

Anatomía del fruto y perianto en especies peruanas del género *Astrocaryum* (Arecaceae): descripción e importancia taxonómica

Anatomy of fruit and perianth in Peruvian species of the genus *Astrocaryum* (Arecaceae): Description and taxonomical importance

Cecilia Vegas¹, Betty Millán¹, Jean-Christophe Pintaud² y Francis Kahn²

¹ Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima – Perú. Avda. Arenales 1256 Jesús María, Lima 14, Perú. Email Betty Millán: bmillans@unmsm.edu.pe, bmillans@gmail.com

² IRD, UMR188-DIAPC, DYNADIV, BP 64394 Montpellier, Francia, y casilla 18-1209, Lima, Perú.

Trabajo presentado al Simposio Internacional "LAS PALMERAS EN EL MARCO DE LA INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO EN AMÉRICA DEL SUR", del 07 al 09 de Noviembre 2007, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

Publicado online: 29/11/2008

Resumen

Se describen los caracteres anatómicos del fruto y perianto de 12 especies del género *Astrocaryum* presentes en el Perú. El fruto presenta tres zonas bien definidas: el exocarpo, formado por paquetes de fibras y esclereidas, libres o agrupadas; el mesocarpo, formado por un parénquima y cavidades esquizógenas, y el endocarpo sumamente esclerificado. La densidad de los haces conductores del cáliz es mayor en las dos especies del subgénero *Astrocaryum* y menor en las diez especies del subgénero *Monogynanthus*. Otros caracteres también diferencian las especies y las subsecciones en la sección *Huicungo*; por ejemplo la forma y ubicación de los paquetes de fibras en el cáliz, la densidad de braquiesclereidas en la zona distal del exocarpo, la forma de los haces conductores de la corola, los rafidios del mesocarpo, la presencia o ausencia de tricomas, y su estructura, la presencia o ausencia de colénquima laminar en el exocarpo, el anillo estaminodial libre o fusionado con la corola. Se propone una clave de identificación de las especies estudiadas a partir de los caracteres anatómicos.

Palabras claves: caracteres anatómicos, *Astrocaryum*, fruto, perianto, palmeras peruanas.

Abstract

The anatomy of fruit and perianth is described for 12 Peruvian species of the genus *Astrocaryum*. The fruit displays three well-defined layers: exocarp with fiber bundles and sclereids, free or grouped; mesocarp with parenchyma and schizogenous cavities; and heavily sclerified endocarp. Density of vascular bundles of the calyx is higher in the two species of subgenus *Astrocaryum* and lower in the ten species of subgenus *Monogynanthus*. Several structures exhibit useful characters for distinguishing subsections and species in the *Huicungo* section. Such characters include the form and location of fiber packages of the calyx, density of brachysclereids in the distal zone of the exocarp, form of vascular bundles of the corolla, raphides in the mesocarp, presence or absence of trichomes, structure of trichomes, presence or absence of laminar colenchyma in the exocarp, staminodial ring free or adnate and continuity with the corolla. An identification key based on these anatomical characters is supplied.

Keywords: anatomy, *Astrocaryum*, fruit, perianth, Peruvian palms.

Introducción

El género *Astrocaryum* incluye 40 especies de las cuales 14 se encuentran en el Perú (Kahn, 2008): tres del subgénero *Astrocaryum* (*A. chambira*, *A. jauari*, *A. huaimi*); una del subgénero *Munbaca* (*A. gynacanthum*); y 10 de la sección *Huicungo* del subgénero *Monogynanthus*. Esta sección es particularmente diversificada en el Perú, donde están presentes cinco de las siete especies de la subsección *Huicungo* (*A. carnosum*, *A. faranae*, *A. javarense*, *A. huicungo*, *A. scopatum*), cuatro de la cinco especies de la subsección *Sachacungo* (*A. gratum*, *A. macrocalyx*, *A. perangustatum* y *A. urostachys*) y una de las tres especies de la subsección *Murumuru* (*A. chonta*). *Astrocaryum scopatum*, *A. carnosum*, *A. perangustatum* y *A. huicungo* son endémicas del Perú (Millán, 2006).

Varios estudios han subrayado la importancia taxonómica de los caracteres anatómicos en fruto y perianto de las palmeras, como los paquetes de fibras asociadas a los haces vasculares y su distribución dentro del pericarpo (Guérin, 1949; Murray, 1971, 1973; Essig, 1977; Robertson, 1977; Tomlinson, 1990; Essig et al., 1999). Sin embargo, no existían datos para el género *Astrocaryum*. En el presente trabajo se describen los caracteres anatómicos del fruto y perianto en 12 de las 14 especies peruanas de *Astrocaryum* (no se han incluido *A. huaimi* y *A. gynacanthum*) y se evalúa la pertinencia de las diferencias anatómicas a nivel taxonómico.

Materiales y métodos

Se hicieron cortes en cinco frutos por muestra de las especies siguientes: *Astrocaryum chambira* (B. Millán 700a, Loreto); *A.*

jauari (B. Millán & C. Pérez 70, Loreto); *A. carnosum* (B. Millán & F. Kahn 636, Huánuco); *A. javarense*, (B. Millán & R. Canayo 90, Loreto); *A. faranae* (B. Millán & F. Kahn 648, Huanuco); *A. huicungo* (F. Kahn 1984, San Martín); *A. scopatum* (B. Millán & F. Kahn 526, Amazonas); *A. gratum* (B. Millán & J. Lingán 494, Madre de Dios); *A. macrocalyx* (B. Millán, E. Peirano & G. Vega 523, Loreto); *A. perangustatum* (B. Millán, J.-C. Pintaud, C. Vegas & R. Montufar 830, Pasco); *A. urostachys* (B. Millán & J.-C. Pintaud 1002, Loreto); *A. chonta* (B. Millán, J.-C. Pintaud & R. Montufar 707, Loreto). Estas muestras botánicas fueron ingresadas al Herbario USM del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Las láminas histológicas fueron preparadas siguiendo la metodología de D'Ambrogio (1986). Los pequeños fragmentos de frutos previamente fijados en solución FAA fueron lavados con un flujo de agua continuo para eliminar totalmente la presencia del fijador. Algunos fragmentos de frutos fueron colocados en una placa Petri con agua destilada para su hidratación. Posteriormente se realizaron cortes a mano alzada de los componentes del fruto (pericarpo) y perianto, de cada una de las especies en estudio. Los mejores cortes fueron coloreados con safranina al 1%, verde de metilo 1%, violeta de cresilo 1%, luego fueron colocados en una lámina porta objetos con una gota de glicerina fenicada, siendo fijadas y rotuladas cada una de ellas.

Resultados

El perianto en todas las especies es persistente en la madurez, conformado por el cáliz (Tabla 1), la corola (Tabla 2) y el anillo estaminodial (Tabla 3). El fruto de las especies de *Astrocaryum*

Tabla 1. Caracteres diferenciales en el mesófilo del cáliz en el perianto del género *Astrocaryum*. Presencia (1) y ausencia (0) de los caracteres.

