

ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ANATOMÍA FOLIAR DE LAS ESPECIES DE *GNETUM* L. (GNETACEAE-GNETOPHYTA) PRESENTES EN VENEZUELA

Morphological aspects and leaf anatomy of the species of *Gnetum* L. (Gnetaceae-Gnetophyta) present in Venezuela

Damelis JÁUREGUI y Carmen BENÍTEZ DE ROJAS

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. Postal 4579. Maracay, Aragua. jaureguid@agr.ucv.ve.
cbenitez@telcel.net.ve

RESUMEN

Se realizó una caracterización morfológica general y anatómica foliar de seis especies de *Gnetum* que crecen en Venezuela con el fin de definir caracteres de valor diagnóstico. Se hicieron observaciones bajo un microscopio estereoscópico y para el estudio anatómico se aplicaron los protocolos convencionales para microscopía óptica. Las especies de *Gnetum* se diferencian por características de la corteza de los tallos, el largo de los entrenudos, el tamaño de las hojas, el color de la semilla y el número y forma de los cotiledones. Anatómicamente se distinguen por: presencia de hipodermis; cristales; densidad, disposición y grado de engrosamiento de las paredes de las células esclerenquimáticas; y el número de haces vasculares en la vena media. Se presenta una clave basada en las características morfoanatómicas.

Palabras clave:Anatomía, *Gnetum*, Hoja, Morfología

ABSTRACT

Morphological and anatomical information for six species of *Gnetum* were investigated to understand which features are important for taxonomic delimitations. Morphological characterization and observations were made using stereoscopic microscopy, following the conventional methodology for taxonomic studies. For anatomic studies, the material was prepared using traditional methods, and examined with a compound microscope. Morphologically, the species are distinguished by stem cortex surface, length of internodes, size of leaves, seed color and form and number of cotyledons. Distinctive anatomical characters are: the presence of hypodermis; crystals; the density, and degree thickness of the cell walls of the sclerenchymatous cells in the mesophyll, and the number of vascular bundles in the midrib. An artificial key based on morphoanatomical characters is presented.

Key words:Anatomy, *Gnetum*, Leaf, Morphology

INTRODUCCIÓN

El género *Gnetum* L. es el único dentro de la familia Gnetaceae (Gnetophyta). La importancia filogenética de este género se fundamenta en el hecho de que ha sido

propuesto como posible progenitor de las angiospermas; sin embargo, la falta de "pollenkitt" (sustancia lipoidal) en la superficie del grano de polen en este taxón al igual que en las gimnospermas extintas, representa una condición por la que muchos autores no admiten a las Gnetophyta como progenitoras de las angiospermas (Hesse 1984, en Gifford & Foster 1988). Según Judd *et al.* (1999), las Gnetophyta constituyen uno de los cuatro grupos monofiléticos de plantas con semillas, muy evolucionado y con alto grado de especialización, condición que dificulta su comparación con otras gimnospermas.

Gnetum reúne aproximadamente 39 especies pantropicales, de las cuales 37 son lianas (Price 1996). Stevenson & Zanoni (1991) indican que en el Neotrópico se localizan entre 8 y 10 especies. Por otra parte, Markgraf (en Price 1996) señala siete especies en Centro y Sur América: *G. camporum* (Markgr.) D.W. Stev. & Zanoni, *G. leyboldii* Tul., *G. nodiflorum* Brongn., *G. paniculatum* Spruce ex Benth., *G. schwackeanum* Taub. ex Markgr., *G. venosum* Spruce ex Benth. y *G. urens* (Aubl.) Blume, todas pertenecientes a la Sección Gnetum, Subsección Araeognemones Markgr. (Price 1996). Estas especies, excluyendo a *G. venosum*, están presentes en Venezuela y en particular *G. camporum* es endémica para el país (Stevenson 1995).

Las especies del género *Gnetum* se reconocen por su hábito trepador lianoide, voluble y leñoso, con inflorescencias ramificadas o simples, con flores unisexuales arregladas en verticilos de espigas o panículas sobre los ejes del estróbilo. Las hojas son simples, glabras, opuestas, decusadas, papiráceas o coriáceas, siempreverdes. El patrón de venación es del tipo pinnado broquidódromo (Hickey 1973) con las venas primarias formando entre ellas arcos prominentes; dicho patrón se corresponde con el de algunas dicotiledóneas. Las semillas son semejantes a drupas de color amarillento. En relación con su anatomía foliar sólo se han registrado algunos caracteres en *G. gnemon* L. (Maheswari & Vasil 1961), *G. ula* Brongn. (Maheswari & Vasil 1961; Kausik 1974) y en *G. africanum* Welw. (Duthie 1912).

Considerando la importancia filogenética y florística del género *Gnetum*, este trabajo surge con el interés de aportar información de la morfología y anatomía foliar en las especies de este taxón en Venezuela y además, definir caracteres morfoanatómicos diagnósticos que pudiesen contribuir a su delimitación taxonómica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para realizar esta investigación se utilizó material fresco de *G. urens* colectado en el área Norte de la Gran Sabana Norte, Salto Kawi, estado Bolívar; en el caso de las otras especies se trabajó con material herborizado depositado en los herbarios MY, MER, TFAV y VEN. Se utilizaron dos o más hojas provenientes, en lo posible, de colecciones diferentes. En la [Tabla 1](#) se presentan las diferentes colecciones revisadas.

Tabla 1. Procedencia del material vegetal utilizado para el estudio anatómico.

Especie	Nº de colección	Colector
<i>Gnetum camporum</i> (Markgr.) D.W. Stev. & T. Zanoni	92537 VEN	J. Steyermark
<i>Gnetum leyboldii</i> Tul.	5171 MER	G. Davidse & F. Llanos
<i>Gnetum nodiflorum</i> Brongn.	74655 MY	J. Steyermark
<i>Gnetum paniculatum</i> Spruce ex Benth.	43480 MER	J.J. Wurdack & L.S. Adderley
<i>Gnetum schwackeanum</i> Taub. ex Markgr.	3631 MY - VEN	G. Bunting <i>et al.</i>
<i>Gnetum urens</i> (Aubl.) Blume	6268 MY	C. Benítez de Rojas

Para la caracterización morfológica se hicieron observaciones bajo microscopio estereoscópico, siguiendo la metodología convencional en estudios taxonómicos. Para la caracterización anatómica se tomaron trozos de la parte media de las hojas y de los pecíolos los cuales se hidrataron previamente, siguiendo la técnica de Peña & Saralegui (1982). Una vez hidratados, se seccionaron a mano alzada, los cortes obtenidos se tiñeron con azul de toluidina acuosa 0,05% (O'Brien & McCully 1981) y se montaron en agua-glicerina (V:V). Con el fin de separar las epidermis del resto de tejidos que conforman las hojas, se colocaron porciones de la parte media de la lámina foliar en solución de Jeffrey, por períodos variables dependiendo de la consistencia de las mismas; las porciones de mesofilo obtenidas se dejaron hasta maceración total con el fin de estudiar la forma de las células esclerenquimáticas presentes.

Para la ilustración de las especies se seleccionaron exsiccata como se indica en las leyendas de las mismas. La terminología empleada para clasificar los estomas se basó en Patel (1979).

RESULTADOS

Aspectos morfológicos

Gnetum camporum (Markgr.) D.W. Stev. & T. Zanoni, in Görts, Fl. Guianas, sér A, fam. 7 (Gnetaceae) 14. 1991 ([Fig. 1](#)).

