

MORFOANATOMÍA FOLIAR COMO HERRAMIENTA PARA LA DELIMITACIÓN DE ESPECIES DEL GÉNERO *HYMENOCALLIS* SALISB. (AMARYLLIDACEAE) PRESENTES EN VENEZUELA

Leaf morphoanatomy as a tool for the definition of species of the genus *Hymenocallis* Salisb. (Amaryllidaceae.) present in Venezuela

María B. RAYMÚNDEZ U., Marcia ESCALA y Nereida XENA de ENRECH

UCV. Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical, Apartado 47114, Los Chaguaramos, Caracas, Venezuela;
mraymund@strix.ciens.ucv.ve.

RESUMEN

El género neotropical *Hymenocallis* Salisb. es uno de los más problemáticos entre las Amaryllidaceae, debido a la frecuente superposición de los límites entre la variación intra e interespecífica. El objetivo principal de este trabajo fue explorar el potencial de los caracteres morfoanatómicos foliares en la delimitación vegetativa de las especies de *Hymenocallis* que crecen en Venezuela. Se trata de plantas geófitas, de follaje estacional o persistente, con láminas sésiles, subsésiles y pseudopecioladas, lineares, loriformes, oblanceoladas a elípticas; la anatomía puede ser equi- o bifacial. Con los resultados obtenidos se realizaron análisis de agrupamiento simple, utilizando el porcentaje de discrepancia (disimilitud) como método de cálculo de la matriz de distancia y el método del vecino más cercano como criterio de reunión entre los grupos de especies. Veintidós caracteres resultaron informativos para la separación de grupos discretos; los caracteres cualitativos produjeron siete grupos discretos, correspondientes cada uno a una especie, salvo uno que agrupa parcialmente a *Hymenocallis lobata* Klotzsch y *H. venezuelensis* Traub. Se presenta una clave vegetativa para la separación de las especies venezolanas basada exclusivamente en caracteres morfológicos y anatómicos de la hoja.

Palabras clave: Morfología y Anatomía foliar, *Hymenocallis*, Sistemática, Amaryllidaceae, Venezuela

ABSTRACT

The Neotropical genus *Hymenocallis* Salisb. is known as one of the most problematic genus within the Amaryllidaceae. To define some of its species remains difficult because the limits between intra and interspecific variation are often superposed, thus, the main objective of this investigation was to explore the potential of the foliar morphoanatomy to delimit Venezuelan species. These species are geophytes, with seasonal or persistent foliage; sessile, subsessile or pseudopetiolated leaves; leaf blades are linear, lorate, oblanceolate or ellipsoid; anatomy could be equi- or bifacial.

Of the evaluated characters, 22 have been selected as the most informative to form species clusters through a hierarchical clustering analysis, using percent disagreement as distance matrix calculation method and simple linkage as joining rule. Analysis of qualitative characters produced seven discrete groups that correspond to each of the studied species, except one which *H. venezuelensis* partially clusters *Hymenocallis lobata*. Based on evaluated morphological and anatomical characters, a vegetative key to separate Venezuelan species is presented.

Key words: Leaf Morphology and Anatomy, *Hymenocallis*, Systematics, Amaryllidaceae, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Hymenocallis Salisb. (Amaryllidaceae) es un género problemático entre las Amaryllidaceae, dada la dificultad para definir y aplicar en ocasiones el concepto de especie, y por lo tanto, realizar un tratamiento taxonómico satisfactorio a partir únicamente de caracteres morfológicos tradicionales. Esta situación es debida a la uniformidad que presentan frecuentemente las especies en algunos de los atributos morfológicos que las definen, lo que hace difícil en ciertos casos establecer un límite que separe la variabilidad propia de cada especie de aquella que se presenta entre las distintas especies (Sealy 1954; Traub 1962; Raymúndez 1997). En Venezuela el género está representado por ocho especies, cuya delimitación resulta confusa al menos entre cuatro de ellas: *Hymenocallis lobata* Klotzsch, *H. venezuelensis* Traub, *H. guianensis* (Ker Gawler) Herb. y *H. tubiflora* Salisb. (Raymúndez 1997).

La característica más resaltante que unifica a las especies de *Hymenocallis*, y las distingue de los otros géneros de Amaryllidaceae presentes en el país es la formación de una corona estaminal membranácea que une la base de los filamentos y el desarrollo de tépalos largos y estrechos, lo que le merece el calificativo de "lirio araña" o "lirio sanjuanero".

Según la clasificación de formas de vida de Raunkier (1905, en Vareschi 1992), *Hymenocallis* se puede considerar como una planta geófito. Se caracteriza por poseer un bulbo subterráneo del cual emergen una roseta de hojas y el escapo floral; el follaje persiste de manera permanente en algunas especies, mientras que en otras es estacional y lo pierden durante el período de sequía. Las especies de este género que crecen en Venezuela presentan una serie de características morfoanatómicas y fenológicas que pueden estar relacionadas con los ambientes propios donde ellas se desarrollan, que se extienden desde los bajíos llaneros que permanecen inundados por varios meses seguidos en temporada de lluvia, pasando por ambientes boscosos particulares como son los bosques de galería y riparinos, hasta llegar a los bosques montanos bajos, justo en el límite inferior de la selva nublada (Raymúndez 1997; Raymúndez *et al.* 2000). Esta distribución implica condiciones de crecimiento diversas, desde la exposición constante al sol hasta la sombra permanente del sotobosque, así como también condiciones hídricas distintas que combinadas entre sí con las características morfogenéticas propias del género, les confieren a estas plantas atributos morfoanatómicos foliares particulares que podrían ser explotados sistemáticamente (Raymúndez 1997; Raymúndez *et al.* 2000).

La utilización de las características anatómicas como fuente de información sistemática en la familia Amaryllidaceae no es muy extensa. Esto se debe principalmente a que buena parte de estos estudios fueron realizados a fines del siglo XIX o principios del

siglo XX, cuando todavía era ampliamente aceptada la idea de la familia Amaryllidaceae constituida por miembros de las familias Agavaceae, Alstroemeriaceae e Hypoxidaceae (Re 1894; Wicks 1935; Arber 1961).

Más recientemente, la revisión de aspectos que conciernen a la morfoanatomía de miembros de la familia Amaryllidaceae se ha realizado en la ex Unión Soviética, la India, y en Kew Gardens, Inglaterra, con el estudio comparado de algunos representantes de distintos géneros, sobre todo de origen europeo, asiático y africano, y en menor medida en miembros americanos de la familia. Dichas investigaciones abarcan principalmente aspectos relacionados con la estructura de la semilla, la germinación y la estructura del bulbo, y en menor grado sobre la estructura foliar (Shah & Gopal 1970; Arroyo 1982, 1984; Asatrian 1984, 1985; Fiserova 1985; Baranova 1986; Artyushenko & Nikolavva 1989; Oganezova 1990). El estudio más completo sobre la morfoanatomía foliar de la familia ha sido el de Arroyo & Cutler (1984), que contempla la comparación de especies pertenecientes a 25 géneros, tanto europeos como americanos, en un sentido taxonómico y evolutivo.