Especies	Cáliz											
	Células de esclerénquima libres		Células de esclerénquima agrupadas		Paquetes de fibras de mayor tamaño			Paquetes de fibras de menor tamaño		Haz vascular (densidad en 500 micras)		
	Barquiesclereida	Macroscelereida	Barquiesclereida	Macroscelereida	Esférico	Elíptico	Ovado	Esférico	Elíptico	Esférico	Elíptico	Ovado
<i>A. jauari</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	20	0	0
<i>A. chambira</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	15
<i>A. carnosum</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	5
<i>A. faranae</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	6	0	3
<i>A. javarense</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	3	3	0
<i>A. huicungo</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	2	3	0
<i>A. scopatum</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	8
<i>A. gratum</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	7	0	0
<i>A. macrocalyx</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	2	2	0
<i>A. perangustatum</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	4	0	0
<i>A. urostachys</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	8	0
<i>A. chonta</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	8

Tabla 2. Caracteres diferenciales en el mesófilo de la corola en el perianto del género *Astrocaryum*. Presencia (1) y ausencia (0) de los caracteres.

Especies	Corola													
	Células de esclerénquima libres		Células de esclerénquima agrupadas		Paquetes de fibras de mayor tamaño						Haz vascular			Cristales-Rafidios
	Braquiesclereida	Macroscelereidas	Braquiesclereida	Macroscelereidas	Esférico	Elíptico	Espatulado	Obovado	Ovado	Esférico	Elíptico	Lanceolado	Ovado	
<i>A. jauari</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>A. chambira</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>A. carnosum</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>A. faranae</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>A. javarense</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>A. huicungo</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>A. scopatum</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. gratum</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>A. macrocalyx</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>A. perangustatum</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>A. urostachys</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>A. chonta</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Tabla 3. Caracteres diferenciales en el anillo estaminodial del perianto del género *Astrocaryum*. Presencia (1) y ausencia (0) de los caracteres.

Especies	Corola		Paquetes de fibras							
	Fusionada	Libre	Forma de las células				Nº de capas	Posición		
			Esférica	Elíptica	Obovada	Ovado		Hacia la corola	Hacia la epidermis	En toda la estructura
<i>A. jauari</i>	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0
<i>A. chambira</i>	1	0	1	1	0	0	3	1	1	0
<i>A. carnosum</i>	0	1	0	1	1	1	2	0	0	1
<i>A. faranae</i>	0	1	1	0	0	0	3	0	0	1
<i>A. javarense</i>	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0
<i>A. huicungo</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>A. scopatum</i>	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1
<i>A. gratum</i>	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0
<i>A. macrocalyx</i>	1	0	1	0	0	0	3-4	0	0	1
<i>A. perangustatum</i>	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1
<i>A. urostachys</i>	1	0	1	0	0	0	2-3	0	0	1
<i>A. chonta</i>	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1

Tabla 4. Caracteres diferenciales en el exocarpo de los frutos del género *Astrocaryum*. Presencia (1) y (0) ausencia de los caracteres. La abundancia en la cutinización de las paredes celulares: normal (+) y fuertemente cutinizadas (++)

Especies	Frutos																	
	Zona Epidérmica								Zona sub epidérmica									
	Tricomas				Forma de las células		Células cutinizadas	Colénguima	Células esclerenquimáticas libres		Células esclerenquimáticas agrupadas		Paquetes de fibras					
	Simples	Pluricelular	Glandular	Espinas	Cúbicas	Cilíndricas			Braquiesclereidas (densidad en 250 micras)	Macroesclereidas	Braquiesclereidas	Macroesclereidas	Ovado	Obovado	Elíptico	Linear	Esférico	Espátulado
<i>A. jauari</i>	0	0	0	0	1	0	+	0	7	2	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. chambira</i>	0	0	0	0	1	0	+	0	0	40	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>A. carnosum</i>	0	1	0	0	1	0	+	0	50	3	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>A. faranae</i>	0	1	0	0	1	0	++	0	8	3	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>A. javarense</i>	0	0	0	0	1	0	+	0	34	8	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>A. huicungo</i>	1	1	0	1	0	1	+	1	8	6	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>A. scopatum</i>	1	0	0	0	1	0	++	1	52	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>A. gratum</i>	1	1	0	0	1	0	+	0	26	7	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>A. macrocalyx</i>	0	0	0	0	1	0	++	1	19	6	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>A. perangustatum</i>	1	1	1	0	0	1	++	1	9	3	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. urostachys</i>	0	0	0	0	1	0	+	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>A. chonta</i>	0	0	0	0	1	0	+	0	11	9	1	1	0	0	0	0	0	1

Tabla 5. Caracteres diferenciales en el mesocarpo de los frutos del género *Astrocaryum*. Presencia (1) y (0) ausencia de los caracteres.

Especies	Frutos								
	Mesocarpo								
	Cavidades esquizógenas	Cristales Rafidios	Paquetes de fibras			Forma del haz vascular			
Esférico			Elíptico	Ovado	Esférico	Elíptico	Ovado	Obovado	
<i>A. jauari</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>A. chambira</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>A. carnosum</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>A. faranae</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>A. javarense</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>A. huicungo</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>A. scopatum</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>A. gratum</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>A. macrocalyx</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>A. perangustatum</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>A. urostachys</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. chonta</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0

presenta un pericarpo con tres zonas bien definidas: el exocarpo (Tabla 4), formado por paquetes de fibras y esclereidas, libres y agrupadas; el mesocarpo (Tabla 5), formado por un parénquima y cavidades esquizógenas, y el endocarpo (Tabla 6) sumamente esclerificado.

SUBGÉNERO ASTROCARYUM

1. *Astrocaryum jauari* Mart.

Perianto (Fig. 1A, 2A) — *Cáliz* con epidermis externa formada por células de forma cúbica con paredes ligeramente cutinizadas, el mesófilo con un gran número de paquetes de fibras, de forma esférica a elíptica, los paquetes de menor tamaño ubicados cerca a la epidermis externa y los paquetes de mayor tamaño en la zona media e inferior del mesófilo; los haces vasculares de forma esférica en el mesófilo sin un orden aparente, las braquiesclereidas libres y agrupadas. *Corola* con epidermis externa formada por una capa de células rectangulares con paredes fuertemente cutinizadas, con tricomas simples; con los paquetes de fibras elípticas-esféricas de mayor tamaño ubicados cerca a la epidermis externa, los paquetes esféricos de menor tamaño en la zona medio superior; con las braquiesclereidas libres dispuestas a lo largo de toda la corola, y con los haces conductores elípticos a esféricos en la zona media. *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, con paquetes de fibras esféricas en dos filas, las más pequeñas ubicadas hacia la epidermis interna y las más grandes hacia la corola.

Fruto (Fig. 3A) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares cutinizadas, zona subepidérmica con tres a cuatro capas de esclereidas, con algunas braquiesclereidas y macrosclereidas libres en la zona límite con el mesocarpo. *Mesocarpo* con un gran número de cavidades esquizógenas a lo largo de todo el tejido. También, algunos paquetes de fibras esféricos y los haces vasculares de forma elíptico a ovado, algunos obovados. *Endocarpo* con estructuras no vasculares como braquiesclereidas, colénquima angular y fibras; además de estructuras vasculares como xilema de tipo escaleriforme.

