las células subsidiarias son laterales y están usualmente al mismo nivel las paredes de las células de guardia.

Hipodermis.-

Está conformada por una o varias capas de células incoloras que se ubican debajo de la epidermis, las células hipodérmicas son usualmente más grandes que las células de la epidermis y a menudo presentan paredes más engrosadas que las células del mesófilo.

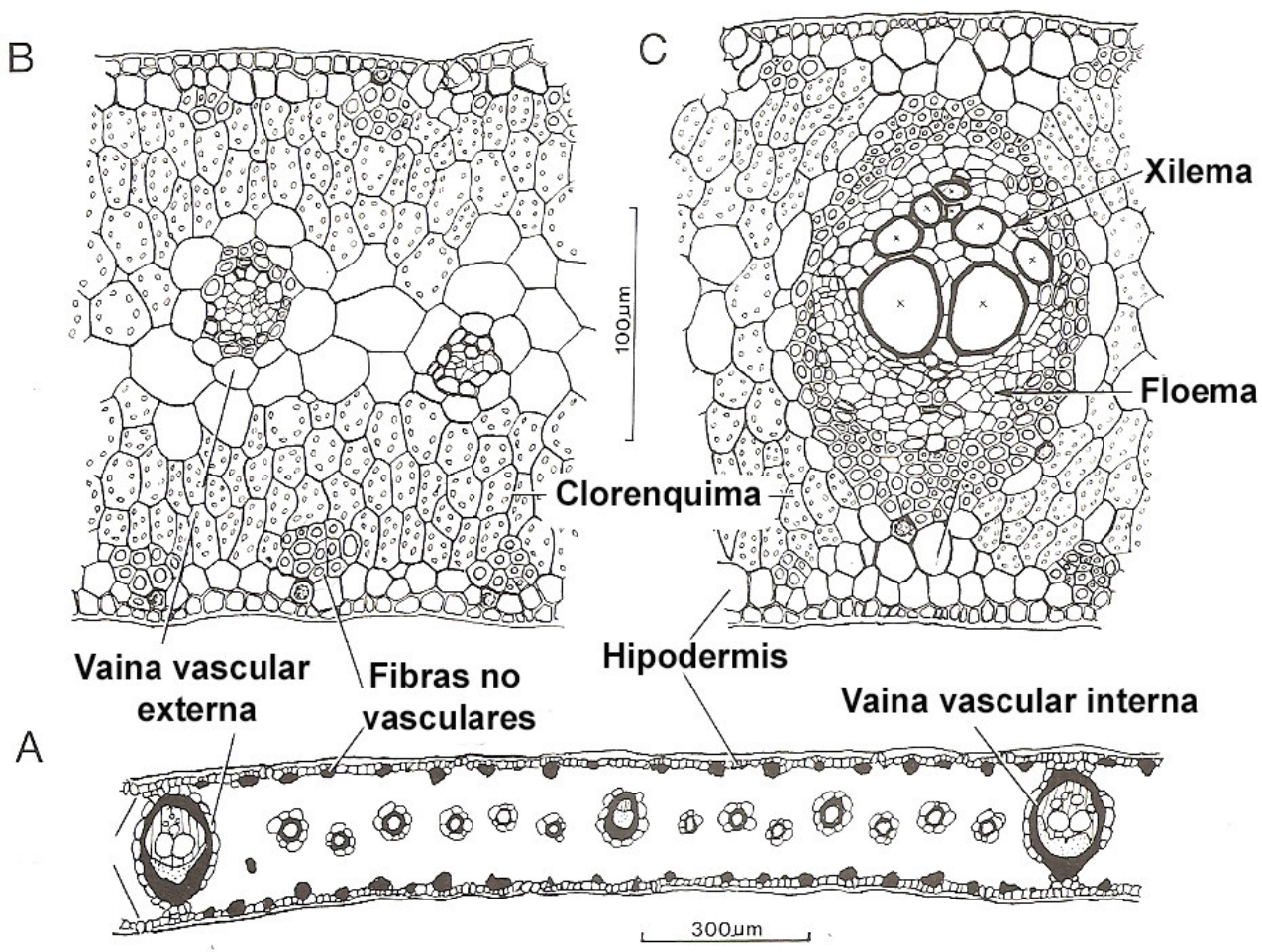

Figura 1. Estructura de la anatomía foliar de palmeras en sección transversal (*Phoenix dactylifera*). A) Lámina. B) Detalle del mesófilo y los haces vasculares menores. C) Detalle del haz vascular mayor. (Tomlinson 1990).

Mesófilo.-

El mesófilo presenta los siguientes componentes: clorénquima y fibras. El clorénquima está compuesto por células redondeadas de paredes delgadas. En muchas hojas las células son uniformemente isodiamétricas, pero en las hojas dorsiventrales se diferencia en células en empalizada. Las fibras no vasculares se encuentran en casi todas las hojas de las palmeras, están solitarias o en agregados formando paquetes. Las fibras individuales son muy largas y usualmente no lignificadas (Tomlinson 1961). La frecuencia y distribución de las fibras es bastante constante y es un carácter diagnóstico.

Haces vasculares.-

Los haces vasculares se encuentran formando nervaduras longitudinales y transversales. Las nervaduras longitudinales son paralelas al eje principal de la lámina o pinna y se encuentran conectadas por nervaduras transversales, con un espaciamiento y frecuencia diagnóstico para cada especie. Las nervaduras transversales a menudo tienen un curso irregular y conectan solo con las nervaduras de mayor tamaño.

2.4. Generalidades del género *Astrocaryum*

2.4.1. Ecología y ramificación basal

El género *Astrocaryum* comprende 40 especies (Kahn 2008) distribuidos desde América Central a Brasil y Bolivia, mayormente se encuentran debajo de los 1000 m de elevación, excepto *Astrocaryum faranae* que crece hasta los 1650 m en Perú (Kahn *et al*. 2011). Este género es comúnmente encontrado en la mayoría de ecosistemas tropicales de América del Sur y en los bosques del Atlántico y el Pacífico de Centro América. El género *Astrocaryum* abarca cinco formas de crecimiento de las ocho descritas para las palmeras (Balslev *et al*. 2011), desde grandes palmeras en la copa del bosque hasta pequeñas palmeras acaulescentes ocultas en la vegetación arbustiva semiárida (Kahn 2008); su alta diversidad, formas de vida y su común distribución en los ecosistemas tropicales han hecho que este género sea considerado como un modelo para estudiar la historia biogeográfica

de los Neotrópicos, ya que éste puede proveer luces dentro de la evolución de los géneros de las tierras bajas de la Amazonía (Roncal *et al*. 2013).

De acuerdo a un reciente estudio el sistema de ramificación basal en dos especies de *Astrocaryum* (*A. carnosum* y *A. huicungo*) está compuesto de un conjunto de rizomas cortos, unidos a través de conexiones delgadas, donde cada nuevo eje desarrolla su propio rizoma y sistema de raíces; así mismo nos muestra como de acuerdo al desarrollo del individuo cespitoso el sistema de ramificación basal cambia su estructura, el cual está constituido por un rizoma principal subterráneo en forma de saxofón y pequeños brotes o por dos o tres rizomas de igual tamaño en los individuos juveniles, y por varios rizomas de diferentes tamaños y formas que se encuentran muy cercanos entre ellos en los individuos adultos (Machahua *et al*. 2015) (Fig. 2).

La ramificación basal se presenta en 14 especies del género *Astrocaryum*, las cuales son denominadas cespitosas (Corner 1966) (Tabla 1), ocho de ellas pertenecen a la sección *Huicungo* (Balslev et al. 2011, Kahn y Millán 1992, 2009, 2013), las cuales presentan una única forma de vida (palmeras con hojas largas con tallo mediano o corto) y, sin embargo, su distribución alcanza una gran variedad de hábitat desde la región subandina hasta la Amazonía baja (Kahn y Moussa 1994, Kahn y Millán 1992, Kahn 2008, Kahn *et al*. 2011, Kahn y Millán 2013) (Fig. 3) . Según Machahua *et al*. (2015) el proceso de ramificación basal en *Astrocaryum carnosum* y *A. huicungo* de la sección *Huicungo* permite una explotación óptima del espacio y asegura la continuidad de la población en el tiempo.

La frecuencia de individuos cespitosos en el género *Astrocaryum* varía entre las especies, 85% para *A. huicungo* (Machahua *et al*. 2015), 38% para *A. gynacanthum* (Kahn y Granville 1992) y 62% para *A. urostachys* (Svenning 2000). Así mismo, el porcentaje de individuos cespitosos parece estar relacionado con factores ambientales, ya que Kahn y Granville (1992) y Machahua *et al*. (2015) reportaron respectivamente 43% y 75% de individuos cespitosos para *Astrocaryum carnosum*.

2.4.2. Anatomía foliar

Tomlinson (1961) da inicio al estudio anatómico del género *Astrocaryum*

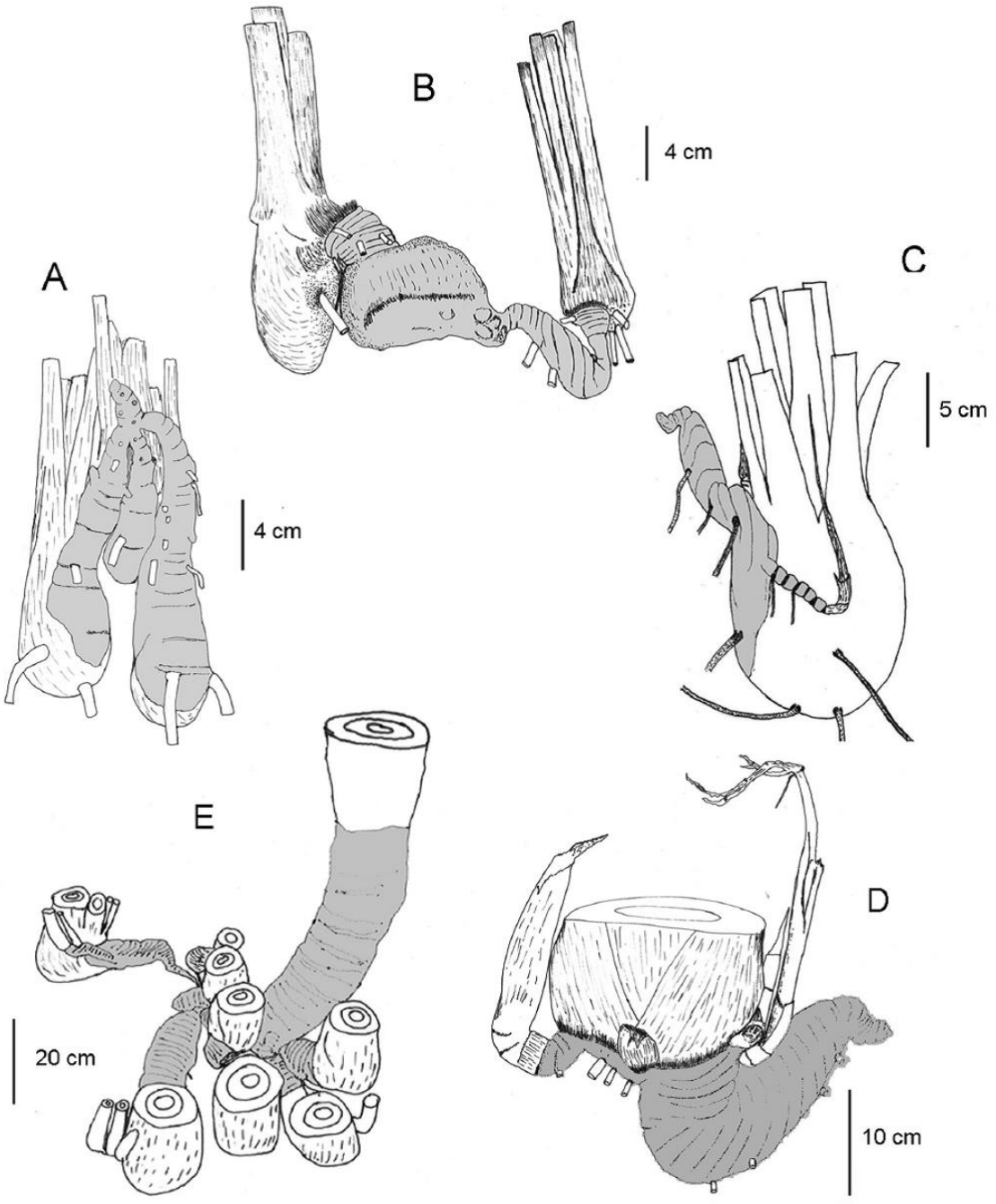

Figura 2. Sistema de ramificación basal en dos especies de la sección *Huicungo* del género *Astrocaryum* (*A. carnosum* y *A. huicungo*). A-C) En individuos juveniles. D-E) En individuos adultos. (Machahua *et al*. 2015).

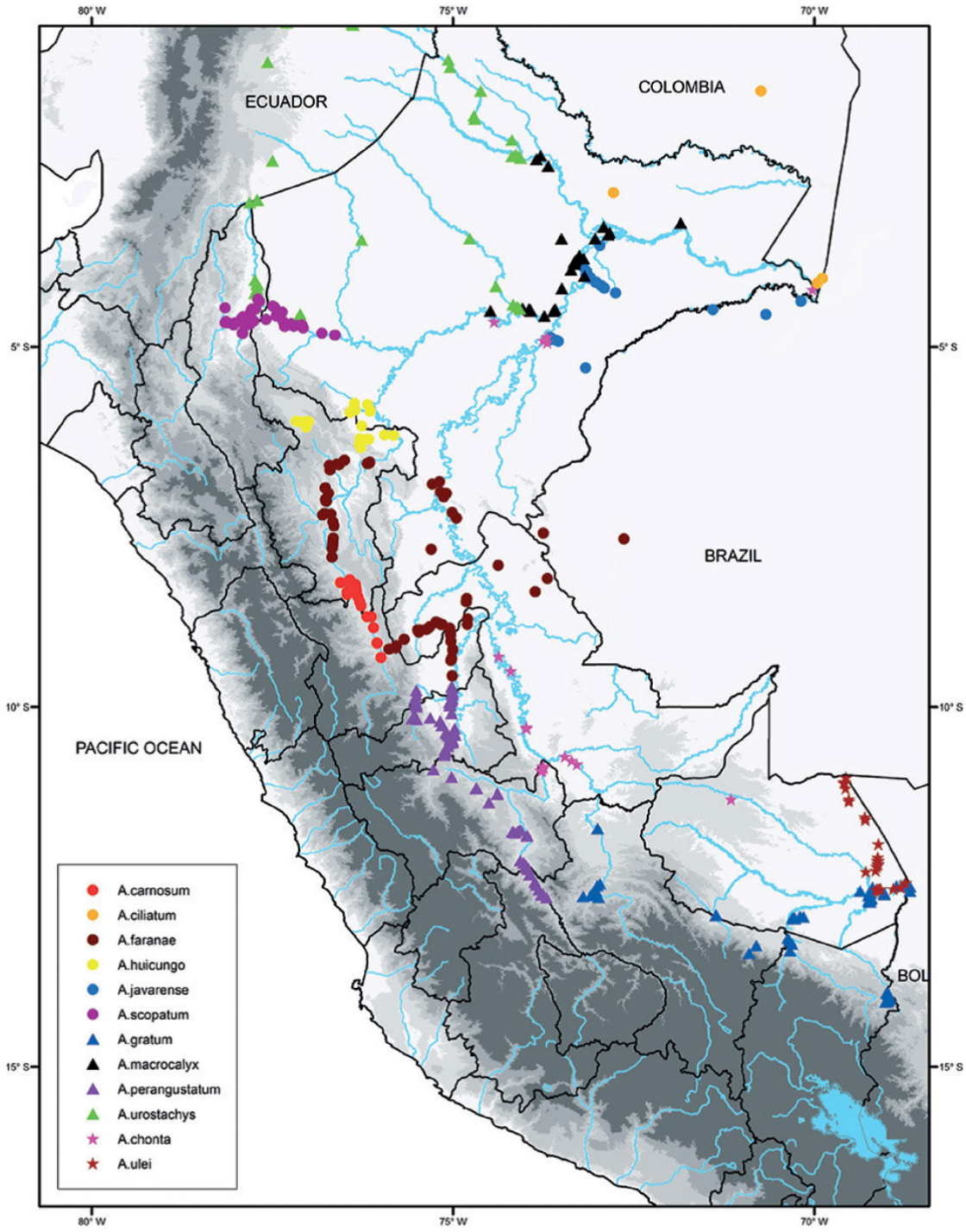

Figura 3. Distribución de la sección *Huicungo* del género *Astrocaryum* (Arecaceae) en Perú (Kahn *et al*. 2011).

describiendo la anatomía foliar de *Astrocaryum rostrarum* (=*Hexopetion mexicanum*), y *Astrocaryum sclerophyllum*. Schulter *et al*. (1993) mostraron que las hojas bilaterales de la especie rupícola, *Astrocaryum jauari,* están cubiertas con una capa gruesa de cera que las protege de la inundación. Henderson (2006) describe los caracteres de la anatomía foliar de *Astrocaryum alatum* (=*Hexopetion alatum*). Pintaud *et al*. (2008) corroboró una clara divergencia de *Astrocaryum mexicanum* y *A. alatum* del resto del género *Astrocaryum* en base a caracteres morfológicos y anatómicos, lo que permitió restablecer el género *Hexopetion* a partir de estas dos especies. Millán & Kahn (2010) describieron la anatomía foliar de 23 especies de *Astrocaryum* y dos especies del género *Hexopetion*, concluyendo que en *Astrocaryum* varios caracteres anatómicos de la lámina, nervadura principal y la vaina permiten diferenciar las especies entre sí, y elaborar una clave de identificación de las especies; así mismo también lograron identificar caracteres anatómicos que diferencian al género *Astrocaryum* del género *Hexopetion*. También se ha caracterizado la anatomía foliar y las propiedades fisicoquímicas de las fibras de *Astrocaryum chambira* (Rivas 2012, Marín *et al*. 2012).

Según Millán y Kahn (2010) la anatomía foliar de *Astrocaryum carnosum* en estadío plántula se caracteriza principalmente por presentar: estomas con seis células subsidiarias, cuatro laterales y dos terminales, estas últimas se encuentran superpuestas sobre las células subsidiarias laterales externas e internas; los paquetes de fibras no vasculares presentan forma arrosetada y redondeada dispuestas en hileras por encima de la hipodermis abaxial; así mismo de acuerdo al análisis fenético basado en caracteres anatómicos y morfológicos esta especie está asociada con *Astrocaryum faranae*, la cual es también una especie cespitosa que presenta individuos con hábito solitario.

3. HIPÓTESIS

En la ramificación basal los ejes quedan generalmente conectados a la planta madre, lo que permite un tipo de integración fisiológica con el eje parental. Tal condicion difiere de los ejes producidos por semillas los cuales se desarrollan independientemente de la planta madre. Por tanto el tipo de crecimiento de los ejes a partir de semilla o por ramificación basal influye en la expresión de los caracteres morfológicos y anatómicos.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Comparar la morfología y anatomía foliar entre ejes producidos por semilla y por ramificación basal en tres fases de desarrollo de *Astrocaryum carnosum* (Arecaceae).

4.2. Objetivos Específicos

- Caracterizar la morfología foliar de ejes producidos por semilla y por ramificación basal en las fases de desarrollo 1,2 y 3 de *A. carnosum*.
- Caracterizar la anatomía foliar de ejes producidos por semilla y por ramificación basal en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 de *A. carnosum*.
- Comparar parámetros cuantitativos morfológicos foliares entre los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 de *A. carnosum*.
- Comparar parámetros cuantitativos anatómicos foliares entre los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 de *A. carnosum*.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

Ubicación

La evaluación y colecta de las muestras se llevó a cabo en cuatro localidades ubicadas en el valle del Alto Huallaga (Figuras 4 y 5); dos pertenecientes a la región Huánuco: Tres de Mayo (8°28'46''S, 76°21'18''O, 514 msnm; Distrito Cholón, Provincia Marañón) y La Banda (8°28'23''S, 76°20'03''O, 503 msnm; Distrito Cholón, Provincia Marañón), y dos para la región San Martín: Tomás (8°25'30''S, 76°29'51''O, 542 msnm; Distrito Uchiza, Provincia Tocache) y Puerto Rico (8°33'54''S, 76°16'47''O, 510 msnm; Distrito Nuevo Progreso, Provincia Tocache).

Clima

Según las zonas de vida del Perú (Tosi 1960), las localidades de muestreo pertenecen a un Bosque Tropical Húmedo, con precipitación pluvial anual promedio de 1340 mm y temperatura anual promedio de 25,0 °C (GTZ *et al*. 2008).

Geomorfología

El área de muestreo corresponde a un valle de sedimentación fluvialuvial, constituido por áreas relativamente planas, donde se encuentran las terrazas bajas (aprox. 400 m) inundables con diferentes sistemas de drenaje. Se encuentra próxima a los márgenes del río Huallaga y sujeta a inundaciones periódicas (PRODATU *et al*. 2006, GTZ *et al*. 2008).

Vegetación

La vegetación se caracteriza por presentar árboles que no superan los 30 m, también se encuentran algunas especies de palmeras arbóreas como: *Euterpe precatoria*, *Mauritia flexuosa*, *Socratea exhorriza*, *Oenocarpus s*p, *Bactris sp*. Se caracteriza además por la presencia de bosques con diferentes grados de intervención debido al impacto de la agricultura y el establecimiento de pastura para la crianza de ganado vacuno (BIODAMAZ 2006).

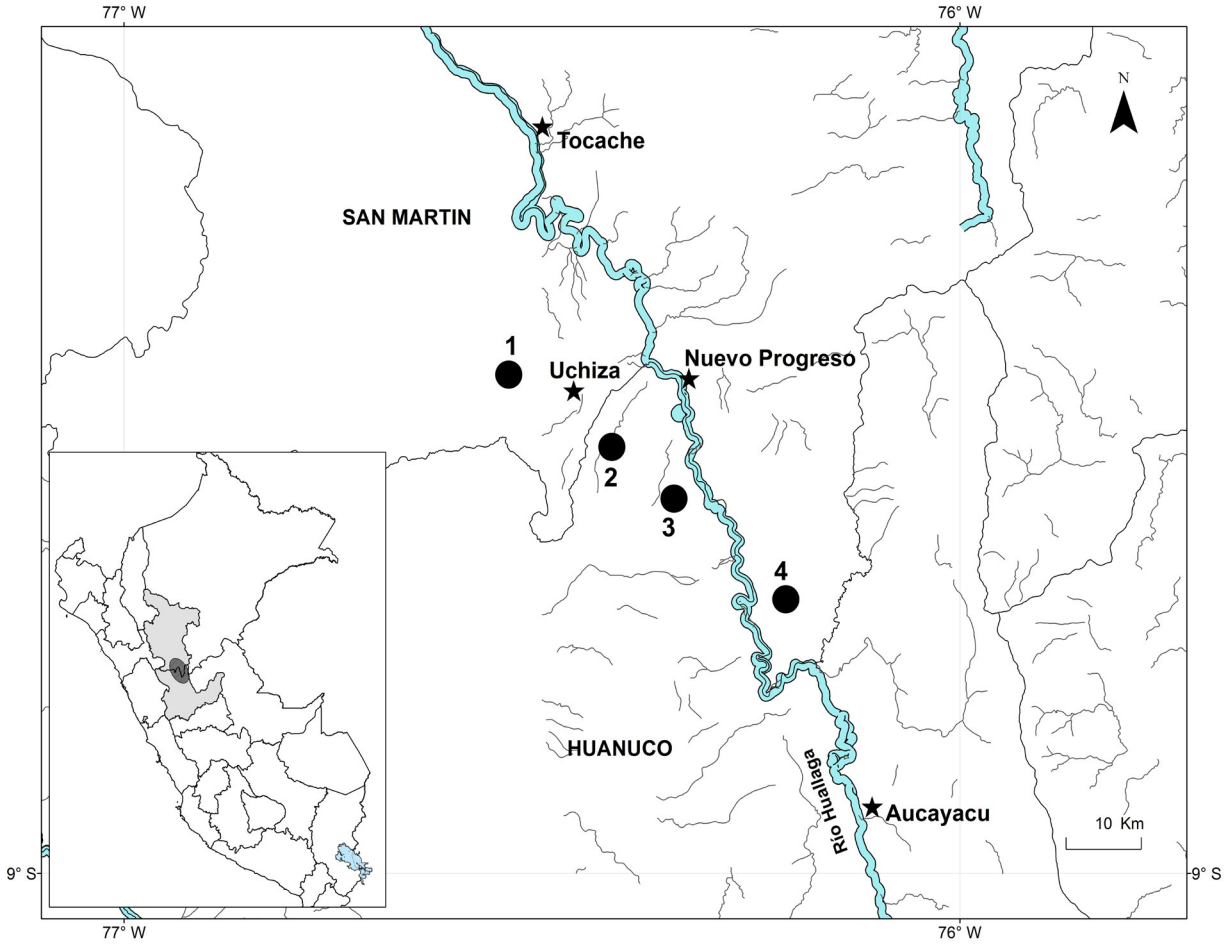

Figura 4. Localidades de evaluación y de colecta de muestras: Tomas (1), Tres de Mayo (2), La Banda (3) y Puerto Rico (4).



Figura 5. Vista panorámica del valle del Alto Huallaga.

5.2. Material de estudio

5.2.1. Especie estudiada

Astrocaryum carnosum F. Kahn & B. Millán (Subgénero: *Monogynanthus*; Sección: *Huicungo*; Subsección: *Huicungo*) (Kahn y Millán 1992, Kahn y Moussa 1994, Kahn 2008), es una palmera cespitosa; subacaulescente o con tallo hasta 2 m de alto, 18 cm de diámetro, inerme con cicatrices foliares prominentes, vainas de las hojas muertas persistentes en la parte superior. *Hojas* 8–12, hasta 750 cm de largo; *vaina* hasta 150 cm de largo, densamente setosa, márgenes fibrosos, cara abaxial con aguijones densos, de color negro, fulvo-tomentosos, hasta 20 cm de largo; *pecíolo* hasta 120 cm de largo, con aguijones 3–6 cm de largo, más o menos dispuestos en grupos; *raquis* 300–630 cm de largo, tomentoso marrón-rojizo con setas negras y aguijones negros aplanados, hasta 35 cm de largo en la parte proximal; *pinnas* 85–120 por lado, regularmente dispuestas en un mismo plano; pinna proximal 61–124 cm de largo, 1–2,5 cm de ancho; pinna medial 80–144 cm de largo, 4–6 cm de ancho; pinna apical 28–60 cm de largo, 2,5–7,5 cm de ancho. *Inflorescencia* e infrutescencia erguidas; *prófilo* hasta 100 cm de largo, aplanado, densamente setoso, marrón claro a oscuro; *bráctea peduncular* hasta 100 cm, densamente cubierta de setas de color marrón claro en la parte proximal, otras más rígidas entremezcladas con aguijones de color marrón oscuro en los dos tercios distales; *pedúnculo* hasta 170 cm de largo, con pocos aguijones; *raquis* 15–40 cm de largo, *raquillas* numerosas, parte proximal glabra, parte distal con las flores estaminadas, una sola flor pistilada en el punto de inserción de la raquilla en el raquis. *Flor estaminada* con 3 *sépalos* pequeños, 0,7 - 1,2 mm de largo; *pétalos* 3, de color marrón, 2,7 - 3,0 mm de largo; estambres 6; *pistilodio* pequeño, tripartido. *Flor pistilada*, *cáliz* tubular, levemente tridentado, 10,8 - 13,4 mm de largo, hirsuto, con muchos aguijones amarillos a marrón, 1–3 mm de largo; *corola* subigual o levemente más corta que el cáliz, oblonga a tubular, 10,8 - 12,4 mm de largo, cubierta de aguijones de color marrón a negro; *anillo estaminodial* entero, membranáceo, 6-dentado. *Fruto* turbinado, 3,5–4,2 cm diámetro, 6,6–7,4 cm de largo incluyendo el rostro, 0,8–1,1 cm de largo; epicarpo con tomento marrón, con aguijones flexuosos, negros; mesocarpo anaranjado, muy carnoso en la madurez (Fig. 6).

Distribución: Es una especie endémica del Perú (Millán 2006). Se distribuye en la región occidental de la cuenca amazónica en el valle del Alto Huallaga, desde Tocache a Tingo María (Kahn y Millán 1992, Kahn 2008, Kahn *et al*. 2011).

5.2.2. Formas de crecimiento

Astrocaryum carnosum genera nuevos ejes a partir de dos formas de crecimiento:

1. Por semilla: los ejes son generados a partir de la germinación de la semilla, por tanto se desarrollan independientemente de la planta madre (Fig. 7A).

2. Por ramificación basal: los ejes son generados a partir de yemas laterales en la base del tallo primario, los cuales quedan unidos a la planta madre por su rizoma (Fig. 7B).

5.2.3. Fases de desarrollo

Durante el desarrollo de *Astrocaryum carnosum*, luego de germinar, las hojas de la palmera pasan por varias etapas de transformación (Tomlinson 1990). La fase 1 corresponde a las plántulas con hojas de lámina entero bífido (Fig. 8A), la fase 2 a los juveniles de hojas irregularmente pinnadas con 2 a 6 pares de pinnas (Fig. 8C) y la fase 3 a los juveniles de hojas con lámina irregularmente pinnadas con 7 a 21 pares de pinnas (Fig. 8B). Transformaciones similares se observan durante el desarrollo de los ejes producidos por ramificación basal.

5.3. Diseño de muestreo, registro y análisis de datos

5.3.1. Muestreo seleccionado y parámetros morfológicos

Se establecieron 30 cuadrantes de 20x20 m, para lo cual se eligió una palmera adulta como base de una esquina cuadrante y se consideró una distancia mínima de separación entre cuadrantes de 40 m (Anthelme *et al*. 2010). Los cuadrantes fueron distribuidos de la siguiente manera: 10 cuadrantes en la localidad Tres de Mayo, 5 cuadrantes en La Banda, 5 cuadrantes en Tómas y 10 cuadrantes en Puerto Rico.