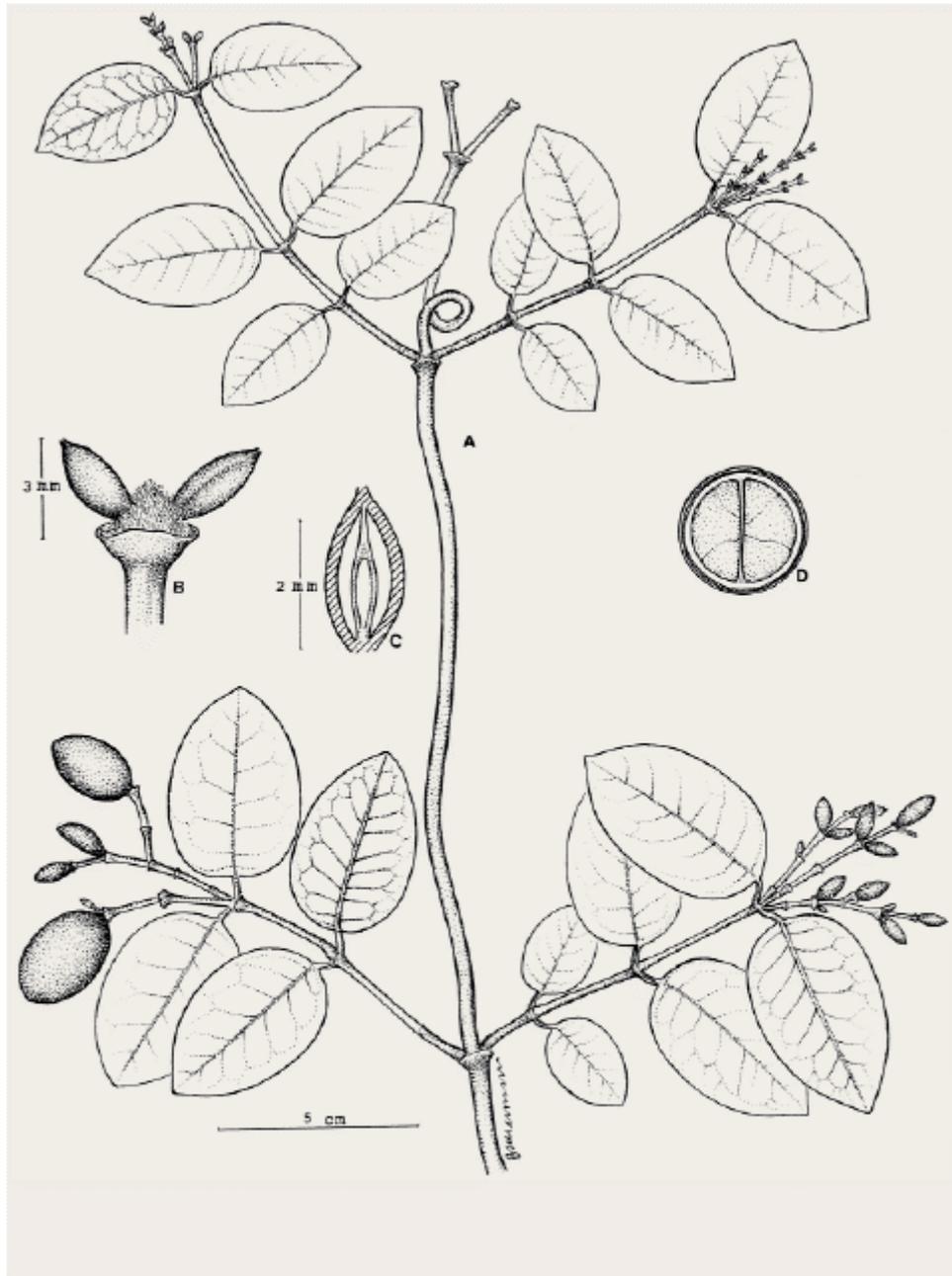


Fig. 1. *Gnetum camporum* a. Rama con flores y semillas (basada en *Holst-Steyermark-Manara 2237*). b. Vista lateral de una rama con semillas jóvenes. c. Sección longitudinal de la semilla joven. d. Sección transversal de la semilla madura (basada en *Steyermark 105504*).

Gnetum urens var. *camporum* Markgr., *Acta Bot. Venez.* 6: 371. 1972.

Trepadora leñosa de aproximadamente 2 m alto, tallos con la corteza externa lisa, entrenudos 17-28,5 cm de largo. *Hojas* muy coriáceas, verde-oliváceo oscuro en la haz, verde pálido en el envés, 4,5-6,5 x 3-4 cm, ovadas, muy fibrosas en ambas superficies, con las venas primarias y secundarias prominentes. *Semillas* ovoides, 2,5 - 2,8 x 1,5-2 cm, inmaduras verde-rojizas, cuando maduras castaño-violáceos, con dos cotiledones seccionados y fácilmente separables.

Material examinado: **BOLÍVAR:** Gran Sabana, carretera Fuerte Luepa-Santa Elena, 15/01/1994, *N. Ramírez et al.* 4751 (VEN).

Gnetum leyboldii Tul., Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 4, 10: 117. 1858 ([Fig. 2](#)).

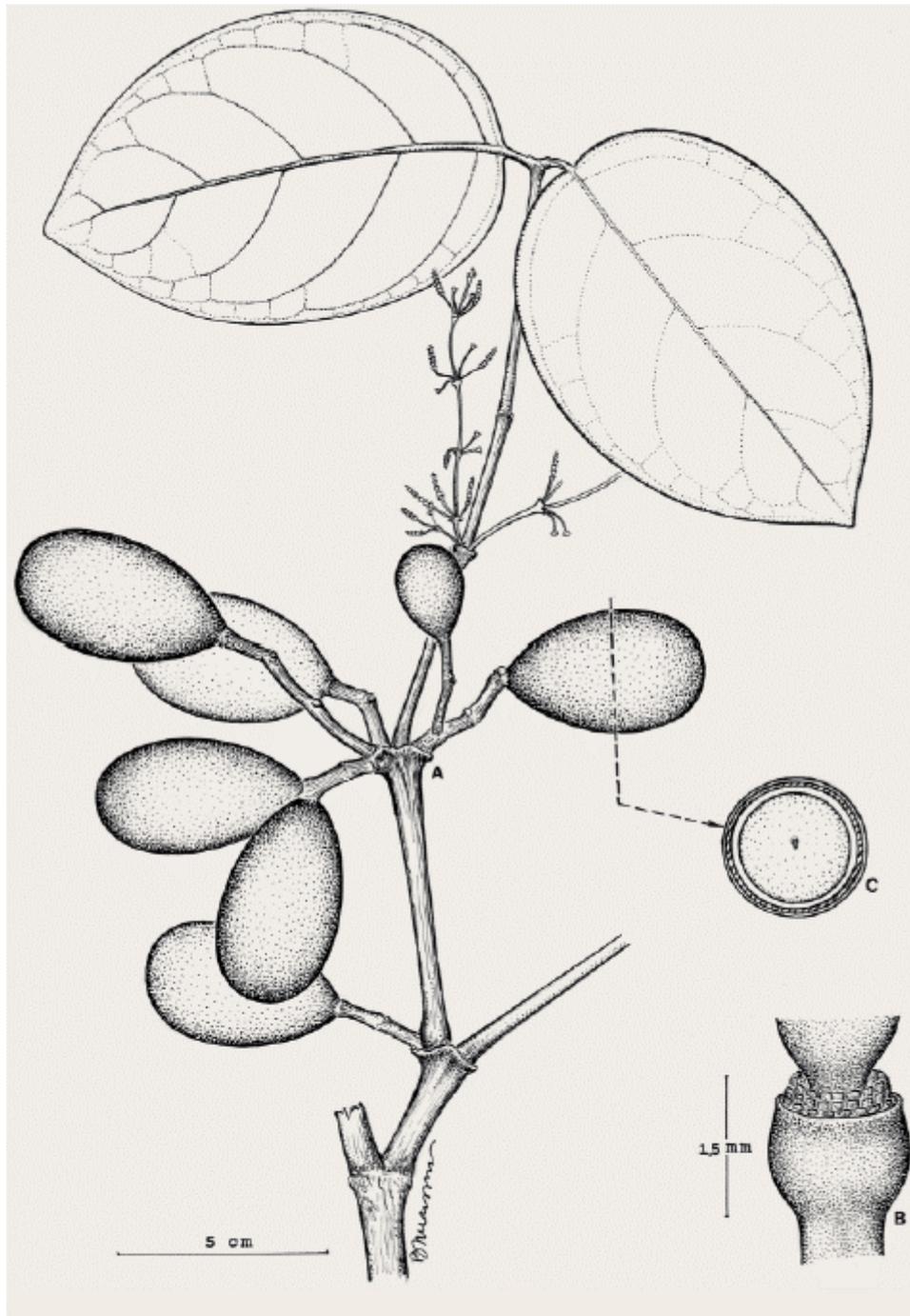


Fig. 2. *Gnetum leyboldii*. a. Rama con flores y semillas (basada en *Stergios et al. 15512, Wurdack-Monachino 41065*). b. Vista lateral de un segmento de la inflorescencia. c. Sección transversal de la semilla (basada en *Campbell et al. P22455*).

Trepadora leñosa, tallos articulados, con la corteza externa estriada, entrenudos 5-8,5 cm de largo. *Hojas* coriáceas, verde oscuro brillante en la haz, verde pálido en el envés, 10,5-22 x 6,5-11,5 cm. *Semillas* ovoides, 3,5-5 x 2-3 cm, inmaduras verdes, cuando maduras de color castaño-verdoso, con un cotiledón ocupando toda el área interna.

Material examinado: **AMAZONAS:** Selvas ribereñas del Río Emoni, 27/01/92, *B. Stergios et al.* 15512 (VEN). Bolívar: Municipio Raúl Leoni, 45 km al este de Los Pijiguaos, 06/89, *Angel Fernández & L. Delgado* 5706 (VEN); margen derecha del Río Cucurital, sector Wareipa, 370 m snm, 22/09/2000, *L. Rodríguez & M. García* 178 (VEN).

Gnetum nodiflorum Brongn., in Duperrey, *Voy. Monde (Phan.)* 12. 1829 ([Fig. 3](#)).