2. *Astrocaryum chambira* Burret

Perianto (Fig. 1B, 2B) — *Cáliz* con epidermis de células cúbico aplanadas, paredes cutinizadas, con tricomas simples y unicelulares; paquetes de fibras esférico-elípticas intercalando con los haces vasculares; las fibras de la vaina del haz de forma ovada; los haces conductores en posición media en el mesófilo. *Corola* con epidermis de células cúbicas, fuertemente cutinizadas, con tricomas simples y glandulares; haces vasculares con vaina del haz de forma ovada, distribuidos de manera espaciada hacia la zona media superior del mesófilo, también hay algunas macrosclereidas y braquiesclereidas libres así como rafidios (cristales de oxalato de calcio). *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, con paquetes de fibras de forma esférica a elíptica; las macrosclereidas dispersas de manera individualizada o en pequeños grupos de tres células, ligeramente mayores cerca de la epidermis interna.

Fruto (Fig. 3B) – *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares cutinizadas, capas subepidérmicas con la mayor parte de las macrosclereidas libres y agrupadas, así como algunos paquetes de fibras de forma ovada. *Mesocarpo* formado por células parenquimáticas, con cavidades esquizógenas de tamaño considerable distribuidos hacia la zona medio superior, con paquetes de fibras esféricas a ovadas, conjuntamente con haces vasculares de forma elíptica. *Endocarpo* con presencia de braquiesclereidas, capas de colénquima lagunar, fibras y tejidos vasculares, con conductos xilemáticos de tipo escaleriforme y algunas fibrotraqueidas.

SUBGÉNERO MONOGYNANTHUS, SECCIÓN HUICUNGO

SUBSECCIÓN HUICUNGO

3. *Astrocaryum carnosum* F. Kahn et B. Millán

Perianto (Fig. 1C, 2C) — *Cáliz* con epidermis externa formada por células cúbicas a esféricas, las paredes están cutinizadas fuertemente, en la zona subepidérmica existe un gran número de braquiesclereidas agrupadas, algunas penetran el mesófilo; los

http://sisbib.unmsm.edu.pe/BVRevistas/biologia/biologiaNEW.htm

Tabla 6. Caracteres diferenciales en el endocarpo de los frutos del género *Astrocaryum*. Presencia (1) y (0) ausencia de los caracteres.

Especies	Frutos							
	Endocarpo							
	Cristales rañidos	Braquiesclereidas	Fibras	Colénquima			Estructuras vasculares	
				Angular	Lagunar	Laminar	Fibrotraqueidas	Xilema
<i>A. jauari</i>	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>A. chambira</i>	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>A. carnosum</i>	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>A. faranae</i>	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>A. javarense</i>	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>A. huicungo</i>	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>A. scopatum</i>	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>A. gratum</i>	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>A. macrocalyx</i>	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>A. perangustatum</i>	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>A. urostachys</i>	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>A. chonta</i>	0	1	0	0	0	0	0	0

paquetes de fibras esféricas hacia la zona superior del mesófilo, con braquiesclereidas libres y agrupadas; en la zona media los paquetes de fibras esférico-elíptico se intercalan con los haces vasculares, junto con las braquiesclereidas libres y agrupadas; los haces vasculares son de forma ovada, las células de la vaina se disponen en mayor número hacia la parte superior del haz conductor, disminuyendo en el ápice, mientras que la base está cubierta por una a dos capas de dichas células. *Corola* con una epidermis externa con células cúbicas y paredes cutinizadas; mesófilo con haces vasculares espaciados de forma ovada a elíptica en la zona media, intercalados con paquetes de fibras de mayor tamaño y de forma espatulada, las macrosclereidas libres, las braquiesclereidas libres, en mayor número, forman agrupaciones; algunos pequeños paquetes de fibras esféricas están orientados hacia la epidermis interna de la corola. *Anillo estaminodial* libre de la corola, plegado hacia la zona interna de la corola, la epidermis externa formada por células cúbicas, con paredes sumamente cutinizadas; la zona subepidérmica con cuatro a cinco capas de braquiesclereidas; el mesófilo con grandes paquetes de fibras, tanto de formas ovada, obovada o elíptica, los cuales ocupan la totalidad del mesófilo; con algunas braquiesclereidas libres.

Fruto (Fig. 3C) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares cutinizadas, con tricomas pluricelulares, zona subepidérmica con braquiesclereidas agrupadas en el límite con el mesocarpo sin un patrón de distribución, junto con algunas braquiesclereidas y macrosclereidas libres. *Mesocarpo* con haces conductores esféricos, de tamaño pequeño y recubiertos por un gran número de células de la vaina, ubicados muy cerca al límite con el endocarpo; la zona medio superior con haces conductores de mayor tamaño, siendo los haces conductores de menor tamaño más numerosos, con una forma esférica-elíptica y dispuestos hacia el límite entre el mesocarpo y el endocarpo; la zona medio superior con cavidades esquizógenas. Las células del parénquima son más compactas, con sus paredes ligeramente gruesas. *Endocarpo* con colénquima lagunar y braquiesclereidas.

4. *Astrocaryum faranae* F. Kahn & E. Ferreira

Perianto (Fig. 1D, 2D) — *Cáliz* con epidermis externa formada por células cúbicas con paredes cutinizadas, con una a dos capas de braquiesclereidas en la zona subepidérmica; zona superior del mesófilo con algunos paquetes de fibras elípticas, las de mayor tamaño, intercaladas con las macrosclereidas libres y éstas junto con braquiesclereidas agrupadas, mientras que los paquetes de fibras más pequeños, también esféricos, se hallan en la epidermis interna del cáliz; los haces vasculares son de forma ovada-esférica. *Corola* con epidermis externa formada por células de forma cúbica con paredes ligeramente cutinizadas, con una a dos capas de esclerénquima, rodeando a los paquetes de fibras en la zona subepidérmica; en el mesófilo se encuentran los paquetes de fibras de mayor tamaño con forma ovada a elíptica y las células con rañidos dispuestos en pequeños paquetes ordenados; los haces vasculares de forma elíptica alargada, variables en tamaño, ubicados en la zona media los de mayor tamaño y los más pequeños en la epidermis externa, los pequeños paquetes de fibras esféricas se localizan por debajo de los haces vasculares. *Anillo estaminodial* separado de la corola, con epidermis externa formada por células de forma cúbica, con sus paredes sumamente cutinizadas; el mesófilo presenta grandes paquetes de fibras esféricas que alternan con pequeños paquetes de fibras de forma esférica; la epidermis interna compuesta por células cúbicas con paredes bastante cutinizadas, por encima de esta epidermis encontramos braquiesclereidas agrupadas.