Para asegurar que un eje es producido por ramificación basal se desenterró el mismo hasta encontrar la conexión de este con la planta madre (Fig. 9).



Figura 6. *Astrocaryum carnosum*. A) Hábito cespitoso. B) Infrutescencia erguida. C) Fruto y endospermo solido (corte transversal).

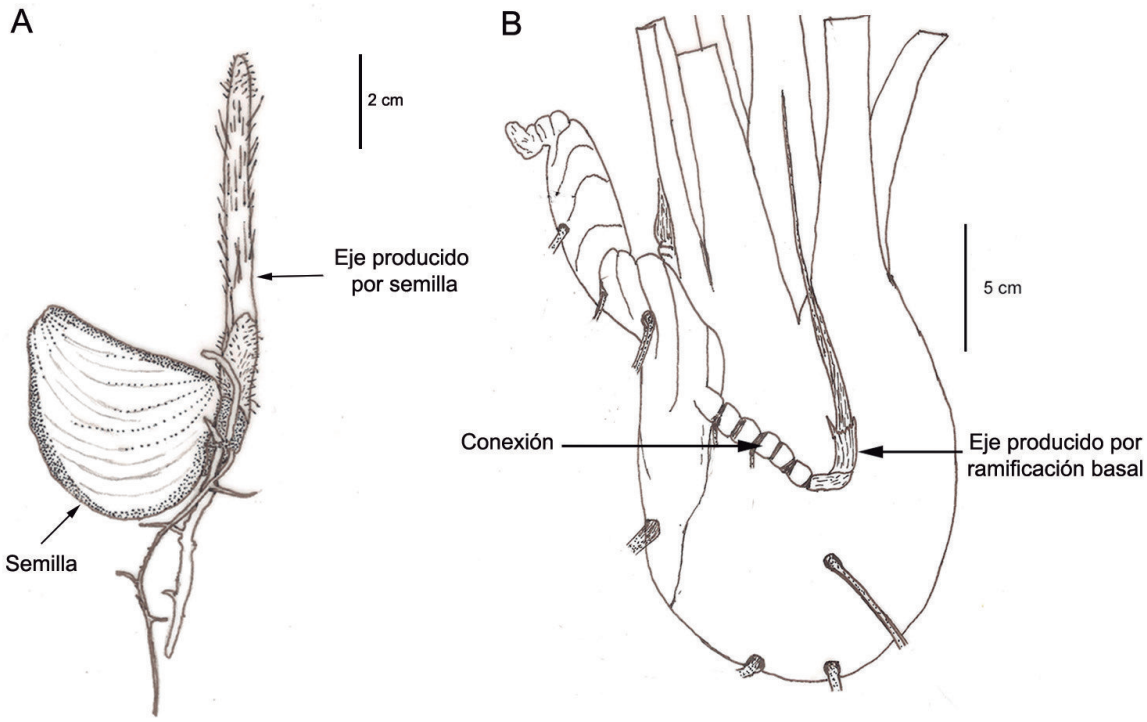

Figura 7. Formas de crecimiento de los ejes de *Astrocaryum carnosum*. A) Eje producido por semilla. B) Eje producido por ramificación basal. (Machahua, 2015)

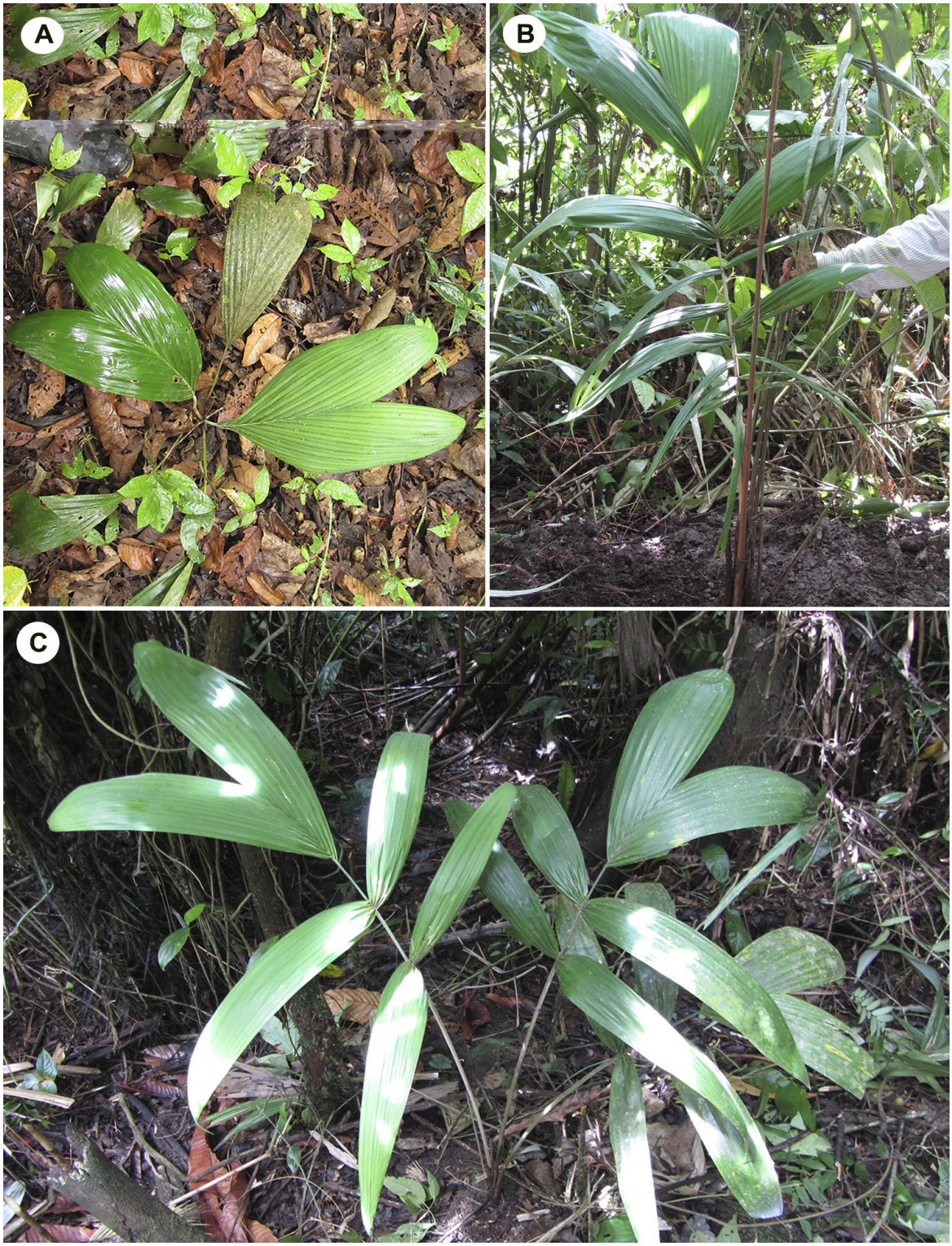

Figura 8. Fases de desarrollo de *Astrocaryum carnosum*. A) fase 1. B) fase 3. C) fase 2.

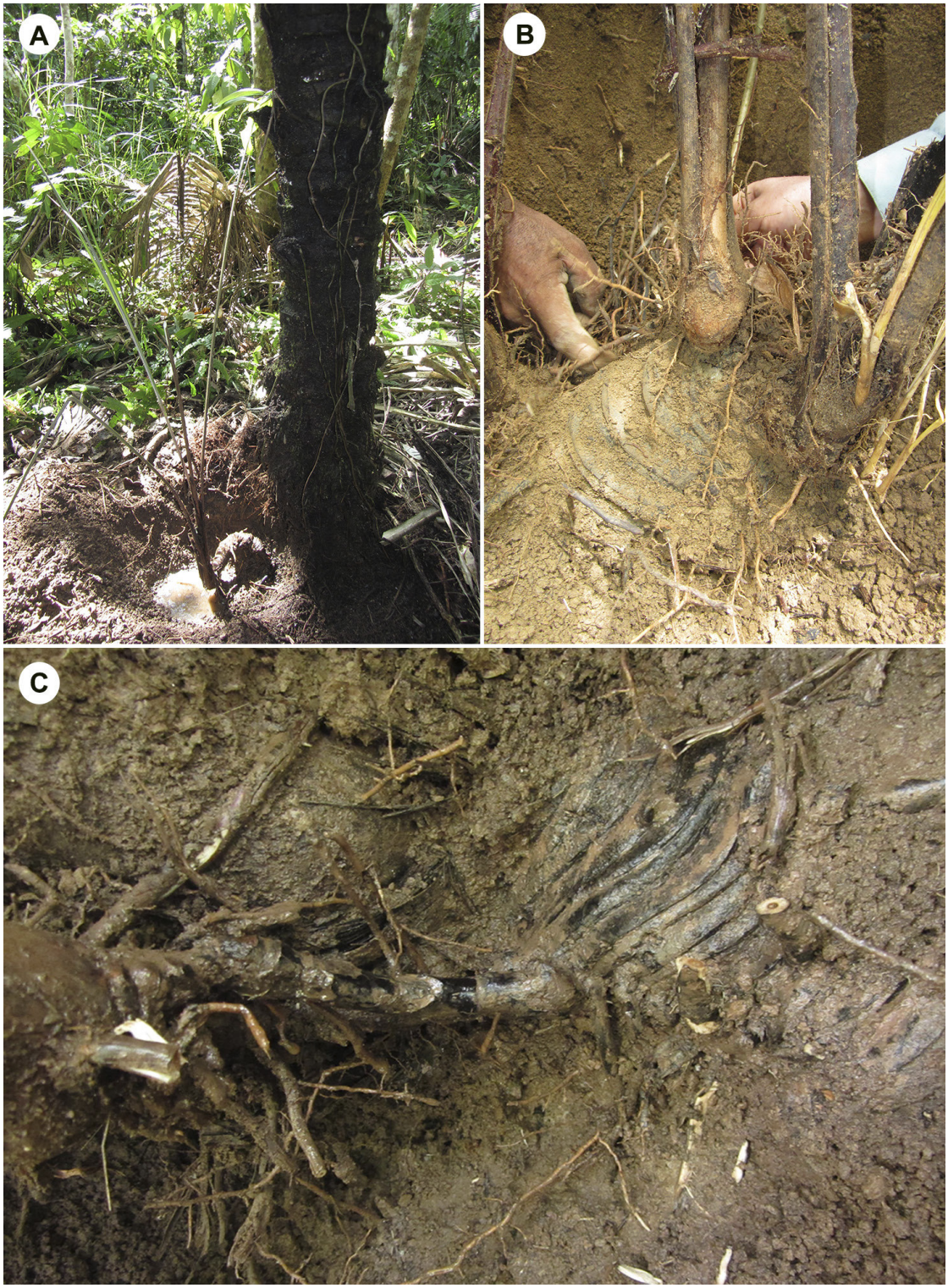

Figura 9. Ramificación basal en *Astrocaryum carnosum*. A) eje en fase 3 conectado a la planta madre. B-C) Detalle de la conexión de un eje al rizoma de la planta madre.

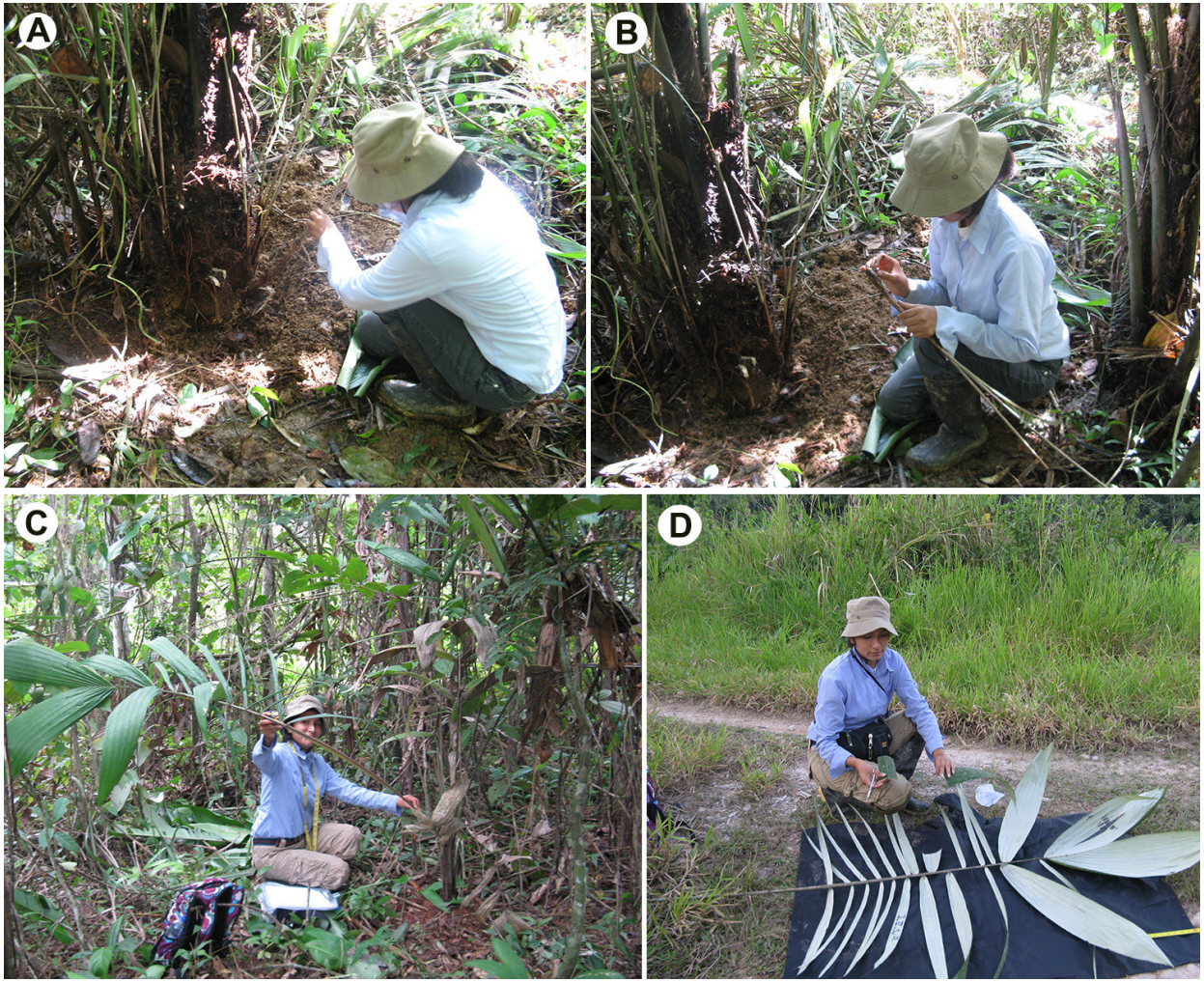

Figura 10. Trabajo de campo. A-C) Medición de parámetros morfológicos. D) Toma de muestras para estudio anatómico.

Tabla 3. Parámetros morfológicos considerados en el registro de

Fase	Caracteres morfológicos	Descripción
1	Número de hojas	de un eje
	Largo del pecíolo (cm)	de una hoja de un eje
	Largo de la lámina (cm)	de una hoja de un eje
	Ancho de la lámina (cm)	de una hoja de un eje
2 y 3	Número de hojas	de un eje
	Largo del pecíolo (cm)	de una hoja de un eje
	Largo de la lámina (cm)	de una hoja de un eje
	Largo pinna basal (cm)	de una hoja de un eje
	Ancho pinna basal (cm)	de una hoja de un eje
	Número nervaduras pinna basal	de una hoja de un eje
	Largo pinna media (cm)	de una hoja de un eje
	Ancho pinna media (cm)	de una hoja de un eje
	Número nervaduras pinna media	de una hoja de un eje
	Largo pinna apical (cm)	de una hoja de un eje
	Ancho pinna apical (cm)	de una hoja de un eje
	Número nervaduras pinna apical	de una hoja de un eje

Para la fase 1, los ejes producidos por semilla se hallaron en los 30 cuadrantes establecidos. Sin embargo, los ejes producidos por ramificación basal solo se hallaron en cinco de los 30 cuadrantes establecidos, los cuales están distribuidos en la localidad Tres de Mayo. Por tanto, solamente en estos cinco cuadrantes se evaluaron ambos tipos de ejes. Se midieron cuatro parámetros morfológicos (Tabla 3).

Para la fase 2 y 3, los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal fueron evaluados en los 30 cuadrantes establecidos. Para cada fase se midieron 12 parámetros morfológicos (Tabla 3, fig. 10A-C).

5.3.2. Muestreo seleccionado y parámetros anatómicos

De los ejes muestreados en la evaluación morfológica, se tomaron secciones de la pinna media (Fig. 11D); para la fase 1, de 5 ejes producidos por semilla y 5 ejes producidos por ramificación basal, evaluados en cinco cuadrantes distribuidos en la localidad de Tres de Mayo; y para las fases 2 y 3 de 10 ejes producidos por semilla y 10 ejes producidos por ramificación basal, evaluados en 3 cuadrantes en la localidad Tres de Mayo, 2 cuadrantes en La Banda, 2 cuadrantes en Tomás y 3 cuadrantes en Puerto Rico.

Las secciones fueron fijadas en solución FAA (formol, ácido acético, alcohol etílico). Se realizaron cortes transversales a mano alzada y raspados para obtener la epidermis abaxial (Johansen 1940, Martens y Uhl 1980, D' Ambrogio 1986, Millán y Kahn 2010), los cuales pasaron por un proceso de aclarado con hipoclorito de sodio (4%). La tinción fue realizada con safranina al 1% y el montaje con gelatina fenicada (Fig. 11A-E). Se prepararon tres láminas por muestra.

Se registraron datos cuantitativos de 14 parámetros anatómicos (Tabla 4). Se realizaron tres réplicas de las mediciones por muestra. Las mediciones anatómicas se realizaron con el programa Leica LAS (Leica Microsystems 2013), usando un microscopio binocular de luz Leica DM-500 con una cámara digital incorporada ICC-50 (Fig. 11F).

5.3.3. Análisis estadístico

Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS Statistics 20.0®. Se procedió en dos pasos: i) se evaluó la distribución normal de las variables por medio de la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov ($p< 0,05$); ii) se determinaron los parámetros que presentan una diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal para las fases 1, 2 y 3; aplicando el análisis de varianza (ANOVA) para los parámetros que presentaron distribución normal ($p< 0,05$) y la prueba de Kruskal Wallis ($p< 0,05$) para los parámetros que no presentaron distribución normal.

Tabla 4. Parámetros anatómicos considerados en el registro de datos para las fases 1, 2 y 3.

Espesor de la lámina foliar (µm)
Espesor de la epidermis adaxial (µm)
Espesor de la epidermis abaxial (µm)
Espesor de la hipodermis adaxial (µm)
Espesor de la hipodermis abaxial (µm)
Espesor del parénquima clorofiliano en empalizada (µm)
Espesor del parénquima clorofiliano esponjoso (µm)
Largo del paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial (µm)
Ancho del paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial (µm)
Largo del paquete de fibras no vasculares ubicados en el parénquima en empalizada (µm)
Ancho del paquete de fibras no vasculares ubicados en el parénquima en empalizada (µm)
Número de capas del parénquima clorofiliano en empalizada
Número de capas del parénquima clorofiliano esponjoso
Densidad estomática

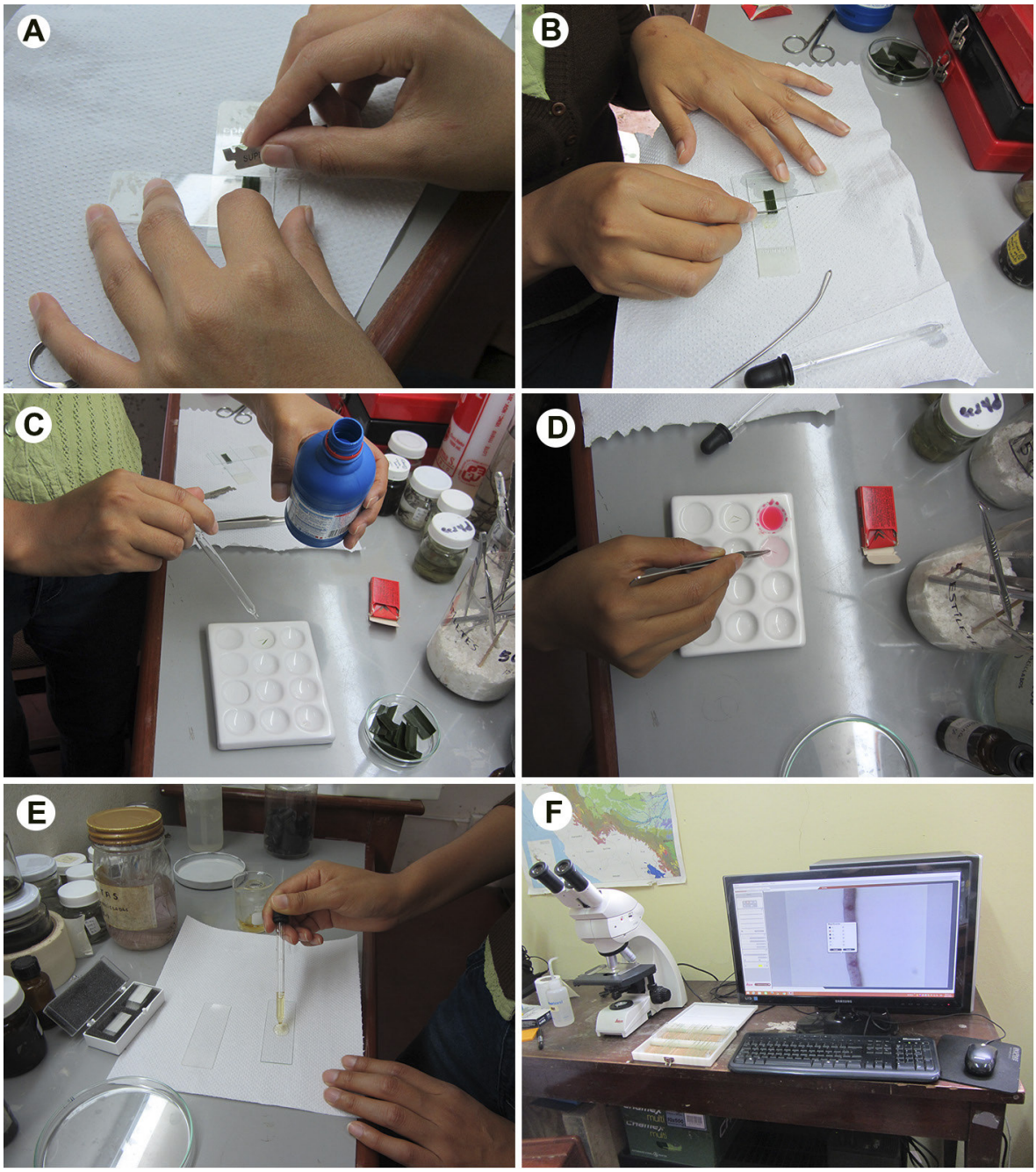

Figura 11. Trabajo de laboratorio. A) Corte transversal a mano alzada. B) Raspado de la epidermis. C) Aclarado con hipoclorito de sodio. D) Tinción con safranina. E) Montaje con gelatina fenicada. F) Microscopio binocular de luz con cámara digital incorporada.

6. RESULTADOS

6.1. Análisis descriptivo

6.1.1. Morfología foliar

6.1.1.1. Eje producido por semilla en fase 1 (Fig. 12A)

La morfología foliar se caracteriza por presentar: vaina con indumento color ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial y margen fibroso con setas negras; pecíolo de 12,0 – 39,5 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo que se encuentra por secciones y aguijones negros presentes o ausentes; lámina entera bífida de 16,5 – 47,7 cm de longitud y de 6,0 – 17,0 cm de ancho con indumento color blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes.

6.1.1.2. Eje producido por ramificación basal en fase 1 (Fig. 12B)

La morfología foliar se caracteriza por presentar: vaina con indumento color ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial y de margen fibroso con setas negras; pecíolo de 22,0 – 52,0 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo que se encuentra por secciones y aguijones negros presentes o ausentes; lámina entera bífida de 17,5 – 35,0 cm de longitud y de 8,5 – 12,5 cm de ancho con indumento color blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes.

6.1.1.3. Eje producido por semilla en fase 2 (Fig. 13)

La morfología foliar se caracteriza por presentar: vaina con indumento color ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial y margen fibroso con setas negras; pecíolo de 33,0 – 93,5 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo que se encuentra por secciones y aguijones negros presentes o ausentes de 3,1 – 5 cm de longitud; raquis de 24,4 - 70.0 cm de longitud con indumento color ferrugíneo-grisáceo, con presencia o ausencia de setas negras, aguijones negros presentes o ausentes de 3,4 - 5 cm; lámina de 27,5 – 104,0 cm de longitud con indumento color blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes, pinna basal de 30,0 – 76,0 cm de longitud y 1,7 – 12,2 cm de ancho con 1 – 7 nervaduras principales, pinna media de 30,5 – 71,5 cm de longitud y 1,4 – 11,6 cm

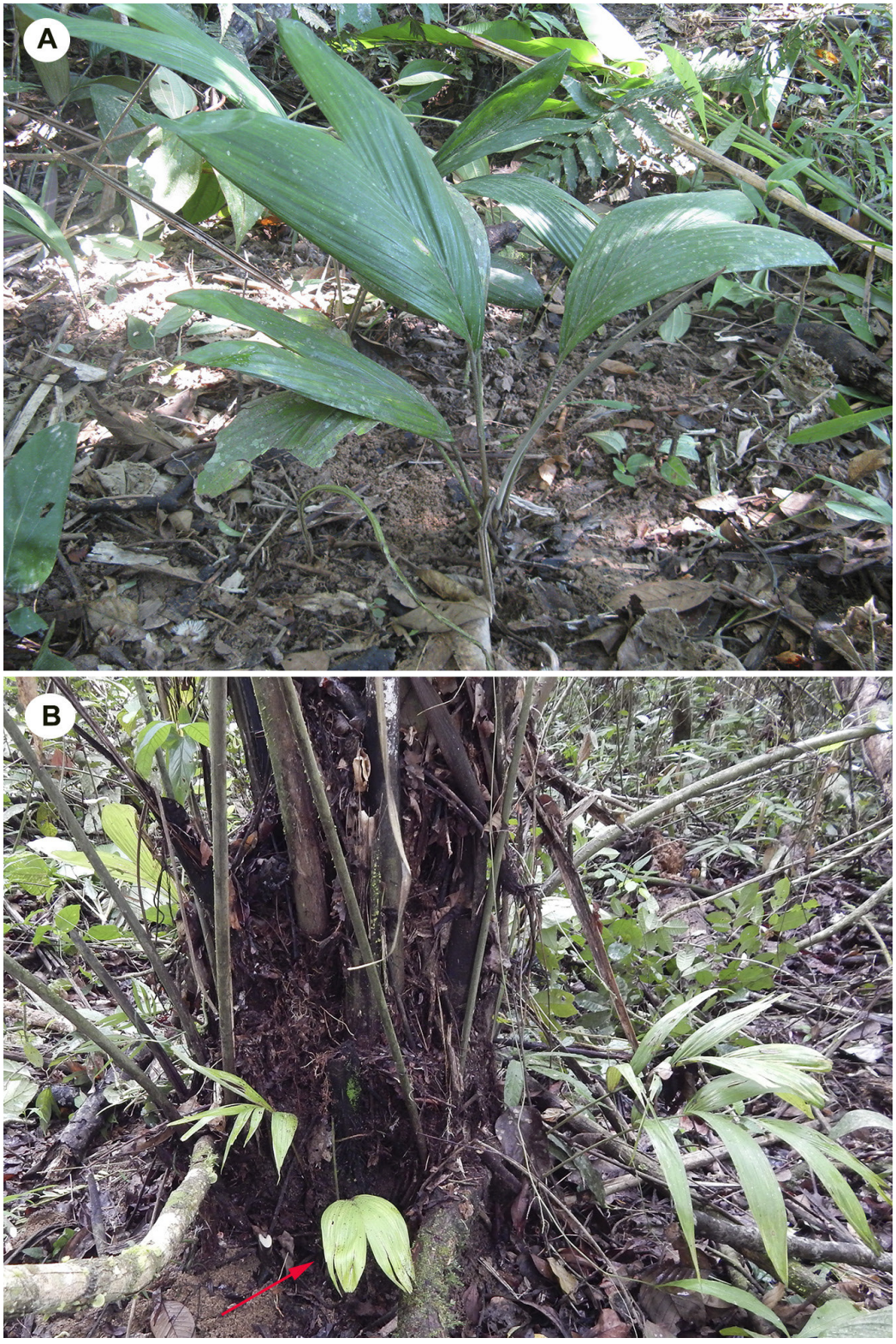

Figura 12. *Astrocaryum carnosum* en fase 1. A) eje producido por semilla. B) eje producido por ramificación basal.