La utilización de las características morfoanatómicas foliares como fuente de información sistemática en el caso particular de *Hymenocallis* es escasa, y se limita a la caracterización morfoanatómica de *H. macrostephana* Bak. Realizada por Arroyo & Cutler (1984) como parte de su revisión. La morfoanatomía foliar en especies de *Hymenocallis* ha sido recientemente tratada en sentido ecológico por Raymúndez *et al.* (2000), quienes comparan las características morfoanatómicas foliares entre especies que crecen en Venezuela y las relacionan con el ambiente particular donde éstas se desarrollan. Estos trabajos son el único marco de referencia específico a la hora de abordar este tipo de estudio en *Hymenocallis*.

A pesar del auge en la utilización de los caracteres moleculares en la solución de problemas sistemáticos y filogenéticos en grupos conflictivos, como por ejemplo en la proposición de nuevas tribus dentro de familia Amaryllidaceae realizada por Meerow *et al.* (1999), o en la reconstrucción de una hipótesis filogenético para la recientemente propuesta tribu Hymenocallidae combinando morfología con caracteres moleculares (Meerow *et al.* 2002), no se puede desechar el valor informativo práctico que poseen los caracteres morfoanatómicos (entendiéndose como morfoanatómicos tanto la morfología externa como la interna, o anatomía) en la delimitación de taxa de diferentes jerarquías taxonómicas. Esto se debe a la accesibilidad y facilidad que presenta este tipo de atributos para ser evaluados en el campo, bajo la lupa o con un microscopio óptico sencillo, en comparación con los caracteres químicos o moleculares que requieren de una metodología y condiciones de trabajo más complejas.

En vista de que la morfología y anatomía foliar podrían representar una fuente valiosa de información sistemática que permita delimitar con más propiedad las especies que conforman el género *Hymenocallis*, y dada la escasez de este tipo de estudios en el grupo, es de interés desarrollar trabajos que aporten información sobre la morfoanatomía foliar propia de sus especies; así mismo, este trabajo puede ser de utilidad en la identificación de material vegetativo en campo, ya que estas plantas florecen una sola vez al año, de forma breve. Además, se pone a prueba el potencial de los caracteres morfoanatómicos en la resolución de problemas de índole sistemático en la familia Amaryllidaceae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron ocho especies pertenecientes al género *Hymenocallis* Salisb., subgénero *Hymenocallis* Traub (Traub 1962) que crecen en distintos ambientes en Venezuela, bien sea como plantas nativas, naturalizadas, o introducidas como cultivo de interés ornamental. La lista de especies evaluadas, su origen y distribución se presenta en la [Tabla 1](#).

Tabla 1. Origen y distribución de las especies venezolanas del género *Hymenocallis*.

Especie	Origen	Distribución en Venezuela
<i>H. bolivariana</i> Traub	nativa	bosques de galería al norte del Orinoco
<i>H. caribaea</i> (L.) Herb.	introducida de las islas del Caribe	cultivada como ornamental por todo el país por su tolerancia al sol directo y al escaso riego; naturalizada en muchas regiones
<i>H. guianensis</i> (Ker Gawler) Herb.	nativa	crece en sotobosques de bosques de galería, bosques húmedos alisios y bosques pluviales estacionales al sur del Orinoco
<i>H. littoralis</i> Salisb.	¿introducida?	naturalizada en algunos lugares, a veces cultivada como ornamental en localidades costeras por su tolerancia al sol, a la salinidad y la sequía
<i>H. lobata</i> Klotzsch	nativa	bajíos de sabanas inundables del norte del estado Bolívar
<i>H. pedalis</i> Herb.	cultivada	jardines andinos, a veces escapada de cultivo en zonas bien asoleadas en el borde de bosques andinos de poca altitud
<i>H. tubiflora</i> Salisb.	nativa	sotobosque de bosques montanos bajos y de transición hasta el límite del bosque nublado al norte del Orinoco
<i>H. venezuelensis</i> Traub	nativa	bajíos de sabanas arcillosas inundables de los llanos medio y bajo

El material vegetal utilizado fue recolectado de plantas crecidas en el campo o cultivadas en diversas localidades para cada una de las especies, y consistió de hojas completamente desarrolladas, no senescentes, morfoanatómicamente maduras, procedentes de la zona media inferior de la roseta en que se agrupa el follaje, para asegurar la madurez de los tejidos estudiados de forma de estandarizar y hacer comparables los datos entre las distintas especies. Para la preservación y preparación morfoanatómica del material se siguió la metodología descrita en Raymúndez (1997) y Raymúndez *et al.* (2000). Para la evaluación morfológica se tomaron 20 hojas, una por planta, representativas de todo el rango de variación morfológica de la especie y procedentes de localidades representativas de la distribución geográfica conocida para cada una. La evaluación de los distintos tipos de inserción de la lámina foliar se realizó según Dahlgren *et al.* (1985); el resto de los caracteres morfológicos se describieron según Agostini (1988). Para la evaluación de los caracteres anatómicos se tomaron cinco hojas por especie, una por planta, procedentes cada una de distintas localidades a lo largo del rango de distribución; de cada hoja se midieron dos cortes diferentes, separados entre sí por unos milímetros de distancia en la zona media de la hoja, y en cada corte se realizaron dos medidas, cada una en una zona diferente a lo ancho de la lámina, para un total de veinte medidas por especie. Las variables consideradas para el análisis ([Tabla 2](#)) se tomaron de Raymúndez *et al.* (2000).

Tabla 2. Caracteres morfoanatómicos foliares evaluados en las especies venezolanas del género *Hymenocallis*.

Caracteres cualitativos	
Caracteres morfológicos	inserción de la hoja forma de la lámina foliar orientación de la lámina foliar fenología o duración de la hoja
Caracteres anatómicos en corte transversal	tipo anatómico de hoja tipo de mesófilo en la cara adaxial tipo de mesófilo en la cara abaxial tejido mecánico: presencia, tipo y posición
Caracteres anatómicos en preparaciones epidérmicas y cortes paradérmicos	forma de las células epidérmicas superiores forma de las células epidérmicas inferiores forma de las células de la primera capa subepidérmica adaxial orientación con respecto a la superficie de la lámina y la hoja forma de las células de la primera capa subepidérmica abaxial orientación con respecto a la superficie de la lámina y la hoja
Caracteres cuantitativos	
Variables morfológicas	largo de la lámina foliar ancho de la lámina foliar
Variables anatómicas en corte transversal	distancias internervales espesor de la lámina foliar espesor de la cutícula adaxial
Variables anatómicas en preparaciones epidérmicas y cortes paradérmicos	largo de las células epidérmicas en la cara adaxial largo de las células epidérmicas en la cara abaxial ancho de las células epidérmicas en la cara adaxial ancho de las células epidérmicas en la cara abaxial

El tratamiento estadístico consistió en tres análisis de agrupamiento jerárquico (cluster analysis) bajo el criterio del vecino más cercano (simple linkage joining), cuya matriz de distancia fue calculada por porcentaje de discrepancia o disimilitud (percent disagreement) utilizando el paquete de cálculo estadístico STATISTICA 4.0, considerando por separado las variables cualitativas y cuantitativas, así como un análisis combinando ambos tipos de caracteres. Las variables cualitativas fueron tratadas directamente como caracteres discretos, considerando las variaciones observadas como estados del carácter en una serie de transformación; para las variables cuantitativas se establecieron intervalos de confianza no superpuestos.