Fruto (Fig. 3D) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares bastante cutinizadas, y con tricomas pluricelulares; zona subepidérmica con paquetes de fibras de tipo obovadas u ovadas a elípticas, también braquiesclereidas y macrosclereidas libres o agrupadas en toda esta área. *Mesocarpo* con cavidades esquizógenas y haces vasculares de forma obovada a elíptica en la zona medio superior, las de menor tamaño localizadas hacia el exocarpo y las de mayor tamaño en el límite con el endocarpo, y con pequeños paquetes de fibras esféricas. *Endocarpo* con

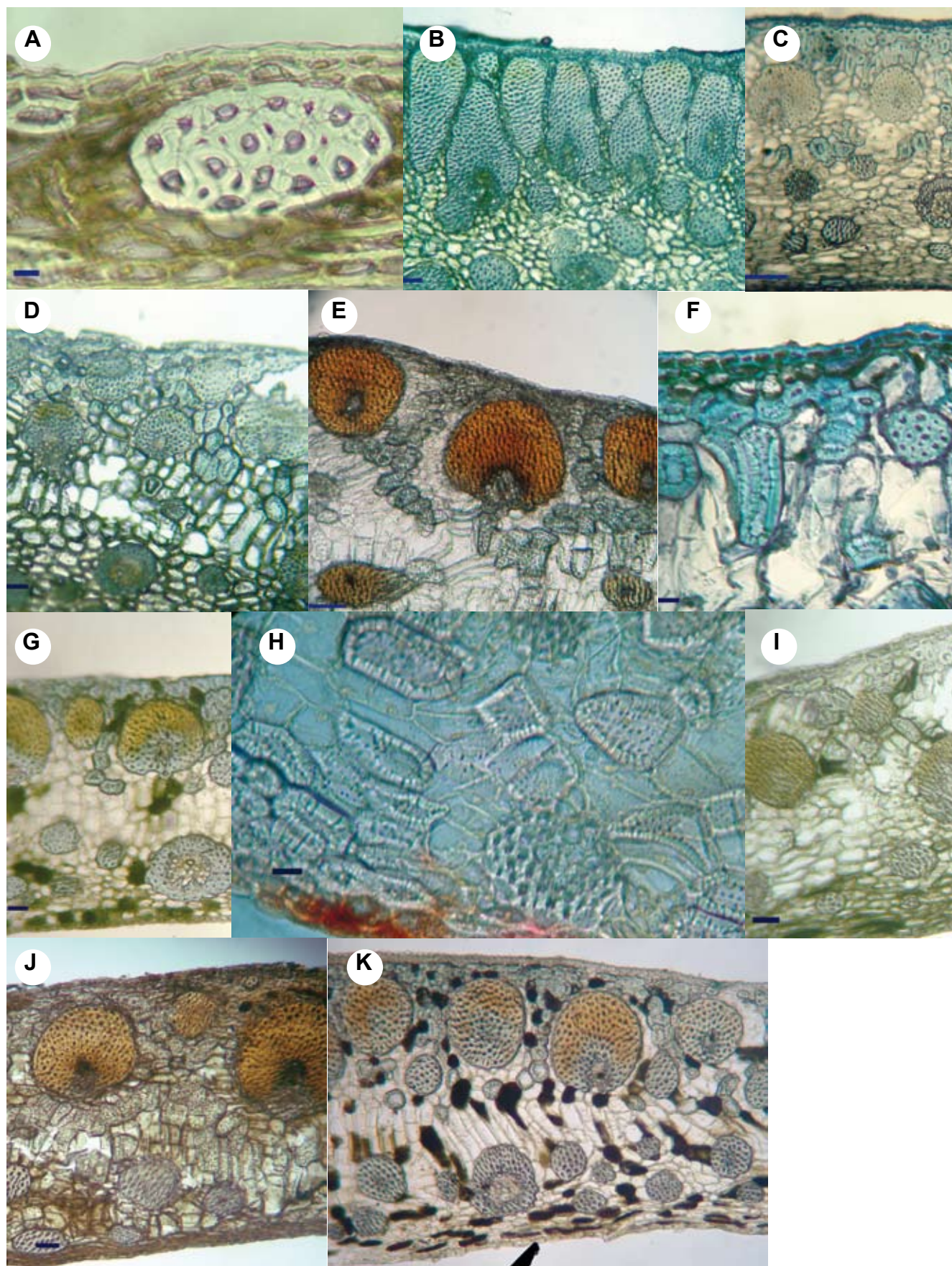


Figura 1. Cortes transversales del cáliz de las especies de *Astrocaryum*: **A**, *A. jauari*, **B**, *A. chambira*, **C**, *A. carnosum*, **D**, *A. faranae*, **E**, *A. javarense*, **F**, *A. huicungo*, **G**, *A. gratum*, **H**, *A. macrocalyx*, **I**, *A. perangustatum*, **J**, *A. urostachys*, **K**, *A. chonta*. Escala: 10 μ m.

