

Anatomía micrográfica del folíolo de la palma neotropical *Bactris gasipaes* (Arecaceae)

Francisco Paulo Chaimsohn¹, Mayra Montiel², Enrique Villalobos³ & Jorge Mora Urpí⁴

1. Instituto Agronómico do Paraná, Caixa Postal 129, Ponta Grossa, PR, Brasil, CEP 84.001-960. Fax: (55) 4232292829; fpchaimsohn@yahoo.com.br
2. Escuela de Zootecnia, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; mmontiel@cariari.ucr.ac.cr
3. Centro de Investigación en Granos y Semillas, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. Fax: (506) 2074343; villalobos.enrique@gmail.com
4. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; pejibaye@cariari.ucr.ac.cr

Recibido 12-V-2007. Corregido 11-V-2007. Aceptado 15-IV-2008.

Abstract: Leaf micrographic anatomy of the Neotropical palm *Bactris gasipaes* (Arecaceae). The economic importance of the palm *Bactris gasipaes* is growing in the Neotropical region. We collected leaflets from plants under a chemical fertilization regime and a population of 5000 plants per hectare, in Costa Rica. The variety, Diamantes 10, has an ascendancy from the upper Amazon basin. We used Harries hematoxyline, eosine and standard light microscopy techniques. The presence of raphids and buliform cells was confirmed for the abaxial surface of the leaflets and for the hypodermic tissue on both sides. The absence of the Krantz anatomy was confirmed in consistence with former observations about the C3 photosynthesis in other species of Palmaceae. The average stomatal density on the abaxial surface was 96.87 ± 16.31 stomata. mm^{-2} and 14.20 ± 4.05 in the adaxial surface. Rev. Biol. Trop. 56 (2): 951-959. Epub 2008 June 30.

Key words: *Bactris gasipaes*, leaf micrographic anatomy, stomata frequency, Krantz anatomy.

El pejibaye (*Bactris gasipaes*) es una palmera con importancia económica creciente en el neotrópico. En el trópico y el subtropico americano se cultiva para la producción de palmito (brotes vegetativos tiernos) principalmente, aunque su domesticación estuvo asociada con el aprovechamiento del fruto, cuyo consumo se remonta a épocas precolombinas. Su reciente explotación para la producción de palmito contribuye a reducir la extracción de palmas del género *Euterpe* del bosque Atlántico y Amazónico, actualmente en peligro de extinción.

B. gasipaes es originario del trópico húmedo, donde la precipitación anual es igual o superior a los 2500 mm, con períodos secos no mayores de cuatro meses. Se le encuentra en regiones con promedios anuales de temperatura iguales o superiores a 24 °C. En su hábitat

original, la temperatura es inferior a este valor y la humedad relativa es muy alta, debido al sombreado producido por el bosque natural (Mora Urpí y Gainza 1999).

La hoja de la palma es el principal órgano fotosintético y, por lo tanto, el responsable de la producción de biomasa, y su conocimiento es fundamental para la comprensión de varios aspectos genéticos y agronómicos (Clement y Mora Urpí 1983). Asimismo, la capacidad fotosintética intrínseca de las palmas depende de las características de la estructura foliar, como el grosor, el tamaño y el arreglo de las células del mesófilo, que determina la cantidad de tejido fotosintético por unidad de área foliar (Awal *et al.* 2004). El estudio de la anatomía microscópica contribuye al conocimiento y comprensión de aquellos aspectos fisiológicos

de fundamental importancia, como los procesos de fotoasimilación, absorción, transporte, almacenamiento, e incluso, de la resistencia al ataque de plagas de insectos y enfermedades (Tomlinson 1990).

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

La incidencia de algunas enfermedades también puede influir en la densidad estomática por causar alteraciones en el equilibrio hídrico de la planta (Tucci *et al.* 2000), e interferir en la expansión de la lámina foliar. Mathew (1981) observó en *Cocos nucifera* una mayor frecuencia estomática en hojas de plantas enfermas (228.mm⁻²) comparado con la frecuencia estomática de hojas de plantas sanas (182 mm⁻²). Usualmente, las láminas foliares de la parte superior del dosel muestran una menor densidad estomática que aquellas de la parte superior, debido a un efecto de "dilución" por la expansión foliar (Tichá 1982).