Con base en los resultados expresados en Raymúndez *et al.* 2000 en conjunto con los análisis de agrupamiento, se propone una clave de separación de especies a partir de características morfológicas y anatómicas foliares, que podría ser de utilidad para la identificación vegetativa de las especies venezolanas del género *Hymenocallis*.

RESULTADOS

La mayor parte de las variables cuantitativas evaluadas tiene una distribución que se superpone entre las distintas especies, pero algunas contribuyen a la formación de grupos discretos. Al considerar las distancias internervales, las especies se reúnen en tres grupos discretos; el primero agrupa a *Hymenocallis venezuelensis* y *H. lobata*, especies de hojas lineares que poseen distancias internervales muy cortas; el segundo

está constituido por *Hymenocallis caribaea*, *H. littoralis* y *H. pedalis*, especies de hoja sésil pero lámina más ancha, donde las distancias internervales se amplían, y el tercero, que corresponde a aquellas especies donde la lámina desarrolla su máximo despliegue lateral acompañado de las mayores distancias internervales, está formado por *Hymenocallis bolivariana*, *H. guianensis* y *H. tubiflora*, de hojas subsésiles y pseudopecioladas.

En todos los casos, el tejido mecánico en *Hymenocallis* está representado por cordones de colénquima que discurren a lo largo del borde de la lámina foliar y de la zona dorsal media ([Fig. 1](#)). Las especies de este género carecen de refuerzo mecánico asociado a los haces vasculares, que están únicamente rodeados de una vaina de células de parénquima carentes de cloroplastos, de forma uniforme y menor tamaño que el resto de las células del mesofilo en vista transversal ([Fig. 2](#)); las hojas sólo poseen lignificación asociada a los elementos conductores del xilema ([Fig. 3](#)).

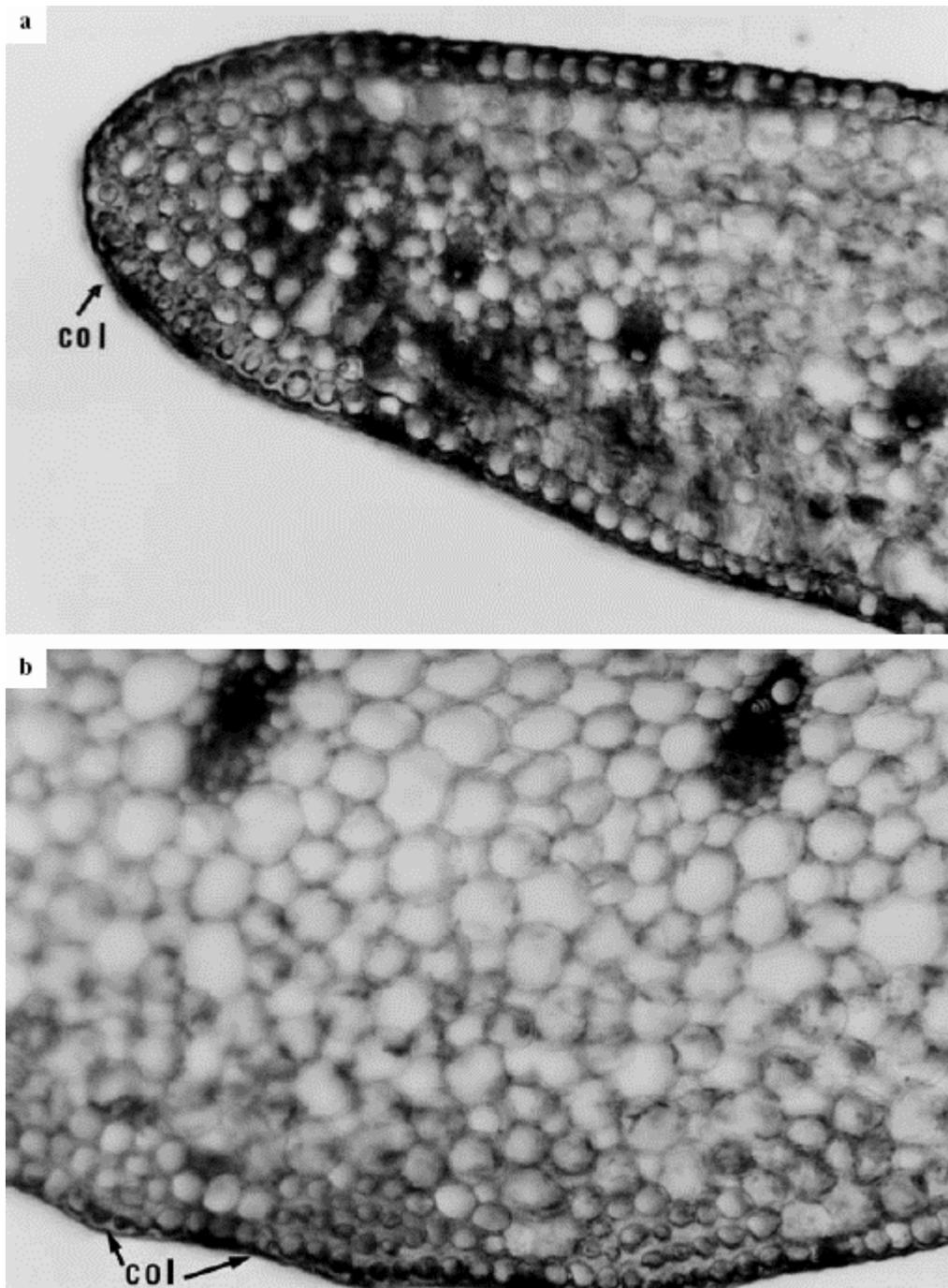


Fig. 1. Corte transversal de hoja de *Hymenocallis venezuelensis* mostrando el colénquima formado como tejido mecánico. **a.** Colénquima asociado a cordones que discurren a lo largo del borde de la lámina (20X). **b.** colénquima subepidérmico asociado a la zona dorsal media (20X). (col) Colénquima.



Fig. 2. Corte transversal de hoja de *Hymenocallis lobata* mostrando la vaina vascular de parénquima carente de cloroplastos (20X). (vv) Vaina vascular.