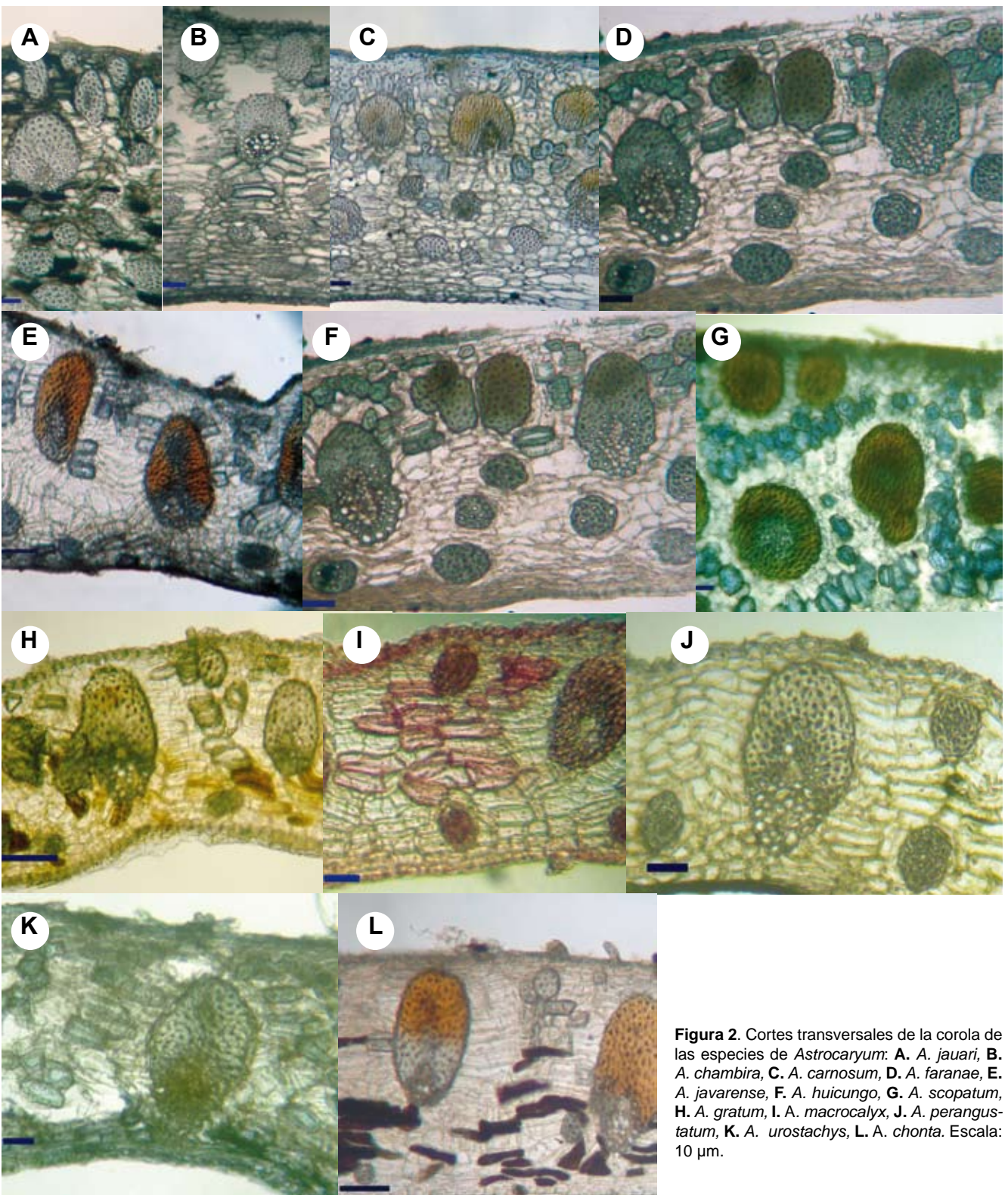


Figura 2. Cortes transversales de la corola de las especies de *Astrocarium*: **A.** *A. jauari*, **B.** *A. chambira*, **C.** *A. carnosum*, **D.** *A. faranae*, **E.** *A. javarense*, **F.** *A. huicungo*, **G.** *A. scopatum*, **H.** *A. gratum*, **I.** *A. macrocalyx*, **J.** *A. perangustatum*, **K.** *A. urostachys*, **L.** *A. chonta*. Escala: 10 μ m.

braquiescleridas, colénquima angular y estructuras vasculares, como fibrotraqueidas.

5. *Astrocarium javarense* Trail ex Drude

Perianto (Fig. 1E, 2E)— *Cáliz* con epidermis de células rectangulares con paredes ligeramente cutinizadas, los haces conductores sin patrón de distribución aparente, de forma esférica-elíptica, las células de la vaina rodean en forma circular al haz conductor incrementando el número de capas hacia la parte

superior; braquiescleridas y macroscleridas libres; paquetes de fibras de forma esférica y de mayor tamaño en la zona media, de forma elíptica y esférica más pequeñas en la zona más interna. *Corola* con epidermis formada por células cúbicas, presencia de tricomas simples y glandulares, en la parte superior del mesófilo braquiescleridas y macroscleridas libres o formando agrupaciones, en la zona inferior los paquetes de fibras esférico-elípticos de mayor tamaño y los pequeños paquetes de fibras esféricos; los haces vasculares de forma ovada. *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, con paquetes de fibras, de forma esférica, las de mayor

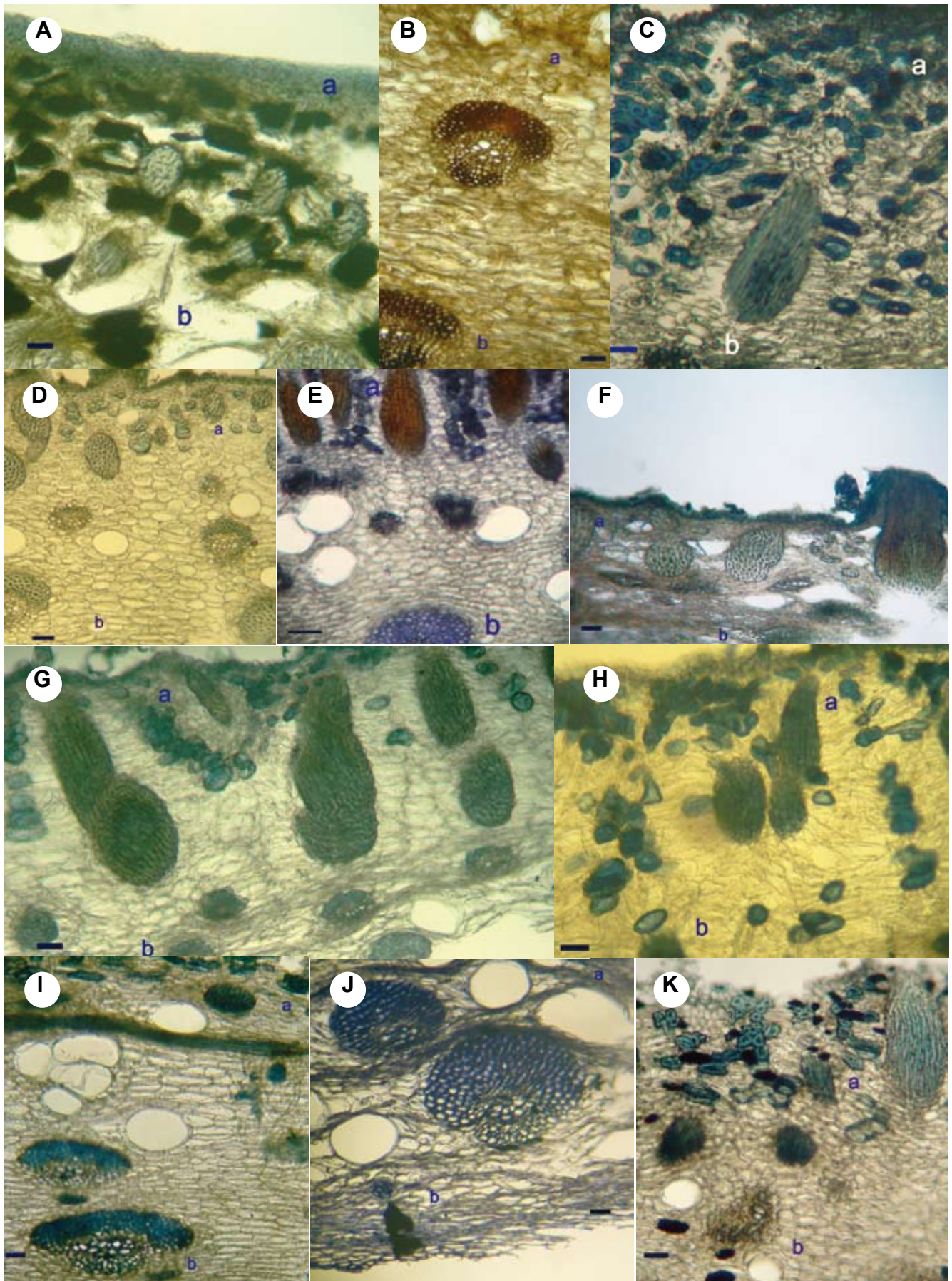


Figura 3. Cortes transversales del fruto de las especies de *Astrocaryum*. Aquí se muestra las características del exocarpo (a) y del mesocarpo (b): **A.** *A. jauari*, **B.** *A. chambira*, **C.** *A. carnosum*, **D.** *A. faranae*, **E.** *A. javarense*, **F.** *A. huicungo*, **G.** *A. perangustatum*, **H.** *A. gratum*, **I.** *A. macrocalyx*, **J.** *A. urostachys*, **K.** *A. chonta*. Escala: 10 μ m.

tamaño hacia la corola, las más pequeñas hacia la epidermis interna, las braquiesclereidas libres y algunas agrupadas.

Fruto (Fig. 3E) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares cutinizadas, la zona subepidérmica con cuatro o cinco capas de braquiesclereidas libres y agrupadas, los paquetes de fibras de forma esférica a elíptica. *Mesocarpo* con haces vasculares en la zona media y en la zona más cercana al endocarpo, de forma elíptica. *Endocarpo* caracterizado por estructuras no vasculares como el colénquima angular, braquiesclereidas y algunas fibras, además de tejidos vasculares como fibrotraqueidas.

6. *Astrocaryum huicungo* Dammer ex Burret

Perianto (Fig. 1F, 2F) — *Cáliz* con epidermis externa formada por células cúbicas con sus paredes fuertemente cutinizadas, con tricomas glandulares, con paquetes esféricos de fibras de mayor tamaño dispuestos hacia la zona de la epidermis externa, y paquetes de fibras esféricas de menor tamaño en la zona medio inferior; pequeñas agrupaciones de braquiesclereidas y macroesclereidas, sin un patrón de disposición, algunas macroesclereidas libres en la zona media superior; los haces vasculares de forma esférica a elíptica. *Corola* con epidermis externa formada por células cúbicas, en la zona subepidérmica con braquiesclereidas agrupadas; mesófilo con paquetes de fibras esféricas a ligeramente obovados localizados hacia la zona superior, y paquetes de fibras esféricas de menor tamaño hacia la zona medio inferior; con macroesclereidas y braquiesclereidas libres en la zona media, así como pequeñas agrupaciones de braquiescleridas dispersas unas de otras, junto con los haces vasculares, de forma lanceolada a esférica. *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, con los paquetes de fibras esférico-elípticas dispuestos en una sola fila a todo lo largo, cercano a la epidermis interna se encuentran algunas braquiesclereidas formando pequeños grupos.

Fruto (Fig. 3F) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares cutinizadas, presencia de tricomas pluricelulares, simples (unicelulares) y algunas espinas, zona subepidérmica con dos a tres capas de colénquima laminar, con macroesclereidas en grupos y otras libres, la parte inferior con paquetes de fibras elípticas de mayor tamaño, de grosor variable, y paquetes de fibras esféricas más pequeñas. *Mesocarpo* formado por un parénquima que alberga a las cavidades esquizógenas, así como algunos paquetes de fibras elípticos bastante aplanados, dispuestos en el límite entre el exocarpo y mesocarpo; además de agrupaciones de braquiesclereidas y los haces vasculares elípticos. *Endocarpo* con braquiesclereidas, colénquima laminar, algunas fibras; y estructuras esclerenquimáticas vasculares como las fibrotraqueidas y xilema de tipo escaleriforme.

7. *Astrocaryum scopatum* F. Kahn et B. Millán

Perianto (Fig. 2G) — *Cáliz* con epidermis de células cúbicas, paredes fuertemente cutinizadas, con 6 a 7 capas de braquiesclereidas dispuestas sin un patrón de distribución, haces vasculares de mayor tamaño y paquetes de fibras elípticas dispuestos de manera espaciada en la parte media superior del mesófilo, haces más pequeños y paquetes esféricos de fibras hacia la zona media inferior, haces conductores de forma ovada con un adelgazamiento pronunciado en la parte media inferior. *Corola* con epidermis de células cúbicas, paredes lignificadas y con pocos

tricomas simples; paquetes de fibras de forma ovado-elípticos, intercalados con los haces vasculares, paquetes de fibras esféricos y de menor tamaño hacia la epidermis interna, braquiesclereidas libres o en pequeños grupos. *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, los paquetes de fibras esféricos, bastante pequeños y distribuidos a lo largo de todo el parénquima, así como las braquiesclereidas libres y agrupadas.

Fruto - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares fuertemente cutinizadas, cubierto por pequeños tricomas simples, zona subepidérmica con colénquima lagunar; atravesando el exocarpo se hallan paquetes de fibras, de grosor variable, de forma elíptica alargada a lineal, algunos con una proyección que se extiende hacia la superficie del exocarpo, con numerosas braquiesclereidas agrupadas. *Mesocarpo* formado por un parénquima con cavidades esquizógenas dispuestas hacia la zona medio superior; algunas cavidades con rafidios; paquetes de fibras elípticas y haces vasculares dispersos; haces vasculares de forma elíptica. *Endocarpo* con un tejido esclerenquimático no vascular como las braquiesclereidas y paquetes de fibras; entre los tejidos vasculares, xilema de tipo escaleriforme y fibrotraqueidas.

SUBSECCIÓN SACHACUNGO

8. *Astrocaryum gratum* F. Kahn et B. Millán

Perianto (Fig. 1G, 2H) — *Cáliz* con epidermis de células cúbicas, paredes cutinizadas, con dos a cuatro capas de braquiesclereidas agrupadas, los haces vasculares se encuentran distribuidos en la parte media superior del mesófilo, los paquetes de fibras esféricos de mayor tamaño dispuestos en la parte media inferior y los más pequeños en la parte inferior. *Corola* con epidermis externa de células cúbicas, paredes ligeramente engrosadas, en la zona medio superior del mesófilo los paquetes de fibras esféricos de mayor tamaño, intercalando con los haces vasculares; los de menor tamaño en la zona medio inferior, también braquiesclereidas libres; los haces vasculares de forma ovado-esférica. El anillo estaminodial fusionado a la corola, se diferencia por los paquetes de fibras, de formas esféricas y elípticas, en dos filas, presenta braquiesclereidas libres y agrupadas.

Fruto (Fig. 3H) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares ligeramente engrosadas, con algunos tricomas pluricelulares, uni y pluriseriados, algunos son una prolongación de los paquetes de fibras alargadas de la zona subepidérmica, esta zona cuenta con una o dos capas de macroesclereidas y algunas agrupaciones de braquiesclereidas que alternan con las braquiesclereidas libres. *Mesocarpo* formado por células del parénquima con numerosas cavidades esquizógenas, dispuestas hacia la zona medio superior, presencia de pequeños paquetes de fibras esféricas; en la zona cercana al endocarpo los haces conductores de forma elíptica, con la vaina del haz prominente. *Endocarpo* con tejidos esclerenquimáticos no vasculares como las capas de colénquima lagunar y braquiesclereidas, además de tejidos vasculares como algunas fibrotraqueidas.

9. *Astrocaryum macrocalyx* Burret

Perianto (Fig. 1H, 2I) — *Cáliz* con epidermis externa formada por células cúbicas con paredes cutinizadas y una zona subepidérmica formada por dos a seis capas de braquiesclereidas, los haces vasculares de forma esférica a elíptica, de mayor tamaño,

dispuestos hacia la zona medio superior y los de menor tamaño en la zona medio inferior conjuntamente con algunos paquetes de fibras de forma elíptica, también se encuentran algunas macroesclereidas libres o formando algunas agrupaciones. *Corola* con epidermis formada por células cúbicas, con paredes cutinizadas, con presencia de tricomas simples; braquiesclereidas y macroesclereidas libres y agrupadas distribuidas en las zonas media y superior del mesófilo; los paquetes de fibras de mayor tamaño de forma obovada a elíptica hacia la epidermis externa y hacia la epidermis interna pequeños paquetes de fibras esféricas, los haces vasculares de forma elíptica lanceolada. *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, se diferencia por paquetes de fibras esféricas, los que se hallan dispuestos en 3 a 4 filas, las macroesclereidas dispuestas libremente o agrupadas en la zona media.