La información sobre las características y la frecuencia de estomas en esta especie es escasa (Tucci *et al.* 2000, Bovi *et al.* 2002). Tampoco existe información de la anatomía micrográfica de los folíolos de pejibaye y eventualmente se hace referencia a esta especie, igual que a *Elaeis guineensis*, como especies C₄, por su alta productividad. El presente trabajo es básicamente descriptivo y con él se pretendió aportar evidencia mediante microscopía de alta resolución de la ausencia de la anatomía Krantz en *Bactris gasipaes*, aspecto que no se encuentra documentado en la literatura.

El objetivo de este trabajo fue determinar si esta planta es C₃ ó C₄, así como describir la anatomía de los folíolos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudio micro anatómico: Los folíolos para el estudio micro anatómico fueron obtenidos de plantas jóvenes cultivadas para palmito de la variedad Diamantes 10 de ascendencia del alto Amazonas, en la Estación Experimental. Diamantes, ubicada en Guápiles, Costa Rica (10° 22' N y 83° 76' W, altitud de 249 m). Después de extraídos, los folíolos se mantuvieron en bolsas plásticas con papel absorbente húmedo hasta iniciar su procesamiento, aproximadamente 3 h después.

El material se fijó en una solución de glutaraldehído (2,5%) y paraformaldehído al 2% en un amortiguador de fosfato de sodio (0,1 M, pH 7,4) por 24 horas. Luego, el material fue procesado mediante la siguiente metodología: a. el proceso de preparación del material fue automatizado y hecho en máquina deshidratadora VIP; b. la inclusión se realizó en un molde de metal; c. después de enfriado fue cortado en un micrótono de 6 micras; d. los cortes se pusieron en xilol y alcohol (2 min.); e. se lavó por 30 seg. y se dejó en hematoxilina de Harries por 5 min.; f. se lavó y se decoloró con alcohol ácido; g. se lavó y se pasó por el virador (NaOH 3% en agua) y por agua amoniacal; h. después de lavado por sumergimiento se aplicó eocina por 2 min; se lavó y se pasó por una secuencia de alcohol 95 y 100 °G.L. para deshidratar; j. finalmente se montó el material en las láminas.

Las láminas fueron observadas y fotografiadas en un microscopio óptico Nikon modelo SKe, con cámara fotográfica NFX-35 y sistema fotográfico AFX-DX_{II}, usando aumentos de 100 y 200 veces (20 y 40 x de aumento del microscopio, respectivamente, por 5 x de aumento del lente de la cámara).

Frecuencia de estomas: Se obtuvieron muestras de plantas con 22.5 meses de edad provenientes de una parcela experimental con una densidad de población de 5000 plantas por hectárea, a la que se le aplicó fosfato diamónico a los 40 días de la siembra y en el cuarto, quinto, sexto y séptimo mes después de la siembra,

para promover el desarrollo de las raíces de las plantas y homogeneizar la plantación experimental. A partir del octavo mes se aplicó, trimestralmente, abono de la fórmula comercial 18-5-15-6-0,7 siguiendo las recomendaciones para la producción comercial de esta especie en Costa Rica (Molina 2000). Para el estudio microscópico se seleccionaron diez folíolos (cinco de cada lado) de la parte central de las hojas 1 a 6 (1: hoja más joven abierta; 6: hoja más madura). La evaluación de la densidad de estomas se hizo en folíolos obtenidos de la tercera hoja; para ello se aplicó una película de esmalte transparente para uñas que una vez con los estomas impresos se montó en un portaobjetos. Para cuantificar los estomas se utilizó un microscopio óptico (Nikon 6 x 6 Stage) acoplado a una pantalla Sony (HR Trinitron) con un campo visual equivalente a 1 mm², con un aumento de 200 X.

RESULTADOS

Micro anatomía foliar: como en los folíolos de la mayoría de las palmas con hojas pinadas (Tomlinson 1990), los de *B. gasipaes* poseen una nervadura central prominente (Fig. 1A) en la superficial abaxial, característica de hojas no duplicadas, la cual presenta: epidermis (**e**), constituida por una capa de células angostas y rectangulares; hipodermis (**h**): también constituida por solo una capa de células alargadas, pero mayores que las células de la epidermis y sin cloroplastos; el clorénquima (**cl**): que es la capa que sigue a la hipodermis, constituida por células teñidas de rojo por la hematoxilina, redondeadas, de diversos tamaños y con paredes gruesas.