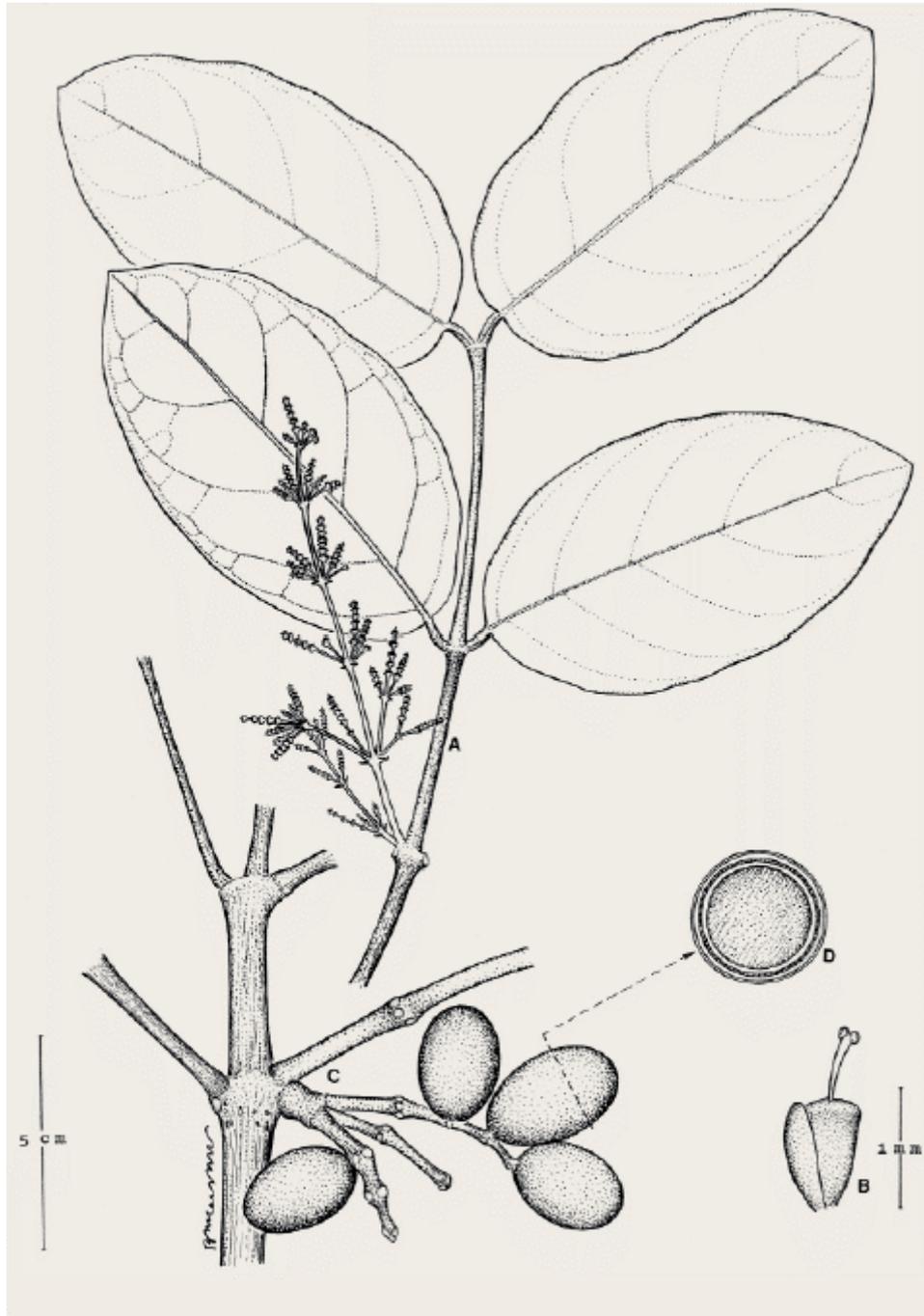


Fig. 3. *Gnetum nodiflorum*. a. Rama con flores. b. Flor masculina (basada en *Stergios et al.* 16282). c. Rama con semillas. d. Sección transversal de la semilla (basada en *Liesner-Holst* 21445)

Trepadora leñosa, tallos lenticelados, con la corteza externa gruesa, tosca, entrenudos 4-11,5 cm de largo. *Hojas* coriáceas con el margen revoluto, verde

oscuro en ambas superficies, 11-17,5 x 5,5-10 cm. *Semillas* ovoides, 3,5-4,5 x 1,5-2 cm, inmaduras verdes, cuando maduras amarillo-verdosas hasta púrpura, con un cotiledón ocupando toda el área interna.

Material examinado: **AMAZONAS:** Municipio Manapiare, 110 m snm, 10/04/2000, *B. Milano & A. Fernández 01697* (VEN); Municipio Manapiare, Yutajé, 110 m snm, 26/07/1998, *B. Milano et al. 136* (VEN); Segunda laguna en Río Pasimoni, 04/11/1994, *B. Stergios et al. 16282* (VEN). Bolívar: Campo Cardona, 400 m snm, 04/08/1962, *Ch. Brewer 32* (VEN).

Gnetum paniculatum Spruce ex Benth., Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc. 8: 357, t.2, 3. 1856 ([Fig. 4](#)).

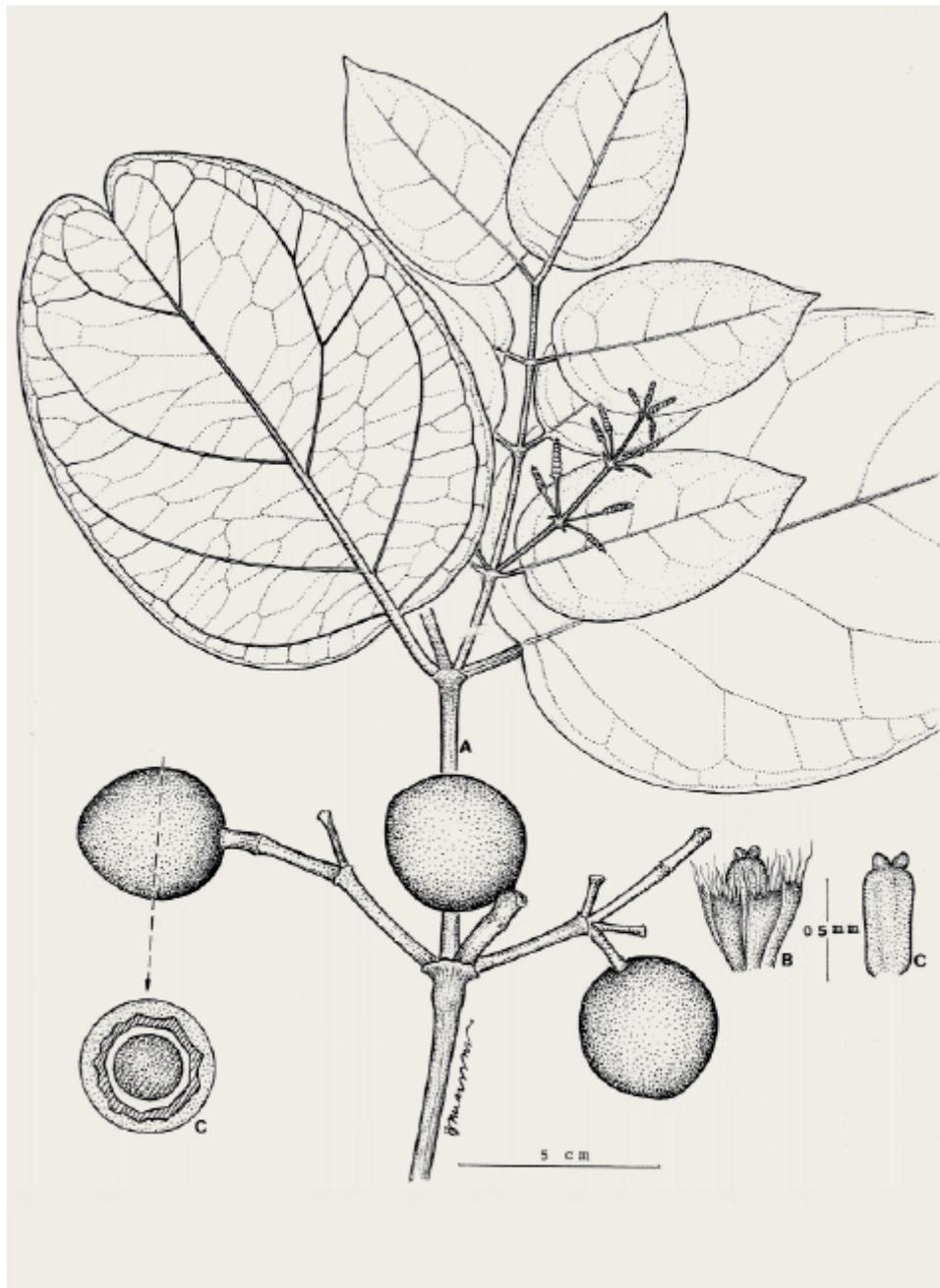


Fig. 4. *Gnetum paniculatum*. a. Rama con flores y semillas (basada en *Castillo 3740* y *5413*). b. y c. Flor masculina. d. Sección transversal de la semilla (basada en *Castillo 5740*).

Trepadora leñosa voluble, 6-8 m alto, su porción basal por unos 4-6 m sumergida en agua negra durante la estación lluviosa, tallos lenticelados, con la corteza externa gruesa, entrenudos 4-10 cm de largo. *Hojas* grueso-coriáceas, verde oscuro en ambas caras, 9,5-16 x 5-11 cm. *Semillas* esféricas hasta subovoides, 3-4,5 x 2-4 cm, inmaduras verdes con tonalidades rojizas, con el episperma duro y el perfil estrellado, un solo cotiledón.

Material examinado: **AMAZONAS:** Confluencia de los Ríos Sipapo-Orinoco, Municipio Autana, 22/09/1996, *A. Castillo S. 4003* (VEN); Municipio Autana, 28/01/1997, *A. Castillo 4454* (VEN); Río Cuao, Municipio Autana, 29/01/1997, *A. Castillo 4560* (VEN); Río Sipapo, Municipio Autana, 225 m snm, 15/04/1997, *A. Castillo 4857* (VEN); Río Sipapo, entre boca de Cuao y Piedra Chamii, Municipio Autana, 225 m snm, 18/08/1997, *A. Castillo 5413* (VEN); Río Sipapo, entre Raudal Caldero y Santa Teresita, Municipio Autana, *A. Castillo 5740* (VEN); Márgenes altas Río Atacavi, 07/09/1960, *E. Foldats 3761* (VEN); Municipio Atabapo, 28/05/1975, *P. Berry 768* (VEN); Municipio Gitanea, 130 m snm, 11/2001, *J.S. Wurdack & L.S Adderly 43480* (VEN). Bolívar: Distrito Sifontes, concesión minera Cristina Cuatro, 180 m snm, *G. Aymard et al. 4149* (PORT); Carretera hacia el campamento La Felicidad-CVG, 26/09/1989, *M. Colella & P. Valdéz 1538* (VEN).

Gnetum schwackeanum Taub. ex Markgraf, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg sér 3,10: 450. 1930 ([Fig. 5](#)).

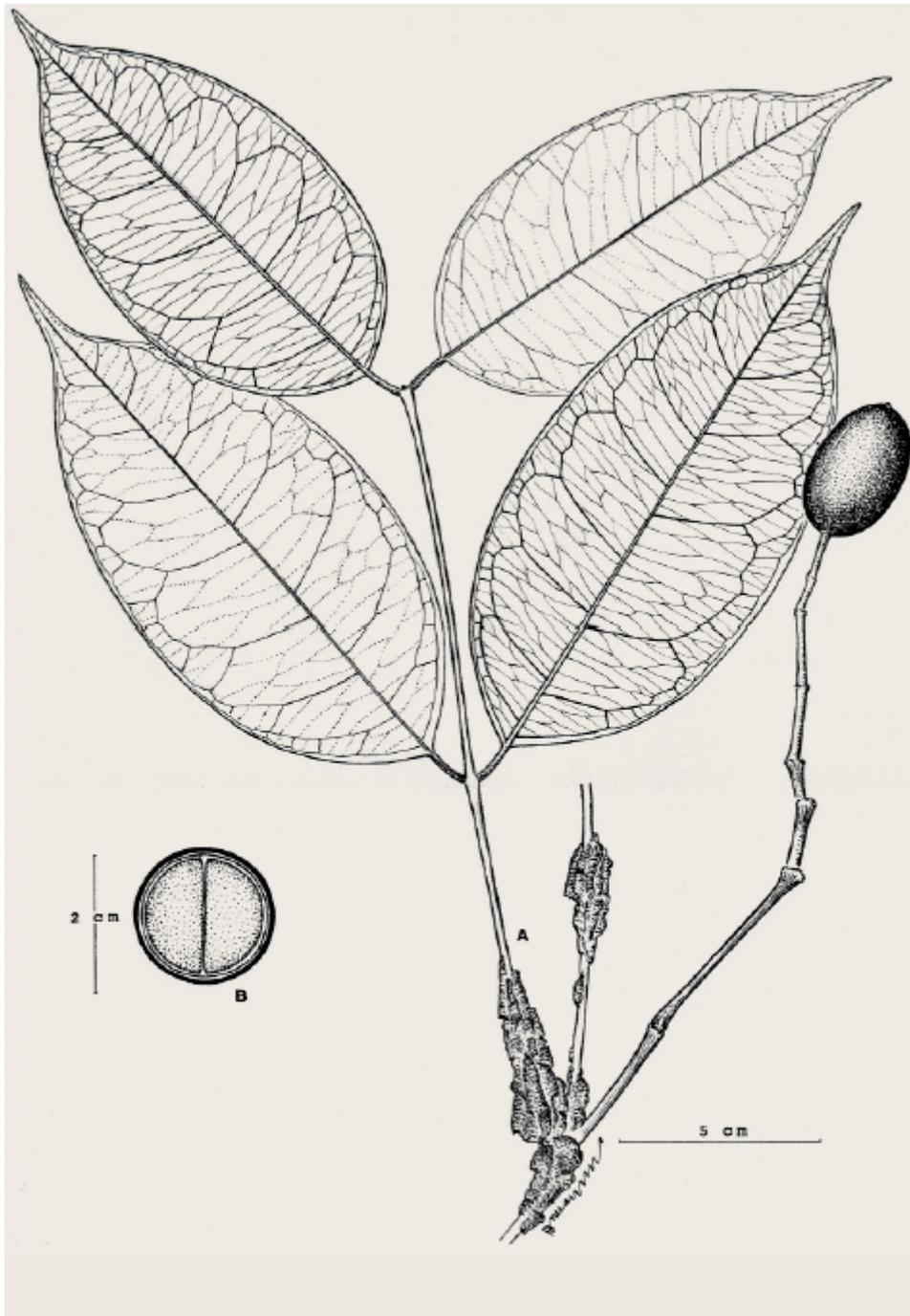


Fig. 5. *Gnetum schwackeanum*. a. Rama florífera. b. Sección transversal de la semilla (basada en Liesner 6687).

Liana, tallos laminados, láminas de corcho delgadas y aladas, de color amarillo claro, tallos engrosados justo arriba y debajo de los nudos, entrenudos 6-9,5 cm de largo. *Hojas* coriáceas, lustrosas en ambas superficies 11-12 x 6-5 cm. *Semillas* ovoides, 3,6- 4 x 2,2- 3 cm, con dos cotiledones y el episperma liso.

Material examinado: **AMAZONAS:** Departamento Atures, 90-100 m snm, 20/02/1985, *G. Carnevali et al.* 1708 (TFAV, VEN), Departamento Atabapo, 175-805 m snm, 12-14/10/1984, *F. Delascio* 12422 (TFAV, VEN); Sector El Peligro, 04/2000, *B. Stergios et al.* 18596 (TFAV).

Gnetum urens (Aubl.) Blume, Tijdschr. Natuurl. Gesch. Physiol. 1: 162. 1834 ([Fig. 6](#)).

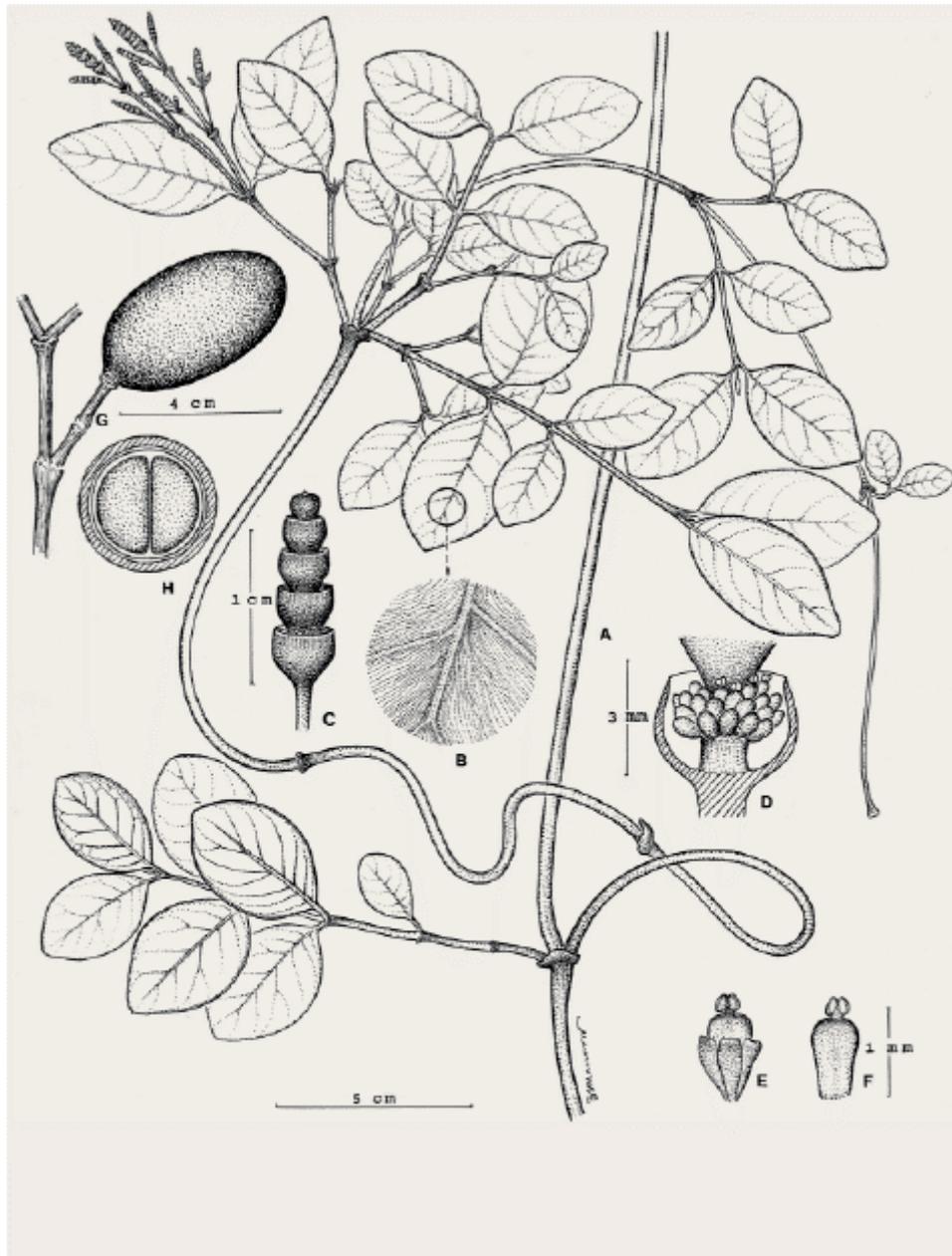


Fig. 6. *Gnetum urens*. a. Rama florífera. b. Detalle de la venación de un segmento de la hoja. c. Inflorescencia masculina. d. Sección longitudinal de la inflorescencia masculina. e. y f. Detalle de la flor masculina (basada en C. Benítez 6268). g. Rama con semillas. h. Sección transversal de la semilla.

Liana, trepando hasta 20 m de alto, muy ramificada, tallos con la corteza externa lisa, los nudos engrosados, entrenudos 6-10 cm de largo. *Hojas* coriáceo-cartáceas, verde oscuro brillantes en la haz, claro en el envés, 3,5-4,5 x 2,5-3 cm. *Semillas* ovoides, anaranjado intenso, 3-4,5 x 5,2-5,4 cm, con dos cotiledones fácilmente separables, episperma liso.

Material examinado: **BOLÍVAR:** Gran Sabana, 1.200 m snm, 12/08/01, C. Benítez de Rojas 6268 (MY).

Anatomía foliar

Lámina foliar

Las seis especies estudiadas presentan epidermis uniestratificada en ambas caras con células principalmente de contornos rectangulares ([Fig. 7](#)). La pared celular externa más la cutícula es más gruesa en *G. urens* y *G. nodiflorum* y más delgada en *G. schwackeanum*. Dicha pared más la cutícula se proyectan en forma irregular hacia el interior de las células en *G. leyboldii*, *G. nodiflorum* y *G. paniculatum*. En vista paradermal de la superficie adaxial ([Fig. 8](#)), se observa que casi todas las especies estudiadas presentan células con paredes rectas o levemente onduladas, visualizándose formas poligonales en las que prevalecen las de cuatro y cinco lados; sólo en *G. schwackeanum* se distinguen células de contornos ondulados ([Fig. 7e](#)). Cabe destacar que las paredes celulares son gruesas y con punteaduras evidentes en todas las especies. La vista paradermal de la superficie abaxial ([Fig. 9](#)), muestra células de paredes rectas o muy levemente onduladas con tres y cuatro lados en *G. leyboldii*, *G. paniculatum* y *G. nodiflorum* y onduladas en *G. camporum*, *G. urens* y *G. schwackeanum* (esta especie presenta el mayor grado de ondulación en sus paredes celulares); en estos tres últimos taxones las paredes celulares son más delgadas que en el resto de las especies. En todas las especies los estomas se localizan en la cara abaxial de las hojas ([Fig. 9](#)), ubicados inclusive sobre nervaduras. Los estomas, son predominantemente paracíclicos y en ocasiones duploparatetracíclicos, el primero se caracteriza por presentar una célula anexa a cada lado del estoma, de longitud similar a las oclusivas, pero sin cubrir las regiones polares de éstas, en el otro caso la diferencia radica en que existen dos células anexas a cada lado del estoma. En los taxa estudiados fue frecuente observar estomas gemelos, esto es que comparten células anexas.

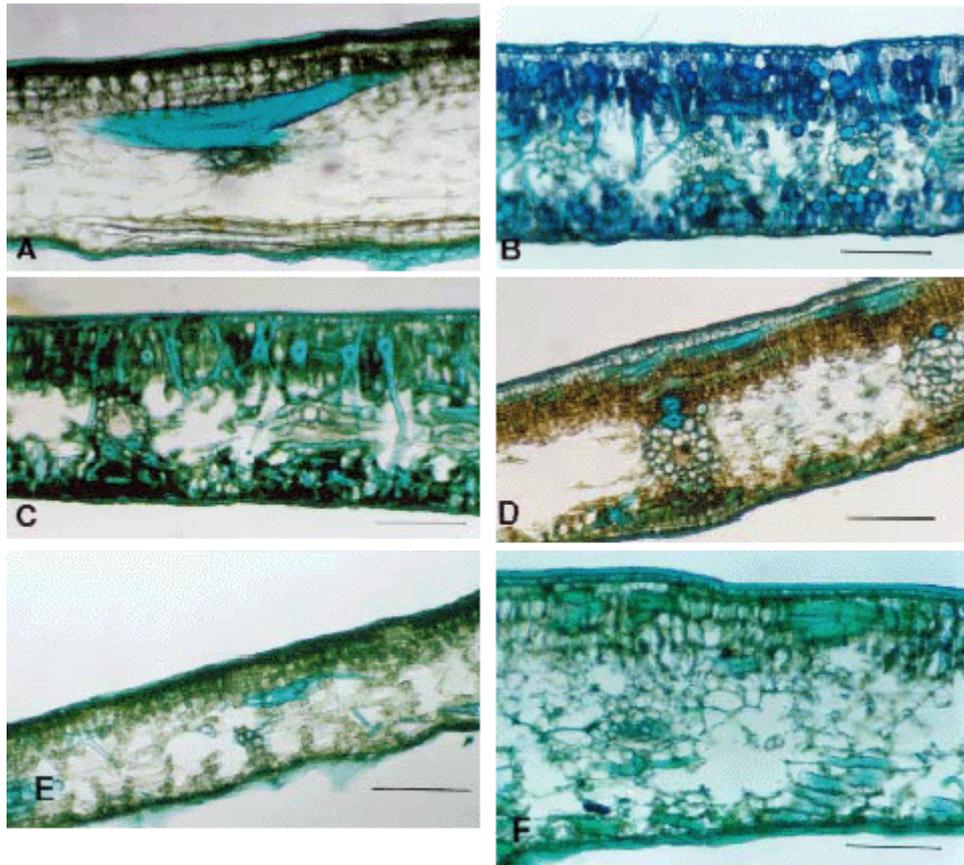


Fig. 7. Secciones transversales de la lámina foliar en especies de *Gnetum*. a. *G. camporum*, b. *G. leyboldii*, c. *G. nodiflorum*, d. *G. paniculatum*, e. *G. schweckeanum*, f. *G. urens*. Escala = 100 μ m.

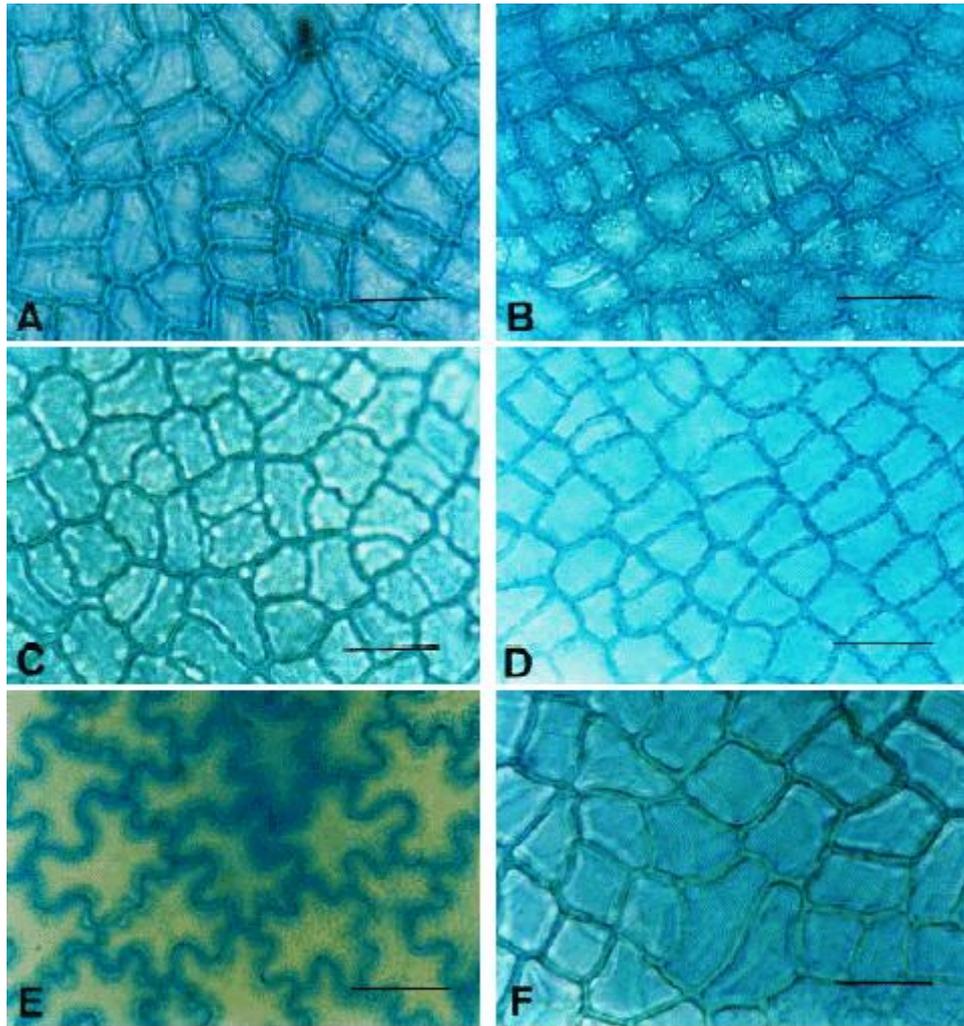


Fig. 8. Vistas paradémicas de la epidermis adaxial en especies de *Gnetum*. a. *G. camporum*, b. *G. leyboldii*, c. *G. nodiflorum*, d. *G. paniculatum*, e. *G. schweckeanum*, f. *G. urens*. Escala = 10 μ m

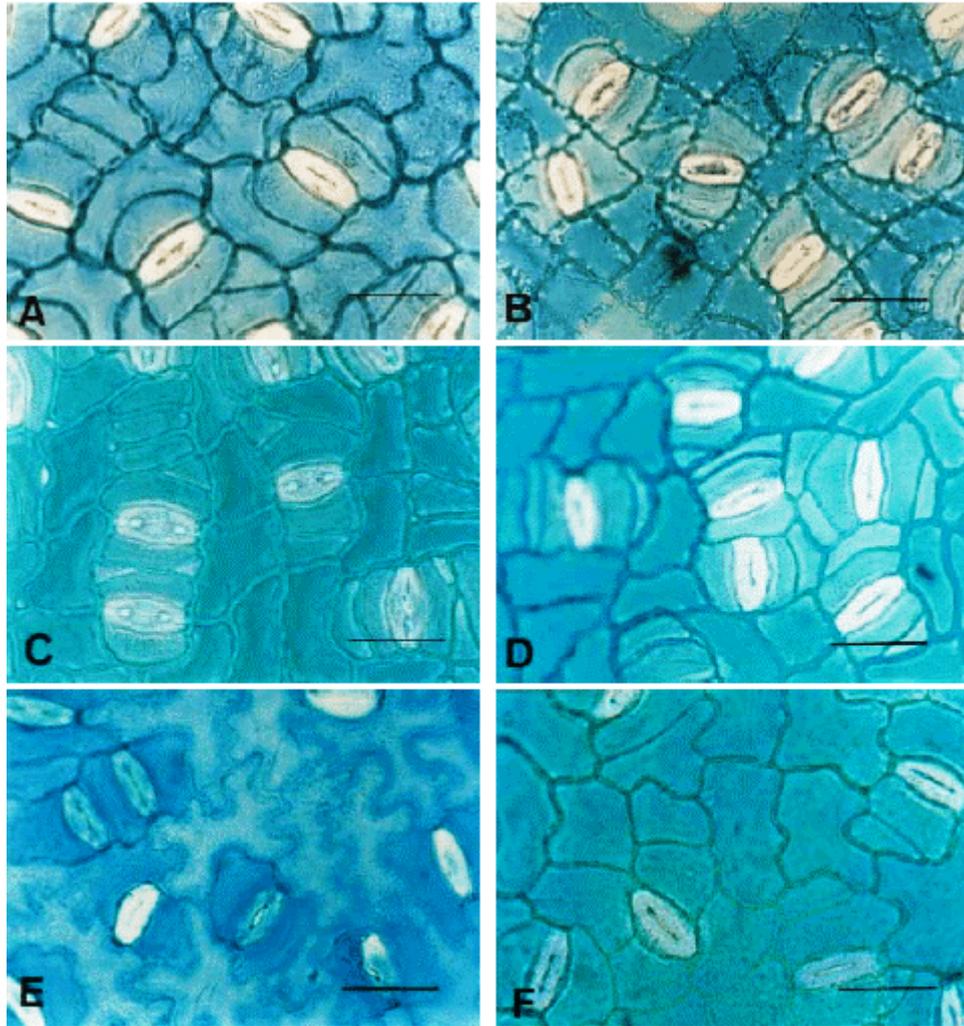


Fig. 9. Vistas paradérmicas de la epidermis abaxial en especies de *Gnetum*. a. *G. camporum*, b. *G. leyboldii*, c. *G. nodiflorum*, d. *G. paniculatum*, e. *G. schwackeanum*, f. *G. urens*. Escala = 10 μ m.

Con relación al arreglo del mesofilo, todas las especies tienen hojas bifaciales, excepto *G. leyboldii* que presenta hojas isofaciales (Fig. 7b). El parénquima en empalizada está constituido por tres a cuatro estratos de células en *G. Leyboldii* (Fig. 7b), *G. nodiflorum* (Fig. 7c), *G. paniculatum* (Fig. 7d) y *G. Urens* (Fig. 7f); mientras que *G. camporum* (Fig. 7a) y *G. schwackeanum* (Fig. 7e) presentan sólo dos o tres capas. En todas las especies se observan de siete a ocho estratos de parénquima esponjoso con amplios espacios intercelulares, excepto en *G. paniculatum* donde este tejido es relativamente más compacto. Las hojas de mayor grosor se presentan en *G. urens*, mientras que las más delgadas se observan en *G. schwackeanum*. *G. paniculatum* es la única especie que en ocasiones presenta hipodermis, ésta se ubica en la cara adaxial de la lámina foliar y se caracteriza por presentar células de mayor volumen que las epidérmicas y con escaso contenido protoplasmático (Fig. 10c). Asimismo, *G. paniculatum* es la única especie con cristales en el mesofilo.

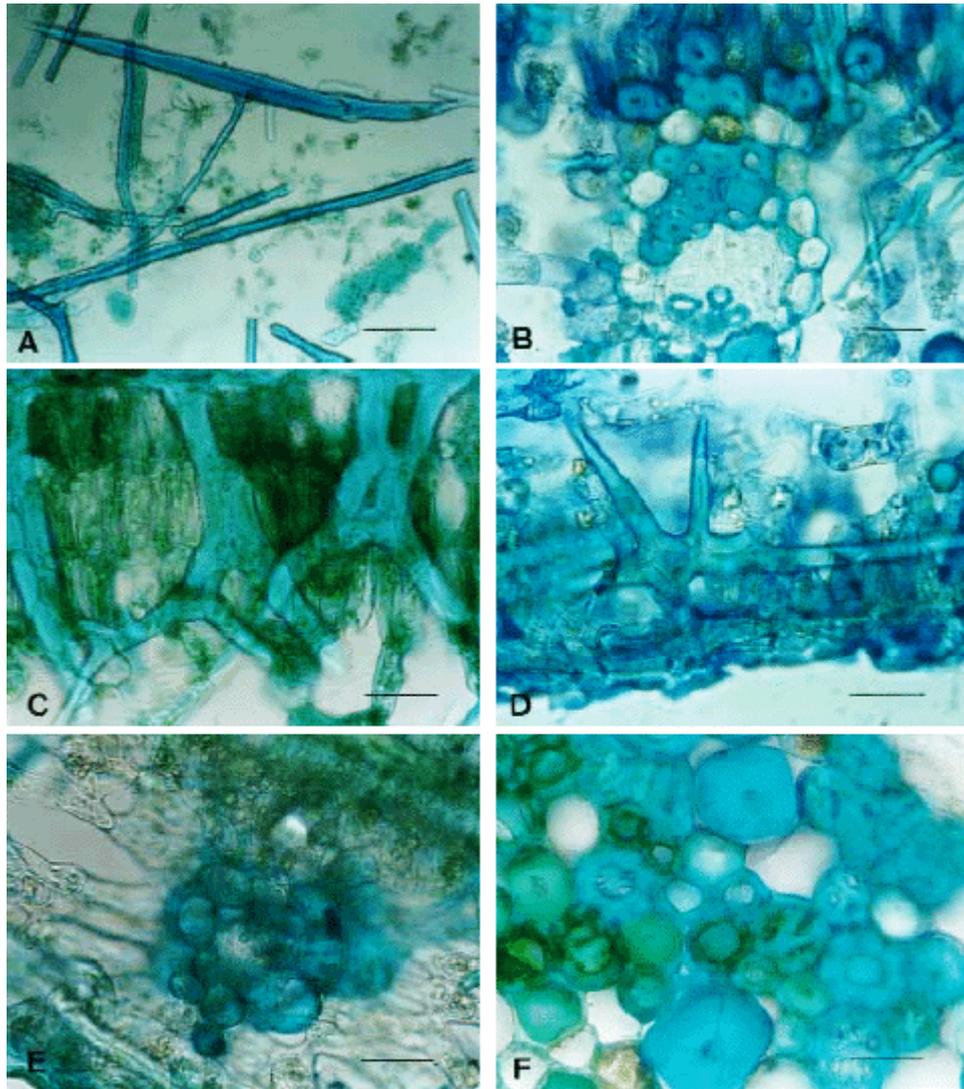


Fig. 10. Detalles estructurales de la lámina foliar y nervadura central en especies de *Gnetum*. a. Detalle de haz vascular en *G. leyboldii*, b. Astrosclereidas dispuestas perpendicularmente a la epidermis en *G. nodiflorum*, c. Hipodermis y macrosclereidas en *G. paniculatum*. d. Astrosclereida dispuesta paralelamente a la epidermis en *G. paniculatum*, e. Detalle del haz vascular en *G. schweckeanum*, f. Detalle de células esclerotizadas en la nervadura central de *G. urens*. Escala = 10 μ m.

La presencia de células esclerenquimáticas, fibras y esclereidas (astroesclereidas y/o macrosclereidas) en el mesofilo es constante para las especies estudiadas (Fig. 7 y 10). En este sentido, *G. leyboldii*, *G. nodiflorum* y *G. paniculatum* presentan mayormente grupos de macrosclereidas, dispuestas con su eje mayor paralelo al nervio medio de la hoja, asimismo presentan astrosclereidas abundantes distribuidas en el mesofilo, pero en *G. nodiflorum* se disponen perpendicularmente a la superficie mientras que, en las otras dos especies se arreglan tanto vertical como horizontalmente, siendo muy abundantes en *G. leyboldii*. Cabe destacar que en *G. camporum* y *G. urens* abundan fibras y macrosclereidas, dispuestas principalmente con su eje mayor perpendicular al nervio medio de la hoja; las astrosclereidas son escasas, en *G. camporum* las células presentan paredes secundarias muy engrosadas.

Los haces vasculares son colaterales cerrados, limitados por células parenquimáticas con paredes engrosadas y/o células esclerenquimáticas en todas

las especies, a modo de una vaina (Fig. 7b-d, 10b, 10e), excepto *G. camporum* (Fig. 7a) y *G. urens* (Fig. 7f), que carecen de dicha vaina.

Nervadura central

La histología de la nervadura central es semejante en las seis especies (Fig. 11), excepto en el número de haces vasculares visibles. La epidermis es uniestratificada en ambas caras con células de contornos mayormente cuadrangulares, la pared celular externa más la cutícula es gruesa en ambas epidermis. Seguidamente está el parénquima con diversos grados de engrosamiento en sus células, abundantes células esclerenquimáticas, en mayor proporción en las proximidades del tejido vascular en la cara abaxial, excepto en *G. camporum* donde hay relativamente menor cantidad de este tipo de células asociadas a los haces vasculares. El sistema vascular está constituido por tres a cuatro haces en *G. urens* y *G. nodiflorum*; cinco a seis en *G. camporum*, *G. leyboldii* y *G. schwackeanum* y seis a siete en *G. paniculatum*; dichos haces son colaterales cerrados, separados por células parenquimáticas con diverso grado de esclerotización y arreglados en forma de arco.

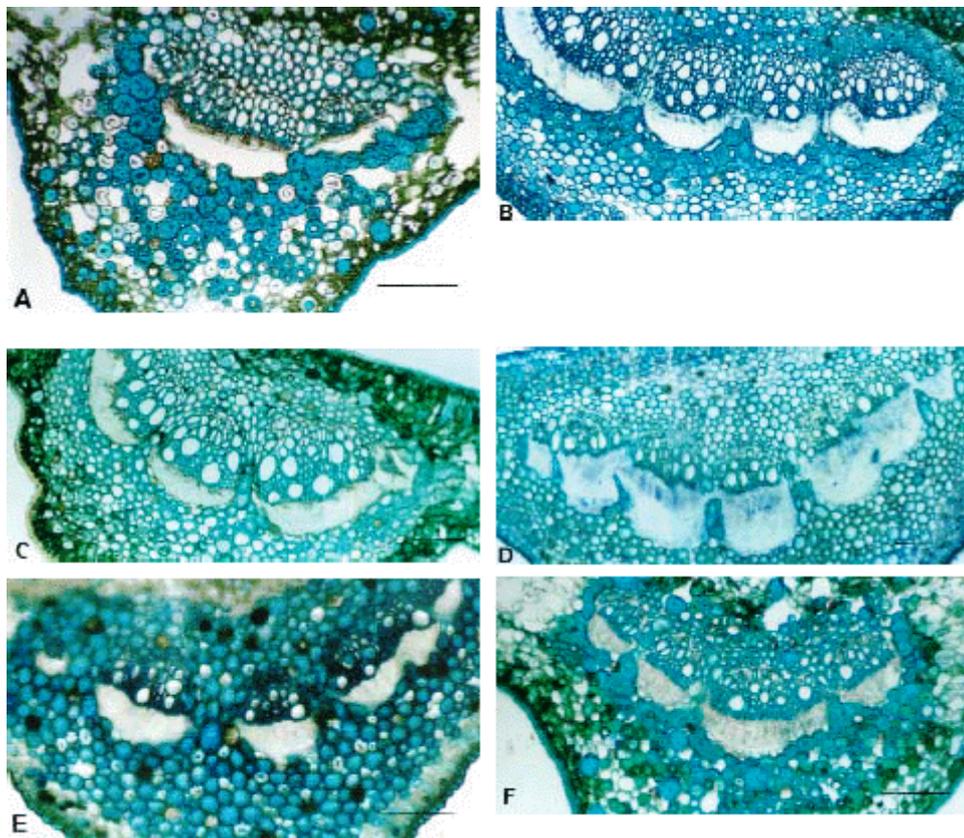


Fig. 11. Secciones transversales de la nervadura central en especies de *Gnetum*. a. *G. camporum*, b. *G. leyboldii*, c. *G. nodiflorum*, d. *G. paniculatum*, e. *G. schwackeanum*, f. *G. urens*. Escala = 100 μ m.

Pecíolo

Anatómicamente, los pecíolos son similares (Fig. 12), externamente se evidencia epidermis uniestratificada con la pared celular más la cutícula gruesa; en ciertas porciones se diferencia una peridermis de poco espesor. Seguidamente, parénquima con abundantes células esclerenquimáticas, en mayor densidad en la región abaxial; en *G. paniculatum* se observan cristales. En la porción central se

localiza el tejido vascular, el cual está constituido por 5-7 haces colaterales cerrados, separados por parénquima con idioblastos esclerenquimáticos. Las regiones parenquimáticas son relativamente amplias en *G. camporum*, *G. Schwackeanum* y *G. urens* y más estrechas en *G. leyboldii*, *G. nodiflorum* y *G. paniculatum*.

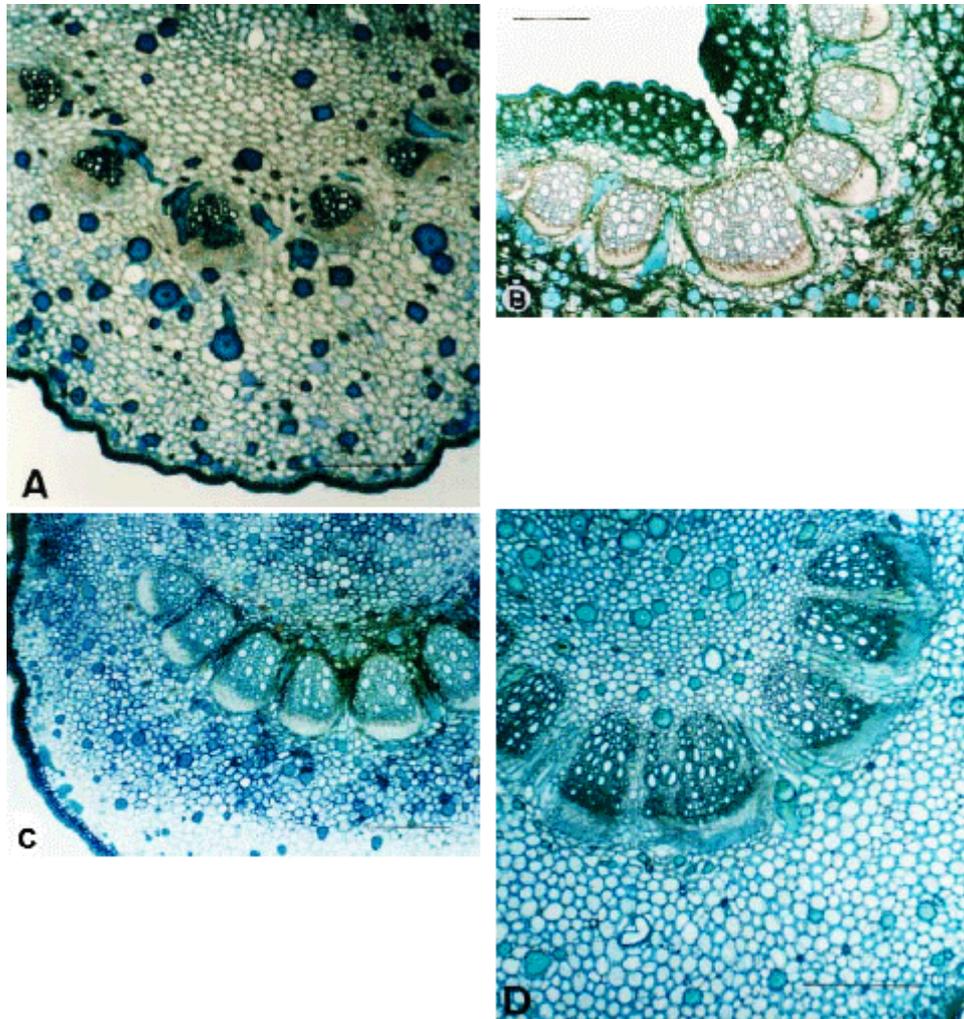


Fig. 12. Secciones transversales de pecíolos en especies de *Gnetum*. a. *G. camporum*, b. *G. leyboldii*, c. *G. nodiflorum*, d. *G. paniculatum*. Escala = 100 μ m.