Fruto (Fig. 3I) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares bastante cutinizadas, zona subepidérmica con una a dos capas de colénquima laminar, junto con algunos pequeños paquetes de fibras esféricas a elípticas, braquiesclereidas libres y agrupadas. *Mesocarpo* con cavidades esquizógenas, rafidios y algunos paquetes de fibras elípticas en la zona límite entre el exocarpo y el mesocarpo; los haces vasculares, de forma achatada y elíptica, junto con grandes paquetes de fibras con la misma forma. *Endocarpo* con estructuras no vasculares como braquiesclereidas y colénquima angular, algunas estructuras vasculares como las fibrotraqueidas.

10. *Astrocaryum perangustatum* F. Kahn et B. Millán

Perianto (Fig. 1I, 2J) — *Cáliz* con epidermis externa formada por una capa de células rectangulares con las paredes fuertemente cutinizadas, con una a tres capas de braquiesclereidas dispuestas sin orden aparente en la zona subepidérmica; en el mesófilo, braquiesclereidas agrupadas sin orden aparente intercalándose con paquetes de fibras esféricas de mayor tamaño, los paquetes más pequeños cercanos a la epidermis interna; también se observa braquiesclereidas libres; los haces conductores dispuestos hacia la epidermis, de forma casi esférica. *Corola* con epidermis externa formada por una capa de células rectangulares con paredes sumamente cutinizadas; agrupaciones de braquiesclereidas en el mesófilo, con macroesclereidas libres en la zona media, paquetes de fibras esféricas de mayor tamaño en la zona subepidérmica y paquetes de menor tamaño hacia la epidermis interna; los haces conductores de forma esférica en la zona medio superior. *Anillo estaminodial* fusionado con la corola, los paquetes de fibras de forma elíptica dispuestos en dos filas a lo largo del parénquima, con braquiesclereidas libres o formando agrupaciones.

Fruto (Fig. 3G) - *Exocarpo* con epidermis de paredes celulares fuertemente cutinizadas, y tricomas simples, pluricelulares y de tipo glandular, zona subepidérmica con tres capas de colénquima laminar, con braquiesclereidas agrupadas, distribuidas de manera intercalada con los primeros paquetes de fibras elípticas, presencia de braquiesclereidas y macroesclereidas libres. *Mesocarpo* con cavidades esquizógenas, los haces vasculares más pequeños de forma esférica-elíptica a ovoides dispuestos cerca al exocarpo, los más grandes hacia el límite con el endocarpo. *Endocarpo* con braquiesclereidas, colénquima angular, rafidios y entre las estructuras vasculares algunas fibrotraqueidas.

11. *Astrocaryum urostachys* Burret

Perianto (Fig. 1J, 2K) — *Cáliz* con epidermis externa con células principalmente cúbicas, paredes cutinizadas, la zona subepidérmica con 1 a 2 capas de braquiesclereidas; mesófilo con paquetes de fibras de forma esférica, ordenados en forma lineal en la zona inferior, dispersos en la zona media, con haces vasculares presentando una vaina más prominente y de forma esférica hacia la epidermis externa, con braquiesclereidas dispuestas entre los haces vasculares y en pequeños grupos de dos a tres células. *Corola* con una epidermis de células cúbicas, con paredes muy poco lignificadas, el mesófilo formado por células parenquimáticas, con pequeños paquetes de fibras ovoides ubicados entre los haces conductores de manera dispersa, con haces vasculares de gran tamaño y de forma elíptica, con macroesclereidas agrupadas sin patrón de distribución bien definido. Anillo estaminodial fusionado a la corola, clara diferenciación por las capas de células parenquimáticas bastante aplanadas entre sí; paquetes de fibras de forma esférica en 2 a 3 capas, también fibras dispersas en la parte inferior. Las macroesclereidas en la zona media e inferior formando pequeñas agrupaciones sin un patrón de distribución específico.

Fruto (Fig. 3J) - *Exocarpo* con epidermis formada por una sola capa de células cúbicas, sin tricomas, zona subepidérmica con numerosos grupos de braquiesclereidas distribuidas sin un patrón específico, con cavidades esquizógenas y presencia de rafidios; en la parte media, los paquetes de fibras varían de esféricas a elípticas, distribuidos relativamente juntos, también las macroesclereidas agrupadas. *Mesocarpo* con mayor número de haces vasculares que en el exocarpo, de forma esférica y numerosas cavidades esquizógenas. *Endocarpo* con células parenquimáticas y braquiesclereidas como parte de las células esclerenquimáticas no vasculares.

SUBSECCIÓN MURUMURU

12. *Astrocaryum chonta* Mart.

Perianto (Fig. 1K, 2L) — *Cáliz* con epidermis externa formada por células cúbicas, redondeadas, fuertemente cutinizadas; mesófilo con numerosas agrupaciones de braquiesclereidas, desordenadas, junto con los paquetes de fibras esférico-elípticas de mayor tamaño, los de menor tamaño, esféricos, con braquiesclereidas libres; los haces vasculares situados en la zona media del mesófilo, de tamaño variado y forma ovada. *Corola* con epidermis formada por células rectangulares, paredes cutinizadas y tricomas pluricelulares; los haces conductores espaciados e intercalados con numerosas braquiesclereidas y macroesclereidas libres, éstas agrupadas en la zona medio superior del mesófilo, paquetes de fibras esféricas en la zona medio inferior; los haces vasculares de forma elíptica, las células de la vaina cubriendo al haz vascular en su totalidad tomando así una forma más alargada. *Anillo estaminodial* fusionado a la corola, se diferencia por los paquetes de fibras de forma esférica u elíptica, dispuestas en dos filas, todas de igual tamaño.

Fruto (Fig. 3K) - *Exocarpo* con epidermis con paredes celulares cutinizadas, zona subepidérmica con gran número de paquetes de fibras de forma alargada-espátulada, dispuestos de manera intercalada; braquiesclereidas numerosas, libres, con macroesclereidas y braquiesclereidas agrupadas. *Mesocarpo* con

gran número de cavidades esquizógenas dispuestas a lo largo de toda la estructura preferentemente en la zona superior; haces vasculares de forma elíptica dispuestos a lo largo de todo el mesocarpo. Se notan algunas capas de células lignificadas así como pequeños paquetes de fibras esféricas. *Endocarpo* con estructuras esclerenquimáticas no vasculares como braquiescleridas, junto con células parenquimáticas.

Discusión

Las especies estudiadas del género *Astrocaryum* presentan tejidos constantes como los paquetes de fibras; sin embargo, existen tejidos diferenciales que permiten agrupar a las especies y distinguirlas. En este sentido, el estudio de 12 especies muestra que varios caracteres anatómicos del fruto tienen un valor taxonómico:

A nivel de subgénero — La densidad de los haces conductores del cáliz es alta (15-20 en 500 micras) en las dos especies estudiadas del subgénero *Astrocaryum* (*A. jauari* y *A. chambira*) y baja (4-9 en 500 micras) en todas las especies del subgénero *Monogynanthus*.