Hacia la parte interna del clorénquima, se observa un anillo de esclerénquima (**ec**), tejido constituido por varias células de pared secundaria, las cuales son redondeadas, con paredes engrosadas y lignificadas. En el interior del corte transversal de la nervadura se observan varios haces vasculares (**hv**), cuyos elementos principales son los vasos de metaxilema (**mx**), vasos de protoxilema (**px**) y pequeñas acumulaciones de floema (**f**). Entre los haces

se encuentra el tejido parenquimatoso central (**pa**), que es incoloro.

La Fig. 1B muestra el detalle de un corte transversal de una nervadura central de un folíolo. Externamente está la epidermis (**e**), constituida de una sola capa de células de grosor. Hacia el interior se observa la hipodermis (**h**), la cual también está constituida de una sola capa de células de grosor, pero estas son más grandes que las epidérmicas. Debajo de este tejido, se observa un tejido clorénquimatoso desordenado (**cl**) y, en seguida, el tejido esclerénquimatoso (**ec**), constituido por gran cantidad de células más pequeñas y de paredes gruesas, que rodea el haz vascular. En el haz vascular se observan los vasos de protoxilema (**px**), y metaxilema (**mx**), además de unas pocas células floemáticas (**f**).

En la Fig. 1C se presenta un corte transversal del folíolo, en el cual se observa la distribución de haces vasculares de las nervaduras laterales, los cuales son muy pequeños y rodeados por tejido esclerénquimatoso. Alternando con los haces vasculares se presentan acumulaciones de tejido esclerénquimatoso (estructuras redondas). De afuera hacia adentro del corte se observa la epidermis adaxial (**e**) y la epidermis abaxial (**e**), las cuales están constituidas por una capa de células angostas y rectangulares. Hacia adentro de la epidermis, se observa una capa de células también rectangulares, pero más grandes y sin cloroplastos, que constituye la hipodermis (**h**).

El mesofilo está constituido por células del clorénquima (**cl**), las cuales son de diversas formas y tamaños. Hacia el centro de la figura se observa una acumulación de células esclerénquimatosas (**ec**), de forma redondeada y que proporciona resistencia al folíolo frente a fuerzas físicas (tensión, peso, presión). El haz vascular (**hv**) está rodeado por una capa de esclerénquima (**ec**), y constituido por pequeños vasos de protoxilema (**px**) y células floemáticas (**f**). En la superficie abaxial se observa un estoma (**es**).

En la sección terminal de un folíolo (Fig. 1D), se observa la presencia de rafidios (**ra**), que son cristales aciculares de oxalato de