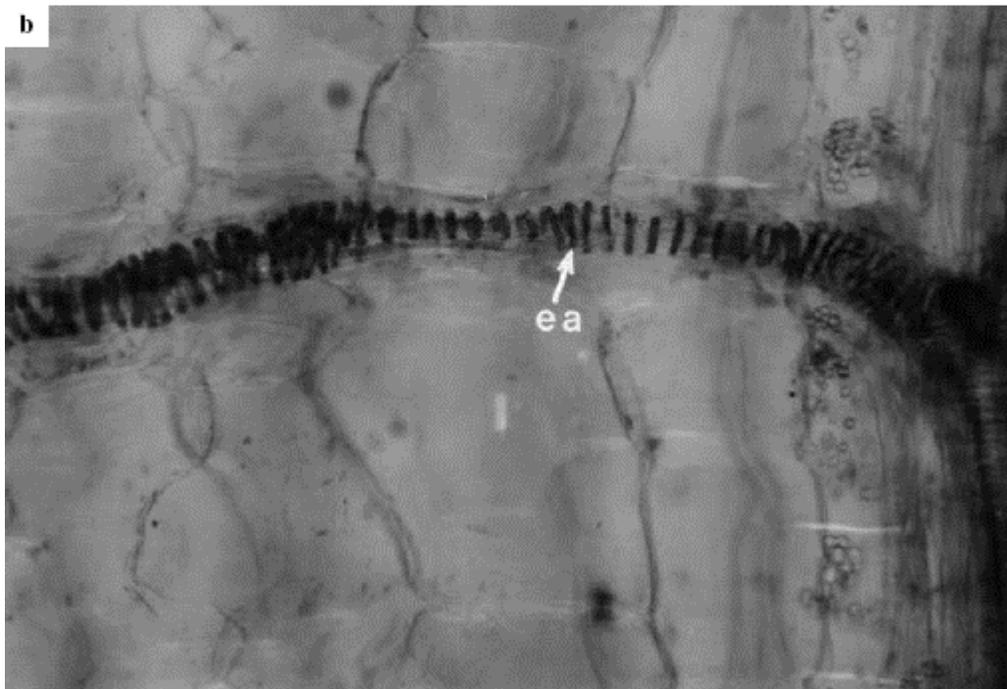
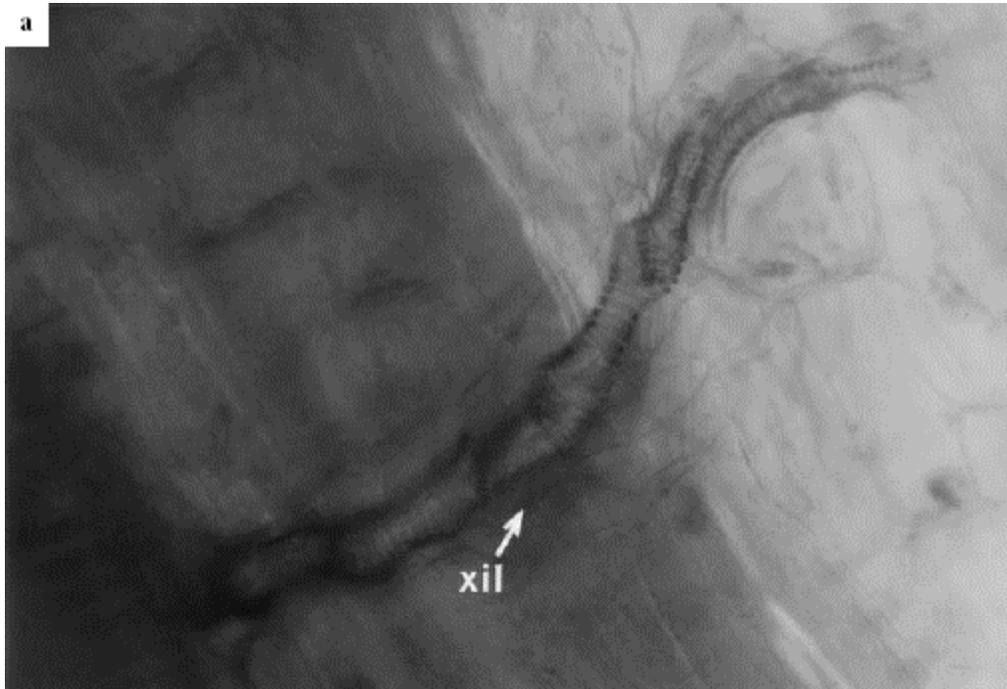


Fig. 3. Corte transversal de hoja mostrando la lignificación de los elementos conductores del xilema en conexiones vasculares laterales. **a.** *Hymenocallis caribaea* mostrando elementos del xilema bajo luz polarizada (50X). **b.** *H. lobata* mostrando elementos del xilema con engrosamientos anulares lignificados bajo luz polarizada (50X). (xil) elementos conductores del xilema; (ea) engrosamientos anulares en traqueidas asociadas al xilema.

Las hojas de todas las especies estudiadas presentan cierta succulencia que se refleja en el espesor de la lámina foliar; la presencia de mucílago intracelular en las células del mesofilo ([Fig. 4](#)) contribuye a la succulencia y es más escaso en la lámina de las especies de sombra, en las que el mucílago es abundante únicamente en los tejidos que rodean a los haces vasculares presentes en el pseudonervio medio. Tomando en cuenta este carácter sólo es posible formar dos agrupaciones de especies que no son coincidentes con las agrupaciones anteriores; un grupo formado por *Hymenocallis bolivariana*, *H. caribaea*, *H. littoralis*, *H. lobata*, *H. pedalis* y *H. venezuelensis*, y el otro por *Hymenocallis guianensis* y *H. tubiflora*. Con la combinación exclusiva de las variables cuantitativas es imposible discriminar grupos más o menos discretos entre las especies evaluadas.

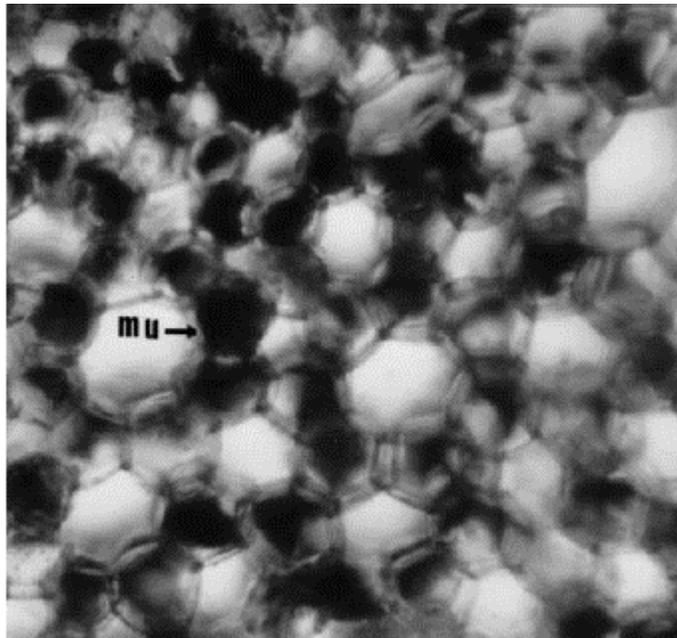


Fig. 4. Corte transversal de la lámina foliar de *Hymenocallis caribaea* mostrando el mucílago intracelular en células del mesofilo, revelado con azul de toluidina (20X). (mu) mucílago contenido en el protoplasto.