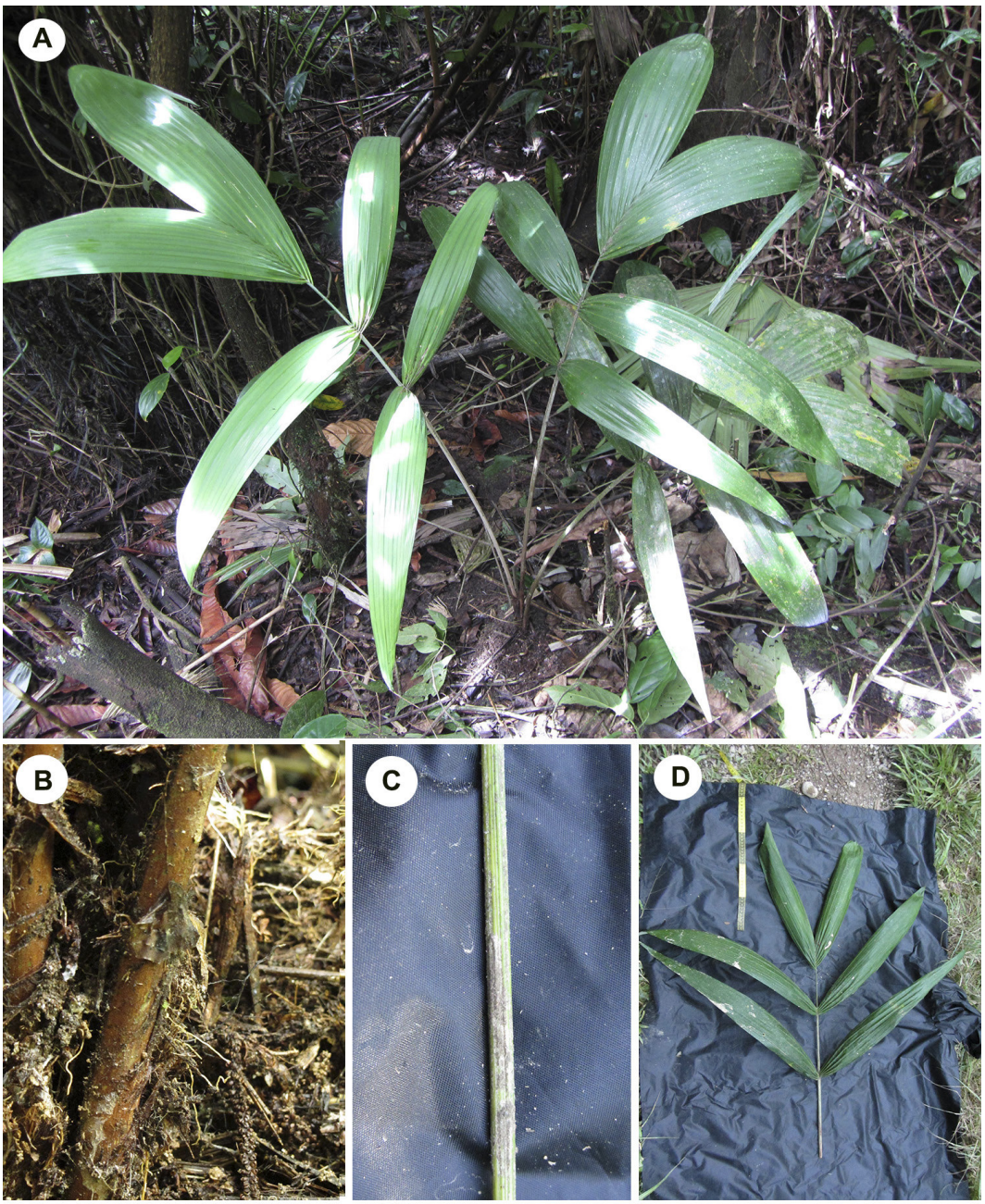

Figura 13. Eje producido por semilla de en fase 2. A) Hábito. B) Vaina. C) Pecíolo. D) Lámina.

de ancho con 1 – 7 nervaduras principales; pinnas laterales de 3 – 10 nervaduras principales se disponen en dos pares opuestas entre si y se ubican casi al mismo nivel, el primer par de pinnas se ubica a 22,5 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 0,6 cm, el segundo par de pinnas se ubica a 38,3 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 1,5 cm; pinna apical de 23,0 – 55,5 cm de longitud y 9,0 – 29,0 cm de ancho con 12 – 23 nervaduras principales.

6.1.1.4. Eje producido por ramificación basal en fase 2 (Fig. 14)

La morfología foliar se caracteriza por presentar: vaina con indumento color ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial y margen fibroso con setas negras; pecíolo de 34,0 – 178,0 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo que se encuentra por secciones, aguijones negros presentes o ausentes de 3,1 – 5,0 cm de longitud; raquis de 24,0 – 88,5 cm de longitud con indumento color ferrugíneo-grisáceo, con presencia o ausencia de setas negras; aguijones negros presentes o ausentes de 1,7 – 6,4 cm de longitud; lámina de 45,0 – 123,3 cm de longitud con indumento color blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes, pinna basal de 38,1 – 89,0 cm de longitud y de 2,3 – 13,7 cm de ancho con 2 – 9 nervaduras principales, pinna media de 34,9 – 81,0 cm de longitud y 1,4 – 10,4 cm de ancho con 1 – 7 nervaduras principales; pinnas laterales de 3 – 9 nervaduras principales se disponen en dos pares opuestas entre si y se ubican casi al mismo nivel, el primer par de pinnas se ubica a 24,5 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 1,1 cm, el segundo par de pinnas se ubica a 46,9 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 1,0 cm; pinna apical de 29,0 – 64,5 cm de longitud y 10,3 – 33,0 cm de ancho con 13 – 25 nervaduras principales.

6.1.1.5. Eje producido por semilla en fase 3 (Fig. 15)

La morfología foliar se caracteriza por presentar: vaina con indumento color ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial y margen fibroso con setas negras; pecíolo de 34.0 - 183.0 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo que se encuentra por secciones y aguijones negros presentes o ausentes de 1.3 – 6.5 cm de longitud; raquis de 70.5 – 143.0 cm de longitud con indumento color

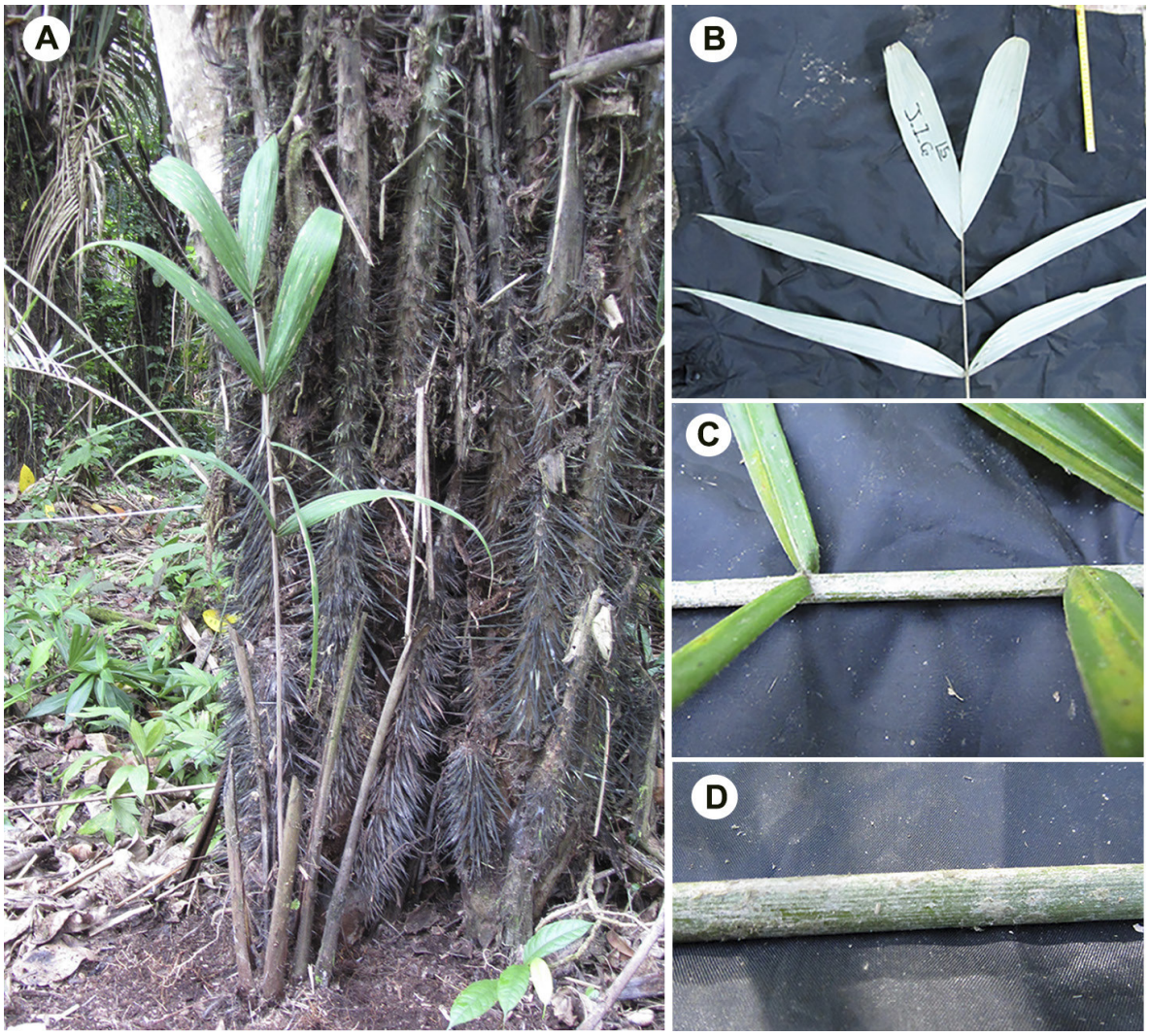

Figura 14. Eje producido por ramificación basal en fase 2. A) Hábito. B) Lámina. C) Raquis. D) Pecíolo.

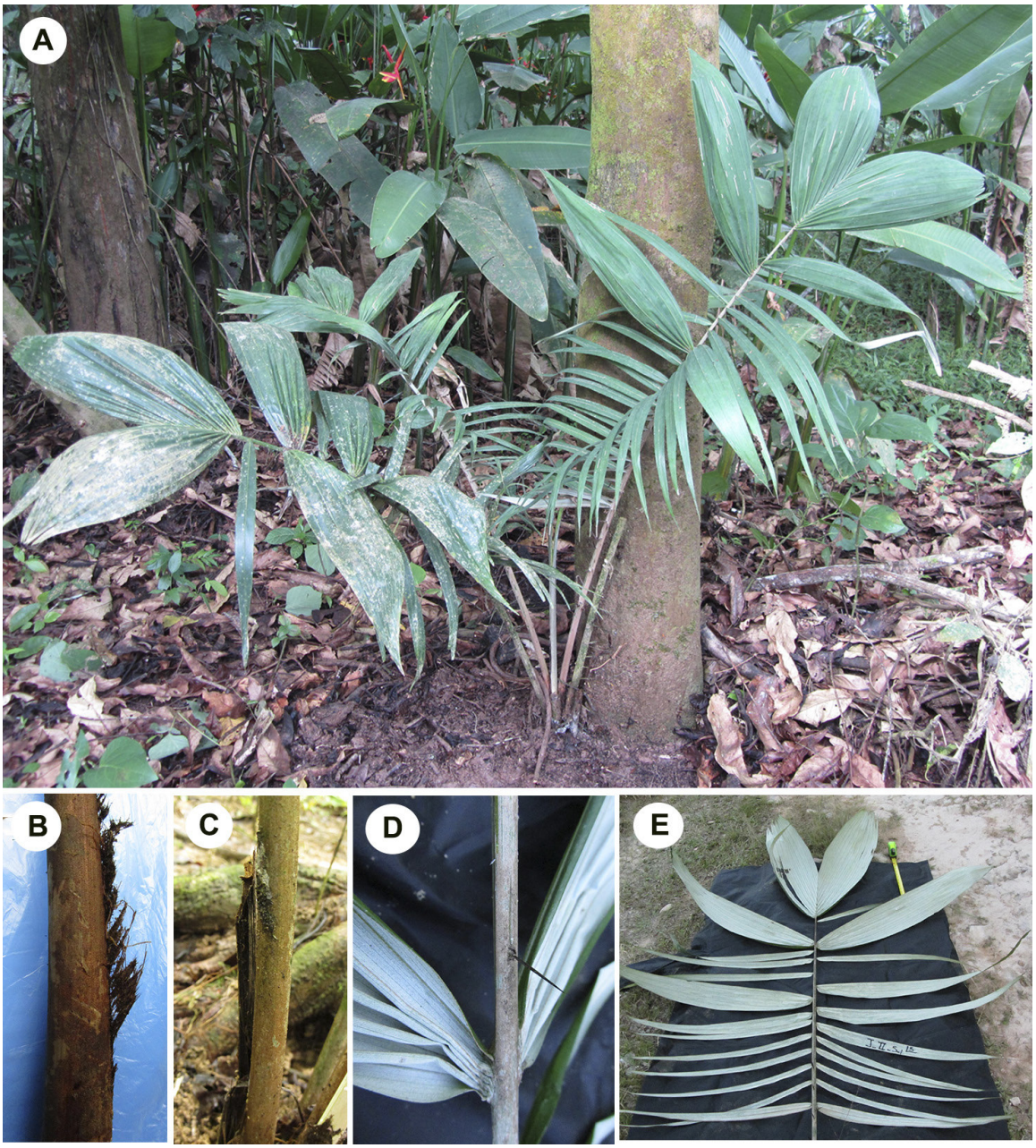

Figura 15. Eje producido por semilla en fase 3. A) Hábito. B) Vaina. C) Pecíolo. D) Raquis. E) Lámina.

ferrugíneo o grisáceo, setas negras presentes o ausentes, y aguijones negros presentes o ausentes de 2.0 – 4.5 cm de longitud; lámina de 72 - 212.0 cm de longitud con un indumento color blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes, pinna basal de 19.0 - 94.0 cm de longitud y 1.1 - 7.5 cm de ancho con 1 – 6 nervaduras principales, pinna media de 18.0 - 104.0 cm de longitud y 1.6 - 17.8 cm de ancho con 1 – 9 nervaduras principales; pinnas laterales de 3 – 9 nervaduras principales se disponen en dos pares opuestas entre si y se ubican casi al mismo nivel, el primer par de pinnas se ubica a 36.6 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 1.6 cm, el segundo par de pinnas se ubica a 59.9 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 1.9 cm; pinna apical de 25.0 - 88.0 cm de longitud y 20.0 - 52.0 cm de ancho con 18 – 36 nervaduras principales.

6.1.1.6. Ejes producidos por ramificación basal en fase 3 (Fig. 16)

La morfología foliar se caracteriza por presentar: vaina con indumento color ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial y de margen fibroso con setas negras; pecíolo de 46.0 - 247.0 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo que se encuentra por secciones y aguijones negros presentes o ausentes de 3.3 – 5.3 cm de longitud; raquis de 57.5 – 163.0 cm de longitud con indumento color ferrugíneo o grisáceo, setas negras presentes o ausentes, y aguijones negros presentes o ausentes de 1.3 – 3.5 cm de longitud; lámina de 91.0 - 196.0 cm de longitud con indumento color blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes, pinna basal de 27.5 - 94.4 cm de longitud y 0.9 - 6.2 cm de ancho con 1 – 4 nervaduras principales, pinna media de 26.0 - 92.0 cm de longitud y 1.2 - 14.0 cm de ancho con 1 – 10 nervaduras principales; pinnas laterales de 3 – 10 nervaduras principales se disponen en dos pares opuestas entre si y se ubican casi al mismo nivel, el primer par de pinnas se ubica a 38.8 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 1.5 cm, el segundo par de pinnas se ubica a 63.6 cm del ápice del raquis con una diferencia entre sus posiciones de 2.9 cm; pinna apical de 33.8 - 72.0 cm de longitud y 12.0 - 49.0 cm de ancho con 13 – 30 nervaduras principales.

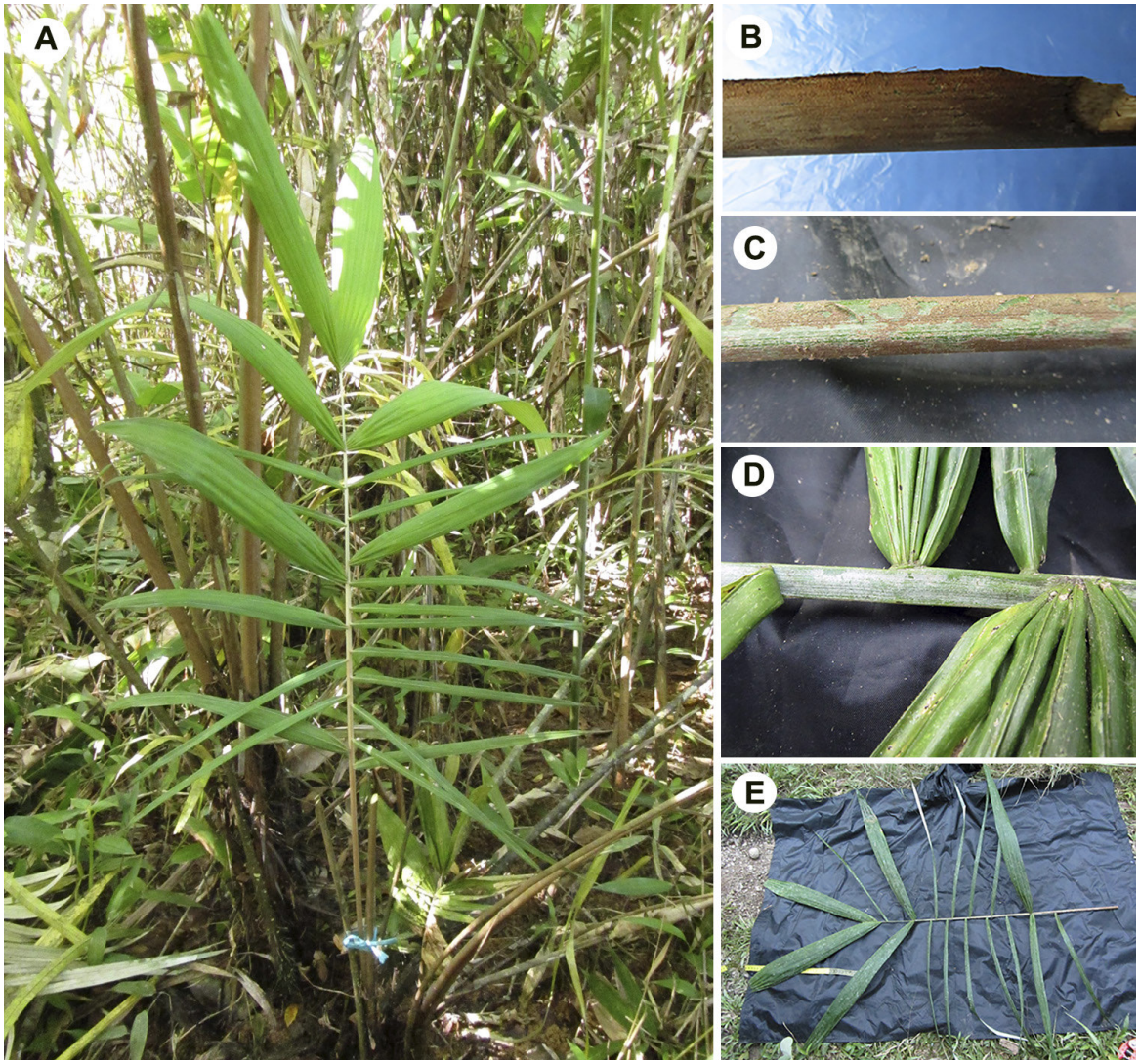

Figura 16. Eje producido por ramificación basal en fase 3. A) Hábito. B) Vaina. C) Pecíolo. D) Raquis. E) Lámina.

6.1.2. Anatomía foliar

6.1.2.1. Eje producido por semilla en fase 1

La anatomía foliar en *sección transversal* (Fig.17) se caracteriza por presentar:

Epidermis adaxial, monoestratificada de 5,1 – 7,2 µm de espesor, formada por células rectangulares y cuadrangulares, las cuales al llegar a la zona del pliegue presentan una forma triangular u ovoide de mayor tamaño.

Epidermis abaxial, monoestratificada de 5,4 – 12,0 µm de espesor, formada por células generalmente ovaladas de tamaño heterogéneo, siendo dorsiventralmente comprimidas a nivel de los haces mayores y en la zona de pliegue, con tricomas cilíndricos simples pluricelulares y estomas ubicados al nivel de las células epidérmicas.

Hipodermis adaxial, monoestratificada de 9,3 – 14,3 µm de espesor, formada por células rectangulares de espesor uniforme, el cual aumenta a nivel de los haces secundarios para unirse a las células de extensión del haz, en la zona de pliegue las células presentan forma cuadrangular con paredes celulares engrosadas.

Hipodermis abaxial, monoestratificada de 11,1 – 20,2 µm de espesor, de mayor espesor que la hipodermis adaxial, formada por células rectangulares y fusiformes, el cual se reduce a nivel del haz mayor donde es reemplazada por fibras y en la zona de pliegue.

Parénquima en empalizada, formado por una o dos capas de células, de 19,0 – 35,2 µm de espesor, en la zona de pliegue las células de la primera capa se agrandan y son conocidas como células de expansión.

Parénquima esponjoso, formado por dos a cuatro capas de células poliédricas, de 33,4 – 65,8 µm de espesor, en la zona próxima al pliegue la capa que limita con la hipodermis abaxial es reemplazada por células rectangulares que se acortan al llegar a la zona media del pliegue.

Fibras no vasculares (FNV), se encuentran en el mesófilo, solitarias, en grupos de 2-4 y formando paquetes que se distribuyen en tres filas; en la primera fila los

paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, de 19.3 – 33.1 µm de longitud; en la segunda fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se ubican entre el parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso, de 19.0 – 33.7 µm de longitud; en la tercera fila los paquetes de FNV presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; los tres tipos de paquetes de FNV están rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice), las FNV solitarias y en grupos de 2-4 se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, abaxial y en el parénquima clorofiliano.

Haz vascular mayor, presenta forma circular u ovada; xilema formado por varios vasos de protoxilema y uno o dos vasos de metaxilema dispuestos hacia el lado abaxial; floema distribuido en tres o cuatro paquetes que se disponen en forma de media luna alrededor del xilema; extensión del haz formada por fibras y dos o tres células parenquimáticas; vaina del haz incompleta, formada por células parenquimáticas que se disponen lateralmente.

En *vista superficial* (Fig. 18) se caracteriza por presentar: *epidermis adaxial* formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; *epidermis abaxial* formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente; y *estomas* presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas.

6.1.2.2. Eje producido por ramificación basal en fase 1

La anatomía foliar en *sección transversal* (Fig.19) se caracteriza por presentar:

Epidermis adaxial monoestratificada de 4,9 – 8,6 µm de espesor, formada por células rectangulares y cuadrangulares, las cuales al llegar a la zona del pliegue presentan una forma triangular u ovoide de mayor tamaño.

Epidermis abaxial, monoestratificada de 4,7 – 8,6 µm de espesor, formada por células generalmente ovaladas de tamaño heterogéneo, siendo dorsiventralmente comprimidas a nivel de los haces mayores y la zona de pliegue, con tricomas

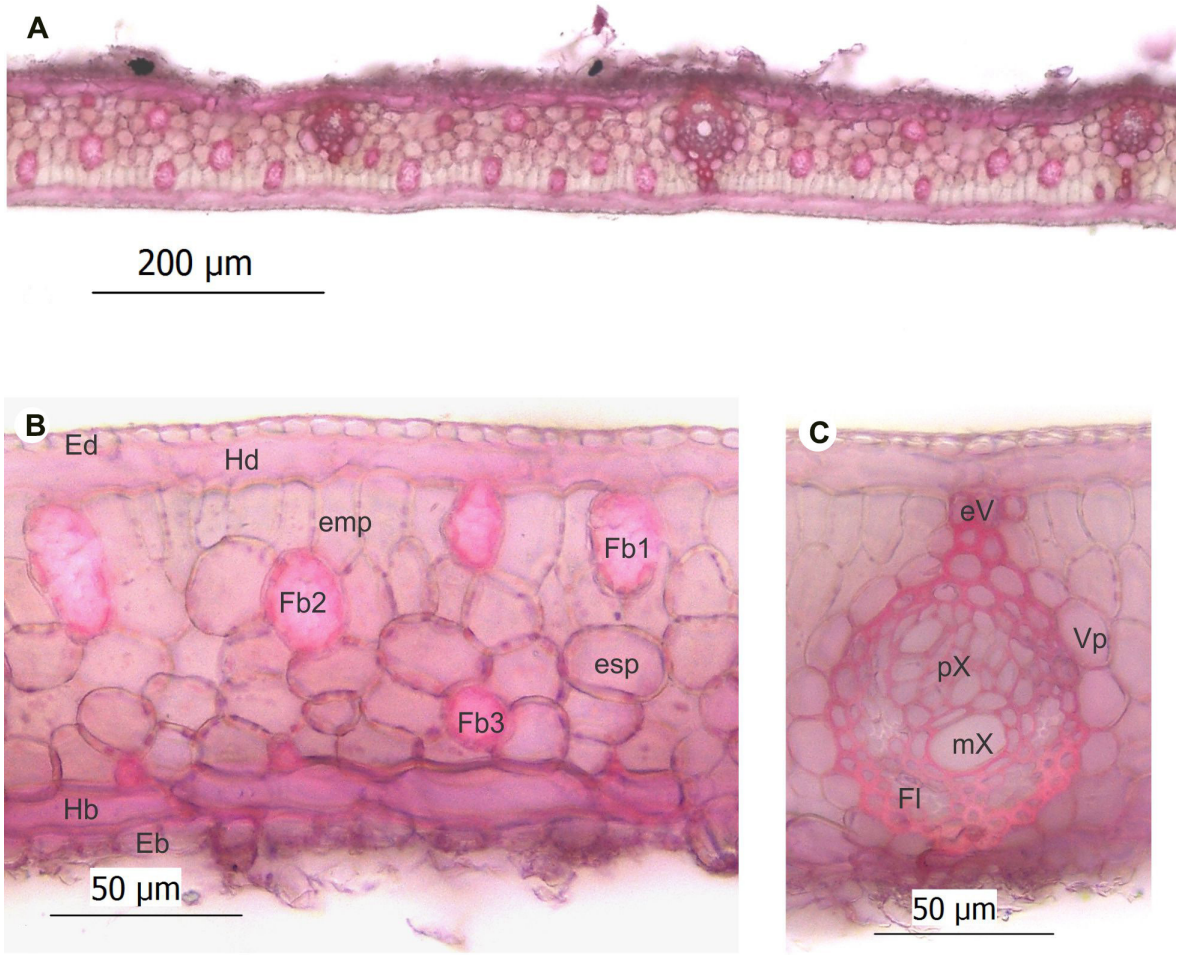

Figura 17. Sección transversal de la lámina del eje producido por semilla en fase 1. A) Vista panorámica. B) Lámina foliar. C) Haz vascular mayor. Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, eV= Extensión de la vaina, Fb1= Paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial, Fb2= Paquete de fibras no vasculares ubicado entre el parénquima en empalizada y el esponjoso, Fb3= Paquete de fibras no vasculares ubicados en el parénquima esponjoso, Fl= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, mX= Metaxilema, pX= Protoxilema, Vp= Vaina parequimática.

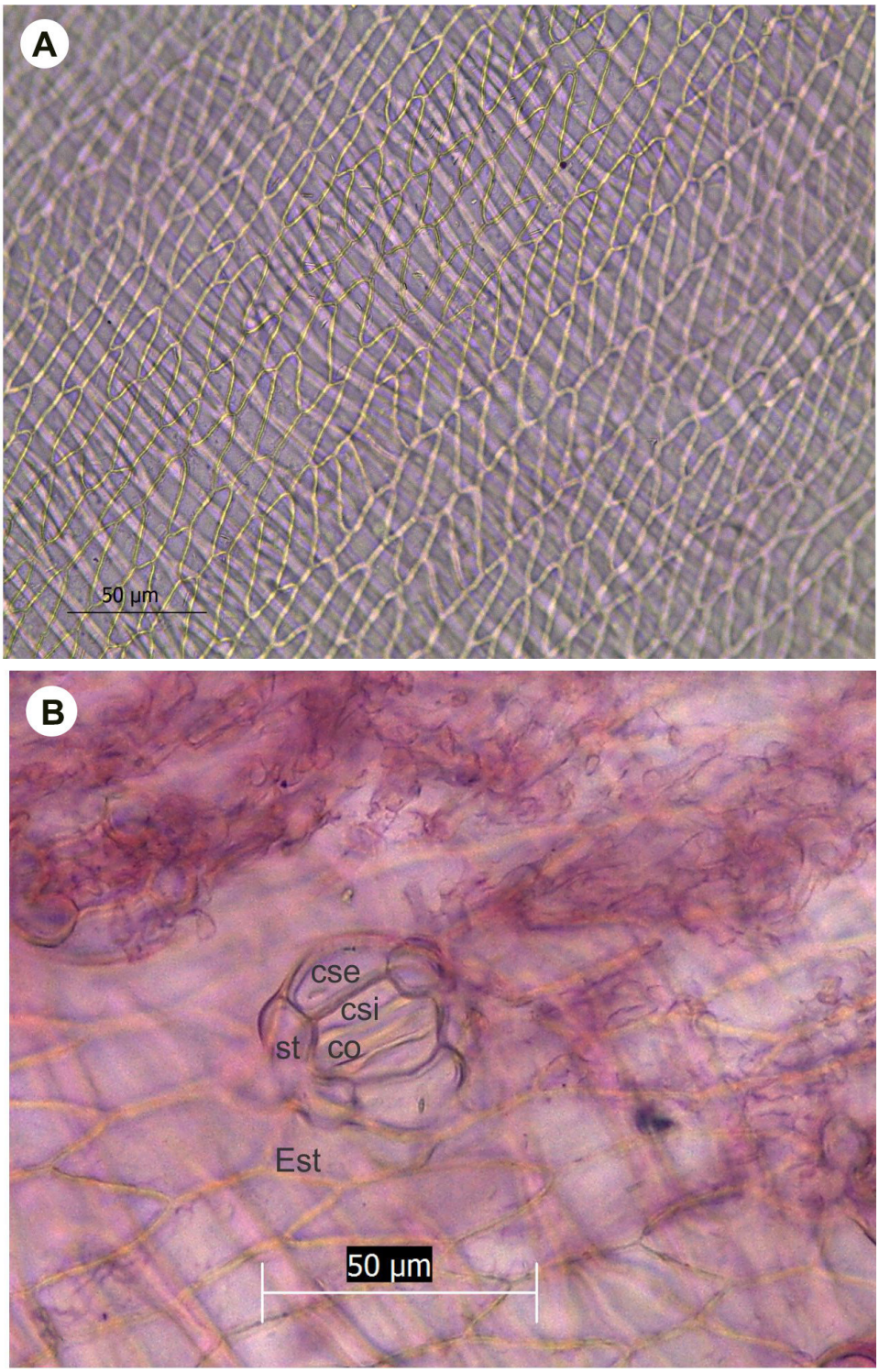

Figura 18. Vista superficial de la lámina del eje producido por semilla en fase 1. A) Epidermis adaxial. B) Epidermis abaxial. Est= Estoma, co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, st= Célula subsidiaria terminal.

cilíndricos simples pluricelulares y estomas al nivel de las células epidérmicas.