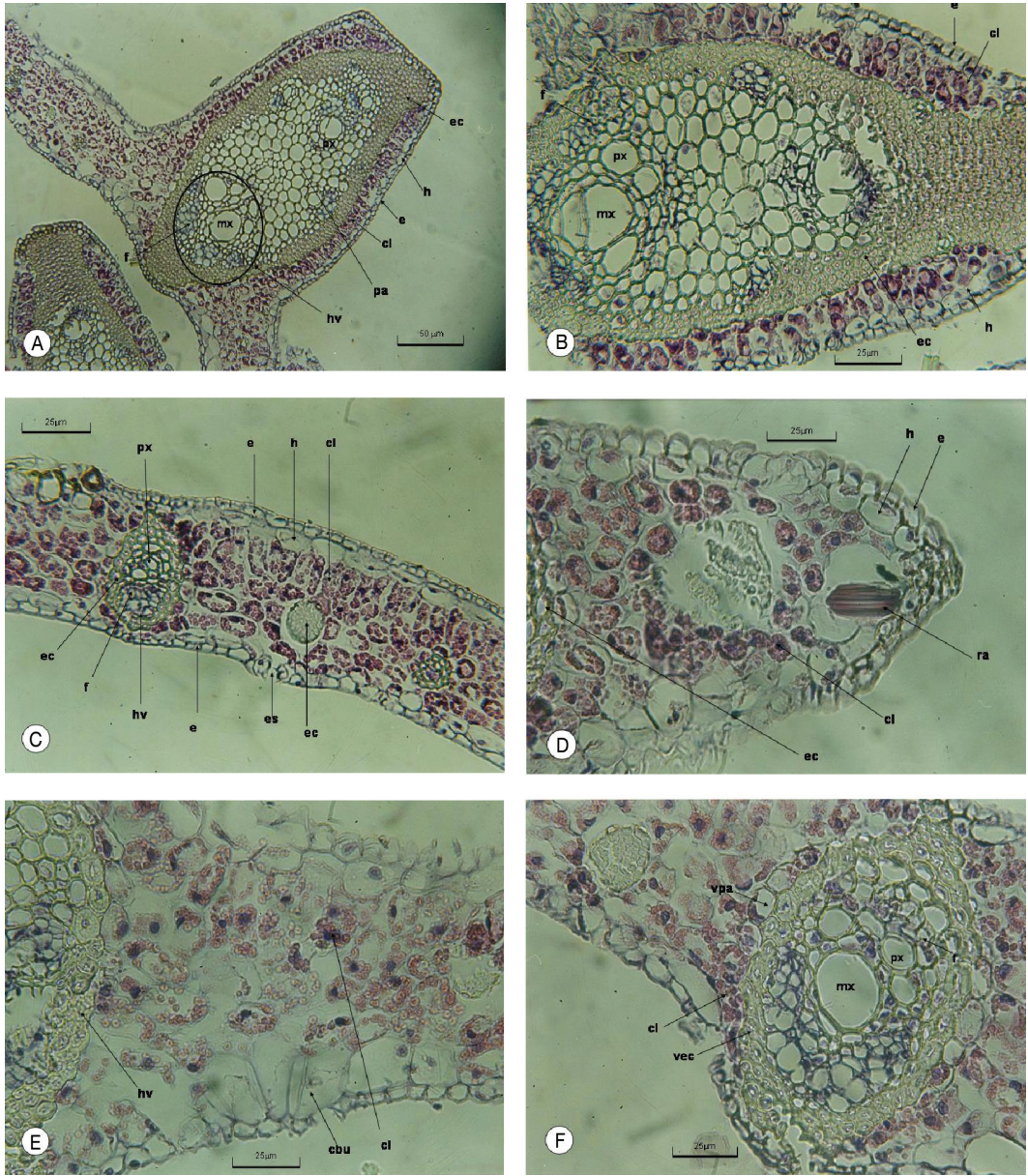


Fig. 1. Cortes transversales de segmentos de folíolos de *B. gasipaes*: A y B. nervadura central. C. lámina. D. Sección terminal con rafidios. E. Lámina con la presencia de células buliformes. F. Haz vascular, cuya estructura evidencia el tipo de fotosíntesis C₃.

e, epidermis; h, hipodermis; cl, clorénquima o células clorénquimatosas; ec, esclerénquima o células esclerenquimatosas; hv, haces vasculares; mx, metaxilema; px, protoxilema; f, floema o células floemáticas; pa, parénquima; es, estomas; ra, rafidios; cbu, células buliformes; vec, vaina de esclerénquima; vpa, vaina de parénquima.

calcio, en una célula parenquimatosas. Otras estructuras observadas son: la epidermis (**e**), la hipodermis (**h**), células clorénquimatosas (**cl**) y células esclerenquimatosas (**ec**).

En la superficie abaxial del folíolo (Fig. 1E) se observan las células buliformes (**cbu**), las cuales son células más alargadas, que acumulan agua y están involucradas en la turgencia, el despliegue o enrollamiento de los folíolos. También se observan células del clorénquima (**cl**) con acumulaciones de cloroplastos y parte de un haz vascular (**hv**) con sus bandas esclerenquimatosas.

La Fig. 1F muestra la evidencia del tipo de la fotosíntesis C_3 en *Bactris gasipaes*, porque se observa un haz vascular que solo presenta una vaina de parénquima rodeando el haz. Internamente se observa un gran vaso de metaxilema (**mx**), diversos vasos de protoxilema (**px**), y tejido floemático desordenado (**f**). Rodeando el haz, se observa inicialmente una vaina de esclerénquima (**ec**) de paredes muy gruesas y una vaina de parénquima (**vpa**), como ya se mencionó. Alrededor, se observan células del clorénquima con acumulaciones de cloroplastos (**cl**).

