

CONSIDERACIONES SOBRE LA NATURALEZA MORFOLOGICA DE LAS FLORES DE ALGUNOS GENEROS DE LAS CYPERACEAE

Por Luis Eduardo Mora-Osejo¹

SUMMARY

The following zones are to be distinguished in the sinflorescences of *Oreobolus*: basal internode of the culm, branching zone of the culm, distal internode of the culm and the pseudospikelet or staquioide. The sinflorescence as well as the paracletes of *Oreobolus goeppingeri* appear as the most reduced among the species of *Oreobolus* referred to in this paper. On the other hand, the foliar nature of the tepals of *Oreobolus* can be demonstrated by comparing them with vegetative leaves. Tepals are strongly modified leaves, incorporated to the terminal flower of the spikelet, and as such, they have to be considered as true perigonal elements. The insertion of the perigonal bristles of the flowers of *Dulichium arundinaceum* at different levels of the floral axis can be explained by considering that they are homologous to vegetative leaves. The ontogeny of different cyperaceous flowers does not support Matfeld's sinantium theory. The hair-like structures that surround the flowers of *Eriophorum* species are unique structures that originate "de novo" from the semicircular meristematic protuberance, which result from enlargement and fusion of the individual perigonal primordia.

RESUMEN

En la sinflorescencia de *Oreobolus* se distinguen los siguientes sectores: internodio basal del culmo, zona de ramificación del culmo, internodio

distal y *pseudoespícula* o *estaquioide*. La sinflorescencia y las *pseudoespículas* de *O. goeppingeri* aparecen como las más reducidas entre todas las especies de *Oreobolus* analizadas en este trabajo. El análisis comparativo permite derivar de los nomófilos la configuración de los tépalos de *Oreobolus*, con lo cual se pone en evidencia la naturaleza foliar de estos. Por consiguiente, los tépalos son hojas fuertemente modificadas incorporadas a la flor terminal, y conforman un perigonio verdadero. La inserción, en las flores de *Dulichium arundinaceum*, de las setas perigonales a altura diferente, se explica si se tiene en cuenta que tales estructuras son de naturaleza foliar (filomas) y por consiguiente pueden insertarse a diferente altura, o sea, en nudos diferentes. Los resultados del estudio ontogenético comparado de las flores de las Cyperaceae no aportan evidencias a favor de la teoría de MATT-FELD (1936), sobre la naturaleza sinántica de las flores de las Cyperaceae. Las emergencias filiformes que rodean las flores de *Eriophorum* son estructuras sui géneris, que se originan "de novo" a partir de la protuberancia meristemática semicircular, resultante del agrandamiento y fusión de los primordios perigonales individuales.

INTRODUCCION

El género *Oreobolus* ha llamado la atención de los ciperólogos, particularmente por la presencia constante en sus flores de dos verticilos conformados por elementos escuamiformes generalmente interpretados como perigonio. Por esta característica y por la uniflora de las pseudoespículas algunos autores han considerado que las flores de *Oreobolus* representan la condición intermedia entre las

¹ Profesor Titular, Departamento de Biología e Instituto de Ciencias Naturales-MNH, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo 7495, Bogotá, Colombia.

flores de las Juncaceae y de las Cyperaceae. Por la misma razón, suponen que *Oreobolus* es uno de los géneros más primitivos de las Cyperaceae, HUTCHINSON 1959, PFEIFFER 1920, TAKHTAJAN 1959.

SCHULTZE-MOTEL (1959) se aparta de esta interpretación, y acoge la hipótesis de MATTFELD (1936), según la cual las flores de las Cyperaceae no representan euancios, sino sinancios, en algunos casos extremadamente reducidos. En cuanto a la unifloria de las pseudoespículas de *Oreobolus* SCHULTZE-MOTEL (l.c.) opina que se trata de una condición derivada, es decir, producto final de un proceso reductivo. A esta misma conclusión llegó MORA (1960), con base en el estudio comparado de las inflorescencias parciales de último orden de *Rhynchospora*, *Schoenus* y *Oreobolus* y más tarde KUBITZKI (1966) confirmó este mismo punto de vista.

De tal modo que sobre este punto no existe controversia. No así, sobre la naturaleza morfoló-

gica de las escamas que rodean las flores de *Oreobolus* y, en general, sobre la cuestión de si las flores de las Cyperaceae representan euancios o sinancios, en el sentido de MATTFELD (1936).

En este trabajo se examina nuevamente este problema, a la luz de los resultados obtenidos, de una parte, a través del análisis morfológico-comparado o tipológico del vástago y de las pseudoespículas de varias especies de *Oreobolus* y, por otra, de los estudios ontogenéticos de las flores de otros géneros de Cyperaceae: *Fuirena*, *Dulichium*, *Seirpus* y *Eriophorum*.

TIPOLOGIA DE LOS VASTAGOS DE OREOBOLUS

El tipo organizacional de las plantas de *Oreobolus* coincide con el de las Cyperaceae, en general. Se trata de un sistema simpodial en el cual las ramificaciones de diferente orden culminan en inflorescencias. Los elementos del simpodio muestran en

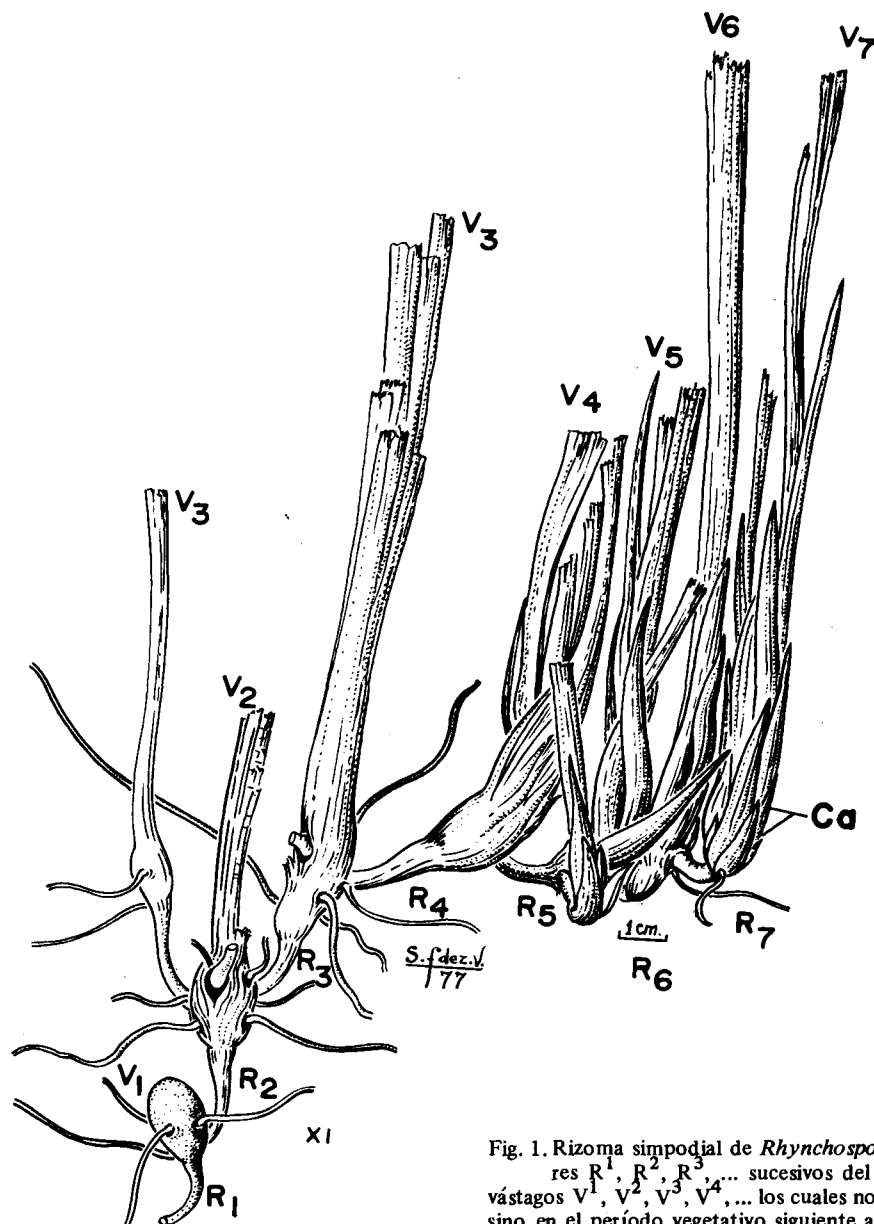


Fig. 1. Rizoma simpodial de *Rhynchospora macrochaeta*. Los sectores R^1, R^2, R^3, \dots sucesivos del simpodio, culminan en los vástagos $V^1, V^2, V^3, V^4, \dots$ los cuales no florecen simultáneamente, sino en el período vegetativo siguiente a la floración del respectivo vástago madre. Ca, catáfilos.