El análisis de agrupamiento correspondiente a las variables cuantitativas refleja lo dicho anteriormente, ya que muestra un "cluster" homogéneo, sin gran capacidad discriminadora, donde se forma una sola agrupación que incluye a diferentes casos aislados pertenecientes a prácticamente todas las especies evaluadas entre 0,5 y 0,6 unidades de distancia de agrupamiento (porcentaje de disimilitud) ([Fig. 5](#)).

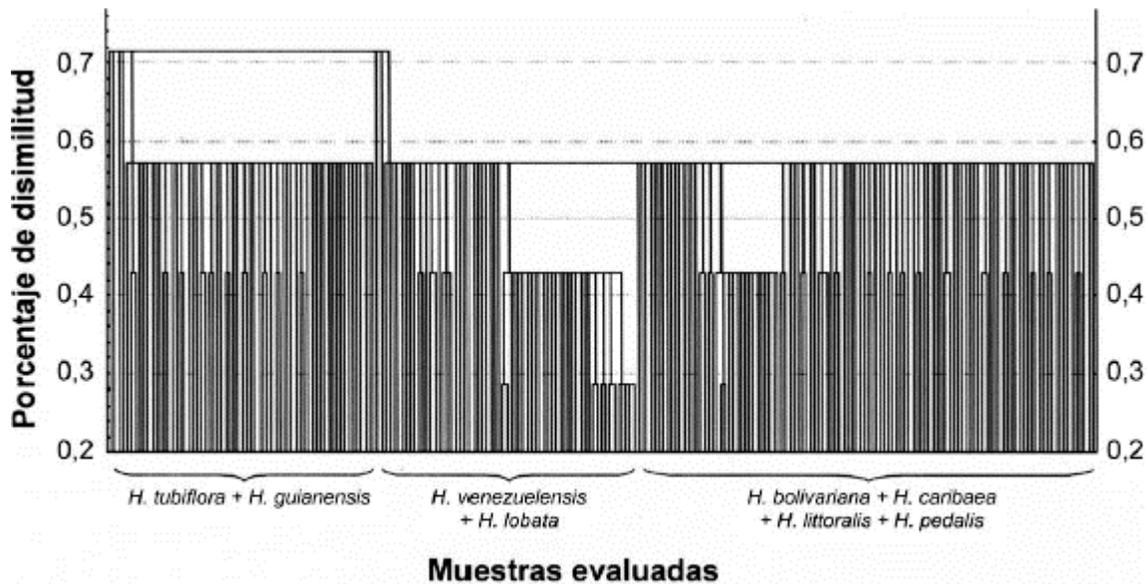


Fig. 5. Análisis de agrupamiento bajo el criterio del vecino más cercano, tomando como variables del análisis los caracteres morfoanatómicos cuantitativos en las especies estudiadas de *Hymenocallis*.

Desde el punto de vista sistemático, gran parte de las diferencias morfológicas y anatómicas cualitativas permiten la formación de cuatro subgrupos con rango inferior a género. El primer grupo está constituido por *Hymenocallis lobata* y *H. venezuelensis* (hojas sésiles, equifaciales, follaje estacional); el segundo por *H. littoralis*, *H. pedalis* y *H. caribaea* (hojas sésiles, bifaciales, perennes); el tercero por *H. bolivariana* (hojas subsésiles, bifaciales, follaje estacional), y el cuarto por *H. tubiflora* y *H. guianensis* (hojas pseudopecioldadas, equifaciales, persistentes).

La mayoría de las especies orienta sus hojas de manera erguida con respecto a la superficie del suelo. Este carácter origina la formación de cuatro grupos entre los taxa estudiados; el primero presenta follaje de orientación erguida-decumbente y está formado por *Hymenocallis bolivariana*, *H. caribaea* y *H. littoralis*; otro grupo, formado por *H. lobata* y *H. venezuelensis*, presenta hojas de orientación erguida-arqueada-descendente; *H. pedalis* las presenta erguida-arqueada-decumbentes; el resto de las especies forma el cuarto grupo, donde las hojas se disponen horizontalmente con respecto a la superficie, específicamente de forma horizontal-decumbente en *H. guianensis* y *H. tubiflora*.

El análisis de agrupamiento realizado al considerar las variables cualitativas muestra ocho grupos discretos, con un porcentaje de disimilitud de alrededor de 0,8% (99,2% de similitud) (Fig. 6). De las ocho agrupaciones, seis corresponden uniformemente a las especies *Hymenocallis bolivariana*, *H. caribaea*, *H. guianensis*, *H. littoralis*, *H. pedalis* y *H. tubiflora*, otra reúne parcialmente a un sector de muestras de *Hymenocallis venezuelensis*, y la última forma un grupo mixto conformado por la totalidad de las muestras de *H. lobata* y parte de las de *H. venezuelensis* que no están incluidas en el agrupamiento que separa particularmente a esta especie. En este grupo mixto, *Hymenocallis lobata* aporta 65,2% del total de las muestras contenidas en el, mientras que *H. venezuelensis* representa 34,8% del grupo.

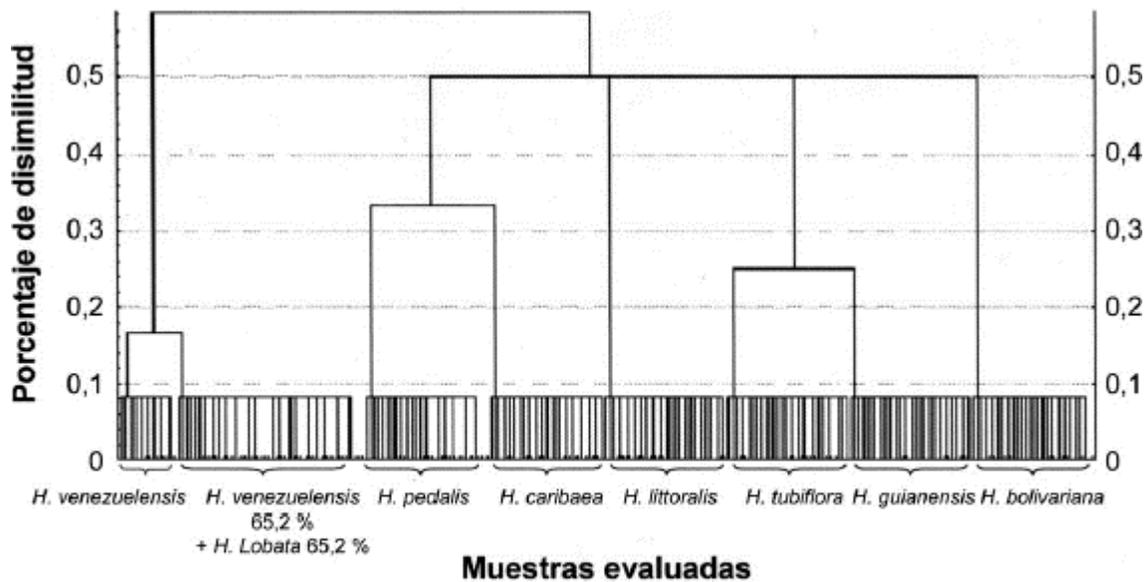


Fig. 6. Análisis de agrupamiento bajo el criterio del vecino más cercano, tomando como variables del análisis los caracteres morfoanatómicos cualitativos en las especies estudiadas de *Hymenocallis*.

El resultado del análisis de agrupamiento donde se consideran simultáneamente ambos tipos de variables (Fig. 7) muestra que la separación de los grupos que se logra con el análisis de las variables cualitativas aisladas (Fig. 6) se enturbia con la adición de las variables cuantitativas y reducen el poder discriminatorio del análisis en general. Por ejemplo, entre *Hymenocallis lobata* y *H. venezuelensis* se forma un sólo agrupamiento menos resuelto que en el análisis anterior, constituido por 50% de *H. lobata* y 50% de *H. venezuelensis* (Fig. 7).

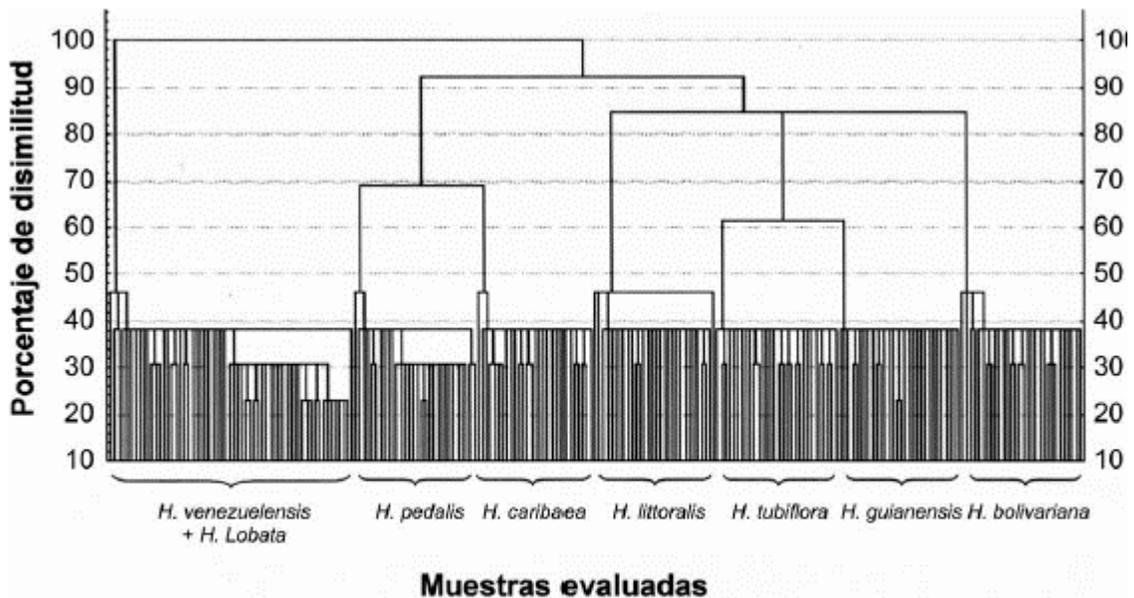


Fig. 7. Análisis de agrupamiento bajo el criterio del vecino más cercano, tomando como variables del análisis los caracteres morfoanatómicos cualitativos y cuantitativos en las especies estudiadas de *Hymenocallis*.

A partir de los grupos que se forman por la combinación de los resultados descritos en Raymúndez *et al.* (2000) y lo expuesto anteriormente, se propone la clave de caracteres vegetativos.

Clave para la separación de las especies de *Hymenocallis* que crecen en Venezuela con base a caracteres morfológicos y anatómicos foliares

1. Plantas con hojas sésiles o subsésiles, con abundante mucílago, de follaje estacional o persistente, creciendo expuestas a la luz solar directa. 2
- 1'. Plantas con hojas pseudopetioladas, con mucílago escaso, de follaje persistente, creciendo bajo sombra en sotobosques 6
2. Hojas subsésiles, lámina oblanceolada; follaje estacional; hoja bifacial *H. bolivariana*
- 2'. Hojas sésiles, lámina linear o loriforme (linear lanceoladas hasta angosto-oblongas o angosto-elípticas); follaje estacional o persistente; hoja equi- o bifacial 3
3. Lámina linear de orientación erguida-arqueada descendente, de 23,04-47,1 cm de largo y 0,61-1,67 cm de ancho; follaje estacional; hojas equifaciales con parénquima en empalizada en ambas caras, distancias internervales cortas (162,68-472,92 μm) *H. lobata* y *H. venezuelensis*
- 3'. Lámina loriforme de orientación erguida-decumbente o erguida-arqueada-decumbente, de 39,34-86,38 cm de largo y 3,14-7,65 cm de ancho; follaje persistente; hojas bifaciales, distancias internervales largas (750,72-1.767,24 μm). 4
4. Forma de la hoja angosto-elíptica a angosto-oblonga; células de la primera capa abaxial del mesofilo suborbicular a subcuadrada *H. caribaea*
- 4'. Forma de la hoja linear-lanceolada o ligeramente variante; células de la primera capa abaxial del mesofilo subcuadrada a amorfo-lobulada. 5
5. Forma de la hoja linear-lanceolada; orientación de la lámina erguida-decumbente; ancho de la lámina foliar 3,14-4,48 cm. *H. littoralis*
- 5'. Forma de la hoja linear-lanceolada a angosto elíptica; orientación de la lámina erguida-arqueada-decumbente; ancho de la lámina foliar 5,07- 5,95 cm *H. pedalis*
6. Hoja angosto-elíptica-lanceolada, de orientación horizontal-decumbente; ancho de la lámina foliar 5,19- 9,37 cm; ancho de las células de la epidermis adaxial 33,71-51,89 μm ; forma de las células de la epidermis adaxial y abaxial angosto-oblongas a angosto-elípticas; forma de las células de la primera capa adaxial del mesofilo angosto-oblongas *H. guianensis*
- 6'. Hoja elíptica a oval-lanceolada, de orientación horizontal-decumbente; ancho de la lámina foliar 11,83-16,83 cm; ancho de las células de la epidermis adaxial 46,86-76,74 μm ; forma de las células de la epidermis adaxial y abaxial angosto-oblongas a oblongo-irregulares-amorfas; forma de las células de la primera capa adaxial del mesofilo angosto-oblongas a oblongas. *H. tubiflora*

DISCUSIÓN

De los escasos estudios que existen sobre la morfoanatomía foliar de especies del género *Hymenocallis* y de los demás representantes de la familia Amaryllidaceae, se puede deducir que, en general, los taxa estudiados en este trabajo no difieren del patrón mostrado por la familia (Re 1894; Arroyo & Cutler 1984; Asatrian 1984).

Las especies estudiadas de *Hymenocallis* concuerdan con otros géneros de la familia Amaryllidaceae en características como la forma de la lámina foliar y en las hojas algo suculentas (*Amaryllis* L., *Clivia* Lindl., *Eucharis* Planch. & Linden, *Haemanthus* L., *Hippeastrum* Herb., *Narcissus* L., *Nerine* L.), en la forma de las células epidérmicas (*Cyrtanthus* W.T. Aiton., *Eucharis*, *Hippeastrum*, *Lycoris* Herb., *Nerine*), en la diferenciación del mesofilo (*Amaryllis*, *Clivia*, *Crinum* L., *Hippeastrum*, *Narcissus*, *Pancratium* L.), en la compactación diferencial del parénquima esponjoso en distintas regiones del mesofilo (*Amaryllis*, *Clivia*, *Galanthus* L., *Haemanthus*, *Narcissus*, *Nerine*) (Re 1894; Arroyo & Cutler 1984; Asatrian 1984; Dahlgren *et al.* 1985; Meerow 1987).

Según la información disponible en la bibliografía, las especies de hojas pseudopecioladas descritas en el presente estudio concuerdan en las características morfológicas y anatómicas con las de *Eucharis*, otro género neotropical adaptado a vivir en el sotobosque de selvas lluviosas, que posee hojas pseudopecioladas, de lámina amplia, de forma oval a elíptica (Arroyo & Cutler 1984; Asatrian 1984; Dahlgren *et al.* 1985; Meerow 1987).

Las especies de *Hymenocallis* de hojas pseudopecioladas y láminas amplias descritas en este trabajo concuerdan así mismo con *Eucharis* en el patrón de forma y distribución de las células epidérmicas y en la distribución de estomas en la epidermis, que es diferente de lo conocido para la mayor parte de los representantes de la familia Amaryllidaceae. De la misma forma que en *H. guianensis* y *H. tubiflora*, en *Eucharis* se observa la ausencia de estomas en la cara adaxial de la hoja, estando éstos restringidos únicamente a la cara abaxial de la lámina foliar (Arroyo & Cutler 1984; Asatrian 1984). Posiblemente esta característica particular esté relacionada con la vida en el sotobosque, al abrigo de la luz solar directa y en ausencia de estrés hídrico.

El tipo y distribución del tejido mecánico que se desarrolla en la lámina foliar es el carácter anatómico en que *Hymenocallis* difiere notoriamente de la mayoría de los géneros estudiados de la familia Amaryllidaceae. Lo más común en otros géneros de la familia es la presencia de células con distintos grados de engrosamiento por lignificación asociadas al floema del haz vascular en forma de casquetes abiertos en un extremo de éste, como se presenta en *Amaryllis*, *Clivia*, *Crinum*, *Hippeastrum*, o en ambos extremos del haz, como en *Doryanthes* Corréa (Re 1894; Arroyo & Cutler 1984). Sin embargo, *Hymenocallis* no es el único representante con colénquima como tejido mecánico de sostén, ya que Re (1894) refiere la presencia de cordones de colénquima en el borde de la lámina en *Clivia nobilis* Lindl.

En *Hymenocallis* se produce una diferenciación de la morfología y anatomía foliar en relación con el ambiente donde se desarrolla cada una de las especies (Raymúndez 1997; Raymúndez *et al.* 2000). El grupo de especies de Venezuela se caracteriza por presentar atributos fenológicos particulares que pueden ser utilizados en conjunto con otros caracteres para realizar un estudio sistemático del género, sobre todo para

delimitar grupos con rango infragenérico, a nivel de subgénero o sección, como las llamadas "alianzas" por Traub (1962) en su tratamiento taxonómico de *Hymenocallis*.

La fenología es un carácter que sólo separa dos grandes grupos, pero se puede combinar con el resto de los atributos para generar un tratamiento más natural sobre la taxonomía de *Hymenocallis*. Su utilización aislada como carácter diagnóstico en la formación de dos grupos con rango inferior a género, no es adecuada si no se acompaña con algún otro carácter vegetativo persistente, pues en el momento de la recolección de una muestra sin el consecuente seguimiento de la población, no se puede definir *a priori* si se trata de una planta de follaje estacional o persistente.

Sobre la base de la forma de la lámina foliar se distinguen siete grandes grupos entre las especies estudiadas; la mayoría tiene rango específico, salvo el grupo correspondiente a las plantas con hojas lineares (*Hymenocallis lobata* y *H. venezuelensis*), donde los datos no tienen poder discriminatorio. El resto de los grupos corresponde a cada una de las especies estudiadas: hojas angosto-elípticas-lanceoladas-cocleariformes, "oblanceoladas" (*H. bolivariana*), hojas angosto-elípticas-lanceoladas (*H. guianensis*), hojas elípticas a oval-lanceoladas (*H. tubiflora*), hojas angosto-elípticas a angosto-oblongas (*H. caribaea*), hojas linear-lanceoladas (*H. littoralis*), y hojas linear-lanceoladas a angosto-elípticas (*H. pedalis*). Este carácter debe contribuir en gran medida a la separación de los ocho grupos formados en el análisis discriminante con base en las variables cualitativas.

Vegetativamente, *Hymenocallis lobata* y *H. venezuelensis* sólo se diferencian porque el porte y el tamaño de las hojas de *Hymenocallis lobata* es "menos robusto" que el de *H. venezuelensis*. Evidentemente, si se toman en cuenta las similitudes morfoanatómicas que existen entre ellas y lo escaso de las diferencias, se puede deducir que posiblemente existe un problema sistemático de delimitación entre estas especies. Estas observaciones son apoyadas por los resultados obtenidos en el análisis de agrupamiento realizado exclusivamente con los caracteres cualitativos.

De este estudio se propone que la orientación de la lámina foliar podría ser otra característica morfológica de utilidad para ser considerada en la valoración sistemática del género *Hymenocallis*, pues con los diferentes estados de este carácter se forman cuatro grupos entre los taxa estudiados.

Los atributos epidérmicos podrían en algunos casos delimitar grupos más pequeños con relación a la anatomía foliar. De nuevo, *Hymenocallis venezuelensis* y *H. lobata* forman un grupo diferente con relación a sus características epidérmicas. Las dos especies de sotobosque (*H. guianensis* y *H. tubiflora*), muestran características muy similares en las células epidérmicas en lo que se refiere a la forma, separándose a su vez del resto de las especies estudiadas. *Hymenocallis guianensis* y *H. tubiflora* son las únicas que no presentan estomas en la cara adaxial de la lámina foliar. El grupo donde resulta más dudoso poder diferenciar especies según las características epidérmicas es aquel que presenta hojas bifaciales de sol (*Hymenocallis bolivariana*, *H. caribaea*, *H. littoralis* y *H. pedalis*), debido a que la transición entre las distintas especies es más gradual que en los demás casos.

Las características del parénquima en empalizada vistas de forma paradérmica pueden contribuir a distinguir grupos de especies cuando la comparación de los patrones epidérmicos resulta muy complicada. En el grupo comprendido por las especies con hojas bifaciales de sol se puede distinguir fácilmente el patrón desarrollado por las

células del parénquima en empalizada de *Hymenocallis bolivariana*, las cuales se disponen con un eje alargado (de forma angosto-elíptica a angosto-oblonga en sentido periclinal), orientadas de manera transversa al sentido en el que discurren las células epidérmicas, mientras que en el resto de las especies este tejido se diferencia en forma de células más o menos isodiamétricas en sentido paradérmico (periclinal).