Frecuencia de estomas: El pejibaye es una especie anfiestomática. La frecuencia promedio de estomas en la superficie abaxial fue de 96.87 ± 16.31 estomas mm^{-2} . La frecuencia promedio de estomas en la superficie adaxial fue de 14.20 ± 4.05 estomas mm^{-2} . No hubo diferencia en la frecuencia de estomas de la superficie adaxial en función de la edad de la hoja (Fig. 2), mientras que la frecuencia de estomas en la superficie abaxial mostró una reducción con la edad de la hoja.

DISCUSIÓN

La epidermis de los folíolos del pejibaye es similar al de palmas del género *Sabal* y *Syagrus* (Pérez y Rebollar 2003, Leite y Scatena 2001). Asimismo, Tomlinson (1990) señala que el tejido periférico clorénquimatoso, continuo con el tejido de asimilación de la lámina está siempre presente en las palmas, lo cual se verificó en *B. gasipaes*. De la misma forma, el tejido parenquimatoso central, que es incoloro, está presente en *B. gasipaes* como en todas las palmas, a excepción de aquellas de los géneros *Phoenix*, *Lepidocaryum*, *Mauritiella* y *Mauritia*.

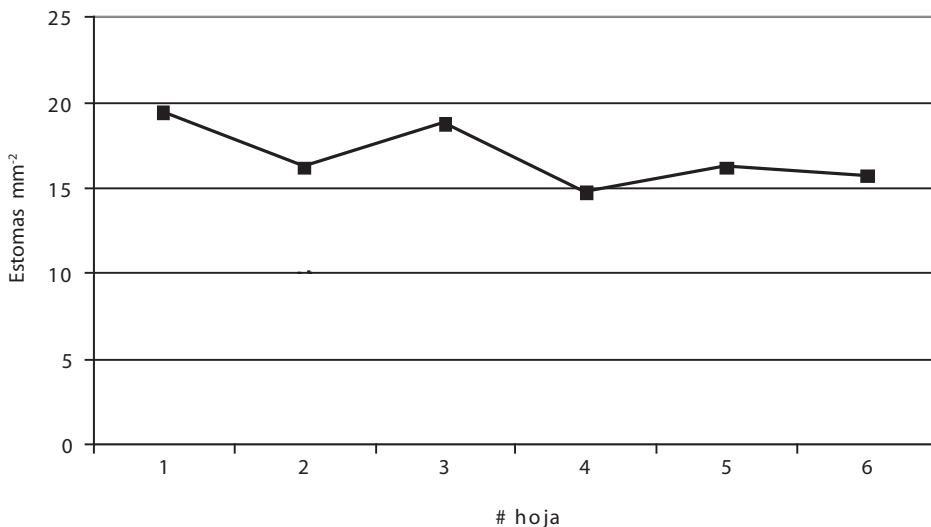


Fig. 2. Número de estomas por mm^2 en la superficie adaxial en función de la edad de la hoja.

La hipodermis se observó en todas las secciones del foliolo del pejíbaye; este tejido está frecuentemente ausente en palmas que se desarrollan bajo una sombra densa, pero está muy bien desarrollado en aquellas especies de zonas áridas (Tomlinson 1990). En casos excepcionales, como en *Asterogyne martiana* y *A. spicata* esta presente una hipodermis solamente en la superficie abaxial (Stauffer *et al.* 2003).

En los cortes transversales de segmentos de foliolos de *Bactris cubensis*, *B. plumeriana* y *B. jamaicana*, presentados por Salzman y Judd (1995), se observan similitudes con el segmento presentado en la Fig. 1C, principalmente de la especie *B. jamaicana*. Sin embargo, *B. cubensis* presenta muchos fajos fibrosos no vasculares localizados debajo de la hipodermis adaxial, los cuales no fueron observados en *B. gasipaes*.