algunas especies desarrollo siléptico, por lo cual en una misma planta florecen simultáneamente vástagos de diferente edad y, por consiguiente, de distinto orden de aparición. Los vástagos que continúan el simpodio aparecen, en algunas especies, en las axilas de las hojas más superiores (MORA, 1960). En todas, las especies de *Oreobolus*, en la región vegetativa, solamente se encuentran nomófilos, cuyo número varía según la especie. Las bases o basifilos de estas hojas no son tubulares, sino abiertas. A diferencia de lo que sucede en la gran mayoría de las especies de las Cyperaceae, no se han observado catáfilos, ni rizomas de internodios alargados de desarrollo cataléptico, provistos de catafilos, como es frecuente en otras Rhynchosporoide (Fig. 1).

La renovación siléptica, la extensión de la zona de innovación a todos los nomófilos y la promoción acrotónica del crecimiento de los vástagos de renuevo determinan, en conjunto, el predominio de la región de innovación sobre la sinflorescencia, de acuerdo con la correlación: zona de innovación/sinflorescencia, principio organizacional determinante de los diferentes biotipos de las Cyperaceae (MORA, 1960). En contraste con el predominio de la zona de innovación, la sinflorescencia aparece fuertemente reducida (Fig. 2, D), sobre todo si se la compara con las sinflorescencias de especies de *Rhynchospora* que habitan en los mismos biotipos, propios de las especies de *Oreobolus*, los cuales presentan, generalmente, desarrollo cataléptico de los vástagos de renuevo, por ejemplo, *Rhynchospo-*

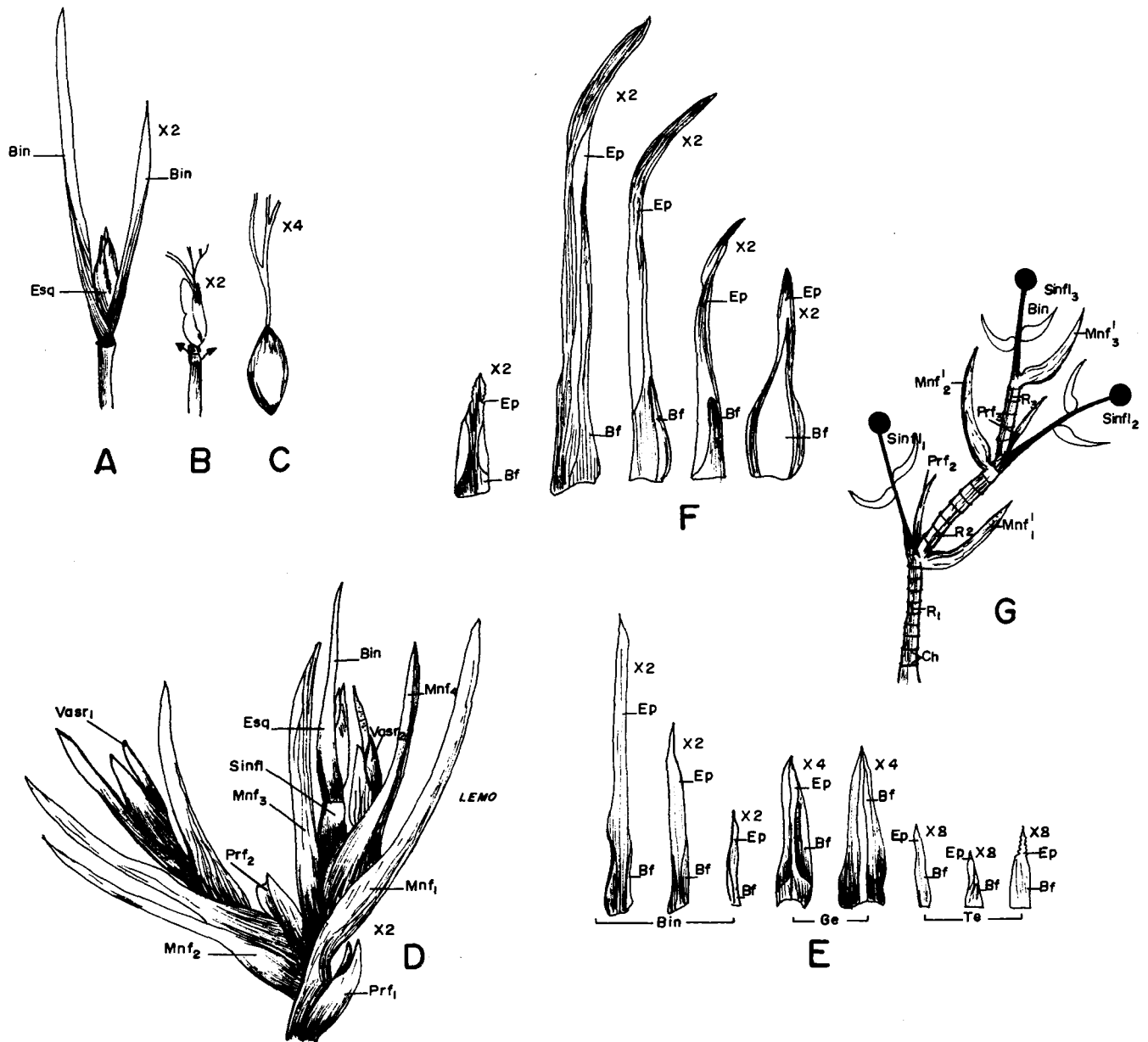


Fig. 2. *Oreobolus goeppingeri* A-E. A, espícula rodeada de las brácteas de la inflorescencia; B, espícula sin las brácteas de la inflorescencia, las flechas señalan los rudimentos de los paracládios; C, nuez; D, estructura del vástago; E, sucesión foliar; F, nomófilos de *O. pumilio*, *O. venezuelensis*, *O. goeppingeri*, y *O. obtusangulus* (vista lateral y adaxial). G, plan organizacional de las plantas de *O.*

obtusangulus. De cada sector simpodial aparece dibujado solamente el nomófilo distal. De los demás aparecen las cicatrices. Bf, basifilo; Bin, bráctea de la inflorescencia; Ch, cicatrices de hojas desprendidas; Ep, epifilo; Esq, estaquioide; Gl, glumas; Mnf, monófilo; Prf, prófilo; R₁, R₂ ... sectores del rizoma simpodial; Sinfl, sinflorescencia; Te, tépalos; Vars, vástagos de renuevo.

ra macrochaeta. Desde luego, el plan organizacional descrito, adopta expresiones diferentes, según se trate de una u otra de las especies de *Oreobolus*, como se verá a continuación.

La figura 2, G muestra el plan organizacional de una planta de *O. obtusangulus*. En el nomofilo distal (Mnf_1^1) del primer sector del simpodio que culmina con la sinflorescencia $Sinfl. 1$ se asienta el vástago de innovación que culmina a la vez, en la $Sinfl. 2$. Este vástago forma el segundo sector del Simpodio y a él pertenecen el profilo Prf^2 y el nomofilo Mnf_2^1 . En la axila de éste se inserta el siguiente sector del simpodio, al cual pertenecen el $Prf 3$, el Monofilo Mnf_3^1 y la Sinflorescencia $Sinfl 3$, también de posición terminal, como todas las del sistema. Las sinflorescencias constan del eje principal en el cual se insertan dos brácteas foliosas (Bin) a corta distancia de la base, diferenciable de los nomofilos del mismo sector simpodial, únicamente por el tamaño menor. Estas brácteas, por lo general, no sustentan ramificaciones de la Sinflorescencia, por lo cual ésta no presenta sino un solo estaquioides o pseudoespícula.