La forma y orientación de las células del parénquima en empalizada y esponjoso, tanto en corte transversal como en vista paradérmica, sirven también para definir al grupo comprendido por las especies de hojas pseudopetioladas, de lámina amplia, que crecen en sombra (*H. guianensis* y *H. tubiflora*). A diferencia del resto de las especies estudiadas, estas dos presentan las células del parénquima en empalizada de forma más o menos oblonga, tanto en corte paradérmico como transversal. Por otra parte, ellas son las únicas que presentan células con prominencias laterales en forma de lóbulos en todos los sentidos del espacio en el parénquima esponjoso, lo que se puede evidenciar en ambos tipos de corte.

Al considerar atributos con gran plasticidad fenotípica, el valor sistemático implícito puede ser bajo debido a la alta superposición de las distribuciones particulares de cada especie. Los caracteres cuantitativos no suelen ser *a priori* adecuados para ser utilizados con fines sistemáticos; sin embargo, en este caso, algunos de ellos presentan marcadas diferencias que se mantienen entre las especies a pesar de distintas condiciones de crecimiento en las diferentes localidades, pudiendo así ser útiles para delimitar grupos de rango inferior a género. En estudios sistemáticos estos caracteres pueden servir para ampliar el conjunto de atributos que definen a un taxón en particular, aunque su aporte no sea de carácter diagnóstico.

De esta investigación se puede deducir que la combinación de los distintos atributos evaluados permite formar agrupaciones con rango inferior a género. Las diferentes combinaciones de los estados de los caracteres morfoanatómicos foliares considerados dan como resultado la clave vegetativa que logra separar la mayor parte de las especies de *Hymenocallis* que crecen en Venezuela.

AGRADECIMIENTOS

Al Postgrado en Botánica de la Facultad de Ciencias de la UCV, al CDCH y al CONICIT, por el financiamiento del presente proyecto. Agradecemos también a la profesora Helga Lindorf por sus siempre oportunos y acertados comentarios y recomendaciones, así como las sugerencias y apreciaciones de los diferentes árbitros que revisaron el manuscrito. Apreciamos la asistencia técnica de H.P. Pérez de Vldar, los hermanos Jiménez y Carolina Donoso.

BIBLIOGRAFÍA

1. Agostini, G. 1988. *Glosario botánico*. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela. Mimeografiado. [[Links](#)]
2. Arber, A. 1961. *Monocotyledons*. In: *Historiae Naturalis Classica*, Tomus 21. J. (Cramer et H.K. Swann Eds.). Wheldon & Wesley L.T.D. and Hafner Publishing Co. Weinheim, Germany. Reprint of the original. [[Links](#)]
3. Arroyo, S.C. 1982. Anatomía vegetativa de *Ixiolirion* Fisch. ex Herb. (Liliales) y su significado taxonómico. *Parodiana* 1(2): 271-286. [[Links](#)]

4. Arroyo, S.C. 1984. Bulbs of Amaryllidaceae. Contribución al conocimiento de los bulbos de Amaryllidaceae. *Kurtziana* 17: 55-70. [[Links](#)]
5. Arroyo, S.C. & D.F. Cutler. 1984. Evolutionary and taxonomic aspects of the internal morphology in Amaryllidaceae from South America and South Africa. *Kew Bull.* 39(3): 467-498. [[Links](#)]
6. Artyushenko, Z.T. & A.I. Nikolavva. 1989. Two types of seed reproduction in Amaryllidaceae. *Bot. Zh.* 74(7): 972-977. [In Russian]. [[Links](#)]
7. Asatrian, M.I.A. 1984. Anatomical structure of some tropical and subtropical representatives of the family Amaryllidaceae. *Bot. Zh.* 69(10): 1342-1346. [In Russian]. [[Links](#)]
8. Asatrian, M.I.A. 1985. Branching type of bulbs in some Amaryllidaceae genera. *Biol. Zh. Arm.* 38(10): 908-909. [In Russian]. [[Links](#)]
9. Baranova, M.V. 1986. Morphological structure peculiarities of bulbous plants. *Ukr. Bot. Zh.* 43(3): 34-40. [In Russian]. [[Links](#)]
10. Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford & P.F. Yeo. 1985. *The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy.* Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg. [[Links](#)]
11. Fiserova, D. 1985. A contribution on bulb morphology of European lilies. *Lily Year Book* 38: 42-44. [[Links](#)]
12. Meerow, A.W. 1987. Biosystematics of tetraploid *Eucharis* (Amaryllidaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 291-309. [[Links](#)]
13. Meerow, A.W., M.F. Fay, C.L. Guy, Q.-B. Li, F.Q. Zaman & M.W. Chase. 1999. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid *rbcL* and *trnL-F* sequence data. *Amer. J. Bot.* 86(9): 1325-1345 [[Links](#)]
14. Meerow, A.W., C.L. Guy, Q.-B. Li & J.R. Clayton. 2002. Phylogeny of the tribe Hymenocallideae (Amaryllidaceae) based on morphology and molecular characters. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 400-413. [[Links](#)]
15. Oganezova, G.G. 1990. Seed and fruit anatomy of some Amaryllidaceae in connection with their systematics and phylogeny. *Bot. Zh.* 75(5): 615-630. [In Russian]. [[Links](#)]
16. Raymúndez, M.B. 1997. Estudios citogenéticos, embriológicos y morfoanatómicos en especies venezolanas del género *Hymenocallis* Salisb. (Amaryllidaceae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. [[Links](#)]
17. Raymúndez, M.B., N. Xena de Enrech & M. Escala. 2000. Estudios morfoanatómicos foliares en especies del género *Hymenocallis* Salisb. (Amaryllidaceae) presentes en Venezuela: Relación entre los caracteres morfoanatómicos foliares y el ambiente en el que se desarrollan las plantas. *Acta Bot. Venez.* 23(1): 69-87. [[Links](#)]

18. Re, L. 1894. Anatomia comparata della foglia nelle Amarillidacee. *Annuar. R. Ist. Bot. Roma* 5: 155-173. [[Links](#)]
19. Sealy, J.R. 1954. Review of the genus *Hymenocallis*. *Kew Bull.* 2: 201-240. [[Links](#)]
20. Shah, G.L. & B.V. Gopal. 1970. Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs of some Amaryllidaceae. *Ann. Bot.* 34: 737-749. [[Links](#)]
21. Traub, H.P. 1962. Key to the subgenera, alliances and species of *Hymenocallis*. *Plant Life* 18: 55-69. [[Links](#)]
22. Vareschi, V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Soc. Venez. Ci. Nat. Caracas, Venezuela. [[Links](#)]
23. Wicks, L.M. 1935. The anatomy of amaryllidaceous leaves I. Stomatal distribution in *Haemanthus* and *Brungsvigia*. *Ann. Bot.* 49: 493-505. [[Links](#)]