El oxalato de calcio, presente en los foliolos de pejíbaye en la forma de rafidios (Fig. 1D) es la sal de calcio más frecuente y se encuentra en la mayoría de las familias vegetales (Esau 1972). Además de los rafidios, las monocotiledóneas pueden tener cristales de oxalato de calcio del tipo estilóideo y drusa (Prychid y Rudall 1999). Se encuentran células con cristales de oxalato de calcio en todas las partes de las palmas (Tomlinson 1990, Zona 2004). Aunque Tomlinson (1990) menciona que frecuentemente las raíces no las poseen, Zona (2004) afirma que ocasionalmente también son encontrados en estos órganos en palmas. El mismo autor observó rafidios en embriones de palmas de las subfamilias Areceae y Caryoteae; pero fueron raros en embriones de Coryphoideae y Ceroxyloideae y ausentes en *Bactris major*. Pérez y Rebolgar (2003) encontraron gran cantidad de cristales del tipo drusa en células foliares de *Sabal mauritiformis*, *S. mexicana* y *S. yapa*. Las células buliformes, observadas en la superficie abaxial del foliolo, son frecuentes en todos los órdenes de monocotiledóneas, excepto en las helobiales (*Alismatidae*) (Esau 1972).

La evidencia microanatómica permite descartar la presencia de la anatomía Krantz en *Bactris gasipaes* de forma clara, lo cual es

prueba de la inexistencia del metabolismo C_4 en esta especie. Este hallazgo no resulta sorprendente de manera alguna y tiene, más bien, carácter confirmatorio al asociarlo con lo que se conoce del mecanismo fotosintético en la familia Palmaceae y con su origen del bosque tropical húmedo de América (Mora Urpí y Gainza 1999), donde las condiciones climáticas no constituyen el hábitat de origen típico de las plantas C_4 . No obstante, resulta de interés presentar esta evidencia, en tanto que no existe información microanatómica al respecto y esporádicamente, por su alta productividad, se hace referencia a esta especie como representante de las especies C_4 , como también suele ocurrir con la palma aceitera. Es bien conocido que las plantas C_4 presentan mayor adaptación en aquellas regiones con clima árido y/o con altas temperaturas y difícilmente se les encuentra en ambientes de sombra o fríos (Shibles y Villalobos 2001; Percy y Ehleringer 1984).

Según Larcher (1995) las palmas presentan una tasa de asimilación de 9,5 a 16 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2 . Oliveira *et al* (2002) observaron, una asimilación promedio de CO_2 de 10,1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, en plantas de pejíbaye con 12 meses de edad y bajo irrigación.

Las palmas presentan, generalmente, estomas localizados solamente en la superficie abaxial o, cuando ocurren en ambas superficies, son más numerosos en la superficie abaxial (Tomlinson 1990). Esta distribución diferencial de los estomas en ambas superficies foliares es muy común en las especies cultivadas (Tichá 1982). El pejíbaye es una especie anfiestomática, como mencionado por Tucci *et al.* (2000). La frecuencia promedio de estomas en la superficie abaxial fue similar al observado por estos autores (101.35. mm^{-2}), cuyas plantas crecieron en condiciones climáticas distintas al del presente trabajo (temperatura promedio anual de 22.4 °C, temperatura máxima absoluta promedio de 37.6 °C, precipitación anual de 1430 mm y HR promedio de 47.6 a 72.2%) (FEGRI/UNICAMP, 2005). Otros autores (Bovi *et al.* 2002) han informado de una frecuencia estomática en la superficie abaxial mucho menores a las que se observaron en esta investigación,

en plantas cultivadas para palmito en Ubatuba, Brasil, en condiciones tropicales de alta temperatura y humedad, similares a las que prevalecieron en Guápiles, durante la ejecución de este trabajo. Tucci *et al.* (2000) y Bovi *et al.* (2002) también encontraron una frecuencia estomática, en la superficie adaxial, inferior (7,16 y 6,10 estomas.mm⁻² respectivamente) a los valores nuestros. Evidentemente, la frecuencia estomática resulta altamente variable con las condiciones de clima y las prácticas culturales, no solamente en pejobaye, sino en otras palmas como la palma aceitera, donde se han encontrado variaciones cercanas al 90% en la frecuencia de estomas en la superficie abaxial de los folíolos (Zobel y Liu 1980).