Hipodermis adaxial, monoestratificada de 8,7 – 13,5 µm de espesor, formada por células rectangulares de espesor uniforme, el cual aumenta a nivel de los haces secundarios para unirse a las células de extensión del haz, en la zona de pliegue las células presentan forma cuadrangular con paredes celulares engrosadas.

Hipodermis abaxial, monoestratificada de 6,6 – 18,8 µm de espesor, de mayor espesor que la hipodermis adaxial, formada por células rectangulares y fusiformes, el cual se reduce a nivel del haz mayor donde es reemplazada por fibras y en la zona de pliegue.

Parénquima en empalizada, formado por una capa de células de 15,4 – 28,6 µm de espesor, en la zona de pliegue las células de la primera capa se agrandan y son conocidas como células de expansión.

Parénquima esponjoso, formado por dos o tres capas de células poliédricas, de 27,4 – 54,3 µm de espesor, en la zona próxima al pliegue la capa que limita con la hipodermis abaxial es reemplazada por células rectangulares que se acortan al llegar a la zona media del pliegue.

Fibras no vasculares (FNV), se encuentran en el mesófilo, solitarias, en grupos de 2-4 y formando paquetes que se distribuyen en tres filas; en la primera fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, de 21,6 – 32.8 µm de longitud; en la segunda fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se ubican entre el parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso, de 20,3 – 29,2 µm de longitud; en la tercera fila los paquetes de FNV presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; los tres tipos de paquetes de FNV están rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice), las FNV solitarias y en grupos de 2-4 se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, abaxial y en el parénquima clorofiliano.

Haz vascular mayor, presenta forma circular u ovada; xilema formado por varios vasos de protoxilema y uno o dos vasos de metaxilema dispuestos hacia el lado abaxial; floema distribuido en tres a cuatro paquetes que se disponen en forma de media luna alrededor del xilema; extensión del haz formada por fibras y dos

o tres células parenquimáticas; vaina del haz incompleta, formada por células parenquimáticas que se disponen lateralmente.

En *Vista superficial* (Fig. 20) se caracteriza por presentar: *epidermis adaxial* formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; *epidermis abaxial* formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente; y estomas presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas.

6.1.2.3. Eje producido por semilla en fase 2

La anatomía foliar en *sección transversal* (Fig. 21) se caracteriza por presentar:

Epidermis adaxial, monoestratificada de 3.3 - 5.8 µm de espesor, formada por células rectangulares y cuadrangulares, las cuales al llegar a la zona del pliegue presentan una forma triangular u ovoide de mayor tamaño.

Epidermis abaxial, monoestratificada de 4.9 – 10.2 µm de espesor, formada por células ovaladas de tamaño heterogéneo, siendo dorsiventralmente comprimidas a nivel de los haces mayores y en la zona de pliegue, con tricomas cilíndricos simples pluricelulares y estomas ubicados al nivel de las células epidérmicas.

Hipodermis adaxial, monoestratificada de 8.4 – 17.0 µm de espesor, formada por células rectangulares de espesor uniforme, el cual aumenta a nivel de los haces secundarios para unirse a las células de extensión del haz, en la zona de pliegue las células presentan forma cuadrangular con paredes celulares engrosadas.

Hipodermis abaxial, monoestratificada de 9.6 – 21.1 µm de espesor, de mayor espesor que la hipodermis adaxial, formada por células rectangulares y fusiformes, el cual se reduce a nivel del haz mayor donde es reemplazada por fibras y en la zona de pliegue.

Parénquima en empalizada, formado por una o dos capas de células de 23.9 – 53.2 µm de espesor, en la zona de pliegue las células de la primera capa se

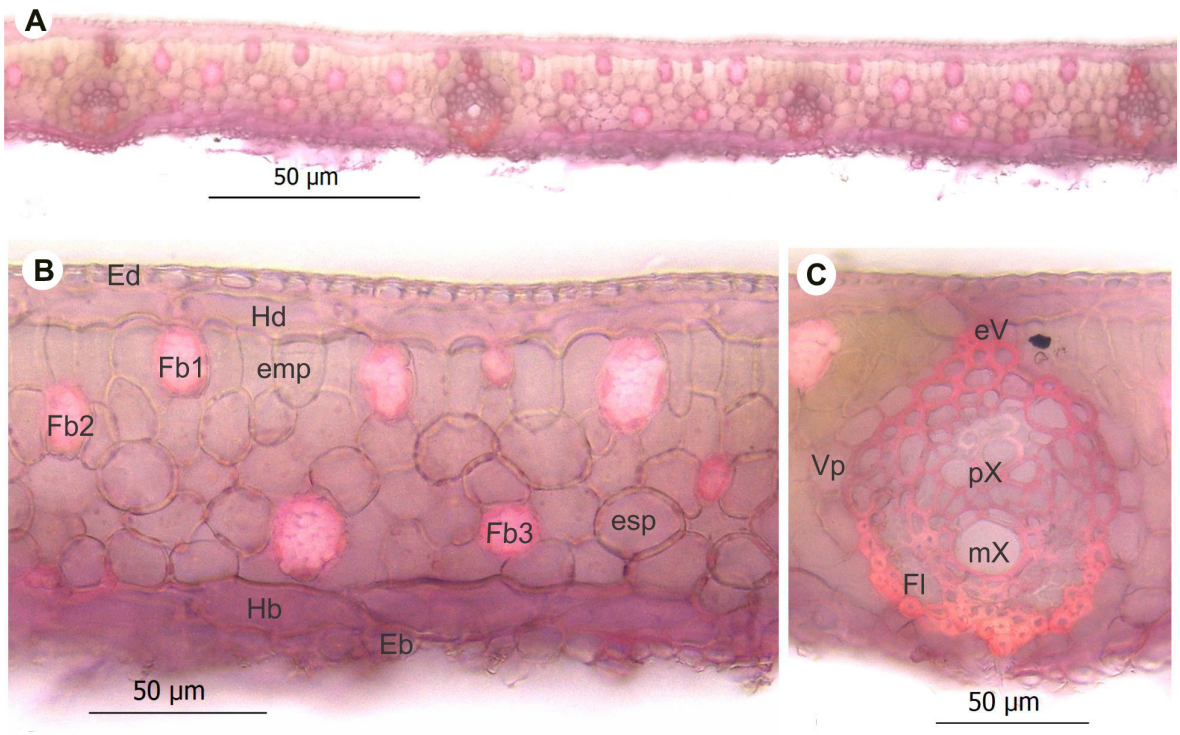

Figura 19. Sección transversal de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 1. A) Vista panorámica. B) Lámina foliar. C) Haz vascular mayor. Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, eV= Extensión de la vaina, Fb1= Paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial, Fb2= Paquete de fibras no vasculares ubicado entre el parénquima en empalizada y el esponjoso, Fb3= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima esponjoso, Fl= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, mX= Metaxilema, pX= Protoxilema, Vp= Vaina parequimática.

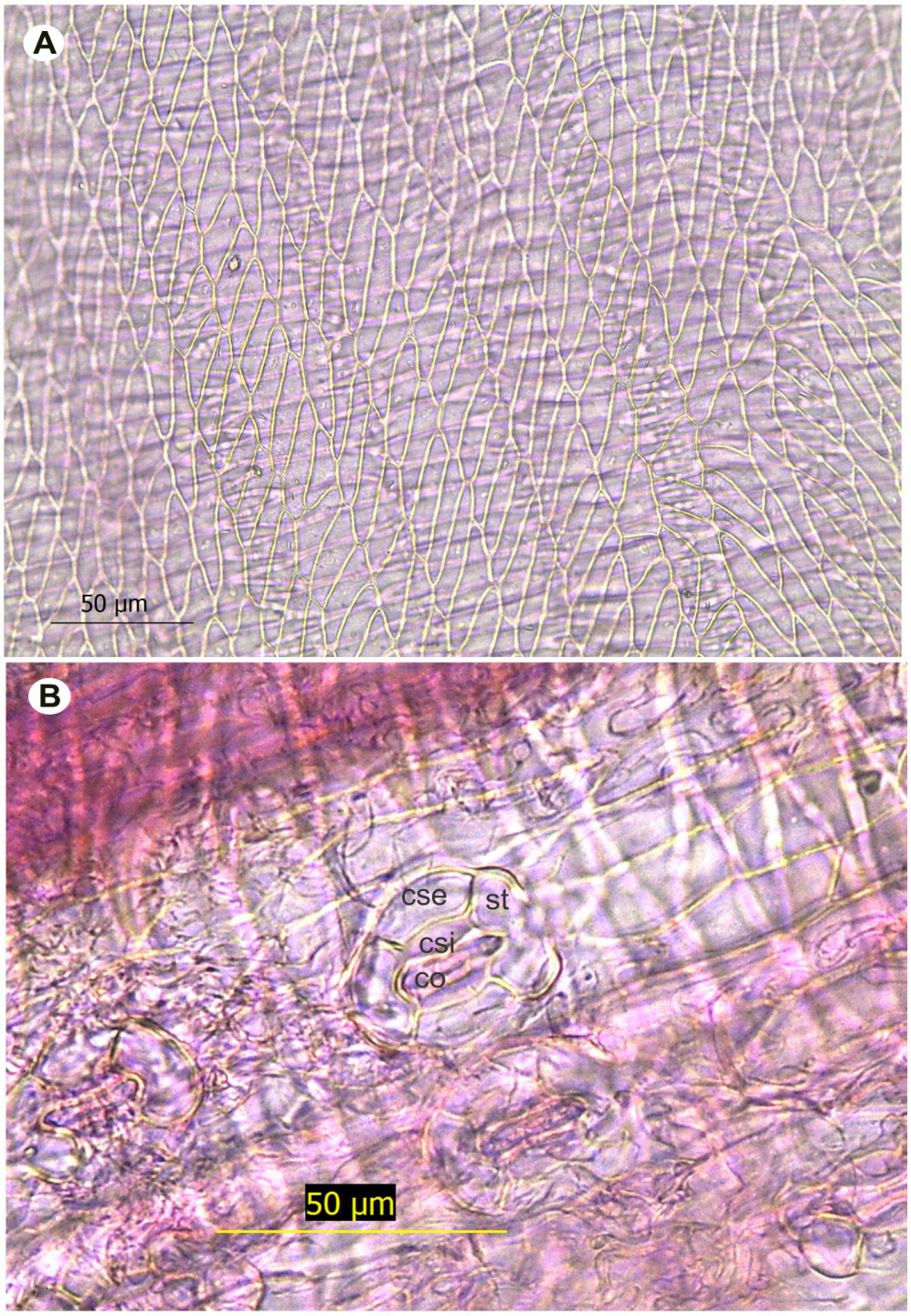

Figura 20. Vista superficial de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 1. A) Epidermis adaxial. B) Epidermis abaxial. co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, st= Célula subsidiaria terminal.

agrandan y son llamadas células de expansión.

Parénquima esponjoso, formado por tres o cuatro capas de células poliédricas, de 37.0 - 55 µm de espesor, en la zona próxima al pliegue la capa que limita con la hipodermis abaxial es reemplazada por células rectangulares que se acortan al llegar a la zona media del pliegue.

Fibras no vasculares (FNV), se encuentran en el mesófilo, solitarias, en grupos de 2-4 y formando paquetes que se distribuyen en tres filas; en la primera fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, de 19 – 33.3 µm de longitud; en la segunda fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se ubican en el parénquima en empalizada, son de mayor tamaño y aparecen con mayor frecuencia que los otros dos tipos, de 22.0 – 37.6 µm de longitud; en la tercera fila los paquetes de FNV presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; los tres tipos de paquetes de FNV están rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice), las FNV solitarias y en grupos de 2-4 se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, abaxial y en el parénquima clorofiliano.

Haz vascular mayor, presenta forma circular u ovada; xilema formado por varios vasos de protoxilema y uno o dos vasos de metaxilema dispuestos hacia el lado abaxial; floema distribuido en tres o cuatro paquetes que se disponen en forma de media luna alrededor del xilema; extensión del haz formada por fibras y dos o tres células parenquimáticas; vaina del haz incompleta, formada por células parenquimáticas que se disponen lateralmente.

En *Vista superficial* (Fig. 22) se caracteriza por presentar: *epidermis adaxial* formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; *epidermis abaxial* formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente; y e*stomas* presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas.

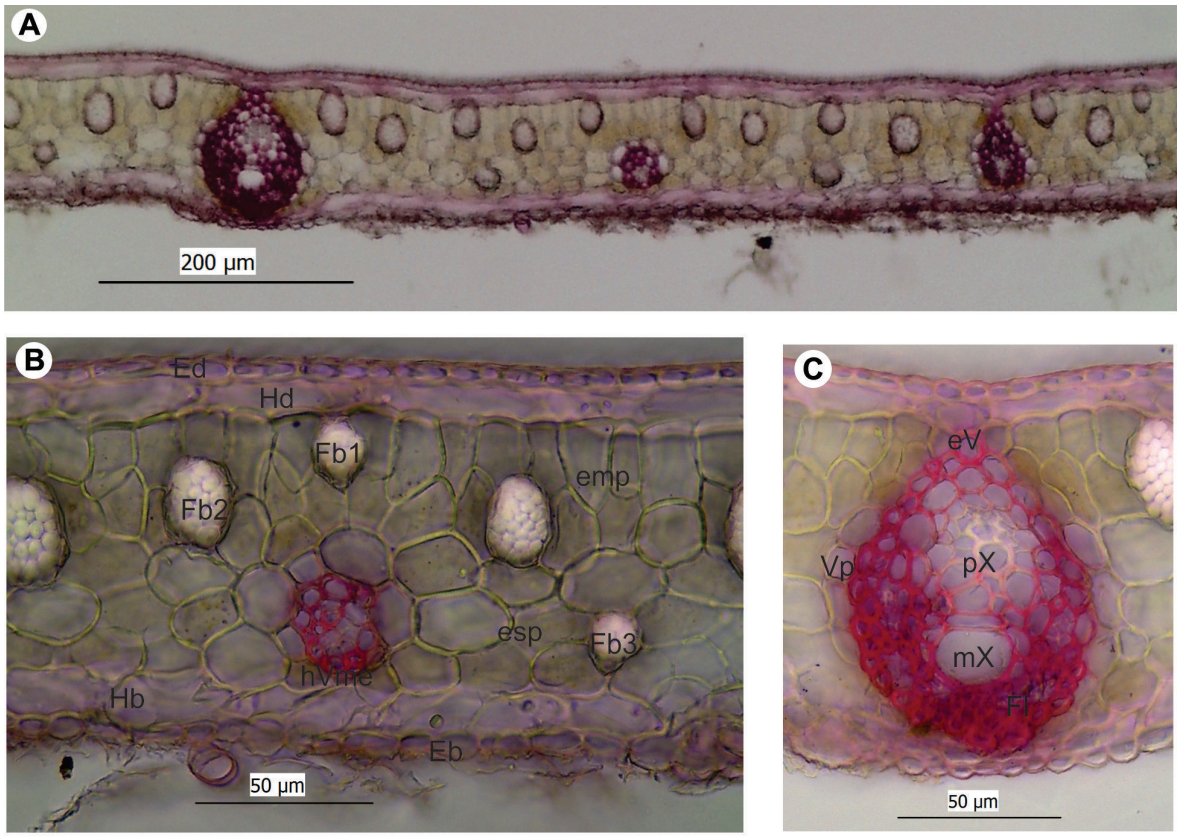

Figura 21. Sección transversal de la lámina del eje producido por semilla en fase 2. A) Vista panorámica. B) Lámina foliar C) Haz vascular mayor. Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, eV= Extensión de la vaina, Fb1= Paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial, Fb2= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada, Fb3= Fibras no vasculares ubicado en el parénquima esponjoso, Fl= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, hVme= haz vascular menor, mX= Metaxilema, pX= Protoxilema, Vp= Vaina parequimática.

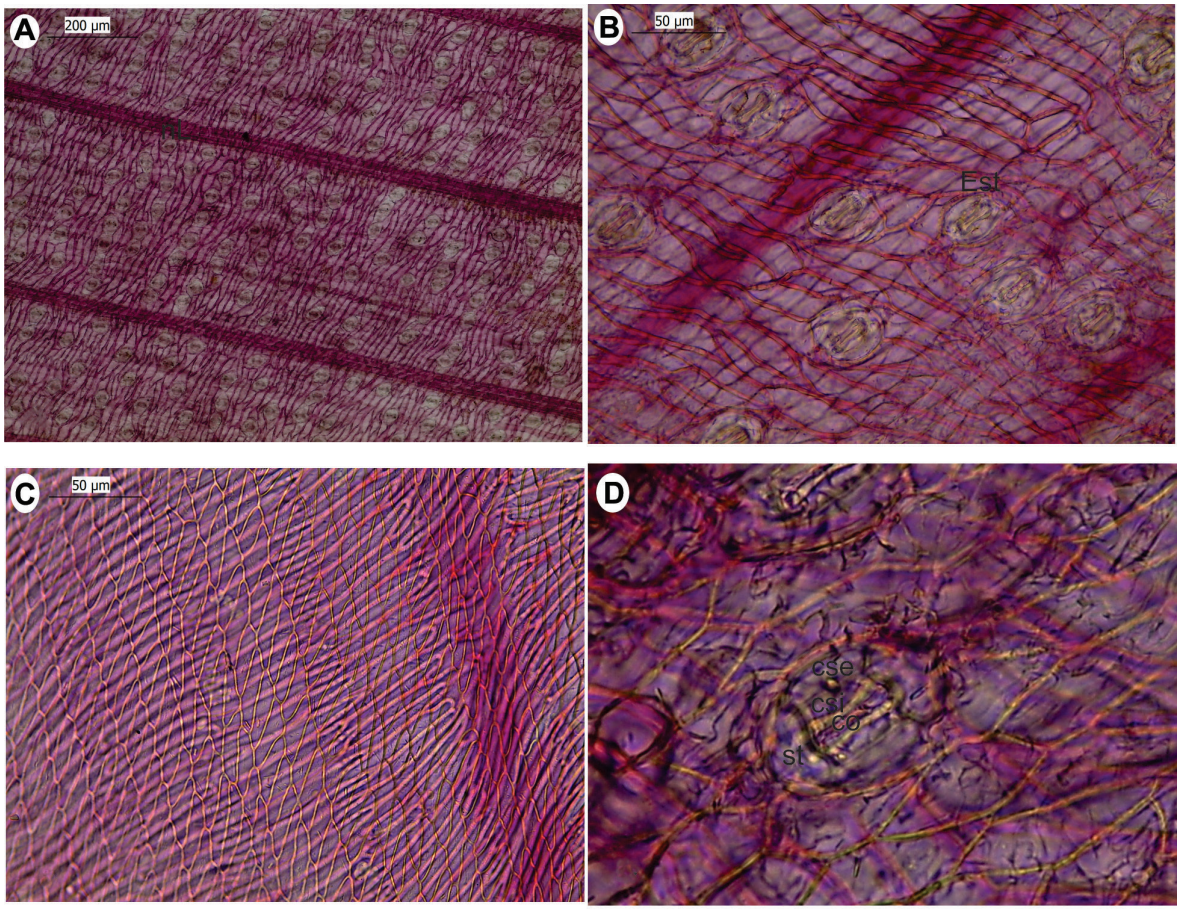

Figura 22. Vista superficial de la lámina del eje producido por semilla en fase 2. A) Vista panorámica de la epidermis abaxial. B) Epidermis abaxial. C) Epidermis adaxial. D) Detalle del estoma. co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, Est= Estoma, nL= Nervadura longitudinal, st= Célula subsidiaria terminal.

6.1.2.4. Eje producido por ramificación basal en fase 2

La anatomía foliar en *sección transversal* (Fig.23) se caracteriza por presentar:

Epidermis adaxial, monoestratificada de 3.8 – 6.4 µm de espesor, formada por células rectangulares y cuadrangulares, las cuales al llegar a la zona del pliegue presentan una forma triangular u ovoide de mayor tamaño.

Epidermis abaxial, monoestratificada de 4.5 – 8.5 µm de espesor, formada por células ovaladas de tamaño heterogéneo, siendo dorsiventralmente comprimida a nivel de los haces mayores y en la zona de pliegue, con tricomas cilíndricos simples pluricelulares y estomas ubicados al nivel de las células epidérmicas.

Hipodermis adaxial monoestratificada de 9.0 – 15.4 µm de espesor, formada por células rectangulares de espesor uniforme, el cual aumenta a nivel de los haces secundarios para unirse a las células de extensión del haz, en la zona de pliegue las células presentan forma cuadrangular con paredes celulares engrosadas.

Hipodermis abaxial, monoestratificada de 9.1 – 21.3 µm de espesor, de mayor espesor que la hipodermis adaxial, formada por células rectangulares y fusiformes, su espesor se reduce a nivel del haz mayor donde es reemplazada por fibras y en la zona de pliegue.

Parénquima en empalizada, formado por una o dos capas de células de 24.6 – 49.8 µm de espesor, en la zona de pliegue las células de la primera capa se agrandan y son llamadas células de expansión.

Parénquima esponjoso, formado por tres o cuatro capas de células poliédricas, de 30.1 – 51.3 µm de espesor, en la zona próxima al pliegue la capa que limita con la hipodermis abaxial es reemplazada por células rectangulares que se acortan al llegar a la zona media del pliegue.

Fibras no vasculares (FNV), se encuentran en el mesófilo solitarias, en grupos de 2-4 y formando paquetes que se distribuyen en tres filas; en la primera fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, de 17.9 – 36.4 µm de longitud; en la segunda fila los paquetes de

FNV presentan forma elíptica u ovoide y se ubican en el parénquima en empalizada, son de mayor tamaño y aparecen con mayor frecuencia que los otros dos tipos, de 16.4 – 35.9 µm de longitud; en la tercera fila los paquetes de FNV presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso. Los tres tipos de paquetes de FNV están rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice), las FNV solitarias y en grupos de 2-4 se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, abaxial y en el parénquima clorofiliano.

Haz vascular mayor, presenta forma circular u ovada; xilema formado por varios vasos de protoxilema y uno o dos vasos de metaxilema dispuestos hacia el lado abaxial; floema distribuido en tres o cuatro paquetes que se disponen en forma de media luna alrededor del xilema; extensión del haz formada por fibras y dos o tres células parenquimáticas; vaina del haz incompleta, formada por células parenquimáticas que se disponen lateralmente.

En *Vista superficial* (Fig. 24) se caracteriza por presentar: *epidermis adaxial* formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; *epidermis abaxial* formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente; y *estomas* presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas.

6.1.2.5. Eje producido por semilla en fase 3

La anatomía foliar en *sección transversal* (Fig. 25) se caracteriza por presentar:

Epidermis adaxial, monoestratificada de 3.9 – 6.1 µm de espesor, formada por células rectangulares y cuadrangulares, las cuales al llegar a la zona del pliegue presentan una forma triangular u ovoide de mayor tamaño.

Epidermis abaxial, monoestratificada de 5.4 – 10.2 µm de espesor, formada por células ovaladas de tamaño heterogéneo, siendo dorsiventralmente comprimidas a nivel de los haces mayores y en la zona de pliegue, con tricomas cilíndricos simples pluricelulares y estomas ubicados al nivel de las células epidérmicas.

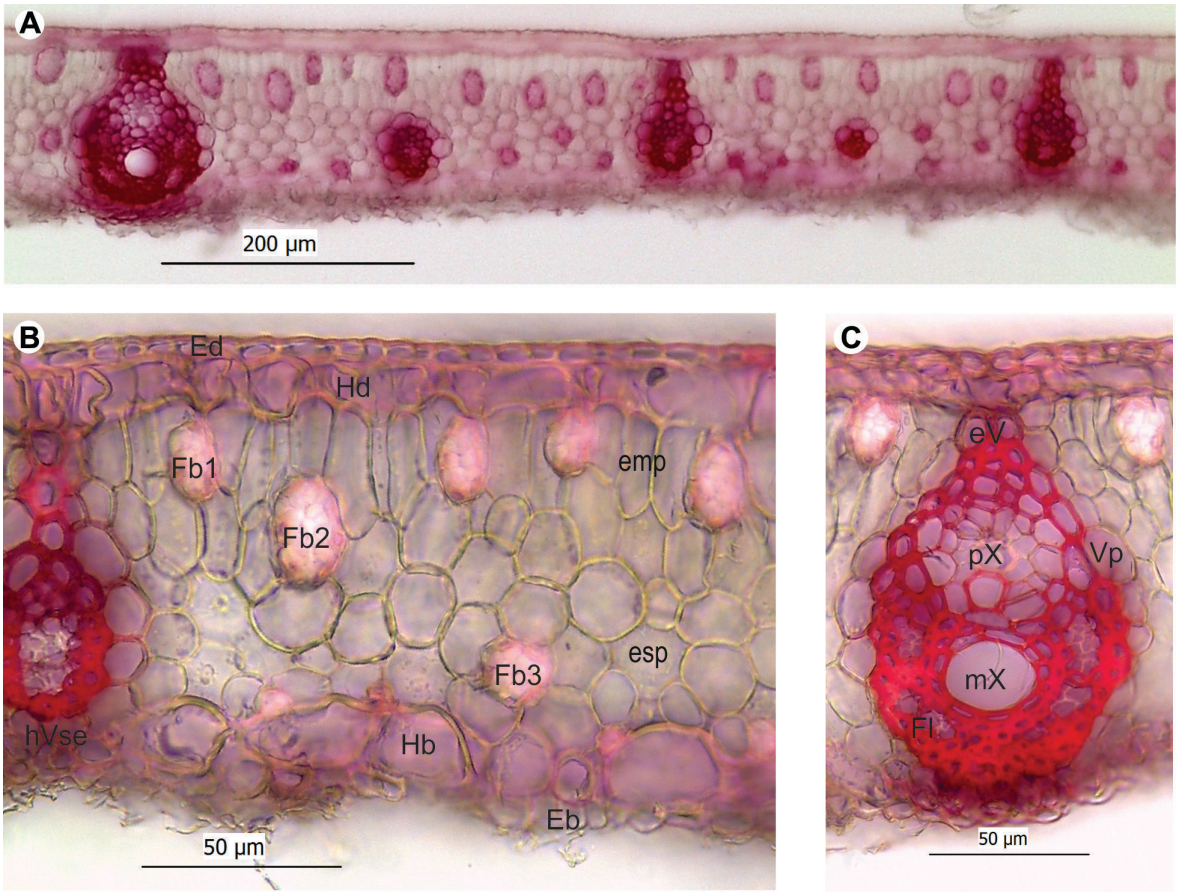

Figura 23. Sección transversal de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 2. A) Vista panorámica. B) Lámina foliar. C) Haz vascular mayor. Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, eV= Extensión de la vaina, Fb1= Paquete de fibras no vasculares unidos a la hipodermis adaxial, Fb2= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada, Fb3= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima esponjoso Fl= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, hVse= haz vascular secundario, mX= Metaxilema, pX= Protoxilema, Vp= Vaina parequimática.