A diferencia de la especie anterior, en *O. venezuelensis* las brácteas sinflorescenciales llevan ramificaciones, es decir, paracladios, en el sentido de TROLL (1950, 1969), los cuales terminan en estaquoides, al igual que el eje principal; no sin antes ramificarse por repetidas veces a partir de las axilas de los perfiles de los vástagos de diferente orden. Estas ramificaciones, tal como las de la región vegetativa de la planta, representan sistemas simpodiales monocásicos, pero a diferencia de aquellos carecen de filomas foliosos. Este comportamiento recuerda el de las inflorescencias parciales de ciertas especies de *Scleria*, como lo fuera ya observado y anotado por MORA (1960, 1985).

En *O. goeppingeri*, Fig. 2, D, la región vegetativa concuerda, en lo fundamental, con la de *O. obtusangulus*. La diferencia más ostensible, aparte del mayor número de nomofilos presente en esta última especie, consiste en que la floración de los sectores sucesivos del simpodio no es simultánea. Por otra parte, en *O. goeppingeri* el internodio que separa las dos brácteas sinflorescenciales del estaquioides terminal, a diferencia de *O. obtusangulus* y *O. venezuelensis*, es muy corto, al punto que tales brácteas lo envuelven a manera de involucro (Figs. 2, A y D). El internodio basal es asimismo cortísimo por lo cual la sinflorescencia permanece escondida entre los nomófilos y después de la madurez se descompone con estos, al igual que la pared del fruto; con lo cual se libera la semilla. Las brácteas sinflorescenciales, (Bin) por lo general, llevan rudimentos de yemas axilares paracládicas que nunca se desarrollan. El estaquioides propiamente dicho está formado por dos glumas (Fig. 2, F), homologables, de acuerdo con el Principio de Continuidad (EKARDT, 1964), con las brácteas sinflorescenciales y, desde luego, con los nomofilos de la

región vegetativa. En estos últimos el epifilo y el basifilo alcanzan el desarrollo máximo (Fig. 2, F).

En resumen, la inflorescencia de *O. goeppingeri* representa la condición extrema de una progresión reductiva que afecta no solamente la sinflorescencia, sino también el estaquioides y su única flor terminal.

Tanto en *O. obtusangulus* como en *O. venezuelensis*, los nomofilos de tamaño más pequeño presentes en el culmo o brácteas de la inflorescencia, como se les llama en este trabajo, para mayor concisión, y al menos las tres glumas¹ inferiores constan del basifilo y del epifilo, mientras que en la gluma superior el epifilo desaparece. En *O. goeppingeri* las pseudoespículas o estaquoides constan de dos glumas solamente, aunque, como se dijo, debido al acortamiento máximo del internodio distal del escapo las dos brácteas inflorescenciales, se aproximan e incorporan a ella. En esta especie, tanto las brácteas inflorescenciales como las glumas son de tamaño mucho mayor que en las especies anteriormente nombradas. En las brácteas inflorescenciales y en la gluma inferior están presentes tanto el basifilo como el epifilo, mientras que en la gluma superior sólo está presente el basifilo. Sin embargo, en las tres especies estudiadas la transición de los nomofilos hasta la gluma superior se cumple paulatinamente. El paso siguiente consiste en la transición desde la gluma superior a los dos verticilos de tépalos en cuya configuración en las especies *O. obtusangulus* y *O. goeppingeri*, al igual que en la de la gluma superior, principalmente interviene el basifilo (Figs. 2, E y 3, F).

En síntesis, es posible derivar desde los nomofilos u hojas normales la configuración de los tépalos, con lo cual se comprueba también su naturaleza toliar. Por consiguiente, los tépalos son hojas incorporadas a la flor terminal y en tal medida, puede inferirse que conforman un verdadero perigonio, de acuerdo con la definición de TROLL (1927) y TAKHTAKJAN (1959).

DIVERSIDAD MORFOLOGICA DE LOS TEPALOS

En *O. obtusangulus* y *O. venezuelensis* los tépalos de una misma flor poseen la misma forma y más o menos el mismo tamaño; no sucede lo mismo en *O. goeppingeri*, donde se presentan marcadas diferencias de tamaño y de forma. Tal diversidad proviene particularmente del alargamiento de la parte distal (homologable al epifilo) acompañado de la reducción del crecimiento transversal al punto que la forma del epifilo coincide con la de las setas perigonales de *O. ambiguus* del norte de Borneo (Fig.

¹ En realidad son susceptibles de diferenciarse en hipsófilos foliosos y glumas, propiamente dichas, según mantengan o no la consistencia y apariencia foliosa.

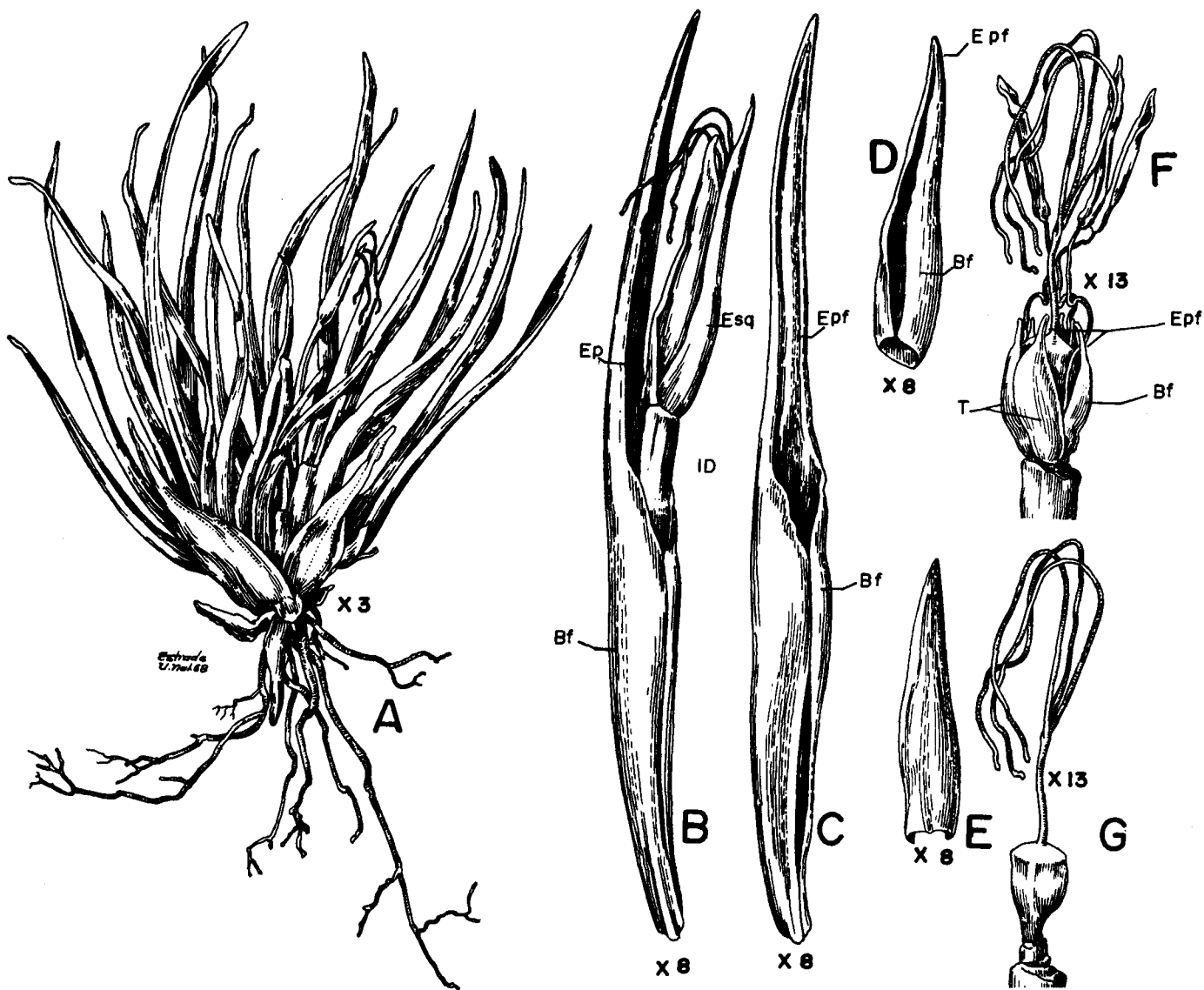


Fig. 3. *Oreobolus obtusangulus*: A, hábito de la planta; B, culmo con una de las brácteas de la inflorescencia y la espícula terminal; Bf, basifilo; C, bráctea de la inflorescencia, vista frontal; D; gluma

vista de frente; E, gluma vista adaxial; Ep, epifilo; Esq, estaquioide; F, flor terminal rodeada de dos verticilos de tépalos; G, nuez; ID, internodio distal; T, tépalos.

4,C). De todos modos, las formas que adoptan los tépalos de esta especie representan la transición entre las configuraciones escumiformes y setiformes que pueden ocurrir en las especies de *Oreobolus*, (Figs. 4, A, B y C).

El análisis anterior permite captar cómo pudo surgir la configuración de los tépalos setiformes en otros géneros de las Rhynchosporoideae y de las Cyperaceae, en general, la figura 4 muestra una serie de tépalos de los verticilos exteriores de una flor de la variedad típica de *Oreobolus goeppingeri*, procedente del Macizo de Chirripó Grande (costa Rica) dibujados a gran aumento. Los tépalos del verticilo exterior (Fig. 4, A, B) no solamente difieren en tamaño sino también en la forma y sobre todo, en el menor grado de diferenciación del epifilo con respecto a los del verticilo interior; en éste la región distal del epifilo se alarga a manera de una arista cuya forma, como se dijo coincide con la de las

setas perigonales de *O. ambiguus* del norte de Borneo, de la Sección *Setiferi*, establecida y caracterizada por KUKENTHAL (1940), así: "Perigonium e setis 6 albidis antrorsus scabris vix persistentibus constructum", o con las setas perigonales de otras Rhynchosporoideae, por ejemplo, especies de *Rhynchospora*; solamente que en la Sección *Eurynchospora* del subgénero *Diplostyleae* de este género, los pequeños tricomas marginales, en unas especies son antrorsos, como en *Oreobolus*, mientras que en otras especies son retrorsas, como ocurre también en otros géneros de las Cyperaceae, cuyas flores están provistas de perigonio, por ejemplo, *Fuirena*.

Entre las especies de *Fuirena* interesa, en particular, el estudio del perianto de *F. pubescens*, ya que mientras los tépalos del verticilo externo son setiformes, los del verticilo interno son petaliformes (Fig. 5), es decir, que su forma es el resultado de una nueva transformación, al igual de lo que

ocurre en los tépalos del verticilo interno de *Oreobolus goeppingeri*.

Si se comparan los tépalos internos de las flores de *Fuirena* con los del verticilo externo, salta a la vista que la diferencia entre unos y otros radica en que en los primeros ha tenido lugar el ensanchamiento de la zona central del hipofilo mientras el epifilo permanece corto y mantiene la forma de seta.

Si ahora se comparan las setas y pétalos de *Fuirena*, de una parte, con los tépalos de *O. goeppingeri*, se observa que también en este último caso, el epifilo se angosta, mientras el hipofilo permanece ensanchado. En varias otras especies de *Fuirena*, por ejemplo, *F. umbellata* todos los elementos del perigonio adoptan la forma de setas. Este comportamiento es la regla general en *Scirpus* y demás géneros de la Scirpeae.

Las transformaciones que dan lugar a los tépalos setiformes del *Oreobolus* y, en general, de otros géneros de Cyperaceae cuyas flores poseen perigonio, ocurren, como se ha visto, solamente en la región floral. Es también en esta región del vástago donde ocurren las transformaciones que dan lugar a la gran diversidad de formas y de tamaños de setas perigonales, las cuales inclusive pueden desaparecer totalmente.

De aceptarse la teoría de MATTFELD (1936) según la cual las flores hermafroditas de las Cyperaceae representan sinancios, habría que esperar que las transformaciones descritas del epifilo y basifilo al menos esporádicamente, deberían también presentarse en las glumas que forman el estaquioide.

Pero ello no sucede en realidad en ninguno de los grupos o taxa que comprenden las Cyperaceae. Las glumas que sustentan las flores de las Cyperaceae, generalmente, son de forma y tamaño uniforme y suelen tener el carácter de brácteas basifílicas, en cuanto que el basifilo aparece fuertemente desarrollado y el epifilo reducido, en contraste con lo que sucede con los tépalos y setas perigonales, las cuales, según se ha podido demostrar, están conformadas, al menos en parte, por el epifilo.

A la luz de las conclusiones anteriores, la inserción a alturas diferentes de las setas perigonales de las flores de *Dulichium arundinaceum*, (Fig. 6) principal argumento a favor de la teoría del sinancio de MATTFELD (l.c.), se explicaría, teniendo en cuenta que, como se demostró, dichas estructuras son de naturaleza foliar y como tales se insertan en nudos diferentes, como es la regla en las Cyperaceae. Solamente, al final de la progresión que concluye en la aparición del euancio, como nueva unidad organizacional, se produce el acortamiento extremo de los internodios, la modificación de la filotaxia y la ordenación de los filomas en verticilos. La nueva unidad organizacional, genera nuevas

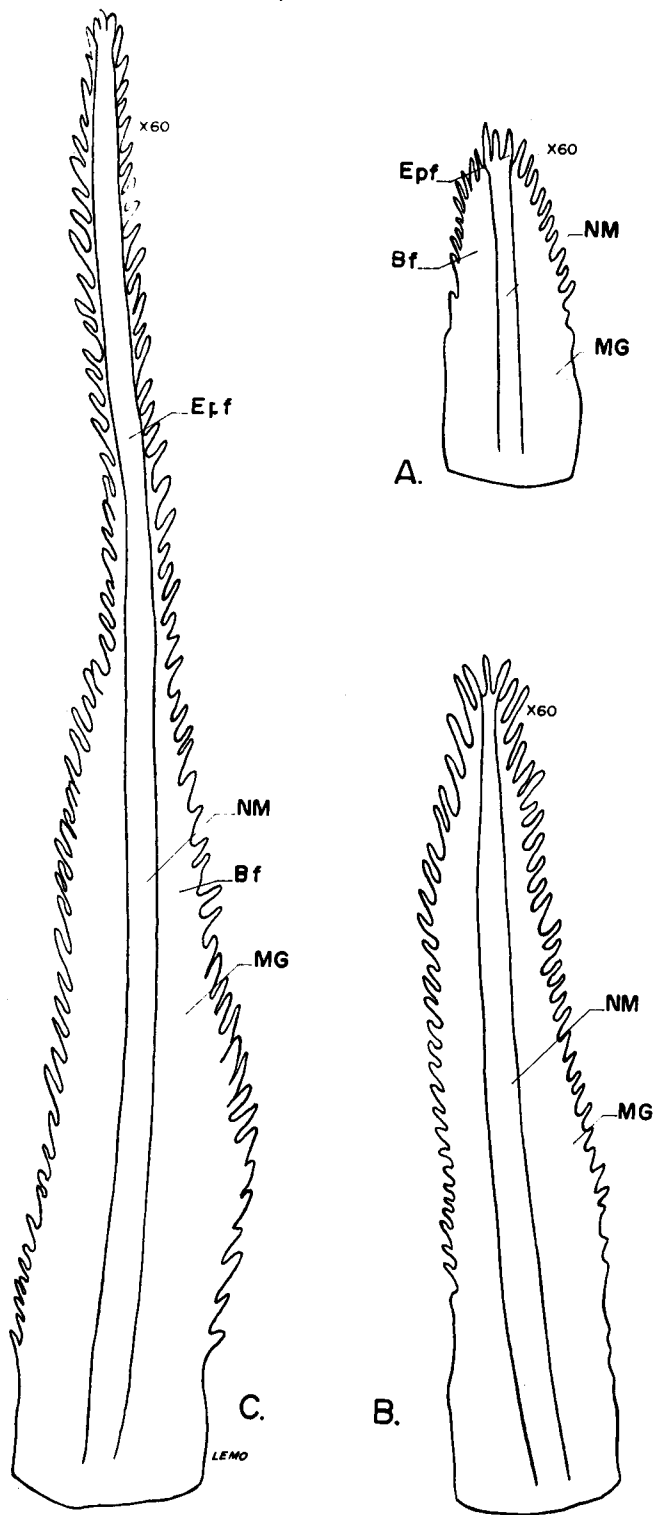


Fig. 4. *Oreobolus goeppingeri*. Tépalos de los verticilos exterior e interior del perigonio. A y B, tépalos del verticilo exterior; C, tépalo del verticilo interior. Mientras en los tépalos del verticilo exterior el epifilo aparece fuertemente reducido, en los del verticilo interior el epifilo se desarrolla y adopta la forma de seta. Bf, basifilo; Epf, epifilo; MG, márgenes de los tépalos; NM, nervio medio.

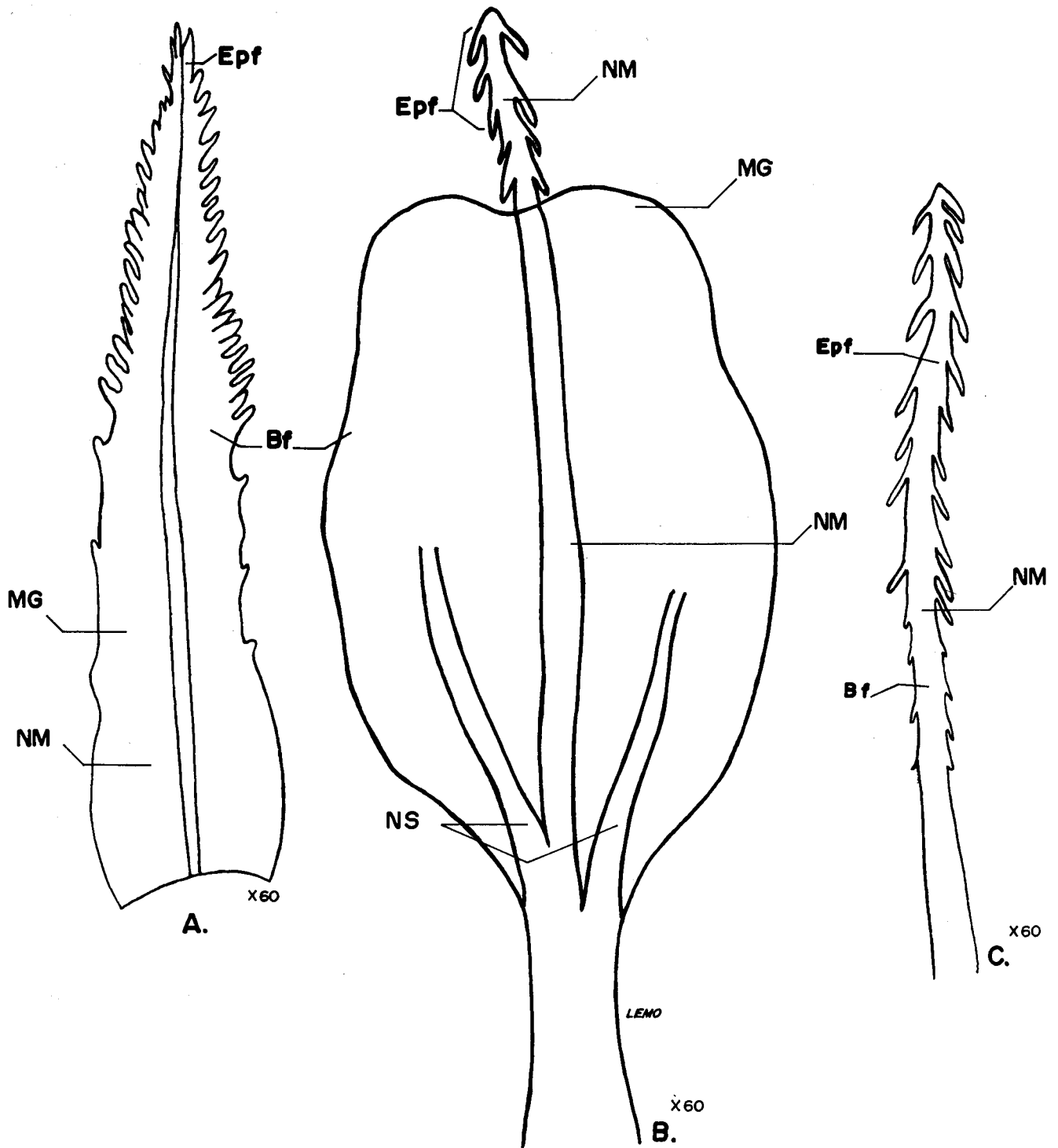


Fig. 5. *Fuirena pubescens* y *Oreobolus goeppingeri*. A, tépalo de *Oreobolus goeppingeri*, verticilo externo, tricomas marginales antrorsos; Bf, basifilo; Epf, epifilo; Mg, márgenes de los tépalos; NM,

nervio medio; NS, nervio secundario. B, tépalo del verticilo interno de *Fuirena pubescens*, epifilo setiforme con tricomas retrorsos. C, seta del verticilo externo del perigonio.

tendencias configurativas que se plasman en formas diferentes y producen la diversidad morfológica de los elementos florales y de la totalidad de la flor.

ONTOGENESIS DE LAS FLORES DE ALGUNOS GENEROS DE LAS CYPERACEAE

Los estudios ontogenéticos efectuados por el autor en las flores de *Dulichium arundinaceum*, *Scirpus lacustris* y *Eriophorum angustifolium* confirman también las interpretaciones anteriores. Así, los primordios florales de *Dulichium arundinaceum* muestran claramente que todos los elementos del perigonio surgen por debajo de los estambres y se ordenan en 2 verticilos diferentes. Esto mismo se observa aún en estadios avanzados del desarrollo (Fig. 6). El desarrollo de cada elemento se cumple en completa coincidencia con el desarrollo floral de *Scirpus lacustris*.

La figura 7 representa una serie de estadios de desarrollo de las flores de *S. lacustris*. Al principio, el primordio floral aparece en forma de una protuberancia esférica (Fig. 7, A), el cual pronto por ensanchamiento en dirección transversal adopta forma elíptica (Fig. 7, B). En los lados angostos de este cuerpo surgen dos protuberancias a partir de los cuales se originan los elementos del verticilo perigonal exterior, (Fig. 7, C). Su aparición sucede, por consiguiente, antes que se forme cualquier otra estructura floral; esto contradice lo afirmado por PAYER (1857) y SCHUMANN (1890) que creen haber observado retardamiento en su aparición. BARNARD (1957), con base en estudios histogenéticos en las flores de *Scirpus validus*, obtuvo resultados que confirman las observaciones del autor del presente trabajo. En la figura 7, D se representa otro estadio más avanzado del desarrollo del primordio. Aquí ya pueden verse los primordios de los estambres. En seguida, aumentan de volumen los dos primordios de los estambres, mientras que simultáneamente el punto vegetativo de la flor inicia la formación del ovario, (Fig. 7, D y E). En este momento, ocurre la formación de un tercer elemento anterior del perigonio y de un estambre anterior (Fig. 7, F y G). En el estadio siguiente, ya es visible la tercera ramificación del estigma.

Hasta este momento no podría argumentarse nada en contra de la teoría del sinancio; con mayor razón, si se tiene en cuenta que tanto las setas perigonales como los tres estambres presentan un fuerte desplazamiento hacia adelante (Fig. 7, H). Las dificultades para esta interpretación surgen cuando tienen lugar la aparición de los demás elementos del perigonio, pues estos aparecen en alternancia con los elementos del perigonio inicialmente formados, precisamente debajo de los tres estambres, con los cuales también alternan (Fig. 7, I), lo cual no tendría por qué ocurrir si los elementos del perigonio fuesen realmente brácteas de sustentación de los estambres, de acuerdo con la teoría del sinancio.

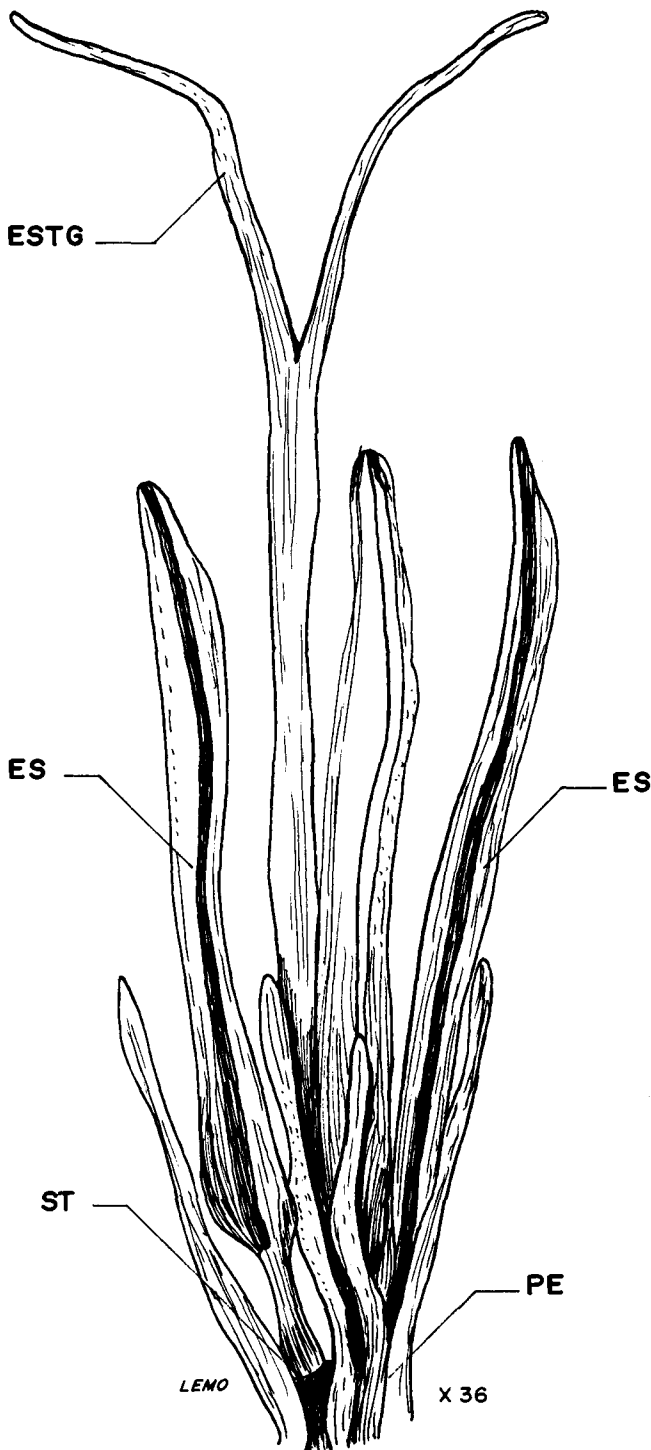


Fig. 6. *Dulichium arundinaceum*. Flor en preantesis. Obsérvese la posición de la inserción de los estambres, por encima de la de las setas perigonales. ES, estambre; ESTG, estigma; PE, perigonio; IST, inserción estambre.

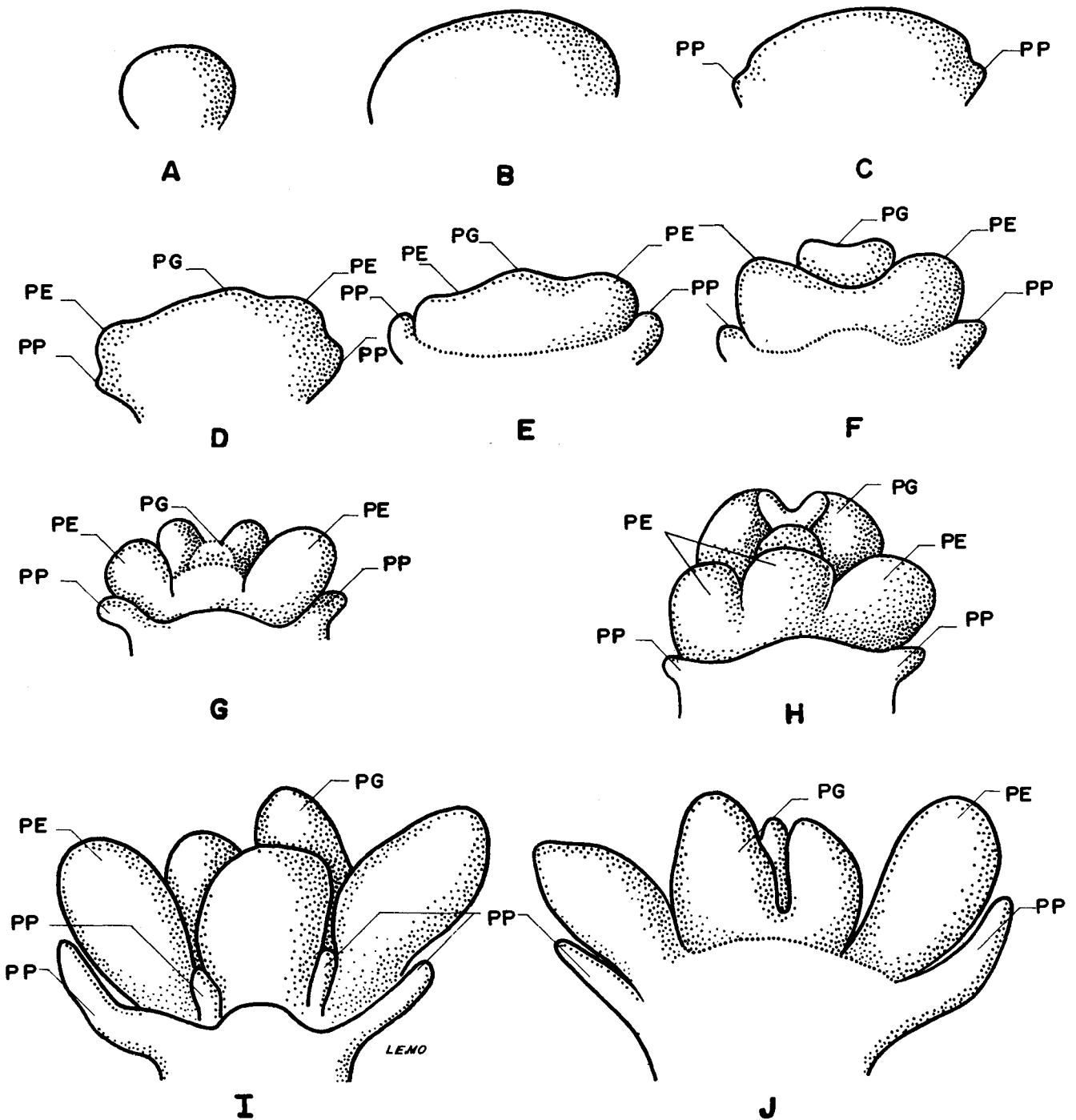


Fig. 7. *Scirpus lacustris*. Ontogénesis de la flor. Estadios A-C, engrandecimiento del primordio foliar y aparición en el estadio C de los primeros primordios perigonales. Estadio D, aparición de los primeros primordios estaminales y del gineceo. Estadio E, fusión de los primordios perigonales por una banda meristemática abaxial. Estadio F, aparición del tercer primordio perigonal abaxial; acentuación de la diferenciación de los primordios estaminales y del gineceo. Estadio G, intensificación del desarrollo de los primordios estaminales y del gineceo y retardamiento de la diferenciación de los

primordios perigonales. Estadio H, complementación del gineceo e intensificación del desarrollo de los primordios estaminales. Estadio I, complementación del desarrollo de los primordios estaminales y del gineceo, aceleración del crecimiento de los primordios perigonales abaxiales y aparición de los primordios del segundo verticilo perigonal, vista abaxial. Estadio J, lo mismo que I pero en vista adaxial. Obsérvese la ausencia de primordios perigonales adaxiales en este estadio. PP, primordio perigonal; PE, primordio estaminal; PG, primordio del gineceo.

PG



Fig. 8. Inflorescencia de *Eriophorum angustifolium*. Obsérvese los mechones formados por las emergencias filiformes perigonales.

La aparición de un 6° elemento del perigonio en el lado adaxial de la flor sucede, por regla general, con gran tardanza o deja de formarse en absoluto. En el estadio representado en la figura 7, J, aún no ha aparecido todavía tal elemento del perigonio.

Las 3 ramificaciones del estigma aparecen opuestas a los 3 estambres lo cual pone en evidencia la supresión del verticilo interior de estambres en las flores de *S. lacustris*. Las flores de algunas especies de *Eleocharis* proporcionan una evidencia favorable a esta hipótesis, puesto que en ellas están presentes 2 verticilos de estambres, de los cuales el interior muestra alternancia con las ramificaciones en las flores de *S. lacustris*. Las flores de algunas especies de *Eleocharis* proporcionan una evidencia

favorable a esta hipótesis, puesto que en ellas están presentes 2 verticilos de estambres, de los cuales el interior muestra alternancia con las ramificaciones del estigma, por consiguiente, en completa concordancia con las flores de las *Liliáceae*.

Las flores de *Eriophorum* (Fig. 8) proporcionan un ejemplo singular sobre las nuevas tendencias formativas que se originan al interior de la flor, entendida como una unidad organizacional. Tales nuevas tendencias formativas modifican uno u otro elemento o la totalidad de la flor y enriquecen sus posibilidades funcionales. Singular en la ontogénesis de las flores de *Eriophorum* es la formación de una protuberancia semicircular abaxial (Fig. 9, A, B y C) que precede la aparición del perigonio. Des-

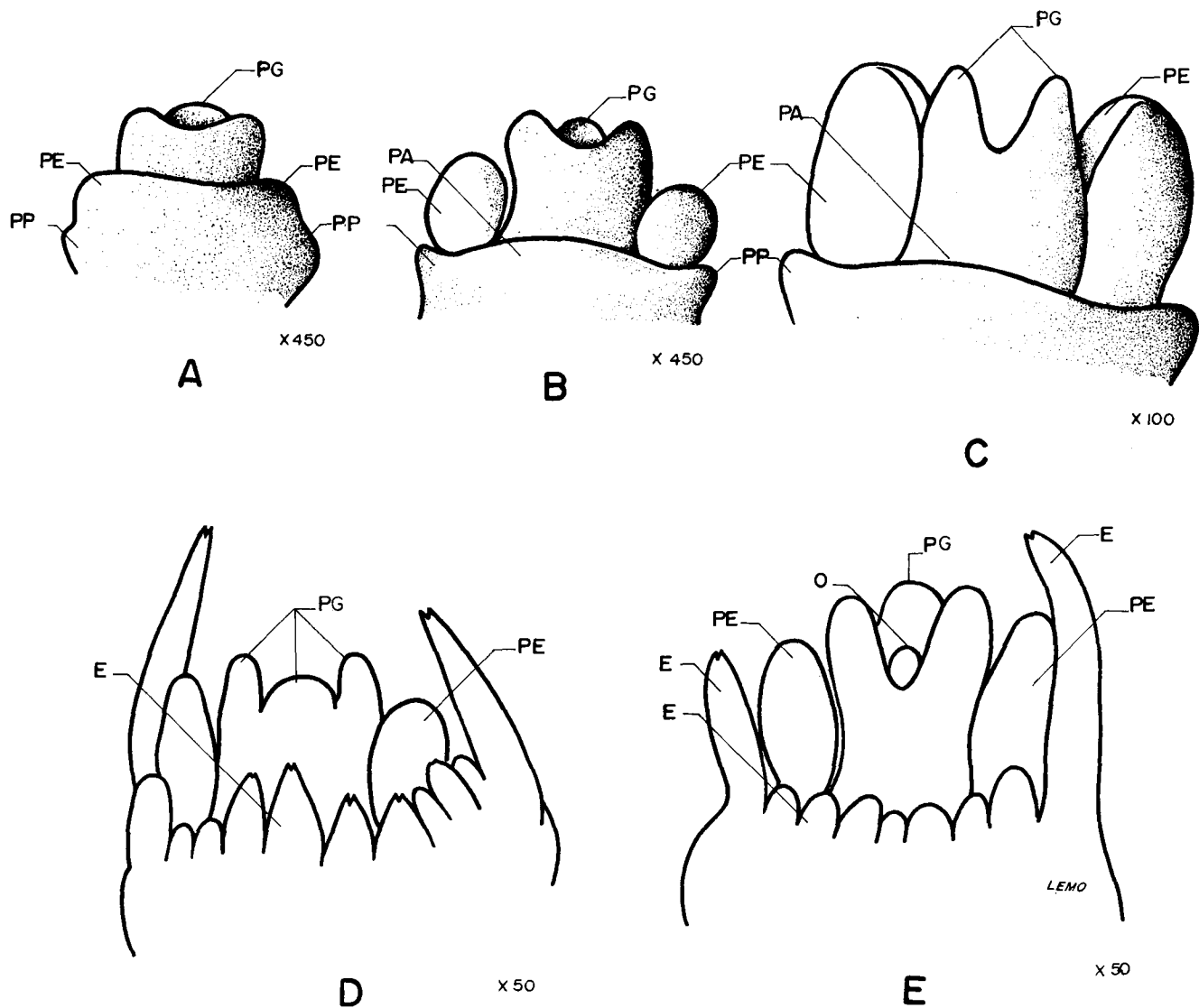


Fig. 9. *Eriophorum angustifolium*, Ontogénesis de la flor. A, la protuberancia meristemática que dará origen al perigonio y al verticilo de estambres comienza apenas a diferenciarse, mientras que el gineceo se encuentra ya en un estadio muy avanzado de desarrollo. B, individualización de los meristemas estaminales y continuación del desarrollo acelerado del primordio del gineceo y formación de un anillo meristemático que rodea todo el primordio floral. C, intensificación del desarrollo de los primordios estaminales y del

gineceo, mientras el meristema perigonal permanece en forma de un anillo que rodea el primordio floral. D, diferenciación de los pelos perigonales a partir del anillo perigonal, vista abaxial. E, el mismo estadio que el anterior en vista adaxial, PA, primordio anular; PE, primordio estaminal; PG, primordio del gineceo; PP, primordio perigonal; E, emergencias de la protuberancia filiforme meristemática; O, primordio del esbozo seminal.

pués de haberse formado el androceo y el gineceo a partir de la protuberancia semicircular en secuencia centripetal, aparecen una serie de protuberancias cónicas cuyo número y posición no guardan ninguna relación con respecto a la de los estambres y carpelos. Pronto se observa que las protuberancias cónicas que surgen en el mismo sitio donde se encontrarían los elementos del perigonio, muestran crecimiento más rápido, aparecen más largas y anchas que las demás emergencias perigonales, (Fig. 9, D y E). Más tarde, desde luego, desaparecen tales diferencias. Ya en estado adulto las emergencias filiformes perigonales presentan márgenes enteros y son de consistencia delgada. Solamente en el ápice presentan 2 pelos puntiagudos (Fig. 9, D).

PAYER (1857), interpretó la protuberancia semicircular como un disco y por lo mismo denominó a las emergencias filiformes perigonales que de él surgen, configuraciones discales. EICHLER (1875), los consideró "configuraciones foliares especialmente modificadas" y los comparó con el papus de las compuestas. BLASER (1944), sostuvo la teoría, según la cual surgen por desflecamiento de elementos perigonales sencillos.

En opinión del autor del presente trabajo, se trata de estructuras sui géneris, originadas a partir de la protuberancia meristemática semicircular, resultante del ensanchamiento de los meristemas perigonales, de donde resulta plausible la compara-

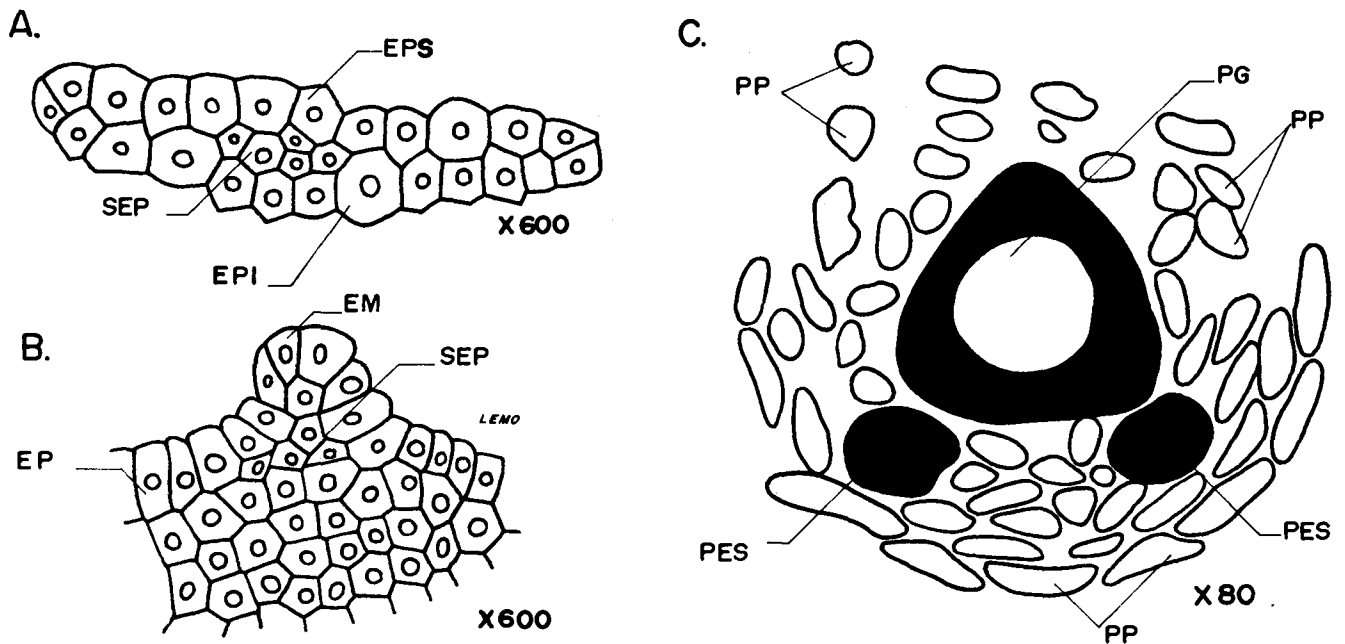


Fig. 10. *Eriophorum angustifolium*. A, corte transversal de una emergencia filiforme perigonal. B, corte longitudinal de una emergencia perigonal. C, corte transversal de un primordio floral.

EM, emergencia; EPS, capa epidermis superior; EPI, capa epidermal inferior; PES, primordio estaminal; PG, primordio del gineceo; PP, primordio de emergencias perigonales; SEP, capa subepidermal.

ción que hiciera EICHLER (l.c.) de estas estructuras con el papus de las Asteraceae.

La opinión de BLASER (l.c.) no resulta convincente, toda vez que su principal argumento consiste en la distribución de las emergencias filiformes perigonales en 5 grupos separados unos de otros que rodearían el primordio floral. Cada grupo correspondería a un elemento perigonal sencillo. La figura 10, C que muestra la sección transversal de una flor joven contradice lo afirmado por BLASER, ya que no aparece la distribución de los elementos perigonales en 5 grupos aislados. Estos surgen donde exista espacio suficiente; por lo mismo, en la cara adaxial de la flor se forma menor número de hilos que en la cara abaxial. En ello, coinciden con la distribución de los elementos perigonales tepaliformes o setiformes de las flores de otras *Scirpeae*.

Los estudios histogenéticos tampoco proporcionan puntos de apoyo para suponer que tuviera lugar desflecamiento de los primordios perigonales o individuales. Tales estudios, por el contrario, refuerzan el origen independiente de cada emergencia filiforme perigonal y, lo que es más relevante,

su carácter de filomas, en el sentido de EICHLER (l.c.).

La Fig. 10, B, muestra una sección longitudinal-medial de una emergencia filiforme perigonal joven de *Eriophorum*. Además de la epidermis participa en su conformación al menos también la capa subepidermal. En ello concuerda con los elementos perigonales setiformes de *Scirpus*, como pudo ser demostrado por BARNARD (1957), para el caso de *S. validus*. La figura 10, A representa la sección transversal de una emergencia filiforme perigonal, en la cual puede también observarse en la región central, además de las epidermis superior e inferior, una capa subepidermal.

AGRADECIMIENTOS

Las Figs. 1 y 3 fueron dibujadas, respectivamente, por los maestros SILVIO FERNANDEZ y MANUEL ESTRADA, a quienes el autor agradece su colaboración. Los demás dibujos y esquemas fueron realizados por el autor de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- BARNARD, C. 1957. Floral Histogenesis in the Monocotyledons. *Australian Journal of Botany* 5(2): 115-128.
- BLASER, H.W. 1944. Studies in the Morphology of the Cyperaceae. II. The Prophyll. *American Journal of Botany* 31:53-64.
- EICHLER, A.W. 1875. Blüthendiagramme Vol. 1. Leipzig.
- ECKARD, Th. 1964. Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. *Phytomorphology* 14:79-92.
- HUTCHINSON, J. 1959. The families of flowering plants Vol. 1. 2nd. ed. Londres.
- KUBITZKI, K. 1966. Untersuchungen über den Blütenbau von *Oreobolus* R. Br. *Botanische Jahrbücher f. Systematik u. Pflanzengeographie* 85(1); 80-87, t. 4.
- KÜKENTHAL, G. 1940. Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. *Feddes Repert. Sp. nov.* 48: 60-72.
- MATTFELD, J. 1936. Zur Morphologie und Systematik der Cyperaceae. *Proc. Int. Bot. Congress. Amsterdam.* 330-332.
- MORA-OSEJO, L.E., 1960, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie der Cyperaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen.* 35:263-341.
1985. Ciperaceas y Juncaceas. En: Mutis, J.C., *Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada. Vol. 3(2).* Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.
- PAYER, J.B. 1857. *Traité d'Organogenie comparée de la Fleur.* 698-700. Paris.
- PFEIFFER, H. 1920. Versuch einer natürlichen Gruppierung der Unterfamilie der Rhynchosporoideae. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 38:210-215.
- SCHULTZE-MOTEL, 1959. Dulichieae, eine neue Tribus der Cyperaceae-Scirpoideae. *Willdenowia* 2(2):170-175.
- SCHUMANN, F. 1980. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig.
- TAKHTAJAN, A. 1959. *Die Evolution der Angiospermen.* Gustav Fischer Verlag. Jena.
- TROLL, W. 1928. *Organisation un Gestalt im Bereich der Blüte.* Berlin.
1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. *Akad. Wiss. Lit., Abh. Math. naturw. Kl. Jg. 1950, Nr. 15:*377-415.
1969. *Die Infloreszenzen Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers* 2(1). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.