Dichos autores también mencionan la densidad estomática para otras especies de palma, cuyo primer valor se refiere a la superficie abaxial: *Caryota mitis* (50 y 1 estomas.mm⁻²), *Dictyosperma alba* (140 y < 1 estomas.mm⁻²), *Ptychosperma macarthurii* (110 y < 1 estomas.mm⁻²), *Sabal umbraculifera* (310 y 270 estomas.mm⁻²) y *Washington filifera* (130 y 120 estomas.mm⁻²). Las dos últimas especies, que presentan una frecuencia estomática adaxial relativamente alta, son de un altiplano y de un oasis del desierto, respectivamente. Además de los géneros *Sabal* y *Washington*, los estomas son igualmente numerosos en ambas superficies en palmas de los géneros *Butia*, *Phoenix*, *Corypha* y otras coryphoides (Tomlinson 1990). En hojas de la palma *Astrocaryum jauari*, creciendo en un área periódicamente inundada, se constató la presencia de estomas solamente en la superficie abaxial (Schlüter *et al.* 1993).

Asimismo, Bongers y Popma (1990) determinaron la frecuencia de estomas en *Bactris trichophylla* (82 estomas.mm⁻²), además de otras tres especies de palma (*Astrocaryum mexicanum*, *Chaedorea schiedana*, y *Chamaedorea tepejilote*), cuya densidad estomática, en la superficie abaxial, fue de 105, 78 y 188 estomas.mm⁻², respectivamente. En palmas de diferentes especies del género *Syagrus* (*S. coronata*, *S. flexuosa*, *S. harleyi*, *S. microphylla*, *S. vagans* y *S. werdermannii*), encontradas la Chapada Diamantina (Bahia, Brasil), donde

la precipitación anual varía entre 500 a 1000 mm, Leite y Scatena (2001) determinaron una frecuencia estomática abaxial variando entre 149 a 480 estomas.mm⁻². Pereira Netto *et al.* (1999) mencionan que la presencia de estomas en las dos superficies de la hoja es considerada un mecanismo adaptativo para maximizar la conducción del CO₂, cuando la luz y el agua no son factores limitantes. Los autores señalan que la baja frecuencia estomática, en la superficie adaxial, favorece la eficiencia en el uso del agua mediante la reducción de la pérdida de agua, cuando una alta radiación solar incide en tal superficie y por la disminución de la concentración interna de CO₂ de la hoja.

Las diferencias en la densidad estomática en función de la edad de la hoja se asocian a un efecto de "dilución", debido a la expansión de la lámina foliar en respuesta al autosombreo que al abarcar un número de estomas definido genéticamente a partir de las células madre de los estomas, origina ese efecto. También podría darse un efecto de discontinuidad en la formación de los estomas en respuesta a a diferentes factores ambientales (v.gr. déficit hídrico) que haría disminuir la densidad estomática en hojas viejas (Tichá 1982). Sin embargo, el autosombreo, que podría contribuir a una mayor diferencia en la frecuencia estomática en hojas de diferentes edades, parece no ser tan acentuado en plantas de pejobaye cultivado para palmito, que está sujeto a una poda sistemática de los tallos de mayor altura. No sucede lo mismo en la palma de aceite (Zobel y Liu 1980) donde la arquitectura misma de la planta favorece el autosombreo.

RESUMEN

Se estudiaron hojas de plantas jóvenes cultivadas para producción de palmito de la variedad Diamantes 10 de ascendencia del Alto Amazonas. Se estudió la anatomía micrográfica foliar y la frecuencia de estomas en la superficie adaxial y abaxial de los folíolos de *Bactris gasipaes* provenientes de una plantación experimental en un régimen de fertilización química y una densidad de población de 5000 plantas por hectárea, en Guápiles, Costa Rica. Se confirmó la presencia de rafidios y células buliformes en la superficie abaxial de las láminas foliares y del tejido hipodérmico en ambos lados. Confirmamos la ausencia

de la anatomía Krantz en esta especie, reafirmando la fotosíntesis C_3 como mecanismo metabólico en la familia Palmaceae. La densidad promedio de estomas en la superficie abaxial fue de $96,87 \pm 16,31$ estomas. mm^{-2} y en la superficie adaxial fue de $14,20 \pm 4,05$ estomas. mm^{-2} .