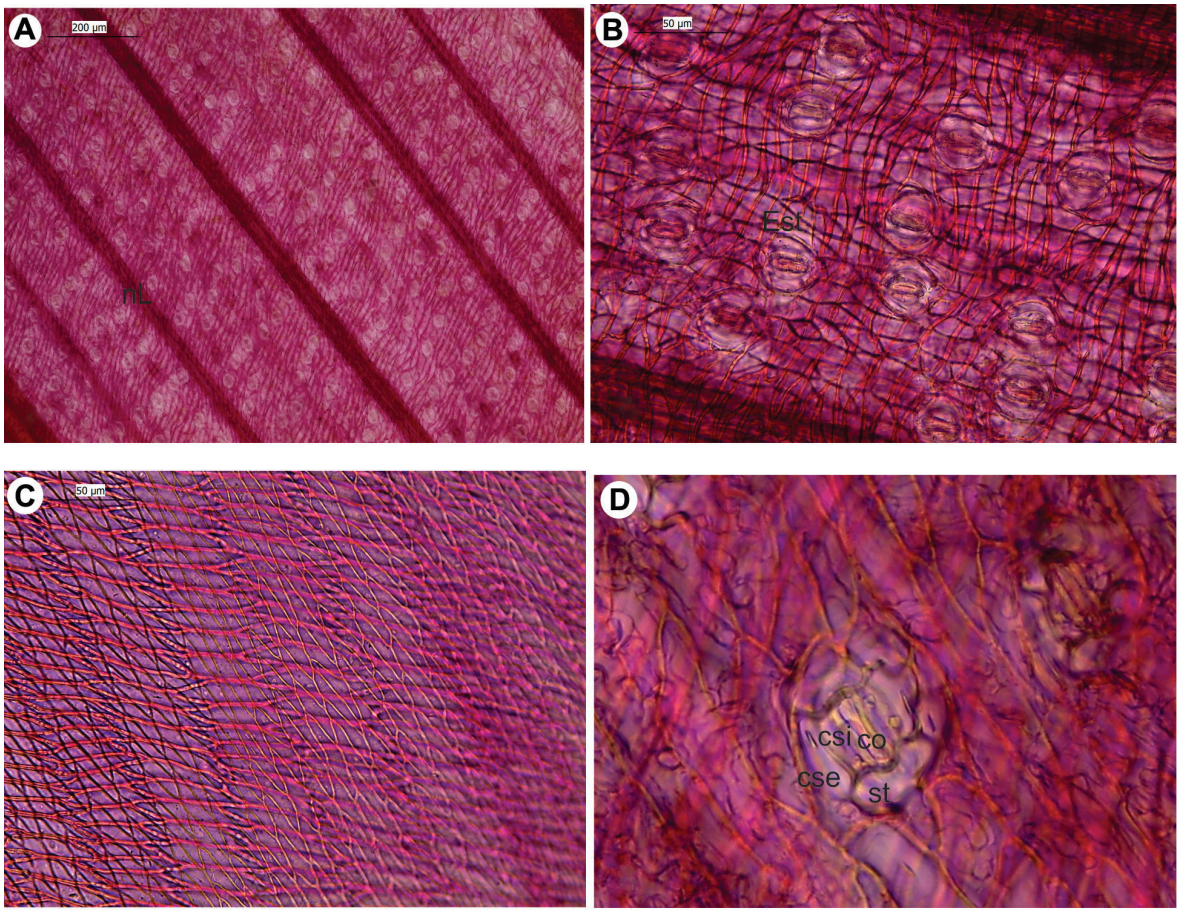

Figura 24. Vista superficial de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 2. A) Vista panorámica de la epidermis abaxial. B) Epidermis abaxial. C) Epidermis adaxial. D) Detalle del estoma. co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, Est= Estoma, nL= Nervadura longitudinal, st= Célula subsidiaria terminal.

Hipodermis adaxial, monoestratificada de 10.1 – 19.9 µm de espesor, formada por células rectangulares de espesor uniforme, el cual aumentar a nivel de los haces secundarios para unirse a las células de extensión del haz, en la zona de pliegue las células presentan forma cuadrangular con paredes celulares engrosadas.

Hipodermis abaxial, monoestratificada de 8.4 – 20.1 µm de espesor, de mayor espesor que la hipodermis adaxial, formada por células rectangulares y fusiformes, su espesor se reduce a nivel del haz mayor donde es reemplazada por fibras y en la zona de pliegue.

Parénquima en empalizada, formado por uno o dos capas de células de 33.0 – 61.0 µm de espesor, en la zona de pliegue las células de la primera capa se agrandan y son llamadas células de expansión.

Parénquima esponjoso, formado por dos a cuatro capas de células poliédricas de 39.4 – 66.4 µm de espesor, en la zona próxima al pliegue la capa que limita con la hipodermis abaxial es reemplazada por células rectangulares que se acortan al llegar a la zona media del pliegue.

Fibras no vasculares (FNV), se encuentran en el mesófilo, solitarias, en grupos de 2-4 y formando paquetes que se distribuyen en tres filas; en la primera fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, de 16.4 – 38.0 µm; en la segunda fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se ubican en el parénquima en empalizada, de mayor tamaño y aparecen con mayor frecuencia que los otros dos tipos, de 18.5 – 33.0 µm de longitud; en la tercera fila los paquetes de FNV presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; los tres tipos de paquetes de FNV están rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice), las FNV solitarias y en grupos de 2-4 se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, abaxial y en el parénquima clorofiliano.

Haz vascular mayor, presenta forma circular u ovada; xilema, formado por varios vasos de protoxilema y uno o dos vasos de metaxilema dispuestos hacia el lado abaxial; floema distribuido en tres o cuatro paquetes que se disponen en forma de media luna alrededor del xilema; extensión del haz formada generalmente por

fibras y dos o tres células parenquimáticas; vaina del haz incompleta, formada por células parenquimáticas que se disponen lateralmente.

En *Vista superficial* (Fig. 26) se caracteriza por presentar: *epidermis adaxial* formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; *epidermis abaxial* formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente; y *estomas* presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas.

6.1.2.6. Eje producido por ramificación basal en fase 3

La anatomía foliar en *sección transversal* (Fig. 27) se caracteriza por presentar:

Epidermis adaxial, monoestratificada de 3.5 – 8.4 µm de espesor, formada por células rectangulares y cuadrangulares, las cuales al llegar a la zona del pliegue presentan una forma triangular u ovoide de mayor tamaño.

Epidermis abaxial monoestratificada de 6.1 – 12.7 µm de espesor, formada por células ovaladas de tamaño heterogéneo, siendo dorsiventralmente comprimida a nivel de los haces mayores y en la zona de pliegue, con tricomas cilíndricos simples pluricelulares y estomas al nivel de las células epidérmicas.

Hipodermis adaxial, monoestratificada de 10.0 – 20.1 µm de espesor, formada por células rectangulares de espesor uniforme, el cual puede aumentar a nivel de los haces secundarios para unirse a las células de extensión del haz, en la zona de pliegue las células presentan forma cuadrangular con paredes celulares engrosadas.

Hipodermis abaxial, monoestratificada de 8.5 – 20.2 µm de espesor, de mayor espesor que la hipodermis adaxial, formada por células rectangulares y fusiformes, su espesor se reduce a nivel del haz mayor, donde es reemplazada por fibras y en la zona de pliegue.

Parénquima en empalizada, formado por dos capas de células de 36.3 – 62.5 µm

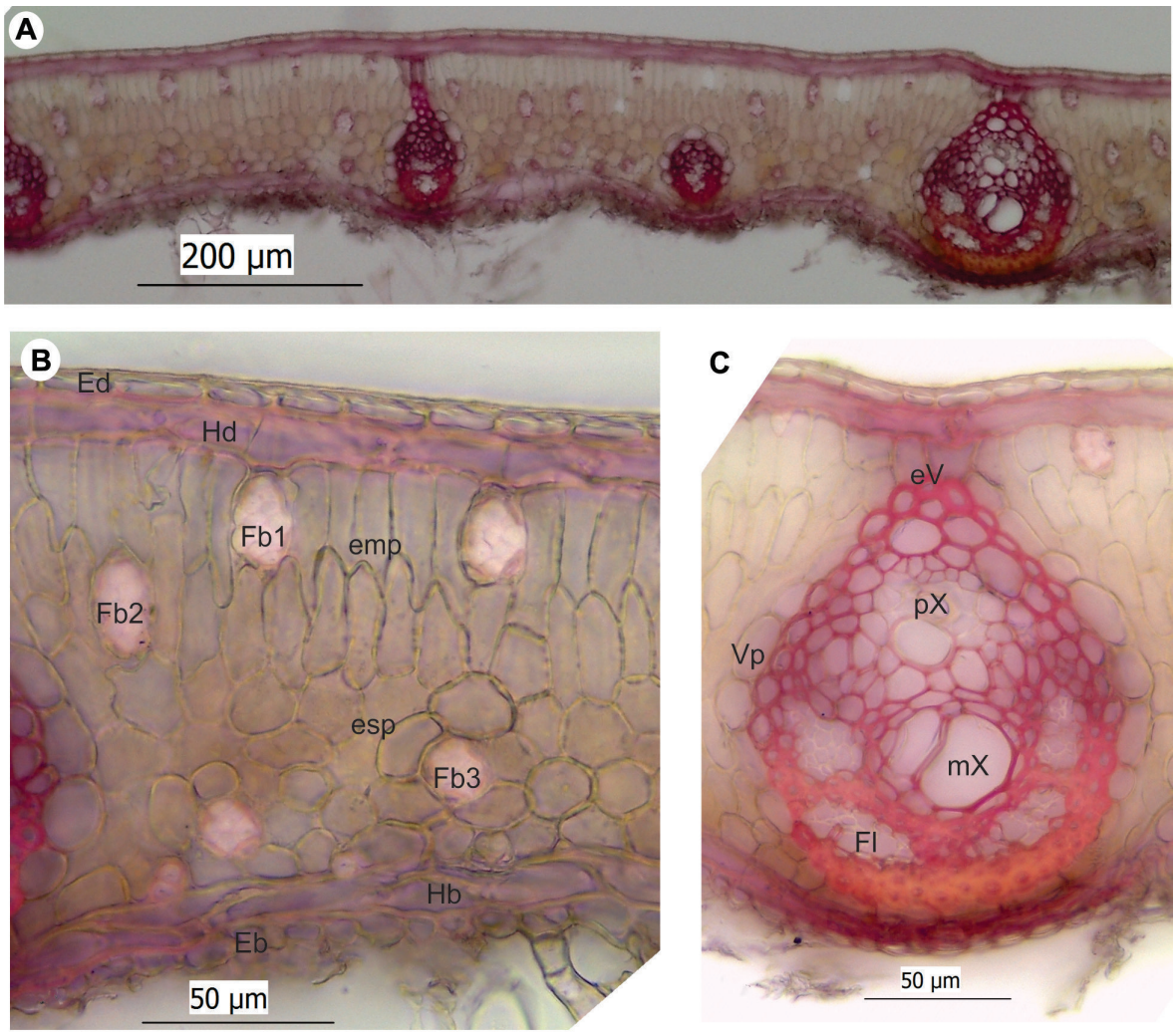

Figura 25. Sección transversal de la lámina del eje producido por semilla en fase 3. A) Vista panorámica. B) Lámina foliar. C) Haz vascular mayor. Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, eV= Extensión de la vaina, Fb1= Paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial, Fb2= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada, Fb3= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima esponjoso, Fl= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, mX= Metaxilema, pX= Protoxilema, Vp= Vaina parequimática.

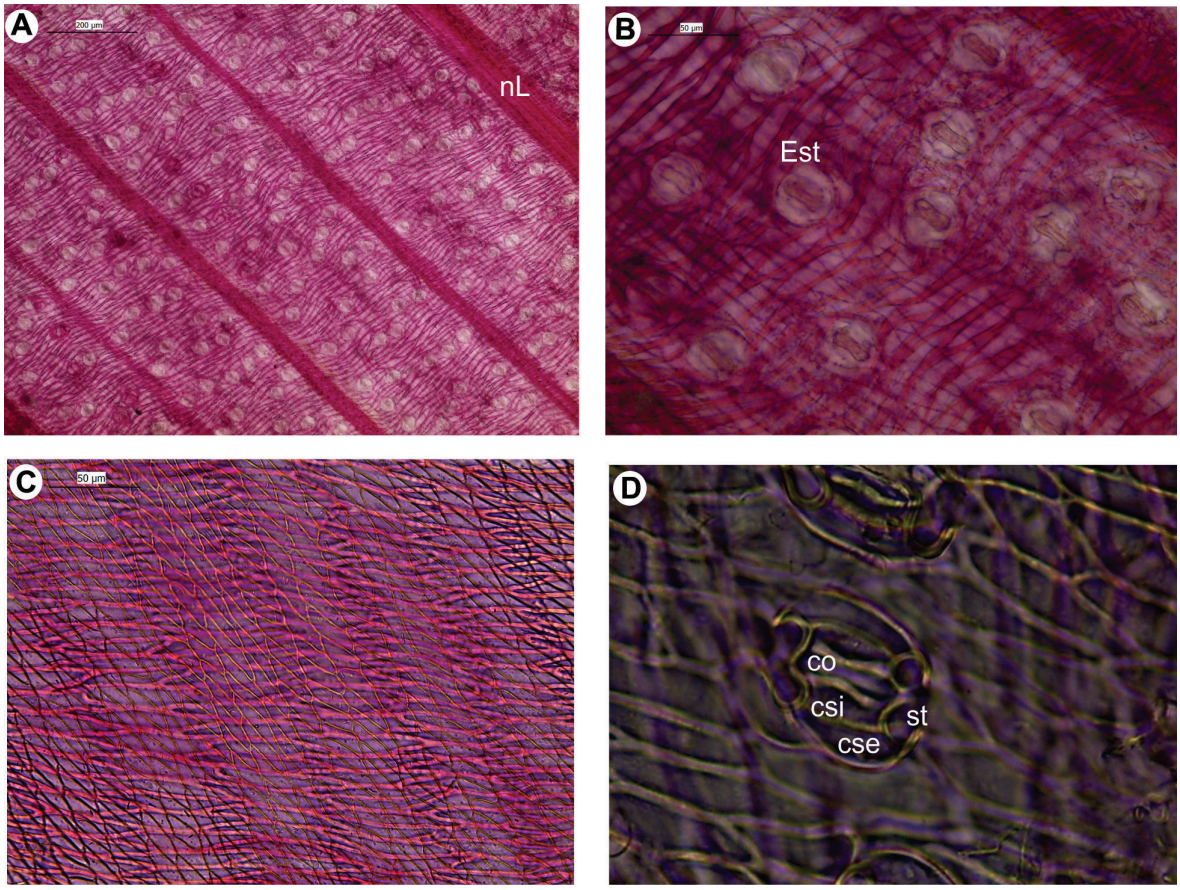

Figura 26. Vista superficial de la lámina del eje producido por semilla en fase 3. A) Vista panorámica de la epidermis abaxial. B) Epidermis abaxial. C) Epidermis adaxial. D) Detalle del estoma. co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, Est= Estoma, nL= Nervadura longitudinal, st= Célula subsidiaria terminal.

de espesor, en la zona de pliegue las células de la primera capa se agrandan y son llamadas células de expansión.

Parénquima esponjoso, formado por tres o cuatro capas de células poliédricas, de 37.6 – 61.7 µm de espesor, en la zona próxima al pliegue la capa que limita con la hipodermis abaxial es reemplazada por células rectangulares y que se acortan al llegar a la zona media del pliegue.

Fibras no vasculares (FNV), se encuentran en el mesófilo solitarias, en grupos de 2-4 y formando paquetes que se distribuyen en tres filas; en la primera fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, de 16.4 – 39.4 µm de longitud; en la segunda fila los paquetes de FNV presentan forma elíptica u ovoide y se ubican en el parénquima en empalizada, de mayor tamaño y aparecen generalmente con mayor frecuencia que los otros dos tipos, de 20.0 – 35.9 µm de longitud; en la tercera fila los paquetes de FNV presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso. Los tres tipos de paquetes de FNV están rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice); las FNV solitarias y en grupos de 2-4 se encuentran adyacentes a la hipodermis adaxial, abaxial y en el parénquima clorofiliano.

Haz vascular mayor, forma circular u ovada; xilema formado por varios vasos de protoxilema y uno o dos vasos de metaxilema dispuestos hacia el lado abaxial; floema distribuido en tres o cuatro paquetes que se disponen en forma de media luna alrededor del xilema; extensión del haz formada por fibras y dos o tres células parenquimáticas; vaina del haz incompleta, formada por células parenquimáticas que se disponen lateralmente.

En *Vista superficial* (Fig. 28) se caracteriza por presentar: *Epidermis adaxial* formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; epidermis abaxial formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente; y *estomas* presentes solamente en la cara abaxial, específicamente en la región intercostal, formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular, superpuestas a los extremos de las laterales externas e internas.

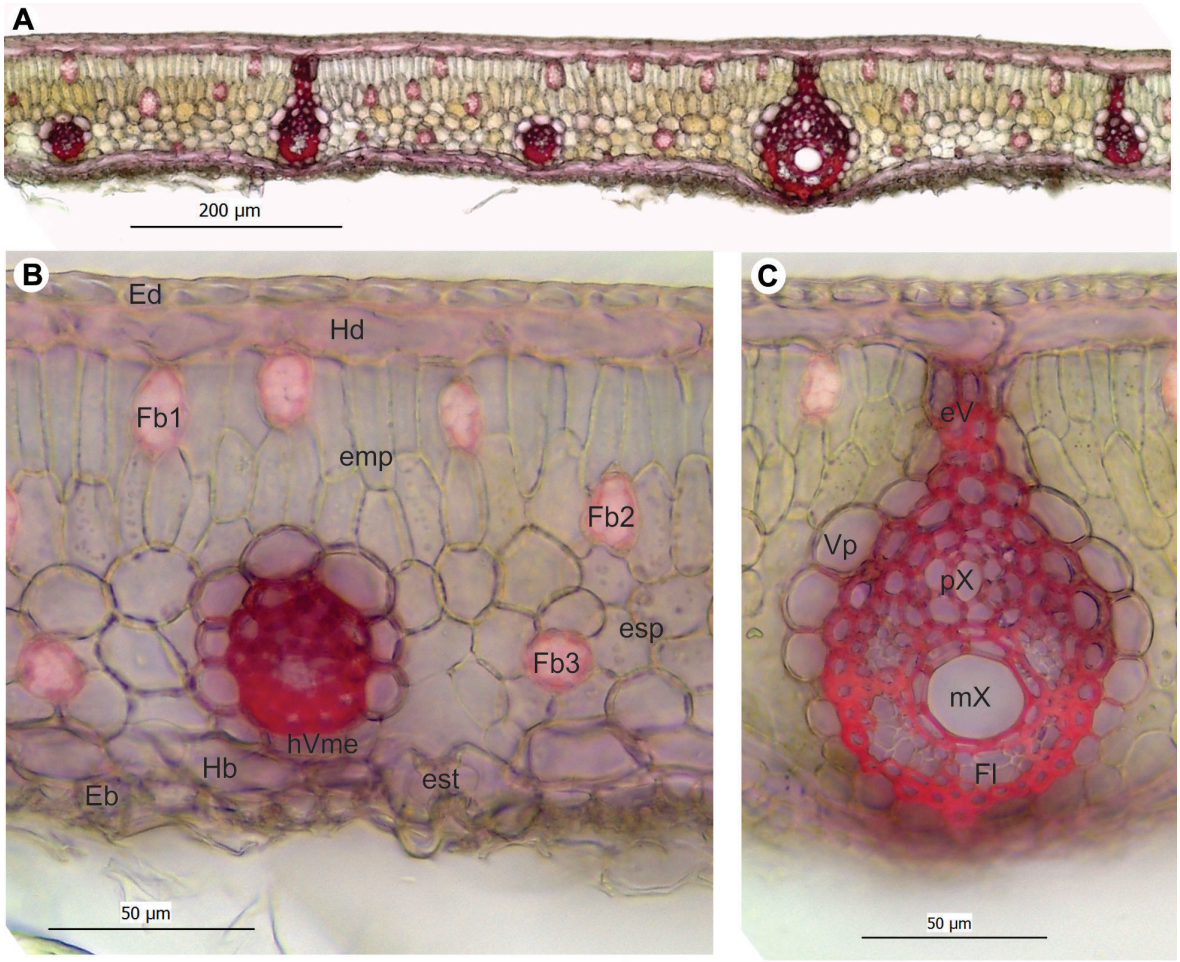

Figura 27. Sección transversal de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 3. A) Vista panorámica. B) Lámina foliar. C) Haz vascular mayor. Eb= Epidermis abaxial, Ed= Epidermis adaxial, emp= Parénquima en empalizada, esp= Parénquima esponjoso, est= Estoma, eV= Extensión de la vaina, Fb1= Paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial, Fb2= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada, Fb3= Paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima esponjoso, Fl= Floema, Hb= Hipodermis abaxial, Hd= Hipodermis adaxial, hVme= haz vascular menor, mX= Metaxilema, pX= Protoxilema, Vp= Vaina parequimática.

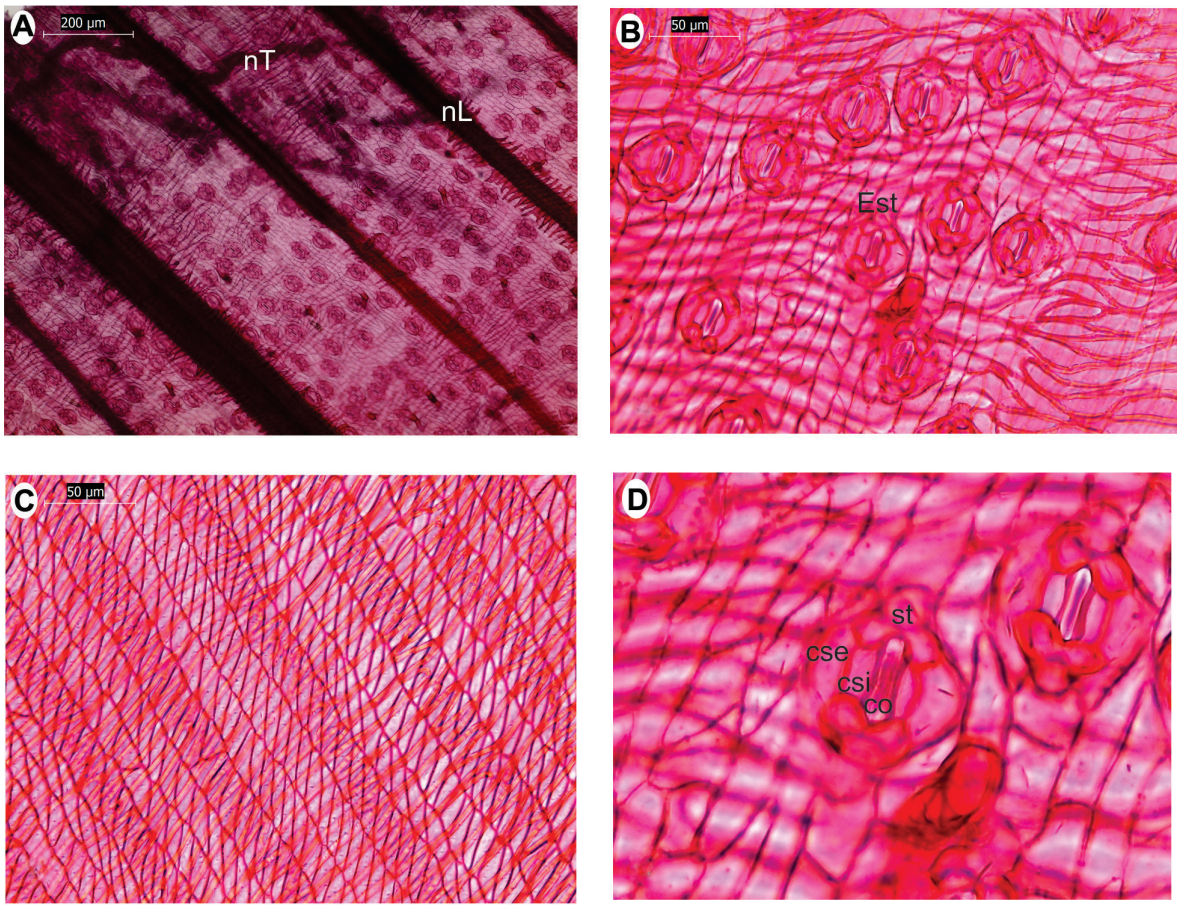

Figura 28. Vista superficial de la lámina del eje producido por ramificación basal en fase 3. A) Vista panorámica de la epidermis abaxial. B) Epidermis abaxial. C) Epidermis adaxial. D) Detalle del estoma. Est= Estoma, co= Célula oclusiva, csi= Célula subsidiaria lateral interna, cse= Célula subsidiaria lateral externa, nL= Nervadura longitudinal, nT= Nervadura transversal, st= Célula subsidiaria terminal.

6.2. Análisis comparativo

6.2.1. Morfología foliar

El análisis estadístico muestra que:

En la fase 1 el mayor número de hojas y el pecíolo más corto en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes ($p<0,05$) de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 5).

En la fase 2 el mayor número de hojas, el pecíolo más corto y la lámina más corta en los ejes producidos por semillas son significativamente diferentes ($p<0,05$) de los producidos por ramificación basal (Tabla 6).

En la fase 3 el mayor número de hojas, el pecíolo más corto, y las pinnas basal y media más anchas en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes ($p<0,05$) de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 7).

6.2.2. Anatomía foliar

El análisis estadístico muestra que:

En la fase 1 la menor densidad estomática en los ejes producidos por semilla es significativamente diferente ($p<0,05$) de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 8).

En la fase 2 el mayor espesor de la lámina, epidermis abaxial y parénquima esponjoso; el mayor ancho del paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada y la mayor densidad estomática en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes ($p<0,05$) de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 9).

En la fase 3 el mayor espesor del parénquima esponjoso y el menor largo del paquete de fibras no vasculares en el parénquima en empalizada en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes $p<0,05$) de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 10).

Tabla 5. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de cuatro parámetros morfológicos de la hoja para la fase 1 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal (* p<0,05; - p>0,05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	**Media ± DS (min-max)**	**Media ± DS (min-max)**	**p**	
Número de hojas	5	4,4 ± 1,1 (3,0 - 6,0)	2,0 ± 0 (2,0 - 2,0)	*	ANOVA
Largo del pecíolo (cm)	5	20,7 ± 11,3 (12,0 - 39,5)	37,6 ± 10,7 (22,0 - 52,0)	*	ANOVA
Largo de la lámina (cm)	5	28,6 ± 11,6 (16,5 - 47,7)	28,2 ± 7,8 (17,5 - 35)	_	ANOVA
Ancho de la lámina (cm)	5	10,1 ± 4,1 (6,0 - 17,0)	10,7 ± 2,1 (8,5 - 12,5)	_	ANOVA

Tabla 6. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 12 parámetros morfológicos de la hoja para la fase 2 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal (* p<0,05; - p>0,05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min-max)	Media ± DS (min-max)	p	
Número de hojas	30	6,0 ± 1,4 (3,0 - 9,0)	3,7 ± 1,4 (1,0 - 6,0)	*	ANOVA
Largo del pecíolo (cm)	30	61,9 ± 16,0 (33,0 - 93,5)	93,5 ± 34,7 (34,0 - 178,0)	*	ANOVA
Largo de la lámina (cm)	30	65,9 ± 15,6 (27,5 - 104,0)	75,2 ± 20,1 (45,0 - 123,3)	*	ANOVA
Largo pinna basal (cm)	30	52,6 ± 11,2 (30,0 - 76,0)	55,1 ± 14,1 (38,1 - 89,0)	_	ANOVA
Ancho pinna basal (cm)	30	6,7 ± 2,6 (1,7 - 12,2)	6,1 ± 2,8 (2,3 - 13,7)	_	ANOVA
Número nervaduras pinna basal	30	4,8 ± 1,5 (1,0 - 7,0)	4,8 ± 1,7 (2,0 - 9,0)	_	ANOVA
Largo pinna media (cm)	30	48,1 ± 10,3 (30,5 - 71,5)	51,1 ± 11,0 (34,9 - 81,0)	_	ANOVA
Ancho pinna media (cm)	30	7,6 ± 2,4 (1,4 - 11,6)	6,7 ± 2,1 (1,4 - 10,4)	_	ANOVA
Número nervaduras pinna media	30	4,8 ± 1,3 (1,0 - 7,0)	4,7 ± 1,3 (1,0 - 7,0)	_	Kruskal-Walis
Largo pinna apical (cm)	30	39,5 ± 8,6 (23,0 - 55,5)	40,8 ± 8,8 (29,0 - 64,5)	_	ANOVA
Ancho pinna apical (cm)	30	18,4 ± 5,6 (9,0 - 29,0)	17,3 ± 5,6 (10,3 - 33,0)	_	ANOVA
Número nervaduras pinna apical	30	17,3 ± 3,3 (12,0 - 23,0)	18,0 ± 3,1 (13,0 - 25,0)	_	ANOVA

Tabla 7. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 12 parámetros morfológicos de la hoja para la fase 3 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal (* p<0,05; - p>0,05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min-max)	Media ± DS (min-max)	p	
Número de hojas	30	6,7 ± 1,6 (4,0 - 11,0)	4,4 ± 1,1 (2,0 - 7,0)	*	ANOVA
Largo del pecíolo (cm)	30	111,1 ± 32,3 (34,0 - 183,0)	141,2 ± 47,2 (46,0 - 247,0)	*	ANOVA
Largo de la lámina (cm)	30	141,0 ± 31,5 (72,0 - 212,0)	139,9 ± 28,8 (91,0 - 196,0)	_	ANOVA
Largo pinna basal (cm)	30	59,3 ± 14,9 (19,0 - 94,0)	57,1 ± 13,5 (27,5 - 94,4)	_	ANOVA
Ancho pinna basal (cm)	30	3,0 ± 1,5 (1,1 - 7,5)	2,5 ± 1,1 (0,9 - 6,2)	*	Kruskal-Walis
Número nervaduras pinna basal	30	2,0 ± 1,0 (1,0 - 6,0)	1,7 ± 0,8 (1,0 - 4,0)	_	Kruskal-Walis
Largo pinna media (cm)	30	63,4 ± 14,3 (18,0 - 104,0)	61,3 ± 14,5 (26,0 - 92,0)	_	ANOVA
Ancho pinna media (cm)	30	5,1 ± 4,0 (1,6 - 17,8)	4,3 ± 3,6 (1,2 - 14,0)	*	Kruskal-Walis
Número nervaduras pinna media	30	2,4 ± 2,0 (1,0 - 9,0)	2,3 ± 2,0 (1,0 - 10,0)	_	Kruskal-Walis
Largo pinna apical (cm)	30	57,1 ± 12,1 (25,0 - 88,0)	55,2 ± 9,1 (33,8 - 72,0)	_	ANOVA
Ancho pinna apical (cm)	30	32,8 ± 7,5 (20,0 - 52,0)	29,9 ± 7,9 (12,0 - 49,0)	_	ANOVA
Número nervaduras pinna apical	30	24,4 ± 3,7 (18,0 - 36,0)	23,0 ± 3,7 (13,0 - 30,0)	_	ANOVA

Tabla 8. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para la fase 1 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal. (* p<0,05; - p>0,05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min-max)	Media ± DS (min-max)	p	
Espesor lámina (µm)	5	106,7 ± 11,6 (87,8 - 134,4)	103,4 ± 9,2 (87,7 - 116,4)	_	Kruskal-Walis
Espesor epidermis adaxial (µm)	5	6,3 ± 0,6 (5,1 - 7,2)	6,4 ± 1,1 (4,9 - 8,6)	_	Kruskal-Walis
Espesor epidermis abaxial (µm)	5	7,5 ± 1,7 (5,4 - 12)	6,7 ± 1,3 (4,7 - 8,6)	_	Kruskal-Walis
Espesor hipodermis adaxial (µm)	5	11,1 ± 1,6 (9,3 - 14,3)	11,2 ± 1,6 (8,7 - 13,5)	_	ANOVA
Espesor hipodermis abaxial (µm)	5	15,1 ± 3,0 (11,1 - 20,2)	13,6 ± 3,3 (6,6 - 18,8)	_	ANOVA
Número capas parénquima en empalizada	5	1,1 ± 0,3 (1,0 - 2,0)	1,0 ± 0,0 (1,0 - 1,0)	_	Kruskal-Walis
Espesor parénquima en empalizada (µm)	5	23,3 ± 4,3 (19,0 - 35,2)	21,2 ± 3,9 (15,4 - 28,6)	_	ANOVA
Número capas parénquima esponjoso	5	3,0 ± 0,4 (2,0 - 4,0)	2,9 ± 0,3 (2,0 - 3,0)	_	Kruskal-Walis
Espesor parénquima esponjoso (µm)	5	44,9 ±8,1 (33,4 - 65,8)	44,1 ± 7,8 (27,4 - 54,3)	_	Kruskal-Walis
Largo paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	5	25,0 ± 4,1 (19,3 - 33,1)	25,3 ± 3,5 (21,6 - 32,8)	_	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	5	17,9 ± 1,9 (15,4 - 21,6)	19,2 ± 2,7 (15,2 - 26,7)	_	Kruskal-Walis
Largo paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	5	24,5 ±4,0 (19,0 - 33,7)	24,7 ± 3,1 (20,3 - 29,2)	_	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	5	18,3 ± 3,3 (12,7 - 26,4)	18,8 ± 2,9 (11,6 - 24,1)	_	ANOVA
Densidad estomática (mm²)	5	95,2 ± 14,2 (69,2 - 113,2)	113,6 ± 25,4 (62,9 - 144,7)	*	ANOVA

1 y 2: paquetes de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial y ubicados en el parénquima en empalizada, respectivamente.