Clave para las especies de *Gnetum* de Venezuela

1. Pecíolo con regiones parenquimáticas amplias (5-6 filas de células) . . . 2
- 1'. Pecíolo con regiones parenquimáticas estrechas (2-3 filas de células) . . 4
2. Pared celular mas cutícula gruesa. Células de la epidermis adaxial de contornos poligonales 3
- 2'. Pared celular mas cutícula delgada. Células de la epidermis adaxial de contornos ondulados *Gnetum schwackeanum*
3. La nervadura central con 3-4 haces vasculares, células esclerenquimáticas próximas a dichos haces abundantes *Gnetum wrens*
- 3'. La nervadura central con 5-6 haces vasculares, células esclerenquimáticas próximas a dichos haces escasas *Gnetum camporum*
4. Hipodermis y cristales presentes en el mesofilo . . . *Gnetum paniculatum*
- 4'. Hipodermis y cristales ausentes en el mesofilo 5
5. Astroesclereidas distribuidas perpendicularmente en la lámina, la nervadura central con 3-4 haces vasculares *Gnetum nodiflorum*
- 5'. Astroesclereidas distribuidas vertical y horizontalmente en la lámina, la nervadura central con 5-6 haces vasculares *Gnetum leyboldii*

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que las especies de Gnetaceae presentes en Venezuela muestran una morfología y anatomía foliar muy semejante entre ellas.

Los caracteres morfológicos macroscópicos permiten distinguir las especies por el grosor y textura de la corteza de tallos, longitud de los entrenudos, tamaño de las hojas, color de la semilla, número y morfología de los cotiledones.

Con relación a los rasgos anatómicos foliares, se puede señalar que la presencia de células epidérmicas con contornos poligonales o casi así, con paredes rectas o ligeramente onduladas descrita en este trabajo para las especies *G. leyboldii*, *G. nodiflorum* y *G. paniculatum*, se corresponde con lo observado en las ilustraciones realizadas de las epidermis de *G. gnemon* (Maheswari & Vasil 1961), y *G. ula* (Maheswari & Vasil 1961; Kausik 1974). Asimismo coincide con las observaciones de Rodin (1966) quien reportó que en todas las especies por él estudiadas las células epidérmicas son irregulares y poligonales; no obstante, en este estudio se pudo hacer una caracterización más detallada de los contornos celulares, pudiendo concluir que este carácter permite separar las especies en dos grupos: el primero con células de paredes rectas y el otro con paredes onduladas en mayor o menor grado.

Todas las especies resultaron hipostomáticas; no obstante, Kausik (1974) reportó estomas escasos sobre la epidermis adaxial en *G. ula*, especialmente sobre la vena media. La presencia de estomas gemelos también fue observada por Maheswari & Vasil (1961) en *G. gnemony G. ula*. Por otra parte, los estomas son del tipo sindetoquéllico, atendiendo a la clasificación de Florin (1931, en Rodin 1966).

Las diferencias observadas en cuanto al número de capas de células del parénquima en empalizada, así como la presencia de hojas equifaciales en *G. Leyboldii* pueden asociarse con la exposición de las hojas a una mayor radiación lumínica. Duthie (1912) señaló que el mesofilo de *G. africanum* está constituido por un solo estrato de células en el parénquima en empalizada y que esta región está mayormente ocupada por parénquima esponjoso. En el mesofilo merece destacar

como característica de posible valor diagnóstico la presencia de hipodermis y cristales únicamente en *G. paniculatum*.

Un rasgo importante de resaltar es la presencia de células esclerenquimáticas en el mesofilo, aspecto que fue considerado con detalle por Rodin (1966). Stevenson & Zanoni (1991) en su clave para separar las especies de *Gnetum* presentes en las Guayanas, utilizan como carácter de valor diagnóstico la presencia en las hojas de fibras subepidérmicas principalmente en la cara adaxial de las hojas. Estos autores separan a *G. camporum* y *G. urens*, de *G. leyboldii*, *G. Nodiflorum* y *G. paniculatum*, indicando que en las dos primeras especies no está presente este tipo de células. En el presente estudio se observa la presencia mayormente de fibras y esclereidas (macroesclereidas y astroesclereidas) para los seis taxones analizados, apreciándose variación en la densidad, distribución y disposición de dichas células. Por otra parte, Duthie (1912) indicó la presencia de una red de células esclerenquimáticas en *G. africanum*; dicha red está constituida por células estrelladas y fibras muy largas, ambas de paredes muy gruesas.

El estudio del sistema vascular del pecíolo parece indicar que en todas las especies existen entre 5-7 trazas vasculares. No obstante, Rodin (1966) reportó variación en este número, aunque cuatro de las especies presentaron el mismo rango obtenido en este trabajo. En el caso de *G. nodiflorum* y *G. urens* pareciera ocurrir una fusión de dichas trazas, una vez que entran al nervio medio de la hoja o quizás un poco antes. A este respecto, Rodin (1966) indicó que los haces vasculares del pecíolo continúan hacia la vena media de la hoja, sin que ocurra fusión entre ellas; sin embargo, la caracterización en este caso se hizo sólo con material diafanizado. Por su parte, Rodin & Paliwal (1970) reportaron un número impar de trazas, 5-7 en *G. gnemon* y 8 en *G. ula*. Estos autores indicaron además que las 5-7 trazas en *G. gnemon* se extienden hacia la vena media como una serie de haces longitudinales y que a niveles sucesivos dicotomizan, lo cual no ocurre en las especies estudiadas ya que en ellas se mantiene el mismo número o se reduce, como se señaló antes.

A nivel del pecíolo, una característica que permite distinguir las especies en dos grupos es la amplitud de las regiones parenquimáticas ubicadas entre los haces vasculares (regiones amplias y estrechas).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos indican que las especies de *Gnetum* presentes en Venezuela muestran características morfológicas que permiten diferenciar las especies, tales como: tamaño de las hojas, color de la semilla, número y morfología de los cotiledones. En cuanto a la anatomía foliar, los taxa estudiados son muy semejantes entre sí, distinguibles sólo por algunas características, las cuales permitieron construir una clave; entre ellas se pueden citar: amplitud de radios que separan haces vasculares en el pecíolo, contornos de las células epidérmicas, número de haces vasculares que irrigan la nervadura central, presencia o ausencia de hipodermis y cristales y el patrón de distribución de las astroesclereidas en el mesofilo. Adicionalmente, se puede señalar que la morfología y anatomía de estas hojas es muy parecida a la que exhiben las de angiospermas dicotiledóneas, particularmente aquellas con rasgos escleromorfos. Esto último es indicativo del grado de avance de esta familia dentro de las Gnetophyta.

BIBLIOGRAFÍA

1. Duthie, A.V. 1912. Anatomy of *Gnetum africanum*. *Ann. Bot.* 12: 593-602.

2. Gifford, E. & A. Foster. 1988. *Morphology and evolution of vascular plants*. Freeman and Company, New York.
3. Hickey, L. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60: 17-33.
4. Judd, W., Ch. Campbell, E. Kellogg & P. Stevens. 1999. *Plant Systematics a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc. Publisher. Sunderland, Massachusetts.
5. Kausik, S.B. 1974. Ontogeny of the stomata in *Gnetum ula* Brongn. *Bot. J. Linn. Soc.* 68: 143-151.
6. Maheswari, P. & V. Vasil. 1961. The stomata of *Gnetum*. *Ann. Bot.* 25: 313-319.
7. O'Brien, T. & M. McCully. 1981. *The study of plant structure. Principles and methods*. Termarcarphi PTY., Melbourne, Australia.
8. Patel, J.A. 1979. A new morphological classification of stomatal complexes. *Phytomorphology* 29: 218-229.
9. Peña, E. & H. Saralegui. 1982. *Técnicas de anatomía vegetal*. Universidad de la Habana, Cuba.
10. Price, R. 1996. Systematics of the Gnetales: a review of morphological and molecular evidence. *Int. J. Plant Sci.* 157: S40-S49.
11. Rodin, R.J. 1966. Leaf structure and evolution in American species of *Gnetum*. *Phytomorphology* 16: 56-68.
12. Rodin, R.J. & G.S. Paliwal. 1970. Nodal anatomy of *Gnetum ula*. *Phytomorphology* 20: 103-111.
13. Stevenson, D. 1995. Gnetaceae. In: *Flora of the Venezuelan Guayana* (Steyermark, J.P., Berry, K. Yatskievych & B. Holst, eds.), pp. 573-576. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
14. Stevenson, D. & T. Zanoni. 1991. Gnetaceae. In: *Flora of the Guianas* (Görtzvan, R. ed.), pp. 12-18. Koeltz Scientific Books. USA/Germany.