Palabras clave: *Bactris gasipaes*, anatomía micrográfica, frecuencia de estomas, anatomía de Krantz.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al CNPq-Brasil, por el otorgamiento de la beca de doctorado al primer autor, sin la cual este trabajo no se hubiera realizado. Al Centro de Investigación en Granos y Semillas de la Universidad de Costa Rica por la indispensable ayuda financiera y logística. A María del Carmen Obando por su fundamental apoyo en el montaje del tejido foliar. A Guillermo Vargas por su colaboración en el material fotográfico. A Guillermo Solano por el imprescindible apoyo en el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- Awal, M.A., W. Ishak, J. Endan & M. Haniff. 2004. Determination of specific leaf area and leaf area-leaf mass relationship in oil palm plantation. *Asian J. Plant Sci.* 3: 264–268.
- Bongers, F. & J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of los Tuxtlas, Mexico. *Bot. Ga.* 151: 354–365.
- Bovi, M.L.A., G. Godoy Jr, M.L.S. Tucci & S.H. Spiering. 2002. Nitrogen deficiency in peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth). *An. del XXVI Int. Hort. Congress.* ISHS, Toronto, Canadá.
- Brownlee, C. 2001. The long and the short of stomatal density signals. *Trends Plant Sci.* 6: 441–442.
- Clement, C.R. & J. Mora-Urpí. 1983. Leaf morphology of the pejiabaye palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.). *Rev. Biol. Trop.* 31: 103–112.
- Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. Omega, Barcelona, España.
- Flores-Vindas, E. 1999. La planta: estructura y función. v. II. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology*. 3 ed. Springer, Nueva York, EEUU.
- Leite, K.R.B. Y V.L. Scatena. 2001. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) da chapada diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus Sér. Ciên. Biol.* 1: 3–14.
- Mathew, C. 1981. Water relations of coconut palm affected by root (wilt) disease. *J. Plantation Crops* 9: 51–55.
- Mora Urpí, J. & J. Gainza E., 1999. Palmito de pejiabaye (*Bactris gasipaes* Kunth): su cultivo e industrialización. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Oliveira, M.A.J. de M.L.A. Bovi, E.C. Machado, M.M.A. Gomes & G. Habermann, J.D. Rodrigues. 2002. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Sci. Agr.* 59: 59–63.
- Percy, R.W. & J. Ehleringer, 1984. Comparative ecophysiology of C_3 and C_4 plants. *Plant, Cell Environ.* 7: 1–13.
- Pereira Netto, A.B., A.C. Gabriele & H.S. Pinto. 1999. Aspects of leaf anatomy of kudzu (*Pueraria lobata*, Leguminosae - faboideae) related to water and energy balance. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 34: 1361–1365.
- Pérez, M. & S. Rebollar. 2003. Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de Sabal (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop.* 51: 333–344.
- Prychid, C.J. & P.J. Rudall. 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. *Ann. Bot.-London* 84: 725–739.
- Salzman, V.T. & W.S. Judd. 1995. A revision of the Greater Antillean species of *Bactris* (Bactridinae: Arecaceae). *Brittonia* 47: 345–371.
- Schlüter, U.B., B. Furch & C.A. Joly. 1992. Physiological and anatomical by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica* 25: 384–396.
- Shibles, R. & E. Villalobos. 2001. Fotosíntesis, p. 13-51. *In:* E. Villalobos (editor). *Fisiología de la producción de los cultivos tropicales. Fascículo 1. Procesos fisiológicos básicos.* Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

- Stauffer, F.W., C.B. Asmussen, A. Henderson & P.K., Endress. 2003. A revision of *Asterogyne* (Arecaceae: Arecoideae: Geonomeae). *Brittonia* 55: 326–356.
- Tichá, I. 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. stomata density and sizes. *Photosynthetica* 16: 375–471.
- Tomlinson, P.B. 1990. The structural biology of palms. Clarendon Oxford, Oxford, Inglaterra.
- Tucci, M.L.A., M.L.A. Bovi S. Machado & S.H. Spiering, 2000. Stomatal frequency and size in leaves of pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth). *Acta Hort.* 516: 145–154.
- Zobel, D.B. & V.T. Liu, 1980. Leaf-conductance patterns of seven palms in a common environment. *Bot. Ga.* 141: 282–289.
- Zona, S. 2004. Raphides in palm embryos and their systematic distribution. *Ann. Bot.-London*, 93: 415–421.

REFERENCIA DE INTERNET

- FEAGRI/UNICAMP. 2005. Clima de Campinas. Cidade Universitária “Zeferino Vaz”, Campinas, Brasil. (Consultado: 24 de agosto, 2005, http://orion.cpa.unicamp.br/portal/modules.php?name=Paginas_Internas&file=climacps).