Tabla 9. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para la fase 2 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal. (* p<0,05; - p>0,05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min-max)	Media ± DS (min-max)	p	
Espesor lámina (µm)	10	129,4 ± 10,2 (108,7 - 143,6)	123,6 ± 12,0 (94,0 - 138,6)	*	ANOVA
Espesor epidermis adaxial (µm)	10	4,7 ± 0,7 (3,3 - 5,8)	5,0 ± 0,7 (3,8 - 6,4)	_	ANOVA
Espesor epidermis abaxial (µm)	10	7,2 ± 1,3 (4,9 - 10,2)	6,4 ± 1,0 (4,5 - 8,5)	*	ANOVA
Espesor hipodermis adaxial (µm)	10	12,3 ± 1,8 (8,4 - 17,0)	12,3 ± 1,7 (9,0 - 15,4)	_	ANOVA
Espesor hipodermis abaxial (µm)	10	14,6 ± 3,2 (9,6 - 21,1)	13,3 ± 3,3 (9,1 - 21,3)	_	ANOVA
Número capas parénquima en empalizada	10	1,9 ± 0,3 (1,0 - 2,0)	1,9 ± 0,3 (1,0 - 2,0)	_	Kruskal-Walis
Espesor parénquima en empalizada (µm)	10	41,7 ± 6,7 (23,9 - 53,2)	40,4 ± 7,0 (24,6 - 49,8)	_	ANOVA
Número capas parénquima esponjoso	10	3,1 ± 0,3 (3,0 - 4,0)	3,1 ± 0,3 (3,0 - 4,0)	_	Kruskal-Walis
Espesor parénquima esponjoso (µm)	10	45,9 ± 5,0 (37,0 - 55,0)	43,0 ± 6,2 (30,1 - 51,3)	*	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	25,8 ± 4,2 (19,4 - 33,3)	27,2 ± 4,7 (17,9 - 36,4)	_	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	16,8 ± 2,5 (11,9 - 24,1)	17,2 ± 3,1 (11,2 - 24,8)	_	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	29,0 ± 3,8 (22,0 - 37,6)	27,5 ± 5,1 (16,4 - 35,9)	_	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	19,7 ± 2,0 (15,4 - 24,9)	17,6 ± 3,0 (12,9 - 25,4)	*	ANOVA
Densidad estomática (mm²)	10	123,6 ± 12,8 (97,0 - 156,3)	110,8 ± 18,6 (81,3 - 159,7)	*	ANOVA

1 y 2: paquetes de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial y ubicados en el parénquima en empalizada, respectivamente.

Tabla 10. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para la fase 3 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal. (* p<0,05; - p>0,05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min-max)	Media ± DS (min-max)	p	
Espesor lámina (µm)	10	142,3 ± 11,4 (118,0 - 161,4)	140,2 ± 10,1 (120,9 - 163,9)	_	ANOVA
Espesor epidermis adaxial (µm)	10	5,0 ± 0,7 (3,9 - 6,1)	5,3 ± 1,0 (3,5 - 8,4)	_	ANOVA
Espesor epidermis abaxial (µm)	10	7,4 ± 1,2 (5,4 - 10,2)	8,0 ± 1,6 (6,1 - 12,7)	_	ANOVA
Espesor hipodermis adaxial (µm)	10	13,5 ± 2,1 (10,1 - 19,9)	13,4 ± 2,6 (10,0 - 20,1)	_	ANOVA
Espesor hipodermis abaxial (µm)	10	13,5 ± 2,9 (8,1 - 20,1)	14,1 ± 2,9 (8,5 - 20,2)	_	ANOVA
Número capas parénquima en empalizada	10	1,97 ± 0,2 (1,0 - 2,0)	2,0 ± 0,0 (2,0 - 2,0)	_	Kruskal-Walis
Espesor parénquima en empalizada (µm)	10	49,5 ± 5,9 (33,0 - 61,0)	50,3 ± 5,6 (36,3 - 62,5)	_	ANOVA
Número capas parénquima esponjoso	10	3,5 ± 0,6 (2,0 - 4,0)	3,3 ± 0,4 (3,0 - 4,0)	_	Kruskal-Walis
Espesor parénquima esponjoso (µm)	10	50,6 ± 7,1 (39,4 - 66,4)	46,9 ± 6,0 (37,6 - 61,7)	*	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	26,8 ± 5,4 (16,4 - 38,0)	29,0 ± 4,9 (16,4 - 39,4)	_	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	16,7 ± 2,6 (12,4 - 22,4)	17,5 ± 2,9 (11,3 - 24,9)	_	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	26,6 ± 3,5 (18,5 - 33,0)	29,0 ± 4,0 (20,0 - 35,9)	*	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	17,8 ± 2,7 (12,4 - 24,6)	18,5 ± 2,7 (13,0 - 25,0)	_	ANOVA
Densidad estomática (mm²)	10	110,9 ± 16,9 (78,2 - 154,6)	116,5 ± 17,2 (82,0 - 157,3)	_	ANOVA

1 y 2: paquetes de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial y ubicados en el parénquima en empalizada, respectivamente.

7. DISCUSIÓN

7.1. Sobre el método de muestreo y el número de muestras

Para el registro de los datos morfológicos se utilizó una metodología elaborada especialmente para la evaluación de palmeras propuesta por Anthelme *et al*. (2010), lo que nos permitió tener un mayor área de muestreo. Además, se muestreó en cuatro localidades ubicadas a lo largo del rango de distribución de la especie estudiada (*Astrocaryum carnosum*), lo cual nos permitió obtener una amplia variabilidad de datos. Asimismo, se consideró un número de muestra igual a 30 para cada tipo de eje (producido por semilla y por ramificación basal) para las fases 2 y 3, y 5 para la fase 1 ya que si bien los ejes producidos por semilla se encontraban en abundancia, los ejes producidos por ramificación basal fueron muy escasos. Por ello se considera que los datos y los resultados del estudio morfológico son robustos.

La muestras para el estudio anatómico fueron obtenidas de los individuos evaluados en campo para el estudio morfológico, esto nos permitió tener un mayor área de muestreo, y aunque el número de muestras por cada tipo de eje (producido por semilla y por ramificación basal) en las fases 1 y 2 no fue igual a 30, se seleccionaron muestras de cada localidad evaluada para obtener la mayor variabilidad de datos posibles. Para la elaboración de las láminas histológicas en sección transversal y vista superficial se consideró además métodos adaptados para el estudio anatómico de palmeras (Martens y Uhl 1980, Millán y Kahn 2010).

7.2. Implicancias del tipo de crecimiento sobre la expresión de los caracteres morfológicos y anatómicos

Según Dransfield (1999) el tipo de crecimiento puede influir en la expresión de los caracteres morfológicos, generando una variabilidad que puede conllevar a identificaciones incorrectas.

7.2.1. Morfología foliar

7.2.1.1. Caracteres cualitativos

De acuerdo a los resultados, el tipo de crecimiento por semilla o por ramificación basal en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 no influye en la expresión de los caracteres

cualitativos morfológicos evaluados. Así tenemos que: la vaina con indumento color ferrugíneo grisáceo y de margen fibroso con setas negras, el pecíolo con indumento color ferrugíneo grisáceo y la lámina con indumento blanquecino en el lado abaxial y con aguijones negros en los bordes, son caracteres que se presentan tanto en los ejes producidos por semilla como en los ejes producidos por ramificación basal, así como en las fases de desarrollo 1, 2 y 3, por tanto pueden ser usados como caracteres taxonómicos para la especie ya que no están influenciados por el tipo de crecimiento ni por la fase de desarrollo.

7.2.1.2. Caracteres cuantitativos

Respecto a los caracteres cuantitativos morfológicos evaluados, tenemos caracteres que no se diferencian significativamente de acuerdo al tipo de crecimiento como aquellos que si presentan diferencias.

Dentro de los caracteres morfológicos que no se diferencian significativamente de acuerdo al tipo de crecimiento están: para la la fase 1, el largo y ancho de la lámina; para la fase 2, el largo, ancho y el número de nervaduras de la pinna basal, media y apical; y para la fase 3, el largo de la lámina, largo y número de nervaduras de la pinna basal, largo y número de nervaduras de la pinna media, y largo, ancho y número de nervaduras de la pinna apical; los cuales pueden ser usados como caracteres taxonómicos cuando se trabaja dentro de una fase de desarrollo específica.

Así mismo dentro de los caracteres morfológicos que se diferencian significativamente de acuerdo al tipo de crecimiento están: para la fase 1, el número de hojas y el largo del pecíolo; para la fase 2, el número de hojas, el largo del pecíolo y de la lámina; y para la fase 3, el número de hojas, el largo del pecíolo, el ancho de la pinna basal y media, los explicamos a continuación.

El menor número de hojas en las tres fases de desarrollo de los ejes producidos por ramificación basal puede resultar de la menor necesidad de material fotosintético, ya sea por la existencia de conexiones entre los ejes o por la competencia por el espacio con otros ejes del individuo cespitoso. Por un lado, la existencia de conexiones entre los ejes permite el transporte de agua y nutrimientos para el desarrollo de los nuevos ejes (Alpert y Mooney 1986, Marshall 1990, Jónsdóttir y

Watson 1997, Pitelka y Ashmun 1985), lo cual ha sido estudiado en otras palmeras como *Astrocaryum mexicanum* (Mendoza *et al*. 1987), *Chamaedorea tepejilote* (Oyama y Mendoza 1990), *Geonoma congesta* (Chadzon 1992) y *Reinhardtia gracilis* (Mendoza y Franco 1992). Por otro lado, la competencia por el espacio con los otros ejes es debido a que la translocación de recursos que se da en un ambiente inevitablemente heterogéneo, ya que cada eje compite con los otros por la luz y nutrientes dentro de cierta zona, donde la intensidad de competencia varía en función de la densidad local (Herben 2004). En el caso de los individuos producidos por semilla, el mayor número de hojas respondería a una mayor necesidad de recursos para realizar la fotosíntesis, debido a que no cuenta con el beneficio de la translocación de recursos.

Con respecto al tamaño del pecíolo, su mayor largo en los ejes producidos por ramificación basal podría interpretarse como una estrategia para alcanzar la luz, considerando que tiene que competir con los otros ejes para acceder a este recurso (Herben 2004). Este comportamiento en el incremento de la longitud del pecíolo ha sido observado en los ejes de *Trifolium repens* (Fabaceae) como una respuesta morfológica a la competencia por la luz, y fue considerado un rasgo principal del crecimiento vertical (Bittebiere et al. 2012). Según Chadzon (1992) este crecimiento vertical en la palmera *Geonoma congesta* es realizada por la elongación del tallo de los ejes más jóvenes producidos por ramificación basal.

El menor ancho de las pinnas basal y media en los ejes producidos por ramificación basal, en la fase 3, podría indicar un mayor desarrollo de estos, debido que el desarrollo foliar de las palmeras implica una segmentación gradual de la lámina, la cual llega a ser uniforme en la fase adulta (Tomlinson 1990), lo que implica una reducción gradual del ancho de las pinnas, por pasar de tener varias nervaduras principales por pinna a una sola nervadura principal por pinna.

Es importante mencionar que los caracteres cuantitativos morfológicos que diferencian a los ejes producidos por semilla de los ejes producidos por ramificación basal no se presentaron de igual forma en cada una de las fases de desarrollo, sin embargo el mayor número de hojas y el pecíolo más corto en los ejes producidos por semilla son caracteres que se mantienen constantes en las tres fases de

desarrollo. Sin embargo, un estudio realizado en individuos adultos de esta especie, muestra que estos caracteres no presentan una diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal (Machahua 2015), esto puede deberse a que los ejes adultos producidos por ramificación basal presentan un sistema radicular completamente desarrollado por lo que pueden independizarse fisiológicamente de la planta parental. Según Dransfield (1999) en las palmeras existe una amplia variabilidad de los caracteres morfológicos entre las fases de desarrollo de una especie, y por tanto es importante conocer toda la variabilidad para evitar errores en la identificación de las especies de este grupo de plantas.

La escasa presencia de ejes producidos por ramificación basal en la fase 1 respecto a la abundancia de ejes producidos por semilla, observados en campo, indica que esta fase es muy breve en los ejes producidos por ramificación basal, lo cual podría indicar también que estos ejes presentan una mayor tasa de crecimiento. Este rápido crecimiento de los brotes producidos por ramificación basal fue reportado en la palmera *Geonoma congesta (*Chazdon 1992).

7.2.2. Anatomía foliar

7.2.2.1. Caracteres cualitativos

De acuerdo a los resultados, el tipo de crecimiento por semilla o por ramificación basal en las fases de desarrollo 1, 2 y 3 no influye en la expresión de los caracteres cualitativos anatómicos evaluados. Así tenemos que: *En sección transversal*: la epidermis adaxial formada por células rectangulares y cuadrangulares; epidermis abaxial formada por células ovaladas con tricomas cilíndricos simples; hipodermis adaxial formada por células rectangulares; hipodermis abaxial formada por células rectangulares y fusiformes; paquetes de fibras no vasculares dispuestos en tres filas en el mesófilo; haz vascular mayor con forma circular u ovada; y *en vista superficial*: epidermis adaxial formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente; epidermis abaxial formada por células con forma poligonal alargada dispuestas verticalmente y estomas presentes solamente en la cara abaxial formados por seis células subsidiarias, dos laterales a cada una de las células oclusivas y dos terminales con forma triangular; son caracteres que se

presentan tanto en los ejes producidos por semilla como en los ejes producidos por ramificación basal, así como en las fases de desarrollo 1, 2 y 3. Por tanto pueden ser usados como caracteres taxonómicos para la especie ya que no están influenciados por el tipo de crecimiento ni por la fase de desarrollo.

7.2.2.2. Caracteres cuantitativos

Respecto a los caracteres cuantitativos anatómicos evaluados, tenemos caracteres que no se diferencian significativamente de acuerdo al tipo de crecimiento como aquellos que si presentan diferencias.

Dentro de los caracteres anatómicos cuantitativos que no son influenciados por el tipo de crecimiento están: para la fase 1, el espesor de la lámina, epidermis adaxial y abaxial, hipodermis adaxial y abaxial, parénquima en empalizada y esponjoso, número de capas del parénquima en empalizada y esponjoso, largo y ancho del paquete de fibras no vasculares 1 y 2; para la fase 2, el espesor de la epidermis adaxial, hipodermis adaxial y abaxial, parénquima en empalizada, número de capas del parénquima en empalizada y esponjoso, largo y ancho del paquete de fibras no vasculares 1, y largo del paquete de fibras no vasculares 2; y para la fase 3, el espesor de la lámina, epidermis adaxial y abaxial, hipodermis adaxial y abaxial, parénquima en empalizada, número de capas del parénquima en empalizada y esponjoso, largo y ancho del paquete de fibras no vasculares 1, ancho del paquete de fibras no vasculares 2 y densidad estomática; los cuales pueden ser usados como caracteres taxonómicos cuando se trabaja con una fase de desarrollo específica.

Así mismo dentro de caracteres anatómicos que se diferencian significativamente de acuerdo al tipo de crecimiento están: para la fase 1, la densidad estomática; para la fase 2, el espesor de la lámina, epidermis abaxial y parénquima esponjoso, ancho del paquete de fibras no vasculares 2 y la densidad estomática; y para la fase 3, el espesor del parénquima esponjoso y el largo del paquete de fibras no vasculares 2. Los cuales explicamos a continuación.

Un mayor espesor del parénquima esponjoso en los ejes producidos por semilla de las fases 2 y 3 podría estar respondiendo a una mayor capacidad fotosintética (Evert

2008), ya que estos ejes no son subsidiados por un tipo de integración fisiológica como se da en los ejes producidos por ramificación basal (Pitelka y Ashmun 1985, Fischer y Kleunen 2002), esto concuerda con Maygar *et al*. (2004), quienes indican que los clones incrementan su supervivencia mientras su producción (capacidad fotosintética) sería solo un aspecto secundario.

La densidad estomática puede afectar la asimilación de CO_2 interviniendo en la tasa de crecimiento relativo (Lambers *et al*. 1998). Por tanto, una mayor densidad estomática afecta positivamente la tasa de crecimiento en los ejes producidos por semilla en la fase 2 y en los ejes producidos por ramificación basal en la fase 1.

El tamaño del paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada es significativamente diferente entre los ejes juveniles producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal en las fases 2 y 3. Sin embargo, se expresa como un carácter variable ya que es mayor en la fase 2 y menor en la fase 3 de ejes producidos por semillas respecto a los ejes producidos por ramificación basal. Estas fibras no vasculares contribuyen como suplemento para el esqueleto vascular (Tomlinson 1990). Sin embargo una fracción reducida de fibras dentro de la lámina tiene el beneficio adicional de incrementar la fracción de masa relativa de tejido clorenquimático (Garnier *et al*. 1999, Niinemets *et al*. 2007).

Es importante mencionar que los caracteres cuantitativos anatómicos que diferencian a los ejes producidos por semilla de los ejes producidos por ramificación basal no se presentaron de igual forma en cada una de las fases de desarrollo, y a diferencia de los caracteres cuantitativos morfológicos no hubo un carácter que se mantenga en las tres fases de desarrollo. Sin embargo, el mayor espesor del parénquima en empalizada en los ejes producidos por semilla se presentó en dos de las fases estudiadas.

En el presente estudio no fue posible evaluar la tasa fotosintética en ambos tipos de ejes. Sin embargo, el mayor espesor del parénquima esponjoso y el mayor número de hojas en los ejes producidos por semilla estarían mostrando las adaptaciones de estos ejes para tener una mayor producción fotosintética. Asimismo, no fue posible evaluar la integración fisiológica y la competencia entre los ejes producidos por ramificación basal. Sin embargo, el menor número de hojas y la mayor longitud

del pecíolo en los ejes producidos por ramificación basal estarían mostrando las adaptaciones de estos ejes a su forma de crecimiento.

Por tanto, sería recomendable realizar estudios complementarios para confirmar estos planteamientos.

8. CONCLUSIONES

- En *Astrocaryum carnosum*, el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, no influye en la expresión de los caracteres cualitativos morfológicos y anatómicos en las fases de desarrollo 1, 2 y 3.

- En *Astrocaryum carnosum*, el color del indumento de la vaina, pecíolo y lámina; la presencia de aguijones en la lámina; la forma de las células de la epidermis e hipodermis adaxial y abaxial; la disposición de los paquetes de fibras no vasculares; la forma del haz vascular mayor; la posición de los estomas y el número de células subsidiarias de los estomas; pueden ser usados como caracteres taxonómicos en las fases de desarrollo 1, 2 y 3.

- En *Astrocaryum carnosum*, el número de hojas y la longitud del pecíolo son caracteres cuantitativos morfológicos que están influenciados por el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, y a su vez presentan un comportamiento similar en las fases de desarrollo 1, 2 y 3.

- En *Astrocaryum carnosum*, los caracteres cuantitativos anatómicos que están influenciados por el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, presentan un comportamiento diferente en las fases de desarrollo 1, 2 y 3.

- En *Astrocaryum carnosum*, los caracteres cuantitativos morfológicos y anatómicos que no están influenciados por el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, para una fase de desarrollo específica (1, 2 o 3) pueden ser usados como caracteres taxonómicos.

- En *Astrocaryum carnosum*, los caracteres cuantitativos morfológicos y anatómicos que están influenciados por el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, para una fase de desarrollo específica (1, 2 o 3) no deben ser usados como caracteres taxonómicos.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALPERT P., H.A. MOONEY. 1986. Resourse sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. Oecologia 70: 227–233.

ANTHELME F., R. MONTÚFAR-GALÁRRAGA, J.C PINTAUD. 2010. Caracterización de la resiliencia de poblaciones de palmeras. Ecología en Bolivia 45(3): 23-29.

BALSLEV H., F. KAHN, B. MILLÁN, J. SVENNING, T. KRISTIANSEN, F. BORCHSENIUS, D. PEDERSEN, W. EISERHARDT. 2011. Species Diversity and Growth in Tropical American Palm Communities. The Botanical Review 77: 381 – 425.

BIODAMAZ. 2006. Estrategia Regional de la Diversidad Biológica de San Martín. Documento Técnico. Serie BIODAMAZ-IIAP. Iquitos, Perú. 119 pp. http://www.iiap.org.pe/biodamaz/faseii/download/literatura_gris/ERDB_SanMartin_13-03-07.pdf.

BITTEBIERE A.K., N. RENAUD, B. CLÉMENT, C. MONY. 2012. Morphological response to competition for light in the clonal *Trifolium repens* (Fabaceae). American Journal of Botany 99(4): 646-654.

BOND W.J., J.J. MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. Trends in Ecology & Evolution 16(1): 45-51.

CABALLÉ G. 1994. Ramet proliferation by longitudinal splitting in the Gabonese rainforest liana *Dalhousiea africana* S.Moore (Papilionaceae). Biotropica 26: 266–275.

CHAZDON R.L. 1992. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. Journal of Ecology 79: 1137-1146.

COOK R.E. 1985. Growth and Development in clonal plant populations. In: J.B.C. Jackson, L.W. Buss and R.E. Cook, eds. Population biology and evolution of clonal organism. Yale University Press, New Haven. Pp. 259-296.

CORNER E.J.H. 1966. The natural history of palms. Weidenfeld and Nicholson, London. 393 pp.

DRANSFIELD J. 1999. Species and species concepts in old world palms. In: A. Henderson and F. Borchsenius, eds. Evolution, variation and classification of palms. The New York Botanical Garden Press, New York. Pp. 21-28.

D'AMBROGIO A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur S.A, Buenos Aires. 81 pp.

EVERT R. 2008. Esau Anatomía vegetal: Meristemos, células y tejidos de las plantas-su estructura, función y desarrollo. Omega S.A., Barcelona. 614 pp.

FISCHER M., M.V. KLEUNEN. 2002. On the evolution of clonal plant life histories. Evolutionary Ecology 15: 565–582.

FONT QUER P. 1982. Diccionario de botánica. Editorial Labor S.A., Barcelona. 1244 pp.

FRYXELL P.A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. The Botanical Review 23: 135-233.

GARNIER E., J.L. SALAGER, G. LAURENT, L. SONIÉ. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. New Phytologist 143: 119 – 129.

GTZ, PRODATU, MPT. 2008. Tocache hacia el desarrollo sostenible, Plan de Ordenamiento Territorial. http://www.ordenamientoterritorial.gob.pe/documentos/POT_TOCACHE.PDF

HALLÉ F., R. A. OLDEMAN, P.B. TOMLINSON. 1978. Tropical trees and forests. Springer Verlag, Berlín. 442 pp.

HENDERSON F.M. 2006. Morphology and anatomy of palm seedlings. The Botanical Review 72(4): 273-329.

HERBEN T. 2004. Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. Evolutionary Ecology 18: 493-520.

HOLTTUM R.E. 1955. Growth-habits in Monocotyledons. Variations on a theme. Phytomorphology 5: 399-413.

HORN W.H., J.B. FISHER, P.B. TOMLINSON, C.E. LEWIS, K. LAUBENGAYER. 2009. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). American Journal of Botany 96(8): 1462-1486.

JOHANSEN D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York and London. 523 pp.

JÓNSDÓTTIR B.M., WATSON M.A. 1997. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments?. In: H. De Kroon and J. Van

Groenendael, eds. The Evolution and Ecology of Clonal Plants. Backhuys Publishers, Leiden. Pp. 109–136.

KAHN F. 2008. El género *Astrocaryum* (Arecaceae). Revista Peruana de Biología 15(1): 031-048.

KAHN F., J.J. DE GRANVILLE. 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer Verlag, Berlin. 226 pp.

KAHN F., MILLÁN B. 1992. *Astrocaryum* (Palmae) in Amazonia. A preliminary treatment. Bulletin de L'Institut français D'Études andines 21(2): 459-531.

KAHN F., MOUSSA F. 1994. Las palmeras del Perú. IFEA, Lima. 180 pp.

KAHN F., E.J.L. FERREIRA. 1995. A new species of *Astrocaryum* (Palmae) from Acre, Brazil. Candollea 50: 321-328.

KAHN F., B. MILLÁN, J-C. PINTAUD, M. MACHAHUA. 2011. Detailed assessment of the distribution of A*strocaryum* Sec.*Huicungo* (Arecaceae) in Perú. Revista Peruana de Biología 18(3): 279-282.

KAHN F., B. MILLÁN. 2013. Las Palmeras Huicungo – the Huicungo palms. UNMSM-IRD, Lima. 173 pp.

KLIMEŠ L., J. KIMEŠOVÁ, R.J.J. HENDRIKS, J.M. VAN GROENENDAEL. 1997. Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function. In: H. De Kroon and J.M. Van Groenendael, eds. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Backhuys Publishers, Leiden. Pp. 1-29.

LAMBERS H., F.S. CHAPIN, T.L. PONS. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag, New York. 540 pp.

LEICA MICROSYSTEMS. 2013. Leica LAS EZ Release Notes V3.0.0.

MACHAHUA. 2015. Caracterización de la ramificación basal en dos especies de la sección *Huicungo* (Arecaceae). Tesis para optar al Grado Académico de Doctor en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Biológicas, UNMSM, Lima, Perú.

MACHAHUA M., KAHN F., B. MILLÁN. 2015. Crecimiento por ramificación basal en dos especies de palmeras huicungo, *Astrocaryum carnosum* y *A. huicungo*. Revista Peruana de Biología 22(1): 71-76.

MARÍN M., B. MILLÁN, F. KAHN. 2012. Anatomy and physicochemical properties of the chambira fiber. Revista Peruana de Biología 19(1): 3-10.

MARSHALL C. 1990. Source-sink relations of interconnected ramets. In: J. Van Groenendael and H. De Kroon, eds. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. SPB Academic Publishing, The Hague. Pp. 23–42.

MARTENS J., N.W. ULH. 1980. Methods for the study of leaf anatomy in palms. Stain Tecnology 55(4): 241-246.

MAGYAR M., M. KERSTESZ, B. OBORNY. 2004. Resource transport between ramets alters soil resource pattern: a simulation study on clonal growth. Evolutionary Ecology 18: 469 – 492.

MENDOZA A., M. FRANCO. 1992. Integración clonal en una palma neotropical. Bulletin de L'Institut français D'Études andines 21(2): 623-635.

MENDOZA A., D. PINERO, J. SARUKHÁN. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. Journal of Ecology 75: 545-554.

MILLÁN B. 2006. Arecaceae endémicas del Perú. Revista Peruana de Biología 13(2): 706-707.

MILLÁN B. 2009. Anatomía Foliar de los géneros *Astrocaryum* y *Hexopetium* (Areaceae) y su Implicancia en la Sistemática. Tesis para optar al Grado Académico de Doctor en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Biológicas, UNMSM, Lima, Perú.

MILLÁN B., F. KAHN. 2010. Caracterización de la anatómica foliar de las especies de *Astrocaryum* y *Hexopetion* (Arecaceae). Revista Peruana de Biología 17(1): 81-94.

NIINEMETS Ü., A. PORTSMUTH, D. TENA, M. TOBIAS, S. MATESANZ, F. VALLADARES. 2007. Do we understimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. Annals of Botany 100: 283 – 303.

OYAMA K., A. MENDOZA. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. Biotropica 22: 119-123.

PINTAUD J-C., B. MILLÁN, F. KAHN. 2008. The *Hexopetion* Burret (Arecaceae). Revista Peruana de Biología 15(1): 49-54.

PRODATU, IIAP, MPT. 2006. Tocache hacia el Desarrollo Sostenible, Zonificación Ecológica y Económica. http://www.iiap.org.pe/publicaciones/cds/zee-toca-

che/documentos/Tocache%20FINAL.pdf.

PITELKA L.F., J.W. ASHMUN. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: J.B.C. Jackson, L.W. Buss and R.E. Cook, eds. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. Yale University Press, New Haven. Pp. 399–435.

RIVAS M. 2012. Caracterización anatómica en dos fases de desarrollo de la hoja de *Astrocaryum chambira* Burret (Arecaceae). Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas, UNMSM, Lima, Perú.

RONCAL J., F. KAHN, B. MILLÁN, L.P.T. COUVREUR, J-C. PINTAUD. 2013. Cenozoic colonization and diversification patterns of tropical American palms: evidence from *Astrocaryum* (Arecaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 171: 120-139.

SALM R., N.V. DE SALLES, W.J. ALONSO, C. SCHUCK-PAIM. 2007. Cross-scale determinants of palm species distribution. Acta amazónica 37: 17–25.

SCHULTER U.B., B. FURCH, C.A. JOLY. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotipes of Central Amazonia. Biotropica 25(4): 384-396.

SVENNING J.-C. 2000. Growth Strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuní, Ecuador. Journal of Ecology 87: 55–65.

TIFFNEY B.H., K.J. NIKLAS. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. In: J.B.C. Jackson, L.W. Buss and R.E. Cook, eds. Population biology and evolution of clonal organism. Yale University Press, New Haven. Pp. 35-66.

TOMLINSON P.B. 1961. Anatomy of the Monocotyledons. II. Palmae. Oxford University Press, London. 443 pp.

TOMLINSON P.B. 1990. The structural biology of palms. Oxford University Press, New York. 465pp.

TOMLINSON P.B., J.W. HORN, J.B. FISHER. 2011. The Anatomy of Palms. Oxford University Press, New York. 251pp.

TOSI J.A. 1960. Zonas de Vida Natural en el Perú. Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico del Perú. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la Zona Andina. Proyecto 29. Programa de Cooperación Técnica. Boletín Técnico Nº 5.

UHL N.W., DRANSFIELD J. 1987. Genera palmarum; a classification of palms based on the work of H.E. Moore. Allen Press, Lawrence. 610 pp.

VALLEJO-MARIN M., M.E. DORKEN, S.C.H. BARRET. 2010. The Ecological and Evolutionary Consecuences of Clonality for Plant Mating. Annual Review of Ecology, Evolution, Systematics 41: 193-213.

10. ANEXOS

ANEXO 1. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los cuatro parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1. $p<0.05$, se rechaza la hipótesis de normalidad de datos.

		Número hojas	Largo pecíolo	Largo lámina	Ancho lámina
Eje producido por semilla	N	5	5	5	5
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.5	0.7	0.7	0.8
	p	**0.94**	**0.79**	**0.68**	**0.47**
Eje producido por ramificacion basal	N	5	5	5	5
	Z de Kolmogorov-Smirnov		0.6	0.6	0.6
	p		**0.84**	**0.8**	**0.87**

ANEXO 2. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 12 parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2. p<0.05, se rechaza la hipótesis de normalidad de datos. LPE= longitud pecíolo, LLA= longitud lámina, LPB= longitud pinna basal, APB= ancho pinna basal, N° Npb= número nervaduras pinna basal, LPM= longitud pinna media, APM= ancho pinna media, N° Npm= número de nervaduras pinna media, LPA= longitud pinna apical, APA= ancho pinna apical, N° Npa= número nervaduras pinna apical.

		N° hojas	LPE	LLA	LPB	APB	N° Npb	LPM	APM	N° Npm	LPA	APA	N° Npa
Eje producido por semilla	N	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.8	0.6	0.7	0.5	0.3	0.8	0.6	0.9	1.7	0.5	0.5	0.8
	p	**0.58**	**0.91**	**0.69**	**0.99**	**1**	**0.57**	**0.92**	**0.38**	**0.01**	**0.98**	**0.94**	**0.47**
Eje producido por ramificación basal	N	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.9	0.6	1.2	1	0.7	1.2	1.1	0.7	1.6	1	1.1	0.6
	p	**0.46**	**0.83**	**0.12**	**0.28**	**0.64**	**0.13**	**0.15**	**0.64**	**0.02**	**0.23**	**0.22**	**0.9**

ANEXO 3. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 12 parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3. p<0.05, se rechaza la hipótesis de normalidad de datos. LPE= longitud pecíolo, LLA= longitud lámina, LPB= longitud pinna basal, APB= ancho pinna basal, N° Npb= número nervaduras pinna basal, LPM= longitud pinna media, APM= ancho pinna media, N° Npm= número de nervaduras pinna media, LPA= longitud pinna apical, APA= ancho pinna apical, N° Npa= número nervaduras pinna apical.

		N° hojas	LPE	LLA	LPB	APB	N° Npb	LPM	APM	N° Npm	LPA	APA	N° Npa
Eje producido por semilla	N	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.9	0.4	0.6	0.8	1.3	2.1	0.7	2.6	3.3	0.6	0.5	0.9
	p	**0.4**	**0.99**	**0.9**	**0.54**	**0.08**	**0**	**0.76**	**0**	**0**	**0.8**	**0.95**	**0.38**
Eje producido por ramificación basal	N	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	Z de Kolmogorov-Smirnov	1.61	0.6	0.55	0.44	1.89	2.67	0.883	3.037	3.7	0.46	0.88	0.87
	p	**0.011**	**0.86**	**0.92**	**0.99**	**0**	**0**	**0.417**	**0**	**0**	**0.98**	**0.43**	**0.43**

ANEXO 4. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 14 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1. $p<0.05$, se rechaza la hipótesis de normalidad de datos. ELa= espesor lámina, EEAd= espesor epidermis adaxial, EEAb= espesor epidermis abaxial, EHAd= espesor hipodermis adaxial, EHAb= espesor hipodermis abaxial, N° Cpem= N°capas parénquima en empalizada, Epem= espesor parénquima en empalizada, N° Cpes = N°capas parénquima esponjoso, Epes= espesor parénquima esponjoso, LFNV1= largo paquete fibra no vascular adyacente hipodermis adaxial, AFNV1= ancho paquete fibra no vascular adyacente hipodermis adaxial, LFNV2= largo paquete fibra no vascular ubicado parénquima en empalizada, AFNV1= ancho paquete fibra no vascular ubicado parénquima en empalizada, DE= densidad estomática.

		ELa	EEAd	EEAb	EHAd	EHAb	N° Cpem	Epem	N° Cpes	Epes	LFNV1	AFNV1	LFNV2	AFNV2	DE
Eje producido por semilla	N	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	Z de Kolmogorov-Smirnov	1.9	0.8	1.9	0.5	0.4	2.1	0.8	1.7	0.8	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5
	p	**0**	**0.51**	**0**	**0.93**	**0.99**	**0**	**0.62**	**0.01**	**0.62**	**0.91**	**0.98**	**0.89**	**0.83**	**0.97**
Eje producido por ramificación basal	N	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.7	1.9	0.6	0.7	0.6		0.3	2.1	1.9	0.8	1.8	0.6	0.7	0.7
	p	**0.78**	**0**	**0.91**	**0.69**	**0.9**		**1**	**0**	**0**	**0.62**	**0**	**0.92**	**0.79**	**0.64**

ANEXO 5. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 14 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2. $p<0.05$, se rechaza la hipótesis de normalidad de datos. ELa= espesor lámina, EEAd= espesor epidermis adaxial, EEAb= espesor epidermis abaxial, EHAd= espesor hipodermis adaxial, EHAb= espesor hipodermis abaxial, N° Cpem= N°capas parénquima en empalizada, Epem= espesor parénquima en empalizada, N° Cpes = N°capas parénquima esponjoso, Epes= espesor parénquima esponjoso, LFNV1= largo paquete fibra no vascular adyacente hipodermis adaxial, AFNV1= ancho paquete fibra no vascular adyacente hipodermis adaxial, LFNV2= largo paquete fibra no vascular ubicado parénquima en empalizada, AFNV1= ancho paquete fibra no vascular ubicado parénquima en empalizada, DE= densidad estomática.

		ELa	EEAd	EEAb	EHAd	EHAb	N° Cpem	Epem	N° Cpes	Epes	LFNV1	AFNV1	LFNV2	AFNV2	DE
Eje producido por semilla	N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.9	0.5	0.7	0.8	0.9	2.9	0.9	2.9	0.4	0.8	0.6	0.6	0.6	0.6
	p	**0.45**	**0.99**	**0.78**	**0.61**	**0.39**	**0**	**0.43**	**0**	**0.99**	**0.54**	**0.89**	**0.84**	**0.8**	**0.8**
Eje producido por ramificación basal	N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.7	0.6	0.6	0.4	0.9	2.9	0.7	2.9	0.8	0.4	0.6	0.6	0.6	0.6
	p	**0.76**	**0.88**	**0.85**	**0.99**	**0.35**	**0**	**0.76**	**0**	**0.62**	**1**	**0.88**	**0.88**	**0.92**	**0.92**

ANEXO 6. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov de los 14 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3. $p<0.05$, se rechaza la hipótesis de normalidad de datos. ELa= espesor lámina, EEAd= espesor epidermis adaxial, EEAb= espesor epidermis abaxial, EHAd= espesor hipodermis adaxial, EHAb= espesor hipodermis abaxial, N° Cpem= N°capas parénquima en empalizada, Epem= espesor parénquima en empalizada, N° Cpes = N°capas parénquima esponjoso, Epes= espesor parénquima esponjoso, LFNV1= largo paquete fibra no vascular adyacente hipodermis adaxial, AFNV1= ancho paquete fibra no vascular adyacente hipodermis adaxial, LFNV2= largo paquete fibra no vascular ubicado parénquima en empalizada, AFNV1= ancho paquete fibra no vascular ubicado parénquima en empalizada, DE= densidad estomática.

		ELa	EEAd	EEAb	EHAd	EHAb	N° Cpem	Epem	N° Cpes	Epes	LFNV1	AFNV1	LFNV2	AFNV2	DE
Eje producido por semilla	N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.6	0.7	0.6	0.8	0.8	3	0.6	1.9	0.6	0.6	0.9	0.5	0.5	0.7
	p	**0.88**	**0.74**	**0.9**	**0.48**	**0.53**	**0**	**0.82**	**0**	**0.84**	**0.9**	**0.4**	**0.97**	**0.97**	**0.7**
Eje producido por ramificación basal	N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Z de Kolmogorov-Smirnov	0.82	0.972	1.021	0.983	0.64		0.38	2.5	0.724	0.48	0.65	0.39	0.71	0.713
	p	**0.52**	**0.3**	**0.25**	**0.29**	**0.8**		**1**	**0**	**0.67**	**0.98**	**0.8**	**1**	**0.69**	**0.69**

ANEXO 7. Análisis de varianza de los cuatro parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	**p**
Número hojas	5	14.4	1	14.4	22.154	**0.002**
Largo pecíolo	5	714.025	1	714.025	5.895	**0.041**
Largo lámina	5	0.484	1	0.484	0.005	**0.945**
Ancho lámina	5	0.9	1	0.9	0.086	**0.777**

ANEXO 8. Análisis de varianza de 11 parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	**p**
Número hojas	30	77.067	1	77.067	38.117	**0**
Largo pecíolo	30	14972.081	1	14972.08	20.538	**0**
Largo lámina	30	1299.211	1	1299.211	4.031	**0.049**
Largo pinna basal	30	96.014	1	96.014	0.593	**0.444**
Ancho pinna basal	30	5.828	1	5.828	0.794	**0.376**
N° nervaduras pinna basal	30	0.017	1	0.017	0.006	**0.937**
Largo pinna media	30	132.017	1	132.017	1.161	**0.286**
Ancho pinna media	30	11.616	1	11.616	2.208	**0.143**
Largo pinna apical	30	24.576	1	24.576	0.324	**0.571**
Ancho pinna apical	30	17.281	1	17.281	0.557	**0.459**
N° nervaduras pinna apical	30	6.667	1	6.667	0.65	**0.424**

ANEXO 9. Prueba de Kruskal-Walis de un parámetro morfológico de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetro	N	gl	Chi-cuadrado	**p**
N° nervaduras pinna media	30	1	0.18	**0.672**

ANEXO 10. Análisis de varianza de ocho parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	**p**
Número hojas	30	79.35	1	79.35	41.979	**0**
Largo pecíolo	30	13620.267	1	13620.27	8.318	**0.006**
Largo lámina	30	16.12	1	16.12	0.018	**0.895**
Largo pinna basal	30	219.343	1	219.343	1.088	**0.298**
Largo pinna media	30	194.48	1	194.48	0.942	**0.333**
Largo pinna apical	30	55.681	1	55.681	0.488	**0.488**
Ancho pinna apical	30	127.896	1	127.896	2.156	**0.147**
N° nervaduras pinna apical	30	28.017	1	28.017	2.034	**0.159**

ANEXO 11. Prueba de Kruskal-Walis de cuatro parámetros morfológicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	gl	Chi-cuadrado	**p**
Ancho pinna basal	30	1	6.926	**0.008**
N° nervaduras pinna basal	30	1	2.317	**0.128**
Ancho pinna media	30	1	4.71	**0.03**
N° nervaduras pinna media	30	1	0.488	**0.485**

ANEXO 12. Análisis de varianza de siete parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	**p**
Espesor hipodermis adaxial	5	0.239	1	0.239	0.097	**0.757**
Espesor hipodermis abaxial	5	17.131	1	17.131	1.757	**0.196**
Espesor parénquima empalizada	5	32.761	1	32.761	1.934	**0.175**
Largo paquete fibra no vascular adyacente a la hipodermis adaxial	5	0.397	1	0.397	0.028	**0.869**
Largo paquete fibra no vascular ubicado en el parénquima en empalizada	5	0.158	1	0.158	0.013	**0.912**
Ancho paquete fibra no vascular ubicado en el parénquima en empalizada	5	2.313	1	2.313	0.235	**0.631**
Densidad estomática	5	2555.787	1	2555.787	6.018	**0.021**

ANEXO 13. Prueba de Kruskal-Walis de siete parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 1. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	gl	Chi-cuadrado	**p**
Espesor lámina	5	1	0.269	**0.604**
Espesor epidermis adaxial	5	1	0.035	**0.852**
Espesor epidermis abaxial	5	1	1.209	**0.272**
N° capas parénquima empalizada	5	1	1	**0.317**
N° capas parénquima esponjoso	5	1	0.311	**0.577**
Espesor parénquima esponjoso	5	1	0.004	**0.95**
Ancho paquete fibra no vascular adyacente a la hipodermis adaxial	5	1	2.419	**0.12**

ANEXO 14. Análisis de varianza de 12 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	**p**
Espesor lámina	10	505,645	1	505,645	4,076	**,048**
Espesor epidermis adaxial	10	1,072	1	1,072	2,304	**,134**
Espesor epidermis abaxial	10	9,850	1	9,850	7,255	**,009**
Espesor hipodermis adaxial	10	,001	1	,001	,000	**,985**
Espesor hipodermis abaxial	10	23,852	1	23,852	2,235	**,140**
Espesor parénquima empalizada	10	25,220	1	25,220	,539	**,466**
Espesor parénquima esponjoso	10	127,808	1	127,808	4,070	**,048**
Largo paquete fibra no vascular adyacente a la hipodermis adaxial	10	29,540	1	29,540	1,495	**,226**
Ancho paquete fibra no vascular adyacente a la hipodermis adaxial	10	2,513	1	2,513	,312	**,579**
Largo paquete fibra no vascular ubicado en el parénquima en empalizada	10	33,540	1	33,540	1,663	**,202**
Ancho paquete fibra no vascular ubicado en el parénquima en empalizada	10	62,506	1	62,506	9,675	**,003**
Densidad estomática	10	2,471,187	1	2,471,187	9,676	**,003**

ANEXO 15. Prueba de Kruskal-Walis de dos parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 2. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	gl	Chi-cuadrado	**p**
N° capas parénquima empalizada	10	1	0.215	**0.643**
N° capas parénquima esponjoso	10	1	0	**1**

ANEXO 16. Análisis de varianza de 12 parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3. p<0.05, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	**p**
Espesor lámina	10	63,963	1	63,963	,551	**0,461**
Espesor epidermis adaxial	10	1,880	1	1,880	2,687	**0,107**
Espesor epidermis abaxial	10	4,434	1	4,434	2,169	**0,146**
Espesor hipodermis adaxial	10	,048	1	,048	,009	**0,926**
Espesor hipodermis abaxial	10	6,080	1	6,080	,721	**0,399**
Espesor parénquima empalizada	10	10,965	1	10,965	,331	**0,567**
Espesor parénquima esponjoso	10	207,167	1	207,167	4,827	**0,032**
Largo paquete fibra no vascular adyacente a la hipodermis adaxial	10	74,727	1	74,727	2,765	**0,102**
Ancho paquete fibra no vascular adyacente a la hipodermis adaxial	10	9,385	1	9,385	1,241	**0,270**
Largo paquete fibra no vascular ubicado en el parénquima en empalizada	10	85,228	1	85,228	6,005	**0,017**
Ancho paquete fibra no vascular ubicado en el parénquima en empalizada	10	7,273	1	7,273	,987	**0,325**
Densidad estomática	10	466,823	1	466,823	1,603	**0,211**

ANEXO 17. Prueba de Kruskal-Walis de dos parámetros anatómicos de *Astrocaryum carnosum* para la fase 3. $p<0.05$, indica que existe diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los producidos por ramificación basal.

Parámetros	N	gl	Chi-cuadrado	**p**
N° capas parénquima empalizada	10	1	1	**0.317**
N° capas parénquima esponjoso	10	1	3.52	**0.061**

Anexo 18. Artículo científico publicado en una Revista Científica (Open Access).

Revista peruana de biología 22(3): 315 – 322 (2015)
doi: http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v22i3.11437

ISSN–L 1561–0837
Facultad de Ciencias Biológicas UNMSM

TRABAJOS ORIGINALES

Comparación foliar morfológica y anatómica entre ejes producidos por semilla y por ramificación basal de *Astrocaryum carnosum* (Arecaceae)

Morphological and anatomical comparison between axes produced by seed and basal branching of *Astrocaryum carnosum* (Arecaceae)

Marinoli Rivas, Betty Millán* y Francis Kahn

*Autor para correspondencia
Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, Jesús María, Lima 11, Perú.
Email Marinoli Rivas: marinoli23@gmail.com
Email Betty Millán: bmillans@gmail.com
Email Francis Kahn: franciskahn@orange.fr

Resumen

En la palmera cespitosa *Astrocaryum carnosum* se describe y compara la morfología y anatomía foliar entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal en tres fases de desarrollo; fase 1: hojas enteras, fase 2: hojas irregularmente pinnadas con 2 a 6 pares pinnas y fase 3 con 7 a 21 pares de pinnas. En cada caso se midieron cuatro parámetros morfológicos y 14 parámetros anatómicos para la fase 1; y 12 parámetros morfológicos y 14 parámetros anatómicos para las fases 2 y 3. Se encontraron diferencias significativas ($p<0.05$) en el número de hojas, largo del pecíolo, largo de la lámina, ancho de la pinna basal y media, espesor del parénquima esponjoso, tamaño del paquete de fibras no vasculares y densidad estomática.

Palabras claves: *Huicungo*; hábito cespitoso; ramificación basal.

Abstract

For the caespitose palm *Astrocaryum carnosum* are described and compared the foliar morphology and anatomy between axes produced by seed and basal branching in three stages of development; stage 1: with entire leaves; stage 2: with 2–6 pairs of irregular pinnae and stage 3: with 7–21 pairs of pinnae. For each case were considered four morphological and 14 anatomical parameters for phase 1; and 12 morphological and 14 anatomical parameters for phases 2 and 3. Significant differences ($p<0.05$) were found in the number of leaves, length of petiole, length of lamina, width of basal and middle pinna, thickness of spongy parenchyma, size of non–vascular fibers bundles and stomatal density.

Keywords: *Huicungo*; caespitose; basal branching.

Citación:

Rivas M., B. Millán & F. Kahn. 2015. Comparación foliar morfológica y anatómica entre ejes producidos por semilla y por ramificación basal de Astrocaryum carnosum (Arecaceae). Revista peruana de biología 22(3): 315 – 322 (Diciembre 2015). doi: http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v22i3.11437

Presentado: 02/08/2015
Aceptado: 23/11/2015
Publicado online: 18/12/2015

Información sobre los autores:

MR, BM y FK realizaron los trabajos de campo, MR realizo el trabajo de laboratorio y MR, BM y FK redactaron y aprobaron la versión final del presente trabajo.

Los autores no incurren en conflictos de intereses.

Fuentes de financiamiento:

Trabajo financiado por el Proyecto FP7 PALMS N° 212631.

Permisos de colecta:

Trabajo con el permiso 2009–AG–DGFFS–DGEFFS

Journal home page: http://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/rpb/index

© Los autores. Este artículo es publicado por la Revista Peruana de Biología de la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons Atribución–NoComercial–CompartirIgual 4.0 Internacional.(http://creativecommons.org/licenses/by–nc–sa/4.0/), que permite el uso no comercial, distribución y reproducción en cualquier medio, siempre que la obra original sea debidamente citadas. Para uso comercial, por favor póngase en contacto con editor.revperubiol@gmail.com.

Introducción

Las plantas clonales son abundantes en los bosques tropicales (Caballé 1994). Se han planteado muchas ventajas adaptativas del crecimiento clonal, tales como: la habilidad para una rápida colonización de espacios abiertos, alta competitividad y mayor sobrevivencia bajo condiciones ambientales adversas (Bond & Midgley 2001). En las palmeras de sotobosque de los bosques tropicales, el crecimiento clonal es considerado una estrategia de crecimiento más que una estrategia de propagación-dispersión, la cual es llevada a cabo principalmente por semillas (Svenning 2000).

En las palmeras, el crecimiento clonal se da por ramificación basal, este proceso implica la producción de nuevos ejes a partir de yemas laterales ubicadas en la base del eje primario (Holttum 1955, Hallé et al. 1978, Tomlinson 1990). Según Font Quer (1982) un eje está formado por un vástago con raíces. La ramificación basal se presenta en un 33% de las palmeras de América tropical (Balslev et al. 2011), las cuales son denominadas cespitosas, siendo califícas de solitarias las que no ramifican (Corner 1966). La ramificación basal es considerada una tendencia evolutiva en las palmeras, las cuales han llegado a ocupar todos los ecosistemas tropicales (Kahn y Granville 1992), debido que contribuye a reducir su tasa de mortalidad (Svenning 2000) y por qué favorece a un establecimiento más eficientemente a partir de pequeñas poblaciones, haciéndolos buenos colonizadores (Salm et al. 2007).

La sección *Huicungo* del género *Astrocaryum* abarca ocho especies cespitosas, las cuales tienen una única forma de vida, sin embargo, su distribución alcanza una gran variedad de hábitats desde la región Sub Andina hasta la Amazonía baja (Kahn & Moussa 1994, Kahn 2008, Kahn & Millán 2013). Según Machahua et al. (2015) el proceso de ramificación basal en *Astrocaryum carnosum* de la sección *Huicungo* permite una explotación óptima del espacio y asegura la continuidad de la población en el tiempo.

En este contexto, el presente trabajo describe y compara la morfología y anatomía foliar entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal, en tres fases de desarrollo de la palmera *Astrocaryum carnosum*, con el objetivo de conocer como el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, influye en la expresión de los caracteres anatómicos y morfológicos.

Material y métodos

Área de estudio.– La evaluación y colecta de las muestras se llevó a cabo en cuatro localidades ubicadas en el valle del Alto Huallaga; dos pertenecientes a la región Huánuco: Tres de Mayo (8°28'46"S, 76°21'18"W) y La Banda (8°28'23"S, 76°20'03"W), y dos para la región San Martin: Tomás (8°25'30"S, 76°29'51"W) y Puerto Rico (8°33'54"S, 76°16'47"W) (Fig. 1). En el área de estudio la precipitación pluvial anual promedio es de 1340 mm^3 y la temperatura anual promedio es de 25.0 °C (GTZ, PROTADU & MPT 2008). El área de estudio corresponde a un valle de sedimentación fluvialuvial, constituido por áreas relativamente planas, donde se encuentran las terrazas bajas inundables (GTZ, PROTADU & MPT 2008). La vegetación corresponde a un bosque tropical húmedo (Tosi 1960) y se caracteriza por presentar árboles que no superan los 30 m.

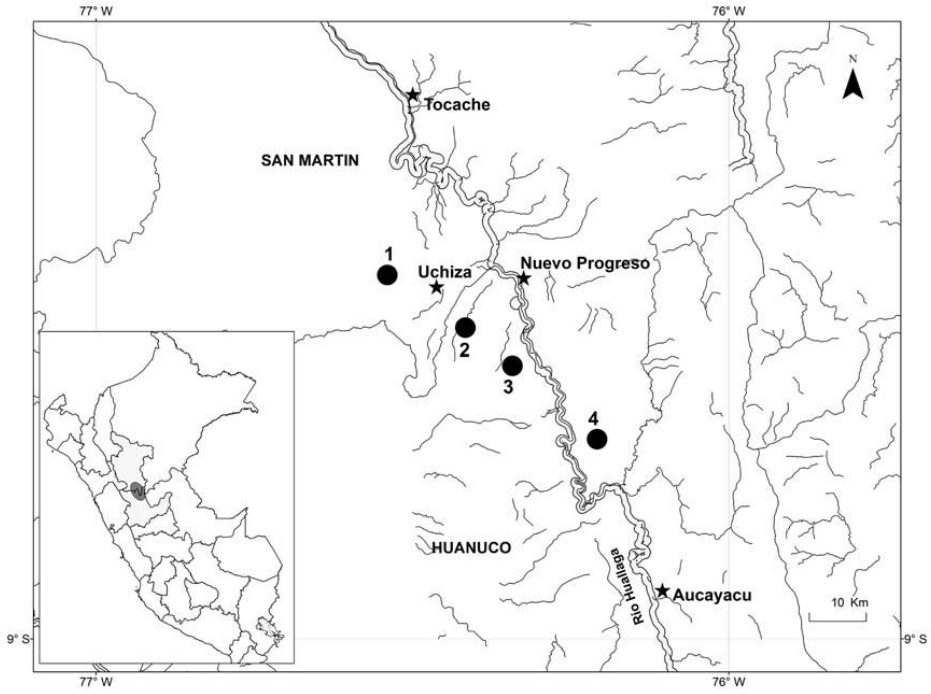

Figura 1. Localidades de evaluación y colecta de muestras: (1) Tomás, (2) Tres de Mayo, (3) La Banda y (4) Puerto Rico.



Figura 2. (A) Ejes producidos por ramificación basal. (B) Eje producido por semilla.

Especie estudiada.– *Astrocaryum carnosum* F. Kahn & B. Millán es una especie endémica del Perú (Millán 2006), se distribuye en el valle del Alto Huallaga, desde Tocache hasta Tingo María (Kahn & Millán 2013). Crece en bosques sobre suelos hidromórficos y bosques de restinga sobre suelos aluviales estacionalmente inundados (Kahn & Granville 1992). La palmera es cespitosa, subacaulescente o con tallo hasta 2 m de alto y 18 cm de diámetro y hojas largas con pecíolo hasta 7.5 m de largo, con hasta 120 pares de pinnas dispuestas en una mismo plano.

Durante su desarrollo, luego de germinar, las hojas de la palmera pasan por varias etapas de transformación (Tomlinson 1990). La fase 1 corresponde a las plántulas con hojas de lámina entero bífido, la fase 2 a los juveniles de hojas irregularmente pinnadas con 2 a 6 pares de pinnas y la fase 3 a los juveniles de hojas con lámina irregularmente pinnadas con 7 a 21 pares de pinnas. Transformaciones similares se observan durante el desarrollo de los ejes producidos por ramificación basal (Fig. 2).

Muestreo y parámetros morfológicos.– Se consideraron palmeras separadas entre sí por una distancia de 40 m. Para los ejes producidos por ramificación basal se verifico la conexión del eje a la planta madre antes de colectarlo.

Para la fase 1, se muestrearon 5 ejes producidos por semilla y 5 ejes producidos por ramificación basal, provenientes de palmeras diferentes. Si bien los ejes producidos por semilla estaban en abundancia, solamente se encontraron cinco ejes producidos por ramificación basal en el estado correspondiente a la fase 1. Se midieron cuatro parámetros morfológicos: número de hojas del eje; largo del pecíolo, largo de la lámina y ancho de la lámina de una hoja del eje.

Para la fase 2 y fase 3 se muestrearon en cada caso 30 ejes producidos por semilla y 30 ejes producidos por ramificación basal. Para cada fase se midieron 12 parámetros morfológicos: número de hojas del eje; largo del pecíolo, largo de la lámina, largo de la pinna basal, ancho de la pinna basal, número de nervaduras de la pinna basal, largo de pinna media, ancho de la pinna media, número de nervaduras de la pinna media, largo de pinna apical, ancho de la pinna apical y número de nervaduras de la pinna apical de una hoja del eje.

Anatomía.– De los ejes muestreados en la evaluación morfológica, se tomaron secciones de la pinna media; para la fase 1, de 5 ejes producidos por semilla y 5 ejes producidos por ramificación basal; y para cada una de las fases 2 y 3 de 10 ejes producidos por semilla y 10 ejes producidos por ramificación basal.

Las secciones fueron fijadas en solución FAA (Formol, Ácido acético, Alcohol etílico). Se realizaron cortes transversales a mano alzada y raspados para obtener la epidermis abaxial (Johansen 1940, D' Ambrogio 1986). La tinción fue realizada con safranina al 1% y el montaje con gelatina fenicada. Se registraron datos cuantitativos de 14 parámetros anatómicos: espesor de la lámina foliar, espesor de la epidermis adaxial, espesor de la epidermis abaxial, espesor de la hipodermis adaxial, espesor de la hipodermis abaxial, espesor del parénquima clorofiliano en empalizada, espesor del parénquima clorofiliano esponjoso, largo y ancho del paquete de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial, largo y ancho del paquete de fibras no vasculares ubicados en el parénquima en empalizada, número de capas del parénquima clorofiliano en empalizada, número de capas del parénquima clorofiliano esponjoso y la densidad estomática. Se realizaron tres réplicas de las mediciones por eje. Las mediciones anatómicas se realizaron con el programa Leica LAS (Leica Microsystems 2013), usando un microscopio binocular de luz Leica DM–500 con una cámara digital incorporada ICC–50.

Análisis estadístico.– Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS Statistics® 20.0. Se procedió en dos pasos: i) se evaluó la distribución normal de las variables por medio de la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov ($p< 0.05$); ii) se determinó los parámetros que presentan una diferencia significativa entre los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal para las fases 1, 2 y 3; aplicando el análisis de varianza (ANOVA) para los parámetros que presentaron distribución normal ($p< 0.05$) y la prueba de Kruskal Wallis ($p< 0.05$) para los parámetros que no presentaron distribución normal.

Resultados

Morfología foliar.– En la fase 1, las hojas de los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal presentaron en común: vaina con margen fibroso y setas negras e indumento ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial, pecíolo cilíndrico con indumento color ferrugíneo o grisáceo, lámina entero bífido con indumento blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes. El mayor número de hojas y el pecíolo más corto en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 1).

En la fase 2, las hojas de los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal presentaron en común: vaina con margen fibroso y setas negras e indumento ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial; pecíolo cilíndrico con indumento color ferrugíneo o grisáceo y aguijones negros presentes o ausentes; lámina pinnada con indumento blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes, pinna basal y media lineal–lanceolada con una o varias nervaduras principales, y pinna apical bífida con ambas partes lineal–lanceolada con varias nervaduras principales, raquis con indumento ferrugíneo o grisáceo con aguijones negros presentes o ausentes. El mayor número de hojas, el pecíolo más corto, y la lámina más corta en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes delos ejes producidos por ramificación basal (Tabla 1).

En la fase 3, las hojas de los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal presentaron en común: vaina con margen fibroso y setas negras e indumento ferrugíneo o grisáceo en la superficie abaxial; pecíolo cilíndrico con indumento color ferrugíneo o grisáceo y aguijones negros presentes o ausentes; lámina pinnada con indumento blanquecino en el lado abaxial y aguijones negros en los bordes, pinna basal y media lineal–lanceolada con una o varias nervaduras principales, y pinna apical bífida con ambas partes lineal–lanceolada con varias nervaduras principales, raquis con indumento ferrugíneo o grisáceo con aguijones negros presentes o ausentes. El mayor número de hojas, el pecíolo más corto, y las pinnas basal y la media más anchas en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes de los ejes producidos por ramificación basal. (Tabla 1).

Anatomía foliar.–

En la fase 1, las hojas de los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal presentaron en común:

Sección transversal: epidermis adaxial formada por una capa de células rectangulares; epidermis abaxial formada por una capa de células ovaladas y tricomas cilíndricos simples pluricelulares; hipodermis adaxial formada por una capa de células rectangulares; hipodermis abaxial formada por una capa de células rectangulares o fusiformes; parénquima clorofiliano diferenciado en empalizada y esponjoso, donde se encuentran idioblastos; fibras no vasculares solitarias o en grupos de 2 – 4 o formando paquetes rodeados por estegmatos (cuerpos de sílice), estos paquetes se distribuyen en tres filas, en la primera los paquetes presentan forma elíptica u ovoide y se ubican adyacentes a la hipodermis adaxial, en la segunda fila los paquetes presentan forma elíptica u ovoide y se ubican entre el parénquima en empalizada y esponjoso, y en la tercera fila los paquetes presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; haz vascular mayor de forma circular u ovada, xilema compuesto por uno o dos vasos de metaxilema y floema distribuido en tres o cuatro paquetes

Vista superficial: epidermis adaxial formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente y epidermis abaxial formada por células con forma poligonal dispuestas verticalmente; estomas presentes solo en regiones intercostales de la superficie abaxial, formados por seis células subsidiarias (dos laterales a cada lado de las células oclusivas y dos terminales) y dos células oclusivas. La menor densidad estomática en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 2).

En la fase 2, las hojas de los ejes producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal presentaron en común:

Sección transversal: epidermis adaxial formada por una capa de células rectangulares; epidermis abaxial formada por una capa de células ovaladas y tricomas cilíndricos simples pluricelulares; hipodermis adaxial formada por una capa de células rectangulares; hipodermis abaxial formada por una capa de células rectangulares o fusiformes; parénquima clorofiliano diferenciado en empalizada y esponjoso, donde se encuentran idioblastos; fibras no vasculares, solitarias o en grupos de 2 – 4 o formando paquetes rodeados por estegmatos, estos paquetes se distribuyen en tres filas, en la primera los paquetes presentan forma elíptica u ovoide y se ubican adyacentes a la hipodermis adaxial, en la segunda fila los paquetes presentan forma elíptica u ovoide y se ubican en el parénquima en empalizada, y en la tercera fila los paquetes presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; haz vascular mayor de forma circular u ovada, xilema compuesto por uno o dos vasos de metaxilema y floema distribuido en tres o cuatro paquetes.

Vista superficial: epidermis adaxial formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente y epidermis abaxial formada por células con forma poligonal dispuestas verticalmente; estomas presentes solo en regiones intercostales de la superficie abaxial, formados por seis células subsidiarias (dos laterales a cada lado de las células oclusivas y dos terminales) y dos células oclusivas. El mayor espesor de la lámina, epidermis abaxial y parénquima esponjoso; el mayor ancho del paquete de fibras no vasculares ubicado en el parénquima en empalizada y la mayor densidad estomática en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes de los ejes producidos por ramificación basal (Tabla 2).

En la fase 3, las hojas de los ejes producidos por semillas y los ejes producidos por ramificación basal presentaron en común:

Tabla 1. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de cuatro parámetros morfológicos de la hoja para la fase 1 y 12 parámetros morfológicos de la hoja para las fases 2 y 3 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal (* p<0.05; – p>0.05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min–max)	Media ± DS (min–max)	p	
Fase 1					
Número de hojas	5	4.4 ± 1.1 (3.0 – 6.0)	2.0 ± 0 (2.0 – 2.0)	*	ANOVA
Largo del pecíolo (cm)	5	20.7 ± 11.3 (12.0 – 39.5)	37.6 ± 10.7 (22.0 – 52.0)	*	ANOVA
Largo de la lámina (cm)	5	28.6 ± 11.6 (16.5 – 47.7)	28.2 ± 7.8 (17.5 – 35)	–	ANOVA
Ancho de la lámina	5	10.1 ± 4.1 (6.0 – 17.0)	10.7 ± 2.1 (8.5 – 12.5)	–	ANOVA
Fase 2					
Número de hojas	30	6.0 ± 1.4 (3.0 – 9.0)	3.7 ± 1.4 (1.0 – 6.0)	*	ANOVA
Largo del pecíolo (cm)	30	61.9 ± 16.0 (33.0 – 93.5)	93.5 ± 34.7 (34.0 – 178.0)	*	ANOVA
Largo de la lámina (cm)	30	65.9 ± 15.6 (27.5 – 104.0)	75.2 ± 20.1 (45.0 – 123.3)	*	ANOVA
Largo pinna basal (cm)	30	52.6 ± 11.2 (30.0 – 76.0)	55.1 ± 14.1 (38.1 – 89.0)	–	ANOVA
Ancho pinna basal (cm)	30	6.7 ± 2.6 (1.7 – 12.2)	6.1 ± 2.8 (2.3 – 13.7)	–	ANOVA
Número nervaduras pinna basal	30	4.8 ± 1.5 (1.0 – 7.0)	4.8 ± 1.7 (2.0 – 9.0)	–	ANOVA
Largo pinna media (cm)	30	48.1 ± 10.3 (30.5 – 71.5)	51.1 ± 11.0 (34.9 – 81.0)	–	ANOVA
Ancho pinna media (cm)	30	7.6 ± 2.4 (1.4 – 11.6)	6.7 ± 2.1 (1.4 – 10.4)	–	ANOVA
Número nervaduras pinna media	30	4.8 ± 1.3 (1.0 – 7.0)	4.7 ± 1.3 (1.0 – 7.0)	–	Kruskal–Walis
Largo pinna apical (cm)	30	39.5 ± 8.6 (23.0 – 55.5)	40.8 ± 8.8 (29.0 – 64.5)	–	ANOVA
Ancho pinna apical (cm)	30	18.4 ± 5.6 (9.0 – 29.0)	17.3 ± 5.6 (10.3 – 33.0)	–	ANOVA
Número nervaduras pinna apical	30	17.3 ± 3.3 (12.0 – 23.0)	18.0 ± 3.1 (13.0 – 25.0)	–	ANOVA
Fase 3					
Número de hojas	30	6.7 ± 1.6 (4.0 – 11.0)	4.4 ± 1.1 (2.0 – 7.0)	*	ANOVA
Largo del pecíolo (cm)	30	111.1 ± 32.3 (34.0 – 183.0)	141.2 ± 47.2 (46.0 – 247.0)	*	ANOVA
Largo de la lámina (cm)	30	141.0 ± 31.5 (72.0 – 212.0)	139.9 ± 28.8 (91.0 – 196.0)	–	ANOVA
Largo pinna basal (cm)	30	59.3 ± 14.9 (19.0 – 94.0)	57.1 ± 13.5 (27.5 – 94.4)	–	ANOVA
Ancho pinna basal (cm)	30	3.0 ± 1.5 (1.1 – 7.5)	2.5 ± 1.1 (0.9 – 6.2)	*	Kruskal–Walis
Número nervaduras pinna basal	30	2.0 ± 1.0 (1.0 – 6.0)	1.7 ± 0.8 (1.0 – 4.0)	–	Kruskal–Walis
Largo pinna media (cm)	30	63.4 ± 14.3 (18.0 – 104.0)	61.3 ± 14.5 (26.0 – 92.0)	–	ANOVA
Ancho pinna media (cm)	30	5.1 ± 4.0 (1.6 – 17.8)	4.3 ± 3.6 (1.2 – 14.0)	*	Kruskal–Walis
Número nervaduras pinna media	30	2.4 ± 2.0 (1.0 – 9.0)	2.3 ± 2.0 (1.0 – 10.0)	–	Kruskal–Walis
Largo pinna apical (cm)	30	57.1 ± 12.1 (25.0 – 88.0)	55.2 ± 9.1 (33.8 – 72.0)	–	ANOVA
Ancho pinna apical (cm)	30	32.8 ± 7.5 (20.0 – 52.0)	29.9 ± 7.9 (12.0 – 49.0)	–	ANOVA
Número nervaduras pinna apical	30	24.4 ± 3.7 (18.0 – 36.0)	23.0 ± 3.7 (13.0 – 30.0)	–	ANOVA

Sección transversal: epidermis adaxial formada por una capa de células rectangulares; epidermis abaxial formada por una capa de células ovaladas y tricomas cilíndricos simples pluricelulares; hipodermis adaxial formada por una capa de células rectangulares; hipodermis abaxial formada por una capa de células rectangulares o fusiformes; parénquima clorofiliano diferenciado en empalizada y esponjoso, donde se encuentran idioblastos; fibras no vasculares, solitarias o en grupos de 2 – 4 o formando paquetes rodeados por estegmatos, estos paquetes se distribuyen en tres filas, en la primera los paquetes presentan forma elíptica u ovoide y se ubican adyacentes a la hipodermis adaxial, en la segunda fila los paquetes presentan forma elíptica u ovoide y se ubican en el parénquima en empalizada, y en la tercera fila los paquetes presentan forma circular y se ubican en el parénquima esponjoso; haz vascular mayor de forma circular u ovada, xilema compuesto por uno o dos vasos de metaxilema y floema distribuido en tres o cuatro paquetes.

Vista superficial: epidermis adaxial formada por células con forma rectangular o poligonal dispuestas oblicuamente y epidermis abaxial formada por células con forma poligonal dispuestas verticalmente; estomas presentes solo en regiones intercostales de la superficie abaxial, formados por seis células subsidiarias (dos laterales a cada lado de las células oclusivas y dos terminales) y dos células oclusivas. El mayor espesor del parénquima esponjoso y el menor largo del paquete de fibras no vasculares en el parénquima en empalizada en los ejes producidos por semilla son significativamente diferentes de los ejes producidos por ramificación basal.

Tabla 2. *Astrocaryum carnosum* — Datos comparativos de 14 parámetros anatómicos de la hoja para las fases 1, 2 y 3 entre ejes producidos por semilla y ejes producidos por ramificación basal. (* p<0.05; - p>0.05).

		Eje producido por semilla	Eje producido por ramificación basal		Análisis comparativo
	N	Media ± DS (min–max)	Media ± DS (min–max)	p	
Fase 1					
Espesor lámina (µm)	5	106.7 ± 11.6 (87.8 – 134.4)	103.4 ± 9.2 (87.7 – 116.4)	–	Kruskal-Walis
Espesor epidermis adaxial (µm)	5	6.3 ± 0.6 (5.1 – 7.2)	6.4 ± 1.1 (4.9 – 8.6)	–	Kruskal-Walis
Espesor epidermis abaxial (µm)	5	7.5 ± 1.7 (5.4 – 12)	6.7 ± 1.3 (4.7 – 8.6)	–	Kruskal-Walis
Espesor hipodermis adaxial (µm)	5	11.1 ± 1.6 (9.3 – 14.3)	11.2 ± 1.6 (8.7 – 13.5)	–	ANOVA
Espesor hipodermis abaxial (µm)	5	15.1 ± 3.0 (11.1 – 20.2)	13.6 ± 3.3 (6.6 – 18.8)	–	ANOVA
Número capas parénquima en empalizada	5	1.1 ± 0.3 (1.0 – 2.0)	1.0 ± 0.0 (1.0 – 1.0)	–	Kruskal-Walis
Espesor parénquima en empalizada (µm)	5	23.3 ± 4.3 (19.0 – 35.2)	21.2 ± 3.9 (15.4 – 28.6)	–	ANOVA
Número capas parénquima esponjoso	5	3.0 ± 0.4 (2.0 – 4.0)	2.9 ± 0.3 (2.0 – 3.0)	–	Kruskal-Walis
Espesor parénquima esponjoso (µm)	5	44.9 ±8.1 (33.4 – 65.8)	44.1 ± 7.8 (27.4 – 54.3)	–	Kruskal-Walis
Largo paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	5	25.0 ± 4.1 (19.3 – 33.1)	25.3 ± 3.5 (21.6 – 32.8)	–	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	5	17.9 ± 1.9 (15.4 – 21.6)	19.2 ± 2.7 (15.2 – 26.7)	–	Kruskal-Walis
Largo paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	5	24.5 ±4.0 (19.0 – 33.7)	24.7 ± 3.1 (20.3 – 29.2)	–	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	5	18.3 ± 3.3 (12.7 – 26.4)	18.8 ± 2.9 (11.6 – 24.1)	–	ANOVA
Densidad estomática (mm²)	5	95.2 ± 14.2 (69.2 – 113.2)	113.6 ± 25.4 (62.9 – 144.7)	*	ANOVA
Fase 2					
Espesor lámina (µm)	10	129.4 ± 10.2 (108.7 – 143.6)	123.6 ± 12.0 (94.0 – 138.6)	*	ANOVA
Espesor epidermis adaxial (µm)	10	4.7 ± 0.7 (3.3 – 5.8)	5.0 ± 0.7 (3.8 – 6.4)	–	ANOVA
Espesor epidermis abaxial (µm)	10	7.2 ± 1.3 (4.9 – 10.2)	6.4 ± 1.0 (4.5 – 8.5)	*	ANOVA
Espesor hipodermis adaxial (µm)	10	12.3 ± 1.8 (8.4 – 17.0)	12.3 ± 1.7 (9.0 – 15.4)	–	ANOVA
Espesor hipodermis abaxial (µm)	10	14.6 ± 3.2 (9.6 – 21.1)	13.3 ± 3.3 (9.1 – 21.3)	–	ANOVA
Número capas parénquima en empalizada	10	1.9 ± 0.3 (1.0 – 2.0)	1.9 ± 0.3 (1.0 – 2.0)	–	Kruskal-Walis
Espesor parénquima en empalizada (µm)	10	41.7 ± 6.7 (23.9 – 53.2)	40.4 ± 7.0 (24.6 – 49.8)	–	ANOVA
Número capas parénquima esponjoso	10	3.1 ± 0.3 (3.0 – 4.0)	3.1 ± 0.3 (3.0 – 4.0)	–	Kruskal-Walis
Espesor parénquima esponjoso (µm)	10	45.9 ± 5.0 (37.0 – 55.0)	43.0 ± 6.2 (30.1 – 51.3)	*	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	25.8 ± 4.2 (19.4 – 33.3)	27.2 ± 4.7 (17.9 – 36.4)	–	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	16.8 ± 2.5 (11.9 – 24.1)	17.2 ± 3.1 (11.2 – 24.8)	–	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	29.0 ± 3.8 (22.0 – 37.6)	27.5 ± 5.1 (16.4 – 35.9)	–	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	19.7 ± 2.0 (15.4 – 24.9)	17.6 ± 3.0 (12.9 – 25.4)	*	ANOVA
Densidad estomática (mm²)	10	123.6 ± 12.8 (97.0 – 156.3)	110.8 ± 18.6 (81.3 – 159.7)	*	ANOVA
Fase 3					
Espesor lámina (µm)	10	142.3 ± 11.4 (118.0 – 161.4)	140.2 ± 10.1 (120.9 – 163.9)	–	ANOVA
Espesor epidermis adaxial (µm)	10	5.0 ± 0.7 (3.9 – 6.1)	5.3 ± 1.0 (3.5 – 8.4)	–	ANOVA
Espesor epidermis abaxial (µm)	10	7.4 ± 1.2 (5.4 – 10.2)	8.0 ± 1.6 (6.1 – 12.7)	–	ANOVA
Espesor hipodermis adaxial (µm)	10	13.5 ± 2.1 (10.1 – 19.9)	13.4 ± 2.6 (10.0 – 20.1)	–	ANOVA
Espesor hipodermis abaxial (µm)	10	13.5 ± 2.9 (8.1 – 20.1)	14.1 ± 2.9 (8.5 – 20.2)	–	ANOVA
Número capas parénquima en empalizada	10	1.97 ± 0.2 (1.0 – 2.0)	2.0 ± 0.0 (2.0 – 2.0)	–	Kruskal-Walis
Espesor parénquima en empalizada (µm)	10	49.5 ± 5.9 (33.0 – 61.0)	50.3 ± 5.6 (36.3 – 62.5)	–	ANOVA
Número capas parénquima esponjoso	10	3.5 ± 0.6 (2.0 – 4.0)	3.3 ± 0.4 (3.0 – 4.0)	–	Kruskal-Walis
Espesor parénquima esponjoso (µm)	10	50.6 ± 7.1 (39.4 – 66.4)	46.9 ± 6.0 (37.6 – 61.7)	*	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	26.8 ± 5.4 (16.4 – 38.0)	29.0 ± 4.9 (16.4 – 39.4)	–	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 1 (µm)	10	16.7 ± 2.6 (12.4 – 22.4)	17.5 ± 2.9 (11.3 – 24.9)	–	ANOVA
Largo paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	26.6 ± 3.5 (18.5 – 33.0)	29.0 ± 4.0 (20.0 – 35.9)	*	ANOVA
Ancho paquete de fibras no vasculares 2 (µm)	10	17.8 ± 2.7 (12.4 – 24.6)	18.5 ± 2.7 (13.0 – 25.0)	–	ANOVA
Densidad estomática (mm²)	10	110.9 ± 16.9 (78.2 – 154.6)	116.5 ± 17.2 (82.0 – 157.3)	–	ANOVA

1 y 2: paquetes de fibras no vasculares adyacente a la hipodermis adaxial y ubicados en el parénquima en empalizada, respectivamente.

Discusión

El menor número de hojas en las tres fases de desarrollo de los ejes producidos por ramificación basal puede resultar de la menor necesidad de material fotosintético, ya sea por la existencia de conexiones entre los ejes o por la competencia por el espacio con otros ejes del individuo cespitoso. Por un lado, la existencia de conexiones entre los ejes permite el transporte de agua y nutrimientos para el desarrollo de los nuevos ejes (Alpert & Mooney 1986), lo cual ha sido estudiado en otras palmeras como *Astrocaryum mexicanum* (Mendoza et al. 1987), *Chamaedorea tepejilote* (Oyama & Mendoza 1990), *Geonoma congesta* (Chadzon 1992) y *Reinhardtia gracilis* (Mendoza & Franco 1992). Por otro lado, la competencia por el espacio con los otros ejes es debido a que la translocación de recursos que se da en un ambiente inevitablemente heterogéneo, ya que cada eje compite con los otros por la luz y nutrientes dentro de cierta zona, donde la intensidad de competencia varía en función de la densidad local (Herben 2004). En el caso de los individuos producidos por semilla, el mayor número de hojas respondería a una mayor necesidad de recursos para realizar la fotosíntesis, debido a que no cuenta con el beneficio de la translocación de recursos.

Con respecto al tamaño del pecíolo, su mayor largo en los ejes producidos por ramificación basal podría interpretarse como una estrategia para alcanzar la luz, considerando que tiene que competir con los otros ejes para acceder a este recurso (Herben 2004). Este comportamiento en el incremento de la longitud del pecíolo ha sido observado en los ejes de *Trifolium repens* (Fabaceae) como una respuesta morfológica a la competencia por la luz, y fue considerado un rasgo principal del crecimiento vertical (Bittebiere et al. 2012). Según Chadzon (1992) este crecimiento vertical en la palmera *Geonoma congesta* es realizada por la elongación del tallo de los ejes más jóvenes producidos por ramificación basal. El menor ancho de las pinnas basal y media en los ejes producidos por ramificación basal, en la fase 3, podría indicar un mayor desarrollo de estos, debido que el desarrollo foliar de las palmeras implica una segmentación gradual de la lámina, la cual llega a ser uniforme en la fase adulta (Tomlinson 1990), lo que implica una reducción gradual del ancho de las pinnas, por pasar de tener varias nervaduras principales por pinna a una sola nervadura principal por pinna. Así mismo, la escasa presencia de los rametos producidos por ramificación basal en la fase 1 respecto a la abundancia de rametos producidos por semilla, observados en campo, indica que esta fase es muy breve en los ejes producidos por ramificación basal, lo cual podría indicar también una mayor tasa de crecimiento. Este rápido crecimiento de los brotes producidos por ramificación basal fue también reportado en la palmera *Geonoma congesta (*Chazdon 1992).

Un mayor espesor del parénquima esponjoso en los ejes producidos por semilla de la fase 2 y 3 podría estar respondiendo a una mayor capacidad fotosintética (Evert 2008), ya que estos no son subsidiados por un tipo de integración fisiológica como en el caso de los de ejes producidos por ramificación basal (Fischer & Kleunen 2002), los cuales incrementarían su supervivencia mientras su producción (capacidad fotosintética) sería solo un aspecto secundario, esto concuerda con el modelo propuesto por Maygar et al. (2004) para desarrollo de poblaciones con crecimiento clonal.

La densidad estomática puede afectar la asimilación de CO_2 interviniendo en la tasa de crecimiento relativa (Lambers et al. 1998). Por tanto, una mayor densidad estomatica afecta positivamente la tasa de crecimiento, en los ejes producidos por semilla en la fase 2, y en los ejes producidos por ramificación basal en la fase 1.

El tamaño del paquete de fibras no vasculares ubicados en el parénquima en empalizada es significativamente diferente entre los ejes juveniles producidos por semilla y los ejes producidos por ramificación basal. Sin embargo, se expresa como un carácter variable ya que es mayor en la fase 2 y menor en la fase 3 de ejes producidos por semillas respecto a los ejes producidos por ramificación basal. Estas fibras no vasculares contribuyen como suplemento para el esqueleto vascular (Tomlinson 1990). Sin embargo una fracción reducida de fibras dentro de la lámina tiene el beneficio adicional de incrementar la fracción de masa relativa de tejido clorenquimático (Garnier et al. 1999, Niinemets et al. 2007).

Los resultados muestran que el tipo de crecimiento, a partir de semilla o ramificación basal, no influye en la expresión de caracteres cualitativos morfológicos y anatómicos, sin embargo si influye en la expresión de algunos caracteres cuantitativos morfológicos y anatómicos que los diferencian significativamente, caracteres que pueden estar relacionados con su adaptación y desarrollo de acuerdo a su tipo de crecimiento.

Agradecimientos

Agradecemos a Miguel Machahua por su apoyo en el trabajo de campo y a Manuel Marín por sus recomendaciones en el trabajo de laboratorio.

Literatura citada

Alpert P. & H.A. Mooney 1986. Resourse sharing among ramets in the clonal herb, Fragaria chiloensis. Oecologia 70: 227–233.

Balslev H., F. Kahn, B. Millán, J–C. Svenning, T. Kristiansen, F. Borchsenius, D. Pedersen & W. Eiserhardt. 2011. Species Diversity and Growth in Tropical American Palm Communities. The Botanical Review 77 : 381–425. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s12229–011–9084–x

Bittebiere A–K, N. Renaud, B. Clément & C. Mony. 2012. Morphological response to competition for light in the clonal Trifolium repens (Fabaceae). American Journal of Botany 99(4): 646–654. DOI:http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1100487

Bond W.J. & J.J. Midgley. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. Trends in Ecology & Evolution 16(1): 45–51. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/s0169–5347(00)02033–4

Caballé G. 1994. Ramet proliferation by longitudinal splitting in the Gabonese rainforest liana Dalhosiea africana S.Moore (Papilionaceae). Biotropica 26: 266–275.

Chadzon R.L. 1992. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of Geonoma congesta, a clonal understory palm. Journal of Ecology 79: 1137–1146. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2261104

Corner E.J.H. 1996. The Natural History of Palms. London: Weidenfeld and Nicholson.

D'Ambrogio A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal, 1ra ed. Buenos Aires, Hemisferio Sur S.A. 81 pp.

Evert, R. 2008. Esau Anatomía vegetal: Meristemas, células y tejidos de las plantas–su estructura, función y desarrollo. 3era ed. Barcelona: Omega, S.A. 614 p.

Fischer M. & M.V. Kleunen. 2002. On the evolution of clonal plant life histories. Evolutionary Ecology 15: 565–582. DOI: http://dx.doi.org/10.1023/A:1016013721469

Font Quer P. 1982. Diccionario de Botánica. 8va edn. Barcelona: Labor.

Garnier E., J.–L. Salager, G. Laurent & L. Sonié. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. New Phytologist 143: 119–129. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1469–8137.1999.00426.x

GTZ, PROTADU & MPT. 2008. Tocache hacia el desarrollo sostenible, Plan de Ordenamiento Territorial. 177pp.

Hallé F.R., A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1987. Tropical trees and forest. Springer Verlag, Berlin. 442 pp.

Herben T. 2004. Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. Evolutionary Ecology 18: 493–520. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s10682–004–5141–9

Holttum R.E. 1995. Growth–habits in Monocotyledons. Variations on a theme. Phytomorphology 5: 399–413.

Johansen D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw–Hill Book Company. New York and London. 523 p.

Kahn F. 2008. El género Astrocaryum (Arecaceae). Revista peruana de biología 15 (1): 31–48. DOI: http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v15i3.2851

Kahn F. & J.–J. de Granville 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer Verlag, Berlin, 226 pp.

Kahn F. & B. Millán. 2013. Las Palmeras Huicungo— The Huicunugo palms. UNMSM–IRD, Lima, 173 pp.

Kahn F. & F. Moussa. 1994. Las palmeras del Perú. 1era edn. Lima. IFEA.

Lambers H., F.S. Chapin & T.L. Pons 1998. Plant physiological ecology. New York: Springer–Verlag. 540 p.

Leica Microsystems. 2013. Leica LAS EZ Release Notes V3.0.0.

Machahua,M., Kahn F. & B. Millán. 2015. Crecimiento por ramificación basal en dos especies de palmeras huicungo, Astrocaryum carnosym y A. huicungo. Revista peruana de biolgía 22 (1): DOI: http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v22i1.11123

Magyar M., M. Kerstesz & B. Oborny. 2004. Resource transport between ramets alters soil resource pattern: a simulation study on clonal growth. Evolutionary Ecology 18: 469–492. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s10682–004–5140–x

Mendoza A. & M. Franco. 1992. Integración clonal en una palma neotropical. Bull. Inst. fr. études andines. 21 (2): 623–635. http://dx.doi.org/10.2307/2260433

Mendoza A., D. Pinero, & J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of Astrocaryum mexicanum. Journal of Ecology 75: 545–554.

Millán B. 2006. Arecaceae endémicas del Perú. Revista peruana de biología 13 (2): 706 – 707. DOI: http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v13i2.1940

Niinemets Ü., A. Portsmuth, D. Tena, M. Tobias, S. Matesanz & F. Valladares. 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. Annals of Botany 100: 283–303. DOI: http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm107

Oyama K. & A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, Chamaedorea tepejilote. Biotropica 22: 119–123. DOI: http://dx.doi.org/10.1307/2388403

Salm R., N.V. De Salles, W.J. Alonso & C. Schuck–Paim. 2007. Cross–scale determinats of palm species distribution. Acta amazónica 37:17–25. DOI: http://dx.doi.org/10.1590/S0044–59672007000100002

Svenning J.–C. 2000. Growth Strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuní, Ecuador. Journal of Ecology 87:55–65. DOI: http://dx.doi.org./10.1071/BT98048

Tomlinson P.B. 1990. The structural biology of palms. 1ra ed. New York, Oxford University Press, Oxford. 465 p.

Tosi J.A. 1960. Zonas de Vida Natural en el Perú. Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico del Perú. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la Zona Andina. Proyecto 29. Programa de Cooperación Técnica. Boletín Técnico Nº 5.