A nivel de subsección en la sección Huicungo — La presencia o ausencia de fibras en la base de los haces conductores separan las especies de la subsección *Sachacungo* de las subsecciones *Murumuru* y *Huicungo*. La forma circular o alargada de los tejidos vasculares vivos en los haces conductores del cáliz separan la subsección *Murumuru* de la subsección *Huicungo*. Estas conclusiones deberán ser confirmadas por estudios complementarios, considerando que solo se estudió una de las tres especies de la subsección *Murumuru*.

A nivel de las especies — Varias estructuras se revelan como caracteres distintivos:

- (i) La forma esférica u ovoide de los paquetes de fibras alternando con los haces conductores en el cáliz, así como la ubicación de los tejidos vasculares vivos, en la parte central o inferior de los paquetes compactos, diferencian *A. jauari* de *A. chambira*.
- (ii) La densidad de braquiescleridas en la zona distal del exocarpo separan en dos grupos las especies estudiadas de la subsección *Huicungo*: es alta (34-52 en 250 micras) en *Astrocaryum carnosum*, *A. javarense* y *A. scopatum*, y baja (8 en 250 micras) en *A. faranae* y *A. huicungo*.
- (iii) La forma de los haces conductores de la corola distinguen las 5 especies consideradas en la subsección *Huicungo* e, igualmente, las 4 especies consideradas en la subsección *Sachacungo*.
- (iv) Los rafidios están presentes en el mesocarpo de *Astrocaryum macrocalyx*, *A. scopatum* y *A. urostachys*.
- (v) Los tricomas pluricelulares diferencian a *Astrocaryum carnosum* y *A. faranae* de las otras especies, mientras que *Astrocaryum huicungo* y *A. perangustatum*, además de tener estos tricomas, presentan tricomas simples y tricomas espinosos o glandulares, respectivamente. *Astrocaryum scopatum* solo tiene tricomas simples. *Astrocaryum chambira*, *A. javarense*, *A. chonta*, *A. macrocalyx*, *A. urostachys* y *A. jauari* carecen de tricomas.
- (vi) El anillo estaminodial es libre de la corola en *Astrocaryum carnosum* y *A. faranae*, y fusionado a la corola en las otras

especies. La disposición, el tamaño y la forma de los paquetes de fibras del anillo estaminodial varían de una especie a la otra.

- (vii) El colénquima laminar del exocarpo presente en *Astrocaryum huicungo*, *A. macrocalyx*, *A. perangustatum* y *A. scopatum*, se revela ausente en las otras especies estudiadas.

Clave de identificación de las especies

Clave para especies del género *Astrocaryum* elaborada combinando los caracteres mencionados arriba.

- 1a. Haces conductores del cáliz en alta densidad (mas de 15 en 500 micras). — 2
- 1b. Haces conductores del cáliz en baja densidad (menos de 10 en 500 micras). — 3
- 2a. Fibras del cáliz en paquetes esféricos alternando con los haces conductores, tejidos vasculares ubicados en la parte central de los paquetes compactos. — *Astrocaryum jauari*
- 2b. Fibras del cáliz en paquetes ovoides alternando con los haces conductores, tejidos vasculares ubicados en la parte inferior de los paquetes compactos. — *Astrocaryum chambira*
- 3a. Cáliz con presencia de fibras en la base de los haces conductores. — 4
- 3b. Cáliz con ausencia de fibras en la base de los haces conductores. — 9
- 4a. Sección de los tejidos vasculares en los haces conductores del cáliz en forma alargada. — *Astrocaryum chonta*
- 4b. Sección de los tejidos vasculares en los haces conductores del cáliz en forma circular. — 5
- 5a. Alta densidad (mas de 30 en 250 micras) de braquiescleridas en la zona apical del exocarpo. — 6
- 5b. Baja densidad (menos de 10 en 250 micras) de braquiescleridas en la zona apical del exocarpo. — 8
- 6a. Ausencia de tricomas en el exocarpo; haces conductores de la corola de forma romboide. — *Astrocaryum javarense*
- 6b. Presencia de tricomas simples o pluricelulares en el exocarpo; haces conductores de forma distinta al romboide. — 7
- 7a. Tricomas simples; presencia de rafidios en el mesocarpo; presencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; haces conductores de la corola de forma ovoide; anillo estaminodial fusionado a la corola. — *Astrocaryum scopatum*
- 7b. Tricomas pluricelulares; ausencia de rafidios en el mesocarpo; ausencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; haces conductores de la corola de forma ovalada; anillo estaminodial libre de la corola. — *Astrocaryum carnosum*
- 8a. Haces conductores de la corola de forma casi esférica; ausencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; tricomas pluricelulares; anillo estaminodial libre de la corola — *Astrocaryum faranae*

8b. Haces conductores de la corola de forma espatulada y ovoide; presencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; tricomas simples, pluricelulares y espinas; anillo estaminodial fusionado con la corola.

— *Astrocaryum huicungo*

9a. Ausencia de tricomas en el exocarpo; presencia de rafidios en el mesocarpo. — **10**

9b. Presencia de tricomas en el exocarpo; ausencia de rafidios en el mesocarpo. — **11**

10a. Presencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; haces conductores de la corola de forma romboide. — *Astrocaryum macrocalyx*

10b. Ausencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; haces conductores de la corola de forma elíptica. — *Astrocaryum urostachys*

11a. Tricomas simples y pluricelulares; ausencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; haces conductores de la corola de forma esférica. — *Astrocaryum gratum*

11b. Tricomas simples pluricelulares y glandulares; presencia de colénquima laminar en la zona subepidérmica del exocarpo; haces conductores de la corola de forma ovalada. — *Astrocaryum perangustatum*

Agradecimientos

El presente trabajo fue realizado en el marco del convenio entre la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Museo de Historia Natural) y el Institut de Recherche pour le Développement (UMR DIAPC). También agradecemos el apoyo de Manuel Marín en la composición de las fotografías.

Literatura citada

- D'Ambrogio A. 1986. Manual de Técnicas de Histología Vegetal. Edición Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Essig F. 1977. A systematic histological study of palm fruit. I. The Ptychosperma Alliace. Systematic Botany, 2(3): 152–168.
- Essig F., T. Manka & L. Bussard. 1999. A Systematic Histological study of palm fruit. III. Subtribe Iguanurinae (Arecaceae). Brittonia, 51 (3): 307–325.
- Guérin H. 1949. Contribution à l'étude du fruit et de la graine des palmiers. Ann. Sci. Nat. Bot., 11(10): 21–69.
- Kahn F. 2008. The genus *Astrocaryum* (Arecaceae). Rev. peru. biol. 15(supl. 1): 031–048.
- Millán B. 2006. Arecaceae endémicas del Perú. Rev. per. biol., 13 (2): 706–707.
- Murray S. 1971. Anatomy of Certain Palm Fruit. Ph.D Dissertation, Cornell University, Ithaca.
- Murray S. 1973. The formation of endocarp in palm Fruit. Principes, 17: 91–102.
- Robertson F. 1977. Morphology and development of the fruit and seed of *Jubaeopsis coffra* Becc. Principes, 21: 23–29.
- Tomlinson P. B. 1990. The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford.