

Estudios Morfológicos, Autoecológicos y Sistemáticos en Angiospermas

LUIS EDUARDO MORA-OSEJO



ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

SERIE JORGE ALVAREZ LLERAS

No. 1

Estudios Morfológicos, Autoecológicos y Sistemáticos en Angiospermas

Dr. rer. nat. Luis Eduardo Mora-Osejo FLS

Profesor Titular de la Facultad de Ciencias -
Universidad Nacional de Colombia
Miembro de Número de la
Academia Colombiana de Ciencias

BOGOTÁ, D.E., Agosto 1987

© ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
Carrera 3a. A No. 17-34 – Apartado Aéreo 44763 – Bogotá, 1. D.E., COLOMBIA

Queda prohibida la reproducción

Prólogo

En febrero de 1985 la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales aprobó la creación de tres colecciones destinadas a promover la investigación y permitir la fácil divulgación de estudios en tres áreas de la ciencia.

La primera de estas series y que sale a la luz con esta obra, lleva el nombre de "COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS" y está destinada a la publicación de los resultados de trabajos investigativos en cualquier área de las ciencias.

La segunda serie, denominada "COLECCION JULIO CARRIZOSA VALENZUELA" está destinada a la publicación de obras de carácter didáctico.

La tercera serie, llamada "COLECCION ENRIQUE PEREZ-ARBE-LAEZ" tiene por objeto publicar trabajos sobre la historia de la ciencia.

Este primer libro, es el resultado de investigaciones iniciadas por el doctor LUIS EDUARDO MORA-OSEJO hace cerca de seis lustros. Siendo aún estudiante comenzó sus observaciones sobre la arquitectura de las plantas posteriormente en Alemania, cuando adelantaba estudios de especialización en la Universidad Johannes Gutenberg de Mainz, tuvo la oportunidad de profundizar en este tema como alumno de la escuela de investigación científica que orientara el connotado botánico alemán Profesor Wilhelm Troll.

Varios son los artículos que sobre el tema ha publicado el autor. En esta oportunidad ha reunido en forma de libro cuatro interesantes estudios llevados a cabo en plantas del gran grupo de las Angiospermas, en los que se esclarecen muchos aspectos relativos al plan estructural y a las peculiaridades, analizando las implicaciones sistemáticas planteadas por los diversos biotipos generados por factores autoecológicos.

En el libro se proporciona una sencilla pero detallada explicación del método tipológico, valiéndose el autor de ejemplos concretos con los que logra demostrar las bondades de este sistema mediante el cual es posible obtener una visión global de la estructura de las plantas, de la disposición de sus elementos y de las diversas configuraciones que se pueden derivar del tipo fundamental como respuesta adaptativa a diversos factores.

Los lectores de este libro podrán comprobar, cómo este método morfológico comparativo constituye una excelente herramienta para solucionar incógnitas al permitir definir los diferentes tipos biológicos con sus peculiaridades y variaciones, establecer homologías y evaluar caracteres diferenciales aplicables a la solución de problemas taxonómicos y al esclarecimiento de la filogénesis de las plantas.

Conocí al doctor Mora en 1965, año en que fui su discípulo; tuve la oportunidad de recibir de él enseñanzas no sólo en el aula de clase y en el laboratorio, sino también en el campo; en 1968 recorrimos un sector de la Cordillera Oriental herborizando material para realizar estudios morfológicos y taxonómicos. En parte de él aprendí cómo en la naturaleza no se presenta nada insignificante, nada carente de razón, nada discordante. Es a través de esa óptica particular como se logra observar una planta y deducir su tipología. Estas enseñanzas que pude recibir personalmente, son las que ahora tienen a su alcance quienes abran este libro y disfruten de su lectura sencilla pero rigurosa, didáctica pero profunda.

SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA
 Profesor Titular,
 Director del Instituto de Ciencias Naturales
 Museo de Historia Natural de la
 Universidad Nacional de Colombia

CONTENIDO

	Págs.
Prólogo	5
Índice de contenido	7
Índice alfabético de abreviaturas	9
Introducción	11
PRIMERA PARTE: Estudios Morfológicos y Autoecológicos	
Capítulo 1. El Método Tipológico	15
1. Criterios de Homología	16
a. Criterio de posición	16
b. Criterio de la calidad especial del elemento estructural	17
c. Criterio de continuidad	18
2. Del problema de la semejanza	19
3. Tipología y Taxonomía	20
4. Tipología y Filogenética	22
Capítulo 2. Tipología y Evolución de las Inflorescencias	29
1. Las formaciones foliares en la sinflorescencia	36
2. Los antocladios	37
3. La truncación	40
4. Proliferación	43
5. Los brotes floríferos de las plantas leñosas	47
6. Evolución de las inflorescencias	49
Capítulo 3. Nuevos conceptos sobre la organización y Evolución de los brotes floríferos de las Angiospermas	54
1. Modelos de Organización de los brotes floríferos	55
a. Los Holocáulos	55
a.1. Racemización, truncación y homogenización de la región distal de los holocáulos	55
a.2. Innovación de los holocáulos	62
a.3. Los holocáulos politélicos	62
a.4. Innovación de los holocáulos politélicos	64
b. Los antocáulos	65
b.1. La Homogenidad y uniformidad de los brotes floríferos laterales de los antocáulos	66
b.2. Pseudocaulifloria y Caulifloria	69
b.3. Innovación de los antocáulos	71
c. Los antoblastos	73
c.1. Especialización de los antoblastos	79
c.2. Innovación de los antoblastos y la formación de antocladoides	84
c.3. Antoblastos paracladiales	90
c.4. Antoblastos politélicos	91

Luis Eduardo Mora-Osejo, Miembro de Número de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Profesor Titular de la Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología e Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural.

c.5 Clasificación de los antoblastos	91
2. Consideraciones generales sobre la organización de los brotes floríferos de las Angiospermas	93
3. Consideraciones generales sobre la Evolución de los brotes floríferos de las Angiospermas	97
Capítulo 4. Estudios morfológicos y autoecológicos en <i>Lilaea subulata</i> HBK.	100
1. El hábitat de <i>Lilaea subulata</i>	102
2. Bioforma y desarrollo de <i>Lilaea subulata</i>	104
3. Desarrollo de los antoblastos de <i>Lilaea</i>	
2. Bioforma y desarrollo de <i>Lilaea subulata</i>	104
3. Desarrollo de los antoblastos de <i>Lilaea subulata</i>	107
4. Maduración de los frutos de <i>Lilaea subulata</i>	117
5. Polinización de las flores de <i>Lilaea subulata</i>	118
6. Germinación de los frutos de <i>Lilaea subulata</i>	121
Capítulo 5. Tipología de los brotes floríferos de <i>Triglochin palustris</i> , <i>Lilaea subulata</i> y <i>Scheuchzeria palustris</i>	122
1. Tipología del brote de <i>Triglochin palustris</i>	127
a. Innovación y crecimiento del rizoma de <i>Triglochin palustris</i>	129
b. Relaciones entre las intensidades del crecimiento de las diferentes zonas del brote de <i>Triglochin palustris</i>	131
b.1 Florescencia versus zona paracládica	131
b.2 Antoblasto versus zona de innovación	131
b.3 Organos foliares versus producto axilar	131
b.4 Internodio basal versus zona de inhibición	132
2. Tipología de los brotes de <i>Lilaea subulata</i>	132
a. Tipología del brote total de <i>Lilaea subulata</i>	132
b. Tipología de los antoblastos de <i>Lilaea subulata</i>	136
3. Tipología de los brotes de <i>Scheuchzeria palustris</i>	139

SEGUNDA PARTE: Estudios Sistemáticos

Capítulo 6. El género <i>Oreobolus</i> R. Br. en el Nuevo Mundo	147
1. Introducción	147
2. Análisis de la variabilidad de los caracteres diagnósticos puntuales	149
a. Hojas	149
b. Inflorescencias	150
c. Frutos y ovarios	150
3. Tipología de los brotes de <i>Oreobolus</i>	154
4. Distribución geográfica de <i>Oreobolus</i> en el Nuevo Mundo	157
5. Evolución del género <i>Oreobolus</i> en el Nuevo Mundo	159
a. Consideraciones generales	159
b. Evolución de las especies de <i>Oreobolus</i> en el Nuevo Mundo	161
6. Tratamiento sistemático de <i>Oreobolus</i>	162
a. <i>Oreobolus</i> R. Br.	162
b. Distribución geográfica	164
c. Clave para las especies de <i>Oreobolus</i> en el Nuevo Mundo	164
d. Especies de <i>Oreobolus</i> en el Nuevo Mundo	164
Agradecimientos	190
Bibliografía	191

Índice alfabético de abreviaturas

Ant	Antoblasto	Pat	Primordio de los antoblastos
Antg	Antotagma	Pbx	Primordio flor bisexual
Ant ₁	Antoblastos de primer orden	Pc	Paracladio
Ant ₂	Antoblastos de segundo orden	Pc ₁	Paracladios de refuerzo de primer orden
Antg ₁	Antotagma de los paracladios	Pc ₂	Paracladios de refuerzo de segundo orden
Bf	Brotes floríferos	Pce	Paracladios estériles
Bmf	Bráctea flor masculina	Pcf	Paracladios fértiles
Biv	Brote de innovación	Pcv	Paracladio parcialmente vegetativo
Bmst	Bráctea tectriz flor masculina subterminal	Pf	Profilo
Bp	Brote principal	Pfb	Primordios florales femeninos basales
Br	Brácteas	Pfr	Pericarpio fruto
Bst	Bráctea flor subterminal	Pg	Propágulos
Bt	Bráctea tectriz	Pm	Primordio flor masculina
Cfl	Coflorescencia	Pp	Primordio del rudimento del eje del paracladio
Co	Cotiledones	Pvt	Punto vegetativo terminal
Cr	Corona de rizoides	Ra	Radícula
Ct	Catafilos	Rc	Raíz caulinar
Ei	Escamas intravaginales	Rp	Raíz principal
Ep	Eje principal	Rs	Restos semilla
Est	Estolones	Sfl	Sinflorescencia lateral
F	Forofilo	V	Sectores vegetativos
Fb	Forofilo bracteoso	Viv ₁	Vástagos de innovación de primer orden
Ff	Forofilo frondoso	Viv ₂	Vástagos de innovación de segundo orden
Fl	Florescencia	Yiv	Yemas de innovación
Fmst	Flor masculina subterminal	Zi	Zona de inhibición
Ft	Flor terminal	Ziv	Zona de innovación
Ft ₁ '	Flores terminales de brotes accesorios	Zi ₁	Zona de inhibición proximal
Ft ₁ "	Flores terminales de brotes accesorios	Zi ₂	Zona de inhibición distal
H ₁	Hojas primera serie	Zp	Zona paracládica o de inserción de los paracladios
H ₂	Hojas segunda serie		
I	Inflorescencia		
IB	Internodio basal		
If	Internodio final		
Nm	Nomofilo		

Introducción

En este trabajo se presentan algunos de los resultados de investigaciones morfológicas llevadas a cabo por el autor en plantas Angiospermas como contribución al esclarecimiento de su plan de estructura, de las peculiaridades de sus biotipos y de problemas autoecológicos y sistemáticos conexos.

En la interpretación de los fenómenos observados se ha empleado el método tipológico. Mediante el estudio de casos concretos se pretende demostrar también los alcances de este método, poco conocido entre los fitomorfólogos de habla española e inglesa, lo cual en buena parte puede explicarse por cuanto las contribuciones que le han dado mayor desarrollo y mostrado sus alcances, tanto en el siglo pasado como en el presente, han aparecido en lengua alemana.

El método tipológico, como se verá, abre la posibilidad de obtener una visión general de la estructura y de la posición de los elementos arquitecturales (brotes de renuevo, hojas, brotes floríferos, inflorescencias, flores, entre otros) que luego permite parangonar las potencialidades de variación del tipo morfológico general, captar con mayor precisión las variaciones así como las adaptaciones de las diversas configuraciones y de los biotipos concretos que las realizan a las condiciones ambientales predominantes en el medio donde viven.

No es posible alcanzar este nivel del conocimiento morfológico mediante la sola descripción de los elementos estructurales, por exacta, pormenorizada y exhaustiva que ésta sea. Tal situación no se modifica si dentro de la descripción se incluyen elementos estructurales muy pequeños, de tamaño submicroscópico o aun molecular. Como ha sido expuesto por FROEBE (1971), lo singular de la tipología o morfología

comparada, con respecto a la morfología descriptiva, consiste en permitir la visualización comparativa global de las estructuras y de las totalidades de las cuales forman parte.

De este modo, el método tipológico proporciona las directrices para la interpretación de los datos que resulten del análisis detallado de las estructuras vegetales, macroscópicas, microscópicas o aun submicroscópicas y de la planta considerada como una totalidad. Es así también posible establecer las interrelaciones de posición entre las distintas estructuras. El punto crucial es la captación de un ensamblaje general o plan de interconexiones posicionales de las estructuras que conformen un organismo o las subestructuras que componen una estructura. Tal ensamblaje estructural es el Tipo morfológico u organizacional. Cuando se comparan organismos completos o estructuras pertenecientes a diferentes organismos, el tipo morfológico al cual se busca referirlos o referirlas, abarcará todas las variantes reales, puestas al descubierto por el análisis de los datos empíricos. De otra parte, las variantes reales, conocidas o por conocer, deben ser derivables del tipo, mediante la aplicación del principio de las Proporciones Variables.

Por cuanto uno de los objetivos de este trabajo es el de exponer el método morfológico comparativo o tipológico, la primera parte está dedicada a presentar y discutir los conceptos generales que sustentan la Tipología, los procedimientos empleados en la investigación de problemas concretos y sus contribuciones al avance del conocimiento sobre la organización y arquitectura de las plantas, en particular, las Angiospermas. En lo que toca a este último aspecto se discute sucintamente en el Capítulo II, la teoría tipológica de las inflorescencias de las Angiospermas. En el Capítulo siguiente se exponen nuevos conceptos desarrollados por el autor sobre la diversidad de patrones de organización de los brotes floríferos de los Angiospermas y sus interrelaciones, a manera de un marco general, el cual ya está sirviendo de punto de apoyo a trabajos especiales sobre la arquitectura de los brotes floríferos de grupos particulares de plantas angiospermas, así como en estudios ecológicos sobre las estrategias reproductivas de este mismo grupo de plantas y sus interrelaciones con los patrones de organización de los brotes floríferos respectivos. Como una anticipación de tales trabajos, se exponen, al final de la primera parte (Capítulos IV y V), los resultados de los estudios tipológicos adelantados por el autor, sobre los géneros *Lilaea*, *Triglochin* y *Scheuchzeria*.

Finalmente, en la segunda parte, se pretende mostrar de qué manera con ayuda del método tipológico se pueden develar caracteres diferenciales existentes entre los taxa, aprovechables además en la clasificación taxonómica y en la reconstrucción de la filogénesis de un grupo dado de organismos.

PRIMERA PARTE

Estudios Morfológicos y Autoecológicos

Capítulo 1. El Método Tipológico

La Tipología descansa sobre el concepto del “tipo de organización” al cual pueda referirse un organismo o las partes que lo integran, entendiéndose por Tipo el ensamblaje posicional e interconexional de los elementos estructurales que componen el organismo total o las partes que lo constituyen. En esta medida se puede hablar de Tipos, Subtipos de primer orden, Subtipos de segundo orden, etc., aplicables a organismos, sistemas, o subsistemas de primer orden, o subsistemas de segundo orden, etc. Esto es, el proceso de tipologización puede abarcar el organismo total, los órganos aisladamente, los tejidos, la organización celular y aun la organización subcelular. No se trata de un proceso cuantitativo, sino de la visualización de un ensamblaje común en los planes arquitecturales de un conjunto de organismos o de las respectivas estructuras sometidas a comparación. La tipologización puede ser también el proceso inverso, es decir, dado un tipo conocido mediante comparación demostrar que el plan arquitectural de un organismo o de una estructura encaja dentro del tipo morfológico conocido. De modo que el trabajo del morfológico consiste primero en fijar los “Tipos” y luego reconocer un Tipo en el plan de estructura de un organismo (derivación tipológica).

¿Pero qué es lo nuevo que se gana en conocimiento mediante este procedimiento? Señalamos aquí lo más relevante: Cuando, por ejemplo, el proceso de derivación tipológica se cumple exitosamente mediante el análisis morfológico minucioso, seguido de la comparación, se puede

encajar en el ensamblaje de un tipo conocido la arquitectura o biotipo de un organismo real, así éste no coincida ni en forma ni en tamaño con los organismos con los cuales se compara. Como afirma ECKARDT, (1964) a): "La tarea de la Morfología consiste en hallar la unidad en medio de la diversidad, mediante la derivación de la multivariación de formas, a partir de una organización fundamental, o Tipo organizacional". Esto también, por cuanto la simple semejanza exterior no siempre es indicativa de subordinación tipológica. "Detrás de la semejanza exterior pueden ocultarse Tipos diferentes; o, lo contrario: configuraciones distintas pueden ser expresiones de un mismo Tipo" ECKARDT (l.c.).

Por lo visto, lo que el morfológico esencialmente busca descubrir, no es la simple concordancia o discordancia de las formas, o la presencia o ausencia de propiedades o caracteres, sino el encajamiento de la ensambladura de las partes de un organismo o de los elementos que componen dichas partes dentro de un Tipo organizacional. La subordinación o encajamiento positivo se denomina homología.

El procedimiento que se sigue en la práctica para el desenmascaramiento de homologías, se ciñe a los llamados "criterios de homología" (REMANE, 1956) que son válidos también para las plantas, como ha sido demostrado por ECKARDT (l.c.).

Si bien REMANE (l.c.) en el trabajo citado se refiere a las plantas y a los animales, de todos modos pone mayor énfasis en los últimos por lo cual las complementaciones sugeridas por HAGEMANN (1973), resultan significativas, en cuanto enmarcan los criterios de homología dentro de los principios configurativos propios de las plantas, en particular, dentro del principio de la "configuración abierta"; el cual contrasta con el principio de la "configuración cerrada", propio de los animales, según lo expuesto por TROLL (1973), entre otros autores.

En seguida se tratará de los criterios de homología en referencia a las plantas, incluyendo las complementaciones sugeridas por HAGEMANN (l.c.).

1. Criterio de Homología

a. Criterio de posición

Si se toma como punto de partida el concepto de homología, se puede concebir el Tipo organizacional como un sistema de ensamblaje o

retículo de unidades estructurales; es decir, un sistema definido, no por la forma, función, o número de sus unidades constitutivas, sino por la posición relativa de una unidad con respecto a otra del mismo sistema. Las unidades o elementos estructurales que ocupan idéntica posición relativa son homólogas. Este criterio no tiene en las plantas limitaciones, a diferencia de lo que sucede en los animales, en los que pueden ocurrir desplazamientos postgenitales de los elementos estructurales. En las plantas la no limitación de este criterio es consecuencia del principio de la "configuración abierta" y de la presencia de paredes celulares rígidas. Además, como ha sido demostrado por HAGEMANN (1970), en las plantas el surgimiento de un determinado elemento estructural, por ejemplo, una hoja, depende de las interrelaciones configurativas predominantes en el punto de origen. Así, el surgimiento de una hoja está estrechamente relacionado con las condiciones configurativas que predominan en los flancos del cono vegetativo caulinar. Sin embargo, la aplicación de este solo criterio, en algunos casos, no es suficientemente convincente para establecer homologías, como se verá más adelante.

b. Criterio de la calidad especial del elemento estructural

Este criterio se cumple también en las plantas, en cuanto es posible homologar elementos estructurales con base en la presencia en uno u otro de los elementos en cuestión, de cualidades especiales que lo distingan de otros elementos. Tales cualidades tienen que ser independientes de la función del elemento o de la variabilidad de la forma, la cual suele estar ligada a la función.

Si se piensa en las plantas superiores CORMOPHYTA y en la plasticidad morfológica que caracteriza a sus unidades estructurales (tallos, hoja, raíz) se podrá ver que no es fácil señalar cualidades especiales para cada una de las tres unidades estructurales señaladas. Sin embargo, tales cualidades existen realmente. HAGEMANN (1973, 1978), por ejemplo, señala como tales las configuraciones especiales de los meristemos omnipotentes primarios de los elementos estructurales del corno. El del tallo es un cono vegetativo exógeno, fraccionable; el de la hoja es una línea vegetativa (meristemo marginal) que recorre los bordes del elemento y es también fraccionable; el de la raíz, en fin, es un punto vegetativo endógeno, es decir, cubierto por la cofia y no fraccionable. Por otra parte, ECKARDT (1964a) menciona varios ejemplos clásicos de homologización establecida con base en el criterio de las cualidades especiales

del elemento, a saber: espinas de las raíces de *Myrmecodia*, género de las Rubiaceae, homologables a raíces laterales; o las "estigmarias" de las Lepidodendrales fósiles (*Lepidodendron* y *Stigmara*), homologables a los rizóforos de las especies recientes de *Selaginella*, según los paleobotánicos BOWER y SCOTT (citados por ECKARDT, 1964a). Por otra parte, los llamados "apéndices" de *Stigmara* se homologan a raíces de *Isoetes*, según lo demuestran los trabajos del paleobotánico STEWART (citado por ECKARDT, 1964).

Sin embargo, dadas las potencialidades plásticas de la configuración de los vegetales (organización abierta) el criterio de las cualidades especiales, tiene algunas limitaciones, como lo reconoce ECKARDT (l.c.). Así, los elementos que integran el dispositivo de atracción de los pseudantos de muchas Asteráceas, conformado por las "lígulas" florales, que comparten con los pétalos de los euantos las cualidades de forma, función, colorido, tamaño y diseño, no se podrían homologar entre sí, so pena de contradecir el criterio de posición. Por la misma razón, tampoco los elementos del aparato de atracción de *Euphorbia pulcherrima* y los del de *Warszewiczia coccinea*.

Por otro lado, existen otros casos problemáticos de homologación que no se han podido aún aclarar, utilizando únicamente el criterio de posición. Por ejemplo, todavía se discute si las flores bisexuales de las *Cyperaceae* son homologables a euantos, de acuerdo con la teoría clásica, o si son homologables a inflorescencias parciales de último orden (sinantos) de acuerdo con lo propuesto por MATTFELD (1936), teniendo en cuenta el criterio de posición. En trabajo reciente (MORA, 1987), el autor aporta nuevos argumentos a favor de la teoría clásica.

c. Criterio de continuidad

Según este criterio, llamado también por REMANE (1956) criterio de la "Concatenación mediante formas intermedias", se pueden homologar elementos estructurales cuando son interrelacionables a través de formas intermedias. Las formas intermedias permiten establecer una secuencia de transición paulatina que comienza con uno de los elementos y conduce, poco a poco, al otro elemento. En la práctica, estas secuencias se establecen comparando plantas afines o también por la ordenación en serie de diferentes estadios de desarrollo (ontogénesis) de la planta o de los elementos por homologar; o también, tomando en consideración

desviaciones formativas que, eventualmente, pueden obtenerse experimentalmente.

Resulta particularmente revelador e instructivo el análisis de diferentes estadios de desarrollo de la estructura en cuestión (ontogénesis). Muchas veces, estructuras que en estado adulto presentan configuración fuertemente modificada, resultan ser, a la altura de un determinado estadio de desarrollo, idénticas a otras que en estado adulto aparecen diferentes. Tal es el caso de los llamados "ganchos" del raquis de las espículas de *Uncinia* que, como lo muestran los estudios ontogenéticos del autor (MORA, 1966), no son otra cosa que el resultado del desarrollo intenso, acompañado de endurecimiento, de la gluma distal estéril de la raquila de las espículas de último orden. Según HAGEMANN (1973) el criterio de la continuidad, para el caso de las plantas, tendría solamente el rango de criterio auxiliar, por cuanto ayuda a determinar la posición de una estructura dada. Es posible que en algunos casos, esto sea lo que ocurra, como en el caso de las espinas de *Berberis*, citado por HAGEMANN (l.c.). Sin embargo, la situación es diferente, cuando se homologan elementos adultos pertenecientes a un mismo organismo (Homonomia u Homología serial) tales como cotiledones, catafilos, eofilos, nomofilos, hipsofilos, antofilos. Un ejemplo clásico de homologación por aplicación del criterio de continuidad es la homología establecida entre los estambres y las hojas. Aunque no se ha podido todavía definir si en todos los casos en la formación del estambre interviene un solo órgano foliar o dos, como ha sido postulado por LEINFELLNER citado por ECKARDT (1964a).

2. Del problema de la semejanza

Como se vio, la semejanza o parecido de una estructura con otra o de un organismo con otro, es completamente independiente de la homología. En muchos casos, estructuras no homólogas entre sí, pueden presentar semejanza, como la que existe entre los conos suculentos de *Juniperus communis* y las bayas de una Angiosperma. En estos casos, se dice que los conos suculentos de *Juniperus communis* son análogos a las bayas de una Angiosperma. En cambio, se habla de homoiología cuando las estructuras semejantes son homólogas, pero pertenecen a organismos no cercanamente afines. Por ejemplo, la semejanza que muestran las hojas de *Eriogonum humboldtii*, umbelífera dicotiledónea de los páramos andinos, con las de la Bromeliaceae, *Puya goudotiana*,

también de los páramos. O la semejanza de las hojas de la rosácea *Cliffortia graminea*, con las de una gramínea. O la semejanza de las hojas raquídeas de la umbelífera *Otta oenanthoides* (n.v. "cebolleta") con las de la liliácea *Allium cepa* o las de *Guzmania graminifolia* con las de una gramínea.

Cuando las plantas no están estrechamente relacionadas y la semejanza no sólo abarca un órgano sino un sistema de órganos o de organismo completo, se habla de Convergencia. Esta puede ser Convergencia homológica o Convergencia analógica. Ejemplo clásico de la primera modalidad son las plantas de tallos suculentos pertenecientes a géneros o familias diferentes de las Angiospermas, por ejemplo, *Euphorbia* y *Cereus*, entre otros muchos casos.

El talo del alga *Caulerpa sertularioides* del litoral caribe colombiano, al igual que el de otras especies del mismo género, aparece diferenciado en estructuras semejantes a las de las plantas superiores. Se dice, que estas algas, al igual que las Laminariales gigantes de las aguas frías de la Costa Pacífica de Norteamérica, muestran convergencia analógica con respecto a los cormófitos, cuyo cuerpo, como se sabe, está diferenciado en tallo, hojas y raíces, elementos semejantes, respectivamente, a cauloides, filoides y rizoides de las algas mencionadas.

Una vez clarificados los conceptos de tipo morfológico, homología, analogía y reconociendo su rango de conceptos centrales de la Morfología Comparada o Tipología, resulta ahora pertinente referirse sintéticamente a las interrelaciones entre esta disciplina, la Taxonomía y la Filogenética.

3. Tipología y Taxonomía

La clasificación de los organismos surgió, inicialmente, de la necesidad práctica de disponer de un sistema de ordenación que permitiera ubicar dentro de él cualquier organismo, o a la inversa, de determinarlo en referencia a un esquema clasificatorio ya establecido.

No se ha podido precisar en qué momento de la historia de la Taxonomía se reparó en la existencia de grupos naturales y surgió la idea de elaborar un sistema de clasificación tal que las categorías que se establecieran, reflejasen los grupos naturales. Lo cierto es que LINNEO reconoció ya el contraste entre Sistema Artificial y Sistema Natural de clasificación de los organismos. Como es bien conocido, el mismo LINNEO

propuso un esquema de clasificación artificial, tomando por criterio fundamental, características fácilmente reconocibles; por ejemplo, para el caso de las plantas, el número de estambres y el número de carpelos. Sin embargo, el mismo LINNEO reconoció la necesidad de crear un Sistema Natural, y él mismo, emprendió esta tarea y pudo determinar primero 65 y luego 67 "Grupos Naturales" de plantas.

Cuando DARWIN (1859) publicó su famosa obra "On the Origin of Species by Means of Natural Selection" y planteó la teoría de la Evolución o Descendencia, ya los esfuerzos dirigidos a crear un Sistema Natural habían logrado considerables desarrollos, merced a los trabajos de sobresalientes científicos de las postrimerías del siglo XVIII y de la primera mitad del siglo XIX, entre otros: LAMARCK, DE CANDOLLE, CUVIER, PALLAS, OWEN, GOETHE, quienes habían logrado tender el puente entre los resultados de la Morfología Comparada o Tipología y la Taxonomía.

La pregunta, tantas veces planteada por los taxónomos en la primera mitad del siglo XIX: ¿Con base en qué características se podría construir un Sistema Natural?, tenía ya una respuesta, a saber: se pueden utilizar como tales las concordancias homológicas. De esta manera, también el problema de la subordinación de unos caracteres a otros que tanto preocupó a los biólogos de finales del siglo XVIII, encontró una salida: las concordancias homológicas más generales se utilizarán en la definición de las categorías sistemáticas de más alto rango, las menos generales definirán las categorías de menor rango y así sucesivamente, de tal modo que se tuviera por resultado un sistema encáptico de clasificación. Desde luego, sin perjuicio de poder utilizar en la definición de las categorías de distinto rango, otros caracteres obtenidos a través de los conocimientos de disciplinas, tales como la citología, la corología, la fitoquímica, la serología, entre otras. De esta manera, el concepto del Tipo organizacional y consiguientemente el de Homología encontraron aplicación práctica en la construcción del sistema de clasificación.

Desde entonces, los enriquecimientos mutuos han caracterizado el desarrollo histórico de la Tipología y de la Taxonomía, sin que por ello hayan desaparecido las diferencias en cuanto a las metas de una y otra disciplina.

Como ha sido analizado por FROEBE (1982), las diferencias que se mantienen atañen también a los conceptos de Tipo organizacional y de

Tipo taxonómico¹. Así, mientras el tipo organizacional es un sistema de ensamblaje y es vacío de caracteres diagnósticos puntuales, el tipo taxonómico es un retículo puntual con la tendencia a abarcar el mayor número de caracteres, no solamente morfológicos, sino también químicos, fitogeográficos, serológicos, entre otros. Sin embargo, a medida que se asciende de las categorías taxonómicas más inferiores a las superiores, tal diferencia tiende a desaparecer, al punto que en las categorías taxonómicas más superiores, los dos conceptos de Tipo: organizacional (Morfología) y Tipo taxonómico convergen y se entrelazan, en la medida que aumenta el grado de generalización.

En las categorías taxonómicas más altas el tipo taxonómico respectivo es también un marco o retículo de referencia, cada vez más vacío de caracteres. Por la misma razón, a medida que se asciende en las categorías taxonómicas las homologías son cada vez más significativas. Lo contrario ocurre en las categorías inferiores, en particular, de la especie hacia abajo donde la semejanza producida por las coincidencias correlativas, cada vez más densas de las características puntuales, es decisiva para la clasificación de un organismo dado en las categorías taxonómicas infraespecíficas. Entre tales características pueden incluirse estructuras para las cuales aún no se hayan hecho pronunciamientos de homología. Mientras esto no ocurra, se tendrán que considerar como estructuras ahomólogas, sin que ello impida su empleo taxonómico (taxonomización), si se pueden correlacionar con otras características, u homologizar posteriormente con base en el conocimiento de materiales más completos (FROEBE, 1982).

De lo anterior, resalta con mayor claridad la distinción entre tipo morfológico, de ensamblaje de estructuras o subestructuras y el tipo taxonómico.

4. Tipología y Filogenética

A raíz de la publicación de la obra de HAECKEL "Systematische Phylogenie", que lleva por subtítulo: "Bosquejo de un Sistema Natural de los Organismos, con base en su Descendencia", cundió la idea entre sistemáticos y filogenetistas, de reconstruir el Sistema Natural, bajo el principio según el cual el sistema de clasificación debería reflejar la filo-

¹ Desde luego, no se trata del concepto "tipo nomenclatural", es decir, el ejemplar o ejemplares de herbario en los cuales se basó la descripción de un taxon.

genia del grupo respectivo, es decir, sus relaciones de parentesco y de descendencia a partir de antepasados comunes. No obstante la contribución decisiva de la Tipología a la elaboración del llamado Sistema Natural y a que éste siempre se consideró como la expresión más contundente del parentesco en mayor o menor grado de los organismos entre sí, los filogenetistas, desde los tiempos de HAECKEL, trataron de menguar cuando no desconocer los resultados obtenidos por la Morfología Comparada o Tipología a lo largo de más de medio siglo. Esto creó una confusión que se ha prolongado hasta nuestros días. Se ha considerado a la Tipología, disciplina formalista inspirada en concepciones metafísicas que se remontan a las "ideas" de PLATON y al "esencialismo" de ARISTOTELES.

Al respecto es justo reivindicar a DARWIN (1859), quien siempre reconoció los invaluable aportes de la Morfología Comparada. Para ello basta citar sus propias palabras: "Es uno de los capítulos más interesantes de la Historia Natural y puede designarse como su verdadero espíritu. ¿Qué puede haber más singular que constatar que la mano prensil del hombre, la pata excavadora del topo, las extremidades ágiles del caballo, las aletas remadoras de la tortuga marina y las alas del murciélago estén estructuradas de acuerdo con el mismo plan, y estén todas provistas de los mismos huesos, situados en las mismas posiciones con respecto unos a otros? Cómo resulta de conspicuo el que la extremidad posterior del canguro, apropiada para saltar por las planicies amplias, la extremidad posterior del oso koala trepador y devorador de hojas, adaptada para prenderse de las ramas, la extremidad posterior del 'handicot', que se alimenta de insectos y raíces y de otros marsupiales australianos, estén todas configuradas de acuerdo con el mismo Tipo, todas provistas de los mismos huesos delgados, correspondientes al segundo y tercer dedo cubierto de la misma piel; de modo que, en conjunto, semejan ser un solo dedo provisto de dos garras. A pesar de la semejanza del plan de organización, las extremidades de los animales mencionados se utilizan para cumplir funciones tan diferentes como apenas pueden ser imaginadas".

En los juicios citados, DARWIN (1859), destaca con suma claridad uno de los hallazgos fundamentales de la Morfología Comparada o Tipología, es decir, la diferencia entre elementos estructurales y elementos biológico-funcionales, o sea, la independencia de las características homologables propias del Tipo Organizacional, con respecto a las coincidencias o conformidades estructurales-funcionales, análogas. Este prin-

cipio de independencia es uno de los pilares fundamentales de la Tipología o Morfología Comparada (REMANE, 1956).

Bajo el influjo de la citada obra de HAECKEL (1868) y con fundamento en la teoría de la Evolución de DARWIN, surgió una nueva disciplina biológica: la Filogenética, cuyo objetivo ha sido desde entonces conocer la transformación diacrónica de los organismos. Dado que el registro de fósiles es incompleto, desde su comienzo se ha valido de los resultados de la Morfología Comparada (Tipología), de la Sistemática, y de otras ciencias, tales como la Biogeografía y, en particular, de la Paleontología y de la Estratigrafía y más recientemente, de la Citología, la Ecología, la Bioquímica y la Fitoquímica, entre otras disciplinas.

Sin embargo, como se dijo, desde los tiempos de HAECKEL, paradójicamente, los diferentes autores que se han ocupado de la Filogenética, han tratado de cuestionar la investigación morfológica comparada o tipológica. Resulta paradójico por cuanto, al comienzo, los filogenetistas se limitaron a trastocar en términos genealógicos los hallazgos de la investigación morfológica. Así HAECKEL trastrocó Sistemática por Filogenética; afinidad morfológica, por consanguinidad; metamorfosis por desarrollo ancestral; serie sistemática gradual, por serie de ancestros; tipo organizacional o de ensamblaje, por forma ancestral, como lo anota NAEF, citado por REMANE (1956).

Ya se ha mencionado en este trabajo cuál era la opinión del propio DARWIN sobre los hallazgos de la Tipología y de qué manera dicha opinión contradice la de sus continuadores y epígonos del pasado y del presente siglo. ¿Pero cómo explicar el surgimiento de esta confusa situación que se ha prolongado hasta nuestros días?

En primer lugar, tenemos que señalar que el Sistema Natural había hecho ver de qué manera dentro de la diversidad de los organismos se esconden grados de mayor o menor afinidad, o como se decía por entonces, un orden escalonado. Pero en aquella época (mediados del siglo XIX), tal orden escalonado, no se lo relacionaba de alguna manera con exigencias impuestas por el medio ambiente, o con las fluctuaciones de éstas, a lo largo del tiempo, sino únicamente con calidades o propiedades al interior de los sistemas vivientes. ¿Cómo se explicaba entonces, la existencia de ese orden? Algunos pensadores de la época (primera mitad del siglo pasado) supusieron encontrar una explicación, recurriendo a las "Ideas" de PLATON, con lo cual dejaban el campo estric-

tamente científico y se embarcaban en el de la reflexión filosófica*. Detrás de cada tipo morfológico estaría una "idea", o "arquetipo": los "tipos" no serían otra cosa que corporizaciones del mundo de las ideas, expresables en diversidades de formas individuales; pero el método de trabajo continuó siendo rigurosamente empírico, como el de los morfólogos de la época predarwiniana, quienes entendían el planteamiento anterior como "explicación filosófica" de los resultados obtenidos merced a la aplicación del método morfológico comparativo que, por lo demás, como se ha visto, no parte de entelequias sino del análisis minucioso de la realidad empírica. De allí que, como dice REMANE (1956), resulte desafortunada la denominación de "Morfología Idealista", la que se dio, y aún se sigue dando, aisladamente, en nuestros días, a la Morfología predarwiniana y sugiere (l.c.): "Se debería denominar 'Morfología pura', a la de esa época importante (época prefilogenética); 'Idealista' no era sino la superestructura que influyó profundamente en la filosofía natural de la época, mas no en el método de trabajo aplicado a la investigación". Más adelante REMANE (1956), refiriéndose al aporte de DARWIN, sobre este problema dice: "La importancia de la concepción evolucionista consistió en que la teoría sobre la Evolución biológica de DARWIN, por primera vez, dio una explicación "física" de las congruencias entre el orden del "Sistema Natural" y los Tipos de Organización y consideró la afinidad sistemática de las formas, como el resultado de un parentesco genealógico real, situando así, la explicación de los fenómenos morfológicos en el campo de la realidad natural asible...".

He aquí la tesis central de la Teoría de la Evolución de DARWIN (1859): "Todos los seres vivos están interrelacionados por un parentesco genealógico y se han diferenciado unos de otros, a lo largo de generaciones sucesivas, por la modificación de sus propiedades, bajo la dirección de la Selección Natural".

A la luz de la teoría darwiniana existen Tipos organizacionales o morfológicos por cuanto la diversidad de los organismos surgió por evolución. Es decir, los organismos están ligados unos con otros, por parentesco natural.

* Sin embargo, en trabajo reciente intitulado "El idealismo objetivo de Platón y su destino trágico", el filósofo ruso Losev, citado por Meyen (1982) demuestra que la "idea" de Platón, corresponde a la de una ley "nomos" subyacente a toda cosa y que los equivalentes modernos más próximos a la "idea" de Platón son los conceptos de "Ley" y reglas de derivación.

El objetivo de la Filogenética consiste en intentar reconstruir para casos concretos de organismos o grupos de organismos su recorrido genealógico, partiendo del postulado de que los cambios estructurales reales producidos a lo largo de ese recorrido, nadie pudo observarlos directamente. Otro factor que es necesario señalar, como lo apunta OSCHE (1973), consiste en que del enunciado general de la teoría de la evolución, no se puede derivar directamente métodos de trabajo o criterios operativos concretos que permitan reconstruir el devenir genealógico de organismo alguno.

Ya a mediados de este siglo HENNIG (1957) propuso sus ahora ampliamente conocidos principios para la reconstrucción de casos concretos de Filogenias, ampliados luego por el mismo autor en publicación póstuma (HENNIG, 1982). Inicialmente las ideas de este autor sólo se conocían en Alemania y particularmente entre los zoólogos. Apenas desde hace pocos años, han despertado interés entre los botánicos sistemáticos. Así BREMER y WANNTORP (1978) critican la demora en adoptar y aplicar los principios de HENNIG en la reconstrucción de la filogénesis de grupos concretos de plantas.

Por otro lado, CAMIN y SOKAL (1965) en el intento de mejorar la "objetividad" de los resultados que obtienen aplicando los principios de HENNIG en la reconstrucción de filogenias, han propuesto introducir procedimientos operativos iguales a los utilizados en la Taxonomía Numérica para determinar la secuencia de las ramificaciones de los cladogramas. Aunque SOKAL y SNEATH (1963) han afirmado enfáticamente que la Taxonomía Numérica no incluye entre sus metas la formulación de pronunciamientos filogenéticos, es decir, sobre la afinidad o parentesco real histórico de los grupos sometidos a estudio, CAMIN y SOKAL (1965), se preguntan si no sería posible diseñar técnicas que permitan deducir enunciados filogenéticos a partir de clasificaciones genéticas que no contienen de por sí dichos enunciados.

Los mismos autores (l.c.) proponen un procedimiento que combina el principio de HENNIG (1982), de distinguir para cada carácter diagnóstico del grupo en cuestión un estado ancestral o plesiomórfico y uno o varios estados sucesivamente derivados ("avanzados") o apomórficos, subentendiéndose que estos últimos resultan del proceso real de la Evolución (HENNIG 1982). Además, para simplificar el procedimiento y eludir las dificultades reales se parte, entre otros, del supuesto de conocer de antemano la dirección de las tendencias evolutivas de los

caracteres bajo estudio, que permite ordenarlas en secuencias evolutivas, es decir, del estado "primitivo" al estado más "avanzado". Se supone también que la evolución es irreversible y que el estado ancestral de un carácter dado surgió una sola vez en los taxa en consideración.

El propio HENNIG (1982) es consciente de las dificultades que entraña la aplicación de sus principios y reglas en el estudio de la filogénesis de grupos concretos. Entre las cinco preguntas que se formula en referencia a tales dificultades señala el problema de establecer las homologías, el de la filogénesis de cada característica (transformación diacrónica), el de la posibilidad de reversibilidad de la Evolución, el de la Convergencia de características debido a la adaptación y el del paralelismo evolutivo. Dentro del contexto de este trabajo interesa examinar a mayor espacio el primer interrogante, relacionado con el concepto de homología y que textualmente dice o se formula así (HENNIG, l.c.): "¿De qué manera se puede determinar cuáles características de varias especies deben considerarse como estados de transformación de una misma característica?".

La respuesta que HENNIG (1982) da a esta pregunta dice así: "mediante la determinación de homologías" entendiéndose por homólogo: "Varias características que se consideran como grados de transformación de un estado inicial, se denominan homólogas", y advierte que "bajo transformación hay que entender el proceso evolutivo histórico-real y no la de derivación formal de unas características de otras, en el sentido de la Morfología Idealista".

Como afirma REMANE (1956) ya desde los tiempos de DARWIN y HAECKEL es notoria la tendencia de los filogenetistas de elaborar su propia definición de homología: "Homólogas son estructuras de origen filogenético común". Pero esta definición que es la que más se utilizó en las últimas décadas como fue ya criticado por HERTWIG (citado por REMANE, 1956) y luego por SOKAL y SNEATH (1963), entre otros autores, conduce al círculo vicioso: "La homología se basa en el origen filogenético común, pero éste es demostrable con base en la homología".

Como puede verse al tenor de los textos de HENNIG (l.c.) citados aquí, la situación confusa perdura aún en nuestros días. La misma que ha impedido que la Filogenética valore y aproveche en mayor medida las contribuciones de la Morfología Comparada. En opinión del autor, el desenmascaramiento del Tipo Organizacional, proporciona la posibilidad de develar el patrón de organización de las subestructuras,

estructuras y aún del organismo total. En esto consiste, en opinión del autor, el aporte indirecto de la Morfología a la investigación filogenética. Como se explicó, el reconocimiento del tipo organizacional permite determinar cuáles son las coincidencias tipológicas u homologías, de lenta evolución y cuáles las analogías y convergencias de evolución más rápida. Como afirma FROEBE (1982) intentar devaluar este aporte calificándolo de "idealista" o "esencialista" (SATTLER, 1974) no solamente carece de sentido, sino —especialmente también desde este punto de vista— que es ciertamente absurdo.

Al hablar de las relaciones entre Morfología y Taxonomía ya se expuso de qué manera los enunciados de estas disciplinas son entre sí diferentes, aunque a través del proceso histórico se han enriquecido mutuamente. Sin embargo, la demanda de la filogenética en el sentido de que el sistema que establece la Taxonomía no sea solamente de índole clasificatoria u ordenatriz, sino que contenga enunciados filogenéticos, inferidos mediante comparación de organismos, implica que el sistema taxonómico tenga que continuar apoyándose en enunciados de la Morfología Comparada que, como se explicó, se concretan en el encajamiento del ensamblaje de las estructuras de un organismo (o subestructuras de un "órgano") dentro del diseño de un Tipo Organizacional (o de los Subtipos del Tipo organizacional).

Desde luego, el concepto de Tipo organizacional aquí expuesto resulta insatisfactorio para el filogenetista, quien busca inferir un modelo del organismo ancestral desaparecido, ojalá repleto de caracteres puntuales que le permitan, directamente, ordenar tales caracteres en series de transformación diacrónica y construir en seguida los cladogramas respectivos. Del mismo modo el concepto tipológico de homología le resulta insatisfactorio.

Por supuesto, nadie pretende afirmar que el establecimiento del Tipo organizacional y subsiguientemente de las homologías y de las series homológicas (en sentido tipológico) sea suficiente para reconstruir la Filogénesis (recorridos genealógicos), o que aquellas sean equiparables a ésta. Como afirma REMANE (1956) y OSCHER (1966) la reconstrucción de la Filogénesis implica también allegar criterios comparativos procedentes de otras disciplinas, tales como la Ecología, la Biogeografía, la Paleontología, la Citología, la Bioquímica, entre otras disciplinas.

Capítulo 2. Tipología y Evolución de las Inflorescencias

Uno de los capítulos de la Morfología Comparada de las plantas superiores que permaneció estancado durante siglos, fue sin duda, el de la Morfología Comparada o Tipología de las inflorescencias, no obstante el interés que reviste la comprensión global de estos sistemas para la Fisiología, la Ecología, la Sistemática y la Filogénesis. Ya CROIZAT (1943) se quejaba de que los botánicos de su época se interesaban solamente en los grupos aislados de flores y de que los sistemáticos se habían acostumbrado a visualizar como tales, solamente dichas agrupaciones; las cuales, de acuerdo con su apariencia, se describían como cimas, espigas, espiguillas, racimos, umbelas, corimbos, panojas, etc. CROIZAT (1943) agregaba "considero que se continúa dando demasiada importancia al aspecto descriptivo de la Morfología general; pienso que esto se debe al subordinamiento a patrones mentales, que aunque válidos en la época de Linneo, han muerto para la ciencia moderna".

En síntesis CROIZAT (l.c.) plantea la necesidad de superar el nivel descriptivo en el tratamiento de las inflorescencias y de elevarlo al nivel interpretativo, mediante la elaboración de conceptos generales, aplicables luego a la práctica de la Sistemática o de la Filogenética.

PARKIN (1914) fue quizás el primero en vincular al concepto de inflorescencia el eje central que soporta los agrupamientos florales, cuando introdujo el concepto de "Inflorescencia intercalar". He aquí su planteamiento textual: "In this paper a new term is introduced for that kind of flowercluster, the main axis of which continues to grow vegetatively after emitting the flowers. The name intercalary is proposed for this" Como lo comenta CROIZAT (loc. cit.), tal planteamiento podría dar pie a pensar que PARKIN (1914) había ya vislumbrado la necesidad de someter las inflorescencias a estudio interpretativo dinámico, en el sentido ya expuesto. Desafortunadamente, esto no era así, ya que a renglón seguido añade: "It seems futile to quibble over the question whether the inflorescence means the mode of floral branching or the flower group in itself. Custom has sanctioned the latter meaning". O sea que con la frase final recae en la concepción que limita el conocimiento

de las inflorescencias al nivel descriptivo que se pensaba superado por este autor.

Fue menester que transcurrieran varias décadas, para que se produjera realmente el cambio, y con él, el paso definitivo al nivel interpretativo dinámico de que hablara CROIZAT, (l.c.). La aparición de la obra de TROLL (1950, 1964, 1969a) señala con toda nitidez la superación del nivel meramente descriptivo en el estudio de las Inflorescencias, mediante la aplicación del método tipológico o comparativo.

Consciente de la importancia práctica de la Fitogeografía o Morfología descriptiva de las formas de agrupación de las flores y, por consiguiente, de los sistemas de ramificación subyacentes, en particular, para la propia Morfología, como también para la Fisiología, la Botánica Sistemática y la Evolución, TROLL (1964) se dio en primer lugar, a la tarea de revisar y precisar la terminología descriptiva creada a lo largo de dos siglos, en particular del Siglo XIX.

TROLL (loc. cit.), no solamente logró este objetivo en cuanto clarificó y precisó conceptos de tanto uso en la práctica de Botánica Descriptiva como panícula, racimo, espiga, umbela, corimbo, antela, tirso, entre otros, sino que reconstruyó las interrelaciones naturales (tipológicas) entre uno y otro concepto, es decir, las homologías; y cuando quiera que vio la necesidad de acuñar nuevos conceptos y términos, para mayor claridad, en referencia a formas de agrupaciones florales que no cabían dentro de la terminología disponible, procedió a hacerlo y creó conceptos tales como batrioide, estaquioide, anteloide, esciadoide, cimoide, entre otros, que ahora se usan en las diagnosis y descripciones corrientes de la Botánica Sistemática.

Por otro lado, TROLL (1950) ya en su trabajo: "Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region Krautiger Pflanzen", había sentado las bases para una nueva concepción de las Inflorescencias; es decir, ya no limitada a las simples agrupaciones terminales de flores. De acuerdo con su nueva concepción habría que considerar a las inflorescencias como sistemas de elementos axiales, florales, foliares y vegetativos. Para designar tales sistemas TROLL (l.c.) retomó el término *sinflorescencia* que había sido acuñado por GOEBEL (1931), aunque con un significado totalmente diferente.

TROLL (l.c.) pensó además poder diferenciar dos Tipos de patrones de ensamblaje de los elementos mencionados, dentro del sistema: El

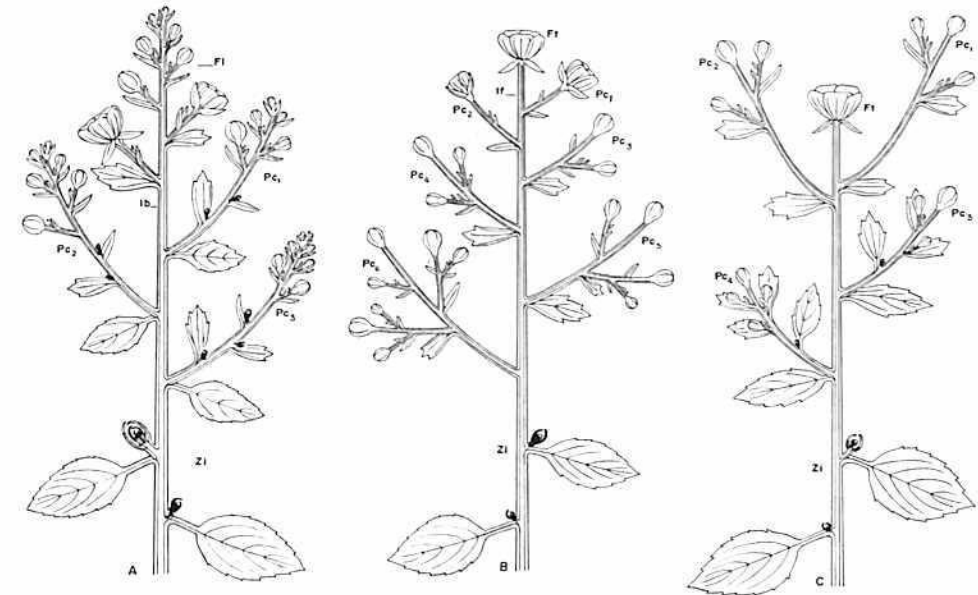


FIGURA 1. Representación esquemática de los tipos de organización politélico y monotélico de sinflorescencias. A, sinflorescencia politélica; B, sinflorescencia monotélica basitónica; C, sinflorescencia monotélica acrotónica. F1, florescencia; Ft, flor terminal; Ib, internodio basal; If, internodio final; Pc, paracladios; Pc₁ Pc_n, paracladios; los subíndices indican el orden de aparición de los paracladios; Zi, zona de inhibición (Tomado de TROLL 1956).

Tipo *politélico*, (Fig. 1a) en el cual las flores culminan en ejes de segundo orden en adelante y el *monotélico* (Figs. 1B y C) en el cual el eje de primer orden o principal y todos los demás ejes, cualquiera que sea su orden de ramificación, culminan, en una *flor terminal*. De modo que si la sinflorescencia, en un caso particular dado, constase de un solo eje, ese eje único culminaría ya en una flor terminal. De allí el término *monotélico*, para designar tales sistemas. En contraste, los sistemas *politélicos* siempre constan de más de un eje. De ahí el término *politélico*.

En el sector distal del eje principal de los sistemas *politélicos* las flores culminan siempre ejes de segundo orden, por lo cual se configura una zona o región bien diferente de la sinflorescencia a la cual TROLL (loc. cit.) denominó *florescencia* (Figs. 1A, F1).

Además del eje principal, la sinflorescencia presenta ejes laterales o ramificaciones a los cuales TROLL (l.c.) llamó "Bereicherungstriebe"

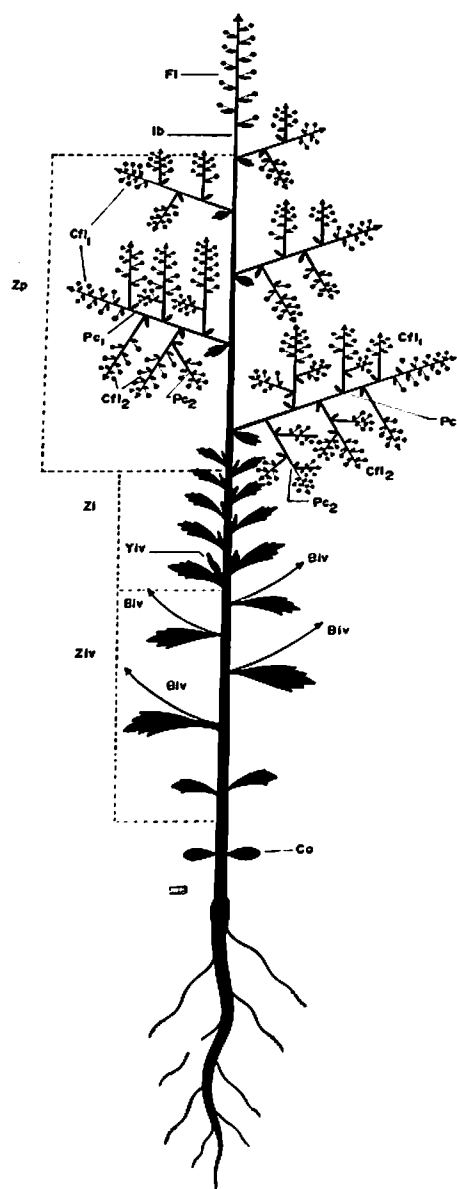


FIGURA 2. Representación esquemática de la sinflorescencia politélica y el hipotagma respectivo. Biv, brote de innovación; Cfl, coflorescencia; Cfl₁, coflorescencia de primer orden; Cfl₂, coflorescencia de segundo orden; Co, cotiledones; Fl, florescencia; Ib, internodio basal; Pc₁, paracládios de primer orden; Pc₂, paracládios de segundo orden; Yiv, yemas de innovación; Zi, zona de inhibición; Zp, zona paracládica.

o *Paracládios de refuerzo*, (Fig. 1A, B, C), en cuanto enriquecen el número de flores de la sinflorescencia y, en particular, con el objeto de diferenciarlos de los *paracládios estériles* que al menos inicialmente no forman flores, y de los que tienen capacidad de innovar todo el sistema, en el mismo período vegetativo o en el siguiente, llamados también *brotos* o *vástagos de innovación*, (Fig. 2). Las yemas que producen los brotes reciben el nombre de *yemas de innovación*. En muchos casos, las yemas de innovación situadas inmediatamente por debajo de los paracládios de refuerzo permanecen indefinidamente en estado de reposo, mientras las situadas en la base se desarrollan siempre; muchas veces, inclusive, en el mismo período vegetativo en que lo hace el brote madre. Se dice, entonces, que los brotes de innovación presentan desarrollo *siléptico*. Por el contrario, cuando el desarrollo ocurre en el período vegetativo siguiente, se le denomina *asiléptico*. (Fig. 10A). En las Monocotiledóneas acontece con frecuencia que brotes de renuevo pertenecientes a generaciones (órdenes de ramificación) sucesivas, se desarrollan en sucesión rápida, durante el mismo período vegetativo, es decir, uno tras otro, (Fig. 3, 10B). Tal comportamiento se describe como desarrollo *siléptico-iterativo*.

Ya se ha visto cómo de acuerdo con los planteamientos de TROLL, los distintos elementos del sistema (sinflorescencia), se ordenan a lo largo del eje principal, no al azar, sino de acuerdo con regularidades fácilmente visualizables, tanto en las sinflorescencias monotélicas como en las politélicas; al punto que se puede establecer una *zonación* a lo largo del eje principal de la base al ápice o viceversa.

En la sinflorescencia monotélica encontramos las siguientes *zonas*: (TROLL, prefería llamarlas regiones). La *flor terminal* más el internodio que le antecede, llamado también *internodio final* (If, Fig. 4); la *zona antoparacládica* o de inserción de los paracládios de refuerzo, la *zona de inhibición*, donde se encuentran las yemas que permanecen en estado de reposo y, finalmente, la *zona de innovación* donde se hallan las yemas que al desarrollarse configuran los llamados *brotos* o *vástagos de innovación*. Estas dos últimas zonas conforman la infraestructura o *hipotagma*, más acentuadamente vegetativa, del sistema (Figs. 2 y 4).

En la sinflorescencia politélica encontramos las zonas siguientes: la florescencia separada de la subsiguiente por un internodio que a veces se alarga, denominado el *internodio basal*, la *zona antoparacládica*, la *zona de inhibición* y la *zona de innovación* (Fig. 2).

Los paracladios de las sinflorescencias monotécicas culminan, al igual que el eje principal, en una flor terminal y su respectivo internodio final; por debajo de estos elementos se encuentra la zona paracládica y el hipotagma, una y otra de segundo orden (Fig. 1B y C). De modo que puede decirse que cada paracladio repite la zonación del eje principal. Sin embargo, en la medida en que los paracladios estén más cercanos al ápice de la sinflorescencia, no solamente disminuyen en longitud sino también en número y orden de ramificación (Fig. 1B).

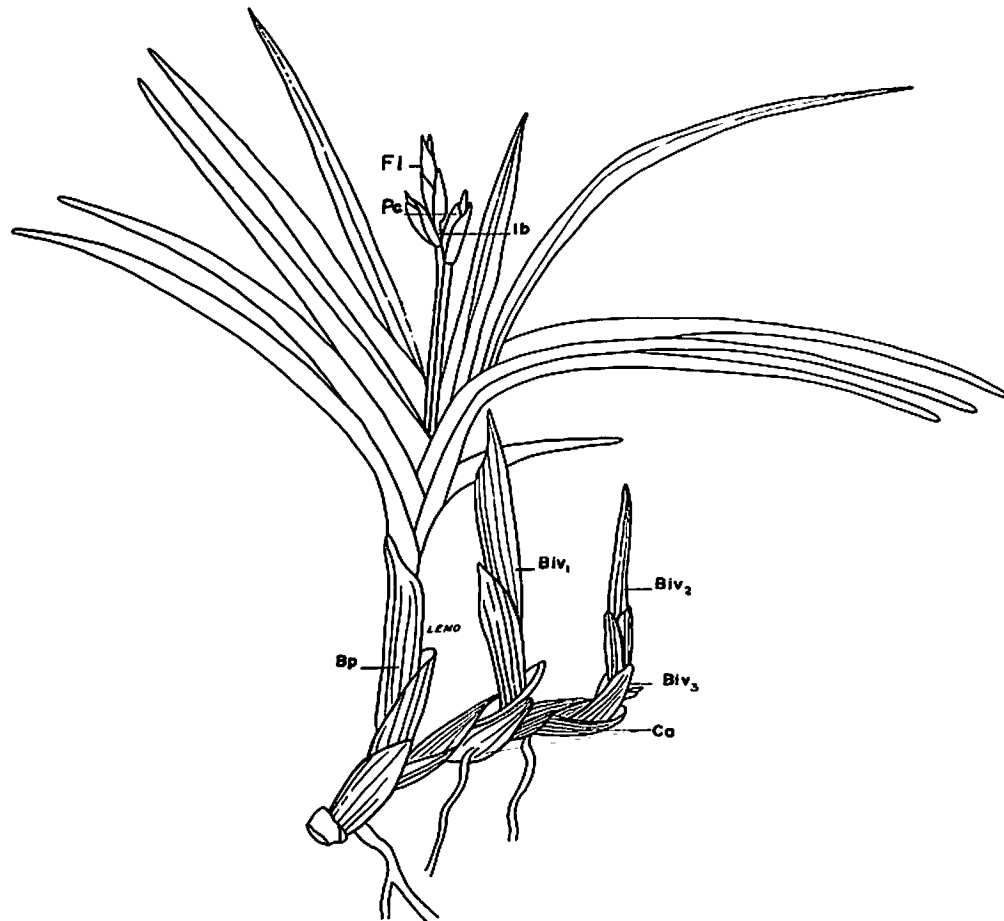


FIGURA 3. *Carex tristicha*. Ejemplo del rizoma simpodial iterativo siléptico de una planta monocotiledónea. Todos los vástagos ortótropos son iguales entre sí. Biv₁, Biv₂, Biv₃ brotes de innovación; Bp, brote principal; Ca, catafilos; Fl, florescencia; Ib, internodio basal; Pc, paracladio.

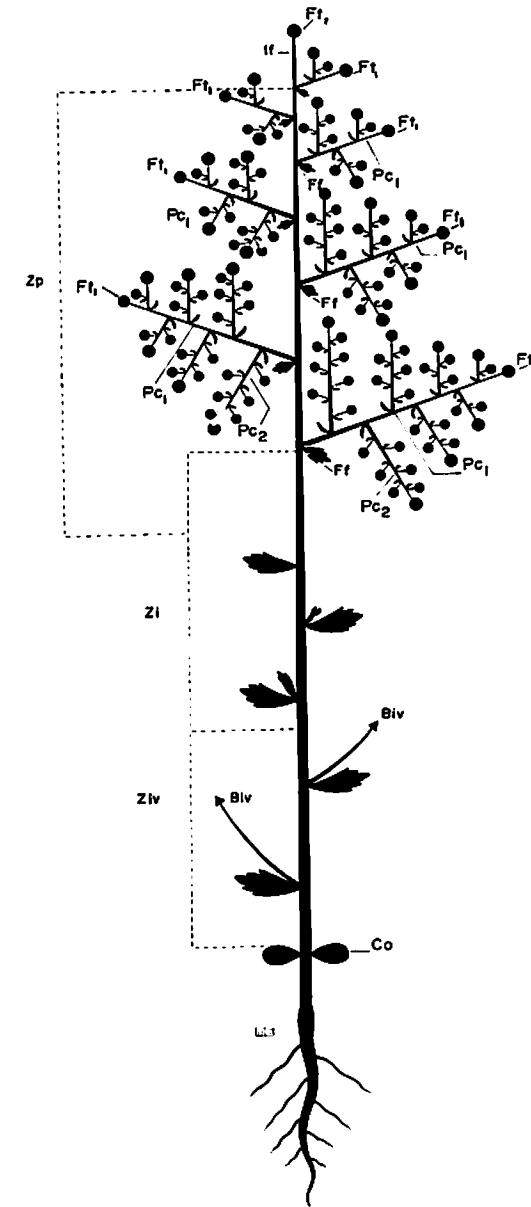


FIGURA 4. Representación esquemática de la sinflorescencia monotécica y el respectivo hipotagma. Biv, brote de innovación; Co, cotiledones; F, forofilos; Ft, flor terminal del eje principal; Ft₁, flores terminales de paracladios de primer orden; If, internodio final; Pc₁, paracladios de primer orden; Pc₂, paracladios de segundo orden; Zi, zona de inhibición; Ziv, zona de innovación; Zp, zona paracládica.

Los paracladios de las sinflorescencias politélicas terminan, como el eje principal, en florescencias de segundo orden o *coflorescencias*. Por debajo de las coflorescencias se encuentran las zonas paracládicas y la hipotagma, ambas de segundo orden. Con la restricción ya mencionada, los paracladios repiten la zonación del eje principal (Fig. 1A).

1. Las formaciones foliares en la sinflorescencia

A las deformaciones ya expuestas, en la práctica de la Botánica Descriptiva y, en particular, de la Taxonomía, se puede añadir la de limitar el concepto de Inflorescencia a las agregaciones finales de flores desprovistas de hojas de sustentación o *forofilos* de aspecto vegetativo o frondoso. Cuando quiera que hojas (forofilos) de aspecto vegetativo sustenten agrupaciones de flores o flores individuales, se dejaba de considerarlas como inflorescencias y se prefería describirlas, por ejemplo, como "flores en racimos axilares", o "flores axilares solitarias". Parecía pues, que la condición "sine qua non" para considerar que exista una inflorescencia fuese la presencia de hojas transformadas en hipsofilos, o brácteas, o su ausencia total. En todo caso, de acuerdo con la antigua práctica, la "inflorescencia" debería ser visualizable de un solo golpe, esto es diferenciable, a simple vista de la parte vegetativa, provista de hojas (forofilos) frondosas. Así lo considera, entre otros, PARKIN (1914) en su contribución, considerada por muchos como tratado clásico sobre la morfología, clasificación y filogénesis de las inflorescencias, cuando dice: "Inflorescences come to be formed by the production or segregation of flowers apart of the foliage".

Esta visión de las inflorescencias predominó desde los comienzos de la Botánica Descriptiva hasta la mitad del siglo XX. Aún el propio GOEBEL (1931), maestro de TROLL, diferenciaba entre vástagos floríferos e inflorescencia, según estén o no presentes órganos foliares frondosos.

TROLL (l.c.) en sus trabajos sobre Morfología comparada de las inflorescencias imprime un vuelco total a la concepción a la cual se ha venido aludiendo. Para este autor las Inflorescencias son "sistemas caulinares al servicio de la formación de flores y, en tal medida, modificados". El que los forofilos (órganos foliares de sustentación) tengan o no carácter frondoso, no es lo crucial, puesto que éstos no son otra cosa que *hipsofilos laminares*, en cuanto constan solamente de la lámina foliar, y

entre este comportamiento y el de los *forofilos bracteosos*, homologables también a hipsofilos, suelen presentarse toda una serie de transiciones, según lo demostrado por el mismo autor (TROLL, 1950).

Por consiguiente, concluye TROLL (1964), los llamados "brotes floríferos" de GOEBEL y de otros autores, son también inflorescencias, o más precisamente, *inflorescencias frondosas*. En contraste, aquellas que llevan forofilos bracteosos, son *inflorescencias bracteosas*, así, los forofilos estén conformados tanto por la base foliar o hipofilo, como por el limbo o epifilo, fuertemente reducido. De modo que lo que TROLL destaca y enfatiza es la existencia de una serie completa de transiciones entre la configuración de una hoja totalmente "vegetativa" (nomofilo), y una bráctea, así ésta se presente en extremo reducida: fenómeno que ya había sido observado, descrito e interpretado por GOETHE (1790) en su famosa contribución "Versuch einer Erklärung der Metamorphosen der Pflanzen", que marca el comienzo de la Tipología o Morfología Comparada de las plantas.

Como se sabe, de acuerdo con el criterio de continuidad (véase p. 18), la presencia de comportamientos transicionales en la configuración de dos órganos o estructuras de forma diferente, permite considerar *homólogos* a dichos órganos o estructuras; y si pertenecen al mismo organismo, *homónomas*, como es en el caso que nos ocupa. Por la misma razón, desde el punto de vista estrictamente morfológico, resultaría artificial condicionar el concepto de inflorescencia a la ausencia de forofilos frondosos, como había venido ocurriendo, desde hace varios siglos atrás, en la práctica de la Botánica Descriptiva y de la Sistemática.

2. Los antocladios

También para GOEBEL (1931), como se ha mencionado, el concepto de Inflorescencia va ligado a la transformación de las hojas vegetativas o nomofilos en hipsofilos o a su desaparición total. Solamente cuando uno u otro de estos fenómenos ocurre, se da la diferenciación de la región floreciente de la planta de la parte puramente vegetativa, es decir, desprovista de flores; condición necesaria, a la vez, para poder denominar a la primera "inflorescencia".

Para referirse a los numerosos casos de plantas anuales en los cuales esta condición no se presenta y flores individuales o conjuntos de flores

brotan de las axilas de hojas vegetativas, GOEBEL utiliza la frase descriptiva: "planta floreciente" y la frase "brote floreciente", cuando se trata simplemente de brotes de innovación florecidos, de una planta perenne. Advierte, sin embargo, a renglón seguido, que entre planta o brote floreciente, de una parte, e inflorescencia, de otra parte, no existe una diferencia tajante, puesto que en la realidad pueden interrelacionarse una y otra a través de una serie completa de transiciones.

En cambio, llama poderosamente la atención de GOEBEL (loc. cit.) la consideración de aquellas plantas y/o brotes en los cuales se presentan sistemas de ramificación, tales que sectores vegetativos provistos de nomofilos frondosos, pertenecientes a diferentes generaciones, producidos durante un mismo período vegetativo, están alternativamente interrumpidos por sectores reproductivos, es decir, flores o inflorescencias. O sea, sistemas simpodiales surgidos en un mismo período vegetativo de la forma: VF(I) ... VF(I) ... VF(I), en donde V sector vegetativo, F flor terminal, I inflorescencia (Fig. 5); diferentes desde luego, a las llamadas inflorescencias intercalares que ocurren en plantas (o brotes) redivivos, que como se vió, son sistemas monopodiales, en los cuales la formación de flores no implica la suspensión del crecimiento vegetativo.

A los sistemas de ramificación que reúnan las condiciones expuestas GOEBEL (1931) les aplicó el nombre de *antocladios*. TROLL (1950, 1969) por su parte, concede asimismo, gran atención e interés a los sistemas que GOEBEL (loc. cit.) denominara antocladios, aunque advierte sobre la necesidad de precisar este concepto y de redefinirlo desde el punto de vista tipológico. Al respecto considera TROLL (loc. cit.) que los antocladios individuales no son otra cosa que paracladios de refuerzo frondosos, ramificados simpodialmente. Según el mismo autor, puede además considerarse que el conjunto de antocladios de un brote o de una planta hapaxanta, configuran el sector superior del hipotagma, homologable, por consiguiente, a la zona de paracladios fértiles (o de refuerzo) de la sinflorescencia, la cual con el objeto de distinguirla de los casos corrientes, podría denominarse *zona antocladiol*.

Con base en el análisis tipológico anterior, TROLL (l.c.) concluye que no existe razón para contraponer los antocladios a las inflorescencias, mucho menos al concepto de sinflorescencia. Las plantas (o brotes) antocladias son simplemente plantas cuyas sinflorescencias presentan paracladios de arquitectura peculiar.

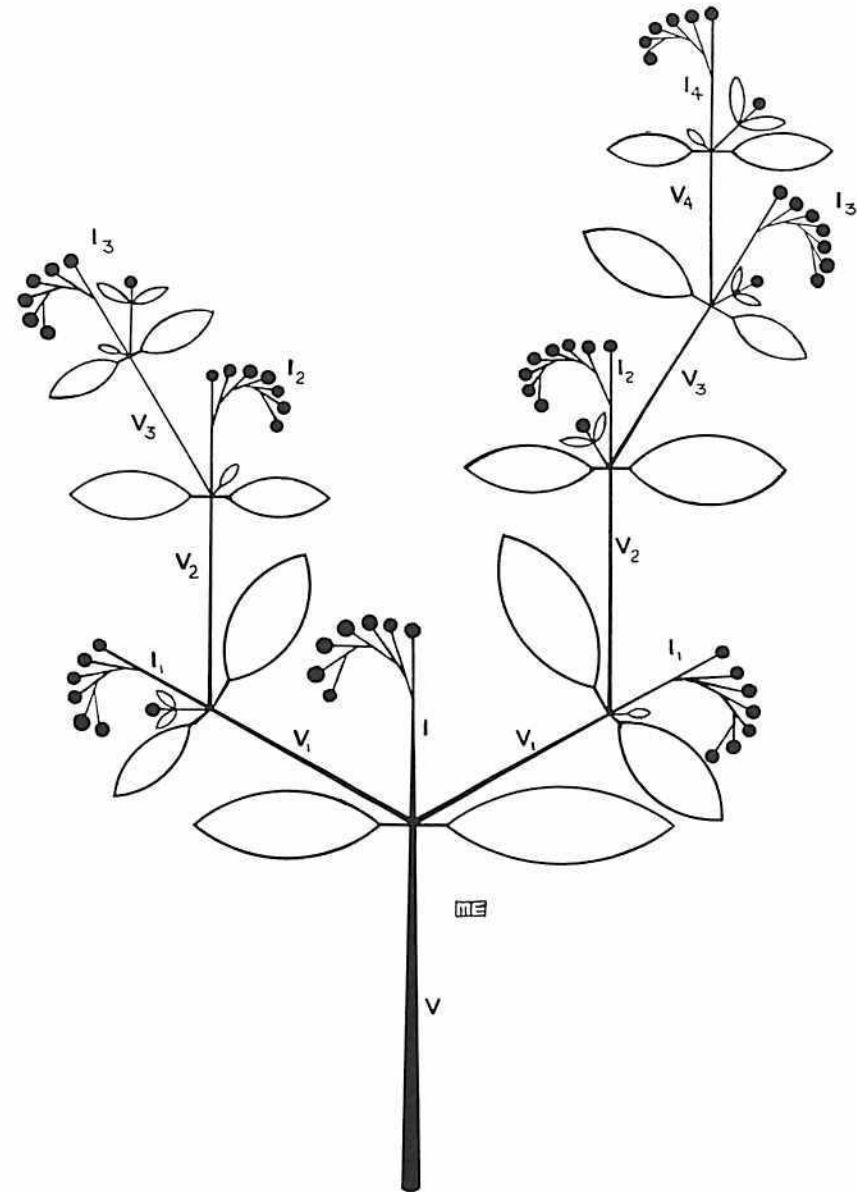


FIGURA 5. Representación esquemática de un brote de *Salpinga secunda*. Los brotes de innovación de diferente orden de ramificación aparecen concatenados simpodialmente. Cada brote termina en un cimoide. En esta obra se denominan antocladioides a los sistemas de brotes floríferos que presentan esta organización. $I_1 \dots I_n$ inflorescencias de diferente orden; $V_1 \dots V_n$ sectores vegetativos de diferente orden.

Finalmente, puesto que la arquitectura de la sinflorescencia y de los respectivos paracladios difiere según se trate del tipo monotélico o del tipo politélico, TROLL (l.c.) establece la diferencia entre antocladios monotélicos y antocladios politélicos. Por lo demás, GOEBEL y, en particular, TROLL no consideran como antocladios a los sistemas simpodiales que surgen de los procesos de innovación vegetativa, así tengan el carácter de iterativos (véase p. 33), por no pertenecer a la región sinflorescencial sino al hipotagma o región puramente vegetativa.

3. La truncación

Poco tiempo después de que TROLL (1950) estableciera los dos tipos organizacionales de las sinflorescencias, el monotélico y el politélico, se encontraron cada vez más casos en los cuales sinflorescencias monotélicas no presentaban la flor terminal; y en otros casos, también la región distal de la sinflorescencia había desaparecido. Los ejemplos aumentaban en la medida que se ampliaba el espectro de las familias o géneros cuyas inflorescencias se sometían a estudio riguroso. TROLL (1969a) llamó *sinflorescencias truncadas* a las que presentaban el fenómeno señalado y *truncación* al proceso que las originaba.

En general, se distinguieron dos clases de procesos, a saber: a) rudimentación únicamente de la flor terminal (Fig. 6) y b) rudimentación de los paracladios distales junto con la flor terminal. (Fig. 7). En el primer caso, el primordio de la flor terminal o no alcanza a formarse o desaparece tempranamente y, en el segundo, los primordios de los paracladios distales y de la flor terminal se rudimentizan y desaparecen. En este último caso se observa frecuentemente cierta tendencia a la reactivación vegetativa del meristemo apical. Este comportamiento, en cierta forma, constituye la transición hacia la *proliferación*.

En uno y otro caso, según TROLL (1969a), se puede continuar hablando de sinflorescencias monotélicas, puesto que, en primer lugar, los paracladios que, por regla general, repiten la arquitectura de la sinflorescencia, conservan el carácter monotélico, así haya ocurrido el fenómeno de la truncación; en segundo lugar, si se comparan las formas afectadas de truncación con otras cercanamente afines, se puede constatar la ocurrencia de formas de transición entre aquellas y las que presentan sinflorescencias completas. Además, se conocen casos en los cuales, en una misma especie, la flor terminal de la sinflorescencia está a veces

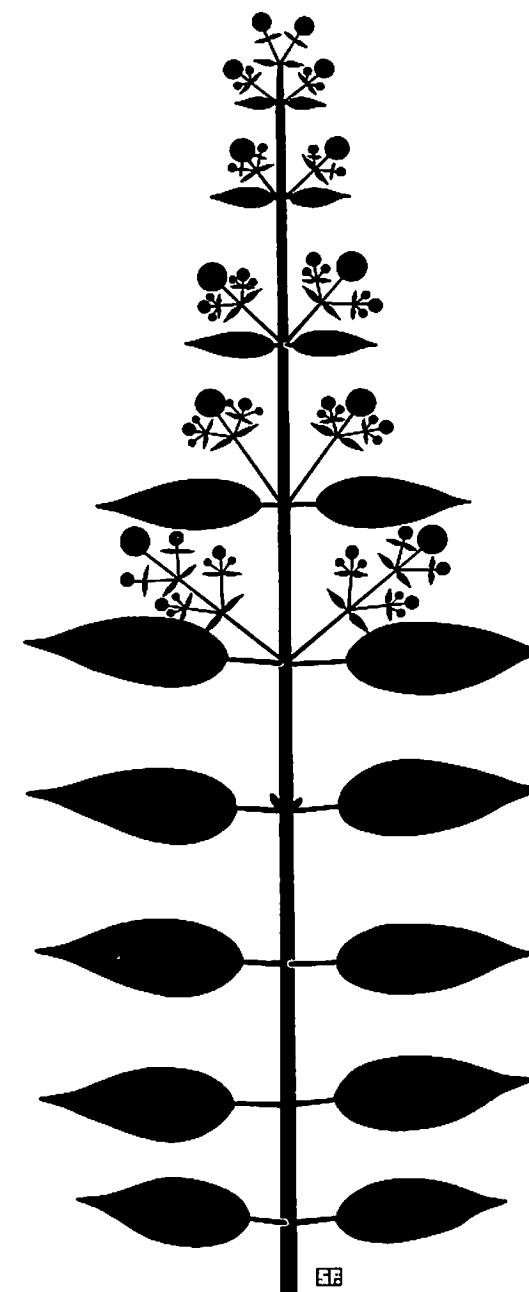


FIGURA 6. Representación esquemática de un paracladio proximal de *Ernestia adenotricha*, cuya flor terminal no está presente (truncación).

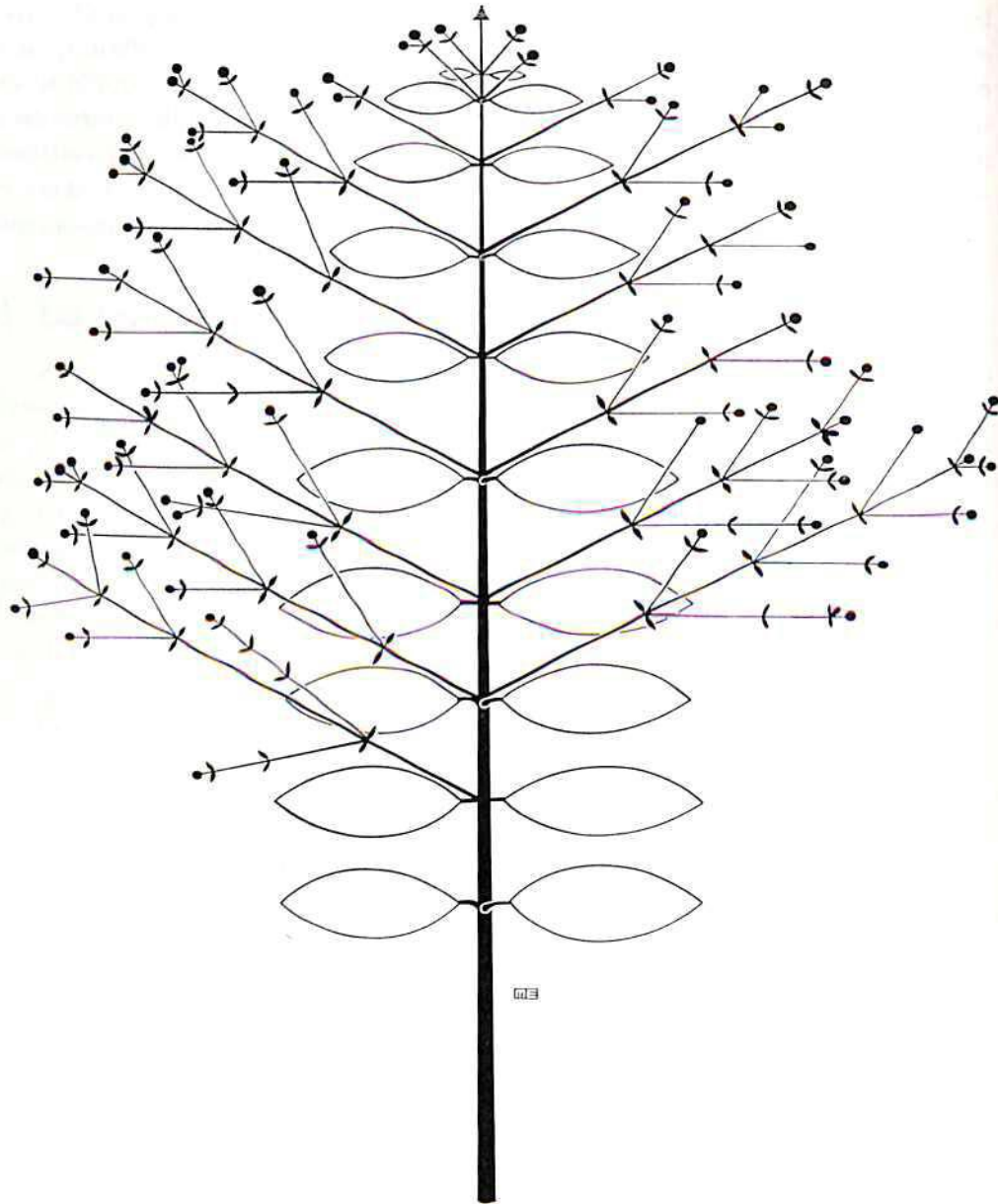


FIGURA 7. Representación esquemática de la sinflorescencia de *Nepsera aquatica*. Tanto la flor terminal como los paracladios más cercanos al ápice, tienden a desaparecer; a veces, desaparecen totalmente. En este último caso, se observa la tendencia a la reactivación vegetativa del meristemo apical.

presente y a veces no. Se trata de las sinflorescencias que TROLL (1964) denominara *anfotéricas*.

De todos modos, el hallazgo del fenómeno de la truncación, abrió la posibilidad de interrelacionar tipológicamente las sinflorescencias monotélicas con las politélicas. En su informe a la Academia de Ciencias y Literatura de Maguncia, TROLL (1969b) admite la derivación de las sinflorescencias politélicas de las monotélicas, cuando dice: "Da sich die Polytelie von Monotelie ableitet, braucht es nich Wunder zu nehmen, wenn in vershiedenen, sonst polytelen Familien vereinzelt noch monotelter Gattungen auftreten". Ya para entonces el estudio de las sinflorescencias de *Gleditschia triacanthos* (TROLL, 1961) había conducido al hallazgo sorpresivo de flores terminales, tanto en las inflorescencias masculinas como en las femeninas. Con ello se abrió la posibilidad de derivar de formas de arquitectura monotélica las sinflorescencias politélicas, predominantes en la familia de las *Caesalpinaceae*, a la cual pertenece el género *Gleditschia*.

4. Proliferación

El fenómeno de la *proliferación* afecta tanto a las sinflorescencias monotélicas como a las politélicas. Consiste en que el meristema apical del eje principal deja de formar flores transitoriamente y reasume la actividad vegetativa plenamente. TROLL (1960), de acuerdo con el momento en que ocurra, distingue entre *proliferación temprana* y *proliferación tardía*. Esta última ocurre solamente en sinflorescencias politélicas y consiste en el retorno del meristema apical de la florescencia principal a la condición vegetativa. El fenómeno está siempre ligado a la presencia de brácteas (forofilos bracteosos) en la florescencia (Fig. 8).

La proliferación temprana puede ocurrir tanto en sinflorescencias monotélicas como politélicas y en unas y otras produce transformaciones profundas. En las politélicas el tránsito al crecimiento proliferativo del meristema apical ocurre antes que el meristema apical forme la florescencia principal, con lo cual se produce la truncación de la sinflorescencia. En las monotélicas dicho cambio sucede antes que el meristema apical forme la flor terminal. En ambos casos, el meristema apical reasume y continúa el crecimiento vegetativo, es decir, la formación de nuevos sectores del eje principal, de nomofilos y de yemas vegetativas (Fig. 9).

La proliferación temprana de la sinflorescencia politélica suele inducir la diferenciación de la zona de paracladios fértiles en dos subzonas o regiones; una proximal en la cual los paracladios presentan hipotagma y otra distal en la cual los paracladios aparecen reducidos a las coflorescencias. En este último caso, las coflorescencias, vistas en conjunto, parecen simular una florescencia principal; por lo cual, TROLL (1967),



FIGURA 8. Proliferación de la inflorescencia, respectivamente infructescencia de *Ananas sativa*. Después de que el meristemo apical del eje principal de la inflorescencia originó la florescencia, recobró su actividad vegetativa y formó una nueva roseta de nomofilos.



FIGURA 9. *Sarauia omichlophila*. Obsérvese la proliferación del eje principal.

denominó a la región distal, así configurada, *pseudoflorescencia*, y a la región paracládica proximal, *hipotagma especial*. Para distinguir a los paracladios individuales de una y otra zona, el mismo autor, propuso designar a los de la región proximal "Langparakladien", *macroparacladios* y "Kurzparakladien", *braquiparacladios* a los de la región distal.

Con mucha frecuencia ocurre el fenómeno de la proliferación en las plantas leñosas, ya se trate de lianas, árboles o arbustos, tanto en la forma de proliferación temprana como de proliferación tardía. También es frecuente la proliferación entre las Monocotiledóneas, tanto arborescentes como herbáceas. MORA (1960) estudió la proliferación de las sinflorescencias de *Cyperus papyrus* y *Carex digitata*, entre las Cyperaceae. TROLL (1962) clarificó la arquitectura y estudió la proliferación de las sinflorescencias de *Chlorophytum comosum*. En este mismo caso la proliferación es tardía. Desde luego, en las Monocotiledoneae ocurre también con frecuencia proliferación temprana de las sinflorescencias.

La proliferación de los brotes de *Carex digitata* merece especial mención por cuanto al igual que en otras Monocotiledóneas y Dicotiledóneas el fenómeno ocurre precozmente, esto es, antes de que el meristema apical haya comenzado a formar siquiera la región paracládica de la sinflorescencia (MORA, 1960). El meristema apical después de haber formado el hipotagma (zona de innovación) continúa su actividad vegetativa y origina una serie de nomofilos en cuyas axilas aparecerán luego brotes floríferos homogéneos, totalmente desprovistos de órganos vegetativos, a manera de braquiblastos, homologables a sinflorescencias completas. Esto último por cuanto al igual que en otras especies del subgénero *Eucarex*, en las cuales la sinflorescencia ocupa posición terminal y el rizoma se ramifica simpodialmente, la florescencia está conformada por flores masculinas y los paracladios por flores femeninas, procedentes de espículas de último orden, cuyo eje se reduce y finalmente desaparece. Esto comprueba además que, en efecto, se trata de sinflorescencias completas, de posición lateral y que la proliferación ocurrió antes de que el meristema terminal comenzara a formar los primordios de los paracladios y de la florescencia, por lo cual ya se ve que los efectos fueron más profundos que en la proliferación temprana. (Fig. 10D).

Para referirse a este tipo de proliferación, frecuente en otros géneros de Cyperaceae y de Monocotiledóneas, en general, se propone aquí denominarla *proliferación precoz*. Su ocurrencia está relacionada con la for-

mación de numerosos nomofilos y con la fuerte promoción del desarrollo de los brotes de innovación que inhibe el del eje principal, de acuerdo con la *relación hipotagma/sinflorescencia* verificada por MORA (1960).

5. Los brotes floríferos de las plantas leñosas

El *fanerocormo* o armazón estructural básico de los fanerófitos, a diferencia del *criptocormo* (armazón estructural básico de los criptofitos) forma y mantiene las partes perennes y las yemas de innovación por encima de la superficie del suelo, a mayor o menor distancia.

En los fanerófitos de las regiones con estaciones contrastantes o bien definidas, la continuidad del crecimiento se asegura por medio de los llamados *brotes anuales*, los cuales, de acuerdo con TROLL (1966)



FIGURA 10. Organización del brote principal de especies de *Carex*: *C. péndula*, *C. tristicha*, *C. columanthus* y *C. digitata*. Mientras las tres primeras especies mencionadas presentan sinflorescencias terminales, *C. digitata* posee sinflorescencias laterales, debido a la ocurrencia de proliferación precoz. Biv, brote de innovación; Ct, catafilos; F, forofilo; Fl, florescencia; H₁, hojas primera serie; H₂, hojas segunda serie; If, internodio final; Pc, paracladio; Sfl₁ Sfl_n, sinflorescencias laterales; Yiv, yemas de innovación.

serían homólogos a los brotes de renuevo de las plantas herbáceas perennes (Stauden). Tal homología se establece con base en la serie de transiciones entre el criptocormo y el fanerocormo. Este último predomina y alcanza alto grado de diversidad en los trópicos, mientras los criptocormos abundan en las zonas templadas de la tierra, con estaciones claramente definidas.



FIGURA 11. Primordio de la sinflorescencia de *Carex péndula*. Obsérvese el alargamiento y gran tamaño de los meristemos terminales, en forma de cúpulas, tanto de la florescencia como de los paracladios. La aparición de los primordios florales de la espiga terminal masculina (florescencia) precede a la de los primordios florales de las dos espigas femeninas laterales (paracladios). El primordio floral aparece primero como una protuberancia esférica en cuya base, poco a poco, se hace visible el primordio de la bráctea tectriz en forma de un abultamiento semi-anular.

La homología entre los brotes de renuevo de los criptofitos y los brotes anuales de los fanerofitos tiene gran significado para la comprensión tipológica de las inflorescencias de las plantas leñosas, aún de aquellas de las regiones tropicales, en donde, si bien no se presentan estaciones anuales, sí ocurren alternativamente períodos de lluvias y de sequía, concatenados en ciclos, los cuales se reflejan en los procesos de renovación vegetativa y floral de las plantas, como habremos de verlo, más adelante.

Como es bien sabido, en los sistemas de ramificación vegetativa de las plantas leñosas se distinguen, según el tamaño y grado de ramificación, brotes largos o *macroblastos* y brotes cortos o *braquiblastos*. Estos últimos surgen en las axilas foliares de los macroblastos. En los árboles de las zonas templadas la floración se restringe a los braquiblastos en tanto que los macroblastos nunca florecen.

La eclosión y desarrollo vegetativo de los braquiblastos en las zonas templadas puede ser total o parcialmente sincrónica con el de los macroblastos. Sin embargo, la floración se circunscribe a los braquiblastos procedentes de botones pertenecientes al sector del macroblasto desarrollado durante el año anterior, mientras el macroblasto, propiamente dicho, no florece y su ápice se mantiene en estado vegetativo. Puede también suceder que solamente florezca el braquiblasto terminal, que continúa el crecimiento del eje principal en la misma dirección, mientras los braquiblastos laterales permanecen en estado vegetativo. En las plantas tropicales estas relaciones son mucho más variables y complejas.

En primera instancia, tales relaciones dependen de la arquitectura de los brotes floríferos, es decir, de que sean del tipo *holocáulo*, *antocáulo*, *antoblasto*, *antocladio*, *antocladioide*, entre otros, como se verá en el capítulo siguiente.

6. Evolución de las inflorescencias

Varios autores han escrito ensayos sobre las posibles rutas evolutivas que condujeron a la diversificación de las inflorescencias a partir de formas consideradas como ancestrales. Los autores que se han ocupado y ocupan del tema, se apartan en el señalamiento de la forma "más primitiva" y, por consiguiente, en las rutas y procesos de transformación responsables de tal diversificación. Al respecto, cabe señalar que las

contribuciones más coherentes son aquellas que se apoyan, consciente o inconscientemente, en el método morfológico comparativo. Entre éstas merecen destacarse las de LINK (1798), ROEPER (1826), WIDLER (1843, 1878), CELAKOVSKY (1892), PARKIN (1914), PILGER (1922) y más recientemente las de SELL (1969, 1976, 1981) y WEBERLING (1981, 1985).

LINK (loc. cit.), fue quizás el primero en destacar las diferentes secuencias observables en la apertura y maduración de las flores de una misma inflorescencia, en intentar establecer interrelaciones entre tales secuencias y en utilizarlas como criterio de clasificación de las inflorescencias. ROEPER (l.c.) perfeccionó el sistema de LINK y distinguió entre *inflorescencias definidas e indefinidas*. WYDLER (loc. cit.) fue uno de los más notables estudiosos de las inflorescencias en el Siglo XIX y las clasificó en *racemosas, paniculadas y cimosas*.

HOFMEISTER (1868) y EICHLER (1875) fueron los primeros en reconocer la no existencia de características "naturales" contundentes que apoyasen la agrupación de las inflorescencias en cimosas y en racemosas. EICHLER (1875) dividió las inflorescencias en inflorescencias de tipo *botrítico* y de tipo *cimoso*. Pertenecen al primero cuando el número de los ejes secundarios formados a partir de un eje principal es indeterminado; por lo general, el eje principal es indefinido y los ejes secundarios no son equiparables al principal. Son del tipo cimoso cuando el número de los ejes secundarios es definido, por lo general 2 ó 1, el eje principal termina en una flor, en muchos casos, y los ejes secundarios son equiparables al eje principal. EICHLER (loc. cit.) es consciente de las deficiencias que llevan consigo estas definiciones y rechaza la confiabilidad del criterio: presencia o ausencia de la flor terminal del eje principal para separar uno u otro tipo. De allí que advierta: las inflorescencias cimosas y botríticas no son diferenciables con precisión, la una puede transformarse en la otra. EICHLER (loc. cit.) introdujo también la clasificación en *inflorescencias simples e inflorescencias compuestas* que habría de ser luego abandonada.

SAINT-HILAIRE (1840) fue quizá quien primero sugirió la posibilidad de derivar todas las inflorescencias a partir de ramas frondosas que culminen en flores terminales. CELAKOVSKY (1892), de otra parte, propuso la panícula como el tipo más generalizado de inflores-

cencia, desde donde podrían derivarse todas las formas de inflorescencias cimosas o racemosas, mediante procesos de reducción.

Probablemente, las ideas de PARKIN (1914) son las que han tenido mayor aceptación y difusión acerca de la evolución de las inflorescencias, al menos en la primera mitad del presente siglo. Al igual que SAINT-HILAIRE (l.c.), PARKIN sugiere que la inflorescencia más primitiva estaría representada por un brote folioso terminado en una flor. Como argumento principal aduce la presencia de tales brotes con flores terminales sencillas en géneros y familias de plantas considerados, por diferentes razones, primitivos. Entre otros géneros, menciona: *Magnolia, Liriodendron, Calycanthus, Paeonia, Trollius, Adonis, Rubus, Rosa*. A partir de tal brote evolucionarían todos los tipos de inflorescencias, y las llamadas "flores axilares solitarias".

Por otra parte, PARKIN (loc. cit.) distingue dos clases principales de agrupaciones de flores "flower clusters", a las que denomina apical e intercalar, respectivamente. Las *inflorescencias apicales* son las que se forman en el extremo de los brotes y comprenden las formas cimosas y racemosas. Las *inflorescencias intercalares* son aquellas en las cuales el eje principal, después de emitir numerosas flores laterales, continúa el crecimiento vegetativo apical; de modo que el conjunto floral queda inserto sobre el eje en medio de dos conjuntos de hojas frondosas.

Según PARKIN (loc. cit.) las inflorescencias apicales surgirían mediante la aparición de nuevas flores en los contornos de la flor terminal de todo el sistema. En cambio, las inflorescencias intercalares serían el resultado de la pérdida del follaje y del acortamiento de los entrenudos de un conjunto de ejes laterales que culminan en flores terminales. En seguida, PARKIN, (l.c.) describe los procesos de transformaciones que, a partir del brote folioso con flor terminal solitaria ancestral darían lugar a las inflorescencias cimosas y racemosas, así como a las inflorescencias intercalares.

PILGER (1922) no está de acuerdo con la idea de PARKIN de derivar todas las formas de las inflorescencias a partir de un brote folioso con flor terminal. Al respecto arguye que las flores solitarias terminales no son frecuentes en las plantas leñosas y raras veces se dan casos en los cuales plantas monocaulas terminan en flores solitarias, a la manera del género *Cycas*.

Añade PILGER (l.c.) que de ordinario en las *Angiospermae* leñosas y en las *Coniferae* el eje principal no culmina en una flor o en una inflorescencia, sino que, por el contrario, son las ramificaciones secundarias de diferente orden las que producen flores.

Para PILGER (l.c.) el tipo más general estaría representado por un sistema de ramificaciones cortas, congestionadas, que después de producir hojas frondosas, terminarían en una flor. Tales sistemas serían los precursores de las inflorescencias propiamente dichas y coincidirían con lo que sucede en el género *Chamaecyparis*. Desde luego, tales sistemas no se presentan entre las *Angiospermae* recientes.

Del modelo general propuesto por PILGER (loc. cit.), se derivarían brotes provistos de hojas normales en su parte inferior cuyo tamaño y vigor desciende acropetalmente, con o sin ramificaciones; seguirían hacia el ápice brotes ramificados, cuya longitud y grado de ramificación disminuye paulatinamente y cuyas hojas también se transforman poco a poco en hipsofilos. Tanto el eje principal como las ramificaciones de todos los órdenes terminarían en una flor.

TAKHTAJAN (1959) se adhiere a los puntos de vista de PARKIN (l. c.) y destaca el carácter de sistemas especializados en la polinización de las inflorescencias.

MARESQUELLE (1971) y SELL (1976, 1981) hacen énfasis en el papel crucial que correspondería a los procesos de racemización, homogeneización y truncación en la evolución de las inflorescencias. De acuerdo con los mismos autores la *racemización* consiste en la inversión del sentido de floración (MARESQUELLE, loc. cit.), el cual se supone originalmente descendente (basipetal, centrífugo). La *truncación* impide que el meristema apical se transforme en el de una flor y pueda así, o suspender su actividad u originar flores laterales hasta su total agotamiento. El proceso de racemización conduce al proceso de la *homogeneización* que consiste en la pérdida del carácter vegetativo de las ramificaciones superiores de la inflorescencia (purificación). Este proceso antecedería a la truncación. Siguiendo el pensamiento de los autores nombrados, tendríamos que la truncación, por una parte, conduce a la producción indefinida de flores o de inflorescencias laterales y por otra parte, al

fenómeno de la proliferación. Este último es el responsable de la configuración de sistemas monopodiales. En el primer caso (truncación) el ápice se debilita, mientras que en el segundo (proliferación) recobra gran vitalidad. En razón de los efectos contradictorios de la truncación SELL (l.c.) considera ambiguo el término de truncación, en el sentido de TROLL (1964-1969).

La homogeneización se debe, según SELL (1976) a la aparición de disyunciones morfológicas entre la parte distal de la inflorescencia con ramificaciones superiores homogéneas (región homocládica) y la parte proximal con ramificaciones inferiores no afectados por la racemización y homogeneización (región heterocládica). Por otra parte, de acuerdo con el mismo autor, la panícula representa la estructura más simple posible, ya que su tipo de ramificación concuerda con el de la región vegetativa. Es decir, las ramificaciones de diferente orden aparecen y se desarrollan acropetalmente, por lo cual las inferiores son más vigorosas y cada brote terminal tiene la prioridad sobre cualquier brote lateral.

SELL, (1981) considera además que la panícula bracteoso-frondosa es la forma más antigua de las inflorescencias. A partir de ella mediante los procesos de racemización, homogeneización y truncación aparece el racimo, al cual se debe considerar como la inflorescencia fundamental, no por cuanto a partir de ella sea posible derivar los diferentes tipos de inflorescencias, sino porque representaría la culminación del proceso de evolución de las estructuras inflorescenciales. La evolución de la panícula al racimo habría ocurrido separadamente en las diferentes familias de *Angiospermae* lo que explicaría por qué razón se encuentran con tanta frecuencia, en casi todas ellas (SELL, 1981). La panícula, a la vez resultaría, según el mismo autor, (l.c.) de la floralización de un sistema en sí ya racemoso, en el cual los brotes terminales dominan sobre los laterales.

WEBERLING (1985) comparte las ideas de PARKIN (1914) sobre todo en cuanto que al principio de la evolución de las inflorescencias existió una flor terminal solitaria sobre un brote vegetativo fondoso; poco a poco, surgieron flores laterales en las axilas de las hojas más cercanas al ápice.

Al final del capítulo siguiente el autor expone sus puntos de vista sobre la evolución de las inflorescencias.

Capítulo 3. Nuevos conceptos sobre la organización y Evolución de los brotes floríferos de las Angiospermas

A continuación se presentan, a manera de un marco de referencia general, los resultados de las investigaciones del autor sobre la organización de los brotes floríferos de las *Angiospermae*, llevadas a cabo, ya sea en el propio hábitat de las plantas (selvas tropicales, llanuras, bosques andinos, bosques altoandinos, páramos de Colombia, Ecuador y Costa Rica; en el Jardín Botánico de Bogotá y en el Herbario del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, en Bogotá).

Dada la inmensa complejidad del tema y el vasto trabajo de verificación de las predicciones derivables de las tesis aquí expuestas en los grupos de *Angiospermae* aún no estudiados, el autor no pretende presentar los resultados alcanzados, como algo completo y acabado. Por el contrario, lo que más bien se busca con su publicación, es someterlos a la crítica y verificación por parte de la comunidad de botánicos empeñados en dilucidar los problemas inherentes a la arquitectura global de las *Angiospermae* (herbáceas, arbustivas o arbóreas) y sus transformaciones, en el espacio y en el tiempo, bajo el enfoque tipológico-dinámico y sobre todo fundamentalmente diferente del meramente descriptivo. Así mismo, se busca contribuir a despertar interés entre los jóvenes biólogos, en particular de los países tropicales, por los estudios morfológicos comparados o tipológicos, tan estrechamente interrelacionados con los fisiológicos, ecológicos, morfofisiológicos sistemáticos y evolutivos.

Contribuyó también a la decisión de publicarlos en el contexto de esta obra, el interés que despertó su presentación, por parte del autor, en los "Kolloquien" de Profesores y Estudiantes de los Institutos de Botánica Sistemática de las Universidades de Heidelberg y Aquisgrán, en Alemania, reflejado en las discusiones que se suscitaron en los mencionados certámenes, a raíz de su exposición.

El autor aspira poder complementar este estudio con nuevos trabajos especiales referentes a los brotes floríferos de otras familias de *Angiospermae*, diferentes a aquellas en cuyo estudio se apoyan los conceptos centrales que conforman el marco teórico general, sobre la organización

y diferenciación funcional de los vástagos floríferos de las *Angiospermae*, que se exponen en este capítulo.

1. Modelos de Organización de los brotes floríferos

a. Los Holocáulos

Estudios morfológicos llevados a cabo por el autor, sobre las formas de ramificación, tanto de la región vegetativa como de las inflorescencias, en referencia especial con *Angiospermae* tropicales arbóreas, arbustivas y herbáceas pertenecientes, entre otras familias, a las *Melastomataceae*, *Araliaceae*, *Bignoniaceae*, *Compositae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Gramineae*, *Bromeliaceae*, *Scheuzeriaceae*, muestran que el modelo organizacional más general del brote florífero de las *Angiospermae* está representado por aquellas estirpes arbóreas, en las cuales los vástagos terminan en sinflorescencias monotélicas frondosas, en el sentido de TROLL (1950, 1964), cuyo patrón general de ramificación es la panícula y cuyos paracladios pueden ser de las modalidades siguientes: a) paracladios completamente vegetativos o "estériles", en cuanto no llevan flores por atrofiamiento, o éstas aparecerán en el período vegetativo siguiente; b) paracladios parcialmente vegetativos, en cuanto que además de la zona distal fértil, presentan extensa infraestructura vegetativa, con o sin yemas de innovación activas de segundo orden presentes; c) paracladios totalmente fértiles, por lo general, correspondientes a la región distal apical de la sinflorescencia o *antotagma*. Los paracladios totalmente vegetativos estériles pueden ocurrir a distinta altura, excluida la antotagma. Por lo general, los *forofilos* u hojas de sustentación de los paracladios de primer orden proximales parcialmente vegetativos (hipotagma) presentan carácter frondoso, mientras los distales totalmente fértiles (antotagma), son bracteosos o pueden faltar por completo. La misma situación ocurre en los paracladios individuales que, como se sabe, repiten la arquitectura del eje principal (Figs. 12 y 13).

En conjunto, son sistemas con amplia capacidad de innovación, policárpicos, perennes y autótrofos, para los cuales se propone aquí el nombre de *holocáulos*.

a.1 Racemización, truncación y homogeneización de la región distal de los holocáulos

Como es la regla, en los sistemas monotélicos, tanto el eje principal como los paracladios de diferente orden, culminan en flores terminales:

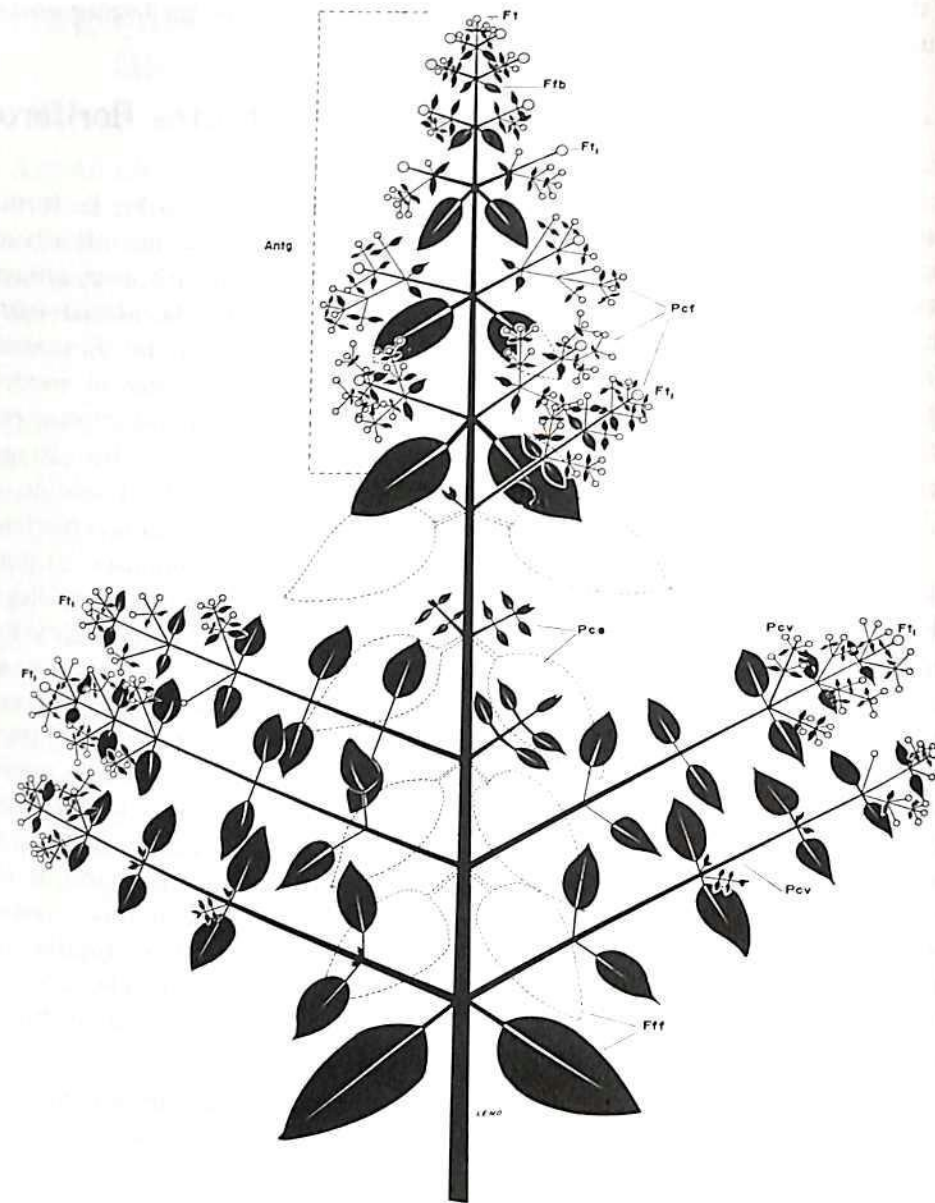


FIGURA 12. Representación esquemática de un holocáulo monotélico, paniculado, frondoso de *Ernestia adenotricha*. Antg, antotagma; F, forofilo; Fb, forofilo bracteoso; Ff, forofilo frondoso; Ft₁, flor terminal de los paracladios de primer orden; Pce, paracladios "estériles"; Pcf, paracladios fértiles; Pcv, paracladios parcialmente vegetativos.



FIGURA 13. Representación esquemática de un holocáulo monotélico paniculado de *Ernestia* sp. Las yemas vegetativas que producirán paracladios estériles se encuentran en el mayor número de nudos de la sinflorescencia. Únicamente en la región distal (antotagma) desaparecen las yemas vegetativas. Antg, antotagma; Ft, flor terminal; Ft₁, flor terminal de los paracladios; Pce, paracladios estériles.

sin embargo, contrariando la regla general de los sistemas monotélicos, no siempre en los holocáulos la flor terminal con la cual culmina el eje principal, precede en su desarrollo a las flores laterales. En algunos casos, inclusive, las flores terminales de los paracladios se desarrollan cuanto más tarde, cuanto más bajo sea el grado de ramificación que presenten y más próximas se hallen de la flor terminal del eje principal, (Fig. 14), lo cual produce ya cierto grado de racemización de las ramificaciones (paracladios) distales. Esta tendencia configurativa conduce al surgimiento de holocáulos en los cuales las flores de la región distal (antotagma), incluyendo la flor terminal de todo el sistema, se retardan en su desarrollo, aunque siempre estén presentes (Fig. 14). En otros casos puede ocurrir que paracladios estériles o puramente vegetativos, ocurran relativamente cerca al ápice de la sinflorescencia (Fig. 15). Tales paracladios reanudan su crecimiento tan pronto desaparece la flor terminal y las flores de la región distal, o sea en el período vegetativo siguiente. En estos casos, la formación de nomofilos de aspecto y tama-

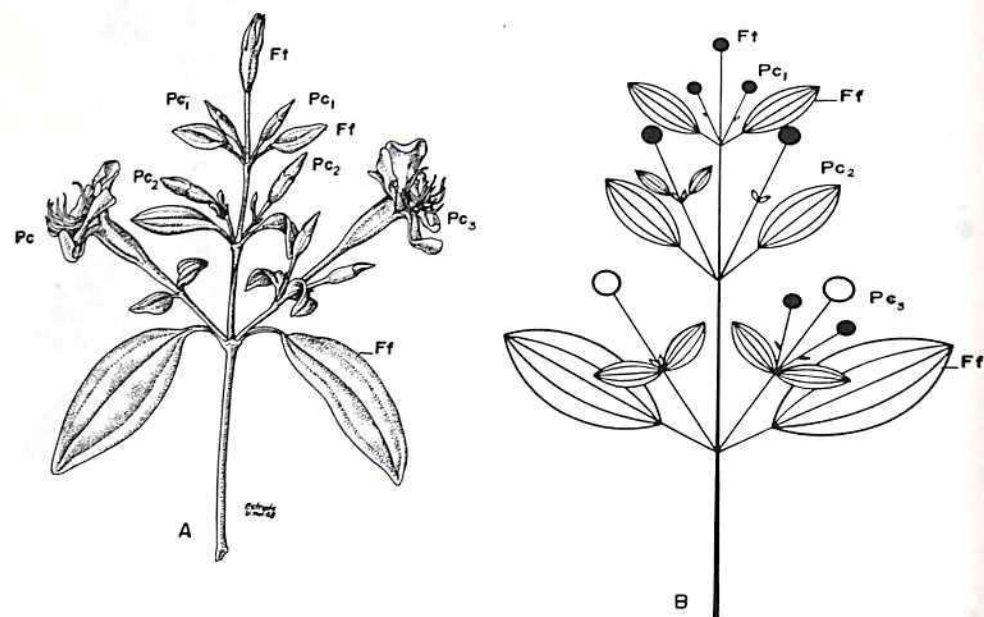


FIGURA 14. Región distal del holocáulo de *Monochaetum myrtoideum*. A, dibujo al natural: Obsérvese la promoción del desarrollo de las flores del nudo más inferior, el retardamiento del desarrollo de las flores de los nudos más superiores e inclusive de la flor terminal. B, representación esquemática. F, forofilos; Ft, flor terminal; Pc₁...Pc₃, paracladios.

ño igual a los de la región vegetativa, puede extenderse hasta el propio ápice de la sinflorescencia o suspenderse en la región distal. Al extremo de esta misma tendencia, se presentan casos en los cuales el punto vegetativo del eje principal del holocáulo suspende su actividad y deja además de formar la flor terminal, produciéndose finalmente el fenómeno de la truncación (TROLL, 1964, Figs. 7, 16).

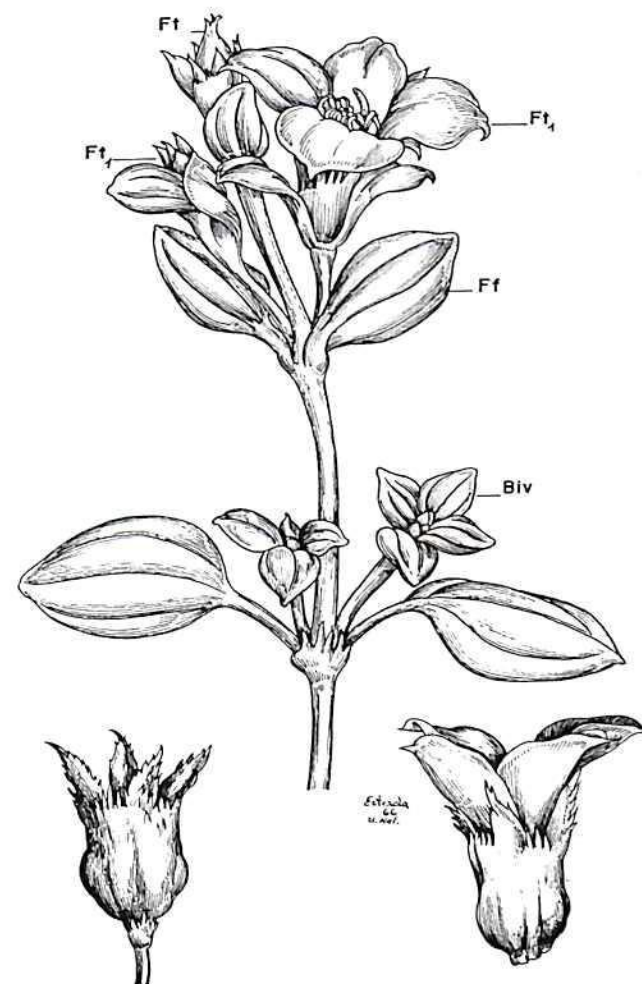


FIGURA 15. Región distal del holocáulo de *Chaetolepis microphylla*. Obsérvese la presencia de brotes vegetativos juveniles en la región distal del holocáulo y el retardamiento del desarrollo de la flor terminal. Biv, brote de innovación; F, forofilo; Ft, flor terminal; Ft₁, flor terminal de los paracladios.

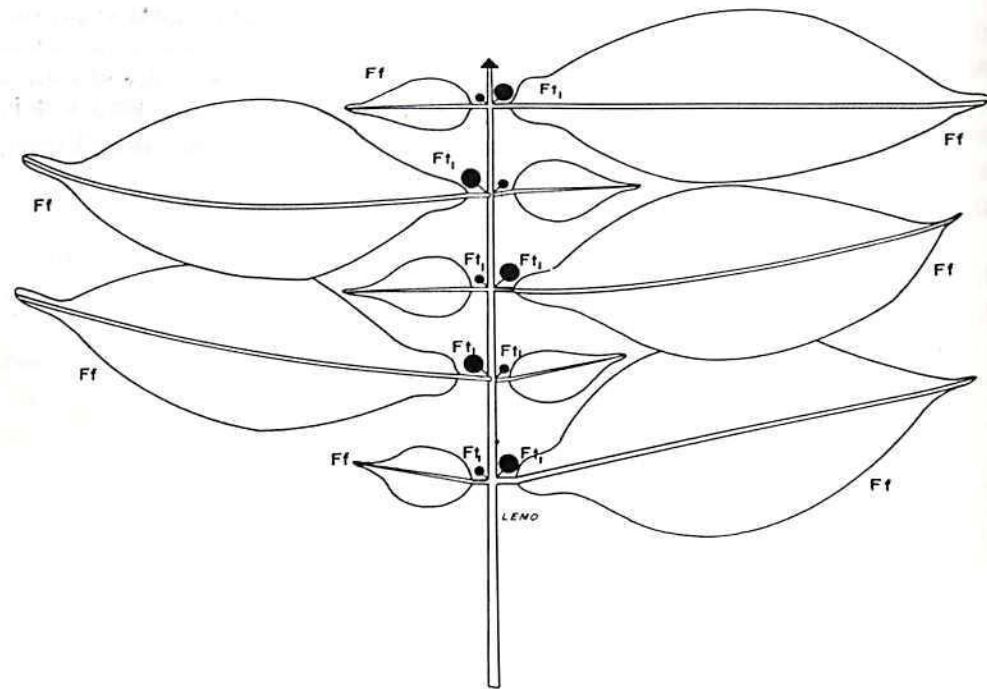


FIGURA 16. Representación esquemática del holocáulo de *Maieta guianensis*. El meristemo apical del eje principal no forma flor terminal y se presenta el fenómeno de truncación. F, forofilos; Ft₁, flores terminales de los paraclados.

La desaparición de la flor terminal acentúa la tendencia a la homogeneización y al emparejamiento del tamaño y grado de ramificación de los paraclados de la región distal o de toda la sinflorescencia (Figs. 7, 16).

Según nuestras observaciones, las *Angiospermae* con brotes floríferos holocáulicos prefieren hábitats con luz abundante durante todo el año y alta humedad relativa del aire. Los holocáulos son frecuentes en los biotipos arbóreo y arbustivo. Experimentos realizados en el Jardín Botánico de Bogotá mostraron que cuando se mantienen plantas, por ejemplo, de *Meriania speciosa* con vástagos floríferos holocáulicos bajo condiciones de iluminación deficiente, no ocurre floración, mientras las plantas-testigo que crecieron bajo condiciones de iluminación abundante florecieron de acuerdo con el ritmo fenológico normal, es decir, propio de la especie.

Cuando las condiciones de luz son óptimas los antotagmas de los holocáulos maduros de un árbol dado, pueden florecer simultáneamente (Fig. 17).



FIGURA 17. *Tibouchina lepidota*. Árbol en floración. Los holocáulos maduros florecen simultáneamente.

a.2. Innovación de los holocáulos

La innovación de los holocáulos ocurre mediante la activación de los meristemos terminales de los paracladios totalmente vegetativos o "estériles" que, como se ha visto, pueden estar situados a diferentes alturas del brote, incluyendo las regiones más proximales o también las más distales. (Figs. 12, 13, 15). Puede también tener lugar por la reactivación de las yemas de renuevo axilares de los paracladios vegetativos o de los parcialmente vegetativos, una vez han madurado los frutos. En los trópicos del Nuevo Mundo esto sucede en plena época de lluvias.

Como quiera que en los holocáulos las yemas de renuevo pueden situarse a alturas diferentes dentro de la región paracládica de la sinflorescencia o dentro de la infraestructura de los paracladios, en ningún momento desaparece toda la sinflorescencia, o sea, aún después de la maduración y desprendimiento de los frutos. Por regla general, solamente desaparecen las flores y las subregiones bracteosas distales del eje principal y de los paracladios; o sea el antotagma principal y los antotagmas de segundo orden.

En el caso de los holocáulos basitónicos la innovación la cumplen las yemas vegetativas situadas en la infraestructura de los paracladios (Fig. 12, 13) proximales, mientras que en los acrotónicos tal función corresponde a reducido número de paracladios distales vegetativos (Fig. 15). En este último caso, el único sector precedero de la sinflorescencia (holocáulo) es la región florífera distal o antotagma.

a.3. Los holocáulos politélicos

La truncación o suspensión de la formación de la flor terminal, suscita cambios cualitativos profundos que implican la aparición de nuevas tendencias configurativas en el holocáulo, entre las cuales deben destacarse particularmente dos. Una de estas tendencias conduce al surgimiento de *holocáulos politélicos*, mientras la otra lleva a la aparición de brotes floríferos que aquí se designan como *antocáulos*. Una y otra tendencia surge a partir de holocáulos monotélicos basitónicos.

Los holocáulos politélicos aparecen cuando se suspende la formación de la flor terminal del eje principal. El meristemo apical aumenta de volumen y de superficie y en sucesión acropetal rápida origina nuevos primordios de flores, ejes laterales y sus respectivos forofilos hasta su



FIGURA 18. *Tecoma aestans*. Holocáulos politélico. Obsérvese la florescencia y el retardamiento del desarrollo de las flores de ésta con respecto a las de los paraclios.

total agotamiento (Figs. 11, 18). De tal modo que cuando se desarrollan los primordios florales, formados en sucesión rápida, en el sector distal del vástago florífero, las flores aparecen insertas directamente en el eje principal, culminando ejes de segundo grado. Estos ejes son siempre *homogéneos*, esto es, desprovistos de elementos vegetativos y de dimensiones y de grado de ramificación igual; en contraste con los paracladios fértiles (brotes de refuerzo) de la sinflorescencia que presentan mayores

dimensiones y superior grado de ramificación. Además como se vio (p. 31) uno y otro parámetro disminuyen acropetalmente, en cuanto su crecimiento suele experimentar promoción basitónica. En conjunto, se obtienen dos regiones, una proximal, o paracládica y otra distal homogénea, la florescencia, (TROLL, 1950, 1964) o antotagma de los holocáulos politélicos.

Las flores que conforman la florescencia o antotagma, se desarrollan siempre acropetalmente, suelen estar sustentadas por órganos foliares bracteosos o carecer por completo de dichos órganos (Fig. 18), en concordancia con lo que ocurre en muchos casos con las regiones distales homogéneas o antotagmas de los holocáulos monotélicos.

En los holocáulos monotélicos la truncación implica la supresión de la flor terminal del eje principal y la desactivación del meristema terminal. No así en los holocáulos politélicos en los cuales la no formación de la flor terminal implica el aumento de volumen y reactivación intensiva del meristema apical (Fig. 11). En los paracladios se repite este mismo comportamiento, y el resultado es la formación de florescencias de segundo orden o *coflorescencias* (TROLL, 1950, 1964), Siguiendo la terminología aquí propuesta, podría también designarse como *antotagmas de segundo orden*. Con ello se haría énfasis en que se trata de sectores distales altamente especializados en la producción de flores, homogéneos y comunes a todos los paracladios del holocáulo. La presencia de las coflorescencias determina que entre los paracladios de los holocáulos politélicos haya un mayor grado de emparejamiento o de homogeneización que entre los paracladios de los holocáulos monotélicos.

Tanto por el comportamiento del meristema apical como por la homogeneización parcial de los paracladios, los holocáulos politélicos vendrían a ocupar una posición intermedia entre los holocáulos y los antocáulos. En estos últimos, como se verá, la regresión a la condición vegetativa del meristema apical es total y siempre va acompañada de la especialización y homogeneización de los brotes floríferos laterales. La homogeneización se manifiesta en el emparejamiento en forma, tamaño y grado de especialización de los paracladios entre sí (Fig. 9).

a.4. Innovación de los holocáulos politélicos

La innovación de los holocáulos politélicos ocurre a partir de yemas de renuevo en reposo, situadas ya sea en el hipotagma de la sinflorescencia

o en los hipotagmas de los paracladios, generalmente, siempre presentes. En muchos casos, sin embargo, la innovación ocurre a partir de paracladios "estériles" o totalmente vegetativos situados a distinta altura de la sinflorescencia. Estos paracladios pueden desarrollarse manteniendo su condición completamente vegetativa por varios períodos de crecimiento, dando así lugar a macroblastos o florecer en el siguiente período vegetativo y originar braquiblastos. De modo que en lo fundamental, la innovación de los holocáulos politélicos concuerda con la de los monotélicos (Fig. 1 A-C).

Excepcionalmente, la innovación de los holocáulos politélicos tiene lugar mediante la proliferación del meristema apical el cual, en tales casos, después de formar flores y frutos recobra totalmente el impulso vegetativo (Fig. 8).

Por todo lo expuesto, pensamos que los holocáulos politélicos representan un subpatrón de organización derivable de holocáulo de organización monotélica. La diferencia más significativa consiste en la ampliación de los antotagmas del eje principal y de los paracladios de refuerzo, originando así la florescencia y las coflorescencias, respectivamente (Figs. 1, 2, 4).

b. Los antocáulos

Los antocáulos ocurren cuando el meristema apical, tras formar hojas normales o nomofilos y los meristemas de una serie de paracladios totalmente fértiles y homogéneos recobra totalmente el carácter vegetativo, con lo cual continúa indefinidamente el desarrollo del brote, o sea que tiene lugar el fenómeno de la proliferación, en el sentido de TROLL (1964). Primero se forma únicamente una nueva serie de nomofilos y luego series de nomofilos y paracladios (Figs. 9, 10, 19). Los nomofilos formados presentan siempre carácter frondoso.

Los antocáulos tienen su propia dinámica configurativa, la cual se expresa, en primer lugar, en la gran diversidad de los sistemas floríferos laterales, desprovistos, por lo general, de órganos vegetativos y homologables a sinflorescencias, paracladios, o flores terminales de paracladios, según se trate de *proliferación precoz, temprana o tardía*; en segundo lugar, en el mayor o menor retardamiento de la ontogénesis y desenvolvimiento de los sistemas floríferos laterales, ya se trate de sinflorescencias, paracladios o flores terminales de paracladios. El retardamiento del desarrollo de estos sistemas depende, a la vez, de la mayor o menor intensidad del

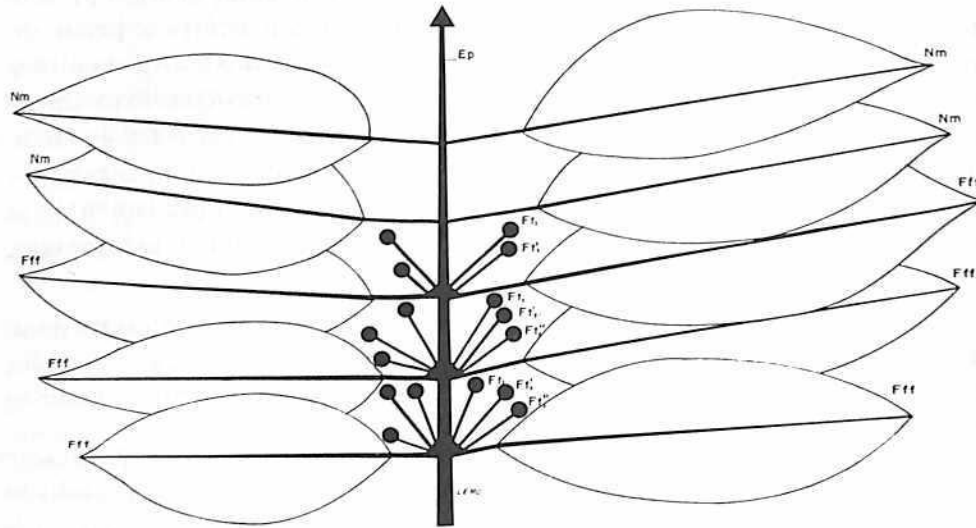


FIGURA 19. *Bellucia brasiliensis*. Representación esquemática del antocáulo. Obsérvese la proliferación del meristemo apical, el cual ha formado ya dos pares de nomofilos después del último nudo fértil. El número de flores del antocáulo aumenta por la presencia de brotes accesórios seriales descendentes. Ep, eje principal; Ff, forofilo frondoso; Ft₁ flores terminales de los paracladios; Ft₁'', Ft₁''' flores terminales de brotes accesórios.

meriestemo apical del eje principal proliferante y del mayor o menor tamaño de las hojas en cuyas axilas surgen los paracladios (Figs. 20, 21, 22).

b. 1. La homogeneidad y uniformidad de los brotes floríferos laterales de los antocáulos

Mientras en los holocáulos monotélicos truncados la homogeneidad y la uniformidad del tamaño y grado de ramificación de los paracladios se presenta solamente en la región distal, en los antocáulos los brotes floríferos laterales, ya se trate de sinflorescencias completas, de paracladios o de flores terminales de paracladios, son siempre de la misma forma, de las mismas dimensiones, carecen de órganos vegetativos y ostentan el mismo grado de ramificación, cualquiera que sea la posición que ocupen en el eje principal (Figs. 9, 19, 20, 21); a diferencia también de los holocáulos politélicos, en los cuales, como se ha visto, única-



FIGURA 20. *Espeletia argentea*. Antocáulo florecido. Cada ramificación florecida representa un paracladio del antocáulo.



FIGURA 21. *Paepalanthus columbianus*. Antocáulo con numerosos paracladios florecidos. Obsérvese el desarrollo acropetal de los paracladios y su alto grado de especialización en la reproducción sexual.

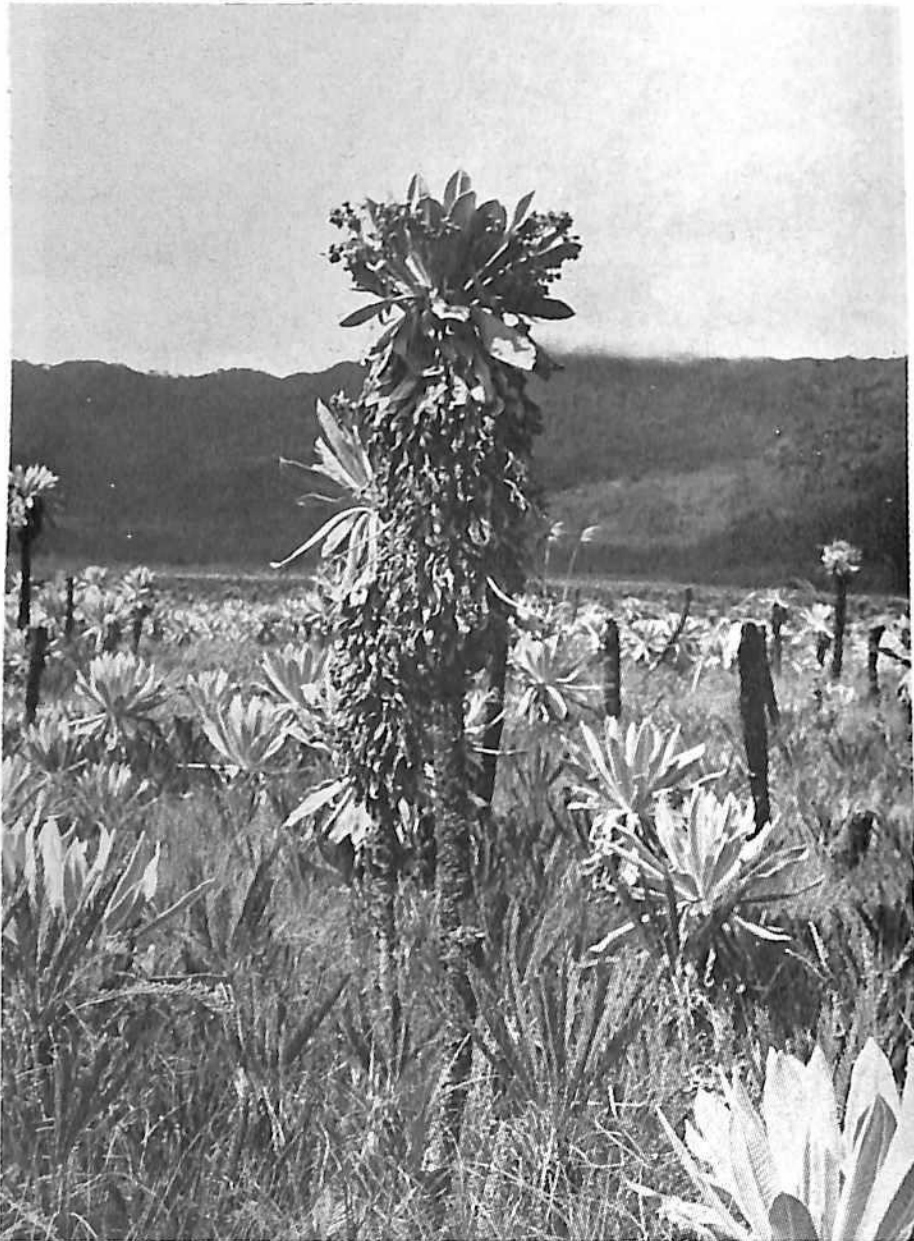


FIGURA 22. *Espeletia pycnophylla*. El meristema apical permanece por largo tiempo activo y origina gran número de hojas y paracladios. El tronco puede alcanzar hasta 6 m de altura. Las hojas y los paracladios secos de generaciones pasadas permanecen adheridos al tronco.

mente los antotagmas, florescencia y coflorescencias, con los únicos sectores homogéneos y especializados.

b.2. Pseudocauliflora y Cauliflora

La ocurrencia de algunos fenómenos morfológicos no está relacionada con la posición, la forma o el tamaño absoluto o relativo de las estructuras, sino más bien, con la intensidad de su desarrollo en relación con la de otras estructuras. Esto es lo que ocurre con la *pseudocauliflora* y la *cauliflora*. Estos dos fenómenos ocurren cuando la intensidad del desarrollo del eje principal y de las hojas de los antocáulos es particularmente alta y el desenvolvimiento de las yemas de los brotes floríferos se retarda, al punto que la antesis ocurre cuando ya se han desprendido las hojas vegetativas o frondosas (*pseudocauliflora*) o cuando el eje principal ha experimentado considerable crecimiento en espesor secundario (*cauliflora*).

En este contexto se entiende por intensidad, la velocidad bajo la cual tiene lugar la formación, diferenciación y aparición de nuevos elementos estructurales, ya se trate del eje principal, de los paracladios y sus ramificaciones, de las hojas de las flores o de los frutos.

En cuanto tales velocidades varían, como se ha visto, proporcionalmente entre uno y otro órgano, se propone aquí no limitar la aplicación del llamado "principio de las proporciones variables" de GOETHE (1790), a la consideración de las variaciones del tamaño de los órganos (relaciones espaciales) sino extenderlo a la consideración de aquellos fenómenos en los cuales el factor *tiempo* es decisivo. Así se puede decir, que mientras en las autocáulos el desarrollo del eje principal es rápido el de los paracladios y flores es proporcionalmente lento. Este comportamiento conduce a que los *antoparacladios* aparezcan cuando ya el eje principal ha formado una serie completa de hojas y ya se han desprendido las respectivas hojas de sustentación de los paracladios, por lo cual estos aparecen insertos directamente en el eje principal, por debajo de una serie de hojas vegetativas (*pseudocauliflora*).

Cuando se acentúa aún más drásticamente el retardamiento de la ontogénesis y del desenvolvimiento de los paracladios de los antocáulos, la floración ocurre ya cuando hace mucho tiempo se han desprendido del eje principal varias generaciones de hojas y mucho después que aquel ha experimentado engrosamiento considerable. En total, se tiene

el fenómeno conocido bajo el nombre de *cauliflora*, en la Botánica descriptiva (Fig. 23).

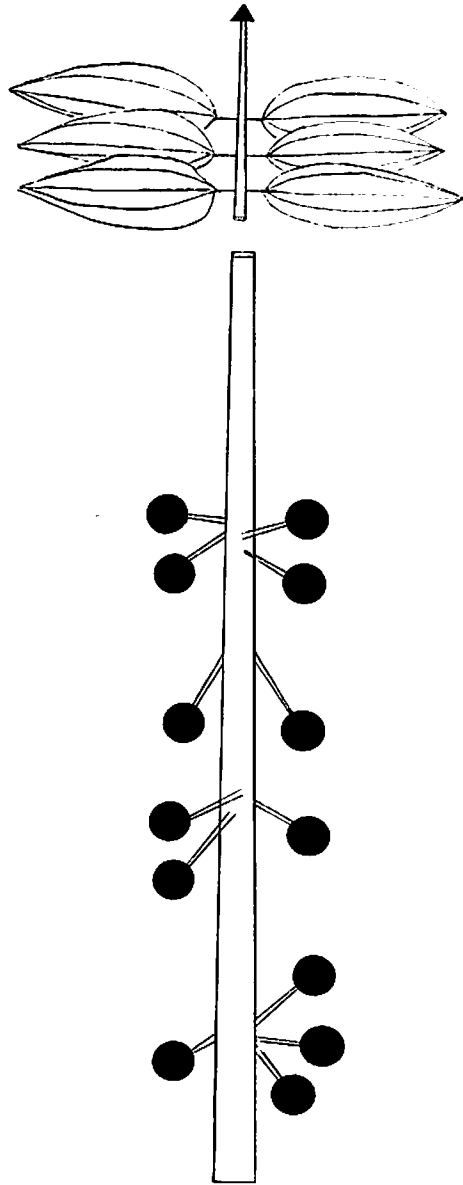


FIGURA 23. *Bellucia grossularioides*. Cauliflora.

Las hojas que sustentan los paracladios de los antocáulos no se distinguen en nada de las hojas de la región vegetativa del brote florífero y en algunos casos pueden ser inclusive de mayor tamaño, pero son siempre entre sí homogéneas, como lo son también las sinflorescencias axilares y/o los paracladios del antocáulo (Figs. 9, 20, 21). En contraste con la configuración vegetativa del eje principal y de los órganos foliares del antocáulo, según el caso, las sinflorescencias o los paracladios muestran la tendencia a especializarse, cada vez más, en la función reproductiva, no solamente en cuanto carecen totalmente de nomofilos o los órganos foliares son bracteoso o están ausentes, sino también por otros aspectos, tales como la diferenciación sexual de las flores y el aumento de su tamaño y vistosidad. En muchos casos los paracladios suelen estar enriquecidos por la presencia de flores o brotes accesorios, a veces completamente ramificados, (Fig. 19).

En algunos antocáulos, particularmente de plantas trepadoras, ocurren también brotes de renuevo fértiles que muestran el mismo comportamiento del eje principal, y como éste proliferan y presentan hojas de aspecto vegetativo. A veces aparecen solos en las axilas de las hojas vegetativas del eje principal, otras veces como brotes accesorios seriales, junto con paracladios fértiles reducidos a la flor terminal (Fig. 24). Además, pueden ocurrir como en los holocáulos monotélicos y politélicos, paracladios completamente vegetativos o "estériles", situados a diferentes alturas del eje principal, ya sea como brotes axilares simples o acompañando a paracladios fértiles.

b.3. Innovación de los Antocáulos

La innovación de los antocáulos tiene lugar, por regla general, mediante la proliferación del meristemo terminal del eje principal. Ello da lugar a la conformación de extensos sistemas monopodiales, en los cuales los sectores percederos especializados en la reproducción sexual, son siempre laterales. En las lianas, como se vio, la innovación puede estar reforzada por el meristema apical de los brotes de renuevo fértiles y proliferantes, los cuales dan lugar a sistemas monopodiales de segundo orden que pueden llegar a ser tan extensos como los formados por el eje principal. Por último, la innovación de los antocáulos puede ocurrir a partir de paracladios estériles, completamente vegetativos (o de las yemas que los producen) situados a diferentes alturas del eje principal del propio antocáulo. Al igual que en los holocáulos tales paracla-

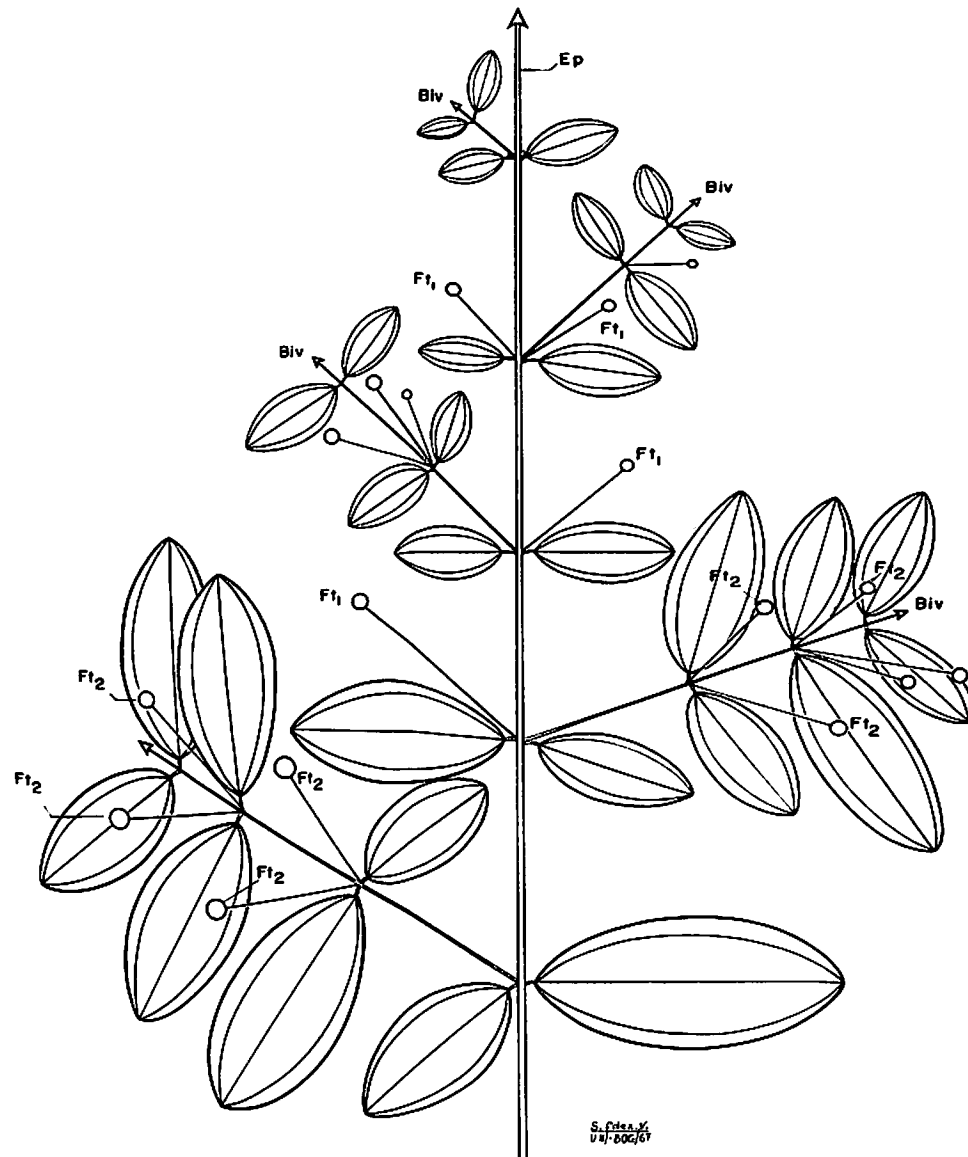


FIGURA 24. *Blackea holtonii*. Ejemplo de holocáulo de una planta bejucosa. Obsérvense los brotes de innovación alternando con los paracladios fértiles reducidos a la flor terminal. Biv, brote de innovación; F₁ flor terminal del paracladio; Ft₂ flor terminal de los paracladios de segundo orden; Ep, eje principal.

dios pueden florecer en el período de crecimiento siguiente o después de varios períodos. Sin embargo, a diferencia de aquellos su meristemo apical mantiene siempre la condición vegetativa.

Las plantas antocáulicas, según lo hasta ahora observado, son frecuentes en el sotobosque de las selvas tropicales húmedas; por lo general, son lianas, hierbas megáfitas monopodiales o también subfrutices, arbustos y arbolitos monopodiales. Organización antocáulica poseen también muchas palmeras de las selvas tropicales húmedas o de los bosques de neblina de las elevadas montañas andinas. Así mismo, muchas especies caulirrósulas como los frailejones (*Espeletia spp.*) (Figs. 20, 22).

c. Los antoblastos

A partir del holocáulo monotélico acrotónico (Fig. 1c) se presenta otra tendencia configurativa distinta a las que conducen al surgimiento de holocáulos politélicos y de antocáulos. Si bien la transformación de los holocáulos monotélicos en holocáulos politélicos y en antocáulos comienza con el debilitamiento del impulso floracional de la región distal de la sinflorescencia, que incluye la desaparición de la flor terminal (truncación), en la tendencia que ahora nos ocupará, ocurre todo lo contrario.

Decisivo en esta tendencia, al menos en sus primeros estadios, es precisamente la predominancia de la flor terminal y de los impulsos morfogénéticos que a partir de ella se originen. Así, cuando las únicas flores presentes en todo el brote son la flor terminal del eje principal y las de los paracladios fértiles (paracladios de refuerzo), los impulsos morfogénéticos se evidencian a veces en la bracteización de las hojas situadas inmediatamente por debajo de la flor terminal (Fig. 25) incluidos los forofilos distales; o en el surgimiento de cada vez mayor número de paracladios bracteosos o ebracteosos en dirección basipetal (Figs. 26, 27, 28). En la medida que aumenta, en sentido basipetal, el número de paracladios homogéneos, desprovistos de elementos vegetativos, las sinflorescencias resultantes adoptan la forma de tirsos (Figs. 26, 27), pleio-tirsos, tirsos paniculados y finalmente panículas. Característica común de todas estas formas es su posición terminal y la carencia total de órganos vegetativos (Fig. 28). El impulso floracional predomina en todas las ramificaciones, por lo cual en lo que toca a este aspecto pueden llamarse homogéneas. El sistema que forman en conjunto, resulta total-

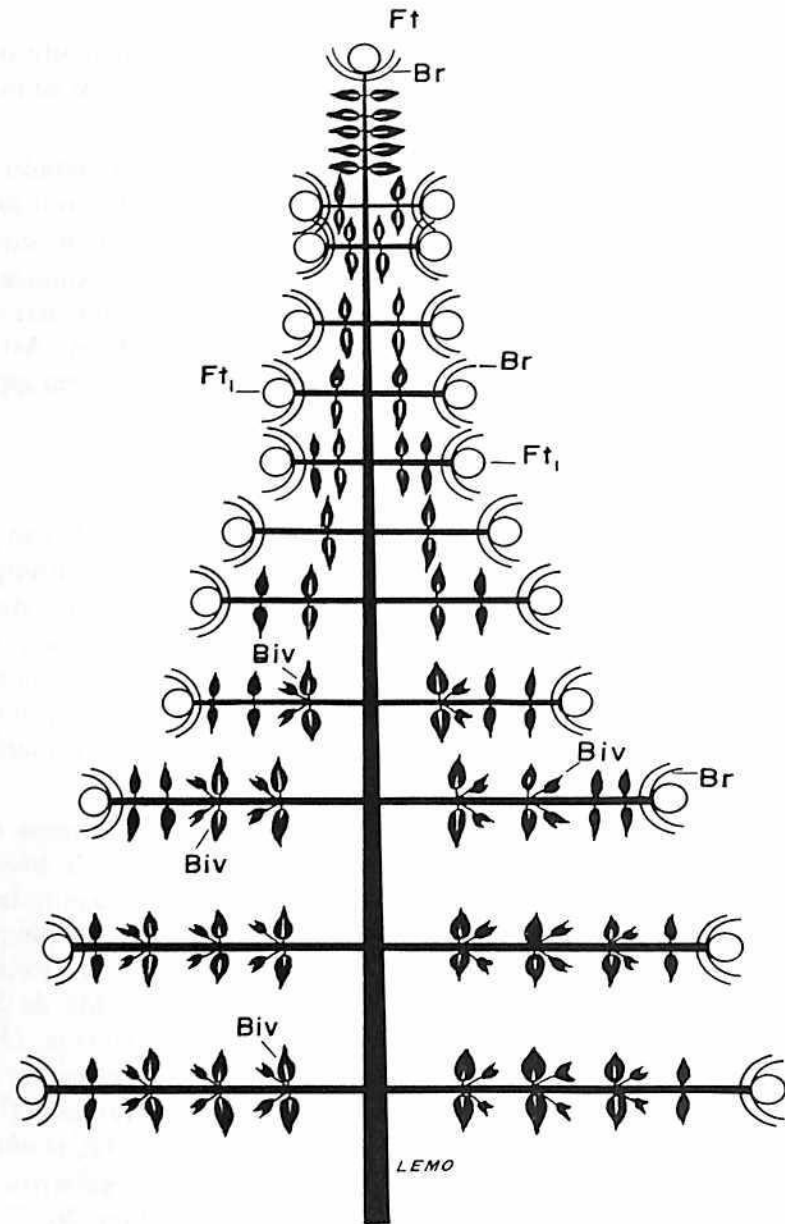


FIGURA 25. *Brachyotum confertum*. Holocáulo en el cual los paracladios solamente presentan la flor terminal, lo mismo que el eje principal. Obsérvense las brácteas situadas inmediatamente por debajo de las flores terminales. Biv, brote de innovación; Br, bráctea; Ft, flor terminal del eje principal; Ft₁ flor terminal de los paracladios.

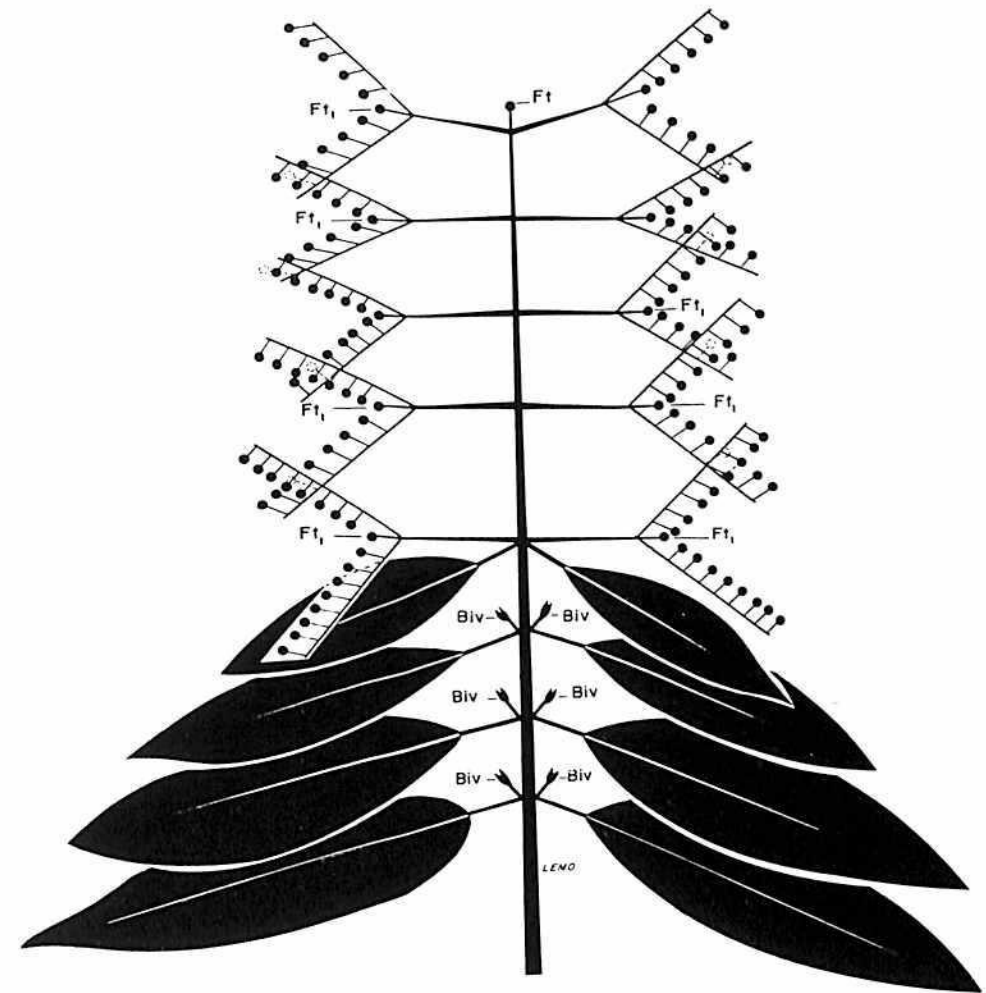


FIGURA 26. *Miconia lacera*. Antoblasto en forma de tirso. Obsérvense la ausencia de órganos foliares en el antoblasto. Biv, brote de innovación; Ft, flor terminal; Ft₁ flor terminal de los paracladios.



FIGURA 27. *Diolena pluvialis*. El antoblasto está conformado por el antotagma del eje principal y de los paraclados. El antotagma aparece en forma de monocacio (cincino) estaquiode. Antg, antotagma; Antg₁ antotagma de los paraclados; F, forofilo.

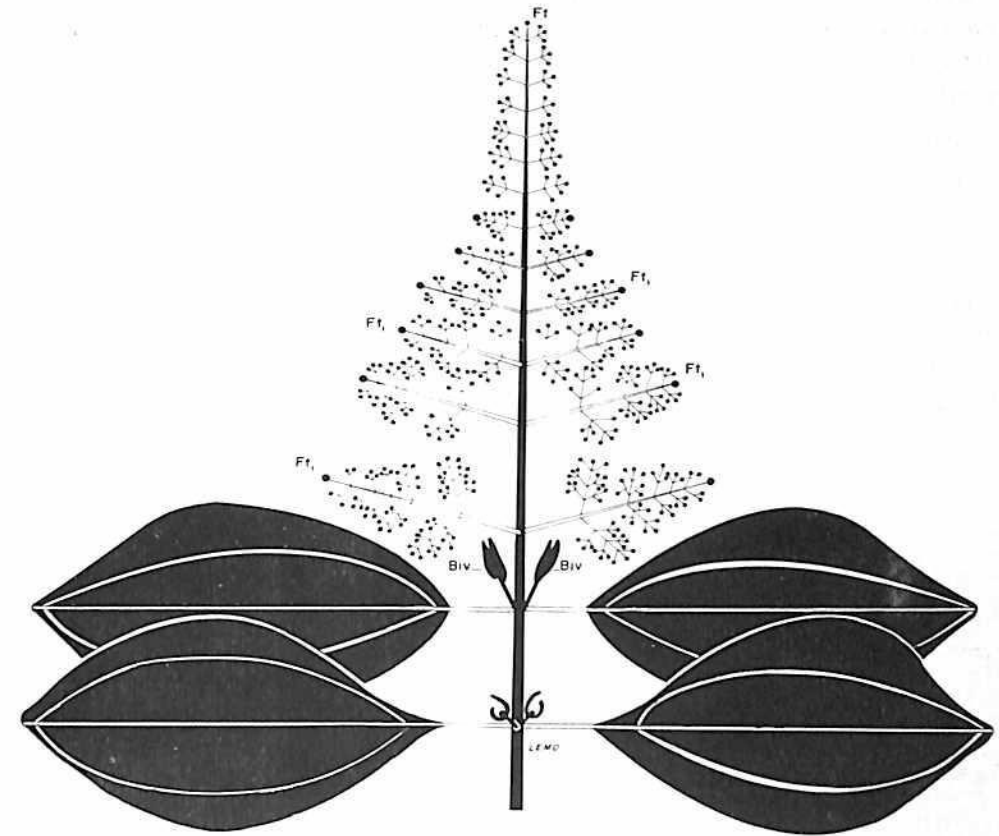


FIGURA 28. *Miconia coronata*. Antotagma en forma de panícula. La región fértil o antotagma cubre todo el antoblasto. Obsérvese también la disyunción en la región distal del antoblasto. Biv, brote de innovación; Ft, flor terminal del eje principal; Ft₁ flor terminal de los paraclados.

mente especializado en la formación de flores (Fig. 29). Desde el punto de vista funcional son equivalentes a antotagmas extendidos a toda la sinflorescencia.

La ausencia total de órganos foliares o, al menos su fuerte reducción y la persistencia de la flor terminal al menos en las formas no fuertemente ramificadas son características comunes de las diferentes formas de sinflorescencias que resultan de esta tendencia configurativa. En las formas fuertemente ramificadas, en particular, en las panículas y en los

estaquioides aparece la tendencia al debilitamiento o incluso a la desaparición de la flor terminal, fenómeno que aquí se designa como *truncación secundaria* (Fig. 30). Este fenómeno conduce, a la vez a la *politelia secundaria* que suele estar acompañada de una marcada *disyunción* de la región distal del eje principal con respecto a la región paracládica.

Para designar los sistemas que ostentan las características señaladas, se propone aquí el término *antoblasto*.

Desde el punto de vista funcional, se trata de sistemas especializados en la reproducción sexual, totalmente carentes de órganos foliares frondosos, cuyas flores se desarrollan y abren quasi simultáneamente. Solamente se conocen algunos casos excepcionales de proliferación vegetativa por formación de propágulos, por ejemplo, en algunas *Gramineae*, *Cyperaceae* y *Amaryllidaceae* (Fig. 31).



FIGURA 29. *Oreopanax bogotensis*. Los brotes culminan en antoblastos, cuyas flores se abren simultáneamente con lo cual se facilita la visita de enjambres de moscas polinizadoras.

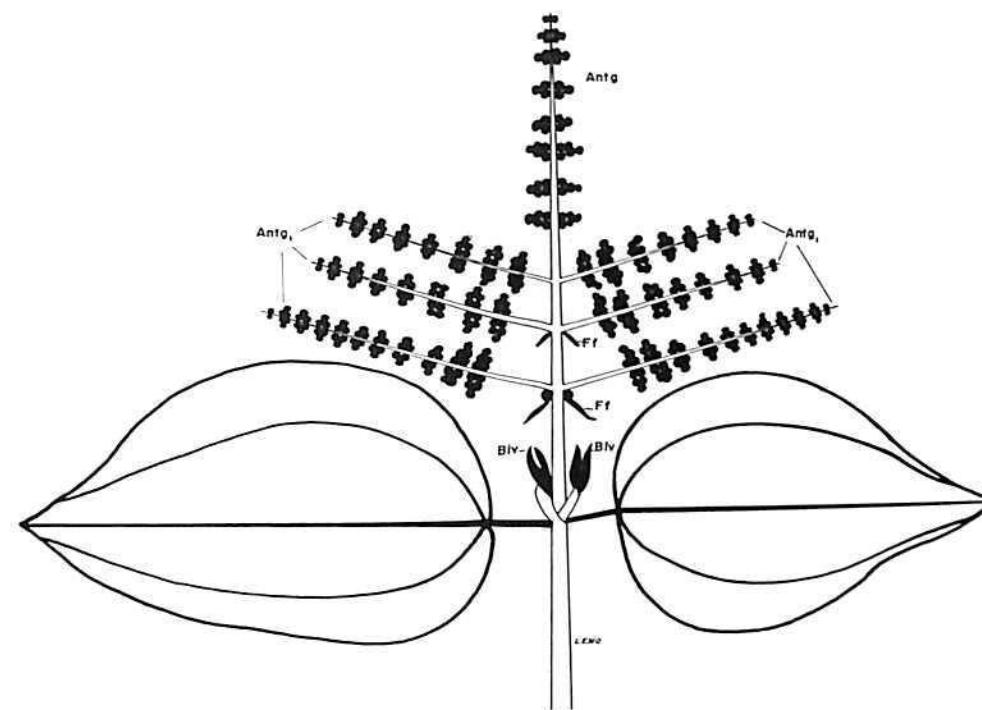


FIGURA 30. *Miconia aeruginosa*. Antoblasto en forma de pleiotirso estaquioides conformado por los antotagmas del eje principal y de los paracládios. Obsérvese la desaparición de la flor terminal del eje principal y de los paracládios. Las flores de las inflorescencias parciales aparecen congestionadas por el fuerte acortamiento de los internodios. Antg, antotagma; Antg₁ antotagma de los paracládios; Biv, brote de innovación; F, forofilos.

Por consiguiente, en contraste con los holocáulos y antocáulos se trata de sistemas cerrados, generalmente heterótrofos y percederos. Esto último en cuanto que mueren tan pronto han cumplido con la función reproductiva. Solamente en casos excepcionales (formación de clorancios y propágulos vegetativos) revierten a la condición vegetativa, lo cual implica, por regla general, la pérdida o atrofiamiento de las flores y por consiguiente de los frutos y semillas (Fig. 31).

c.1. Especialización de los antoblastos

Análogamente, a lo que ocurre con otros sistemas cerrados, por ejemplo, las flores o los frutos individualmente considerados, los antoblastos

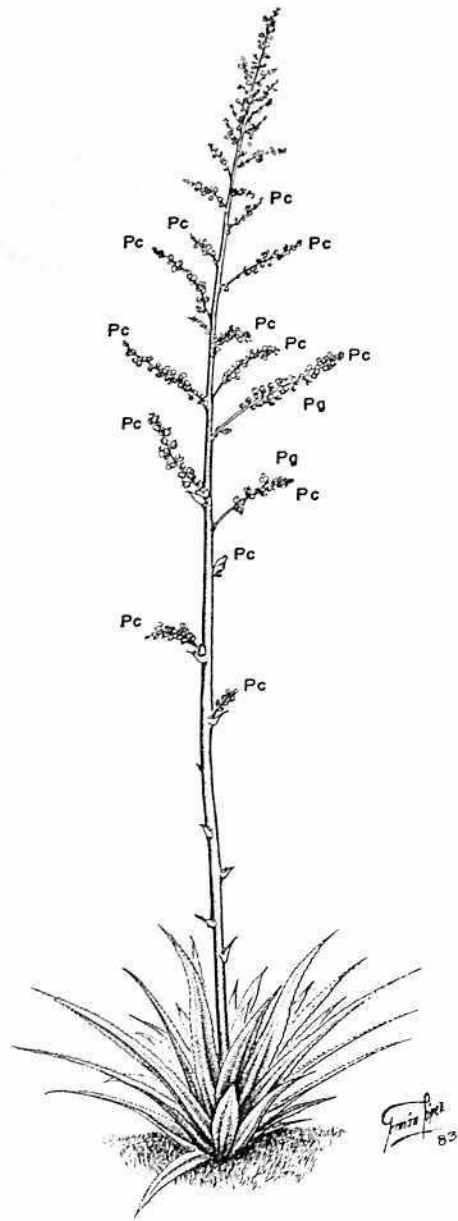


FIGURA 31. *Fourcroya americana*. Antoblasto. En las axilas de los forofilos florales se originan propágulos vegetativos que inician su desarrollo al desprenderse las flores, cuyos ovarios raramente forman semillas normales. Fl, florescencia; Pc, paracladios; Pg, propágulos.

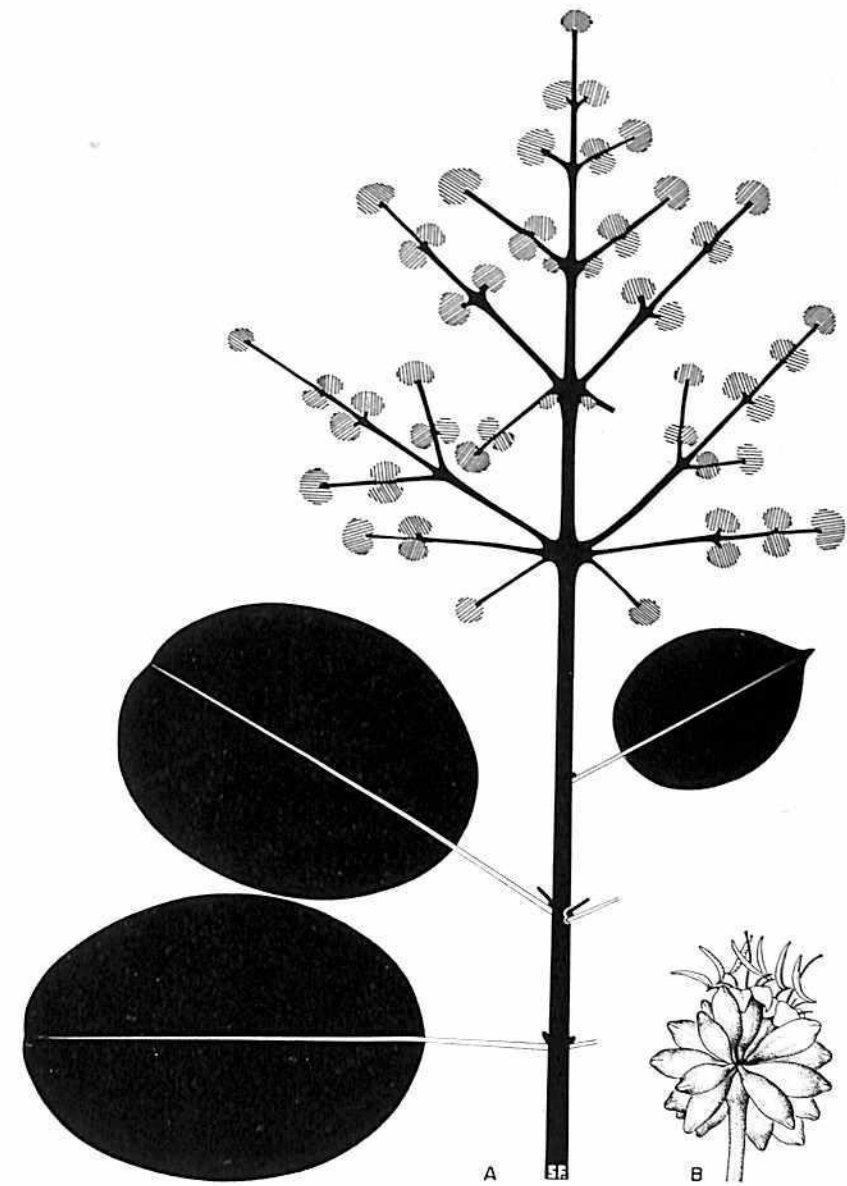


FIGURA 32. *Graffenrieda colombiana*. A, antoblasto. Los antotagmas del eje principal y de los paracladios de diferente orden presentan acortamiento extremo de los internodios, por lo cual las flores aparecen congestionadas formando cefaloides. B, cefaloide.

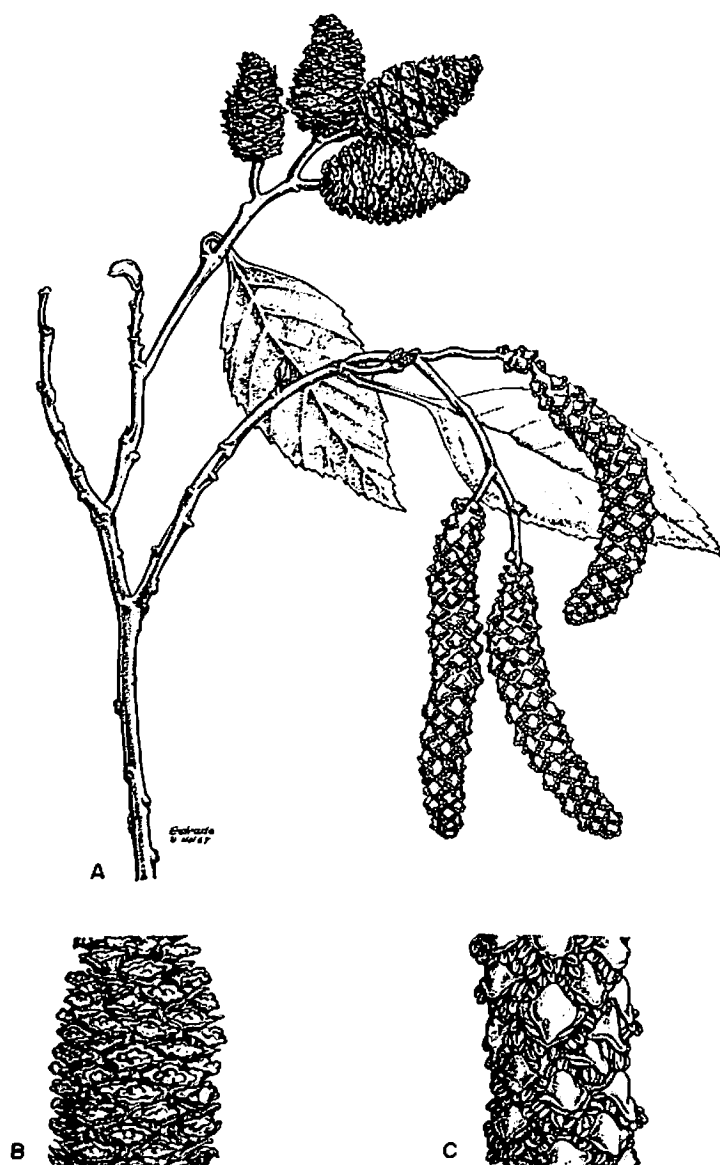


FIGURA 33. *Alnus jourulensis*. A, brote con antoblastos femeninos y antoblastos masculinos especializados en la polinización anemófila. Tanto los antoblastos femeninos como los masculinos están conformados por los antotagmas del eje principal y de los paraclados. B, sector de un antotagma femenino. C, sector de un antotagma masculino. Mientras los antotagmas femeninos están dirigidos hacia arriba, los masculinos son péndulos y las flores aparecen dirigidas hacia abajo.

muestran la tendencia a la diferenciación y a la complejidad al interior del propio sistema. Entre otras, tales tendencias consisten en la agregación de las flores (Fig. 32), en la coloración y modificación de los hipsofilos, en la coloración intensiva de los ejes caulinares, en la densidad individualización de las flores singulares y en la aparición de nuevas tendencias formativas que afectan las distintas partes de las flores y que contribuyen a optimizar la fecundación y, por ende, la reproducción sexual, en la medida que facilitan la polinización o los mecanismos de dispersión de los frutos. En uno u otro caso, desde luego, las diferenciaciones al interior del antoblasto varían según los agentes externos comprometidos en el transporte de polen o las estrategias utilizadas en la dispersión de los frutos.

En lo que concierne al transporte del polen, como es bien sabido, se distinguen plantas hidrófilas, anemófilas y zoófilas. En los dos primeros casos los antoblastos y/o sus componentes se diferencian y producen mecanismos adecuados para aprovechar los factores externos agua y viento, respectivamente. Así, el polen de las plantas higrófilas se dispersa de tal modo que se facilite su flotación en el agua, mientras en las anemófilas las flores de los antoblastos se exponen al viento y tienen lugar la vibración de las anteras apoyadas en los hipsofilos endurecidos (Fig. 33).

En lo que respecta a las plantas zoófilas, las diferenciaciones al interior del antoblasto, estimulan la visita de las flores por los polinizadores, trátese de insectos, aves o murciélagos. Como resultado de estas diferenciaciones, en general, surgen los llamados *pseudantos*, en el sentido de TROLL (1928), FROEBE y ULTRICH (1978) y CLASSEN (1984). Tal como los definen los autores citados los pseudantos son inflorescencias que concuerdan con su apariencia y en sus funciones con flores individuales (Figs. 34, 35).

En cuanto a las estrategias de dispersión de las semillas, se sabe que varían según la diversidad de los ecosistemas y de los nichos ecológicos. Así, la simultaneidad en la maduración y apertura de numerosos frutos procedentes de antoblastos de plantas que crecen en los bosques altoandinos, al comenzar las épocas de lluvia, asegura la germinación de un gran número de semillas y el ulterior desarrollo de las plántulas (MORA, 1984), no obstante la brevedad del período de latencia de las semillas o su ausencia total.



FIGURA 34. *Calliandra* sp. Pseudanto. Obsérvese la agregación de las flores en capítulos y la gran longitud de los filamentos estaminales teñidos de rojo encendido, configurando el aparato de atracción de los insectos polinizadores.

c.2. Innovación de los Antoblastos y la formación de Antocladioides

La innovación de los brotes floríferos que terminan en antoblastos tiene lugar a partir de las yemas de renuevo situadas inmediatamente por debajo del propio antoblasto (Figs. 26, 27, 28, 30).

Durante los períodos de desarrollo, floración y fructificación del antoblasto, las yemas de innovación permanecen en reposo. Tan pronto llegan las épocas de lluvia y con ellas la dispersión de las semillas, la caída de los frutos y desaparición del antoblasto, comienzan el desarrollo y crecimiento de las yemas de renuevo generalmente en sentido basipetal (Fig. 28).



FIGURA 35. *Aphelandra* cf. *squarrosa*. Pseudantos configurados por los antotagmas del eje principal y de los paracladios. El aparato de atracción de los insectos polinizadores lo forman la corola cuyo color blanco contrasta con el amarillo intenso de los forofilos.

Muchas veces, sin embargo, únicamente se desarrollan las yemas de renuevo más superiores, es decir, más cercanas al antoblasto florecido, originando sistemas de ramificación simpodial. Las yemas de renuevo, en muchos casos, solamente se desarrollan y dan lugar a brotes de innovación en el período vegetativo que sigue (desarrollo asiléptico) a la maduración y secamiento del antoblasto (Figs. 26, 27, 28). En otros

casos sucede, sin embargo, que la innovación es siléptica y además ocurre en secuencia rápida, sin esperar a que haya ocurrido la maduración y desaparición del antoblasto o la iniciación de un nuevo período de crecimiento vegetativo (innovación siléptica-iterativa), (Fig. 36). En la Fig. 37 se presenta un comportamiento, en cierta forma de transición, en cuanto si bien los brotes de innovación de la primera generación se desarrollan conjuntamente con el eje principal, los de la segunda generación muestran cierto retardamiento, en cuanto se desarrollarán tan pronto maduren los frutos del brote de la primera generación.

Esto último ocurre también por lo regular en holocáulos acrotónicos de innovación siléptica-iterativa, cuyo antotagma está reducido a la flor terminal o a cimoides formados a partir de la flor terminal (Figs. 38, 39). En uno u otro caso, los sistemas resultantes coinciden con los antocladios, según TROLL (1964), no solamente en la forma de innovación siléptica-iterativa, sino también en cuanto se ramifican simpodialmente y las hojas, incluidos los forofilos de los brotes de renuevo, tienen carácter definitivamente frondoso. (Véase p. 37). Se apartan de los antocladios según TROLL (loc. cit.) en cuanto que los componentes del simpodio no siempre terminan en una sola flor, como ocurre en las *Solanaceae* y, por consiguiente, los brotes de innovación que forman el simpodio no parten todas las veces de las bracteolas o profilos de la flor terminal y éstos tampoco son siempre los únicos órganos foliares de cada componente. Por otra parte, como se dijo, la sinflorescencias no siempre tienen la forma de cimoides, en particular, cuando los respectivos vástagos floríferos culminan en antoblastos monopodiales que, como se ha visto, pueden adoptar formas diferentes.

Para referirse a los sistemas complejos que culminan unas veces en holocáulos con antotagmas reducidos a la flor terminal o a cimoides y otras veces en antoblastos monopodiales con innovación iterativa simpodial y órganos foliares de los brotes de renuevo frondosos, se propone aquí el término *antocladioide*. Con esta designación se intenta resaltar las diferencias con los antocladios, desde el punto de vista organizacional y al mismo tiempo las coincidencias en lo que toca al aspecto funcional. Desde luego, para designar los sistemas que reúnan las condiciones organizativas o tipológicas señaladas por TROLL (1964) se mantiene el término *antocladio*.

Tanto en la innovación de los antocladios como de los antocladioides pueden presentarse *metatopias*, en particular, concaulescencia de la flor

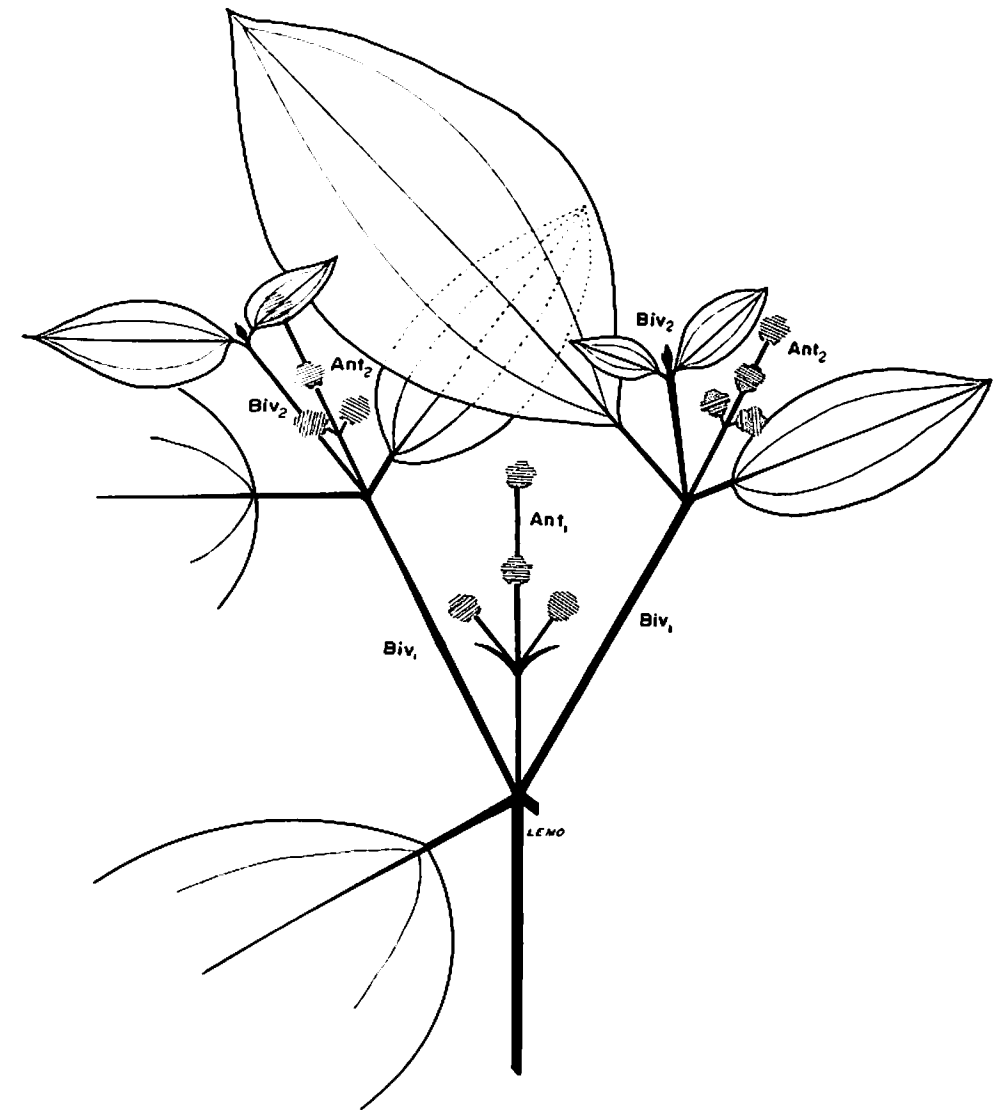


FIGURA 36. *Clidemia capitellata*. Antocladioide. La innovación de los brotes pertenecientes a generaciones diferentes es siléptica y ocurre en sucesión simpodial rápida. Ant₁...Ant₂ antoblastos de primero y segundo orden; Viv₁...Viv₂ brotes de innovación de primer y segundo orden.

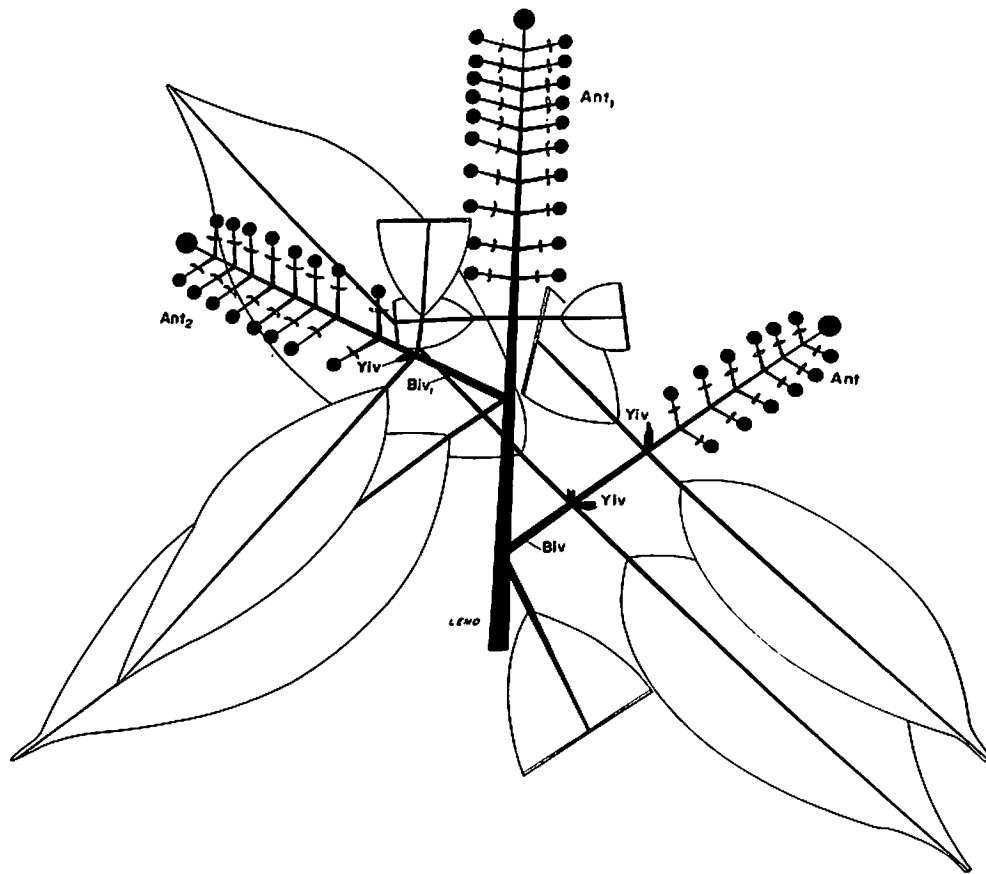


FIGURA 37. *Miconia gracilis*. Mientras los brotes de innovación de primera generación se desarrollan silépticamente con respecto al eje principal, los de la segunda generación permanecen en estado de reposo y solamente se desarrollan cuando maduran los frutos del respectivo brote madre. Obsérvense los antoblastos de cada brote reducidos al antotagma del eje principal, en forma de botrioides. Ant₁...Ant₂ antoblastos de diferente orden, Biv, brote de innovación; Biv₁ brote de innovación de primer orden, Yiv, yema de innovación.

terminal o del antoblasto completo, con brotes de renovación. Bien conocida es la ocurrencia de tal fenómeno en los antocladios de las *Solanaceae*, descritos con prolijidad de detalles por TROLL (1969).

Frecuentes son también los casos de *sobrepasamiento* o *evección* (Übergipfelung) de las flores terminales o de los antoblastos por vástagos de renovación acrotónicos. Tal el caso de numerosas especies del género *Piper*, *Heleocharis*, entre otros muchos géneros de las *Dicotyledoneae* y *Monocotyledoneae*. Los sistemas resultantes superficialmente considera-



FIGURA 38. *Lavoisiera chamaepitys*. Holocáulo acrotónico de innovación siléptica. Los antotagmas del eje principal respectivo aparecen reducidos a la flor terminal o a cimoides. Ft₁...Ft₄ flores terminales de diferente orden; Nm, nomofilos.

dos, semejan ser sistemas monopodiales antocáulicos, cuyo modo de ramificación simpodial y organizacional antocladioide puede develarse mediante estudios ontogenéticos. Ello resulta particularmente necesario cuando los internodios de los brotes de renuevo, de varias generaciones, aparecen comprimidos. Tal el caso de plantas de hábito arrosetado, como *Lilaea subulata*, sobre cuya organización se trata en otro de los capítulos de esta obra, como uno de tantos ejemplos de tales fenómenos (véase p. 100).

c.3. Antoblastos paracladiales

Desde el punto de vista organizacional, los antoblastos terminales monotélicos son sistemas derivables de holocáulos monotélicos acrotónicos, y pueden representar sinflorescencias completas.

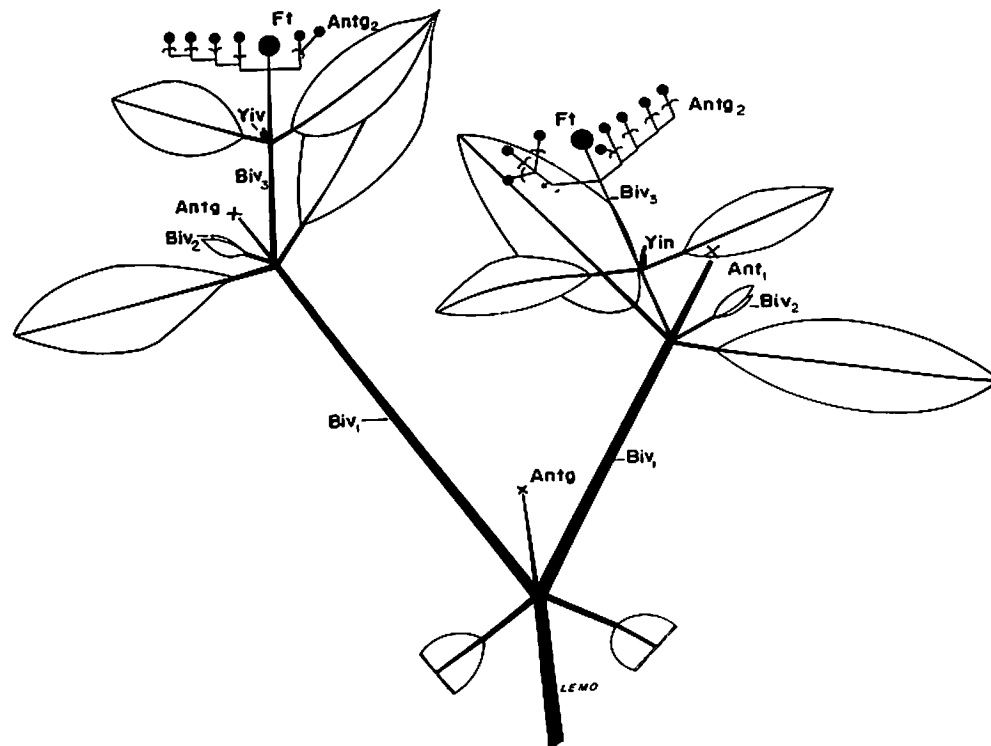


FIGURA 39. *Macrocentrum cristatum*. Antocladioide. Los brotes de innovación y los respectivos antotagmas alternan en sucesión siléptica iterativa. Ant₁....Ant₂ antotagmas de diferente orden; Biv₁...Biv₃ brotes de innovación; Ft flor terminal; Yiv, yemas de innovación.

Desde el punto de vista funcional, los sistemas floríferos laterales de los antocáulos individualmente considerados pueden presentar características convergentes con las de los antoblastos sinflorescenciales terminales, en cuanto están, como éstos, especializados en la función reproductiva, como ocurre en la mayoría de los casos (Fig. 9).

Con el fin de fijar terminológicamente estos hechos y tipológicamente los conceptos respectivos, se denominarán *antoblastos paracladiales* los sistemas floríferos laterales de los antocáulos que presenten características funcionales convergentes (especialización en la reproducción sexual) con las de los antoblastos sinflorescenciales terminales, derivables, como se dijo, de los holocáulos monotélicos acrotónicos.

Desde luego, también los antoblastos paracladiales pueden originar pseudantos, así como también sistemas especializados en la polinización hidrófila o anemófila.

Sin embargo, como se vio atrás, los brotes floríferos laterales de los antocáulos originados por *proliferación precoz*, (véase p. 46) es decir, que tiene lugar antes de iniciarse la formación de la sinflorescencia, representan sinflorescencias laterales completas homogéneas, o sea que carecen por completo de elementos vegetativos y coinciden entre sí en el tamaño y en la forma. Como tales representan antoblastos sinflorescenciales; solamente que dada su posición, tendrán que designarse como *antoblastos sinflorescenciales laterales*, para diferenciarlos de los *antoblastos sinflorescenciales terminales*, derivables directamente de holocáulos monotélicos o politélicos (véase Fig. 10D).

c.4. Antoblastos politélicos

También los holocáulos politélicos pueden secundariamente diferenciarse en *antoblastos politélicos* y presentar las características constructivas propias de los antoblastos (Fig. 40).

Los antoblastos politélicos desde el punto de vista tipológico pueden representar sinflorescencias completas o únicamente sectores de las mismas, generalmente la florescencia o antotagma (Fig. 38).

c.5. Clasificación de los antoblastos

En síntesis pueden distinguirse las siguientes clases de antoblastos:

Antoblastos sinflorescenciales. Son los que representan una sinflorescencia completa y como tales pueden ocupar en el brote o en la planta

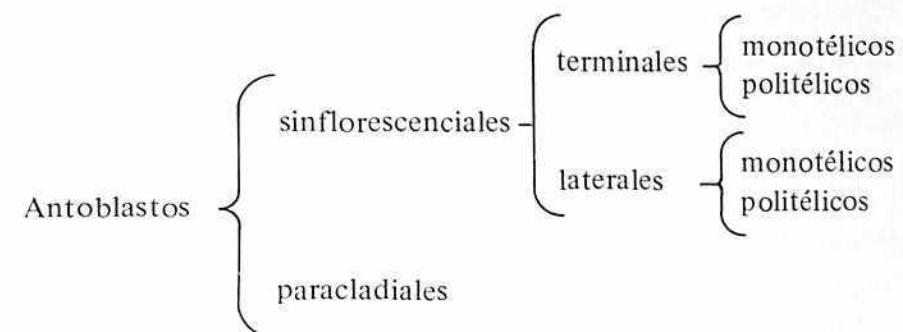


FIGURA 40. *Puya goudotiana*. Antoblasto de forma columnar.

posición terminal o lateral. En el primer caso proceden de holocáulos monotélicos o politélicos por pérdida de órganos vegetativos, inclusive nomofilos. En el segundo caso ocurren en antocáulos procedentes a la vez, de holocáulos por proliferación precoz, y pueden ser, según su organización monotélicos o politélicos.

Antoblastos paracladiales. Se presentan en antocáulos, derivables por proliferación temprana de un holocáulo monotélico o de un holocáulo politélico que, como tal, debió ocurrir antes de haberse formado la flor terminal o la florescencia, según el tipo de holocáulo.

Para mayor claridad, se resume lo expuesto en el cuadro siguiente:



Los antoblastos politélicos y en particular las florescencias y coflorescencias pueden originar mediante diferenciaciones arquitectónicas de más alto grado, pseudantos u otros sistemas especializados para la polinización con la ayuda del agua o del viento. Así, son frecuentes los antoblastos politélicos especializados en la polinización anemófila, entre las *Monocotiledoneae* (*Gramineae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, entre otras), o la transformación de las florescencias de los antoblastos politélicos en pseudantos (frecuentes entre las *Mimosaceae*, *Acanthaceae*, entre otras familias (Figs. 34 y 35).

2. Consideraciones generales sobre la organización de los brotes floríferos de las Angiospermas

A la luz de los resultados obtenidos a lo largo de estos estudios, se plantean aquí varias nuevas hipótesis de trabajo que continuarán sometiéndose a prueba en futuras investigaciones.

La interacción de los impulsos morfogenéticos vegetativo y floracional es factor significativo en la determinación de la configuración de las formas reales de los vástagos floríferos de las *Angiospermae*. La interacción recíproca de estos dos impulsos que operan en los meristemos terminales y laterales influye en la aparición de la gran diversidad de configuraciones arquitectónicas reales de los vástagos floríferos, las cuales se enmarcan en los patrones de organización: holocáulos, antocáulos, antoblasto, antocladio y antocladoides.

En todos los ejes de los antoblastos predomina el impulso reproductivo; mientras que en el eje principal del antocáulo predomina el impulso vegetativo y en los laterales el reproductivo. En los holocáulos los dos impulsos oscilan ligeramente a favor de una u otra condición, según el caso concreto.

Si se toman conjuntos de taxones afines, con brotes floríferos holocáulicos por ejemplo, especies o variedades, se pueden establecer secuencias tipológicas que muestran la amplitud de la oscilación de uno y otro impulso. Tales secuencias permiten pensar, entre otros, en la posibilidad de realizar experimentos dirigidos a obtener información sobre mecanismos fisiológicos que intervienen en estos procesos.

A juzgar por los casos observados, el significado biológico de la politelia probablemente consista en ampliar e imprimir mayor potencialidad configurativa a la región fértil homogénea (antotagma) especializada en la reproducción sexual mediante la variación de la longitud de los internodios y pedicelos que enriquecen las posibilidades de variación de la forma global, y originar así, formas diferentes, tales como: racimo, espiga, capítulo, y umbela.

Por regla general, la persistencia de la condición vegetativa del eje principal de la sinflorescencia, o de un paracladio, se manifiesta por la presencia de órganos foliares frondosos fotosintetizadores y de yemas de innovación, latentes o activas. La condición reproductiva se expresa por la presencia de flores, de órganos foliares bracteosos o la ausencia total de estos últimos. En los holocáulos monotélicos o politélicos varía proporcionalmente y, a la inversa, la extensión de la región frondosa, con respecto a la bracteosa y/o ebracteosa. En los holocáulos politélicos el antotagma no solamente tiende a ser más extenso que en los monotélicos, sino que se presenta, como ya se dijo, en diversidad de formas, tales como racimo, espiga, capítulo y umbela. Estas formas de agrupación de las flores



FIGURA 41. *Espeletia libanothamnus*. Antoblasto terminal. Los brotes de diferente orden culminan en antoblastos terminales, (Foto K. Mägdefrau).

amplían el espectro de especialización del antotagma y aumentan su versatilidad en la reproducción sexual.

Según el grado de especialización de un determinado sector de la sinflorescencia en la reproducción sexual varía el tiempo de persistencia. Así mientras la persistencia de la región homogénea fértil de los holocáulos (antotagma), de las florescencias y de las coflorescencias termina con la maduración y desprendimiento de los frutos, los hipotagmas y zonas paracládicas vegetativas respectivas, pueden persistir por más tiempo, merced a los brotes de innovación que irrumpen de las

axilas de las hojas fotosintetizadoras. Esta estrategia de innovación es ampliamente utilizada por los árboles tropicales.

En general, según los vástagos floríferos sean holocáulos, antocáulos, antoblastos, antocladios y antocladioides, variará la posición, y extensión de las regiones percederas y, correlativamente, la posición y comportamiento de las respectivas regiones de innovación. De todo ello dependerá, por otra parte, la arquitectura de la planta global, ya sea que se trate de hierbas hapaxantas, de hierbas polacantas, plantas perennes, de arbustos, de lianas o de árboles, entre otros biotipos. Así las especies antocáulicas del género andino *Espeletia*, presentan la forma de rosetas (Fig. 18) o de estípites (Fig. 22) según se alarguen o nó los internodios del tallo. En cambio, las especies con antoblastos sinflorescencias terminales (Fig. 41) adoptan la forma de arbolitos achaparrados (Fig. 42).

Como se ha visto, el análisis comparativo minucioso de formas concretas (plantas vivas, ejemplares de Herbario) permite develar sus patrones organizacionales y con ello establecer cuáles son los elementos

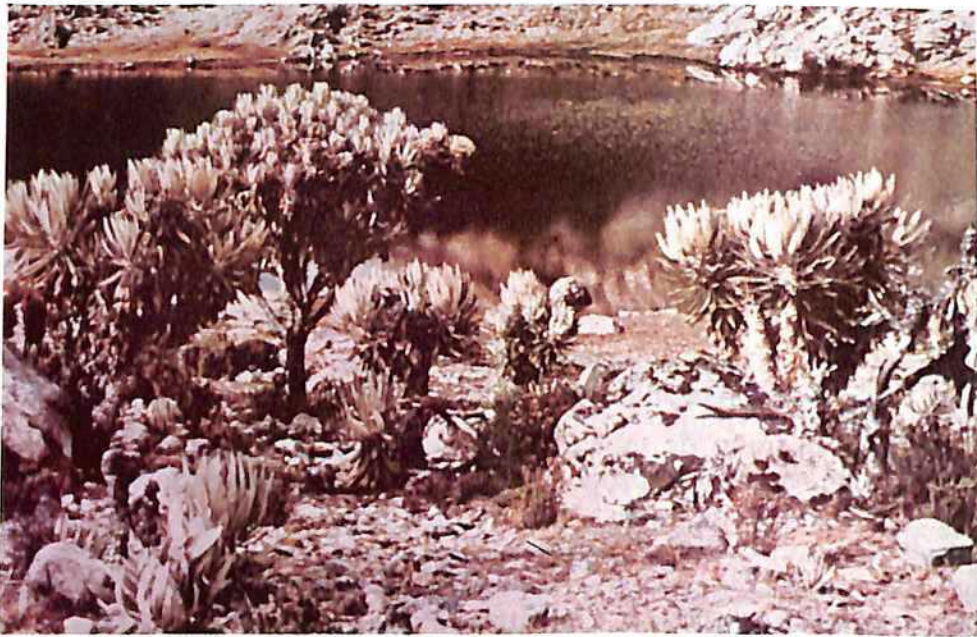


FIGURA 42. *Espeletia libanothamnus*. Arbolitos en la Sierra Nevada de Santa Marta. (Foto K. Mägdefrau).

permanentes, su forma de ensamblaje, cuáles las variaciones de estos elementos surgidos como respuesta a condiciones ambientales, es decir, como resultado de procesos adaptativos. Por esta razón, pensamos que los estudios tipológicos deben proceder a los intentos de develar el proceso evolutivo real de un grupo de organismos o las transformaciones sufridas a través del tiempo de un sistema de órganos o de un órgano dado. Conceptos tales como holocáulos, antocáulos, antoblastos, antocladios, antocladioides no son "entelequias idealistas", sino generalizaciones aprehendidas de la realidad empírica, mediante el análisis detallado de formas vivas concretas, seguido de la comparación que conduce a la captación de las coincidencias o discrepancias de los sistemas o estructuras reales bajo estudio.

3. Consideraciones generales sobre la Evolución de los brotes floríferos de las Angiospermas

A la luz de los resultados expuestos, nuestra propia concepción sobre la evolución de las inflorescencias parte del supuesto según el cual, tanto la aparición de las primeras inflorescencias como su evolución y diversificación estuvieron relacionadas con la especialización, cada vez más acentuada, de los sistemas de brotes encargados de la producción de flores y, por tanto, de la reproducción por semilla.

En los sistemas de brotes floríferos primigenios predominaban todavía los elementos vegetativos; tales como yemas vegetativas y hojas frondosas de tamaño relativamente grande. En ese entonces, el patrón de ramificación necesariamente tuvo que coincidir con el de la región vegetativa, es decir, que se trataría de sistemas paniculados. Las flores se dispondrían en los extremos del eje principal y de los brotes laterales de diferente grado de ramificación. En resumen, se trataría de sistemas paniculados, monotélicos, frondosos, con yemas de innovación vegetativa situadas a diferente altura del eje principal.

Al comienzo, la floralización del sistema tuvo que haberse limitado a la presencia de flores terminales en los brotes principales, acompañadas de otras pocas flores terminales de ramificaciones secundarias cercanas. Poco a poco, debieron aparecer formas en las cuales la floralización se extendió en dirección basipetal, tanto a lo largo del eje principal como de los secundarios de orden cada vez mayor. El avance del proceso de floralización, desde el ápice hacia la base, desplazó paulatinamente las yemas vegetativas a las zonas proximales de los brotes laterales y del eje

principal. Simultáneamente, desaparecieron los forofilos frondosos de las regiones distales, los que tras un proceso de reducción (bracteización), debieron desaparecer completamente (ebracteización).

De todas estas transformaciones resultaron: la integración en un sistema de las ramificaciones floríferas de diferente orden; la zonificación del sistema y la interrelación, cada vez más estrecha, de sus elementos y zonas; es decir, la sinflorescencia; entendida ésta como un sistema claramente diferenciado, conformado por elementos fértiles y por elementos vegetativos, ensamblados y distribuidos en zonas o regiones del eje principal y en subzonas de las ramificaciones.

El avance de los procesos de floralización de las regiones distales del eje principal y de los brotes laterales, probablemente, creó dos zonas opuestas; a saber: la infraestructura vegetativa o hipotagma y la zona distal homogéneamente fértil o antotagma. Esta última habría de constituirse, de ahí en adelante, en cierta manera, en zona "tipogenética", puesto que allí habrán de ocurrir los procesos previos a la aparición de los nuevos ensamblajes organizativos o patrones reales de organización de los brotes floríferos.

Por otra parte, las dos zonas interactuarían entre sí, de acuerdo con la relación Zona de Innovación/Sinflorescencia (MORA, 1960).

Esta organización primigenia de las sinflorescencias se aproxima y coincide en varios aspectos con la de los sistemas actuales que se describieron bajo el nombre de holocáulos monotélicos frondoso-paniculados. De modo que tendríamos que suponer que fue a partir de tales sistemas, existentes en el pasado y que en este contexto habrán de denominarse *archiholocáulos*, de donde surgieron los actuales patrones de organización de los brotes floríferos y que en el capítulo anterior se describieron bajo los nombres de holocáulos monotélicos, holocáulos politélicos, antocáulos, antoblastos y antocladioides, a través de los procesos que a continuación se detallan.

A partir de los archiholocáulos los procesos determinantes de la evolución serían:

1. Transformación de los archiholocáulos en holocáulos politélicos y en antocáulos, previa:
 - a) Homogeneización del sector distal (antotagma) de la sinflorescencia y surgimiento en dicho sector de botrioides (racimos con flor terminal, bracteosos, ebracteosos o frondosos);

- b) racemización de los botrioides y de la zona distal de la sinflorescencia;
 - c) pérdida del vigor y atrofiamiento de la flor terminal de toda la sinflorescencia y de otras flores de la región distal; forofilos, por lo general, frondosos.
2. La suspensión de la formación de la flor terminal originó dos nuevas tendencias. Una de estas tendencias condujo al surgimiento de los holocáulos politélicos, y la otra a los sistemas que en este contexto se denominan antocáulos. Origen de los sistemas politélicos:
 - a) Suspensión de la formación de la flor terminal y de nuevos primordios foliares, seguida del aumento del volumen y superficie del meristemo apical (Fig. 11);
 - b) ampliación del antotagma por reactivación morfogénica del meristemo apical y aparición de los primordios de flores y ejes laterales en sucesión acropetal rápida hasta el agotamiento del meristemo mencionado (Fig. 11);
 - c) repetición de los procesos referidos, en cada uno de los paracladios distales.
3. Origen de los antocáulos.
 - a) Suspensión de la formación de la flor terminal y activación vegetativa permanente del meristema apical (proliferación);
 - b) homogeneización total de los ejes laterales fértiles.
4. Transformación del archiholocáulo en antoblasto, previa:
 - a) Aparición del fenómeno de dominancia del antotagma;
 - b) homogeneización basipetal progresiva de los ejes laterales de la sinflorescencia. Tanto el eje principal como los laterales pierden las hojas normales (nomofilos) y yemas vegetativas. Este proceso conduce a la formación de los antoblastos terminales.
5. Transformación del archiholocáulo en cimoides, antocladios y antocladioides; previa:
 - a) Acentuación de la dominancia de la flor terminal;
 - b) vigorización de la región apical puesta en evidencia por la ramificación acrotónica de los ejes laterales distales y por su capacidad de formar nomofilos frondosos.

Al contrario de la truncación, este proceso implica el fortalecimiento de la dominancia apical ejercida por la flor terminal y por los paraclados distales, los cuales se desarrollan vigorosamente y se ramifican repetidas veces, dando lugar a ejes laterales de diferente orden, concatenados simpodialmente. Los sistemas resultantes son los antoclados, antocladoides y cimoides.

A lo largo de la evolución dentro de un grupo natural de *Angiospermae*, por ejemplo una familia, los procesos mencionados pueden haberse sucedido en oleadas e independientemente en los diferentes subgrupos, trátase de géneros, tribus o subfamilias, entre otros.

Capítulo 4. Estudios autoecológicos y morfológicos en *Lilaea subulata* HBK

En este capítulo se presentan los resultados de los estudios autoecológicos tipológicos de las formas de vida y, en particular, de las inflorescencias de *Lilaea*, *Triglochin* y *Scheuchzeria*. En cuanto a este último aspecto, se busca demostrar de qué manera encajan dentro del tipo organizacional de las Angiospermas-Monocotiledóneas ciertas características peculiares de los mencionados géneros. Finalmente, se discute la posible afinidad natural entre *Lilaea*, *Triglochin* y *Scheuchzeria*.

El estudio de este último aspecto se justifica por cuanto, no obstante disponer de contribuciones de la importancia de las de HIERONYMUS (1892), CAMPBELL (1898), SCHUMANN (1892), AGRAWAL (1952), y POSLUSZNY (1986), existe todavía poca claridad sobre la posición sistemática del género *Lilaea*. En efecto, ECKARDT (1964b), en la última edición del Syllabus der Pflanzenfamilien, apoyándose particularmente en los trabajos de AGRAWAL (l.c.), lo incluye dentro de la familia *Juncaginaceae*, junto con *Triglochin*, *Maundia* y *Tetroncium*. TAKHTAJAN (1959) coincide con SCHUMANN (l.c.) y considera a *Lilaea* género monotípico de la *Lilaeaceae*, establecido por DUMORTIER, en 1829, y reconoce la estrecha afinidad de *Lilaea* con los géneros incluidos por ECKARDT (l.c.) en las *Juncaginaceae*. HUTCHINSON (1959) coincide con TAKHTAJAN (1959), pero sugiere sustituir el nombre de *Lilaeaceae* por el de *Heterostylaceae* para evitar confusiones



FIGURA 43. *Lilaea subulata*. La planta aquí ilustrada proviene de una población que crece en suelos permanentemente inundados. Obsérvese el vigor de los brotes de innovación, la posición pseudoaxilar de los antoblastos y los estilos largos de las flores femeninas basales. De las axilas de las hojas basales se desprenden los brotes de innovación.

nomenclaturales con las *Liliaceae*; y por la presencia de flores femeninas con estilos de diferente longitud, según se trate de flores femeninas basicaules o flores femeninas distales (Figs. 43, 44).

En el presente estudio se incluyen también observaciones hechas tanto en el hábitat natural como bajo condiciones de cultivo, sobre los mecanismos de polinización y dispersión de los frutos de *Lilaea subulata*. Esto último tiene por objetivo indagar sobre los posibles significados adaptativos de algunas características estructurales notables de la planta, en particular, la ubicación del primer par de flores femeninas en la base del antoblasto.

El estudio de la Morfología y crecimiento del rizoma se llevó a efecto en plantas vivas y en material preservado en alcohol etílico al 70%, de *Lilaea subulata* KBK., *Triglochin palustris* L., y *Scheuchzeria palustris* L. Las plantas vivas de estas últimas dos especies se obtuvieron de semillas procedentes del Jardín Botánico de Heidelberg. En el otoño de 1986, el autor tuvo oportunidad de estudiar plantas vivas de *S. palustris* en su hábitat natural, en el Wurzacher Ried, situado a 650 m.s.m. en la Provincia de Baden-Württemberg de la República Federal de Alemania.

Para el estudio del desarrollo de la inflorescencia de *Lilaea subulata* HBK., se utilizó material preservado en alcohol al 70%. Los dibujos de los estadios de desarrollo de las inflorescencias se realizaron con ayuda de una cámara lúcida. Los ensayos de germinación se hicieron en el Jardín Botánico de Bogotá bajo las siguientes condiciones: a) en un acuario, de tal manera que tanto las semillas, como las plántulas y las plantas adultas permanecieron constantemente sumergidas; como sustrato se utilizó arena; b) en materas de arcilla y en un sustrato compuesto de tierra rica en materia orgánica y arena.

Las observaciones sobre dispersión de frutos y polinización de *Lilaea subulata* HBK., se verificaron en el hábitat natural de la planta y también bajo condiciones de cultivo en el Jardín Botánico de Bogotá.

1. El hábitat de *Lilaea subulata*

Lilaea subulata HBK., es especie propia de medios acuáticos y pantanosos. En Colombia el autor la ha observado en tres localidades diferentes, situadas por encima de la cota de 2.800 m sobre el nivel del mar.

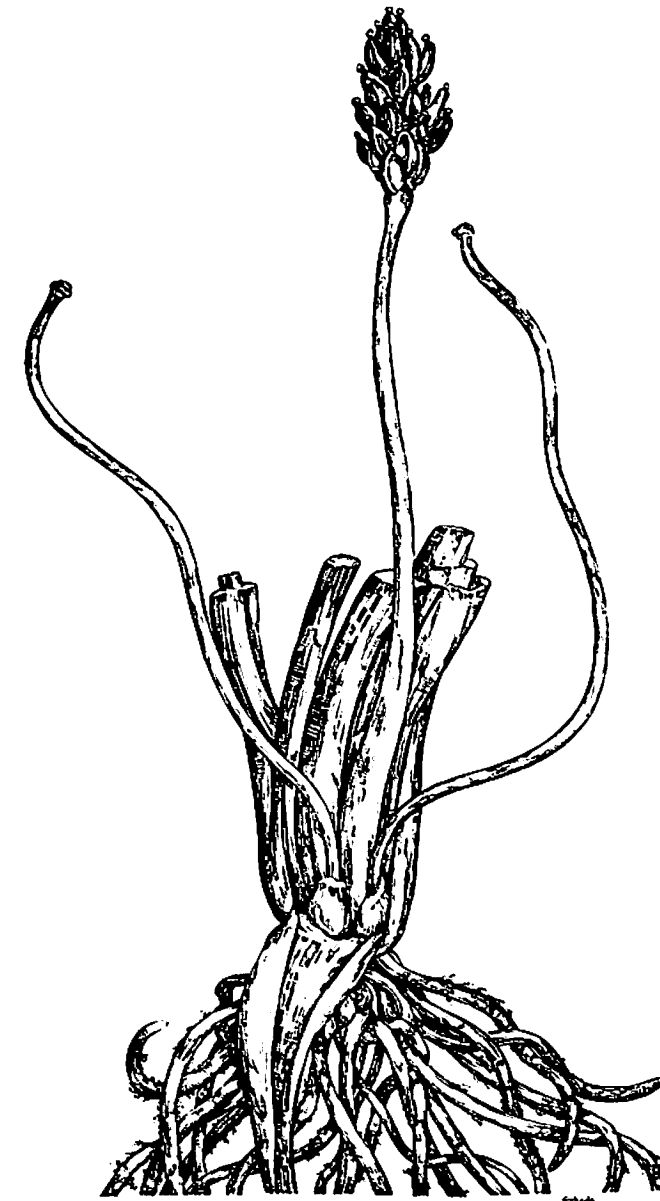


FIGURA 44. Brote principal de una planta de *Lilaea subulata* propia de sitios permanentemente inundados. Obsérvese la posición de las flores femeninas basales provistas de estilos de gran longitud y la espiga terminal o florescencia (FI) en fructificación, elevada sobre el sustrato por el internodio basal (Ib) alargado. Los antoblastos (Ant) alcanzan tamaño máximo.

La primera localidad corresponde a un lugar pantanoso, de suelo fangoso, rico en materia orgánica, rodeado por un bosque altoandino, situado a 8 km al sur de Pasto, vereda de Botana. La segunda localidad corresponde a una laguna permanente, situada en el altiplano de Túquerres, a 5 km de la población de Guachucal y a 3.100 m de altura. En este hábitat las plantas de *Lilaea* crecen sumergidas y alcanzan tamaños considerables. Probablemente se trata de un ecotipo diferente (compárense Figs. 43 y 45). Es también probable que se trate de la especie *Lilaea superba*, descrita por ROJAS (1918) de la Argentina, cuyos frutos han podido ser transportados por las "curiquingas" (*Phalacrocorax carunculatus*) ave rapaz, cuya área de dispersión encuentra en el altiplano tuquerreño el límite septentrional. La tercera localidad es un sitio pantanoso, inundado en las épocas de lluvia, completamente seco en las épocas de verano, situado en un pequeño valle a 2.800 m de altura, al sur-occidente de la población de Mosquera y a un lado de la carretera que desde dicha población conduce a La Mesa, Cundinamarca (Fig. 45).

2. Bioforma y desarrollo de *Lilaea subulata*

Lilaea subulata, presenta rizoma corto y ligeramente engrosado, de donde parten raíces caulinares y culmina en una roseta de hojas. Todas las hojas ostentan el carácter de nomofilos, en cuanto poseen base foliar y limbo completamente diferenciados (Fig. 43). Por lo general, a partir de la quinta hoja, en cada axila foliar, se encuentra un antoblasto.

En *Lilaea subulata*, los antoblastos llevan dos flores femeninas basales y una espiga terminal, compuesta por flores bisexuales y unisexuales, masculinas y femeninas. La espiga terminal está separada de las flores femeninas basales por un internodio alargado, a manera de escapo. El rizoma crece durante toda la vida de la planta y el punto vegetativo forma simultáneamente nuevos primordios foliares y nuevos primordios antoblásticos (Figs. 43, 44, 45).

En el estadio de desarrollo más temprano el primordio del antoblasto aparece como un abultamiento del mismo tamaño del primordio foliar adoxado. Este se caracteriza por presentar diferenciación y crecimiento precursorio con respecto al primordio del antoblasto, de modo que el primordio foliar desplaza hacia un lado al primordio antoblástico (Figs. 46A-D), de donde deriva la posición pseudolateral de los antoblastos los



FIGURA 45. *Lilaea subulata*. La planta aquí ilustrada proviene de sitios inundados en la época de lluvias y secos en la época de verano. Obsérvese el tamaño menor de la planta y de los antoblastos y la posición de los brotes de innovación. Sobre la superficie superior de los estigmas, se observan tricomas.

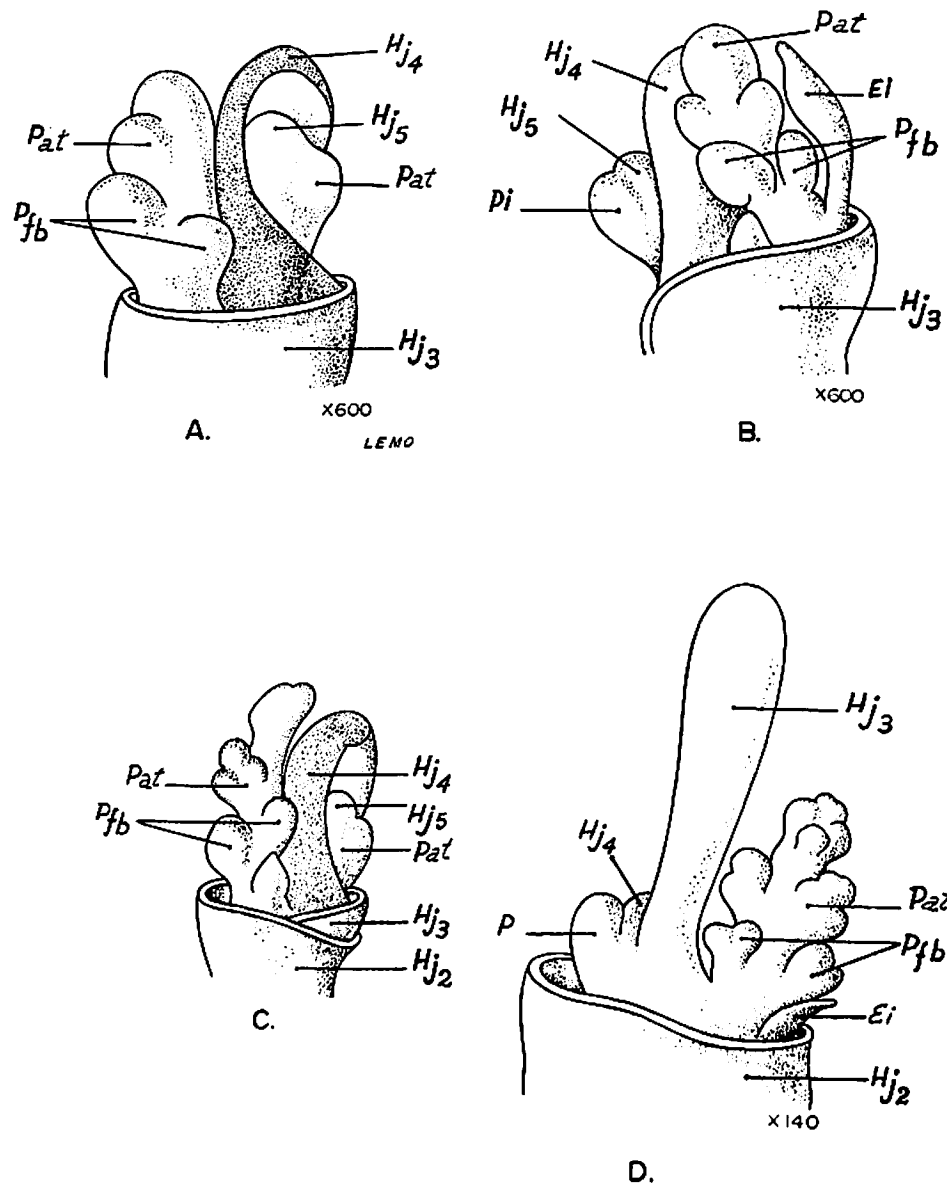


FIGURA 46. Estadios tempranos sucesivos (A, B, C, D) de la ontogénesis de los antoblastos de *Lilaea subulata*. Ei, escamas intravaginales; Hj_1, Hj_2, Hj_n primordios foliares sucesivos; Pat, primordios de los antoblastos Pfb, primordio de flores femeninas basales.

cuales posteriormente, en la planta adulta, parecen surgir de las axilas de los nomofilos que componen la roseta (Figs. 43, 44).

Las semillas maduran durante la época seca y caen al substrato que consiste, en el medio natural, de fango espeso el cual durante el verano se resquebraja y forma un polvo bastante fino. Al llegar las lluvias nuevamente se reblandece y convierte en substrato adecuado para la germinación de las semillas.

En torno a la planta madre surge un conjunto de plantas jóvenes cuyas raíces caulinares acaban por entrelazarse y formar una macolla más o menos densa (Fig. 53). El punto vegetativo caulinar forma los primeros cuatro nomofilos. A partir de la quinta hoja, como se ha dicho, comienzan a formarse primordios de los antoblastos (Fig. 58). Los primordios foliares se desarrollan mucho más rápidamente que los del antoblasto (Figs. 47, 48). Por esta razón, éstos permanecen ocultos entre las bases de los nomofilos y solamente cuando los nomofilos comienzan a marchitarse y descomponerse se hacen visibles los antoblastos. El primer antoblasto aparece después de 5 semanas de haberse producido la protrusión de la semilla. A medida que se forman nuevas hojas se engruesa el rizoma y, poco a poco, va adoptando la forma oboval característica. AGRAWAL (1952) no precisa la posición de los antoblastos (inflorescencias) y se limita a afirmar que se originan en la base del rizoma y se hallan ocultas entre las bases foliares. En la axila foliar, frente a cada antoblasto, se forma una yema vegetativa que raras veces se desarrolla (Fig. 58, yiv). Asimismo se observan hacia los lados "escamas intravaginales", de las cuales las situadas en posición transversal, con respecto al antoblasto, son las que alcanzan mayor tamaño (Figs. 46A-D, 47A, 48B, 49B).

Cada antoblasto además de las dos flores basales lleva en la espiga terminal flores bisexuales y flores unisexuales femeninas y masculinas, provistas, a veces, de la respectiva bráctea tectriz (Figs. 49, 50, 51, 52A-B). En algunos casos se observan primordios incipientes del rudimento del eje del paracladio, junto a las flores femeninas basales (Pp, en Fig. 51).

3. Desarrollo de los antoblastos de *Lilaea subulata*

El estudio del desarrollo del antoblasto se efectúa con el objeto de esclarecer los siguientes interrogantes: a) ¿cómo surgen los antoblastos

a partir del punto vegetativo de la planta?; b) ¿pertenece las flores femeninas basales al antoblasto o al rizoma?; c) si pertenecen a aquél, ¿cómo se explica su posición basal?; d) ¿existe o no una flor terminal en la espiga del antoblasto como ha sido afirmado, entre otros autores, por CAMPBELL (1892) y AGRAWAL (1952), y como aparece también dibujada en la lámina 1, del artículo de AGRAWAL. (l.c.)?; e) ¿desde el punto de vista ontogenético existen evidencias para considerar la bráctea tectriz como perianto, de acuerdo con AGRAWAL (1952)?

El surgimiento en secuencia acropetal de los primordios de los antoblastos y la tardanza de su desarrollo con respecto a los de las hojas, permite encontrar en una misma planta diferentes estadios de desarrollo de los antoblastos (Figs. 46, 47, 48, 49A-B, 50, 51), lo cual facilita el seguimiento de la ontogénesis.

En las figuras 46A-D, se observan varios estadios iniciales del desarrollo del antoblasto. Al ocurrir la transición de la fase vegetativa a la fase reproductiva de la planta el cono vegetativo aumenta el tamaño. Muy pronto aparece diferenciado en dos protuberancias, correspondientes a los primordios que darán origen al antoblasto y a una nueva hoja, respectivamente. Los dos primordios inicialmente se muestran de tamaño semejante (Figs. 46B y 46D), pero pronto el que dará origen a la próxima hoja (Hj_5) crece más rápidamente y adopta posición pseudo-terminal (Figs. 41A y 46C), mientras el primordio antoblástico (Pat) es desplazado hacia el lado opuesto al primordio foliar precedente (Hj_4).

Cuando el primordio del antoblasto ha alcanzado una longitud de 0,25-0,3 mm se observa hacia el lado abaxial aparecer dos protuberancias, situadas a altura ligeramente diferente, en cuanto que la situada hacia la izquierda del observador, se encuentra más arriba que la situada al lado derecho (Fig. 46A). En este momento, el punto vegetativo alcanza el mayor tamaño. A corta distancia del ápice se inicia la formación en serie acropetal de los primordios de las flores bisexuales y unisexuales (Figs. 46A-D, 47, 48, 49A-B, 50, 51, 52A-B). El primero de estos primordios se origina hacia el lado abaxial. Lo mismo ocurre con los demás primordios. Esto configura una marcada dorsiventralidad de la espiga terminal, en este estadio de su desarrollo (Figs. 49A-B, 50 y 51). Hacia el lado adaxial no se observa surgimiento de primordios (Figs. 50, 52B).

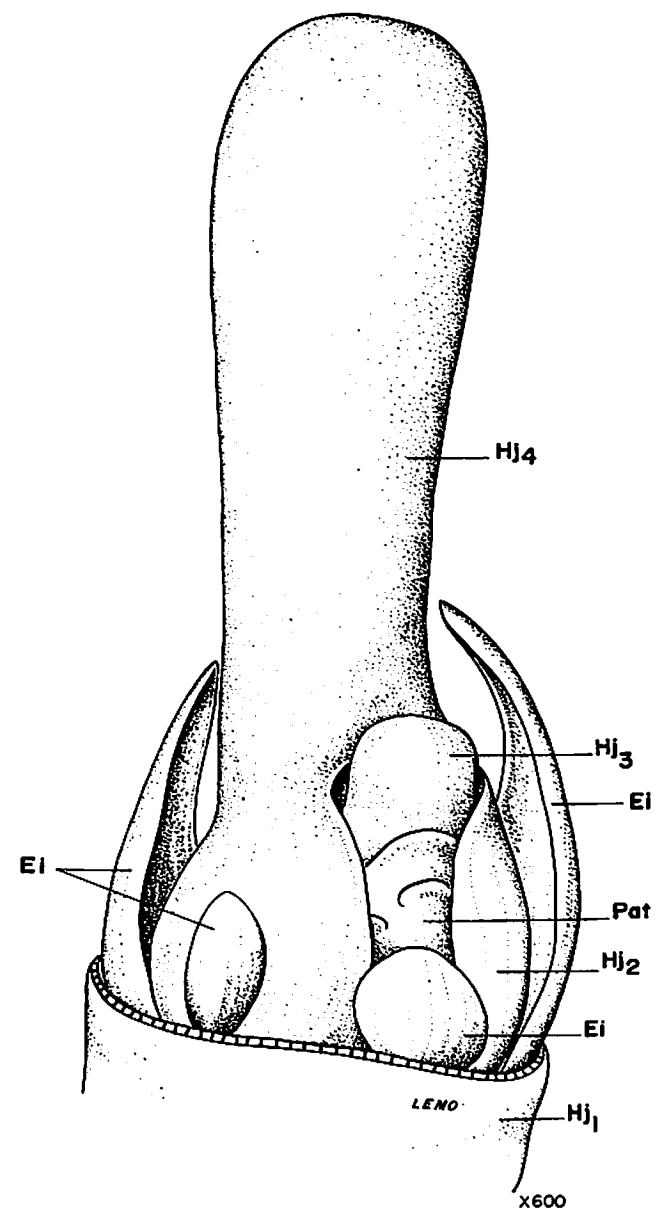


FIGURA 47. Apice de un brote de una planta de *Lilaea subulata*. Se muestra la aparición de los primordios de los antoblastos y de los nomofilos. Obsérvese el rápido crecimiento y diferenciación de los antoblastos. Las hojas inmediatamente inferiores han sido retiradas. Pat, primordio del antoblasto, las demás abreviaturas como en la Fig. 48.

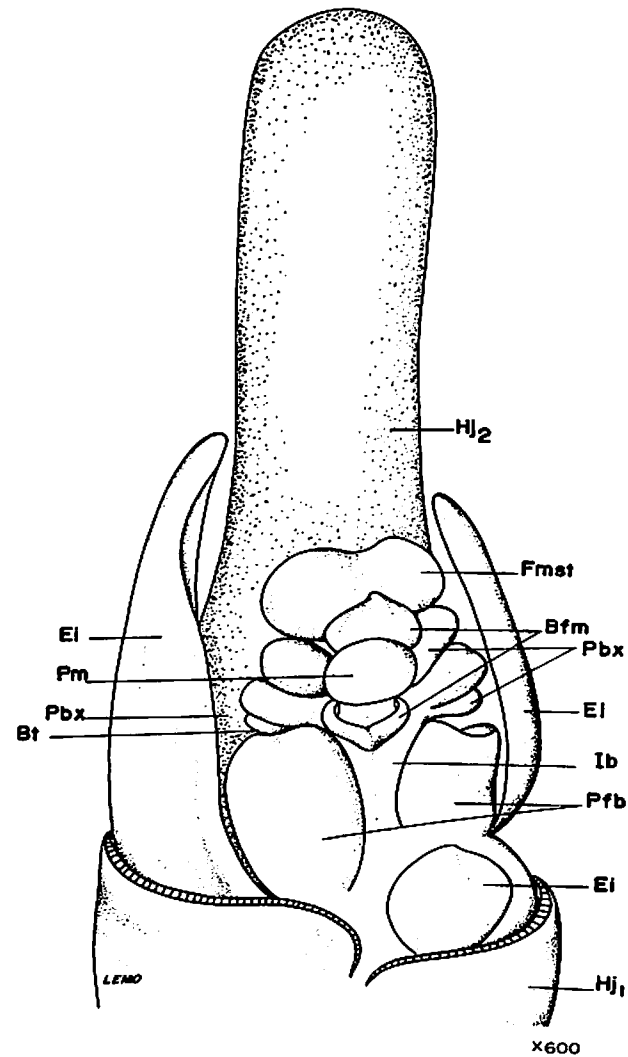


FIGURA 48. El mismo ápice del brote de una planta de *Lilaea subulata*, visto por el lado opuesto al representado en la Fig. 47. El primordio del antoblasto muestra ya un estadio avanzado de diferenciación. Obsérvense los primordios de las flores femeninas basales y los de las flores masculinas y bisexuales de la espiga terminal. En este estado tanto los primordios de las flores femeninas basales como el de la flor masculina subterminal muestran ya el mayor tamaño y grado de diferenciación. Bt, bráctea tectriz; (forófilo); Bfm, bráctea flor masculina; Ei, escamas intravaginales; Fmst, flor masculina subterminal; HJ₁, HJ₂, HJ_n, primordios foliares sucesivos; Ib, intermedio basal, Pbx, primordio flor bisexual; Pfb, primordios florales femeninos basales; Pm, primordio flor masculina.

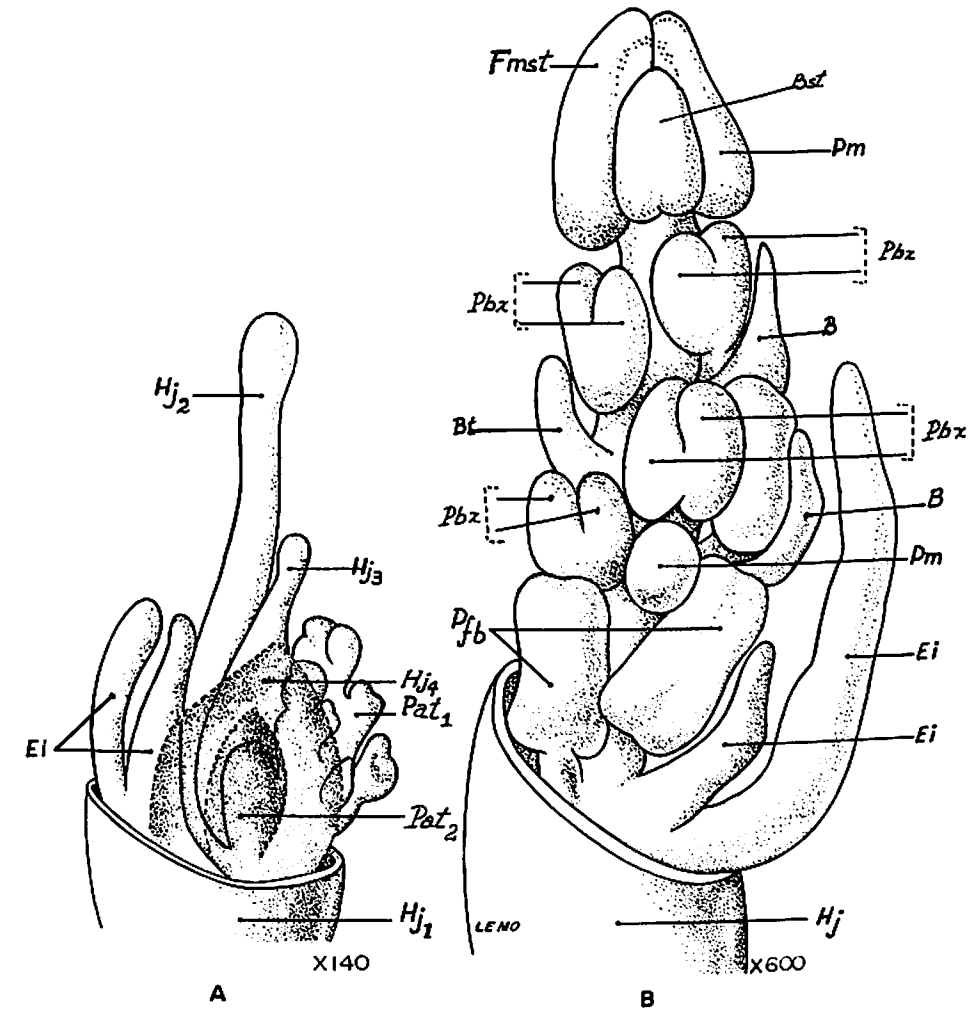


FIGURA 49A Apice de un brote mostrando los estadios sucesivos de desarrollo de los primordios foliares y de los antoblastos. B. Estadio de desarrollo del antoblasto de *Lilaea subulata* más avanzado que el representado en Figs. 47 y 48 en basal, visto del lado abaxial. En este estadio se acentúa el alargamiento del internodio basal de las flores femeninas basales, ya es notorio en este estadio la promoción del desarrollo de las flores femeninas basales y de la flor subterminal. Bc, bráctea tectriz; Bst, bráctea flor subterminal; Ei, escamas intravaginales; Fmst, flor masculina subterminal; HJ, restos de la hoja inmediatamente inferior; Pbx, primordio flor bisexual; Pfb, primordio flores femeninas basales, Pm primordio flor masculina.

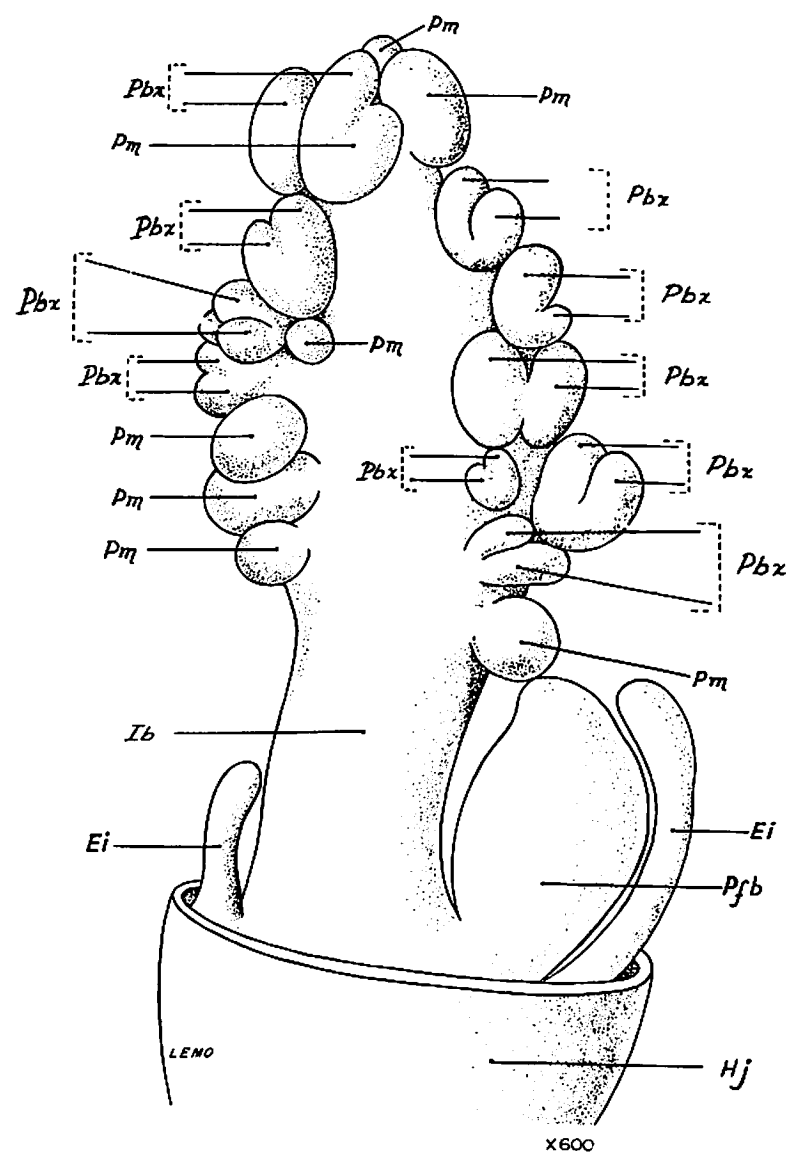


FIGURA 50. Estadio de desarrollo del antoblasto de *Lillaea subulata*, en el cual el internodio basal que separa el par de flores femeninas basales ha experimentado fuerte alargamiento (vista adaxial). En este estadio se acentúa la diferencia en el grado de desarrollo de las flores femeninas basales y las flores de la espiga, con excepción de la flor masculina subterminal. Obsérvese la dorsiventralidad de todo el primordio. Ei, escamas intravaginales; Hj, restos de la hoja inmediatamente inferior; Ib, internodio basal; Pbx, primordio flor bisexual; Pm primordio flor masculina.

El cono vegetativo principal de la espiga, como puede apreciarse, no forma flor terminal alguna y es observable aun después de haber producido el primordio de la flor masculina, aunque de tamaño bastante reducido y desviado hacia el lado adaxial, debido al intenso crecimiento de la flor masculina (Figs. 49A-B, 50, 52A-B), considerada terminal por diferentes autores, tales como CAMPBELL (1892) y AGRAWAL (1952), pero que a la luz de estas observaciones, se revela precisamente como una flor masculina subterminal en el sentido de TROLL (1964: 25).

De esta manera se configura también aquí el fenómeno de la "rectascendencia", descrito por TROLL (1964: 26), es decir, "la tendencia de la flor más cercana al ápice del primordio inflorescencia a situarse en la continuación rectilínea del eje madre; esto implica el desplazamiento lateral del rudimento terminal y es más notoria entre más tienda a desaparecer éste". La bráctea tectriz de la flor masculina subterminal es claramente visible y se inserta en el centro de la cara abaxial (Figs. 48, 49A-B, 52A). El rudimento del ápice del eje es visible aún después de que la flor masculina subterminal ha completado su diferenciación (Fig. 52B).

En este punto cabe anotar que la técnica de las secciones delgadas, difícilmente permite captar y observar estas relaciones de posición. Probablemente éste haya sido uno de los factores que determinaron que autores como AGRAWAL (1952) o CAMPBELL (1892), hayan considerado como terminal la flor masculina más cercana al ápice. Recientes estudios realizados por POSLUZSNY (1986) con el MEB confirman plenamente nuestros hallazgos efectuados hace ya varios años.

Excepcionalmente, se observaron también casos en los cuales se forman hacia el ápice del antoblasto primordios de flores bisexuales (Fig. 50). En estos casos aunque la posición lateral del primordio floral es inobjetable, el punto vegetativo del antoblasto se agota y deja de ser reconocible. Probablemente, otra de las razones para que la flor masculina haya sido considerada como una flor terminal, sea la de presentar desarrollo más intenso con respecto al resto de primordios florales (Figs. 49A-B, 52A-B). Tal intensidad es sólo equiparable a la que presentan las flores femeninas basales. Es bien sabido que una de las características de las flores terminales, como ha sido subrayado por TROLL (1964: 10), es su desarrollo precursivo, es decir, más rápido que el de las flores laterales. De esto depende también el que la flor terminal, por lo general, se abra y experimente antesis antes que las flores laterales cercanas. Este comportamiento es también propio de las flores subterminales de las

espigas de *Lilaea*. La flor masculina subterminal no solamente es la que se desarrolla más rápidamente, sino la que presenta mayor tamaño y la primera en alcanzar la antesis (Figs. 49A-B, 52A-B).

Por supuesto, la observación del desarrollo demuestra, por otro lado, que las flores de *Lilaea* son proterandras, condición que se acentúa cada vez más fuertemente hacia el ápice de la inflorescencia. De todos modos, el proceso de "terminalización" alcanza una etapa en la cual la flor masculina más cercana al ápice adopta características de una flor terminal.

Poco después de haber completado los primordios de la flor masculina subterminal su diferenciación, lo cual ocurre simultáneamente con la de las flores femeninas basales, se inicia el alargamiento del internodio situado por encima de las flores femeninas basales, con lo cual comienza también la separación de las flores femeninas basales del resto de las flores de la espiga terminal (Figs. 50, 52A-B).

Como se desprende de las Figs. 44-51, 52A-B, el internodio ya alargado, se convierte en el escapo de la espiga terminal. Los primordios situados por encima del escapo originan, por lo general, flores bisexuales, los inmediatamente superiores a éstas, flores masculinas y los siguientes, flores femeninas. Finalmente, como se ha visto, el primordio superior da lugar por lo general a una flor masculina que consta de un solo estambre. Esta secuencia se confirmó en 22 antoblastos jóvenes estudiados.

Mientras ocurre el alargamiento del internodio basal los primordios de las flores femeninas basales aumentan el tamaño rápidamente y se diferencian en dos sectores, uno superior y otro inferior (Figs. 51, 52A-B). El sector superior es más angosto, presenta rápido crecimiento y origina el estilo de las flores femeninas basales, caracterizado por su gran longitud. El crecimiento del estilo es tan rápido como el del internodio basal. (Figs. 51, 52A-B). El sector inferior origina el ovario.

Existe, por consiguiente, una marcada prolexis en el desarrollo de las flores femeninas basales con respecto a las de la espiga distal, a excepción de la flor masculina subterminal. Los primordios de las flores bisexuales subterminales, raras veces presentes, suelen ser también de mayor tamaño que los restantes (Fig. 50).

Cada una de las flores de la espiga se origina como una protuberancia más o menos esférica. Pronto, a partir del lado abaxial se origina un surco que separa en dos sectores el primordio esférico inicial. A partir del sec-

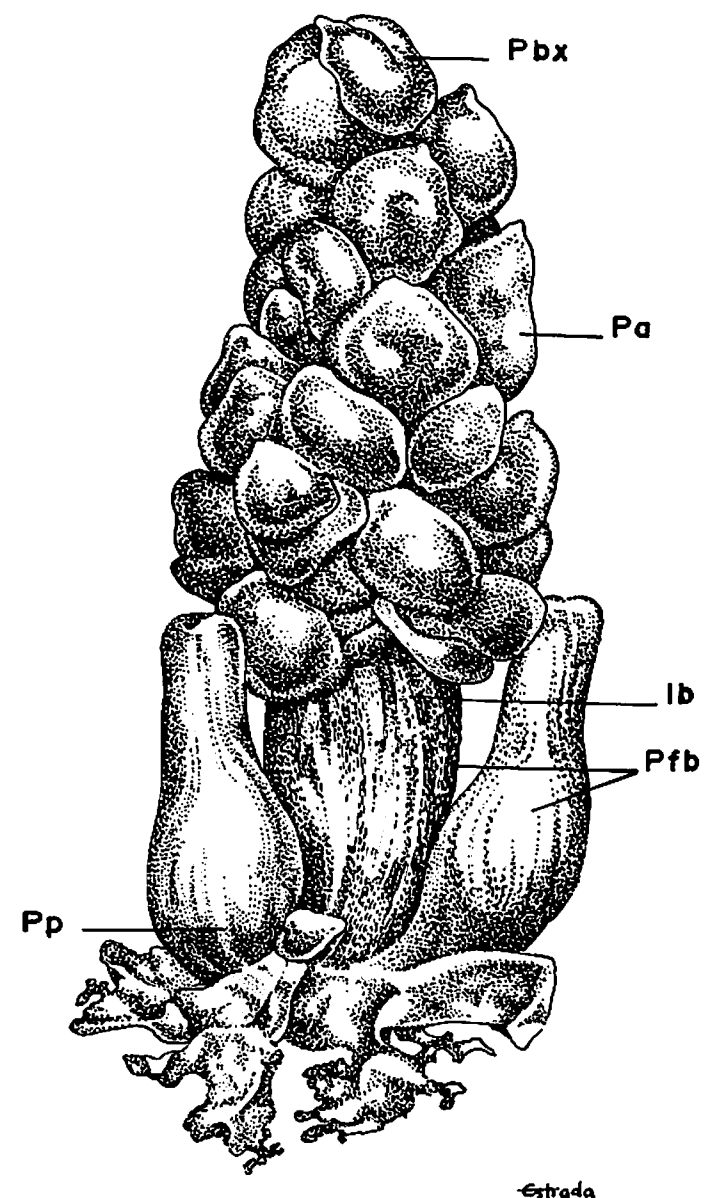


FIGURA 51. Estadio de desarrollo del antoblasto de *Lilaea subulata* más avanzado que el representado en 49A y 50. Obsérvese el mayor alargamiento del internodio basal que separa el par de flores femeninas basales y el avanzado desarrollo alcanzado por los primordios de las flores femeninas basales. Pat, primordio del antoblasto; Pfb, primordio flores femeninas basales; Pp primordio del rudimento del eje del paracladio.

tor situado abaxialmente surgirá la bráctea tectriz y del situado adaxialmente, la flor. Los dos primordios inicialmente muestran la misma intensidad de crecimiento pero a partir de cierto momento, la bráctea tectriz se diferencia y crece más rápidamente y adopta su configuración definitiva con anterioridad a los primordios florales (masculinos, femeninos o bisexuales). Ni la manera de originarse el primordio abaxial, ni su tamaño inicial, ni su posición, ni su rápida diferenciación, permiten suponer que se trate del primordio de un perianto. Por el contrario, coincide con las modalidades de origen, diferenciación y posición del primordio de una bráctea tectriz (Figs. 52A-B). En conjunto, la diferenciación de los pri-

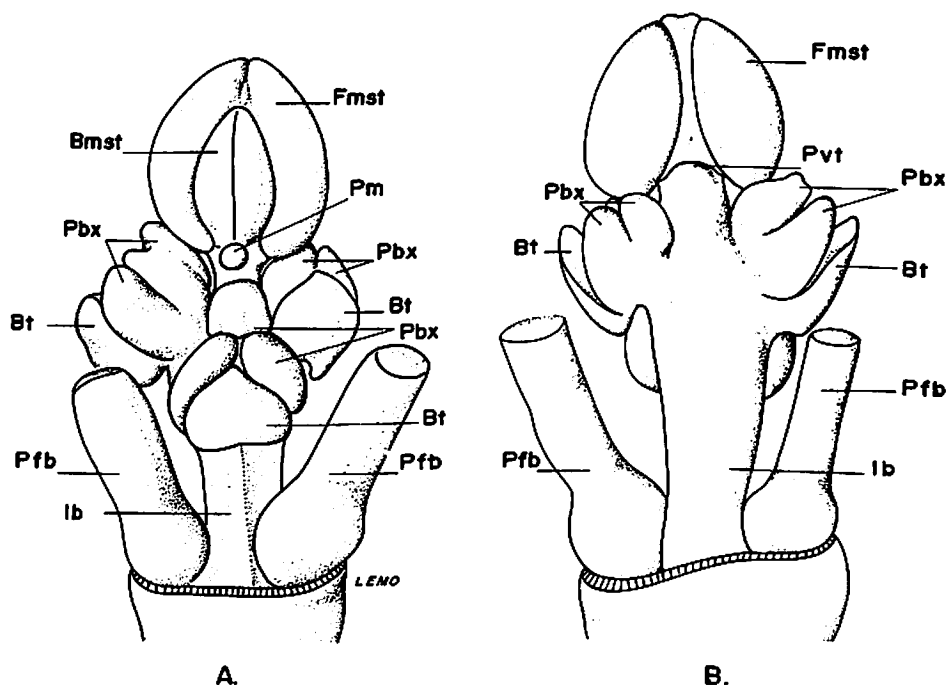


Figura 52. Estadio de desarrollo del antoblasto de *Lilaea subulata* (ecotipo de sitios secos intermitentemente inundados), aún más avanzado que el representado en la Figura 51A, lado abaxial; B, lado adaxial. Obsérvese la fuerte promoción del desarrollo del par de flores femeninas basales y la flor masculina subterminal. En los primordios de las flores bisexuales de la espiga terminal se distinguen claramente los primordios de la bráctea tectriz, del estambre y del gineceo. Obsérvese la marcada dorsoventralidad del antoblasto, Bt, bráctea tectriz; Bmst, bráctea tectriz flor masculina subterminal; Fmst, flor masculina subterminal; Ib, internodio basal, Pbx, primordio flor bisexual; Pfb, primordio flor femenina basal; Pm, primordio flor masculina; Pvt, punto vegetativo terminal.

mordios florales de la espiga distal y de sus correspondientes brácteas tectrices coincide en gran medida con lo observado por MORA (1960) respecto al desarrollo de las flores masculinas de las espigas terminales de *Carex*, subgénero *Eucarex* (Fig. 11).

El desarrollo del primordio de la flor masculina subterminal y de su respectiva bráctea tectriz coincide con el de las demás flores de la espiga. Sin embargo, el primordio de la bráctea tectriz crece más rápidamente y se diferencia más pronto que el de las demás brácteas de la espiga (Figs. 49B, 52A). Cabe mencionar que cuando el primordio va a originar una flor bisexual, la zona superior de la protuberancia se diferencia nuevamente en dos subzonas, la que dará origen al estambre y aquella que dará origen al gineceo (Figs. 50, 51).

A medida que se alarga el internodio basal los antoblastos emergen de las bases foliares. Cuando los escapos resultantes han alcanzado su máxima longitud, los estambres ya se han desprendido conjuntamente con la bráctea tectriz, de tal modo que en la espiga sólo aparecen los frutos jóvenes inmaduros: los inferiores a veces están separados por internodios ligeramente alargados (Figs. 43, 44, 45). Cuando el primordio antoblastico presenta una longitud de 8 mm, los estambres están todavía presentes, incluyendo el subterminal, el cual alcanza 1 mm de longitud, mientras que aquellos de los primordios basales de la espiga sólo alcanzan $\frac{1}{2}$ mm de longitud. En esta fase de desarrollo las flores basales femeninas demuestran ligera diferencia en su tamaño; así la más grande mide 4.5 mm mientras la más corta 3.5 mm. La hoja que sustenta este antoblasto ha alcanzado desarrollo completo y mide 7 cm.

4. Maduración de los frutos de *Lilaea subulata*

Los antoblastos se desenvuelven acropetalmente. Cuando alcanzan la longitud máxima, comienza el proceso de maduración de los frutos. Por lo general, en un momento dado, solamente un antoblasto ha alcanzado el pleno desenvolvimiento, al tiempo que la hoja inmediatamente inferior comienza a marchitarse. Finalmente, se desprende y deja también al descubierto los frutos, provenientes de las flores femeninas basales (Fig. 44).

Por lo general, los frutos de las flores basales se desarrollan más rápidamente que los de las flores de la espiga terminal. Además, el pericar-

po de los frutos basales se endurece a medida que avanza el proceso de la maduración al tiempo que en el ápice se forman engrosamientos que diferencian estos frutos de los superiores (Figs. 53-54).

La heterocarpia se acentúa particularmente en las plantas que crecen completamente sumergidas y que, entre otras características, se distinguen por su porte mayor y por poseer mayor número de flores en las espigas terminales (Figs. 43, 44). En las plantas que crecen en medios fangosos inundados intermitentemente, las flores femeninas basales se desarrollan también precursivamente con respecto a las demás flores del antoblasto, pero no son los frutos provenientes de estas flores los primeros en madurar, sino los de las flores bisexuales de la espiga terminal. Germinan también más pronto que las procedentes de las flores basales.

Así, mucho antes que el pericarpo del fruto de las flores femeninas basales de las plantas que crecen en sitios fangosos se haya endurecido, ya los frutos de la espiga terminal se amarillan, el escapo de la espiga se dobla hacia abajo y pone a los frutos en contacto con el substrato húmedo. En este momento se produce el desprendimiento de los frutos y poco tiempo después se inicia la germinación.

Si se cultivan, completamente sumergidas en agua, plantas procedentes de sitios fangosos intermitentemente inundados, mantienen este mismo comportamiento. En estas plantas se observa también retardo en el alargamiento del estilo de las flores basales el cual, como ya se ha mencionado, presenta relativa gran longitud, a diferencia de las flores de la espiga distal que llevan siempre estilos cortos (Figs. 43, 44, 45).

5. Polinización de las flores de *Lilaea subulata*

Un punto que surge en el estudio de *Lilaea subulata* es el de definir el momento en que ocurre la polinización de las flores femeninas de la espiga terminal y el de las flores femeninas basales. Aunque los datos disponibles no permiten todavía deducir conclusiones definitivas sobre este interesante proceso, se pudo ya establecer que ocurre en momentos diferentes, según se trate de las flores femeninas basales o de las flores femeninas de la espiga terminal, por lo menos en lo que se refiere a las formas de la especie de tamaño reducido, procedentes de sitios pantanosos, inundados intermitentemente.

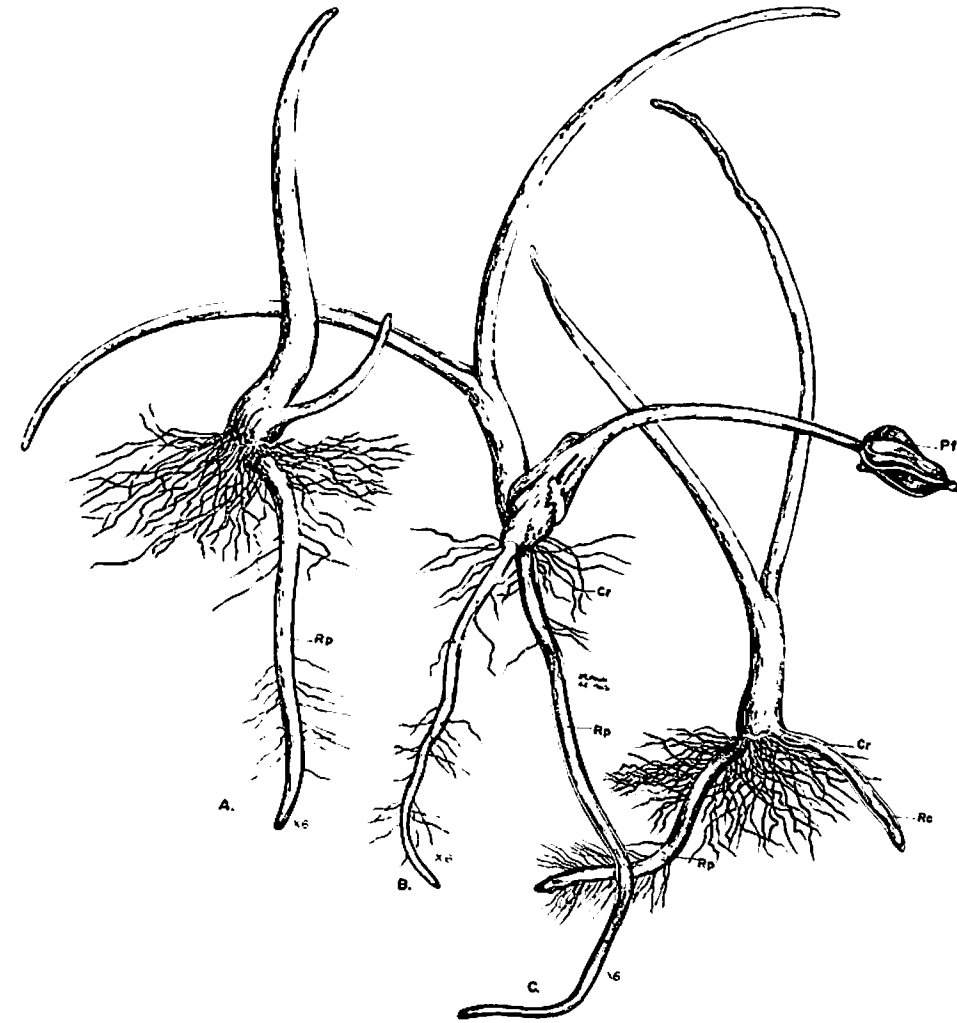


FIGURA 53. Plántulas de *Lilaea subulata*. En torno a la planta madre germinan numerosas semillas. Poco a poco (estadios A, B, C) "la corona de rizoides" Cr es sustituida por la raíz principal Rp; y luego por las raíces caulinares Rc. Inicialmente el punto vegetativo origina únicamente hojas. Pbr, pericarpo del fruto.

Se observó que la antesis ocurre antes que se haya producido el desenvolvimiento completo de los antoblastos, es decir, cuando éstos todavía se encuentran envueltos por las bases de las hojas tectrices respectivas. En este momento también los estigmas de las flores bisexuales de la espiga terminal han completado su desarrollo. Quizá sea por esta misma razón que los frutos de tales flores maduran, como se explicó, más pronto que los frutos de las flores femeninas basales.

En cambio, el alargamiento de los estilos de las flores basales sólo se complementa después de que se ha producido el desenvolvimiento del antoblasto y tanto éste como los estigmas quedan al descubierto (Figs. 43, 44).

Cuando se ha completado este proceso y los estilos de las flores femeninas basales han alcanzado longitud máxima, aparece sobre el estigma, a manera de un "penacho", un conjunto de tricomas blanquecinos (Fig. 45). No se pudo establecer sin embargo, si este fenómeno tiene alguna relación con la polinización. El examen de numerosos estigmas provistos de tricomas no demostró la presencia de granos de polen atrapados entre tales tricomas. Lo cierto es que el penacho de tricomas es de corta duración. Tras dos o tres días de existencia los pelos desaparecen, con lo cual los estilos se doblan y finalmente se desprenden del fruto, el cual continúa el proceso de maduración. Este último hace suponer que la aparición de los tricomas coincide con el momento de la fecundación de las flores femeninas basales.

La dispersión de las semillas de *Lilaea subulata*

Otro punto de interés en el estudio de *Lilaea*, es el de dilucidar los mecanismos de dispersión de esta planta y, en particular, el de establecer si la presencia de los frutos basales, es o no significativa, como mecanismo de propagación y supervivencia de la especie.

Ya se ha visto que tan pronto se inicia el proceso de maduración de los frutos de la espiga terminal, el escapo se inclina sobre el substrato y una vez que los frutos hacen contacto con éste, se desprenden para luego germinar. Este comportamiento de acuerdo con VAN DER PIJL, (1969), es también característico de plantas hidrocóricas, cuyas semillas maduran en el agua. Tal es el caso de *Cabomba*, *Victoria* y *Nufar*. El autor (MORA, 1984) comprobó este mismo para el caso de *gunnera*. Al igual que en estas plantas, en torno a la planta madre de *Lilaea subulata*, (Fig. 53) aparece un conjunto de plántulas que completan su desarrollo

vegetativo en el período de lluvias subsiguiente y florecen y fructifican en el siguiente período de sequía. Una vez cumplido este ciclo, la planta madre puede formar una nueva roseta de hojas con sus respectivos antoblastos, y así sucesivamente, hasta que finalmente el punto vegetativo se agota y la planta fenece. En plantas de sitios fangosos intermitentemente inundados, cultivadas bajo condiciones de acuario, se pudo establecer que el ciclo se cumple en un año.

Los frutos procedentes de las flores basales cuyo pericarpio entre tanto se ha endurecido, permanecen fuertemente adheridos al rizoma, inclusive después de haberse producido el marchitamiento y desprendimiento de las respectivas hojas de sustentación. En esta posición pueden permanecer largo tiempo (se han hecho observaciones a lo largo de cuatro años) sin que se produzca ni desprendimiento ni germinación de estos frutos. Pero si se los desprende de la planta madre y coloca en condiciones favorables, germinan rápidamente, en particular, si se trata de las poblaciones que crecen permanentemente sumergidas. Los frutos de las poblaciones de las zonas pantanosas pueden permanecer durante varias semanas sin que se inicie el proceso de protrusión de la radícula. En síntesis, se puede interpretar este comportamiento como un caso de *basicarpia*, según lo definido por MÜLLER (1955). Este autor se refiere a la *basicarpia* como un fenómeno propio de las plantas de las estepas y de los desiertos, en las cuales una parte de los frutos o todos están colocados inmediatamente por encima de la tierra o cerca al tallo principal.

6. Germinación de los frutos de *Lilaea subulata*

Los frutos basales de las plantas permanentemente sumeridas cuando se desprenden de la planta madre y se los implanta en suelo limoso constantemente húmedo, inician la germinación ocho días después, a más tardar, de la implantación. El pericarpio se abre por la base del fruto para dejar salir la radícula (Fig. 54). Esta es impulsada hacia afuera por el crecimiento del hipocótilo y el cotiledón. Cuando el hipocótilo ha alcanzado unos 3,5 mm de longitud, se encorva hacia abajo y, poco a poco, coloca el extremo de la radícula sobre el substrato (Fig. 54). Mientras tanto, en la región del cuello de la raíz aparece una corona de rizoides que de acuerdo con KLEBS, citado por TROLL (1943) tiene por función, poner en contacto la plántula con el substrato, antes que tal función pueda cumplirse por parte de los pelos radicales de la raíz

principal (Fig. 54). De modo que la función de los rizoides consistiría, principalmente, en dar sostén a la plántula, aunque de acuerdo con BRIOSIS y JOHNSON, citados por TROLL (1943), pueden también reabsorber agua y nutrientes. Al hacer contacto con el substrato la raíz principal se alarga hasta alcanzar una longitud de 2 mm. Del mismo modo, los rizoides experimentan fuerte alargamiento (Fig. 53) y miden cerca de 4 mm de largo.

Luego, la vaina cotiledonar se desdobra y eleva los restos del fruto hasta alcanzar una posición vertical (Fig. 54). El pericarpio con los restos de la semilla permanece adherido al ápice cotiledonar, (Fig. 54). A veces permanece adherido al cotiledón aún después de haberse formado las dos primeras hojas. Esto último coincide con la iniciación del fenecimiento del cotiledón (Fig. 53). La radícula continúa el crecimiento longitudinal y se mantiene relativamente largo tiempo funcional. Cuando la primera hoja ha completado su desarrollo aparece la primera raíz caulinar, la cual se origina en el nudo cotiledonar, pronto supera en longitud a la raíz principal, y al proyectarse hacia afuera, rompe la vaina cotiledonar (Fig. 53). La tercera hoja no tarda en aparecer. Su crecimiento es más rápido y en corto tiempo alcanza una longitud mayor a las hojas precedentes. En este estadio el cotiledón se desprende de la planta. La fase vegetativa, propiamente dicha, se completa tras aparecer el tercer órgano foliar. A partir de este momento el punto vegetativo forma simultáneamente órganos foliares y primordios de antoblastos (Figs. 46 y 47), como ya se explicó atrás.

Capítulo 5. Tipología de los brotes floríferos de *Triglochin palustris*, *Lilae subulata* y *Scheuchzeria palustris*

En el capítulo anterior de esta obra se vio de qué manera las plantas e inflorescencias de *Lilaea subulata* presentan una arquitectura singular que parecería apartarse del patrón organizacional descrito de las Monocotiledoneas. Esto, de por sí, ya justificaría someter a las plantas de *Lilaea subulata* y, en particular, a las inflorescencias, al análisis tipológico y determinar de qué modo su arquitectura es derivable o no del tipo organizacional de las Monocotiledoneas. El sometimiento a tal análisis

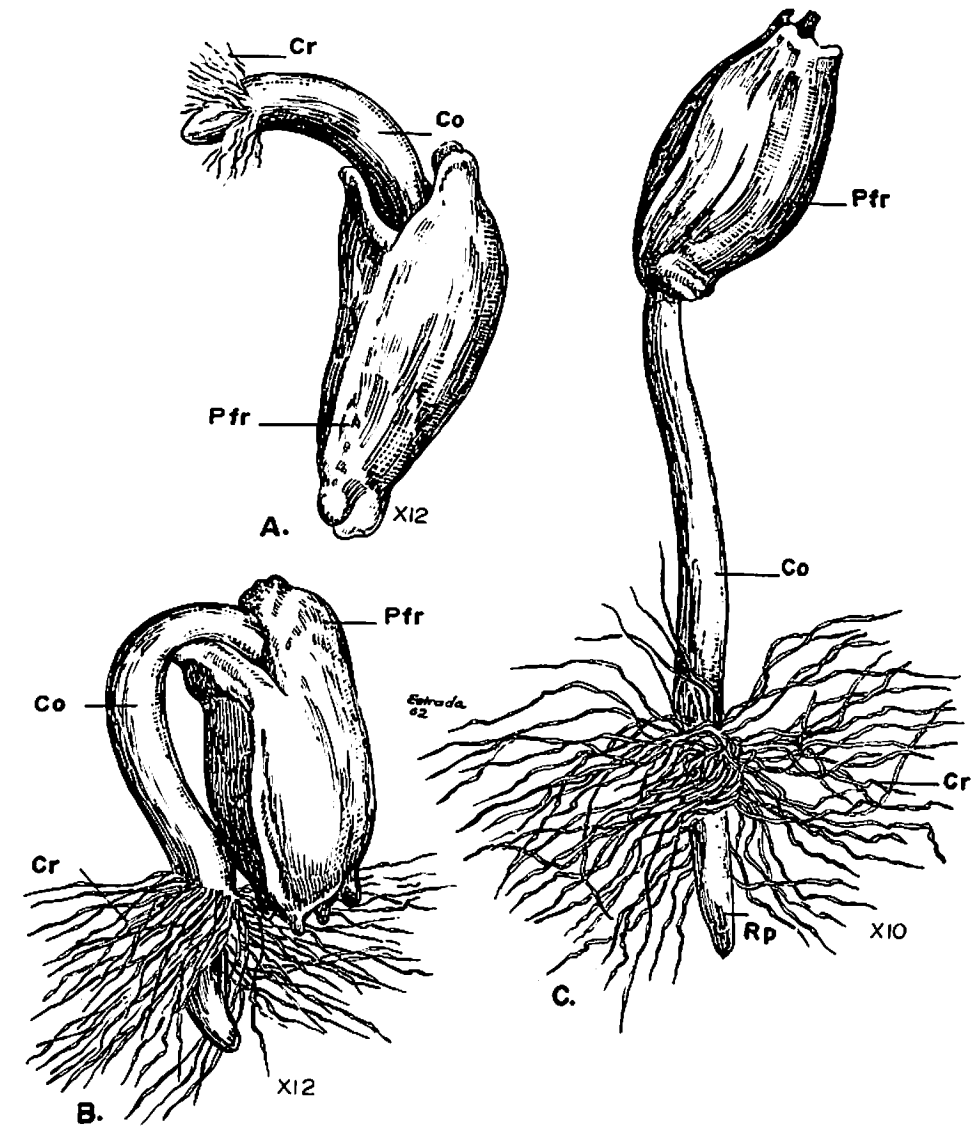


FIGURA 54. Germinación de los frutos de *Lilaea subulata*. A, protrusión de la radícula; B, obsérvese la aparición temprana de la corona de rizoides, alargamiento del cotiledón y hundimiento de la radícula y corona de rizoides en el substrato; C, enderezamiento del cotiledón, intensificación de su crecimiento longitudinal y de las hojas primarias envueltas por éste, (véase también Figura 53), Co, cotiledón; Cr, corona de rizoides; Pfr, pericarpio del fruto.

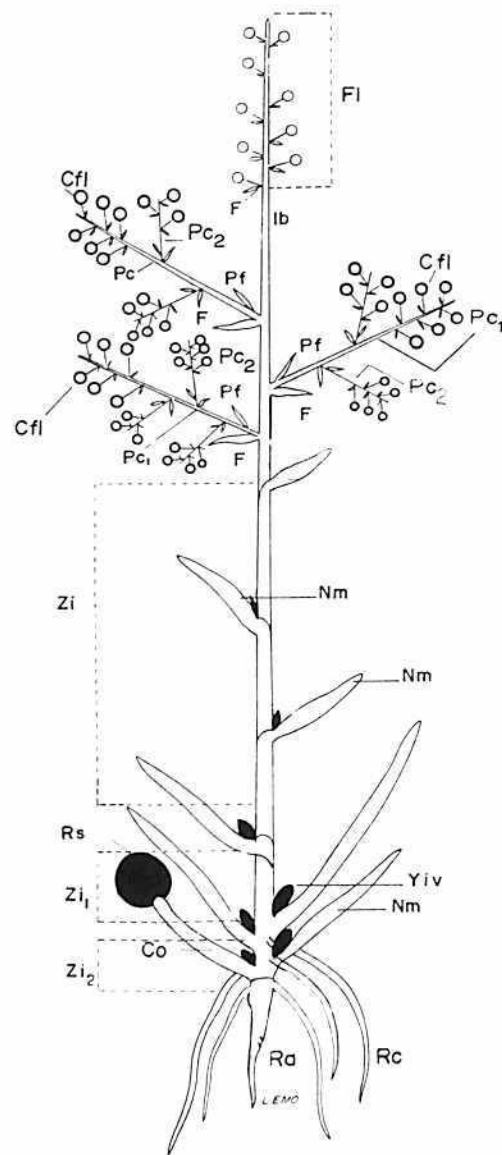


FIGURA 55. Representación esquemática de la arquitectura de una Monocotiledónea. Co, cotiledón; Cfl, coflorescencia; F, forofilo; FI, florescencia; Ib, internodio basal; Pf, prófalo; Pc₁ paracladios de refuerzo de primer orden; Pc₂ paracladio de refuerzo de segundo orden; Nm, nomofilo; Ra, radícula; Rc, raíces caulinares; Rs, restos semilla; Yiv, yema de innovación; Zi₁ zona de inhibición proximal; Zi₂ zona de inhibición distal; Zi, zona de inhibición.

resulta mayormente justificable, si se tiene en cuenta que existe confusión en la posición taxonómica de *Lilaea* y en la fijación de sus relaciones de afinidad, entre otros, con géneros tales como, *Triglochin* y *Scheuchzeria*. Esto último justifica también extender el análisis Morfológico-comparativo o tipológico a las plantas y brotes floríferos de los dos últimos géneros mencionados.

En la Fig. 55 se presenta el plan de estructura general de una planta angiosperma-monocotiledónea. El sistema radical es homorrhíco secundario. El brote propiamente dicho se inicia con el nudo cotiledonar donde se inserta el único cotiledón que inicia la sucesión foliar. Hacia arriba continúan catafilos o directamente hojas normales. Cada brote culmina en la inflorescencia cuyas ramificaciones y flores están sustentadas, generalmente, por hipsofilos. En las axilas de los catafilos o de las primeras hojas normales se encuentran, por lo general, yemas vegetativas, las cuales, tarde o temprano se desarrollan y producen nuevos brotes de innovación. Tales yemas conjuntamente con el sector respectivo del tallo principal, constituyen, de acuerdo con TROLL (1968) la *zona de innovación* (Figs. 55 y 56). Frecuentemente, las yemas vegetativas inferiores permanecen latentes. Estas últimas yemas conjuntamente con el respectivo sector del tallo, configuran lo que aquí se denominará la *zona proximal de inhibición* (Fig. 55, Zi₁).

A la zona de innovación, propiamente dicha, sigue acropetalmente una *segunda zona de inhibición* que comprende la parte del tallo en la cual las hojas no sustentan ramificaciones (Figs. 55, 56); pueden llevar yemas pero, por lo general, éstas no se desarrollan inmediatamente. Las zonas o sectores del tallo hasta ahora mencionados reciben en conjunto el nombre de *hipotagma*. Sigue luego hacia arriba la *sinflorescencia*, con la cual, por lo general, culmina el brote.

Entre los distintos sectores no existen límites rígidos. Su extensión varía fuertemente entre una y otra estirpe de las Monocotiledóneas y, en general, de las Angiospermas, de acuerdo con el "Principio de las Proporciones Variables". Inclusive, en una especie dada, un determinado sector puede extenderse hasta tal punto que desaparezca otro sector vecino y viceversa.

Las sinflorescencias terminales de las Monocotiledóneas, por lo general, representan antoblastos o sea sistemas especializados en la reproducción por semilla. Predominan los de organización politélica, aunque se

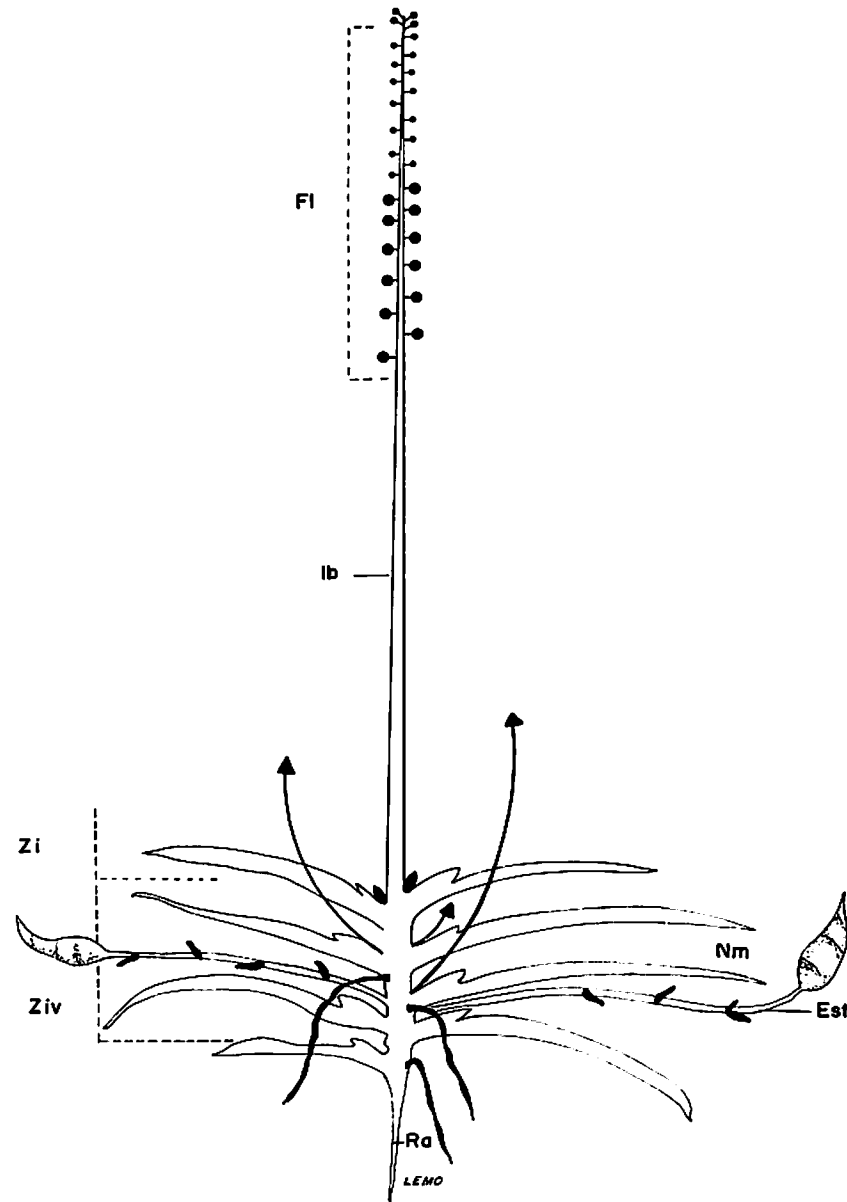


FIGURA 56. Esquema del plan de estructura de *Triglochin palustris*. Est, estolones; Fl, florescencia; Fl, florescencia; Ib, internodio basal; Nm, nomofilos; Ra, radícula; Zi, zona de inhibición distal; Ziv zona de innovación.

han encontrado casos de monotelia. Desde luego, en las Monocotiledóneas ocurren también antocáulos. En este último caso, al igual que en las Dicotiledóneas, los brotes floríferos, propiamente dichos, pueden ser homologables ya sea a paracladios o a sinflorescencias completas, según que las proliferaciones que los originaron hayan sido tempranas o precoces (véase pág. 46). En uno u otro caso, son siempre homogéneos, (Fig. 21).

Como es la regla en los antoblastos, los paracladios, por lo general, están reducidos, en cuanto carecen siempre de hipotagma; en contraste, los antotagmas o florescencias, lo mismo que las coflorescencias suelen ser conspicuas e, inclusive, pueden llegar a predominar en la sinflorescencia.

1. Tipología del brote de *Triglochin palustris*

Se trata de visualizar de qué modo encajan las plantas de *Triglochin palustris* dentro del Tipo organizacional de las Monocotiledóneas, del cual se presenta un modelo en el esquema de la Fig. 55.

El esquema de la Fig. 56, permite visualizar la arquitectura del brote de *Triglochin palustris*. Si comparamos este esquema, con el modelo del tipo organizacional de las Monocotiledóneas, saltan a la vista coincidencias y también modalidades propias de *Triglochin*. Entre estas últimas podrían mencionarse: la naturaleza antoblástica de la sinflorescencia representada únicamente por el antotagma o florescencia, la ausencia de catafilos en la zona de innovación del brote. Los órganos foliares de esta zona son también nomofilos, esto es, son hojas normales, provistas de base y limbo. Los márgenes de la base foliar forman una línea continuada y a la altura del límite, entre base y lámina, se prolongan medialmente a manera de una lígula. Los internodios de esta zona; al igual que en muchas otras Monocotiledóneas, son cortos; lo cual determina que las hojas aparezcan agrupadas en roseta.

La zona de innovación puede dar lugar a dos clases de brotes de innovación, a saber: a) brotes de innovación provistos únicamente de nomofilos que repiten la conformación del vástago madre, se desarrollan únicamente en el período vegetativo siguiente al de su aparición y pueden dar lugar a la formación de brotes de innovación de segundo orden. Estos a la vez, se desarrollan en el próximo período vegetativo al de su aparición, y así sucesivamente (desarrollo asiléptico); b) brotes

de innovación que, a diferencia del vástago madre, presentan los internodios alargados (estolones) y en cada nudo, en lugar de hojas normales, se encuentra catafilos (Fig. 56, Est.).

Los catafilos que protegen la yema terminal de cada brote de innovación experimentan engrosamiento, con lo cual dan lugar a bulbos, cuya estructura fue descrita en detalle por TROLL (1937).

Sobre la zona de innovación, propiamente dicha, se encuentra la *zona de inhibición distal*, la cual comienza a partir de la quinta hoja, desde donde aumenta ligeramente el tamaño de las hojas y luego vuelve a decrecer. Las yemas axilares de esta zona son de tamaño más reducido que las que originan brotes de innovación.

La ausencia de paracladios indica que la zona de inhibición distal se extiende por toda la infraestructura o hipotagma sinflorescencial. Si se comparan la Fig. 55 con la Fig. 56, se verá que solamente se conserva la *florescencia*, la cual se distingue por su considerable desarrollo y está separada de la *zona de innovación* por el *internodio basal* que se alarga a manera de escape.

En la florescencia las flores se insertan en el eje principal por medio de un corto pedicelo y no están acompañadas de brácteas tectrices. La presencia de la florescencia indicaría que los antoblastos de *Triglochin palustris* son del tipo politélico, como lo indica también la promoción basitónica de los pedicelos florales y la sucesión acropetal en la maduración y apertura de las flores.

Para obtener confirmación contundente de que los antoblastos de *Triglochin palustris* pertenecen al tipo politélico faltaría por resolver el punto de si existe o no una flor terminal en el sistema. Este punto resulta en particular interesante de analizar, en cuanto que HILL (1900), asegura haber observado la presencia de una flor terminal, la cual, de acuerdo con lo ya expuesto, es propia de la arquitectura monotélica de la sinflorescencia.

Los estudios ontogenéticos hasta ahora realizados muestran que contrariamente a lo afirmado por HILL (1900), el punto vegetativo terminal no forma primordio de flor terminal alguna. La transición del punto vegetativo de la fase vegetativa del desarrollo a la fase reproductiva, se caracteriza por un fuerte alargamiento, en forma de pirámide, del cono vegetativo del brote, tras lo cual tiene lugar la formación de los primordios florales en sucesión acropetal y, aun en fases avanzadas del

proceso, se puede observar el punto vegetativo abierto, de modo que todos los primordios florales tienen origen lateral. En conjunto el desarrollo de la florescencia concuerda, en lo fundamental, con el de otras Monocotiledóneas politélicas (Fig. 11).

El desarrollo de los primordios florales, al igual que en otras Monocotiledóneas politélicas, muestran promoción basitónica; contrariamente a lo que ocurre en los sistemas monotélicos, donde es el primordio de las flores terminales del eje principal el primero en aparecer y diferenciarse. Sin embargo, cabe anotar que cuando el antoblasto de *Triglochin palustris* ha alcanzado el estado adulto, la flor más distal de la florescencia ocupa el ápice del eje. De acuerdo con los resultados descritos del estudio ontogenético, se puede designar a esta flor como *subterminal*, según la nomenclatura propuesta por TROLL (1964). Por tanto podemos concluir que el antoblasto de *Triglochin palustris* representa un sistema sinflorescencial politélico. Esta conclusión está de acuerdo con la predicción de TROLL (1950-1968), en el sentido de que la gran mayoría de las inflorescencias de las Monocotiledóneas representan sistemas sinflorescenciales politélicos. Los estudios ontogenéticos de LIEU (1979) de las inflorescencias de *Triglochin striata* muestran resultados similares; en particular, en lo que concierne con el alargamiento del primordio de la inflorescencia, la aparición de las flores en serie acropetal rápida hasta el agotamiento del meristemo terminal. Sin embargo, el primordio señalado como correspondiente a una "flor terminal", (Fig. 8b, del trabajo de LIEU, loc. cit.), evidentemente corresponde a una flor *subterminal*, en el sentido ya expuesto.

a. Innovación y crecimiento del rizoma de *Triglochin palustris*

Hasta ahora nos hemos referido solamente a la estructura de los brotes. Surge, sin embargo, la pregunta: ¿cómo ocurre el crecimiento del rizoma? Los brotes de innovación que se originaron en la zona de innovación se desarrollan y crecen en el próximo período vegetativo (desarrollo asiléptico). La transición de la fase vegetativa a la fase reproductiva del punto vegetativo de estos brotes ocurre al promediar dicho período vegetativo. En el hábitat natural (Europa Central) los brotes principales de *Triglochin palustris* forman yemas de renuevo al finalizar el verano; sin embargo, se pudo comprobar que al promediar el otoño, el punto vegetativo de estas yemas no ha formado todavía el primordio del antoblasto. Cuando comienzan a crecer los brotes de innovación

presentan promoción basitónica (Fig. 56), sin embargo, todos florecen en el mismo período vegetativo. El número de brotes varía de un individuo a otro. Este comportamiento se repite de un período vegetativo a otro y da lugar a la formación de un rizoma ramificado simpodialmente.

En *Triglochin striata*, de acuerdo con lo expuesto por LIEU (1979) y a juzgar por las microfotografías efectuadas con el MEB, la innovación tiene lugar en secuencia siléptica rápida, al igual de lo que sucede, como veremos, en *Lilaea subulata*. Las cúpulas meristemáticas que originan, respectivamente, el primordio de la florescencia y del brote de innovación surgen simultáneamente, produciéndose aparentemente una "bifurcación" de la cúpula inicial. Desde luego, se trata de una pseudobifurcación, causada por el desarrollo proléptico de la yema de innovación distal; fenómeno que se repite cada vez que se forma un nuevo brote de innovación de diferente grado de ramificación. De todos modos, este comportamiento resulta sobremano interesante en cuanto permite interrelacionar aún más estrechamente la arquitectura de las plantas de *Triglochin* con las de *Lilaea*.

En algunos casos se originan estolones como productos axilares de las hojas basales, las cuales se desarrollan en el período vegetativo siguiente. Los estolones crecen primero horizontalmente, poco a poco, adoptan posición vertical y terminan en un antoblasto, al igual que el brote madre. Presentan también promoción basitónica de la zona de innovación, zona de inhibición bien definida y supresión de la región paracládica.

En resumen, el análisis comparativo anterior nos lleva a comprobar las siguientes peculiaridades en la arquitectura de las plantas de *Triglochin palustris*: a) Desarrollo asiléptico de los brotes de innovación; b) presencia de dos clases de brotes de innovación, ortótropos y plagiótropos, éstos en forma de estolones; c) reducción de la región paracládica y pronunciada extensión de la región de inhibición distal; d) promoción del crecimiento longitudinal del internodio basal; e) fuerte promoción y especialización de la florescencia o antotagma en la reproducción sexual y en la polonización anemofila (ausencia de forofilos).

En conjunto, las peculiaridades estructurales señaladas determinan la forma característica de las plantas de *Triglochin palustris*. Tales peculiaridades son derivables del Tipo organizacional de las Monocotiledóneas, y son simplemente el resultado de la mayor o menor intensidad

del crecimiento de las diferentes zonas del brote de acuerdo con el principio de las Proporciones Variables TROLL (1949a).

b. Relaciones entre las intensidades del crecimiento de las diferentes zonas del brote de *Triglochin palustris*

b.1. Florescencia versus zona paracládica

Las sinflorescencias de *Triglochin palustris* presentan intensa promoción de la florescencia y reducción extrema de la región paracládica; mientras ésta última está totalmente suprimida, la florescencia adopta la forma de una espiga de relativa gran longitud, provista de numerosas flores funcionales y carente en absoluto de forofilos. Se trata de antotagmas altamente especializados en la función reproductiva como ocurre con frecuencia en los antoblastos politélicos.

b.2. Antoblastos versus zona de innovación

La zona de innovación está constituida por yemas vegetativas algunas de las cuales pueden originar estolones y las restantes brotes de innovación ortótropos, los cuales nunca se desarrollan en el mismo año en que se desarrolla el antoblasto del brote madre. Como se ha visto, el desenvolvimiento de estos brotes tiene lugar en el período vegetativo siguiente y repite idénticamente la estructura de la planta madre o, dicho en otros términos, el desarrollo de los brotes de innovación es asiléptico con respecto al brote principal. La repetición del proceso en varios períodos vegetativos da lugar al surgimiento de un rizoma plenoártico (TROLL, 1969), cuyos segmentos consecutivos permanecen ligados unos con otros durante varios años.

b.3. Organos foliares versus producto axilar

En general, en *Triglochin palustris* el producto axilar surge y se desarrolla asincrónicamente con respecto a la hoja de sustentación respectiva. Cuando la hoja se encuentra totalmente desarrollada se origina la yema axilar de innovación. Esta permanece cierto tiempo inhibida, al cabo del cual se inicia la diferenciación de la yema. Generalmente, esto coincide con el momento en que se inicia el envejecimiento (amarillamiento) de la hoja. De modo que cuando la yema se halla completamente formada está protegida únicamente por los restos secos de la vaina foliar y proba-

blemente también por las llamadas "escamas intravaginales" presentes en todas las axilas foliares de *Triglochin palustris*. Probablemente, sea en relación con esta función que estas estructuras, cuya verdadera naturaleza morfológica aún no ha podido revelarse, secretan mucílago. Este comportamiento fue también observado por HILL (1900), quien denomina a las escamas intravaginales cuerpos glandulares y describe su estructura anatómica.

b.4. Internodio basal versus zona de inhibición

Las zonas de inhibición están ausentes. Sin embargo, la inhibición como tal se manifiesta en el retardamiento del desarrollo de las dos yemas vegetativas distales.

El internodio basal está fuertemente alargado a manera de un esca-po, comportamiento que se observa frecuentemente en las Monocotiledóneas, por ejemplo, en *Chlorophytum comosum*, (Liliaceae) como ha sido señalado por TROLL, (1969), sobre todo cuando la zona de inhibición distal está ausente.

2. Tipología de los brotes de *Lilaea subulata*

a. Tipología del brote total

Si se comparan entre sí los esquemas representados en las Figs. 55, 56, 58, que visualizan respectivamente el modelo arquitectónico general de una planta monocotiledónea, el particular de un brote de *Triglochin palustris* y el particular de un brote de *Lilaea subulata*, la primera impresión es la de que la arquitectura del brote de esta última, se aparta de las dos anteriores considerablemente, si bien en ambos casos se trata de antoblastos, dada su especialización en la reproducción sexual. En particular se destaca la posición basal de las flores femeninas de *Lilaea*, considerada por algunos autores, entre ellos HUTCHINSON (1959) como característica diferencial de la familia de las *Lilaeaceae*, propuesta entre otros, por este autor. Se trata ahora de examinar con apoyo en los datos empíricos suministrados por el análisis morfológico de las plantas de *Lilaea* y en los resultados del estudio del desarrollo de las plantas (ontogénesis), si es o no posible demostrar de qué manera la arquitectura singular de *Lilaea*, es derivable del Tipo organizacional de las monocotiledóneas, mediante transformaciones sencillas, inducidas por promoción o inhibición del crecimiento y desarrollo de las diferentes regiones del

brote (Principio de las proporciones variables). Resuelto este interrogante se podrán examinar las relaciones tipológicas entre la arquitectura de *Lilaea* y la de *Triglochin*.

Se pueden representar esquemáticamente una planta joven de *Lilaea* en la forma como aparece en las Figs. 57A y 57B, si se tienen en cuenta los datos obtenidos en el estudio ontogenético del tallo de esta planta y de las inflorescencias (antoblastos). En la Fig. 57A, se puede apreciar la presencia de una zona de innovación representada por 4 hojas normales, en cuyas axilas se originan yemas vegetativas y están presentes escamas intravaginales.

En este contexto cabe mencionar que en los dos ecotipos que se ha señalado de *Lilaea subulata*, las distintas regiones del brote tienen expresiones diferentes, en cuanto a la mayor o menor intensidad de crecimiento. En los individuos del ecotipo acuático permanentemente sumergidos, la florescencia y el internodio basal alcanzan mayores dimensiones y, por otra parte, una de las yemas de innovación puede desarrollarse y dar lugar a una ramificación vegetativa que crece simultáneamente con el brote madre. Sin embargo, este comportamiento se presenta raras veces.

Como se desprende de las Figs. 57A y B el brote de innovación tiene hojas normales y se ramifica siguiendo el mismo esquema de la planta madre. Sin embargo, en los dos ecotipos de *Lilaea subulata* el único brote de innovación que constantemente se desarrolla es el distal. Como se vio, el desarrollo de este brote es tan intenso que el antoblasto es desplazado hacia un lado (evección), y adopta posición pseudolateral. El brote de innovación pronto origina un nuevo brote de innovación de segundo orden, y así en adelante, en sucesión rápida. Cada vez se produce la evección o *sobrepasamiento* del antoblasto primariamente terminal (Figs. 57A y B).

En las dos figuras se dibujan los internodios alargados con el objeto de facilitar la visualización de las relaciones arquitecturales de los procesos de crecimiento que las originan. Si suponemos que los internodios representados en el esquema de la Fig. 57B, se acortan y simultáneamente experimentan ligero engrosamiento, se obtienen las relaciones arquitecturales representadas en la Fig. 58, correspondiente al comportamiento del ecotipo permanentemente sumergido y si suponemos que los internodios se acorten aún más, se obtienen las representadas en la Fig. 59, correspondiente al ecotipo propio de sitios intermitentemente

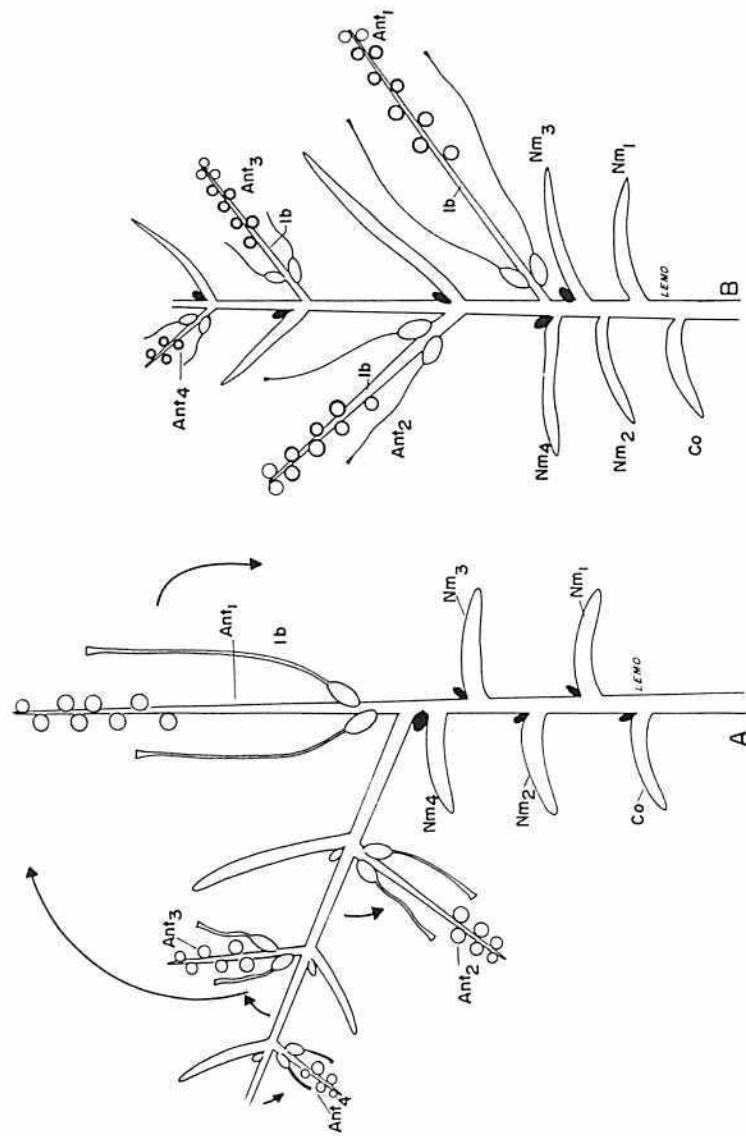


FIGURA 57. A, construcción teórica que muestra la naturaleza simpodial del rizoma de *Lilaea* y la posición originalmente terminal del antoblasto. B, por evecciones o *sobrepasamientos* sucesivos, los antoblastos son desplazados hacia un lado, de donde resulta su posición pseudolateral y aparentemente axilar. Ant₁...Ant₄ antoblastos de diferente orden; Co, cotiledón; lb, internodio basal; Nm, nomófilo.

húmedos. En este último caso el rizoma experimenta también mayor engrosamiento.

Como se ve, los antoblastos aparecen en posición lateral axilar, en consecuencia de los *sobrepasamientos* repetidos, tal como ya se discutió. El conjunto de brotes concatenados simpodialmente, provistos de nomófilos y que culminan en antoblastos, forma un *antocladioide*, al cual podría denominarse *criptoantocladioide* para diferenciarlo de los que ocurren entre los fanerofitos, a los cuales se denominaría *faneroantocladioide*, en analogía a *criptocormo* y *fanerocormo*.

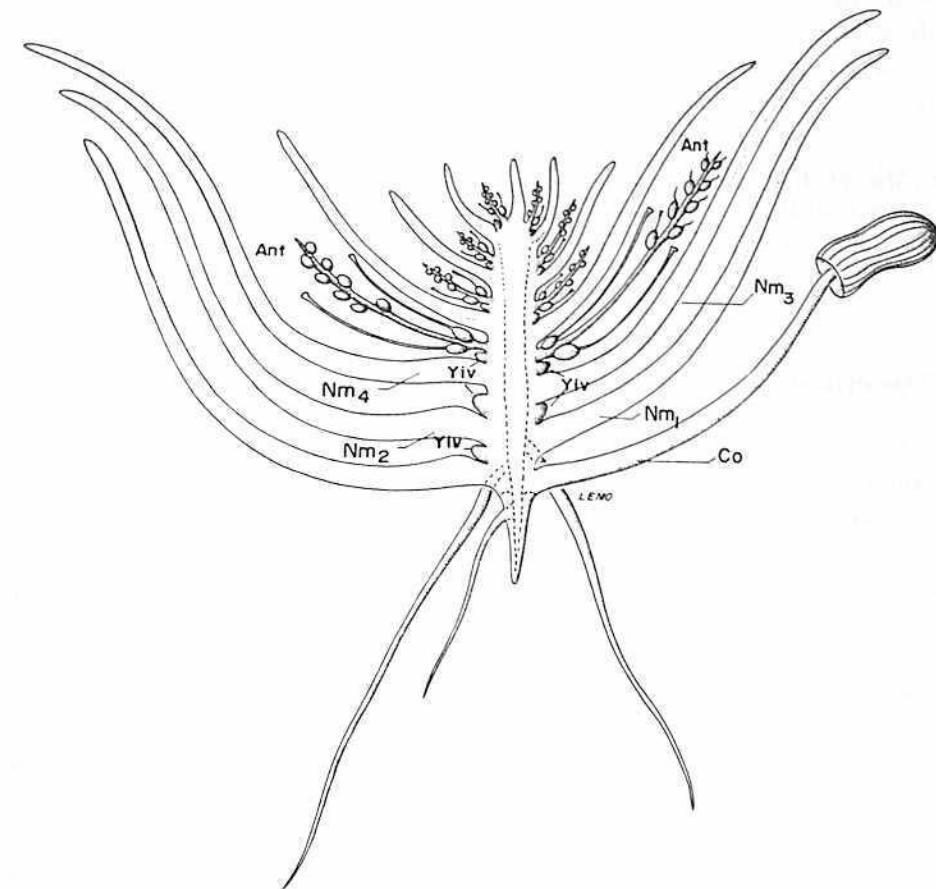


FIGURA 58. Representación esquemática de la arquitectura de una planta de *Lilaea subulata*, la longitud de los internodios ligeramente aumentada. Ant, antoblasto; Co, cotiledón; Nm₁...Nm₄ nomófilos; Yiv, yema de innovación.

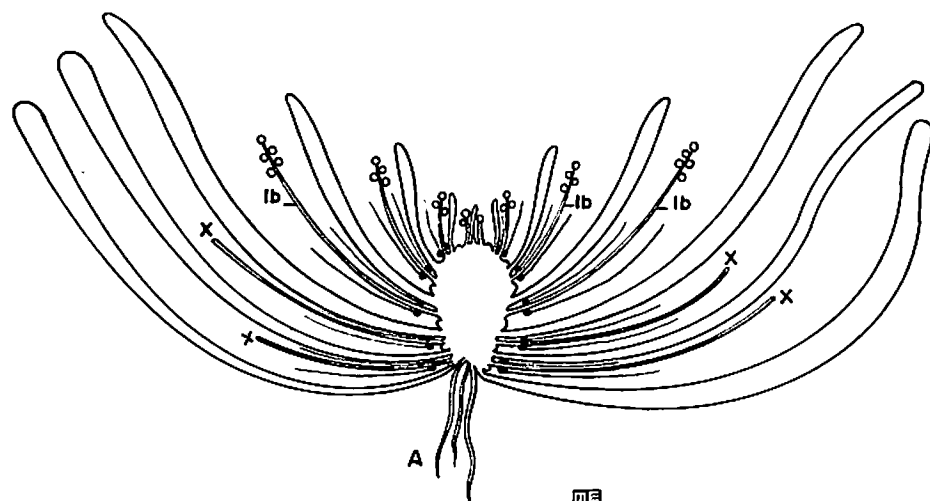


FIGURA 59. Representación esquemática del plan de construcción de una planta de *Lilaea subulata*, sin aumentar la longitud real de los internodios. Las espigas terminales de las inflorescencias (antoblastos) proximales ya se han desprendido. Para mayor simplicidad del dibujo no se representan los nomofilos proximales.

b. Tipología de los antoblastos de *Lilaea subulata*

Del análisis comparativo anterior se deduce que los antoblastos son derivables de sinflorescencias, con zonas paracládicas fuertemente reducidas. Su posición lateral resulta del efecto de evecciones o sobrepasamientos que se suceden rápidamente unos a otros, por el intenso crecimiento del brote de innovación encargado de continuar el desarrollo del sistema caular de la planta.

Al igual de lo que ocurre en las *Cyperaceae* (MORA, 1960), se cumple también en *Lilaea* la relación inversa entre la mayor o menor promoción de la zona de innovación y la mayor o menor promoción de la sinflorescencia. En *Lilaea* tal relación estaría a favor de la zona de innovación y en detrimento de la sinflorescencia, la cual aparece reducida a la florescencia, al internodio basal y a la región paracládica, representada apenas por las dos flores femeninas basales. En esta relación tendríamos también una expresión del Principio de las proporciones variables, repetidas veces mencionado en este estudio.

La comprensión tipológica de los antoblastos de *Lilaea* no resultó tarea sencilla; como quiera que para ello precisó resolver varios interrogantes:

El primero de tales interrogantes, fue el de si los antoblastos de *Lilaea* presentan organización politélica u organización monotélica. A este interrogante se pudo dar respuesta, merced a los resultados de los estudio ontogenéticos, en el sentido de que se trata de antoblastos politélicos.

Los otros interrogantes fueron los siguientes:

¿Está formado el antoblasto únicamente por la florescencia o intervienen en su arquitectura otros elementos o sectores de la sinflorescencia? ¿Si interviene únicamente la florescencia qué elemento de la sinflorescencia representa el internodio alargado que separa las flores femeninas basales de la espiga terminal? ¿Acaso un internodio proximal de la florescencia? La respuesta afirmativa a esta última pregunta significaría que estaríamos ante un caso singular atípico, es decir, no derivable del tipo de organización general de las Monocotiledóneas, puesto que en este grupo de plantas, como se vio, es el internodio basal, situado entre la florescencia y la zona paracládica el que se alarga. Tendríamos, por consiguiente, que acogernos a la otra alternativa, es decir, el antoblasto no solamente representa la florescencia, sino además el internodio basal, alargado a manera de escapo y la región paracládica, representada por las dos flores femeninas basales (Fig. 44, 57A-B). (Véase p. 124).

Se verificaron estudios ontogenéticos con el objeto de ampliar la información disponible y en busca de evidencias a favor o en contra de la interpretación mencionada. La posición de las escamas intravaginales de mayor tamaño frente a los primordios de las flores femeninas, a manera de forofilos, parecía apoyar la hipótesis (Figs. 48, 49B, 50). El hallazgo de primordios incipientes (Fig. 51 Pp) muy próximos e incluso adoxados al primordio de la flor femenina basal, permitía suponer que podría tratarse de un comportamiento similar al observado en las espículas de las *Caricoideae* (*Cyperaceae*) MORA (1960, 1966); en particular *Carex* y *Uncinia*, donde el primordio de la flor femenina basal se desarrolla rápidamente, mientras el del eje de último orden donde se asienta dicha flor femenina basal, pronto detiene su desarrollo y finalmente degenera y desaparece, al punto que autores como KUKKONNEN (1967) y TIMONEN (1985) continúan considerando como terminales las flores femeninas de *Uncinia*, no obstante las evidencias objetivas

directas que proporciona el estudio del desarrollo de las inflorescencias parciales de último orden de este género (MORA, 1966).

Sin embargo, en el caso de las flores femeninas basales de *Lilaea*, la falta de pruebas (hechos) ontogenéticas directas a favor de la hipótesis en discusión, obligaba a considerar la interpretación anterior, como simple hipótesis de trabajo. En octubre de 1986, cuando el presente estudio se encontraba ya listo para la publicación, el autor conoció el trabajo de POSLUSZNY (1986), en el cual bajo el subtítulo "Variations in development", se describen interesantes hallazgos, que en opinión del autor del presente trabajo, confirman las predicciones derivables de nuestra hipótesis de trabajo, en el sentido de que las flores femeninas basales de los antoblastos de *Lilaea* representan las flores basales de ramificaciones de primer orden del antoblasto, homologables a los paracladios de refuerzo de la sinflorescencia que cuando, excepcionalmente, completan su diferenciación como primordios, repiten la arquitectura de la sinflorescencia o antoblasto.

De acuerdo con las descripciones de POSLUSZNY (loc. cit.) ilustradas con magníficas microfotografías del MEB, se encontró que en plantas vigorosas de *Lilaea scilloides* provistas también de sinflorescencias más grandes, los primordios basales que presuntivamente habrían tenido que formar flores femeninas basales largamente estiladas, mostraban variaciones en el desarrollo. Las variaciones observadas por POSLUSZNY (loc. cit.) van desde la formación de una flor femenina basal más un meristema lateral, hasta el desarrollo de una "inflorescencia" o una "ramificación" de una "inflorescencia". En todos los casos, aunque las estructuras "accesorias" aparecen junto al primordio de la flor basal la flor y las estructuras accesorias siempre provienen del mismo meristema y, por consiguiente, del mismo primordio. En algunos casos, el desarrollo ontogenético de este mismo primordio basal es tan completo, que coincide con el de una "inflorescencia" (paracladio) normal, o sea que lleva también primordios de flores femeninas basales largamente estiladas, de segundo orden. POSLUSZNY (1986) llama a estas estructuras "inflorescencias basales" y agrega que nunca las observó desarrollarse hasta alcanzar la antesis.

En síntesis, en opinión del autor, los hallazgos de POSLUSZNY (loc. cit.) representan evidencia objetiva directa, de acuerdo con el criterio de continuidad, (véase p. 18) a favor de nuestra interpretación, según la cual, las flores femeninas basales de estilos largos de *Lilaea* representan

flores femeninas basales pertenecientes a paracladios. Los mismos hallazgos de POSLUSZNY a los que se ha hecho referencia, también corroboran nuestra hipótesis sobre la rudimentación y desaparición del eje del paracladio junto con los rudimentos florales de la coflorescencia o espiga terminal del paracladio, de modo similar a lo que ocurre en las inflorescencias parciales de último orden o espículas de las *Cariceae*.

3. Tipología de los brotes floríferos de *Scheuchzeria palustris*

Scheuchzeria palustris es planta propia de terrenos pantanosos o turberas de la zona templada boreal. El autor tuvo oportunidad de observarla creciendo en su hábitat natural en la turbera alta del Wurzacher Ried, situada a 650 m de altura en el Estado de Baden-Württemberg, cerca a la ciudad de Memmingen, República Federal de Alemania, donde se encuentra en las zonas de "tembladera", asociada a *Carex lasiocarpa*, *Eriphorum angustifolium*, *Potentilla palustris*, entre otras especies. Las plantas forman rizomas decumbentes extensivos, considerablemente ramificados, con raíces más o menos largas que parten de cada nudo (Fig. 60). En los nudos se insertan hojas normales (nomofilos). En la región decumbente proximal los internodios son largos y poco a poco distalmente se acortan. El acortamiento máximo, por lo general, coincide con el cambio de dirección de plagiotropica-decumbente a ortótropa. Cada brote culmina en una sinflorescencia monotélica. La innovación de los brotes tiene lugar mediante yemas situadas en las axilas de los nomofilos más inferiores de la región ortótropa y que aparecen ya al concluir el verano y, consiguientemente, el período vegetativo.

Las yemas de innovación vegetativa se desarrollan en el período vegetativo siguiente al de su aparición y, por consiguiente, al de floración del brote madre o principal. El examen de los conos vegetativos de brotes vegetativos que no habían alcanzado a florecer en el verano inmediatamente anterior, demostró que la transición del meristema apical de la fase vegetativa a la fase reproductiva, no se cumple en el otoño, como sucede en algunas plantas perennes de la zona templada, entre ellas varias especies de *Carex*, sino en el período vegetativo siguiente. POSLUSZNY (1983), encontró que tal transición tiene lugar en el mes de mayo en materiales procedentes de una turbera pequeña de las colinas de Arkell (43° 33' N, 80° 07' W) del Condado de Wellington, Ontario, Canadá; o sea, en una latitud similar a la de la localidad alemana donde fue observada por el autor. La sinflorescencia presenta además

cóficamente diferenciado, ni ninguna otra especialización que facilite la polinización. La innovación es asiléptica, todo el sistema y cada uno de los paracladios culminan respectivamente en una flor terminal trimera bisexual.

En cambio, los brotes floríferos de *Triglochin* y *Lilaea* representan antoblastos politélicos con antotagmas (florescencias) claramente diferenciados y especializados en la reproducción sexual. En *Triglochin* los forofilos florales desaparecen por completo; mientras en *Lilaea* pueden estar o no presentes. El internodio basal se alarga considerablemente tanto en *Triglochin* como en *Lilaea* y eleva el antotagma sobre la superficie del sustrato.

En *Triglochin* los paracladios han desaparecido por completo, mientras el antotagma o florescencia conformada por flores bisexuales trimeras, se desarrolla considerablemente, merced al robustecimiento inicial y apertura del meristema terminal (politelia). En *Lilaea* los paracladios ostensiblemente están sujetos a fuerte inhibición de su desarrollo, en cuanto que cada paracladio normalmente está reducido a una sola flor femenina basal de posición lateral en su origen. Por cuanto los internodios situados por debajo de las flores femeninas basales (paracladios) no se alargan, los frutos que ellas producen permanecen durante mucho tiempo en contacto directo con la superficie del rizoma y fuertemente adheridas a él. En esta posición tiene lugar la maduración y dispersión de los frutos (basicarpia).

El desprendimiento, y germinación de los frutos puede ocurrir mucho tiempo después de la maduración, a diferencia de los procedentes de las flores femeninas o bisexuales de la espiga terminal, por lo cual el comportamiento descrito resulta una adaptación al medio donde crece *Lilaea subulata* o al menos algunas variedades de esta especie, sujeto a oscilaciones estacionales de la humedad del suelo.

El modo de innovación de los brotes de *Triglochin palustris* coincide con el de *Scheuchzeria* en cuanto que en ambos casos es asiléptico; y se aparta del de *Lilaea*, marcadamente siléptico-iterativo, al punto que los brotes sucesivos forman sistemas simpodiales (Fig. 57A-B), aquí denominados *cripto-antocladoides*. Sin embargo, *Triglochin striata* presenta innovación siléptica-iterativa, según LIEU (1979), en concordancia con *Lilaea*.

Las flores de *Scheuchzeria* y *Triglochin* son constantemente bisexuales, trimeras y su patrón de desarrollo es similar y se ajusta al de otras *Monocotyledoneae*, en particular *Liliaceae*. En *Lilaea* además de las flores femeninas basales de estilo largo, en el antotagma o florescencia se tiene flores femeninas, flores masculinas y flores bisexuales. Consistentemente con el mayor grado de especialización de los antoblastos de *Lilaea*, también las flores muestran correlativamente mayor grado de especialización en la polinización anemófila y en la dispersión de los frutos. Las de la espiga terminal (antotagma) además de su heterogeneidad sexual, pueden estar o no sustentadas por forofilos (brácteas). Cuando los forofilos están presentes son de todos modos de tamaño reducido y consistencia tenue. Las flores femeninas basales llevan estilos extraordinariamente largos, con lo cual los estigmas emergen entre las hojas y quedan también expuestos a la lluvia de polen.

En síntesis, el análisis morfológico comparativo, en referencia a un marco general de organización, en este caso el tipo general de organización de las *Monocotyledoneae*, permite reconocer coincidencias y divergencias en la arquitectura global de las plantas bajo estudio, susceptibles de utilizarse como caracteres indicadores del mayor o menor grado de afinidad; en cuanto dichas coincidencias y/o divergencias, representen variantes de elementos o estructuras homólogas.

Por otra parte, si bien las series de derivación tipológica no necesariamente reflejan la direccionalidad del proceso real de evolución de las formas particulares a través del tiempo, con base en los puntos de vista expuestos sobre la evolución de los brotes floríferos en los Capítulos III y IV de esta obra, (véase p. 97), se puede intentar establecer, a manera de hipótesis, tomando en cuenta las secuencias tipológicas, la condición plesiomórfica y la condición apomórfica de los caracteres, en el sentido de HENNIG (1982) y construir, utilizando el modelo de WAGNER, citado por BREMER, et al 1978, una Tabla demostrativa del índice de las divergencias recíprocas de *Scheuchzeria*, *Triglochin* y *Lilaea*, indicativo de las relaciones de afinidad filogenética. (Tabla No. 1).

Los índices de divergencia que aparecen en la Tabla No. 1 ponen de relieve la condición plesiomórfica de los estadios de las series de transformación correspondientes a *Scheuchzeria*, en contraste con *Lilaea*, donde la mayoría de los estadios representan la condición apomórfica, mientras *Triglochin* ocuparía posición intermedia, aunque más cercana a *Lilaea* que *Scheuchzeria*. Por otra parte, dada la amplitud de la diver-

TABLA 1

Series de Transformación 0 = plesiomórfico 1 = apomórfico	No. de orden	TAXONES		
		A Scheuchzeria	B Triglochin	C Lilaea
Sinflorescencia montética	1	0	1/2	1/2
Sinflorescencia plena (floresc. + paraclados)	2	0	1	1/2
Especialización de la inflores- cencia	3	0	1	1
Internodio basal	4	0	1	1
Innovación vegeta- tiva	5	0	1/2	1
Flores trímeras	6	0	0	1
Flores femeninas heterostílicas	7	0	0	1
Indice de diver- gencia		0	4	6

Tabla No. 1. Series de los estadios de transformación de siete caracteres en los géneros *Scheuchzeria* ("out-group"), *Triglochin* y *Lilaea*. En cada serie de transformación "0" significa condición plesiomórfica y "1" condición apomórfica. Sinflorescencia monotética (0), Sinflorescencia politética (1); Sinflorescencia plena (0); Sinflorescencia reducida a florescencia (1); Sinflorescencia holocáulica (0); Sinflorescencia antoblástica (1); Internodio final no conspicuamente alargado (0), Internodio basal alargado (1); Innovación vegetativa asiléptica (0), Innovación vegetativa siléptica (1); Flores trímeras (0), flores no trímeras (1); Flores femeninas no heterostílicas (0), flores femeninas heterostílicas (1). A las apomorfias intermedias se les asigna el valor 1/2, de acuerdo con la recomendación de WAGNER, citada por BREMER et al (1978).

gencia de los valores de los índices de divergencia, en opinión del autor, se justifica mantener los géneros *Scheuchzeria*, *Triglochin* y *Lilaea* en las familias *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae* y *Lilaeaceae*, respectivamente, de acuerdo con lo propuesto por HUTCHINSON (1959).

SEGUNDA PARTE

Estudios Sistemáticos

Capítulo 6. El género *Oreobolus* R. Br. en el Nuevo Mundo

1. Introducción

KUKENTHAL (1940) en su revisión del género *Oreobolus* R. Br., menciona para Suramérica, dentro de la Sección *Squamellati* Kükenthal, la especie *Oreobolus obtusangulus* Gaud. En el mismo trabajo, describe de los Andes de Colombia y del Ecuador la nueva variedad: *Oreobolus obtusangulus* Gaud, var *rubrovaginatus* Kükenthal, caracterizada por poseer las vainas de las hojas de color rojo brillante y las láminas verdes, de dorso carinado pero no tricostado. Posteriormente KOYAMA (1969) elevó esta variedad al rango de subespecie, con base en colecciones procedentes de Brasil, Río Negro, Serra da Neblina que ampliarían el areal del género al Macizo de las Guayanas. SUSSENGUTH (1942) describió de Costa Rica la especie *Oreobolus goeppingeri* Süss, cuyo areal se suponía hasta ahora limitado a dicho país.

STEYERMARK (1949) describió del Páramo de Tamá, Estado del Táchira, Venezuela, la especie *Oreobolus venezuelensis* Steyermark y señaló como características diferenciales con respecto a *Oreobolus obtusangulus* Gaud., las siguientes: hojas más largas y angostas, culmos más alargados, segmentos del perianto ligeramente más cortos, más angostos, más linear-lanceolados o lanceolados. En cuanto a las características diferenciales de la nuez destacó las siguientes: parte superior de la nuez más redondeada que en *O. obtusangulus*, o sea, sin el ápice angular trun-

cado propio de la nuez más conspicuamente atenuada o subestipitada que en *O. obtusangulus*, (Figs. 61 K-M).

Recientemente KOYAMA (1984) describió de Ecuador una nueva especie del género, *Oreobolus ecuadorensis* Koyama. Entre otros caracteres diferenciales destaca los siguientes: nuez elipsoidal con ápice sugudo, continuo con la base del estilo; base del estilo negruzca, cónico-subulada. Además, se refiere a la mayor longitud de las pseudoespículas

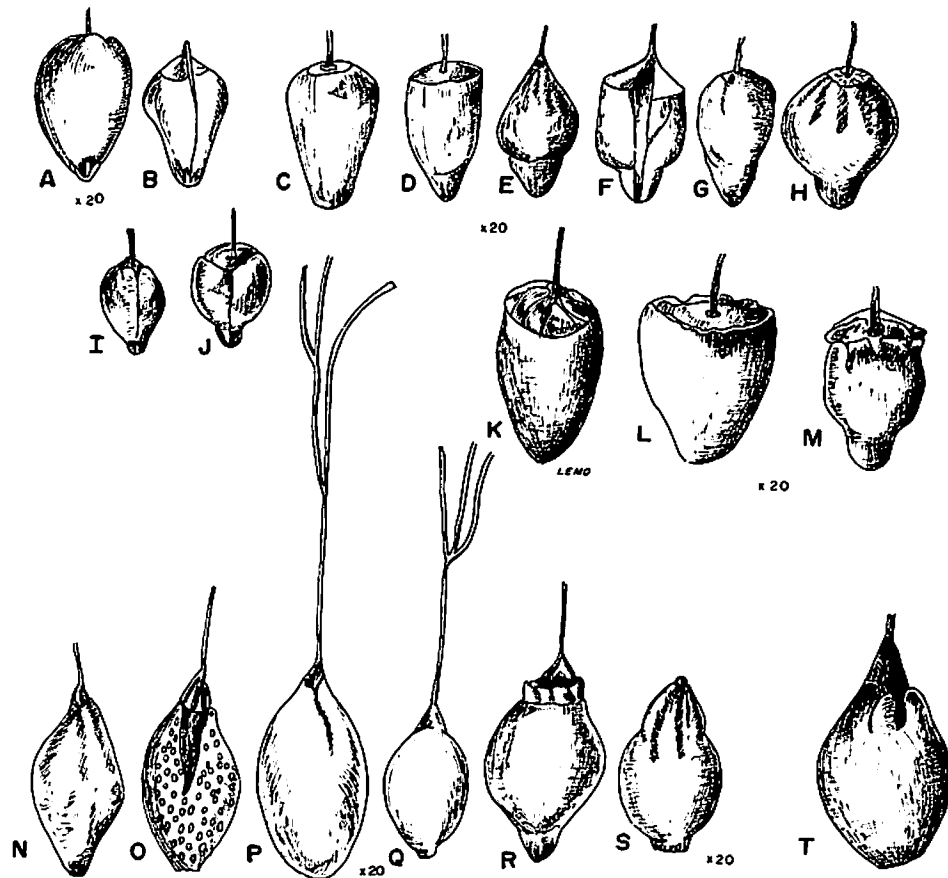


FIGURA 61. A-H, variaciones de la forma del fruto de *Oreobolus venezuelensis*. El fruto D, procede del híbrido *O. venezuelensis* x *O. cleeffii*, sp. nv. el fruto E., procede del híbrido *O. goeppingeri* x *O. venezuelensis*; I-J, frutos de *O. obtusangulus*; K-M, frutos de *O. cleeffii*; N-P, frutos de *O. goeppingeri* var. *goeppingeri*; Q, *O. goeppingeri* var. *summapacii*; R-S, *O. goeppingeri* var. *tuquerrensis*; T, *O. ecuadorensis*.

de *O. ecuadorensis* con respecto a las de *O. obtusangulus*, la opacidad de las hojas y el color pálido hasta amarillo-pardo de las vainas foliares.

El estudio adelantado por el autor, con base en colecciones procedentes de Argentina, de Chile, del Ecuador, incluida la Provincia de Azuay, y de localidades situadas en el Nudo de los Pastos y a lo largo de las Cordilleras Occidental, Central y Oriental de Colombia, incluidas, entre otras, el Páramo de Tamá en la frontera colombo-venezolana, el Páramo del Boquerón de Chipaque, cercano a Bogotá, de donde procede el holotipo de *O. obtusangulus* Gaud, var. *rubrovaginatus* Kükenthal, y los Páramos de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, llevó a los resultados que se presentan a continuación.

2. Análisis de la variabilidad de los caracteres diagnósticos puntuales

a. Hojas

Los autores que se han ocupado y ocupan de la sistemática de *Oreobolus* destacan el valor diagnóstico de los caracteres foliares. Entre éstos, unos se refieren al colorido de la vaina y de la lámina; otros, a la presencia de carina y número de nervios prominentes y otros, en fin, a las magnitudes de la vaina y la lámina. El análisis de las colecciones que aparecen registradas en este trabajo, muestra que los que hacen relación con el colorido, en combinación con el brillo de la superficie foliar y consistencia de la hoja, proporcionan criterios confiables para la separación de los taxa. Así, en *O. cleeffii*, la nueva especie de la cordillera de los Andes que se describe más adelante, predomina el color leonado a estramíneo de la lámina en seco, y verde oliva o amarillo-verdoso, en vivo. En ambos casos tanto la vaina como la lámina son brillantes.

En *O. Obtusangulus*, las láminas foliares son verde pálido opaco; pero el colorido de la vaina concuerda con el de la nueva especie andina; en *O. cleeffii* la mancha atro-carmín del ápice laminar aparece desplazada hacia la región distal, probablemente, en concordancia con la mayor incurvación de la hoja. Al respecto cabe anotar que esto mismo ocurre en *O. venezuelensis* y en *O. goeppingeri*. En estas especies toda la región distal de la lámina es plana e incurvada y aparece teñida de carmín oscuro (Figs. 69D-G, 75C). En cuanto a la presencia de carina y número de

nervios prominentes, precisa observar que se trata de caracteres difíciles de comprobar, dada la forma peculiar de la lámina; la cual consta de una región proximal que puede ser surcada, o acanalada, o profundamente acanalada, o carinada, o hasta bicarinada, y una región distal plana de mayor o menor tamaño que experimenta una torsión de 90° ...

Las vainas foliares leonadas o estramíneas de *O. cleefii* generalmente presentan manchas rosadas difusas que a veces desaparecen por efecto del secado. Muy conspicua es la coloración púrpura de las vainas foliares de *O. venezuelensis* y *O. goeppingeri*. En poblaciones de esta última especie que crecen en los páramos cercanos a Bogotá, las vainas foliares son brillantes y están teñidas de púrpura.

b. Inflorescencias

En todas las especies las inflorescencias son terminales y el rizoma se ramifica simpodialmente (MORA, 1960). Cada componente del rizoma simpodial culmina en una inflorescencia; los vástagos vegetativos de innovación se originan en las axilas de las hojas más próximas a la inflorescencia respectiva (Figs. 62 y 63). Las fusiones congenitales que dice haber observado KUBITZKI (1966) no se observaron en ninguna de las especies estudiadas.

c. Frutos y ovarios

Con razón, los tratadistas del género están de acuerdo en señalar la forma del ápice y de la base del fruto, como carácter diferencial de las especies. A la forma, se añade el tamaño que también es constante dentro de cada variedad. Sin embargo, como se muestra en la Fig 61, la forma total del fruto varía en una misma especie dentro de rangos constantes. Tales variaciones resultan, en primer lugar, de la mayor o menor intensidad del crecimiento de una determinada región del ovario y del fruto juvenil.

En etapas relativamente tempranas del desarrollo del ovario de *O. cleefii*, la región apical se endurece y adopta la forma de un disco de bordes ondulados (Fig. 64 D, G) o de una pirámide, cuya base se extien-

1 En otro estudio pudo establecerse que tal torsión incrementa el efecto protector ejercido por las manchas de color atrocarmín, características de la región distal de la lámina (Fig. 69D, G), contra las radiaciones de alta energía presentes en los páramos.

de, poco a poco, a medida que prosigue el crecimiento transversal y longitudinal del fruto (Fig. 64E). Al final, la región apical endurecida se convierte en la pared superior del fruto. En algunas poblaciones de *O. cleefii*, tal pared aparece hundida y encerrada por los bordes de las paredes laterales (Fig. 61M), las cuales prosiguen su crecimiento, aún después de haberse completado el desarrollo de la pared distal, o superior.

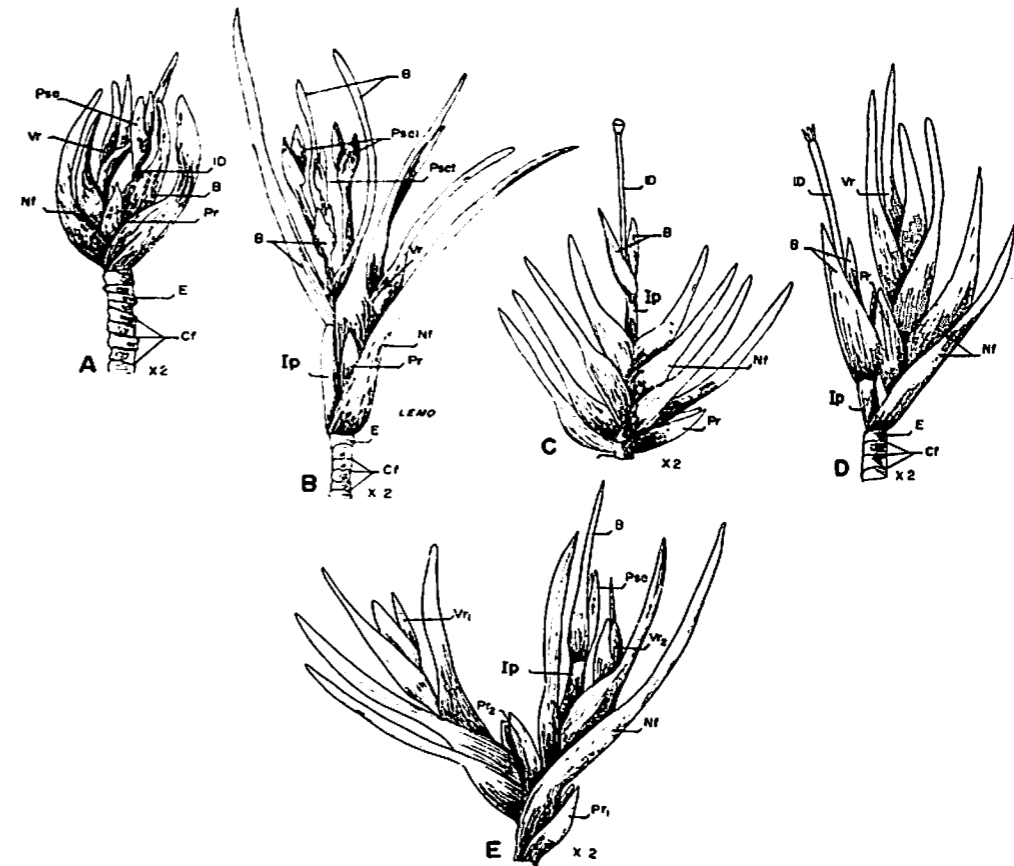


FIGURA 62. Plan de Organización de los brotes de A, *Oreobolus pumilio*; B, *O. venezuelensis*; C, *O. cleefii*; D, *O. ecuadorensis*; E, *O. goeppingeri*, B, brácteas del culmo; Cf, cicatrices foliares; E, eje del brote; Ip, internodio proximal; Id, internodio distal; Nf, nomofilo; Pr, Pr₁, Pr₂, profilos de diferente orden; Pse, pseudoespícula lateral; Pset, pseudoespícula terminal; Vr, Vr₁, Vr₂, brotes de renuevo de orden diferente.

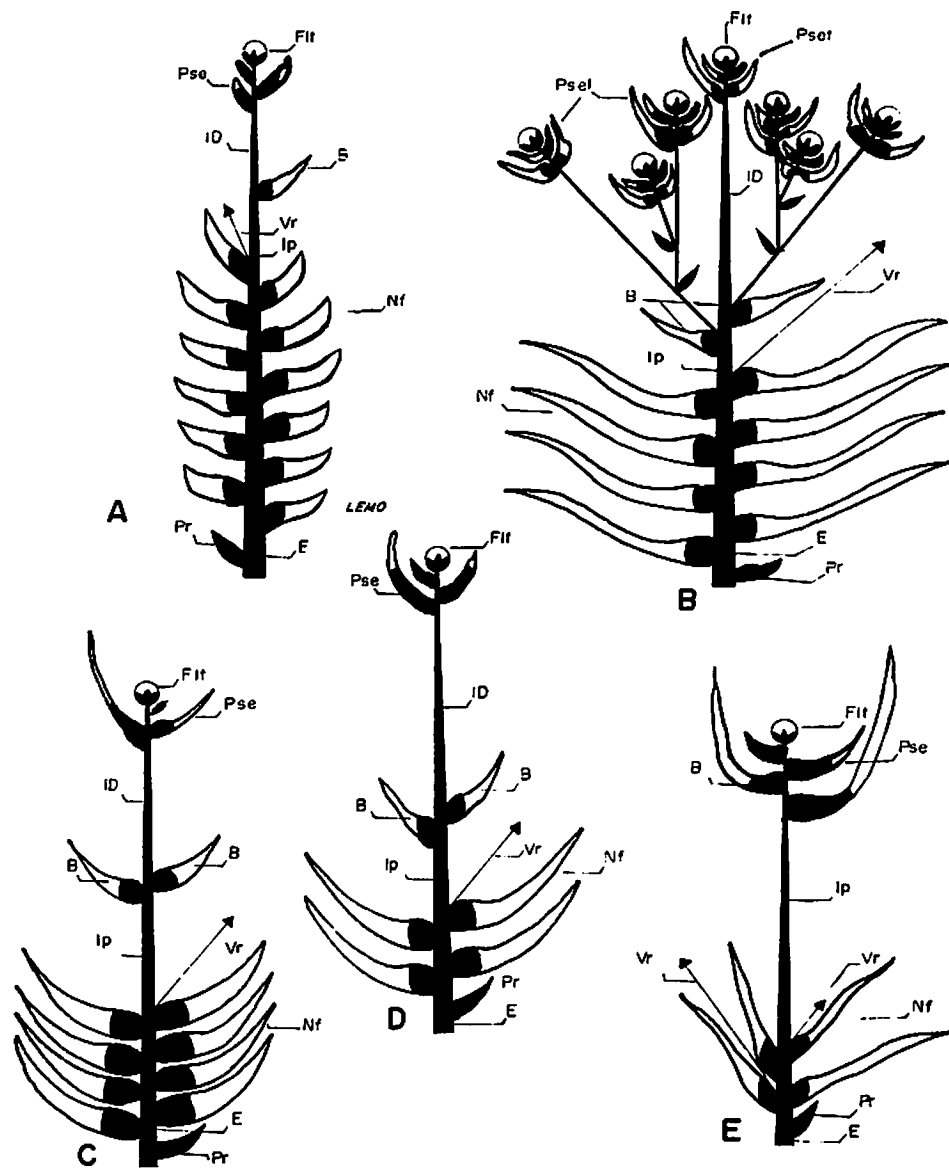


FIGURA 63. Esquemas del plan de organización de los brotes de A., *Oreobolus pumilio*; B, *O. venezuelensis*; C, *O. cleefii*; D, *O. ecuadorensis*; E, *O. goeppingeri*. B, brácteas del culmo; E, eje del brote; Flt, flor terminal; IP, internodio proximal; ID, internodio distal; Nf, nomofilo; Pse, pseudoespicula; Psel, pseudoespicula lateral; Vr, brote de renovación.

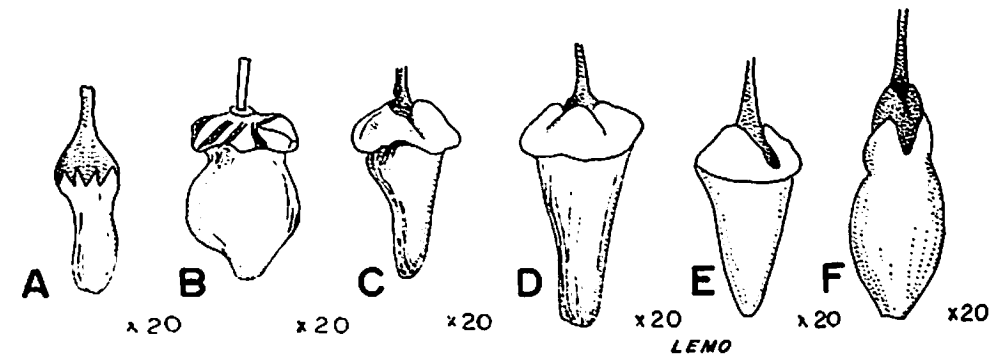


FIGURA 64. Ovarios de A, *Oreobolus pumilio*; B, *O. obtusangulus*; C, *O. venezuelensis*; D, *O. cleefii*; E, *O. cleefii*; F, *O. goeppingeri*.

En *O. venezuelensis*, ya el ovario es de tamaño marcadamente menor que el de *O. cleefii* y de *O. goeppingeri*. También aquí se endurece la región distal del ovario y se segrega del resto, a manera de una cúpula piramidal, más pequeña y de ápice más agudo que el de *O. cleefii*, (Fig. 64C). Mientras en esta región distal del ovario se detiene tempranamente el crecimiento, las paredes laterales continúan expandiéndose hacia el ápice y hacia la base. En muchos casos las paredes laterales cubren totalmente la región apical (Fig. 61A-B); en tanto que otras veces, el cubrimiento es parcial. Cuando esto sucede el resultado final es un fruto "subtruncado" que puede ser confundido con el fruto "truncado" de *O. cleefii* (Fig. 61C-G). A veces el ápice del fruto joven de *O. venezuelensis* continúa desarrollándose y las paredes laterales lo cubren totalmente. El fruto aparece en este caso ligeramente atenuado hacia el ápice (Fig. 61E). En esta especie el alargamiento de la base y el atenuamiento del crecimiento transversal de la misma es carácter constante. Los ovarios y frutos de *O. obtusangulus* se comportan de manera semejante, aunque el ápice de frutos nunca está recubierto por las paredes laterales y por lo cual aparece constantemente truncado (Figs. 61, 64B).

La región apical del ovario de *O. goeppingeri* en contraste con la de *O. cleefii* y *O. venezuelensis*, presenta crecimiento longitudinal intenso, mientras que el de las paredes laterales se retarda considerablemente. En un momento dado, sin embargo, tales paredes comienzan a alargarse hasta que finalmente cubren totalmente la región apical (Figs. 64F, 61N-O-S). Esto es lo que ocurre en los frutos de la variedad típica y en

otras variedades de los Andes del Ecuador y de Colombia. A veces las paredes laterales presentan arrugamientos que a manera de collares rodean la base ensanchada del estilo (Fig. 61R). El prolongado crecimiento apical del ovario y fruto juvenil, determina que los de esta especie sean de los más grandes del género, en el Nuevo Mundo. Los frutos de *O. ecuadorensis* (Fig. 61T), se comportan de manera semejante. En *O. pumilio* (Figs. 64A y 65B-C), las paredes laterales permanecen cortas y la base ensanchada del estilo es siempre visible.

3. Tipología de los brotes de *Oreobolus*

El tipo organizacional general de los brotes e inflorescencias de *Oreobolus* se realiza en cada una de las especies de manera constantemente diferente, al punto que las formas resultantes pueden utilizarse para diferenciar fácilmente las especies (Figs. 62, 63).

En *O. pumilio*, especie procedente de Australia y Nueva Zelanda, los brotes que culminan en inflorescencias son de internodios cortos y llevan gran número de hojas normales (nomofilos), generalmente doce. El nomofilo superior lleva el brote de renovación que culminará en una nueva inflorescencia (Figs. 62, 63A). El culmo consta de 2 internodios; de éstos el proximal es alargado y lleva una bráctea, diferente en forma y tamaño de los nomofilos de la región vegetativa propiamente dicha (Figs. 63A, 65A). Esta bráctea no lleva producto axilar. El internodio siguiente es el más largo de todos y ligeramente trígono. El culmo se prolonga directamente en el raquis de la pseudoespícula terminal cuyos internodios se acortan distalmente. Las glumas son basifilares y de tamaño semejante (Figs. 65A-D-F). Los elementos del perigonio son también basifilares y tamaño reducido (Fig. 65G). *O. cleefii* concuerda con *O. pumilio* en cuanto los brotes floríferos llevan también un número de nomofilos relativamente alto, por lo general, ocho. En los culmos se insertan dos brácteas carentes de productos axilares que están separadas de la región vegetativa por un internodio alargado perteneciente al culmo. Al igual que en *O. pumilio*, sigue luego un internodio alargado y sobre éste directamente el raquis de la única pseudoespícula terminal, cuyos internodios son cada vez más cortos distalmente, mientras el tamaño de las glumas es distalmente cada vez menor, aunque con excepción de la gluma superior, todas constan de basi- y epifilo, la inferior es foliosa y las superiores membranosas y más tenues (Figs. 62C, 63C, 65A).

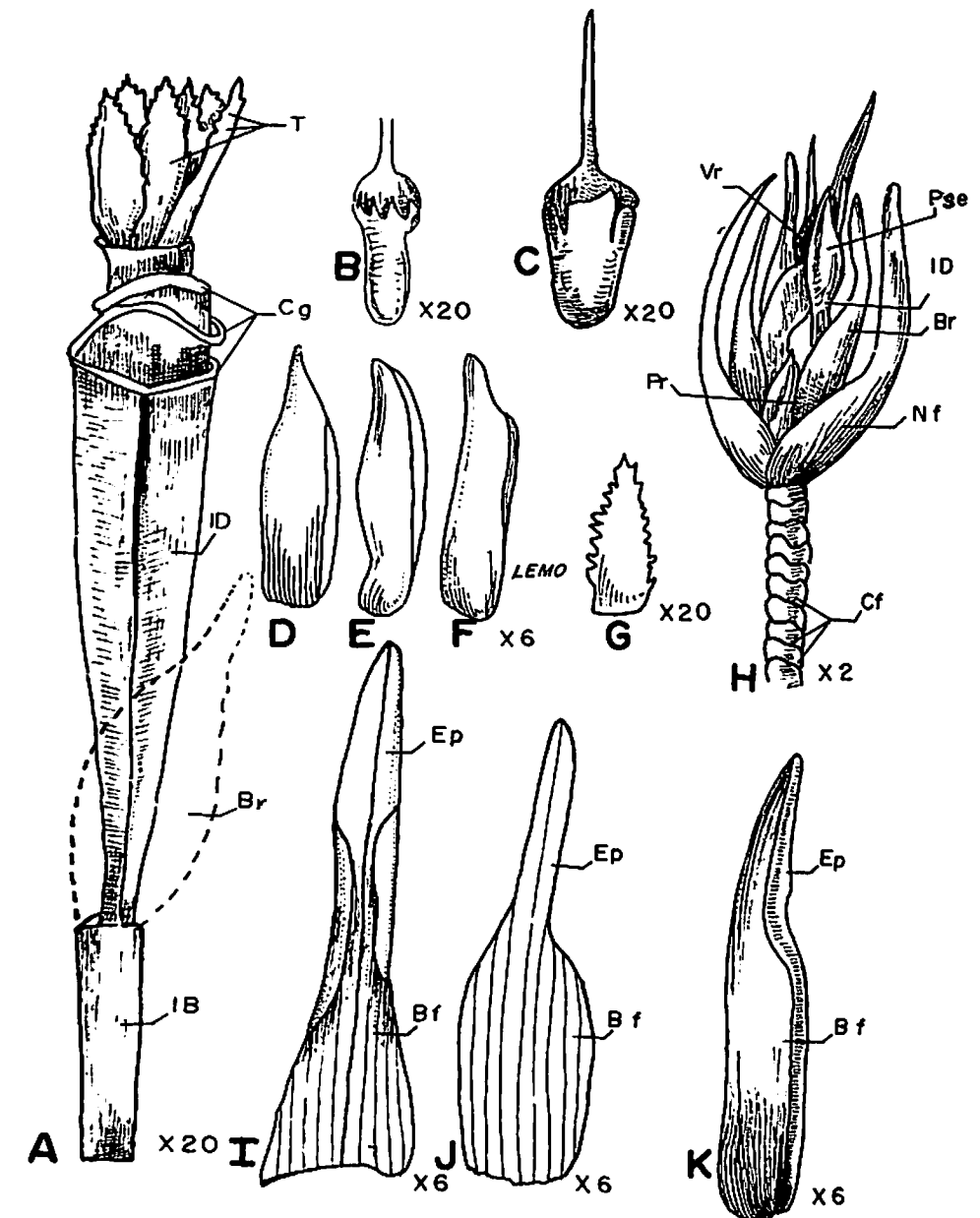


FIGURA 65. *Oreobolus pumilio*. A, culmo; B, ovario; C, fruto; D-F, glumas; G, escama perigonal; H, brote; I-K, nomofilos. Br, bráctea del culmo; Bf, basifilo; Cf, cicatrices foliares; Cg, cicatrices de las glumas; Ep, epifilo; IP, internodio proximal; ID, internodio distal; Nf, nomofolio; Pr, profilo; Pse, pseudoespícula; T, escamas perigonales; Vr vástago de renovación.

También los brotes floríferos de *Oreobolus venezuelensis* llevan numerosos nomofilos en la región vegetativa, generalmente ocho o nueve, separados por internodios cortos; el brote de renovación se inserta en la axila del nomofilo superior. El internodio que sigue a este nomofilo es el internodio proximal del culmo y al igual de lo que sucede en las dos especies anteriores, aparece alargado (Figs. 62B, 63B). Le siguen dos o tres brácteas, separadas por internodios cortos, pero a diferencia de lo que ocurre en *O. pumilio* y *O. cleefii* estos nomofilos llevan ramificaciones laterales de la inflorescencia. Cada ramificación es un sistema simpodial monocásico. Del perfil de la ramificación de primer grado parte una ramificación de segundo grado y del perfil de ésta, otra ramificación de tercer grado, y así sucesivamente, como ha sido descrito e ilustrado correctamente por KUBITZKI (1966)¹.

Estas ramificaciones culminan en pseudoespículas (estaquioides) unifloras y la foliación se reduce al prolijo y a las glumas de las pseudoespícula. Por encima de las brácteas y de sus ramificaciones se encuentra el internodio distal (ID) que continúa el crecimiento del eje principal, el cual culmina también en una pseudoespícula uniflora. Los internodios del raquis de la pseudoespícula están fuertemente comprimidos, y las glumas son bracteosas; las dos más inferiores constan de basi- y epifilo; en la tercera el epifilo aparece muy reducido y en la cuarta desaparece totalmente (Fig. 63B). En los nomofilos de todas las especies de *Oreobolus*, desde luego, el basifilo y el epifilo alcanzan el desarrollo máximo (Figs. 62A-E, 63A-E, 65J-K).

La organización de los brotes floríferos de *O. obtusangulus*, concuerda en general, con la de *O. venezuelensis*, por lo cual aquí no es necesario referirse a ella detalladamente.

La organización de los brotes floríferos de *O. ecuadorensis* se aparta notablemente de la de las especies a las cuales se ha hecho hasta aquí referencia. En primer lugar, el número de nomofilos de la región vegetativa disminuye; generalmente sólo se encuentran cuatro. En la axila del superior se asienta el único brote de renuevo que crece intensamente y lanza hacia un lado el culmo (Figs. 62D, 63D) por sobrepasamiento o

¹ Desde luego hay un error en la determinación de las plantas a las cuales se refiere KUBITZKI (l.c.), ya que no corresponden a *O. obtusangulus*, sino a *O. venezuelensis*.

evección. Sin embargo, concuerda con *O. cleefii* en cuanto que está presente el internodio proximal, el cual aparece ligeramente alargado. Al internodio proximal, siguen también dos brácteas separadas por un internodionodio cortísimo. Estas brácteas carecen de ramificaciones, al igual de lo que ocurre en *O. cleefii*. Al internodio proximal (IP), sigue el internodio distal (ID) que crece intensamente. Este internodio continúa directamente en el raquis de la pseudoespícula (estaquioides) uniflora, configurada únicamente por tres glumas (Fig. 63D).

Las variedades de *O. goeppingeri*, hasta ahora conocidas, coinciden en el patrón de organización de los brotes floríferos.

La región vegetativa lleva escaso número de nomofilos, generalmente cuatro, en lo cual concuerda con *O. ecuadorensis*. Sin embargo, a diferencia de esta última especie, el internodio distal (ID) está fuertemente comprimido, por lo cual las brácteas aparecen incorporadas a la pseudoespícula (Figs. 62E, 63E), a manera de involucre.

Por la misma razón, en la conformación del culmo interviene únicamente el internodio proximal (IP). Las glumas propiamente dichas son de consistencia membranosa, tenues; en la inferior el epifilo está fuertemente reducido y en la superior desaparece totalmente (Fig. 63E).

4. Distribución geográfica de *Oreobolus* en el Nuevo Mundo

VAN BALGOOG (1971) caracterizó a *Oreobolus* como género pacífico-subantártico, en razón del área de distribución que comprende: Australia Oriental, Tasmania, Nueva Zelanda, Nueva Guinea nororiental, Archipiélago de Hawaii, Península de Malaya, Norte de Sumatra, Norte de Borneo. En el Nuevo Mundo *Oreobolus* está presente en Tierra del Fuego, en el Territorio de Magallanes, en el Sur de Patagonia, en las Islas Malvinas; en las Cordilleras de Chile, en la Isla de Chiloe, en la Isla Masafuera del archipiélago de Juan Fernández, en la Cordillera Oriental al Noroeste del Perú, en los Andes del Ecuador, en los Páramos de las Cordilleras Occidental, Central y Oriental de Colombia, en la Sierra Nevada de Santa Marta, en Venezuela en el Páramo de Tamá, en el Cerro de Neblina del flanco suroeste del escudo de las Guayanas y en Costa Rica en los Páramos de la Cordillera de Talamanca, donde el areal del género alcanza el límite septentrional. A juzgar por el mapa elaborado

por BALGOOG (op. cit.) el área de distribución del género en la Cordillera de los Andes, no es continua, en cuanto se presenta una disyunción en la región comprendida entre el Norte de Chile y el Noroeste del Perú.

El área de dispersión descrita necesariamente implica que inicialmente el género estuvo circunscrito a la región subantártica, desde donde paulatinamente se produjo su desplazamiento hacia Nueva Zelanda, Australia y a las montañas de Borneo, Sumatra y Malaya por una parte; y hacia el Norte de Suramérica y Centroamérica, por otra parte. Lo primero pudo ocurrir antes del fraccionamiento del continente Gondwana, o más probablemente, a través del puente intercontinental Archinotis que uniría Suramérica, a través de la Antártida, entre los finales del Cretácico y comienzos del Terciario, con las islas del Pacífico Sur, Nueva Zelanda y Australia; hipótesis propuesta ya en el siglo pasado y respaldada entre otros por MERTENS (1957), MÜLLER y SCHMITHÜSEN (1970) y NOODT (1977) y MÜLLER (1980) en el presente siglo.

De acuerdo con CLEEF (1978) *Oreobolus* se encuentra en los Andes colombianos, entre los 2.670 y 4.400 m de altura. En este estudio se comprobó que, en Colombia y Ecuador, *O. cleefii* es la especie que alcanza las mayores alturas, entre 3.000-4.400 m. Le sigue *O. goeppingeri* con alturas que oscilan entre 2.800 (provincia de Azuay, Ecuador) y 4.100 m en el Volcán Chiles (frontera colombo-ecuatoriana).

Oreobolus venezuelensis desciende en Colombia hasta los 2.680 m, en la Cordillera Occidental, región del Chocó, y asciende hasta los 3.850 m en la Cordillera Oriental de Colombia. En Costa Rica se ha registrado a 2.587 m, en la Cordillera de Talamanca.

La comprobación en este estudio, de la presencia en Suramérica de *O. goeppingeri*, especie descrita originalmente de Costa Rica, en los páramos del Ecuador y de Colombia, y, de otra parte, la de *O. venezuelensis* en la Cordillera de Talamanca de Costa Rica, con base en colecciones efectuadas por el autor en 1961, amplían notablemente el areal de estas dos especies y ponen una vez más en evidencia la concatenación fitogeográfica de los páramos de Costa Rica y los de Suramérica, puesta en evidencia por WEBER (1958).

Las colecciones mencionadas por GOMEZ-LAURITO (1980) de "al norte del Macizo de la Muerte" probablemente corresponden también a *O. venezuelensis*, a juzgar por la Figura 10 que acompaña al texto de su trabajo, en la cual aparece representada una plancha de *Oreobolus*

con inflorescencia ramificada. Además, la localidad indicada para estas colecciones concuerda con la del ejemplar (No. 1981) colectado por el autor en un enclave turboso y determinado, con toda certeza, como *O. venezuelensis*.

Resta aún por determinar la especie que crece en la Serra da Neblina, Brasil, en el suroriente del Escudo Guayanés para completar el mapa de distribución geográfica de las especies de *Oreobolus* conocidas hasta ahora en el Nuevo Mundo.

5. Evolución del género *Oreobolus* en el Nuevo Mundo

a. Consideraciones generales

En el intento de construir un modelo que muestre las relaciones filogenéticas de las especies de *Oreobolus* del Nuevo Mundo, con base en los resultados del análisis tipológico, se pudo establecer y ordenar en serie de mayor a menor relevancia, los caracteres que se enuncian en la Tabla No. 2.

Si bien las series de derivación tipológica no necesariamente reflejan el proceso real de evolución, a través del tiempo; en el caso que nos ocupa, la develación del plan general de organización y el conocimiento del proceso de dispersión a lo largo y ancho de la actual área de distribución, a partir de un centro de dispersión subantártico, permite inferir la dirección especial en que pudieron haber ocurrido las transformaciones del plan organizacional a través del tiempo, es decir, su filogénesis. En esta medida, el análisis tipológico ayuda a definir, con mayor objetividad, que el simple análisis puntual de los caracteres, la condición plesiomórfica y la condición apomórfica, en el sentido de HENNIG (1982), de un carácter dado.

El análisis morfológico comparado efectuado (véase p.154), puso al descubierto el Tipo organizacional común a todas las especies de *Oreobolus*, desde el cual se derivó el plan organizacional u holomorfia de cada especie, mediante transformaciones sencillas resultantes de variaciones en el número de elementos de una determinada región del brote, o de la mayor o menor intensidad del crecimiento de los elementos constitutivos del brote, o de su mayor o menor grado de diferenciación.

CARACTER	Nº DE ORDEN	T A X O N E S					
		A	B	C	D	E	F
		<i>O. pumilio</i>	<i>O. cteafii</i>	<i>O. venezuelensis</i>	<i>O. obtusangula</i>	<i>O. ecuadorensis</i>	<i>O. goeppingeri</i>
NUMERO DE NOMOFILOS	1	0	0	0	0	1	1
CULMO INTERNODIOS	2	0	0	0	0	0	1
COMPLEJIDAD INFLORESCENCIA	3	1	1	0	0	1	1
CONFORMACION GLUMAS INFERIORES	4	0	1	1	1	1	1
LONG. FRUTOS	5	0	1	0	0	1	1
FORMA APICE FRUTO	6	0	1	0	1	1	1
FORMA BASE FRUTO	7	0	0	0	0	1	0
LONGITUD NOMOFILOS	8	0	1	1	1	1	1
ANCHO LAMINA NOMOFILOS	9	1	0	1	0	1	1
BASE FOLIAR CARMIN	10	0	0	1	0	0	1
TOTALES		2	5	4	3	8	9

TABLA 2. Series de los estadios de transformación de diez caracteres en especies de *Oreobolus* Del Nuevo Mundo. *O. pumilio*, especie de referencia ("out group"). En cada Serie de Transformación, "O" significa condición plesiomórfica y "1" condición apomórfica.

Nomofilos numerosos (0), nomofilos escasos (1). Internodios proximal y distal alargados (0), únicamente internodio proximal alargado (1). Glumas conformadas por el basifilo (0), glumas conformadas por el epifilo y el basifilo (1). Longitud del fruto siempre menor de 1.5 mm (0), mayor que 1.5 mm (1). Apice del fruto redondeado (0), ápice del fruto truncado o atenuado (1). Base del fruto atenuada (0), no atenuada (1). Longitud de los nomofilos menos de 1.5 cm (0), mayor que 1.5 cm (1). Ancho de la lámina de los nomofilos de 2 mm o más (0), menor de 2 mm (1). Base foliar pálida o estramínea (0), teñida de carmín (1).

Por otra parte, de la concordancia en el Tipo organizacional, se infiere la unidad en el ancestro, es decir, la condición monofilética del grupo de especies americanas de *Oreobolus*.

Asimismo, la develación del Tipo organizacional implica la captación de los elementos, de cuya variación resultan las holomorfias características de los diferentes taxa y la posición que tales elementos ocupan en el modelo del Tipo organizacional (Figs. 63A-E). El reconocimiento de la

posición es significativo, en cuanto que, según lo expuesto por REMANE (1952), la posición relativa de los elementos en el ensamblaje del Tipo organizacional es criterio metodológico principal para definir las homologías, es decir, la identidad de los elementos. Como el mismo REMANE (l. c.) lo cita, ya ST. HILAIRE expuso este criterio al referirse al "principe des connexions", es decir, "las conexiones de las partes (elementos) son las que aseguran las posibilidades de identificación de esas mismas partes" (elementos).

Los elementos, como se dijo, pueden variar en uno u otro taxa, de una u otra manera, ya en su tamaño, ya en su forma, o ya en otros aspectos cualitativos o cuantitativos, originando caracteres utilizables, tanto en la agrupación taxonómica como en el intento de reconstruir su filogénesis. Esto último en cuanto que del estudio comparativo de los caracteres, así definidos, se pueden derivar las series de los estadios de transformación ("Transformationszustände" a, a', a", etc.), de los caracteres, es decir, su condición de plesiomórficos o apomórficos, en el sentido de HENNIG (1982).

b. Evolución de las especies de *Oreobolus* en el Nuevo Mundo

Con el objeto de establecer el cladograma más simple que muestre las relaciones filogenéticas entre las especies de *Oreobolus* del Nuevo Mundo, es decir, que requiera el menor número de transformaciones de los caracteres, se utilizó el algoritmo de WAGNER, actualizado por KLUGE y FARRIS (1969). Como término de comparación ("out group"), en el análisis cladístico, se tomó la especie *O. pumilio*, ampliamente distribuida en la región surpacífica.

El cladograma resultante (Fig. 66), muestra la estrecha afinidad de las especies de *Oreobolus* del Nuevo Mundo y de qué manera dicha afinidad se estrecha aún más en las especies del noroeste de Suramérica y de Centroamérica. La diferenciación de *O. obtusangulus* y de *O. venezuelensis* debió ocurrir en la región meridional de Suramérica, donde se inicia la diversificación del género, antes de que ocurriera la expansión del mismo hacia el norte, la cual únicamente pudo tener lugar cuando merced al levantamiento de la Cordillera de los Andes surgieron condiciones climáticas apropiadas, esto es, similares a las reinantes por entonces en el extremo sur del subcontinente suramericano. *O. venezuelensis*, especie muy afín de *O. obtusangulus*, fue probablemente el taxon que

primeramente se expandió por el norte de Suramérica, hasta alcanzar los páramos de Venezuela. Como evidencias a favor de esta hipótesis, pueden mencionarse las siguientes: es la especie más frecuente en los lugares más bajos, la más abundante y de área de dispersión más amplia. Ultimamente se pudo comprobar que se encuentra en Costa Rica y no sería sorprendente si se llega a constatar que las poblaciones de *Oreobolus* del Cerro de Neblina, en el Macizo de las Guayanas, corresponden a *O. venezuelensis*.

Probablemente, la presencia de esta especie en los páramos del norte de Suramérica se remonte a comienzos del Pleistoceno, cuando, según VAN DER HAMMEN (1964), ya en las zonas más altas de la Cordillera Oriental de Colombia pudieron existir áreas cubiertas con vegetación similar a la de los actuales páramos. El clima era entonces más frío que el actual, lo cual permite suponer que aquella época coincide con una glaciación temprana del Pleistoceno, es decir, hace unos dos millones de años (VAN DER HAMMEN l.c.).

La especie *O. cleefii*, probablemente surgió en las regiones elevadas de los Andes chilenos, aunque después de *O. venezuelensis*, según se desprende de la Fig. 66. La expansión hacia el norte del areal de *O. cleefii*, por consiguiente, debió ser también posterior al de *O. venezuelensis*, probablemente, al finalizar el Pleistoceno Inferior, simultáneamente con otros elementos pacífico-australes, como *Gunnera*, cuya aparición en Colombia, según VAN DER HAMMEN (1974), se remonta también a esa época. La diversificación de *O. ecuadorensis* y *O. goeppingeri*, a partir de un ancestral común, ocurrió mucho más tarde, probablemente, en la última glaciación o a más tardar durante el Pleniglacial, cuando en los altos Andes predominaba el clima frío y la vegetación paramuna, de acuerdo con los estudios de VAN DER HAMMEN (l.c.). La ocurrencia de variedades en *O. goeppingeri* muestra que esta especie se halla aún en pleno proceso de diversificación y de ocupación de nuevos hábitats.

6. Tratamiento sistemático

a. *Oreobolus* R. Br.

Prodromus Fl. Nov. Holl. 235.1810; Endlich. Gen. Pl. 113.1936; Kunth, Enum. Pl. 2: 367. 1837; Steudel, Synops. Cyper. 182. 1855; Benth. et Hook f. Gen. Pl. 3: 1057. 1883, C. B. Clarke, Engl. Bot. Jahrb. 30 Beibl. 68: 43. 1901; Pfeiffer, Feddes Rep. Sp. nov. 23: 339. 1927;

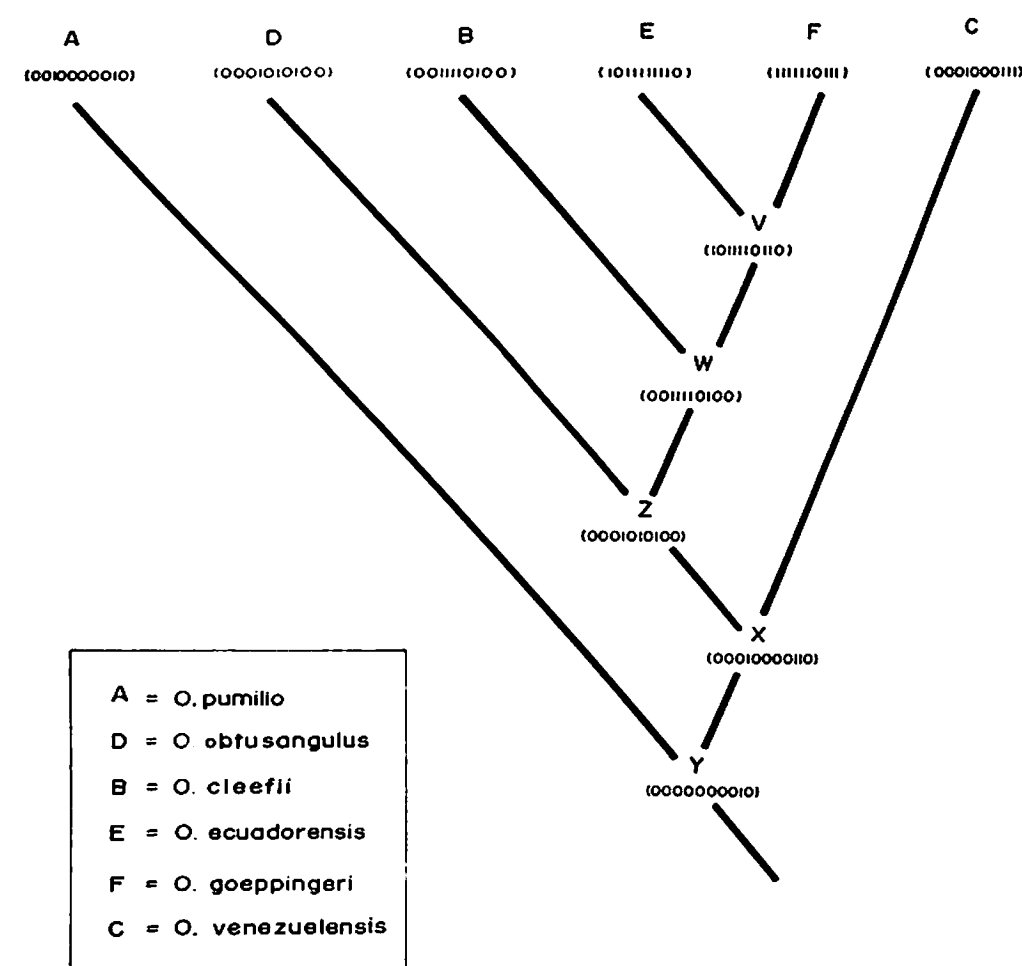


FIGURA 66. Cladograma representativo de las relaciones filogenéticas de las especies de *Oreobolus* del Nuevo Mundo.

Kükenth. Feddes Rep. Sp. nov. 48: 60. 1940; Steyermark, Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat. 11: 306. 1949; Koyama, Bot. Mag. Tokyo 48: 60-72. 1984.

Oreobolus Boeck. Linnaea 38: 230. 1874.

Hierbas perennes, cespitosas, pulviniformes. Rizoma simpodial. Hojas 4-11, subdísticas, lámina proximalmente canaliculada por la haz,

distalmente plana, ápice púrpura, ligeramente carinada por el envés; base foliar más ancha que la lámina, adaxialmente siempre abierta, parda, estramínea, o púrpura, brillante u opaca; perfiles amplios bicarinados, ápice bidentado, púrpura. Inflorescencia pluri- o uni-pseudoespículada; brácteas de los culmos con o sin ramificaciones; pseudoespículas siempre unifloras, glumas inferiores 2(1), bracteosas o foliosas, glumas superiores 2(1) membranosas, tenues, subdísticas, vacías, con epifilo reducido o ausente. Flor hermafrodita terminal: escamas perigonales 6, dispuestas en dos verticilos, planas, márgenes hacia el ápice levemente aserrados, lanceolados, o linear-lanceolados, ápice agudo o setiforme, persistentes después de la caída del fruto; estambres 3, filamentos alargados, anteras lineares, conectivo prolongado más allá del ápice de la antera; ovario de ápice piramidal largamente atenuado, o subpiramidal, o truncado, duro, en contraste con paredes laterales tenues, transparentes. Nuez de ápice redondeado, subtruncado, truncado o atenuado, obovada, globosa, elíptica o elipsoidal; base del estilo persistente o caduca, no engrosada o conspicuamente engrosada, desnuda o recubierta por paredes laterales, rugosas o fragmentadas, 1-2 mm long., 0.6-1.5 mm lat., brillante, parda, o hasta negra.

Etimología: ὄρος = montaña; βωλος = bola

Alude a que las plantas de algunas especies de *Oreobolus* forman cojines, en sitios montañosos donde crecen, a manera de conglomerados, en forma de bolas.

Especie tipo: *Oreobolus pumilio* R. Br.

b. Distribución geográfica

Desde el extremo sur de Suramérica, a través de las cordilleras de Chile, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela y Brasil, Sierra Da Neblina, hasta la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. Presente también en el Archipiélago Juan Fernández, en el Archipiélago de Hawaii, en el noroeste de Nueva Guinea, en Malaya Occidental, Australia Oriental, Nueva Zelanda.

c. Clave para las especies de *Oreobolus* en el Nuevo Mundo

1. Inflorescencia ramificada, con varias pseudoespículas. Glumas inferiores de las pseudoespícula bracteosas.

2. Nuez subtrígona de ápice siempre truncado, 1.25 mm long. Escamas perigonales de ápice acuminado.

4. *Oreobolus obtusangulus*

2. Nuez de ápice redondeado o redondeado-subtruncado, 1 mm long. Escamas perigonales de ápices agudo.

5. *Oreobolus venezuelensis*

1. Inflorescencia no ramificada, con una sola pseudoespícula. Glumas inferiores de la pseudoespícula foliosas.

3. Nuez madura de ápice siempre truncado, 1.6 mm long., o más, base del estilo caduca, no engrosada.

1. *Oreobolus cleefii*

3. Nuez madura de ápice nunca truncado, 2 mm long., base del estilo persistente, siempre engrosada.

4. Culmos con una o más brácteas. Internodio distal del culmo alargado. Hojas erectas, rígidas; vainas foliares estramíneas.

2. *Oreobolus ecuadorensis*

4. Culmos sin brácteas proximales. Internodio distal del culmo reducido. Hojas recurvadas, flexibles; vainas foliares siempre púrpura brillantes.

3. *Oreobolus goeppingeri*

Oreobolus cleefii Mora sp. nov.

Tipo: Colombia: Departamento de Cundinamarca. Macizo de Bogotá, Páramo de Chisacá, around the Laguna de Chisacá, alt. 3650-3700 m, 29 dic. 1959, Cuatrecasas 25735 hoj. infl. fl., fr (Holotipo, US, COL.).

Plantae pulviniformes, pulvini compacti, 5-6 cm altae, rhizomatosae, rhizomate simpodiali. Folia 8, erecta, rígida, ápice pungenti, 3 cm longa, 2(1.8) 2.2 mm lata, vaginis 7.5 mm longis, 5 mm latis, 5-nervatis, straminea, lamina prope vagina canaliculata, fulvio-straminea in sicco, olivacea bis flavo-viridia in vivo, 2(1.8) mm lata, bicarinata, apicem versus plana. Pseudoespícula semper singula; culmo 3 cm longo, bracteeae culmi 2-3, steriles, 1.2-2.4 cm longae, vaginis 1.5-3 mm latis. Pseudoespícula uniflora, duabus glumis inferioribus foliosis, duabus glumis superioribus membranosis, stramineis, translucidis, punctiis rubris diffusis maculatis, basi-

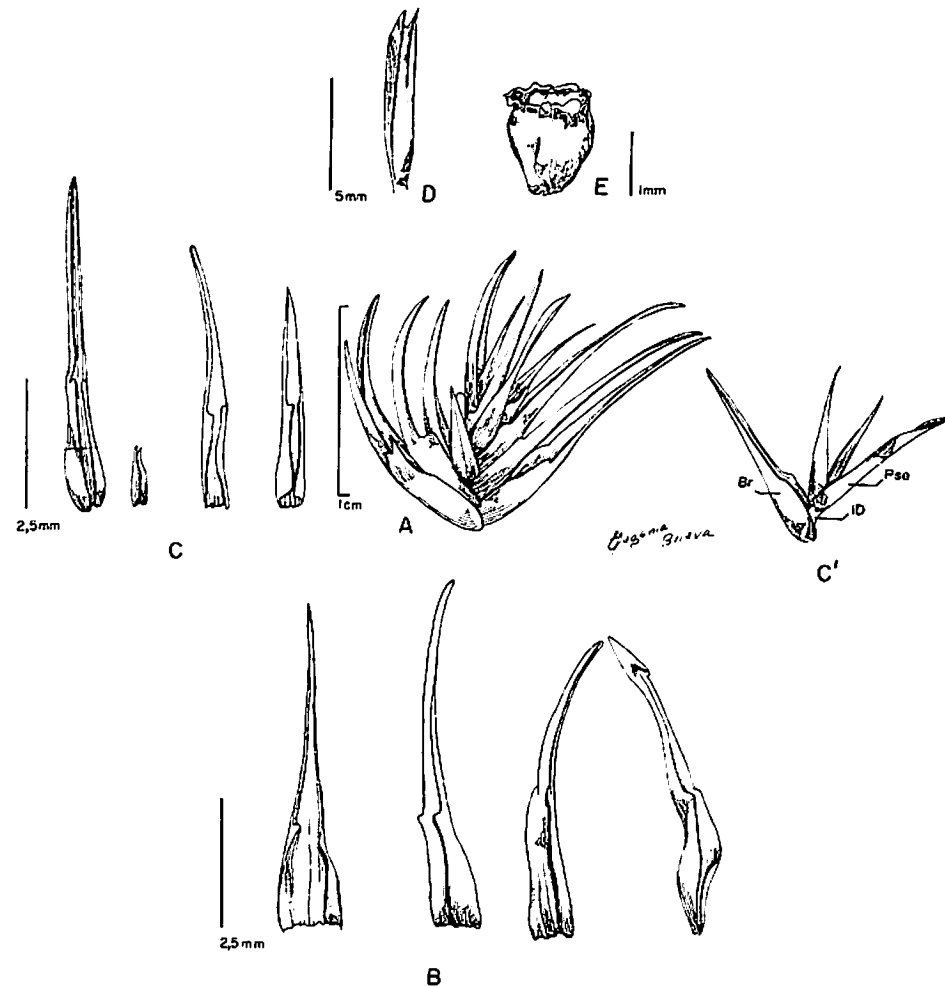


FIGURA 67. *Oreobolus cleefii* (J. Cuatrecasas 25736 holotypus). A, brote; B, nomofilos; C, glumas; C', parte del culmo, Br, bráctea del culmo; I, internodio distal; Pse pseudoespícula; D, perfil; E, fruto.

fillus atque *epifillus* adsunt. *Flos* hermaphroditus; *squamae* periginales 6, *magnitudo* aequalis, *acuminatae*, *rigidae*, *robustae*, *stramineae*, 1.5 mm *longae*, *basi* 0.5 mm *latae*, *costatae*; *stamina* 3, *filamento* anthesin 4 mm *longo*, *antheris* leviter *apiculatis*; *ovarium* 1.5 mm *longum*, *basim* versus *attenuatum*, *apice* rotundato, *albo*, *indurato*, *parietibus* lateralibus

tenuis, *translucidis*, *brunneis*; *stylus* trifidus, 2.25 mm *longus*. *Nix* 1.6 mm *longa*, 1.3-1.5 mm *lata*, *truncata*, *basi* attenuata, *subtrigona*, *lucida*, *atro-brunnea*, *basi* stylis *caduca* *haud* *incrassata*.

Plantas pulviniformes, pulvinos compactos, 5-6 cm altas, rizomatosas, rhizoma simpodial. Hojas 8, erectas, rígidas, ápice puntiagudo, 3 cm largas, 2(1.8)-2.2 mm anchas, vainas foliares 7.5 mm largas, 5 mm anchas, 5-nervadas, estramíneas, lámina foliar cerca a la vaina acanalada, leonado-estramínea en seco, olivácea hasta amarillo-verdosa en vivo, 2(1.8) mm ancha, bicarinada, hacia el ápice plana. Pseudoespícula siempre solitaria; culmen 3 cm de largo, brácteas del culmo 2-3 estériles, 1.2-2.4 cm largas, vainas de las brácteas 1.5-3 mm anchas. Pseudoespícula uniflora, con glumas inferiores foliosas, y 2 glumas superiores membranosas, estramíneas, translúcidas, con manchas punctiformes rojas, difusas, basifilo y epifilo presentes. Flor hermafrodita; escamas perigonales 6, de tamaño igual, acuminadas, rígidas, robustas, estramíneas, 1.5 mm largas, en la base 0.5 mm anchas, costa presente; estambres 3, filamento en la antesis 4 mm largo, anteras ligeramente apiculadas; ovario 1.5 mm largo, hacia la base atenuado, ápice redondeado, blanco, endurecido, paredes laterales delgadas, translúcidas, pardas; estilo trífido, 2.25 mm largo. Nuez 1.6 mm larga, 1.3-1.5 mm ancha, truncada, de base atenuada, subtrígona, brillante, pardo oscura, base del estilo caduca, nunca engrosada.

Distribución: En las turberas o en los sitios pantanosos de los Páramos de Colombia y del Ecuador, en alturas que oscilan entre 3.000 y 4.400 m. Es más frecuente en las turberas paramunas situadas por encima de 4.000 m de altura. (Fig. 74B).

Material examinado: COLOMBIA: Boyacá: Cordillera Oriental, Sierra Nevada del Cocuy, alrededores del Salto de Corralitos, alt. 4.300 m, 14 abr 1959, *Barclay et al.* 7380, riz, hoj, fr (COL); Cordillera Oriental, Sierra Nevada del Cocuy, alto Ritacuba, alt. 4.390 m, 20 abr 1959, *Barclay et al.* 7434, riz, hoj, infl. (COL, US); Sierra Nevada del Cocuy, Quebrada Bocatoma, límite superpáramo y páramo al pie de una morrena 1.500 m al Este de la Laguna Pintada, vegetación húmeda con *Oritrophium peruvianum*, alt. 4.205 m, 4 oct 1972, *Cleef et al.* 5908, hoj, infl (COL); Sierra Nevada del Cocuy, Quebrada Bocatoma, Laguna rellena, alt. 4.100 m, 3 mar 1973, *Cleef* 8732, hoj, infl, fr (COL); Cordillera Oriental, Nevado del Cocuy, alto Valle de Las Lagunillas, sin altura, 12 sep 1938, *Cuatrecasas et al.* 580, riz, hoj (COL); Nevado del Cocuy, alto Valle de Las Lagunillas, alt. 4.000-4.300 m, 12 sep 1938, *Cuatre-*

casas 1500, riz, hoj, infl (US); Sierra Nevada del Cocuy, Valle de Lagunillas, entre Laguna Cuadrada y Laguna Pintada, alt. 4.000 m, sin fecha, *Van der Hammen 1378*, riz, hoj, infl (COL); Cauca: Volcán Puracé, Laguna de San Rafael y alrededores, alt. 3.300 m, 6 ene 1972, *Cleef 580*, hoj, infl (COL); Cordillera Central, vertiente Occidental, Cabeceras del río Palo; altos Páramos entre quebrada de San Paulino y Quebrada del López, Lagunilla de Las Casitas, alt. 3.700 m, 3 dic 1944, *Cuatrecasas 19092*, riz, hoj, infl (US); Cundinamarca: Cordillera Oriental al sur de Usme, Páramo de Chisacá, alt. 3.900 m, 9-11 nov 1958, *Barclay et al. 6130*, hoj, infl, fr (COL, US); Cabeceras de la quebrada Chuza, entre la Mina de Cal del Páramo de Palacio y el Páramo de Chingaza, alt. 3.740 m, 19 nov 1972, *Cleef 5468*, hoj, infl (COL); Páramo entre Cogua y San Cayetano, Laguna Verde y alrededores, límite Páramo Seco y Turberas, alt. 3.695, 12 nov 1972; *Cleef 6276*, hoj, infl (COL); Macizo de Sumapaz lado norte, Andabobos, páramo, alt. 3.760-3.720 m, 8 ene 1969, *Cuatrecasas et al. 27034*, hoj, infl, fr (COL); Páramo de Chisacá, alt. 3.900 m, 5 abr 1960, *Mora 991*, hoj, infl, fr (COL); Huila; Macizo colombiano, Páramo de Las Papas, Colinas al S.E. de la Laguna "La Magdalena", sobre el Cerro "La Corona" y el "Boquerón", vertiente del Magdalena, alt. 3.300 m, 8 sep 1958, *Idrobo et al. 3096*, riz, hoj, infl (COL); Magdalena: Sierra Nevada de Santa Marta, alrededores de cabeceras del Río Sevilla, alt. 3.520 m, 20-30 ene 1959, *Barclay et al. 6656*, riz, hoj, infl (COL, US); NARIÑO: Municipio de Túquerres, camino al Volcán Azufral, alt. 3.500-4.000 m, 10 feb 1962, *Mora 1883-A*, riz, hoj, infl (COL, US); Camino al Volcán Azufral, Municipio de Túquerres, alt. 3.100 m, 12 ene 1964, *Mora 2973*, riz, hoj, infl (COL); Volcán Azufral, alt. 4.000 m, 30 sept, 1979, *Mora 7537*, riz, hoj, fr (COL); Valle: Cordillera Central, vertiente occidental, Hoya del río Bugalagrande, Barragán, Páramo de Baraya, alt. 3.600-3.680 m, 17 mar 1946, *Cuatrecasas 20121*, hoj, infl, fr (US); Cordillera Central, Vertiente occidental, cabeceras de los Ríos Tuluá y Bugalagrande, Páramo de Las Vegas, alt. 3.600-3.800 m, 22 mar 1946, *Cuatrecasas 20277*, hoj, infl, fr (US); ECUADOR: Napo-Pastaza, alrededores de Los Llanganati, entre Acuchilibí y Río Portero, al este de Romo Páramo, alt. 3.500-3.620 m, 30 agt 1959, *Barclay et al. 9169*, hoj, infl, fr (COL).

O. cleefii Mora, es una entidad diferenciada claramente, tanto por sus características morfológicas como por su comportamiento ecológico. La nuez es de ápice truncado (Fig. 61K-M), obovada, ligeramente trígono

na y pardoscura. Por otra parte, en desarrollo de este trabajo, para las distintas especies de *Oreobolus* se determinaron características diagnósticas que no se habían tenido en cuenta hasta ahora, que tienen que ver con la organización global de la planta y, en particular, de la inflorescencia. En *O. cleefii* el culmo lleva dos brácteas foliosas, carentes de producto axilar (Figs. 62C, 63C), separados por internodios muy cortos. El tamaño y anatomía de estas brácteas del culmo coinciden con los de las hojas que se insertan en la región vegetativa de la planta. El culmo consta de un internodio proximal ligeramente alargado, al que siguen dos internodios muy cortos y finalmente el internodio distal que se alarga en la postantesis, a manera de escapo (Figs. 62C, 63C). La pseudospícula (estaquioide) lleva generalmente dos glumas foliosas y la gluma inferior constan del epifilo y del basifilo, cuyo tamaño decrece paulatinamente; la gluma superior es pequeñísima y está conformada solamente por el basifilo (Fig. 40C). Las escamas perigonales son de tamaño igual y presentan ápice ligeramente acuminado, consistencia firme y costa visible. El ovario difiere de la nuez madura en forma y tamaño, mientras el ápice de esta última es truncado y hundido (Figs. 61K-M, 67E) y la base es ligeramente atenuada, el ápice del ovario se endurece prematuramente y forma un disco o cúpula cuya consistencia dura contrasta con la de las paredes tenues (Fig. 64D).

Oreobolus cleefii se diferencia también de las otras especies de *Oreobolus* del Nuevo Mundo por su comportamiento ecológico, en cuanto que su hábitat se restringe a las turberas, que ocurren en depresiones, pequeños valles o en lechos de antiguos lagos en donde forma la Asociación: *Oritrophio peruviana-Oreoboletum cleefii*, descrita por CLEEF (1981) (Fig. 74), bajo el nombre *Oritrophio peruviana-Oreoboletum obtusanguli*, en tanto que *O. goeppingeri* y *O. venezuelensis* crecen en sitios húmedos o secos, siempre abiertos de los frailejonales y/o pajonales del páramo (Fig. 74A).

Especie dedicada al notable fitosociólogo holandés Antoine Marie Cleef, estudioso de la flora de los páramos colombianos.

Oreobolus ecuadorensis Koyama, Bot. Mag. Tokyo 97: 413. 1984. Fig. 68.

TIPO: Ecuador: Provincia Imbabura: road between Ibarra and Mariano Acosta, at the pass (Hacienda Yura Cruz). Recently burnt and grazed

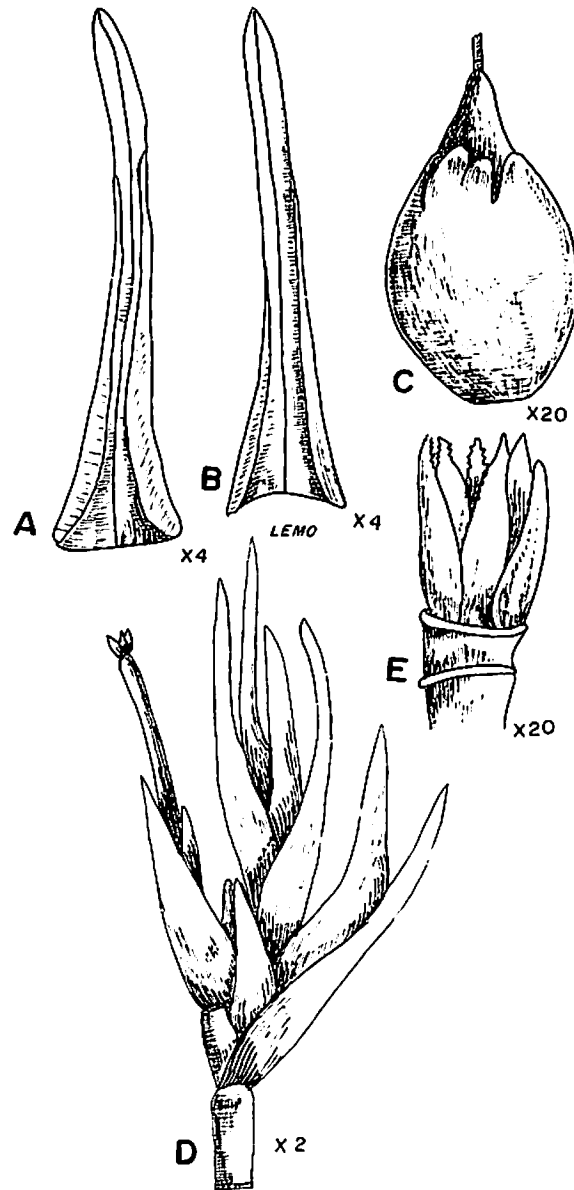


FIGURA 68. *Oreobolus ecuadorensis* (Cazalet et al 5448). A-B, nomofilos; C, fruto; D, brote con inflorescencia; E, Escamas perigonales.

Páramo, alt. 3.600-3.800 m, sin fecha, *Ollgaard & Balslev 8665* (holotipo, AAU, isotipo: NY).

Plantas en forma de cojines densos, vástagos 4-5 cm largos, entrenudos cortos. Hojas subdísticas, 2.5 (3) cm largas; vaina estramínea opaca, papirácea, con manchas pardas densas, 8 mm long., 1 mm lat., cóncava, por el envés con 6-8 nervios prominentes; lámina verde-pálido opaca, ápice atro-carmín, profundamente acanalada, casi en toda la extensión, 1.4-1.7 cm larga, 0.75 mm lat., rígida. Culmos 1.6-1.8 cm largos, internodio proximal 3 mm largo, brácteas 2(1) subdísticas, inferior 1.3 cm larga, 4 mm lat., superior 1 cm larga, 4 mm lat., internodio distal 1.7 cm largo. Pseudoespícula única, terminal, envuelta por una sola gluma bracteosa, verde pálida, epifilo en forma de arista, glumas siguientes estramíneas, membranáceas, la intermedia 0.8 mm larga, 2 mm ancha, la superior ligeramente más pequeña, envolventes; entrenudos espícula relativamente alargados. Flor hermafrodita: escamas perigonales 6, estramíneo-pálidas, lanceoladas, de ápice atenuado, márgenes serrulados, 1.5 mm largas. Nuez elipsoidal, 2 mm larga, 1.5 mm ancha, ligeramente atenuada hacia la base, verde oliva hacia el ápice, con manchas pardas, rugosa, estriada; base del estilo persistente, engrosada, cónica, negra 0.6 mm larga, 0.3 mm ancha.

Distribución geográfica: En los Páramos del Ecuador y del Sur de Colombia entre 3.600-4.100 m de altura.

Material examinado: COLOMBIA: Departamento de Nariño, Municipio de Cumbal, en los alrededores de la Laguna de Cumbal, alt. 3.500 m, 2 sep 1962, *Mora 2340*, hoj, infl, fr. (COL); Volcán Chiles, Carretera por el lado ecuatoriano, alt 3.900-4.100 m. *Sturm et al. 103*, hoj, infl (COL); ECUADOR: Provincia de Imbabura. Lago de San Marcos, Cayambe, alt. 11.200 feet, 12 Jan. 1961, *Cazalet et al. 5448* (US).

Especie de hábito similar a *O. cleefii*, difiere, sin embargo, entre otras características, por cuanto la nuez es de forma elipsoidal de ápice atenuado rugoso, nunca truncado y por la base del estilo engrosada, cónica, persistente. El culmo lleva también como en *O. cleefii* dos brácteas, e internodios proximal y distal alargados.

Oreobolus goeppingeri. Süss. Bot. Jahrb. Syst. Bot. 72: 289, 1942. Figs. 69, 70

Oreobolus obtusangulus Gaud. var. *rubrovaginatulus* Kükenthal, Fedde Repert. Spec. Nov 48: 69. 1940. Lectotipo (designado por KOYAMA



FIGURA 69. *Oreobolus goeppingeri* var. *goeppingeri* (Barclay 4487). A, hábito de la planta; B, brote antes de formar las pseudoespículas; C, perfil; D-G, nomofilos; H, glumas; I, flor; J, escama perigonal interior; K, fruto.

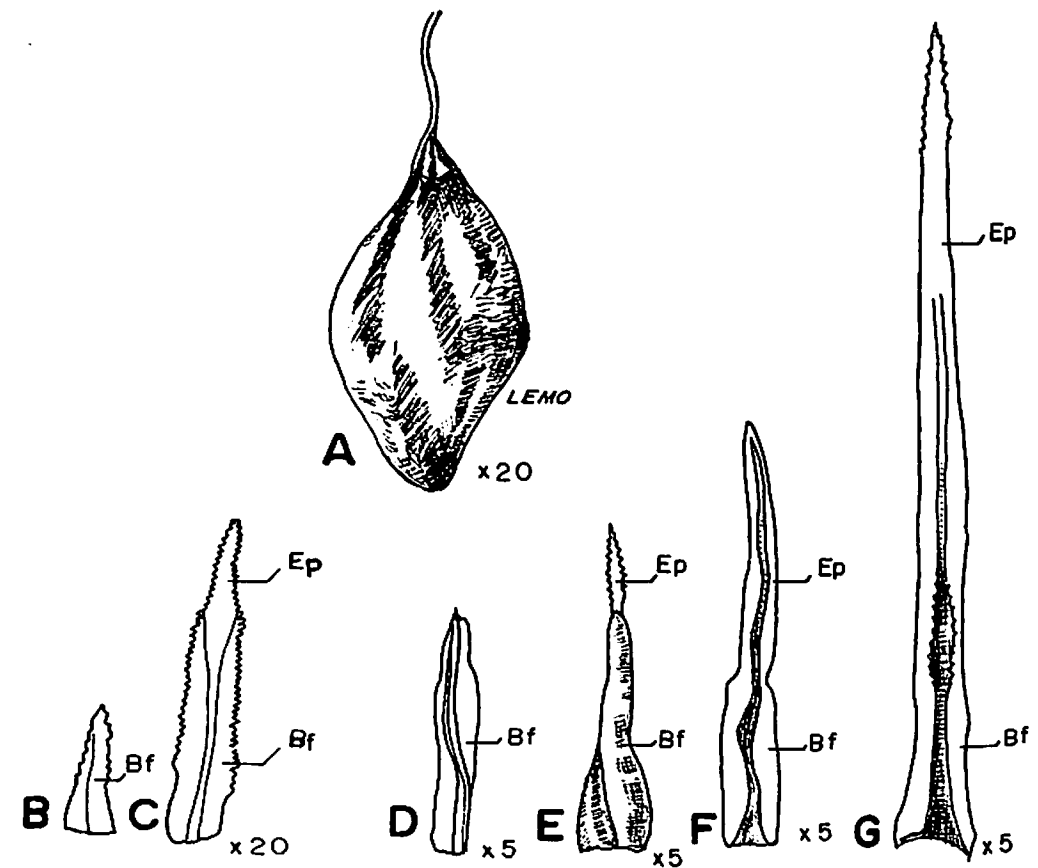


FIGURA 70. *Oreobolus goeppingeri* Mora 1999). A, fruto; B, tépalo exterior; C, tépalo interior; D-G, glumas; Bf, basifilo; Ep, epifilo.

1969: 27): Colombia. Cordillera Oriental. El Boquerón, bei Bogotá, alt. 3.700 m, ago. 1929, C. Troll 3.790 (B).

Oreobolus obtusangulus Gaud. ssp. *rubrovaginatus* (Kükenthal) Koyama, Mem. New York Bot. Gard 18(2): 27. 1969.

Tipo. Costa Rica. Chirripó Grande, alt. 3.450 m, abril 1932, *Kupper 1314* (lectotypus hic designatus, M).

Hierba densamente cespitosa de 1-3.5 cm alta. Hojas subrígidas o rígidas, lámina incurvada. 1.5-3.2 cm larga, 0.5-0.7 mm ancha estramínea, con o sin manchas carmín, tercio distal plano, no girado 90°, ápice atrocarmín; vainas cóncavas envolventes, teñidas de púrpura intenso. Inter-

nodio proximal del culmo 4-6.5 mm largo, 0.6-0.8 mm ancho. Brácteas envolventes de la pseudoespícula 2-3, con o sin rudimento de producto axilar, conformadas por basifilo y epifilo. Pseudoespícula propiamente dicha conformada por 2-3 glumas, pardo brillante, o la más inferior estramínea con manchas verde pálido y numerosas manchas pardas en toda la superficie. Flor hermafrodita: escamas perigonales 6, 0.2-2.5 mm largas, linear lanceoladas, triangulares, márgenes aserrados o levemente dentados, o enteros, ápice agudo o acuminado o setiforme; estambres 3, anteras 1-2.2 mm largas 0.2-0.3 mm anchas, conectivo pronunciado. Nuez obovada 1.6-2 mm ancha, subtrígona, base atenuada, costillada hacia el ápice atenuada o constreñida, base del estilo persistente engrosada, cubierta total o parcialmente por pericarpo, estilo trífido.

O. goeppingeri, se encuentra, a juzgar por los resultados de este trabajo, en proceso de diversificación. Se reconocieron tres variedades que se describen a continuación:

Clave para las variedades de *Oreobolus goeppingeri*

1. Pseudoespículas propiamente dichas conformadas por dos glumas, éstas rodeadas por dos brácteas foliosas, escamas perigonales de más de 0.5 mm de largo. Nuez de 2 mm de largo.
 2. Hojas de hasta 3.2 cm de largo. Escamas perigonales de hasta 2.5 mm de largo, linear-setiformes. Nuez de ápice atenuado, no estipitada.
 1. *O. goeppingeri* var. *goeppingeri*
 2. Hojas de hasta 1.8 cm de largo. Escamas perigonales de 0.7 mm de largo, lanceolado-acuminadas. Nuez constreñida en el ápice, estipitada.
 2. *O. goeppingeri* var. *tuquerrensis*
 1. Pseudoespículas propiamente dichas conformadas por tres glumas, éstas rodeadas por tres brácteas foliosas. Escamas perigonales de 0.2 mm de largo. Nuez 1.6-1.75 mm de largo.
 3. *O. goeppingeri* var. *sumapacii*

Oreobolus goeppingeri* var. *goeppingeri

Plantas en forma de cojines, pulvinos cespitosos, densos, 3-5 cm alto, rizomatosos, rizomas de internodios comprimidos. Hojas con vainas de 5-6 mm largas, vainas abiertas, levemente bicarinadas, púrpuras, 2.5-3.2 cm largas, lámina 0.7 mm ancha, cerca a la base acanalada hast

cóncava, subrígida, incurvada, dorso liso, redondeado, estramínea hasta amarillo crema con manchas atro-carmín difusas, tercio distal plano, no girado 90°, ápice atro-carmín, internodio proximal del culmo 4.5-6.5 mm largo, 0.7 mm ancho, adaxialmente sulcado, estramíneo, brillante con manchas carmín; brácteas 2, rodeando la pseudoespícula: bráctea inferior 2.5 cm larga, 0.75 mm ancha, vaina cóncava con manchas pardas, acanalada en las 2/3 partes proximales, verde-estramínea, parte 1/3 distal plana, ligeramente torcida, ápice atro-carmín; bráctea superior 1.4 cm larga, lámina 0.7 mm ancha, vaina cóncava estramínea con manchas pardas, lámina verde estramínea, en parte proximal acanalada, en la parte distal plana, ápice carmín. Pseudoespícula con dos glumas, la inferior 7 mm larga, 0.5 mm lat., vaina cóncava, estramínea con manchas pardas, lámina estramínea con manchas verde-pálido, con numerosas manchas pardas en toda la superficie, ápice carmín; gluma superior 7 mm larga, 0.5 mm ancha, envolvente, estramínea, con manchas pardas, epifilo diminuto. Flor hermafrodita: escamas perigonales 6, exteriores 2.5 mm largas, 0.25 mm anchas, interiores 2.25 mm largas, 0.25 anchas, lineares, setiformes, ápice abruptamente angostado, levemente aserrado, estramíneas, con manchas lineares pardo-oscuro; estambres 3, antera 1 mm larga (preantesis) 0.3 mm ancha, conectivo conspicuo, 0.25 mm largo. Nuez obovada, 2 mm larga, 1.1-1.15 mm ancha, base atenuada, costillada, ápice atenuado, base del estilo persistente, engrosada, cubierta por paredes del fruto, cónica; estilo trífido.

Distribución: Colombia: En los Páramos de las Cordilleras Central y Occidental, y en el Nudo de los Pastos, Costa Rica: En la Cordillera de Talamanca, en alturas que oscilan entre 3.400-3.800 m. Ecuador: En la Cordillera Oriental, Provincias de Azuay y de Imbabura, y en el Volcán de Chiles, Provincia del Carchi.

Material examinado: Cauca: Margen izquierda de la Carretera Toez-Tacueyó, alto El Mojorro, alt. 3.800 m, 15 oct 1981, *Rangel 2480*, hoj, infl (COL); Municipio Puracé, San Rafael Km 149, vía La Plata-Popayán, margen derecha río Cocuy, alt. 3.290 m, 17 abr 1982, *Torres 898*, hoj, infl (COL); Cundinamarca: Cordillera Oriental, al sur de Usme, Páramo de Chisacá, alt. 4.020 m, 9-11 nov 1958, *Barclay 6183*, hoj, infl, fr (COL, US); Páramo de Palacio, Hacienda "La Siberia", alt. 3.200 m, 5 ene 1960, *Mora 935*, hoj, infl, fr (COL); Páramo de Chisacá, alt. 3.900 m, 5 abr 1960, *Mora 998*, hoj, infl, fr (COL); Distrito Especial de Bogotá, Páramo de Chisacá, alrededores de las lagunas de Chisacá (hoya del

Río Magdalena), alt. ca. 3.700-3.800 m, 10 feb 1961, *Pinto et al.* 481, hoj, infl, fr (COL); CHOCO: Cordillera Occidental Chocó-Antioquia, boundary. Alto de la Raya 10 Km of Carmen de Atrato, sin alt. sin fecha. *Fosberg et al.* 21566, hoj, infl, fr (US); NARIÑO: Volcán Galeras near Pasto, Grassy slopes, bosque and high Páramo, sin alt. 18. jul 1957, *Barclay* 4629, hoj, infl, (COL); Hacienda Botana, Municipio de Pasto, alt. 3.100 m, 29 oct 1961, *Mora* 1852, hoj, infl, fr (US); El Encano, Municipio de Pasto, alt. 3.000-3.200 m, 30 ene 1962, *Mora* 2104, hoj, infl, fr (US); Municipio de Santiago, Páramo de Quillinsayaco, alt. 3.000 m, 27 nov. 1967, *Mora* 4482, hoj, infl (COL); Municipio de Cumbal, Colina cercana al pueblo, alt. 3.400-3.470 m, *Sturm et al.* 2, hoj, (COL); VALLE: Cordillera Central, vertiente Occidental, cabeceras de los ríos Tuluá y Bugalagrande, Páramo de Las Vegas, alt. 3.600-3.800 m, 22 mar 1946, *Cuatrecasas* 20287 hoj, infl, fr (US); ECUADOR: Azuay, Cordillera Oriental, Subida al Cerro de Galápagos y descenso a Collay, al Este del Pan, alt. 2.800 m, 21 jul 1943, *Acosta-Solís* 5094, hoj, infl, fr (US); Road Tulcán-Maldonado, at the base of Volcán Chiles 34-36 Km from Tulcán, alt. 3.950 m, 2 ago 1976, *Balslev et al.* 8353, (COL); Imbabura, Cordillera Oriental, Proantag, alt. 3.500-3.800 m, 21 sep 1959, *Acosta-Solís* 19185, hoj, infl, fr (US); COSTA RICA: San José y Cartago, Cordillera de Talamanca, Macizo de Buenavista, Carretera Interamericana entre el Cerro de la Muerte y el Cerro de las Vueltas, alt. 3.000-3.500 m, 11 jul 1961, *Mora* 1999 (COL).

Como uno de los resultados de este trabajo, se comprobó que además de las especies citadas, está también presente en Ecuador y en Colombia, *Oreobolus goeppingeri* Suessenguth, especie descrita inicialmente del Macizo de Chirripó, Costa Rica, de tamaño más reducido que el de las anteriores e inflorescencia con una sola pseudoespícula (estaquioide) uniflora. El culmo de la inflorescencia está formado por el internodio proximal, el único que se alarga ligeramente (5 mm de longitud), por lo cual la pseudoespícula permanece escondida entre las hojas de los brotes vegetativos (Figs. 69, y 71A). En contraste con la reducida longitud del culmo, las brácteas que envuelven las pseudoespículas son de apariencia y consistencia foliosa y de gran tamaño, en particular si se las compara con las de las especies anteriormente mencionadas (Figs. 63 y 64). Por otra parte, al igual de lo que ocurre en *O. cleefii* y en *O. venezuelensis* en las brácteas y en la gluma inferior están presentes el basilo y el epifilo, cuyos tamaños respetivos disminuyen acropetalmente.

Los brácteas foliosas llevan siempre rudimento de ramificación. Por otra parte, las escamas perigonales en *O. goeppingeri* var. *goeppingeri* son de longitud mayor que en las especies anteriores y las de uno y otro verticilo son de tamaño diferente; las menores son siempre las del verticilo externo. Además, en la configuración de las escamas perigonales interiores intervienen tanto el basifilo como el epifilo. Este último está representado por un apéndice, en forma de arista (Fig. 69J). El conectivo de las anteras es relativamente largo y se prolonga más allá del ápice de las anteras. La nuez es de mayor tamaño que en las dos especies anteriores y alcanza 2 mm de longitud y 1.1 mm de ancho; también difiere por su forma elipsoidal de ápice y base angostados (Fig. 69k). La base del estilo es persistente y moderadamente engrosada, aunque permanece oculta entre las paredes del ovario, al menos mientras éstas no se agrietan y rompan como sucede en las nueces maduras que yacen sobre el substrato.

En 1940 KUKENTHAL describió, con base en un ejemplar de herbario coleccionado por *C. Troll* 3790, en el Páramo del Boquerón de Chipaque, situado en las cercanías de Bogotá, una nueva variedad de *O. obtusangulus*, var. *rubrovaginatus* Kükenthal y señaló como características diagnósticas las siguientes: "Vainas foliares rojizas, láminas foliares brillantes y de dorso carinado pero no tricostado".

El estudio de numerosas colecciones de *Oreobolus* de los Páramos que circundan la Sabana de Bogotá y de plantas vivas en su propio hábitat, realizado como parte de este trabajo, ha llevado a la conclusión que en tales páramos, incluido el del Boquerón de Chipaque, están indistintamente presentes las especies: *O. cleefii*, *O. venezuelensis* y *O. goeppingeri*. En el páramo del Boquerón de Chipaque se han encontrado poblaciones de *O. goeppingeri* cuyos caracteres foliares concuerdan con los señalados por KUKENTHAL como diferenciales de la supuesta variedad *O. obtusangulus* var. *rubrovaginatus*, en particular "vainas foliares de color púrpura encendido y láminas brillantes".

No se ha podido hasta la fecha estudiar el lectotipo de esta variedad depositado en el Herbario del Instituto y Jardín Botánico de Berlín-Dahlem, probablemente desaparecido a raíz de los incendios del Herbario en 1944 y confirmar así, directamente, la hipótesis aquí planteada. En apoyo de la misma, cabe mencionar que ni en el Páramo del Boquerón de Chipaque, ni en ningún otro sitio, el autor ha podido encontrar poblaciones o plantas aisladas de *O. obtusangulus* especie circunscrita a

las regiones meridionales del subcontinente suramericano, como se ha podido aclarar en este estudio. En cambio, abundan poblaciones de *O. goeppingeri*, cuyas hojas presentan vainas de color púrpura encendido y láminas verde-brillantes como caracteres constantes.

Tampoco pudo tratarse de plantas de *O. venezuelensis* frecuente, como se dijo, en los páramos mencionados; por cuanto si bien las vainas de esta especie son constantemente de color púrpura, las láminas son opacas y las inflorescencias son también constantemente ramificadas, lo cual permite distinguirla fácilmente.

Con frecuencia se encuentran en los Herbarios de Europa y Norteamérica, exicados de *O. venezuelensis*, erróneamente determinados como *O. obtusangulus* var. *rubrovaginatus* Kük., probablemente ante la presencia de vainas foliares teñidas de carmín. Por otra parte, con mucha frecuencia se observan plantas de *O. cleefii* Mora, cuyas vainas foliares están teñidas de rosado pálido, coloración que por lo general empalidece y aun desaparece por efecto del proceso de secado. Pero aún en estos casos, la forma y tamaño de las hojas de *O. cleefii* Mora, así como el color leonado y el brillo de la lámina y de la vaina permiten identificar esta especie.

En síntesis, el autor de este trabajo considera que el ejemplar de Herbario (*C. Troll 3790*) que KUKENTHAL clasificara como *O. obtusangulus* var. *rubrovaginatus*, corresponde a la especie costarricense que dos años más tarde SUSSENGUTH (1942) describiera como *O. goeppingeri* Süss, y que en Suramérica también crece abundantemente, no sólo en el Páramo del Boquerón, sino en muchos otros páramos de Colombia y Ecuador.

Como se dijo atrás, KOYAMA (1969) elevó al rango de subespecie la variedad descrita por KUKENTHAL, con base en el estudio de colecciones procedentes del Brasil, Amazonas: Río Negro, Serra da Neblina que ampliarían considerablemente el areal de la especie y, por consiguiente, de *Oreobolus*, por entonces conocido en Suramérica, solamente de la región andina. Se trata, sin duda, de un hallazgo interesante, desde el punto de vista fitogeográfico y sistemático; en particular, cuando se colecciona y estudie material fértil; ya que los caracteres vegetativos que señala KOYAMA en apoyo de la determinación de las dos muestras de Herbario, mencionadas en su trabajo, como *O. obtusangulus* var. *rubrovaginatus*, no resultan convincentes, a la luz de los resultados de este estudio. Además, en su trabajo más reciente KOYAMA (1984) al hablar de las especies de *Oreobolus*, presentes en Suramérica, omite *O. obtusangulus* subsp. *rubrovaginatus* (Kükenthal) Koyama.

Cuando esta obra estaba a punto de aparecer publicada, el autor tuvo finalmente la oportunidad de estudiar las colecciones de *Maguire et al*

60492 y 60540, riz, hoj, infl, fl, fr (NY) y comprobar directamente que se trata, sin lugar a duda, de *Oreobolus goeppingeri* Süss. Los ejemplares coinciden en muchas características con *O. goeppingeri* Süss. var. *sumapacii* Mora.

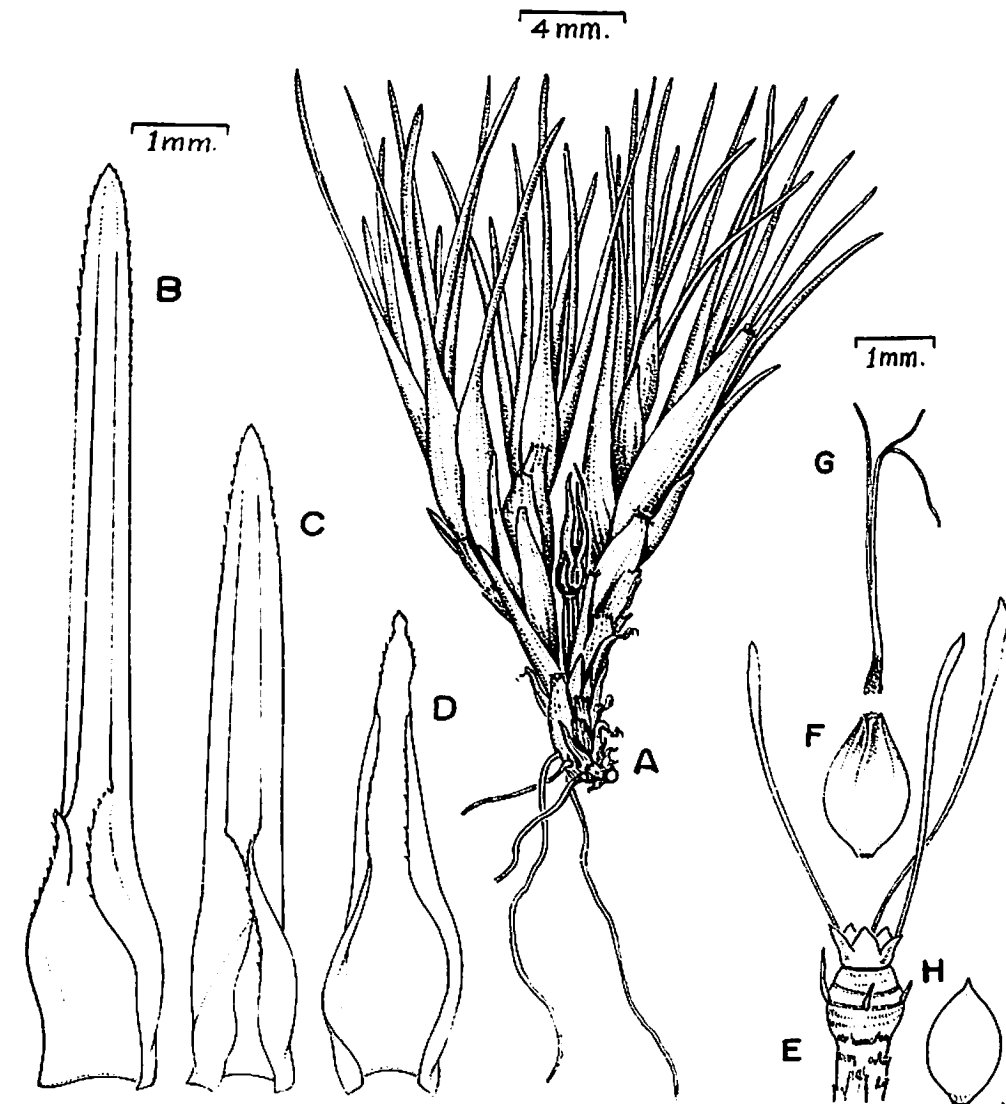


FIGURA 71. *Oreobolus goeppingeri* var. *sumapacii*. (*S. Díaz 2460*). a, hábito de la planta; b-d, glumas; e, eje de la pseudoespícula, perigonio y filamentos de los estambres; f, fruto; g, estilo; h, semilla.

Oreobolus goeppingeri Süss. var. **Sumapacii** Mora var. nov.

Tipo: Colombia: Departamento de Cundinamarca, Cordillera Oriental, Páramo de Sumapaz, alt. 3.680 m, 4 jul. 1981, *Santiago Díaz et al.* 2.460, riz, hoj, infl, fr (holotipo COL).

Planta perdiminuta, usque 3 cm alta. Folia veridi-olivacea, lucida, chartacea; vaginis stramineis, lucidis. Pseudospicula unica, por tres bracteas foliosas inflorescentiae involucreta; glumas tres. Flos hermaphroditus: squamae perigonales perdiminutae, 0.2-0.5 mm longae, triangularis. Nux obovatis, ápice basi que contracta; Styli basi persistentis, leviter incrassatis per pericarpium nuci obtecta, 1.6-2 mm longa, 0.9 mm lata.

Plantas en forma de pulvinos, 2-3 cm altas. Hojas rígidas verde oliva pálido, cartáceas, brillantes, 1.5-1.8 cm largas; lámina 0.5-0.6 mm ancha, vaina 2.5 mm ancha, envolvente, púrpura o estramínea con manchas carmín pálidas, difusas, lámina verde pálida acanalada cerca a la vaina, distalmente plana, incurvada, ápice atenuado, agudo atro-carmín. Internodio proximal del culmo 4 mm largo, 0.6 mm ancho, estramíneo brillante, adaxialmente plano, abaxialmente sulcado. Brácteas de la pseudoespícula 3, estériles, pero siempre con rudimentos de ramificaciones, foliosas, la inferior 1.1 cm largo, 0.8 mm ancho, lamina acanalada en toda la longitud, ápice carmín, separado por internodio de 1 mm largo, de la bráctea siguiente: bráctea intermedia más de 8 mm larga 0.8 mm ancha, foliosa, lámina acanalada; bráctea superior 5.5 mm larga, lámina envolvente, 0.8 mm ancha, parda rojiza, hacia el ápice plana. Pseudoespícula uniflora, conformada por tres glumas; glumas de 6.4 y 3.5 mm largas, vaina en todas las glumas 1 mm ancha, lámina 1.5, 1.2, mm ancha. Flor hermafrodita: escamas perigonales 6, diminutas, 0.2-0.5 mm largas, traslúcidas, triangulares o lanceolado-acuminadas, margen entero: estambres 3, anteras en posantesis 1 mm largas. Nuez obovada, ápice y base atenuados, parda, cuando madura blanca, base del estilo persistente, ligeramente engrosada y cubierta por el pericarpio, 1.6-2 mm larga, 0.75-0.9 mm ancha, estilo trífido.

Distribución: Colombia, Cordillera Oriental, Páramo de Sumapaz.

Esta variedad se diferencia de la variedad típica por el porte más pequeño, hojas rígidas, vaina foliar de color estramíneo, por la presencia de 3 brácteas que envuelven la espícula en lugar de sólo 2, como es lo característico en la variedad típica. La espícula, propiamente dicha, está configurada por 3 glumas (Fig. 71D) en lugar de 2, como es la regla en la variedad típica. Los tépalos son diminutos, más pequeños que en las demás variedades. La nuez es más pequeña que en las otras variedades.

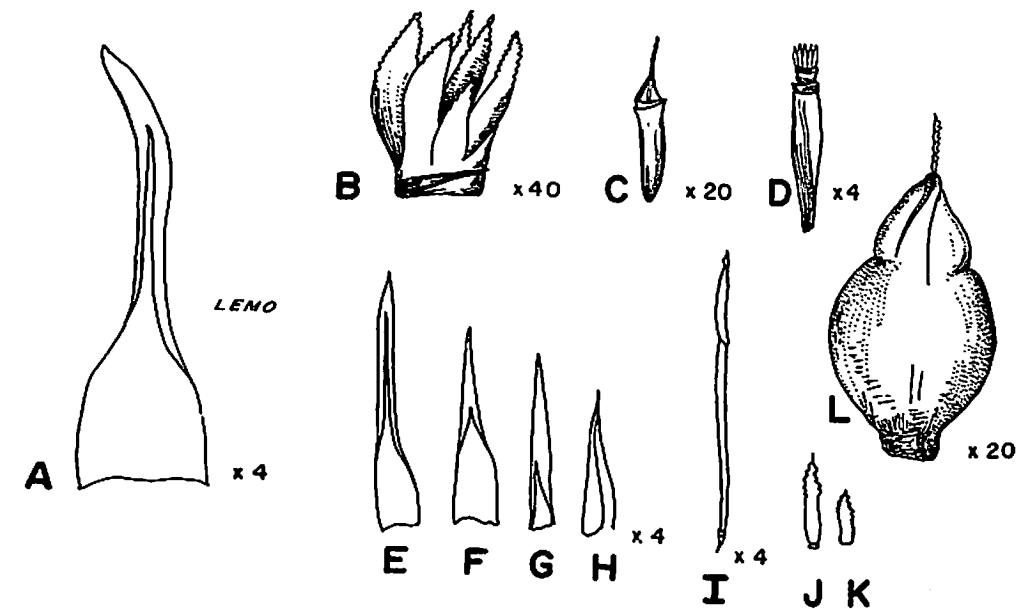


FIGURA 72. *Oreobolus goeppingeri* var. *tuquerrensis* (Mora 7555). A, nomofilo; B, perigonio; C, ovario; D, culmo; E-H, glumas; I, estambre; J-K escamas perigonales, L, fruto.

Oreobolus goeppingeri Süss var. **tuquerrensis** Mora var. nov.

Tipo: Colombia, Nariño, Municipio de Túquerres, Volcán Azufral. Alt. 4.000 m. Sept. 30 de 1979, *Mora 7555* (holotipo COL).

Planta perdiminuta, usque 2 cm alta. Folia straminea lucida. Spicula unica, per duas bracteas foliosas inflorescentiae involucreta; glumae duae brunneae, lucidae. Flor hermaphroditus: squamae perigonales 0.6-0.7 mm longis, pars distalis plana sub angulo 90° convoluta. Nux subtrigona, apicem versus constricta, apice bulboso; styli basis persistentis, incrassatis, nonnunquam per pericarpium nuci obtecta, aliquando nuda.

Planta en forma de cojines diminutos, hasta de 2 cm de altura, cojines densos. Hojas 1.5-1.8 cm largas, en la base 1.5 mm ancha; lámina 0.7 mm ancha, acanalada cerca a la base, brillante, estramínea, rígida, incurvada. Internodio proximal del culmo 4 mm largo, 0.8 mm ancho, cilíndrico, levemente comprimido, surcado, pardo pálido, brillante. Brácteas de la

pseudoespícula 2, foliosas, primera bráctea 2.5 cm larga, base estramínea, brillante, 2.5 cm larga, 2 mm ancha, lámina angostamente acanalada, parte distal plana, girada 90°, verde oliva, brillantísima; bráctea segunda 1.4 cm larga, base verde pálida, punteada de carmín, cóncava, lámina acanalada, parte distal plana, girada 90°, verde oliva, brillante, ápice carmín. Pseudoespícula uniflora, con dos glumas, primera gluma 6 mm larga, 1 mm ancha, pardo brillante, papirácea, tenue; segunda gluma 5 mm larga, 2 mm ancha, parda brillante, papirácea. Flor hermafrodita; escamas perigonales 6, 0.7 mm largas, las exteriores incurvadas, brillantes, estramíneas, lanceolado-acuminados, ápice diminutamente dentado; estambres 3, anteras 2.2 mm largas, 0.2 mm ancha, filamento 5.5 mm largo, cintiforme. Nuez obovada, sutrígona, 2 mm larga, 1.2 mm ancha, costillada, constreñida hacia el ápice, ápice bulboso, rugoso, con hendiduras longitudinales, coronada por la base engrosada persistente del estilo.

Distribución: En los Páramos del Nudo de los Pastos que rodean el altiplano de Túquerres entre los 3.500 y 4.000 m de altura y en los páramos del Volcán Doña Juana, Departamento de Nariño, Colombia.

Material examinado: COLOMBIA: Nariño, Camino de herradura de la población de Sapuyes al Páramo de Gualmatán, Municipio de Sapuyes, alt. 3.590 m, 4 ene. 1964, *Mora 2919*, hoj, infl, fr (COL); Municipio de La Cruz. Estribaciones del Volcán Doña Juana, alt. 3.550-3.600 m, 29 oct. 1964, *Mora 3295 et 3296*, hoj, infl, fr (COL); Municipio de Cumbal. Volcán Chiles. Carretera por territorio ecuatoriano, alt. 3.900-4.100 m, sin fecha, *Sturm 103*, hoj, infl, fr (COL). Ecuador: Provincia del Carchi, Cerro Iguan, Región Interandina, alt. 3.800-4.000 m, 9 nov. 1962, *Acosta-Solís 21683*, hoj, infl, fr (US).

Las plantas de esta variedad son pequeñísimas; a primera vista, por su apariencia, se podría pensar que se trata de una variedad de *O. cleefii*, sin embargo, el examen de las pseudoespículas y, en particular, del fruto, revela su afinidad estrecha con *O. goeppingeri*. La nuez es de gran tamaño, constreñida hacia el ápice, tanto las vainas como las láminas foliares son brillantes.

Oreobolus obtusangulus Gaudichaux, Ann. Sc. Nat. 5(1) 99, t. 2, Fig. 1, 1825.

Tipo: Argentina: Islas Malvinas, sin localidad exacta, *Gaudichaux* s/n (Isolectotipo, det. O. Seberg, 1984, K).

Plantas cespitosas, rizomatosa, rizoma simpodial. Hojas 8, 2-3 cm largas, subdísticas, vaina 5 mm larga, 2 mm ancha, pardo-leonadas con puntuaciones pardo-oscuro, cinco nervios prominentes, lámina 2(1.3) mm ancha, verde-pálida opaca, márgenes ligeramente aserrados, parte media acanalada, región distal plana, 1.5 (1.2) mm ancha, ápice agudo coloreado, por el envés tricostada. Inflorescencia pleiocasi-cimosa, pluri-pseudoespiculada, internodios del culmo alargados, internodio proximal del eje principal adaxialmente acanalado, abaxialmente pluri-surcado, 0.8-1 cm largo; brácteas de la inflorescencia foliosas, subberticiladas; escapos de las pseudoespículas 1-2 cm largos prófilos prominentemente bicarinados, ápice profundamente emarginado hasta hendido. Pseudoespículas con tres glumas, provistas de basi-y epifilo la más inferior 6-7 mm larga, foliosa, lámina verde-pálido opaco, vaina estramínea con puntuaciones pardo-oscuro, 2.5 mm ancha; gluma intermedia 5-5.5 mm larga, vaina parda, lámina estramínea con manchas atrocarmin por la haz; gluma superior estramínea, hacia el ápice atrocarmin, 3-3.5 mm larga, con producto axilar rudimentario. Flor hermafrodita, cortamente pedicelada, pedicelo 0.3 mm largo; escamas perigonales 6, púrpuras, a veces pardo-rojizas, hasta pardo-estramíneas, ápice acuminado, 1.2-1.5 mm largo, 0.3 mm ancho, lanceoladas; ovario del ápice cupuliforme, duro, atrocarmin, paredes laterales tenues pardas. Nuez trigona hasta subtrigona, pardo-oscuro, brillante, truncada, base abruptamente atenuada, 1.25-1.3 mm larga, 1-1.1 mm ancha, base del estilo caduca, no engrosada.

Distribución: Especie propia de las regiones meridionales del subcontinente suramericano; Cabo de Hornos, Tierra de Fuego, Patagonia, Archipiélago de las Malvinas y de las Cordilleras al sur de Chile.

Material examinado: Argentina: Islas Malvinas: West Falkland, Port Stephens, "scattered cushions in Cortadeira Association-Cushions 10-25 cm diam., 1, feb, 1964, *D. Moore 749*, hoj, infl, fr (K); West Falkland., Channel Hills, Shallow Bay, feb. 19, *E. Vallentin 1909-11* (K). Patagonia: Gulf of Penas, Otway Harbour, ene, 1876, *Moseley s/n* (K); Tierra de Fuego: West side of rio Varelaand old trail across mountains from Estancia Haberton mountain, NW of Cerro Haberton and SSW of Cerro Pink, alt 500 m, feb 17, 1968, *D.M. Moore 1931* (K); Chile: Cape Horn, Hermite Island. Antarctic Expedition 1839-43. Herb. of U.S. Exploring Expedition under *Cap. Wilkes* (K); Hohen Anden, Cordillera de Ramis dec, 1854, *Lechler s/n* (K); Provincia de Osorno: Summit Cordillera de

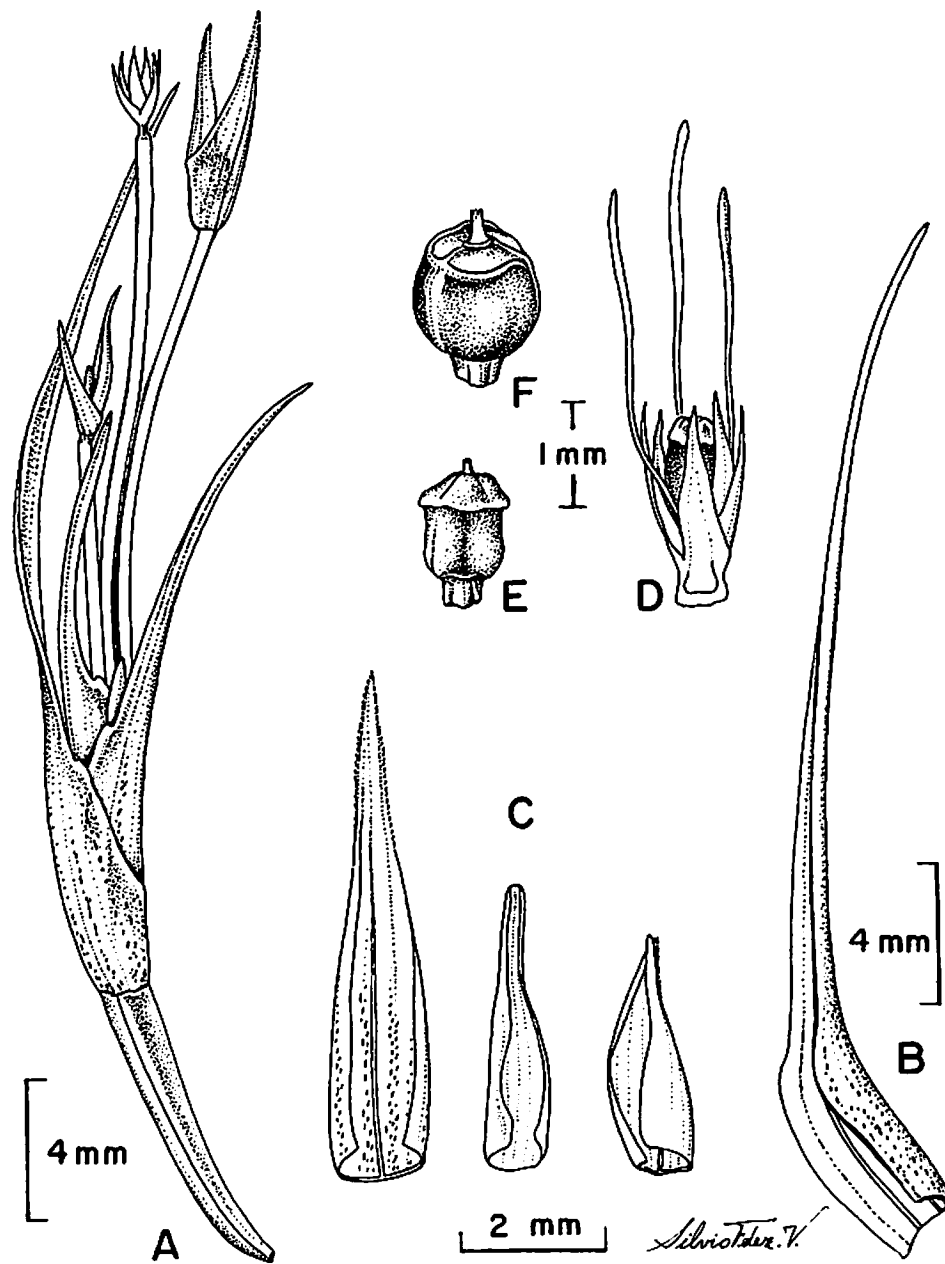


FIGURA 73. *Oreobolus obtusangulus* Gaud. (Eyerdam 10.574). A, inflorescencia; B, nomofilo; C, glumas; D, flor; E, ovario; F, fruto.

La Carpa, near small saw-mill village, sin fecha, Eyerdam 10574, hoj, infl, fr (US, K); Provincia de Valdivia, Cordillera Pelada. Purchased by Mr. C. Reed, dic, 1873 (K).

O. obtusangulus es especie afín a *O. venezuelensis*. Como en esta especie, la inflorescencia se ramifica; sin embargo, difiere de *O. venezuelensis* por poseer hojas con láminas más anchas, verde-pálido brillantes; las dos glumas inferiores bracteosas que rodean la pseudoespícula son de consistencia y longitud diferentes, la gluma superior lleva el rudimento del producto axilar. La flor es cortamente pedicelada, con escamas perigonales interiores ligeramente acuminados. La nuez es de ápice truncado y base abruptamente atenuada; difiere por ser más pequeña que la nuez de *O. cleefii*.

Oreobolus venezuelensis Steyermark Bol. Soc. Ven. Cien. Nat. 11 (74): 308, fig. 1. 1948-1949. Fig. 75

Tipo: Venezuela: State of Táchira: Swampy meadow in Paramito between Quebrada del Palmar and Quebrada de Paramito, at base of Páramo de Tamá, 2 Km above Betania and 7 Km, above Villapaez, alt. 2.500 m, 14 jul 1944, Steyermark 57198, hoj, infl, fr (Holotipo, F).

Planta de 6-14 cm alta, rizomatosa, rizoma simpodial, ramificaciones vegetativas acrotónicas, cespitosa. Hojas 4-5 cm largas, 0.8-1.25 mm anchas, vaina 4 mm ancha, teñidas de púrpura intenso; lámina profundamente acanalada cerca de la base, distalmente plana, verde pálido, con manchas carmín en el ápice. Inflorescencia 3 cm larga, internodio del culmo proximal 1.3 cm largo, internodio distal del culmo (eje principal) 2.7 cm largo; brácteas del culmo 3, foliosas, 1.6-3.2 cm largas, 0.5-0.8 mm anchas, ramificaciones de primer grado de la inflorescencia 0.7-1.5 cm largas, perfiles de las ramificaciones de primer orden 3.5-5 mm largas, 1.25 mm anchas, bicarinados, ápice emarginado, rojo carmín; ramificaciones de segundo orden de la inflorescencia 1 cm largas, perfiles de ramificaciones de segundo orden de la inflorescencia 4.7 mm largos, 1 mm anchos, membranosos, pardo-rojizos; pseudoespículas (estaquioides) unifloras, glumas inferiores 2, bracteosas 5 y 3 mm largas, 1.2 mm anchas, envolventes, estramíneas, carinadas, márgenes y ápices pardo-rojizos, hacia la costa con manchas carmín. Flor hermafrodita; escamas perigonales 6, las del verticilo exterior más pequeñas, lanceoladas, ápice atenuado, agudo, crema pálidas, margen diminutamente aserrado, 1 mm largas, 0.3 mm anchas, (en la base); estambres 3, filamento en postantesis 3.5 mm largo

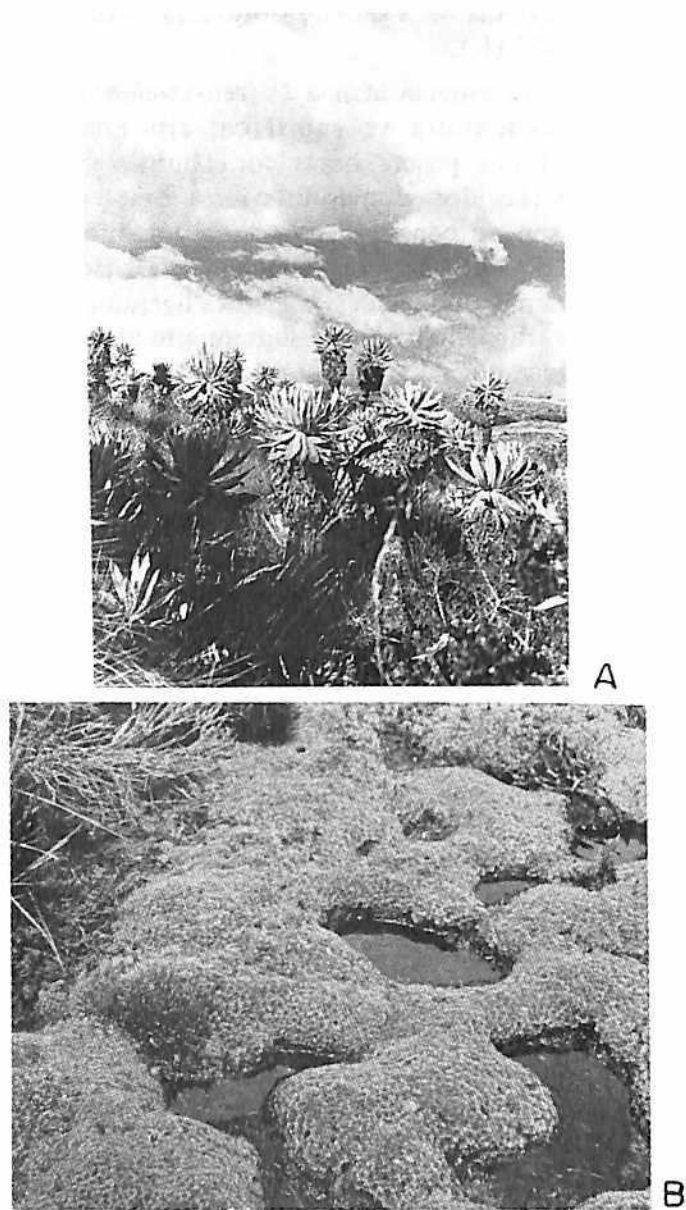


FIGURA 74. A, hábitat de *Oreobolus venezuelensis* y *O. goeppingeri*, Páramo del Volcán Galeras; B, hábitat de *Oreobolus cleefii*, turbera en el Páramo de Chisacá, Cordillera Oriental de Colombia.

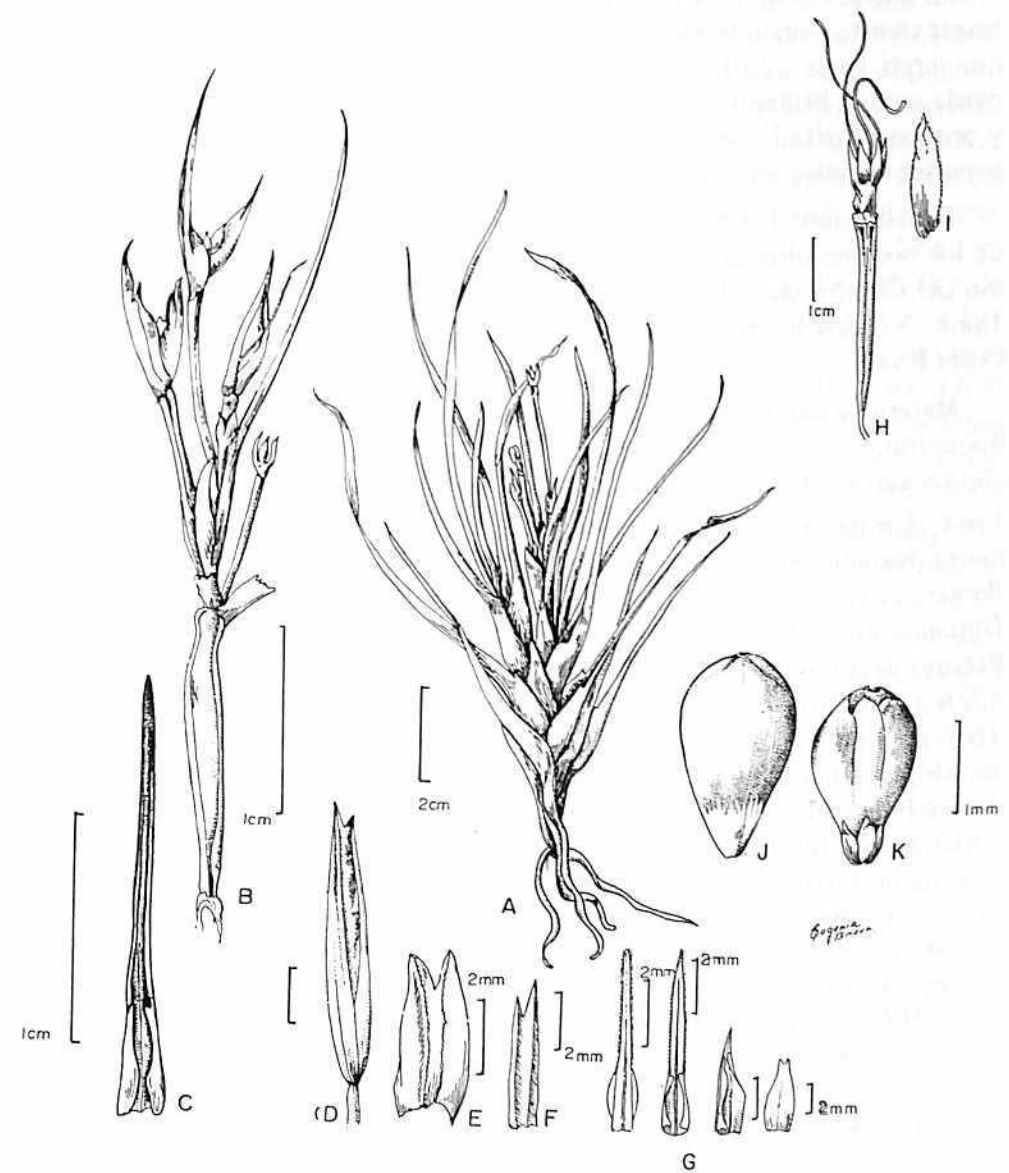


FIGURA 75. *Oreobolus venezuelensis* (Cleef 6838). A, brote; B, inflorescencia; C, nomofilo; D-F, perfiles; G, glumas; H, internodio distal del culmo y perigonio de la flor terminal; I, escama perigonal; J, fruto maduro; K, fruto inmaduro.

0.15 mm ancho, conectivo de las anteras ligeramente pronunciado; ovario 1 mm largo, 0.3 mm ancho, ligeramente estipitado, tetrágono, paredes transparentes, ángulos pardos, ápice redondeado, pistilo trífido, 1.75 mm largo. Nuez 1.25-1.5 mm larga, obovada, en el ápice 0.8-1 mm ancha, parda oscura, brillante, en el ápice con manchas pardo-claras, con surcos y arrugas longitudinales, base atenuada, 6 costillada, base del estilo no persistente, ápice redondeado.

Distribución: Frecuente en los páramos, subpáramos y en los claros de los bosques alto-andinos de las Cordilleras de Colombia. En el páramo del Castillo en la Cordillera Oriental del Ecuador, en el Páramo de Tamá, Venezuela, en los páramos de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Material examinado: COLOMBIA: Antioquia: Medellín, Mount El Boquerón, Alto de los Baldíos, Subpáramo, alt. 3.150 m, 9 abr 1958, *Cuatrecasas et al.* 24245, hoj, infl, fr (US); Boquerón, alt. 3.050 m, 6 abr 1963, *Espinal* 1172, riz, hoj, infl (COL); Boyacá: Cordillera Oriental, Sierra Nevada del Cocuy, alto Ritacuba, alt. 3.850 m, 29 abr 1959, *Barclay et al.* 7495, riz, hoj, infl (COL); Páramo de La Rusia, NW. N de Duitama, alt. 3.490 m, 8 dic 1972, *Cleef* 6838, riz, hoj, infl, fr (COL); Páramo de La Rusia, NW-N de Duitama, alt. 3.575 m, 6 dic 1972, *Cleef* 6746-A, riz, hoj, infl (COL); Páramo de La Rusia, NW-N Duitama, alt. 3560 m, 7 dic 1972, *Cleef* 6787, riz, hoj, infl (COL); Cordillera Oriental, s.e. slope of Cordillera del Consuelo, Lead Waters of río Guina, 20 km n.e. of Belén, alt. 3.475 m, 5 abr 1944, *Fosberg* 21714, hoj, infl, fr (US); CAUCA: Macizo Colombiano, Páramo de Las Papas, alrededores de La Laguna de Cusiyaco, alt. 3.200 m, 11 oct 1958, *Barclay* 5998, riz, hoj, infl (COL); Paramillo near Pico de Aguila, Río Agua Clara drainage, alt. 2.700 m, ago 1944 *Core* 1097, hoj, infl (COL. US); Cordillera Central, Páramo de Juntas (Extensión of Páramo de Guanacas), bushy Páramo, alt. 3.300 m, 13 oct 1961, *Cuatrecasas et al.* 26408, hoj, infl, fr (COL); Macizo Central Colombiano, alto del Buey, Farallones, Alt. 3.420 m, 22 feb 1979, *Downer* 24, hoj, infl (COL); Cundinamarca: Páramo de Guasca, vertiente occidental, alt. 3.300 m, 20 Dic. 1971, *Cleef* 431, riz, hoj, infl (COL); Páramo de Guasca, vertiente occidental, Hierba común, alt. 3.350 m, 3 May. 1972, *Cleef* 3393, riz, hoj, infl (COL); Páramo de Sumapaz, Páramo y Bosque alto-andino, cerca de Lagunitas, al Sur de San Juan, Alto del Mirador, 4-5 Km al sur de San Juan, alt. 3.450 m, 29 Ene. 1973, *Cleef* 8438, hoj, infl (COL); Municipio de

Soacha, Granja Ovina San Jorge, alt. 2.800-3.200 m, 13 Jul. 1970, *Díaz* 261, hoj, infl, fr (COL); Cordillera Oriental, Cruz Verde, 14 Km south-southeast of Bogotá, alt. 3.200 m, 19 May. 1944, *Grant et al.* 9233, hoj, infl, fr (US); Cordillera Oriental, Páramo de Sumapaz, alt. 3.300 m, 10 Jun. 1952, *Koie* 4962, hoj, infl, fr. (US); páramo de Palacio, Hacienda La Siberia, alt. 3.220 m, 5 Ene. 1960, *Mora* 924, riz, hoj, infl, fr (COL); Bogotá, D.E., al noroeste del Cerro de Monserrate, Páramo del Granizo, alt. 3.100 m, 5 Mar. 1986, *Zuluaga* 117, hoj, infl, fr (COL); Chocó: Alto de La Clara, north West of El Carmen, "Paramillo", alt. 2.680 m, 29 Feb. 1944, *Core* 326, hoj, infl, fr (COL, US); META: Macizo de Sumapaz, alrededores de la Laguna Guitarra, alt. 3.380-3.420 m, 4 Jul. 1981, *Díaz* 2421, hoj, infl, fr (COL); Macizo de Sumapaz, vertiente oriental de la cordillera. Hoya de la quebrada El Buque, alt. 2.900-3.000 m, 10 Jul. 1981, *Díaz et al.* 2741, hoj, infl (COL); Nariño: Estribaciones del Volcán Doña Juana, suelos volcánicos nuevos, Municipio de La Cruz, alt. 3.550-3.600 m, 29 Oct. 1964, *Mora* 3298, hoj, infl, (COL); Norte de Santander: Páramo del Hático, en route from Toledo to Pamplona, alt. ca. 2.900 m, 12-13 Mar. 1927, *Killip et al.* 20620, hoj, infl, (COL); en el Páramo de Tamá, alt. 2.850-3.200 m, 14 ago. 1968, *Mora* 4635, hoj, infl, fr (COL); COSTA RICA: San José, Carretera Interamericana, Cordillera de Talamanca, vertiente del Pacífico, entre el Empalme y el Cerro de La Muerte, Bosque montano-húmedo, alt. 2.587 m, 11 Jul. 1961, *Mora* 1981, riz, hoj, infl, fr (COL); ECUADOR: Provincia de Azuay "Oriente" Border Páramo del Castillo and surrounding forested areas (crest of eastern Cordillera on the trail between Sevilla de Oro and Méndez, alt. 9.000-11.000 feet, 29 ago. 1945, *Camp* 5100, riz, hoj, infl, fr (US).

Entre las características diferenciales de *Oreobolus venezuelensis* se destacan las siguientes: las plantas no forman almohadones compactos, duros, sino macollas aisladas, más o menos compactas; las hojas son más angostas y más largas, verde-opacas, y generalmente recurvadas, la inflorescencia es siempre ramificada, como ha sido también recientemente enfatizado por KOYAMA (1984). La inflorescencia consta de 3-4 pseudoespículas (estaquioides), el culmo lleva 3-4 brácteas, aunque de tamaño más reducido que el de las hojas de la región vegetativa. De las axilas de estas hojas brotan las ramificaciones de la inflorescencia que culminan en pseudoespículas (estaquioides). Además, los perfiles de cada una de las ramificaciones de la inflorescencia llevan también brotes cortos

axilares, desprovistos de hojas, que culminan a la vez en pseudoespículas (Fig. 42B). De esta manera, la inflorescencia constituye un sistema pleiocáxico-cimoso.

Las pseudoespículas llevan dos glumas inferiores bracteosas y dos glumas pequeñas, membranosas, tanto en las primeras, como en las segundas, se mantiene el tamaño del basifilo, mientras que el del epifilo se reduce abruptamente y finalmente desaparece (Fig. 75G). Las escamas perigonales son más o menos tenues. El ovario es marcadamente atenuado hacia la base, tetrágono y de ápice piramidal (Fig. 64C). La nuez es obpiriforme (Figs. 61A, 75J-K) de ápice redondeado, a veces subtruncado, base fuertemente atenuada y ápice sulcado.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa profundo reconocimiento a la Universidad Nacional de Colombia, en particular a la Facultad de Ciencias por concederle el Año Sabático durante el cual se concluyó la elaboración del texto final y se publicó esta obra; a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por haber financiado y hecho posible su publicación; al Herbario de la Smithsonian Institution por el préstamo de material de Herbario; al Royal Botanical Garden Kew Londres por permitirle estudiar en su Herbario las colecciones de *Oreobolus* de la región meridional de Suramérica.

Mi especial reconocimiento a la Universidad de Nariño por haber concedido en préstamo al autor los originales de los dibujos ejecutados con gran pericia por el maestro MANUEL ESTRADA, en el Laboratorio de Investigaciones del Departamento de Biología de dicha Universidad, bajo la dirección del autor, en los años 1963-65. Los demás dibujos y esquemas que ilustran la Primera Parte de esta obra fueron realizados por el autor y MARGARITA MORA SANCHEZ, así como las fotografías que ilustran este libro.

Agradezco así mismo al Jardín Botánico de Bogotá, "José Celestino Mutis" por las facilidades y apoyo en la realización de los cultivos requeridos para el adelantamiento de observaciones y experimentos; a doña EUGENIA DE BRIEVA, a don SILVIO FERNANDEZ, al maestro MANUEL ESTRADA y al Sr. GERMAN LOPEZ por la ejecución de algunos otros dibujos que ilustran los textos de esta obra. A MARGA-

RITA MORA SANCHEZ, así mismo, por el diseño y dibujo de la carátula de este libro.

Mi esposa, ALICIA SANCHEZ DE MORA, merece mi especial reconocimiento por la ayuda valiosa y eficaz que me brindó a lo largo de los trabajos e investigaciones en los cuales se apoya este estudio, así como por su invaluable colaboración en la mecanografía de los manuscritos.

BIBLIOGRAFIA

- AGRAWAL, J.S. 1952. The Embriology of *Lilaea subulata* HBK with a discussion on its systematic position. *Phytomorph.* 2: 15-29.
- BREMER, K. and H.E. WANNTORP, 1978. Phylogenetic Systematics in Botany. *Taxon* 27: 317-329.
- BUCHENAU, P und S. HYERONIMUS, 1889. Helobiae in A. Engler u. Prantl, *Natürl. Pflanzenfam.* 2 (1): 225-320. Leipzig.
- CAMIN, J.H. and R.R. SOKAL. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311-326.
- CAMPBELL, D.H. 1898. The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* HBK. *Ann. Bot.* 12: 1-28.
- CELAKOVSKY, L.F. 1892. Gedanken über eine zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände in ENGLER (ed) *Bot. Jahrb.* 16. 33-51.
- CLASSEN, R. 1984. Untersuchungen zur Struktur und Phylogenie von Pseudanthien unter besonderer Berücksichtigung ihrer Analogie zu Zoophilen Einzelblüten. Dissertation. Math. Nat. Fakultät. RW. Tech. Hochschule Aachen.
- CLEEF, A.M. 1978. Characteristics of Neotropical Paramo Vegetation and its subantarctic relations. In TROLL, C. & W. LAUER (eds.) *Erdwissenschaftliche Forschung* 11: 365-390. Wiesbaden.
1979. The Phytogeographical Position of the Neotropical Vascular Paramo-Flora with special reference to the colombian cordillera Oriental. In LARSEN, K. & HOLM-NIELSEN (eds.) *Tropical Botany*: 175-184. Academic Press, London.
1981. The Vegetation of the Paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Thesis. *Dissertationes Botanicae.* 61. Cramer, Vaduz.
- CROIZAT, L. 1943. The Concept of Inflorescence. *Bulletin Torrey Botanical Club* 70: 496-509.
- CUATRECASAS, J. 1934. Observaciones Geobotánicas en Colombia. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Serie Botánica* (27). Madrid.
- DARWIN, CH. 1859. *The Origin of Species by means of Natural Selection.* London.
- ECKARDT, Th. 1964a. Das Homologieproblem und Fälle Strittiger Homologien. *Phytomorphology* 14: 79,92.

- _____ 1964b. *Helobiae* in A. Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien 2: 499-512. Berlín.
- EICHLER, A.W., 1875-1878. Blüthendiagramme. 1.u.2. Teil. Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig.
- FROEBE, H. 1971. Die Wissenschaftliche Stellung der Typologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84: (3/4): 119-129.
- _____. 1982. Homologiekriterien oder Argumentationsverfahren? Ber. Dtsch. Bot. Ges. 95: 19-34.
- FROEBE, H. und G. ULRICH 1978. Pseudanthien bei Umbelliferen. Beitr. Biol. Pfl. 54: 175-206.
- GOETHE, J.W. 1790. Versuch einer Erklärung der Metamorphosen der Pflanzen. Mit Anmerkungen und Einleitung von Rodolf Steiner. Verlag Freies Geistesleben. 1960. Stuttgart.
- GOEBEL, K. 1931. Blütenbildung und Sprossgestaltung (Antokladien un Infloreszenzen). Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena.
- GOMEZ-LAURITO, J. 1980. Contribuciones a la Flora Ciperológica de Costa Rica III. Notas sobre *Oreobolus* R. Br. Brenesia 18: 97-100.
- HAECKEL, E. 1868. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin.
- HAGEMANN, W. 1970. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Ein Beitrag zur Klärung ihres Gestaltungsprinzips. Bot. Jahrb. 90: 297-413.
- _____. 1973. Typologie un Phylogenie in Phylogenetische Rekonstruktionen – Theorie und Praxis. Aufsätze un Reden d. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a.M. 24: 47-61.
- _____. 1978. Zur Phylogenese der terminalen Sprossmeristeme. Bericht. Deutsch. Bot. Ges. 91: 699-716.
- HENNIG, W. 1957. Systematik un Phylogenese. Bericht Hundertjahrfeier Deutsch. Ent. Ges. 1956: 50-71.
- _____. 1982. Phylogenetische Systematik. Verlag Paul Parey. Berlin und Hamburg.
- HIERONYMUS, S. 1892. Monografía de *Lilaea*. Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba. Buenos Aires.
- HILL, T.G., 1900. The structure and development of *Triglochin maritimum* L. Ann. Bot. 14: 83-107.
- HOFMEISTER, W.F. 1868. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. Physiol. Bot. 1 (2): 405-664.
- HUTCHINSON, J. 1959. The families of Flowering Plants. 2. edit. 1-2. Oxford.
- KUBITZKI, K. 1966. Untersuchungen über den Blütenbau von *Oreobolus* R. Br. Botanische Jahrb. f. Systematik u. Pflanzengeographie 85 (1): 80-87, t. 4.
- KLUGE, A.G. and J.S. FARRIS, 1969. Quantitative Phyletics and Evolution of Anurans Syst. Zool. 18: 1-32.
- KOYAMA, T. 1969. The Botany of the Guayana Highland Part VIII. *Cyperaceae*. Memoirs of the New York Botanical Garden 18 (2): 22-29.

- _____. 1984. *Cyperaceae* of Tropical America some New or Critical Species II. the Botanical Magazine. Tokyo: 97: 413-421.
- KÜKENTHAL, G., 1940. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Rhynchosporoideae*. Feddes Repert. Sp. nov. 48: 60-72.
- KUKKONEN, I. 1967a. Spikelet morphology and anatomy of *Unicinia* Pers. (*Cyperaceae*). Kew Bull. 21: 93-97.
- LIEN, S.M. 1979. Organogenesis in *Triglochin striata*. Can. J. Bot. 57: 1418-1438.
- LINK, J.H. 1798. Philosophiae botanicae novae seu institutionum phytographicarum prodromus. London.
- MARESQUELLE, H.J. 1971. Evolutionstendenzen bei komplexen Infloreszenzsystemen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84 (3-4): 187-188.
- MATTFELD, J. 1935. Zur Morphologie und Systematik der *Cyperaceae*. Proc. Int. Bot. Congress. Amsterdam 1: 330-332.
- MERTENS, R., 1957. Froschfang-Exkursionen in Brasilien. Die Aquarien-und Terrarien-Zeitschrift 10 (1): 22-25.
- MEYEN, S.V. 1982. Commentary on Dr. Cusset's paper. In: SATTLER, R. (ed.). Axioms and Principles of plant construction. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague.
- MORA-OSEJO, L.E. 1960. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie der Cyperaceen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 35: 253-341.
- _____. 1966. Las inflorescencias parciales de último orden de *Unicinia* Pers. y la agrupación sistemática de las *Caricoideae* Kük. Caldasia 9: 277-293.
- _____. 1984. La situación de los bosques nativos de Colombia y resultados preliminares de experimentos sobre cultivo de plantas autóctonas ornamentales en el Jardín Botánico "José Celestino Mutis". Rev. Acad. Col. Cien. Ex. Fis. Nat. 15 (59): 71-100.
- _____. 1987. Consideraciones sobre la naturaleza morfológica de las flores de algunos géneros de las *Cyperaceae*. Rev. Acad. Col. Cien. Ex. Fis. Nat. 16. (62): 23-35.
- MÜLLER, P. et J. SCHMITHUSEN 1970. Probleme der Genese Südamerikanischer Biota. Festschrift, Gentz. Verlag Hirt, Kiel.
- MÜLLER, P., 1980. Biogeographie. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. 1955. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Verlag Hans Huber. Bern.
- NOODT, W. 1977. Syncarida. Biota acuática de Sudamérica Austral. San Diego State University, San Diego.
- OSCHE, G. 1966. Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. Handbuch der Biologie 3(2). Akad. Verlagsgesellschaft. Frankfurt.
- OSCHE, G. 1973. Evolution Grundlagen-Erkenntnisse. Entwicklungen der Abstammungslehre. Verlag Herder. Freiburg/Breisgau.
- PARKIN, J. 1914. The evolution of the inflorescence. J. Linn. Soc. Bot. 42. 511-563.
- PILGER, R. 1922. Über Verzweigung und Blütenstandbildung bei den Holzgewächsen. Biblioth. Bot. 23 (90): 1-38.

- POSLUSZNY, U. 1983. Re-evaluation of certain key relationships in the *Alismatidae*: Floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) American Journal of Botany 70: 925-933.
- POSLUSZNY, U. 1986. Morphology and development of the reproductive shoots of *Lilaea scilloides* (Poir) Hauman (*Alismatidae*). Botanical Journal of the Linnean Society 92: 323-342.
- REMANE, A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I, Leipzig.
- ROEPER, J.A. Ch. 1826. Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam. Linnaea 1: 433-466.
- ROJAS-ACOSTA, N. 1918. Addenda ad Floram regionis Chaco Australis (Pars secunda). Bulletin de Géographie Botanique 28 (4): 155-157.
- SAINT-HILAIRE, A. De Leçon de Botanique, Comprenant principalement la morphologie végétale 1-8. 1840. Paris.
- SCHULTZE-MOTEL, W. 1959. *Dulichieae*, eine neue Tribus der *Cyperaceae-Scirpoidae*. Willdenowia 2(2): 170-175.
- _____. 1959. Entwicklungsgeschichtliche und vergleichendmorphologische Untersuchungen in Blütenbereich der *Cyperaceae*. Botanische Jahrbücher f. Systematik und Pflanzengeographie 78 (2): 129-170.
- SELL, Y. 1969. Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Etude particulière des Phénomènes de Condensation, de racémisation, Homogénéisation et de troncature. Annal. des Scien. Nat., Bot. 12 (10): 225-300.
- _____. 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. Rev. Gen. Bot. 83: 247-267.
- _____. 1981. Die komplexen racemösen Infloreszenzstrukturen bei einigen *Myrtales*. Beitr. Biol. Pfl. 56. 381-414.
- SCHUMANN, K. 1892. Morphologische Studien. Die Blüten der *Lilaea subulata* H.B.K. Heft 2: 186-201.
- SOKAL, R. and P.H.A. SNEATH. 1963. Principles of Numerical Taxonomy. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- STEYERMARK, J.A. 1949. The Genus *Oreobolus* in South America. Bol. Soc. Ven. Cien. Nat. 11: 306-311, f. 1-2.
- SÜSSENGUTH, K. 1942. Neue Pflanzen aus Costa Rica, insbesondere vom Chirripó Grande 3837m. Botan. Jahrb. f. Systematik u. Pflanzengeographie 72: 270-302.
- TAKHTAJAN, A., 1959. Die Evolution der Angiospermen. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- TIMONEN, T. 1985. Synflorescence morphology and anatomy in *Kobresia laxa* (*Cyperaceae*). Ann. Bot. Fennici 22: 153-171.
- TROLL, W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.
- _____. 1937. Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen 1 (1). Gebrüder Bornträger. Berlin.
- _____. 1937-44. Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen 1 (1) 1937; (2). 1939; (3). 1942-44. Berlin.

- _____. 1949a. Die Stiel-Spreiten-Relation als Ausdruck des Prinzips der variablen Porportionen. Die Naturwissenschaften 36: 333-338.
- _____. 1949b. Die Urbildlichkeit der organischen Gestaltung und GOETHE's Prinzip der variablen Proportionen. Experientia 5: 491-513.
- _____. 1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region Krautiger Pflanzen. Akad. Wiss. Lit., Abh. Math. naturw. Kl. Jg. 1950 (15): 377-415.
- _____. 1960. Kommission für biologische Forschung Bericht. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Jahrb. 1959: 112-128.
- _____. 1961. Kommission für biologische Forschung Bericht. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Jahrb. 1960: 81-94.
- _____. 1962. Über die "Prolificität" von *Chlorophytum comosum*. Beitrag zur Kenntnis einer Goethe-Pflanze. Neue Hefte Morphol. Weimar. 4: 9-68.
- _____. 1964. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung in Aufbau des Vegetationskörpers. I. VEB. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- _____. 1966. Kommission für biologische Forschung. Bericht. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Jahrb. 1965. 110-133.
- _____. 1967. Kommission für biologische Forschung. Bericht. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Jahrb. 1966. 115-130.
- _____. 1969a. Die Infloreszenzen Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers 2 (1). Gustav. Fischer Verlag. Stuttgart.
- _____. 1969b. Kommission für biologische Forschung. Bericht. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Jahrb. 1968: 88-106.
- _____. 1973. Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage, 4 Aufl. unter Mitwirkung von K. Höhn. Stuttgart.
- Van BALGOOG, M.M.J., 1971. Plant-Geography of the Pacific. Leiden.
- Van der HAMMEN, Th. 1964. A pollen diagram from the quaternary of the Sabana de Bogotá (Colombia) and its significance for the Geology of the Northern Andes. Geologie en Mihnlow 43: 113-117.
- _____. 1974. The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Journal of Biogeography 1: 3-26.
- WEBER, H., 1958. Die Paramos von Costa Rica und ihre Pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. Akad. Wiss. Lit., Abh. math-naturw. Kl., Mainz, 3: 117-194.
- WEBERLING, F. 1981. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.
- _____. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. Bol. Soc. Argent. Bot. 24 (1-2): 1-28.
- WYDLER, H. 1843. Über dichotome Verzweigung der Blütenaxen (Cymöse Inflorescenz) dicotyledonischer Gewächse. Linnaea 17: 153-192.
- _____. 1878. Zur Morphologie hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Jahrb. Wiss. Bot. 11: 313-379.



ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES