

LA BIOFORMA DE *Bulbostylis leucostachya* Kunth (Cyperaceae) Y DE OTRAS MONOCOTILEDONEAS ARBORIFORMES TROPICALES

por

Luis Eduardo Mora-Oscjo*

Dedico este trabajo a Don José Cuatrecasas, eminente Maestro y Doctor de las disciplinas botánicas, con ocasión del homenaje que la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, le rinde en reconocimiento de la inmensa y fructífera labor científica cumplida en pro del conocimiento de la Flora y la Vegetación de Colombia.

Resumen

La bioforma de *Bulbostylis leucostachya* Kunth (Cyperaceae) y de otras monocotiledóneas arboriformes tropicales. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 17 (65): 215-230, 1989. ISSN 0370-3908.

Se analiza y compara la bioforma de *Bulbostylis leucostachya* Kunth, con la de otras ciperáceas arboriformes tropicales como *Cephalocarpus dracaenula* Nees *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm, así mismo, con la de *Vellozia litophila*. En cada caso, se demuestran las similitudes y divergencias de los rasgos arquitectónicos, así como las interrelaciones con el hábitat respectivo. Los pseudocauls de *Bleucostachya* están conformados principalmente por un haz o manto de raíces cladógenas y por las bases o vainas foliares endurecidas. El ensanchamiento basipetal del pseudocaul, contrariamente a lo que ocurre por lo general en las monocotiledóneas, se explica por el surgimiento de nuevas raíces en la inmediata vecindad del punto vegetativo de cada ramificación que se agregan a las ya presentes. Las raíces cladógenas, el eje caulinar y las bases foliares endurecidas perecen relativamente temprano, de modo que al menos la región basal del pseudocaul está conformada por tejido muerto; su función se limita al anclaje mecánico y soporte de los penachos terminales de hojas, donde se encuentran los tejidos vivos y los meristemos. Estos últimos permanecen latentes durante las estaciones secas y se reactivan cada vez que comienzan las lluvias. Tanto las vainas foliares como los tricomas que surgen de los márgenes de éstas, retienen el agua lluvia y el vapor de agua, merced al efecto esponja. Se plantea que sea a través de los tricomas y de las raíces jóvenes por donde tiene lugar el suministro de agua a las partes en crecimiento de estas plantas que viven sobre rocas graníticas desprovistas de suelo. Esta hipótesis es coherente con la estructura marcadamente xeromorfa de la lámina foliar de *Bleucostachya*.

* Miembro de Número de la Academia, Profesor Titular, Departamento de Biología e Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

ABSTRACT

In this Article the growthform of *Bulbostylis leucostachya* is analysed in comparison with that of other tropical arboriform Cyperaceae, particularly, *Cephalocarpus dracaenula* Nees, and *Bulbostylis paradoxa* (Spreng) Lindm. It is also compared with the growthform of *Vellozia litophila* Schultes. For each comparison, similitudes and divergences of the architectural features are determined; relationships between architectural features with climate and habitat are emphasized. *B. leucostachya* pseudocauls are produced by cladogenic roots and the remanent hardened leaf sheaths, together; therefore, its diameter increases basipetally, contrary to what happens in most Monocotyledons, as new cladogenic roots are being incorporated. Cladogenic roots originate very near the vegetative shoot of each pseudocaul branch. Shoot axis, cladogenic roots and leaf sheaths do not persist for long time, soon or later they die off; being this the reason why the proximal region of pseudocaul is dead; so that the main function of pseudocaul may consist in giving mechanical anchorage to the whole plant and support to the terminal leaf rosette where living tissues and meristems are located.

These latter tissues are dormant during the dry season and reactivate when the rainy season begins. Both, remanents of leaf sheaths and sheath hairs can retain rainwater and watervapor as well, due to the so called sponge-effect. It is supposed in this paper that water supply to living tissues of the plant should take place through such hairs and young roots. It seems that for these plants, growing on the bare surface of granitic rocks, there is not apparently another possibility. The notably xeromorphic leaf blade structure supports also this hypothesis.

Introducción

Engler y Krause (1911), fueron quienes primero realizaron un estudio morfológico comparativo de la bioforma de Cyperáceas de apariencia arboriforme y ramificación, por lo general, pseudodicotómica, semejante a la de *Vellozia*, *Pandanus* o a la de Liliáceas arborescentes, tales como *Dracaena* o *Yucca*.

Entre tales cyperáceas, Chevalier (1933) menciona del Africa tropical, Transval y Madagascar al género *Eriophora* conformado por unas ocho especies de hojas graminiformes que viven sobre las rocas y que según la época del año se comportan como plantas higrófilas o xerófilas. Durante las épocas de lluvia el sustrato permanece inundado mientras que en el verano está completamente seco. Tal es el caso de la especie *Eriophora pilosa* Benth. que se encuentra desde Guinea hasta el Kamerún, sobre las rocas de los sitios boscosos y que como ha sido descrito por Chevalier (1933) forma turberas sobre las rocas. El rizoma de esta especie luego de ramificarse por repetidas veces, pseudodicotómicamente, se torna ascendente y lleva en alto una roseta de hojas y yemas vegetativas axilares, transformándose de esta manera de planta hemicriptófita en fanerófita. Durante cada estación lluviosa se reactivan los meristemos y de los ápices de las ramificaciones surgen nuevas hojas, de cuyas yemas axilares brotan nuevas inflorescencias y nuevas ramificaciones vegetativas.

De los trópicos americanos, desde la época de Nees (1842) a quien le llamó sobremanera la atención el porte de la especie conocida ahora con el nombre de *Cephalocarpus dracaenula* Nees, (Fig. 1),

se conocen ciperáceas de bioforma arborescente. Posteriormente Engler (1911) y más recientemente Weber (1954), se ocuparon del estudio de esta ciperácea cuyo nombre específico, destaca la semejanza de su hábito de crecimiento o bioforma con el de las especies arborescentes del género *Dracaena* de las Liliáceas.

Weber (l. c.) en su trabajo "Wurzelstudien in tropischen Pflanzen I", por primera vez, presentó un estudio morfológico comparativo profundo sobre la radicación de los pteridófitos y de las monocotiledoneas arborescentes tropicales; en el cual aclaró las coincidencias y diferencias en la arquitectura del pseudocaul de las numerosas e interesantes especies estudiadas, entre otras, *Vellozia litophila* Schultes, *Cephalocarpus dracaenula* Nees, *Navia schultesiana* L.B. Smith y *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm.

En trabajo posterior, Weber (1964) profundizó en el estudio de la bioforma de *Bulbostylis paradoxa* (Spreng) Lindm., especie afín a *B. leucostachya* Kunth y aclaró la naturaleza morfológica y los procesos de desarrollo que finalmente conducen a la formación del pseudocaul característico de esta especie.

Engler y Krause (l. c.) estudiaron detenidamente la ciperácea *Microdracoides squamosus* Hua (citada por Engler y Krause como *Schoenodendron buecheri* Engler) procedente del Kamerún y compararon la bioforma con la de otras ciperáceas de hábito arboriforme, entre ellas, de la Amazonia, *Fintelmannia restioides* Nees cuyo rizoma ascendente, fuertemente ramificado, forma sistemas pulviniformes que se levantan sobre la superficie del

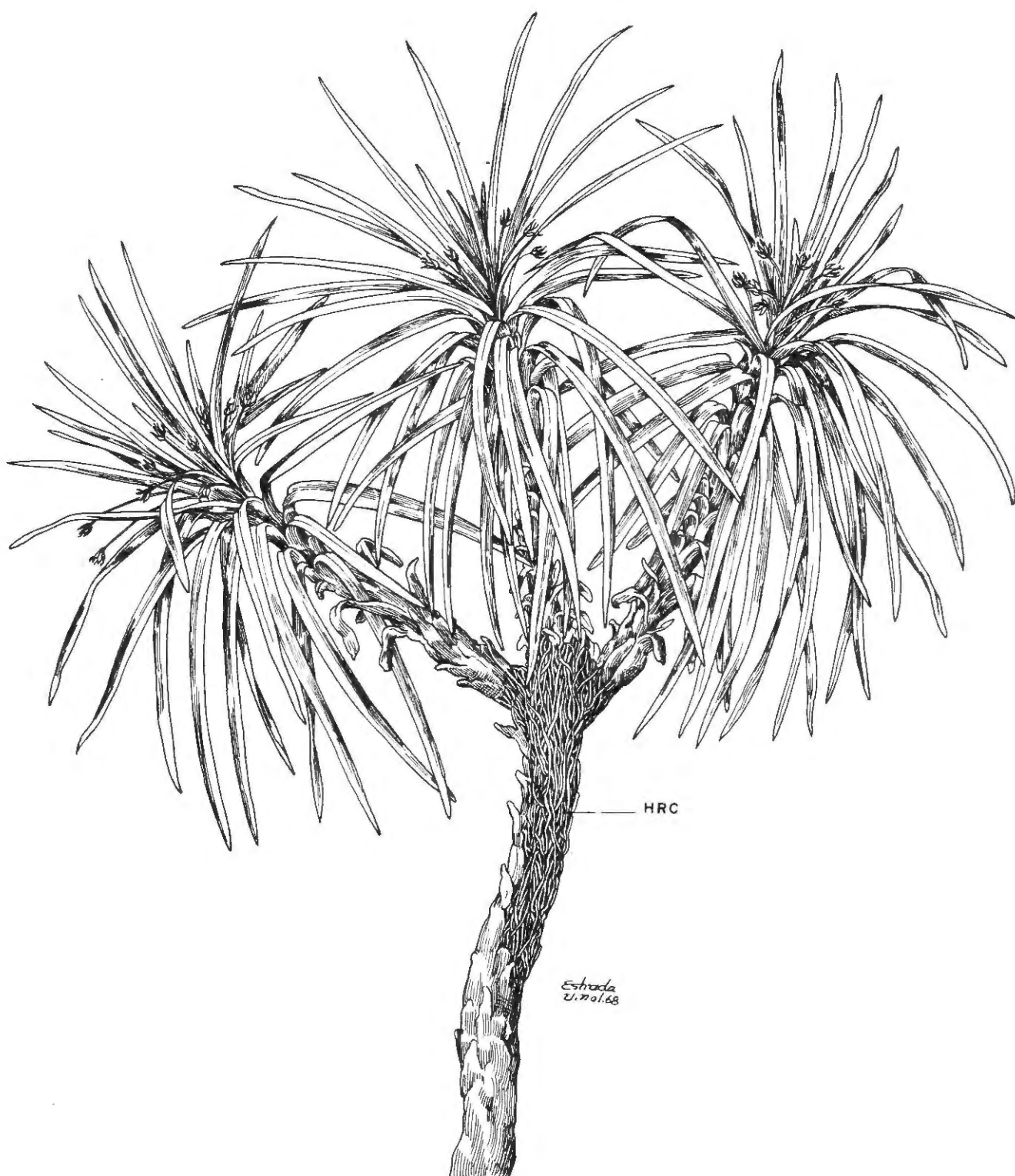


FIGURA No. 1

Sector de una planta de *Cephalocarpus dracaenula* Nees. Parcialmente se ha retirado la capa formada por restos de las bases foliares endurecidas con el objeto de poner a la vista el haz de raíces cladógenas (HRC) de los pseudocaules monopodiales y antocáules, características de esta planta.

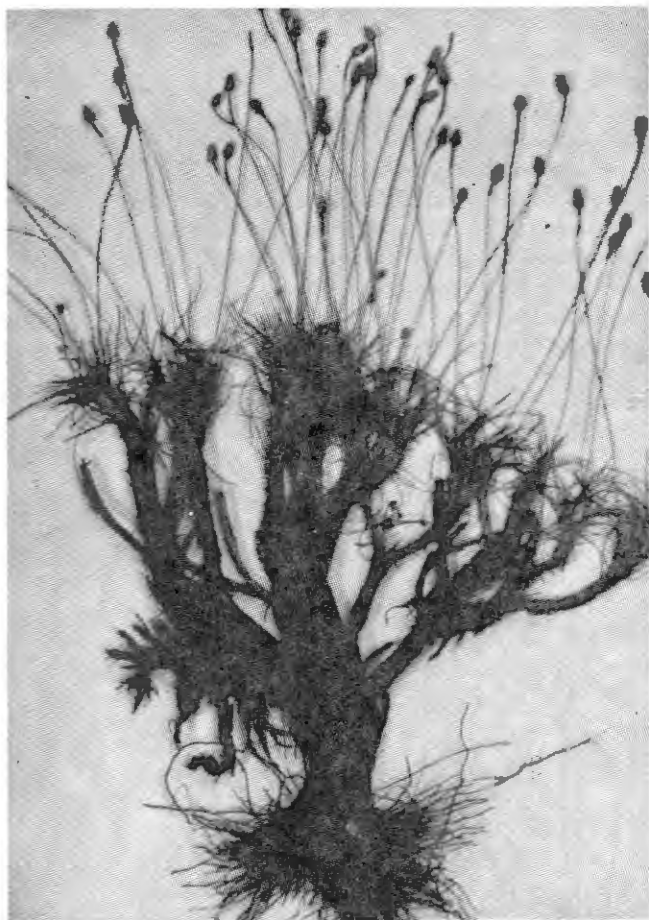


FIGURA No. 2

Planta de *Bulbostylis leucostachya*. Las raíces cladógenas sólo cuando se ponen en contacto con el substrato se extienden horizontalmente y anclan la planta sobre la roca. Obsérvese los penachos terminales de hojas, único sector donde se encuentran los meristemas que vuelven a activarse al comenzar la época de lluvias.

suelo a una altura de hasta 15 cm Chevalier (loc. cit.) menciona también a la única especie del género monotípico *Scirpodendron*, *S. costatum* Kurz, cuyo areal se extiende por los manglares de Malasia, Australia y Samoa.

Con respecto a la bioforma de *S. costatum* resulta significativo mencionar, que a diferencia de las liliáceas arborescentes, los vástagos ortópropas vegetativos de esta especie se desprenden, de acuerdo con la descripción de Engler y Krause (1911), de un rizoma común y corriente, lignificado y de crecimiento plagiotrópico, como en *Eriospora pilosa* Benth. De modo que en una misma planta se presentan combinados un rizoma plagiotrópico con un pseudocaule ortótropro. Desde el punto de vista tipológico este comportamiento representaría el estado de transición entre las ciperáceas de rizoma plagiotrópico (Fig. 8) y las ciperáceas arboriformes.

Las demás ciperáceas arboriformes como la ya citada, *Microdracoides squamosus* Hua, del Africa occidental, *Cephalocarpus dracaenula* Nees de la Amazonia (Fig. 1), *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.)

Lindm. de la Orinoquia y la especie objeto de este estudio *Bulbostylis leucostachya* Kunth, (Figs. 2 y 3), también de la Orinoquia carecen por completo de rizoma plagiotrópico. En estos casos, toda la armazón vegetativa que aquí denominaremos sinhipotagma, es totalmente ortótropro y aérea, a manera de los fanerófitos arbóreos. Lo propio se aplica a las especies de *Vellozia*, en particular, *Vellozia lithophila* Schultes, de las sabanas situadas en el extremo sur de la Serranía de La Macarena, Colombia, (Fig. 4).

Además, en *Microdracoides squamosus* Hua., *Vellozia lithophila* Schultes y en *Bulbostylis leucostachya* Kunth, la sinhipotagma, es un sistema simpodial, cuyos elementos terminan en inflorescencias fuertemente especializadas en la reproducción o antoblastos (Mora-Osejo 1987) de vida efímera. Restos de ellos suelen observarse en los vértices de las bifurcaciones o en posición pseudolateral.

Lo propio ocurre en *Vellozia lithophila* Schultes, solamente que en este caso el antotagma está reducido a una sola flor terminal sostenida en alto por el internodio basal fuertemente alargado (Fig. 5). Por debajo del internodio basal se encuentra el hipotagma (Mora-Osejo 1987) del cual brotarán uno o más nuevos vástagos de innovación, conformados por rosetas con hojas normales que florecen antes de que comience el siguiente período de sequía. De esta manera y con el transcurso de muchos años, surgen los sinhipotagmas de *Vellozia*. El tallo o eje caulinar de éstos como se sabe, merced a los trabajos de Weber (1954, 1964) es muy delgado y representa una pequeña fracción del diámetro que ostentan las ramificaciones (Fig. 6). Ello obedece a la presencia de una capa o manto multiestratificado de raíces cladógenas que recorren todo el sistema de ramificaciones, cubierto a la vez por otro manto también multiestratificado de restos de bases foliares endurecidos. De tal modo que las ramificaciones semejantes a "troncos", (Fig. 6) representan, en realidad, pseudocaule, en el sentido de Font-Quer (1953).

Como se observa en la Fig. 4, las plantas de *Vellozia lithophila* Schultes son capaces de resistir la acción de las quemadas que con frecuencia ocurren durante las épocas de sequía. No así la radiación solar de las regiones alto-andinas. La planta de *V. lithophila* representada en la (Fig. 6) fue transplantada directamente desde las sabanas de la Serranía de la Macarena (300 m. alt. s. n. m.) a Bogotá 2.640 m de altura s. n. m.) en marzo de 1967. En Bogotá se mantuvo bajo las condiciones del invernadero del Departamento de Biología y protegida del impacto de la radiación solar directa. Allí floreció, fructificó y produjo semillas viables. Siete años después, cuando justamente presentaba el aspecto vigoroso



FIGURA No. 3

Bulbostylis leucostachya. Ramificaciones de último orden del pseudocaule. Hacia la base se ha retirado la cubierta formada por los restos de las bases foliares endurecidas para permitir observar el manto de raíces cladógenas que forma la mayor parte del pseudocaule, HRC, haz de raíces cladógenas.

de la (Fig. 6) se la expuso durante dos días a la acción de la radiación solar directa, en el mismo invernadero y manteniendo constantes todas las demás variables ambientales. La planta murió súbitamente, a juzgar por el marchitamiento de todas las hojas seguido de secamiento e inactivación irreversible de los meristemos.

En contraste con *Vellozia litophila* y las ciperáceas *Microdracoides squamosus* y *Bulbostylis leucostachya* cuyos pseudocauls simpodiales representan antocladios y antocladioides, en el sentido de Mora-Osejo (1987), respectivamente; las ciperáceas *Cephalocarpus dracaenula* Nees de la Amazonia y *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. (Figs. 1 y 7) de la Orinoquia y otras llanuras neotropicales bajas poseen pseudocauls monopodiales y como tales representan antocauls, en el sentido de Mora-Osejo (l. c.) como ocurre en otras ciperáceas, por ejemplo, *Carex digitata* L. cuya bioforma fue estudiada por Mora-Osejo (1960), (Figura 8 D.E.).

La Bioforma de *Bulbostylis Leucostachya* Kunth.

La especie objeto de este estudio, *Bulbostylis leucostachya* Kunth., es propia de las sabanas del Orinoco y del Río Negro. Allí crece sobre las piedras y rocas graníticas a orillas del alto Río Orinoco, especialmente en huecos y hendiduras que en la estación lluviosa se llenan de agua. En Colombia, *B. leucostachya* Kunth, se ha coleccionado en los alrededores de Puerto Carreño, Comisaría del Vichada, en el Cerro Banderas, sobre rocas; en el Territorio Faunístico del Tuparro, también sobre rocas graníticas.

A primera vista, llama la atención el marcado hábito párvulo-arboriforme de esta ciperácea de hasta 50 cm de alto, desprovista de rizoma plagiótropo, inmerso en el sustrato como ocurre en la gran mayoría de las piperáceas, resultante de la concatenación simpodial de elementos de grado de ramificación cada vez mayor que después de formar el hipotagma (véase Mora-Osejo 1987) culminan en la sinflorescencia politélica antoblástica (véase Figs. 8A, B). En su lugar, en *B. leucostachya*, aparece un sistema de ramificaciones aéreas, pseudodicotómicas que parten de un tronco común, de diámetro cada vez menor (20-4 mm) y que culminan en apretados penachos de hojas, a manera de estípites, con láminas graminiformes, lineares, rígidas, ásperas y ligeramente recurvadas. Las bases o vainas foliares presentan márgenes libres, en contraste con lo que ocurre en la gran mayoría de las ciperáceas. Además, con excepción de los profilos, todos los órganos foliares tienen el carácter de nomófilos, con vainas no tubulares, provistas de tricomas apretadamente dispuestos y de relativa gran longitud que al entrelazarse forman un fieltro denso que recubre y protege las hojas jóvenes, los primordios foliares, los meristemas apicales y los primordios radicales (Figs. 2, 3, 9B).

Las láminas de las hojas más antiguas se desprenden cuando alcanzan cierta edad, mientras las bases o hipofilos de color rojizo, permanecen por mucho tiempo adheridos a las ramificaciones de diferente orden y forman a lo largo de toda la longitud, cubiertas envolventes (Figs. 2, 3, 9C). De entre los penachos o rosetas de hojas surgen antotagmas (véase Mora 1987), conformados, cada uno, por una espiga apretada, la florescencia y por el internodio basal alargado a manera de escapo (Figs., 2, 3).

Surgen, desde luego, varios interrogantes, tras la consideración de las características singulares de la bioforma de *B. leucostachya*. Entre tales interrogantes podrían formularse los siguientes: ¿Cómo están conformados los elementos de los sistemas aéreos de *Bulbostylis leucostachya* que remplazan el rizoma plagiótropo, típico de las ciperáceas?

¿Cuál es a grandes rasgos, el proceso de desarrollo que origina tales elementos y lleva a la aparición de sistemas aéreos, semejantes a fanerófitos arboriformes de tamaño reducido?

¿Cuál es el significado biológico o adaptativo de las características singulares de tales sistemas?



FIGURA No. 4

Plantas de *Vellozia litophila* en las sabanas al sur de la Serranía de La Macarena. Obsérvese el impacto de las quemadas sobre los pseudocauls de las plantas que aparecen en el primer plano de la fotografía.



FIGURA No. 5

Vellozia lithophila. Extremo de una ramificación del pseudocaule. Obsérvese la posición terminal de la flor en las rosetas de hojas de hipotagma. El internodio Basal (IB) adopta la forma de escapo. Tamaño natural.

Conformación de los pseudocaules

El análisis detenido de una sección transversal de una ramificación del sistema aéreo proporciona información suficiente para dar respuesta al primer interrogante. La Figura 9E muestra esquemáticamente la sección transversal de una ramificación. Mientras el espesor del eje caulinar, propiamente dicho, de último orden no sobrepasa 1 mm, el de la ramificación correspondiente del pseudocaulé, mide cerca de 5 mm. La diferencia procede, por una parte, de la presencia de un haz de raíces cladógenas que corren paralelas al eje caulinar y que a manera de un manto o cubierta, rodea el eje caulinar y, de otra parte, de la presencia de las vainas foliares que perduran adheridas al eje caulinar, así hayan perecido o aun reducido a restos fuertemente endurecidos, bajo la acción del tiempo. De tal modo que en la mayor proporción, las ramificaciones están conformadas por un haz de raíces cladógenas y por los restos de las vainas foliares cladógenas que envuelven a las mismas a manera de una cubierta mono-bri-tri o multiestratificada (Fig. 9), según la edad de las mismas.

Las raíces cladógenas surgen inmediatamente por debajo de la inserción de las hojas jóvenes de las rosetas terminales (Fig. 9B). Los primordios radicales se originan en el cilindro central del eje caulinar, pero en lugar de atravesar y romper la corteza como es la regla; desde el comienzo, se orientan verticalmente y se hienden en el parénquima cortical caulinar (Fig. 10B), a manera de raíces intracorticales. Solamente tras recorrer un trayecto corto, por el interior de la corteza, emergen al exterior y continúan creciendo, siempre en dirección vertical. Por esta razón, a lo largo de su desarrollo, se mantienen apretadamente dispuestas alrededor del eje caulinar (Figs. 3, 9E). Vistas en sección transversal, de acuerdo con el grado de ramificación que presente el respectivo sector del sistema, en el cual se originaron, aparecen más afuera o más adentro. Por la misma razón, en sección transversal, aparecen en la inmediata proximidad del eje caulinar las raíces cladógenas propias; y más hacia la periferia, las provenientes de los elementos del sistema de orden sucesivamente superior. Entre más alto sea el grado de ramificación de los elementos del sistema desde donde proceden, es también menor la edad de las raíces cladógenas (Fig. 9A).

De modo que solamente en el elemento del sistema más próximo al sustrato, están presentes las raíces cladógenas originadas en las diferentes ramificaciones del sistema simpodial total. Por la misma razón, es también el sector que ostenta el mayor diámetro (se midieron diámetros de 20 mm), y tiene la apariencia de un tronco que sustenta todo el sistema de ramificaciones (Fig. 2).

Entre más alto sea el grado de ramificación de un elemento o ramificación dada al sistema, menor

será su diámetro; análogamente a lo que ocurre en los fanerófitos arbóreos (Fig. 2).

La segunda pregunta alude al modo en que ocurre el desarrollo del sistema cuya apariencia, como se ha visto, es la de un fanerófito de tamaño reducido.

Desarrollo del pseudocaulé

Aunque para este estudio no se pudo disponer de plantas juveniles, ni de semillas fértiles y plántulas, fue posible obtener la información suficiente, debido a la periodicidad en el desarrollo y crecimiento que presenta *B. leucostachya*, en respuesta a la estacionalidad del macroclima de la Orinoquia que afecta a la vez, de manera drástica las condiciones de su peculiar hábitat; es decir, a las grietas, hendiduras o huecos que eventualmente se forman por acción de la erosión en las rocas graníticas dispersas en la sabana o a orillas de los grandes ríos.

Cada vez que se reinicia el período de lluvias, se reactivan los meristemas y comienza una nueva etapa en el desarrollo de la planta. El meristema apical de cada una de las ramificaciones terminales, forma directamente una nueva serie de hojas normales o nomófilas, por lo general, 12, las cuales, como ya se ha expuesto, no presentan base foliar tubular, pero sí una base amplia, envolvente de cuyos márgenes brotan tricomas que protegen la yema terminal (Fig. 9D).

Si se examinan plantas de *B. leucostachya* poco después de iniciarse el período de lluvias, se encuentra que el brote principal se halla a punto de iniciar la fase de transición hacia la fase reproductiva, es decir, de formar la inflorescencia (antoblasto), la cual en el mismo período pronto alcanza pleno desarrollo y madurez. Entre tanto ocurre el desarrollo precursorio de uno o simultáneamente de varios brotes de innovación, los cuales florecen en el mismo período de lluvias.

En los brotes de innovación surgen una o más raíces cladógenas las cuales inicialmente permanecen en el interior de la corteza del eje caulinar (Fig. 10B). Cuando emergen de la corteza atraviesan las bases foliares del mismo brote de innovación, situadas por debajo del punto de emergencia y posteriormente las bases foliares de los brotes de innovación más antiguos, siempre en estrecho contacto con el eje caulinar. La dirección del crecimiento cambia únicamente en la proximidad del sustrato, es decir, de los detritus acumulados en las grietas y huecos de rocas graníticas (Fig. 2).

Durante el período de sequía las inflorescencias se secan y solamente restos del escapo permanecen adheridos al eje principal, señalando la posición que ocuparon las inflorescencias en el sistema total (Fig. 9A y C). Lo propio ocurre con las láminas de las hojas, las cuales se secan y desprenden.

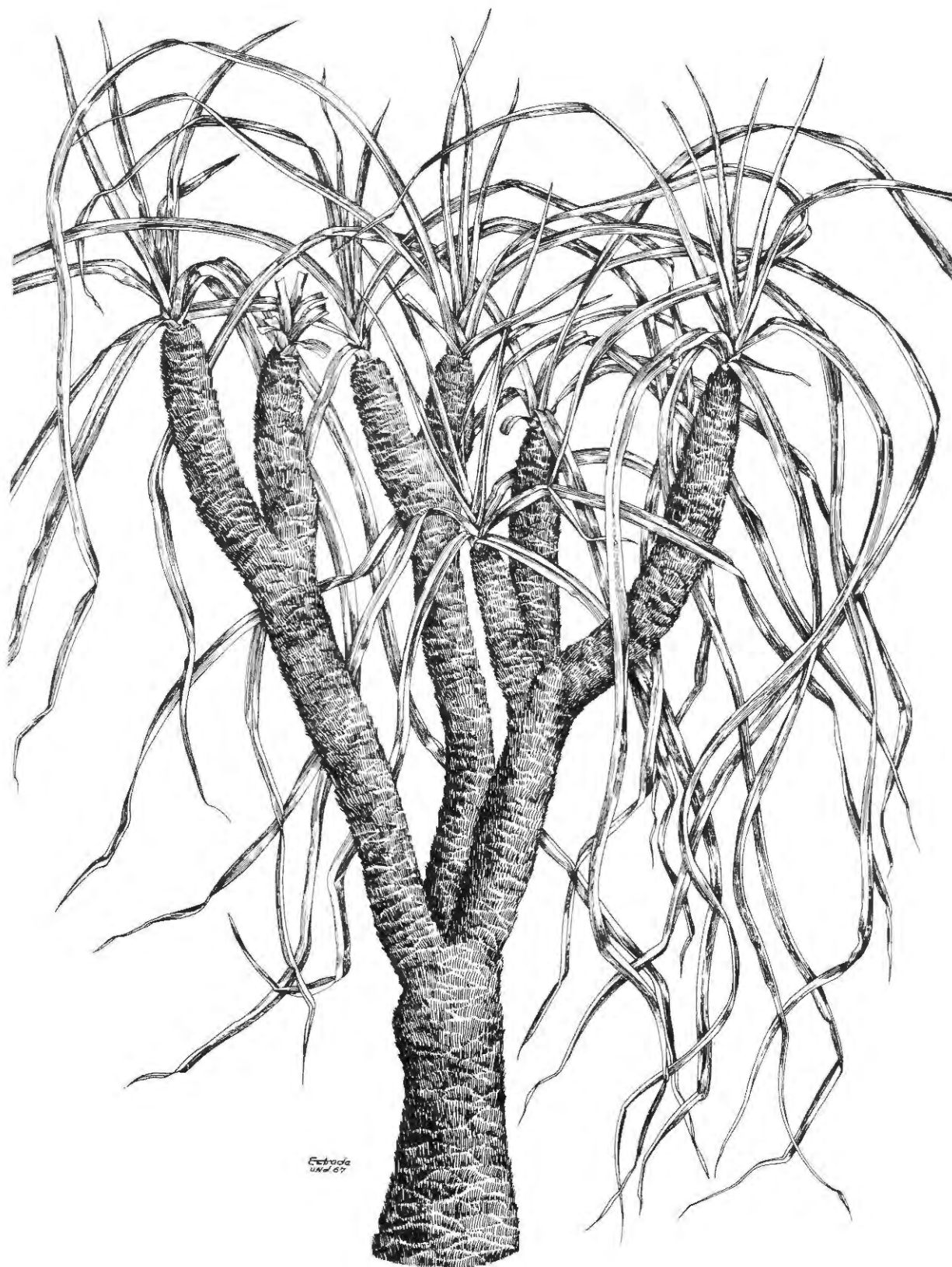


FIGURA No. 6

Planta de *Vellozia lithophila*. Obsérvese el adelgazamiento de las ramificaciones del pseudocaule en la región distal; al contrario de lo que sucede en los ejes caulinares monopodiales. Los penachos terminales de hojas representan el hipotagma de una nueva generación de vástagos de innovación.

Solamente las bases foliares y los tricomas perduran más tiempo hasta que finalmente también fenece, aunque persisten adheridas al eje caular, (Figs. 3, 9C).

En el siguiente período de lluvias se repiten los procesos descritos, al tiempo que los internodios de los brotes de innovación originados en el período de lluvias inmediatamente anterior se alargan y ensanchan; esto último merced al aporte de nuevas raíces cladógenas procedentes de los nuevos brotes de innovación (Fig. 9A, E). Simultáneamente, se separa la corteza del cilindro central de los brotes de innovación formados en el período de lluvias inmediatamente anterior. Con ello, se inicia el fenecimiento de los tejidos del cilindro central. De modo que en las ramificaciones de primer grado solamente se encuentran restos en descomposición del eje caular o éste falta por completo.

Como resultado de los procesos descritos, surge un sistema de pseudocauls simpodialmente concatenados, conformados principalmente por un haz de raíces cladógenas, originadas en brotes caulinares de diferente grado de ramificación. Cada brote culmina en una inflorescencia (antoblasto), la cual es sobrepasada por el brote siguiente, por lo cual

los restos de los respectivos escapos aparecen en posición pseudolateral, como puede observarse si se retiran cuidadosamente las vainas foliares secas que envuelven los sectores más antiguos del sistema. De allí que un sector que a simple vista podría llamarse como una ramificación representa, en realidad, una serie de zonas de innovación (hipotagmas) pertenecientes a brotes de diferente orden, al igual de lo que sucede en los rizomas simpodiales (Fig. 9C).

Cuando en lugar de desarrollarse un solo brote de innovación se desarrollan y crecen con igual intensidad dos o más brotes, la inflorescencia del respectivo brote principal no es sobrepasada y aparece en el vértice de la pseudodicotomía (Fig. 9C). Por lo visto el modo de ramificación de los pseudocauls de *Bulbostylis leucostachya* difiere fundamentalmente del de la especie afín, también originaria de las llanuras de la Orinoquia, *B. paradoxa*, por cuanto en esta última especie, como fue comprobado por Weber (1964) presenta un pseudocaul monopedial del cual surgen en posición lateral braquiblastos foliosos que culminan en la inflorescencia reducida, como en *B. leucostachya*, a la florescencia o antotagma (Figs. 7A, B). También la conformación de los pseudocauls de una y otra especie difieren considerablemente. Mientras éstos en *B. leucostachya*, al

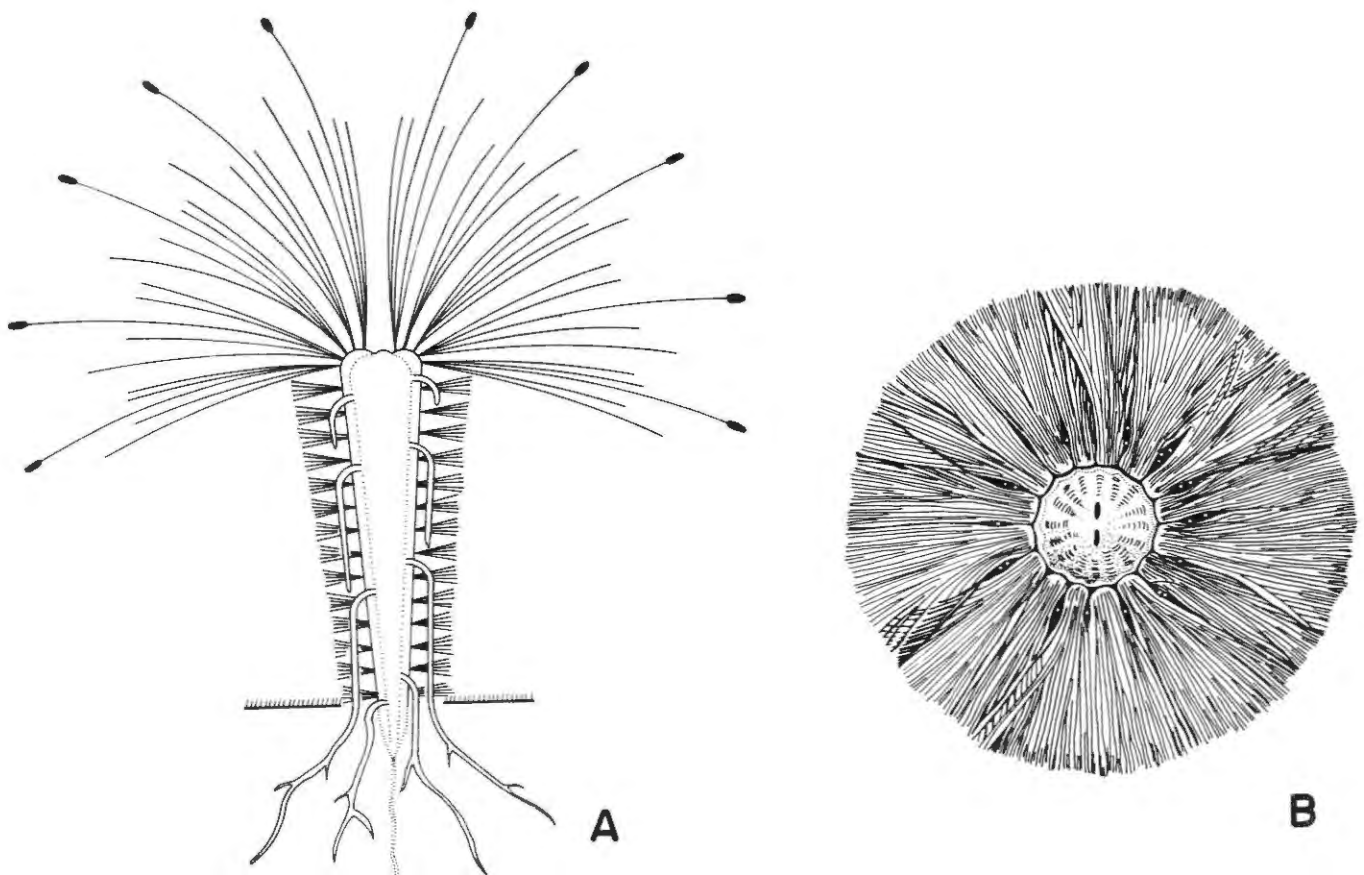


FIGURA NO. 7

A. Esquema de la bioforma de *Bulbostylis paradoxa*. B. Sección transversal del pseudocaul de *Bulbostylis paradoxa*. El eje caular propiamente dicho está rodeado por los restos de las hojas que aparecen ordenados en forma de pinceles. Los círculos claros representan las secciones transversales de las raíces cladógenas (A. y B. según H. Weber, 1964).

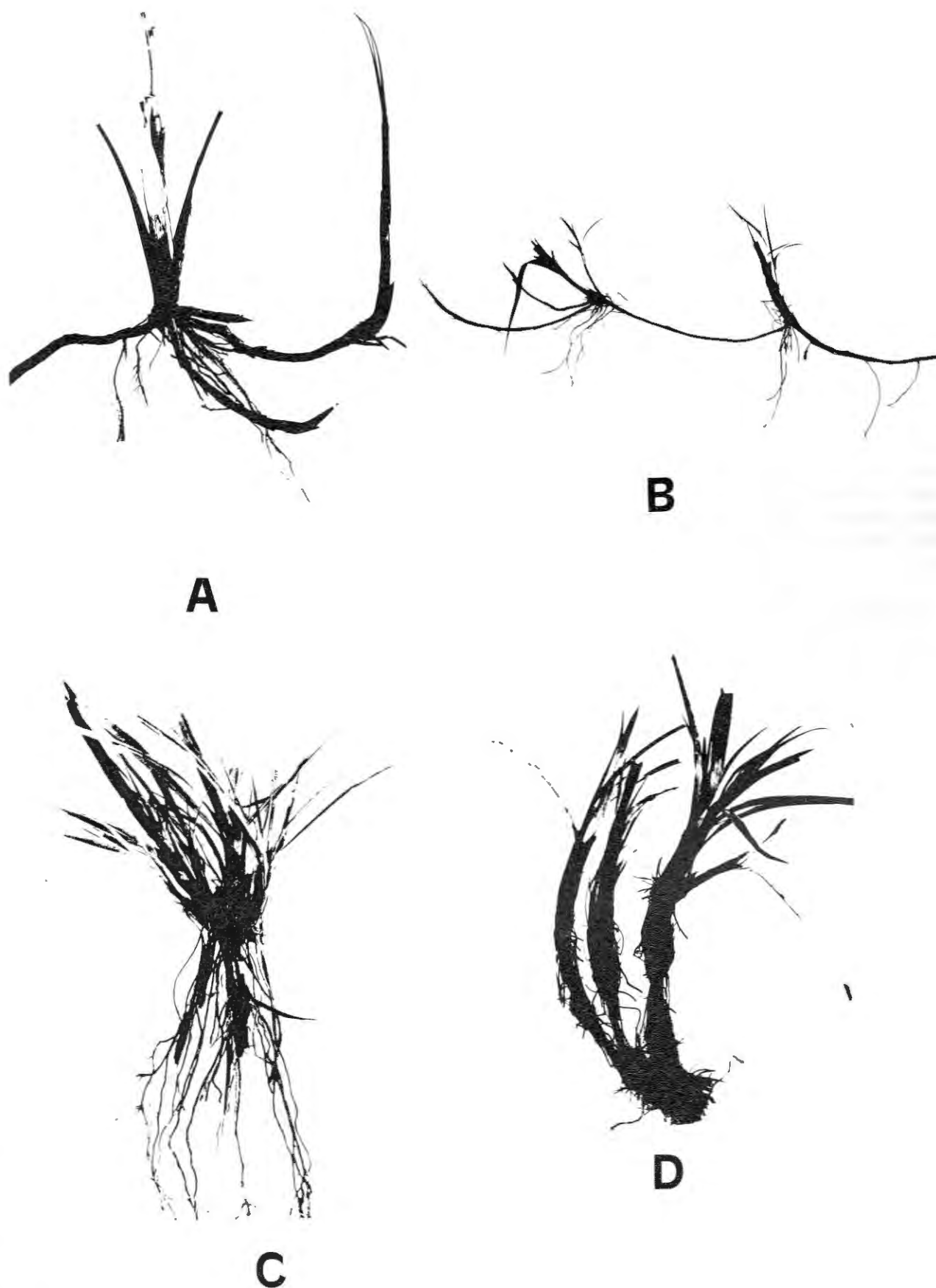


FIGURA No 8

Ciperaceas con rizoma plagiótropo simpodial: A—*Cladium mariscus* y B—*Carex* sp. Ciperacea con rizoma monopodial con tendencia ascendente u ortótropa: C y D, *Carex digitata*, rizomas después y antes de retirar los restos de las hojas antiguas, respectivamente.

igual que en *Vellozia* (Fig. 6) y *Cephalocarpus dracaenula* (Fig. 1), están formados por haces o paquetes de raíces cladógenas y bases foliares envolventes, en *B. paradoxa* son los restos de las hojas basales de los braquiblastos laterales que en gran número surgen del eje los componentes principales. Obsérvese también que en este último caso el eje principal monopodial perdura indefinidamente.

Significado adaptativo de la bioforma de *Bulbostylis leucostachya* Kunth.

En el intento de interpretar el significado biológico o adaptativo de las características singulares de la bioforma de *Bulbostylis leucostachya*, cabe destacar las múltiples coincidencias con la de otras plantas monocotiledóneas que viven en hábitats semejantes, tales como *Vellozia litophila* Schultes y *Cephalocarpus dracaenula* Nees del Nuevo Mundo y *Microdracoides squamosus* Hua y *Eriospora pilosa* Benth del Africa. Coincidencias que se extienden también al hábitat y al macroclima como ha sido puesto de relieve por los autores que se han ocupado del problema, desde Warming (1893), Engler y Krause (1911), Chevalier (1933), Goebel (1932), Troll (1943), Weber (1954, 1964), entre otros.

Weber (l. c.) mediante una serie de experimentos sencillos de laboratorio, mostró el efecto esponja de los restos de las vainas foliares que envuelven las raíces cladógenas de *Vellozia* y que consiste en la capacidad de absorber agua corriente o en estado de vapor, lo cual explicaría por qué las plantas de *Vellozia* pueden prosperar sobre las rocas casi desnudas.

El mismo efecto esponja se observó en trozos de pseudocaulis y en plantas completas de *Bulbostylis leucostachya*. Merced a tal mecanismo, durante las épocas de lluvia los pseudocaulis de *Bulbostylis leucostachya* almacenan agua que contribuye a mantener húmeda la vecindad inmediata de la región apical de la planta donde se encuentran los meristemas en plena actividad. Esto mismo, probablemente, contribuya a impedir el colapso de la infinidad de tricomas de los márgenes de las bases foliares que al humedecerse se tornan turgentes, retienen la humedad y complementan el micro-ambiente saturado de humedad en las inmediaciones de los meristemas caulinares y radicales (Fig. 9B).

Estos hechos permiten, en opinión del autor, considerar plausible la hipótesis de trabajo, según la cual es a través de los tricomas de los márgenes de las vainas o bases foliares y de las raíces jóvenes por donde tiene lugar la absorción del agua y los nutrientes.

Todo parece indicar que la función principal al menos de las raíces cladógenas antiguas consiste en la elevación y sostenimiento mecánico del penacho de hojas frescas y de los meristemas activos le-

jos de la superficie de las rocas graníticas que particularmente durante las épocas de sequía, tienen que soportar no solamente temperaturas elevadas, sino también oscilaciones fuertes de la temperatura y correlativamente de la humedad relativa del aire. En conjunto, tendríamos que en las plantas de *B. leucostachya* Kunth se realizaría, desde el punto de vista funcional, el modelo de aquellas plantas epífitas que absorben el agua y los nutrientes merced a estructuras especiales de las raíces o a través de los tricomas de las hojas, como sucede en muchas bromeliáceas epífitas. Desafortunadamente, aún no se han podido efectuar experimentos de campo y de laboratorio, dirigidos a someter a prueba esta hipótesis.

Al respecto, cabe destacar que también los márgenes de las vainas foliares de *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. presentan tricomas multicelulares similares, como ha sido descrito y enfatizado por Weber (1964) en su estudio magistral sobre la bioforma y las relaciones de crecimiento de esta especie afín a *Bulbostylis leucostachya* Kunth.

Por lo demás, ambas especies muestran rasgos anatómicos similares de los órganos vegetativos y coincidencias arquitecturales; probablemente en respuesta a las condiciones del clima y del hábitat, como queda expuesto atrás. En los casos de *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. y *Vellozia litophila* Schultes, vale la pena destacar que la acción del fuego a la cual son sometidos en la estación seca los pseudocaulis no afecta la capacidad de retoño de las plantas de una y otra especie, tan pronto regresan las lluvias (Fig. 4).

En lo que sigue se discutirán brevemente algunos rasgos anatómicos, de *B. leucostachya*, de las raíces cladógenas y de la lámina de la hoja, en apoyo de la hipótesis de trabajo ya enunciada sobre el mecanismo de absorción del agua y el significado adaptativo de tales rasgos.

La separación de la corteza del cilindro central ocurre muy temprano, antes de que las raíces cladógenas juveniles hayan abandonado la corteza del eje caulinar, por lisigénesis y posterior colapso de las células de paredes delgadas fuertemente vacuolizadas de las capas de células de la corteza interna, lindantes con la endodermis. Esta última está conformada por células de paredes internas fuertemente engrosadas y pared exterior delgada. De modo que al producirse la ruptura, la endodermis queda adherida y bordeando el cilindro central (Fig. 10B), al igual de lo que sucede en *B. paradoxa* (Weber, 1964). Simultáneamente con la separación de la corteza del cilindro central, ocurre engrosamiento y lignificación de las paredes celulares en sentido centrífugo de las capas del parénquima cortical exterior, por lo cual tanto la corteza como el cilindro central quedan tempranamente aislados, imposibilitándose el suministro de agua desde el exterior. En

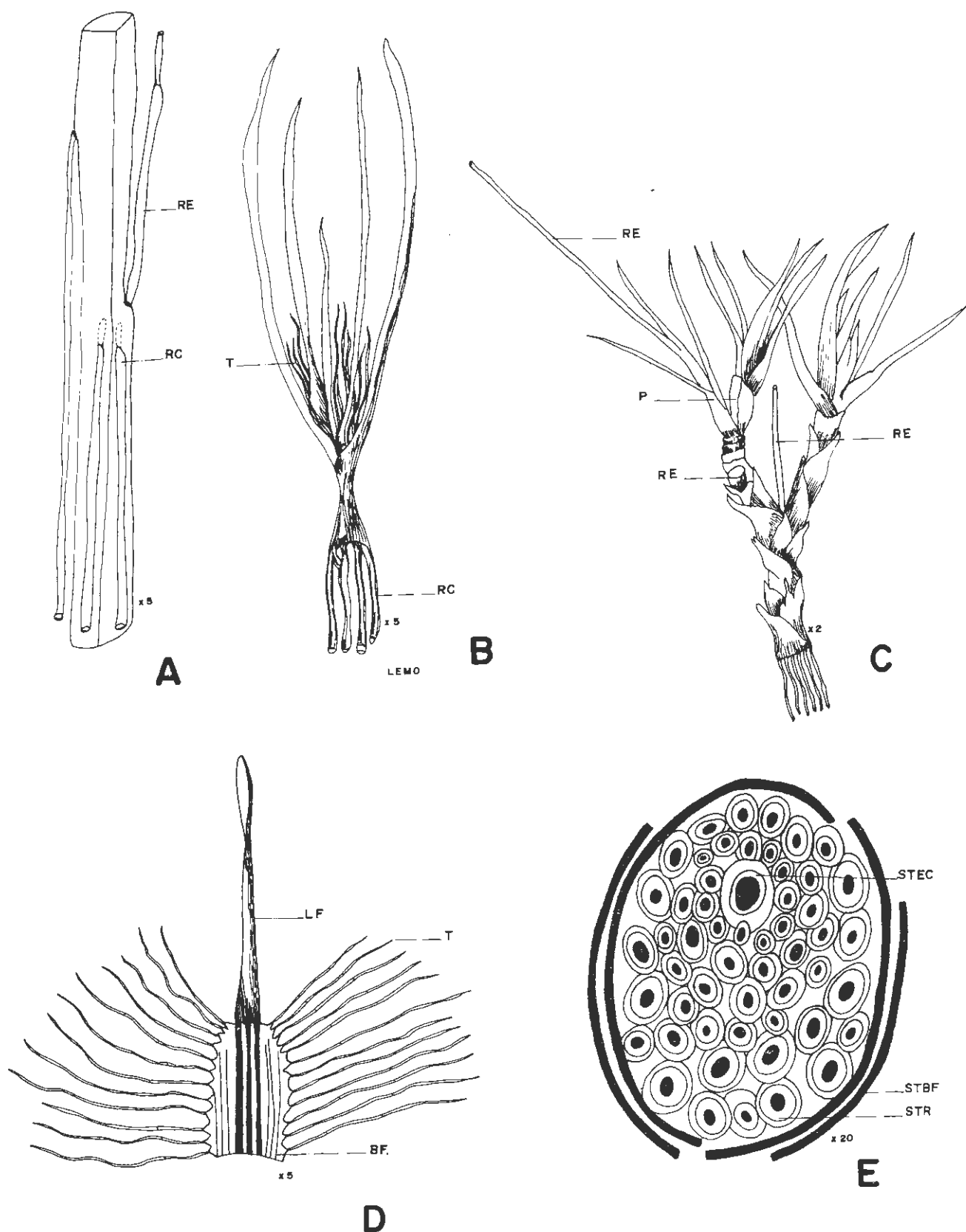


FIGURA No. 9

Bulbostylis leucostachya. A — Esquema de un trozo del eje caulinar en el cual se muestra la inserción de las raíces cladógenas en dos componentes del simpodio. Obsérvese los restos del escapo en posición pseudolateral. B — Apice de un pseudocaule. Obsérvese la inserción temprana de las raíces cladógenas y la posición de los tricomas de la base o vaina foliar. C — Ramificaciones de antepenúltimo, penúltimo y último orden del simpodio. D — Hoja vista por la haz. E — Sección transversal de un pseudocaule, conformado principalmente por raíces cladógenas. BF, base foliar; LF, lámina foliar; P, perfil; RBF, restos base foliar; RC, raíces cladógenas; RE, restos escapo; STBF, sección transversal bases foliares; STEC, sección transversal eje caulinar; STR, sección transversal raíz.

consecuencia, pronto mueren las células de la corteza, la cual aparece rodeando el cilindro central, a manera de un tubo (Fig. 10A y B). Sin embargo, los tejidos de este sector permanecen por mucho más tiempo vivos, a juzgar por la presencia de raí-

ces cladógenas normales e incipientes que brotan del cilindro central, las cuales podrían absorber el agua presente en el pseudocaule merced al efecto esponja de las bases foliares persistentes y probablemente de la corteza radical.

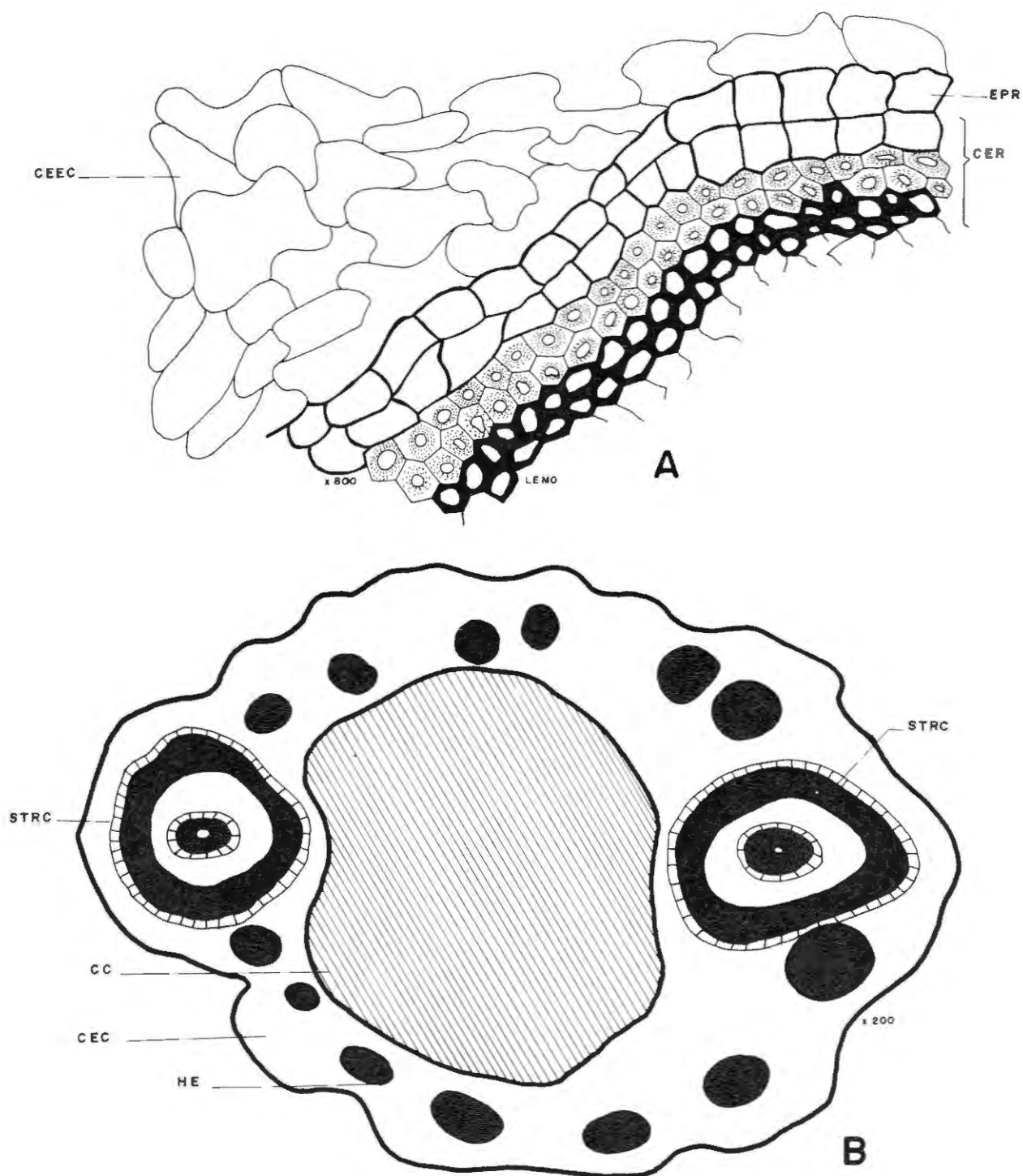


FIGURA No. 10

A— *Bulbostylis leucostachya*. Corte transversal de la corteza exterior de una raíz cladógena antes de abandonar completamente la corteza caulinar. B— Sección transversal total de un eje caulinar joven antes del desprendimiento de la corteza del cilindro central (rayado oblicuo). Obsérvese las secciones transversales de dos raíces cladógenas jóvenes inmersas en la corteza. CC, cilindro central; CER, corteza exterior raíz; EPR, epidermis raíz; HE, haz esclerenquimático; STRC, sección transversal raíz caulinar.

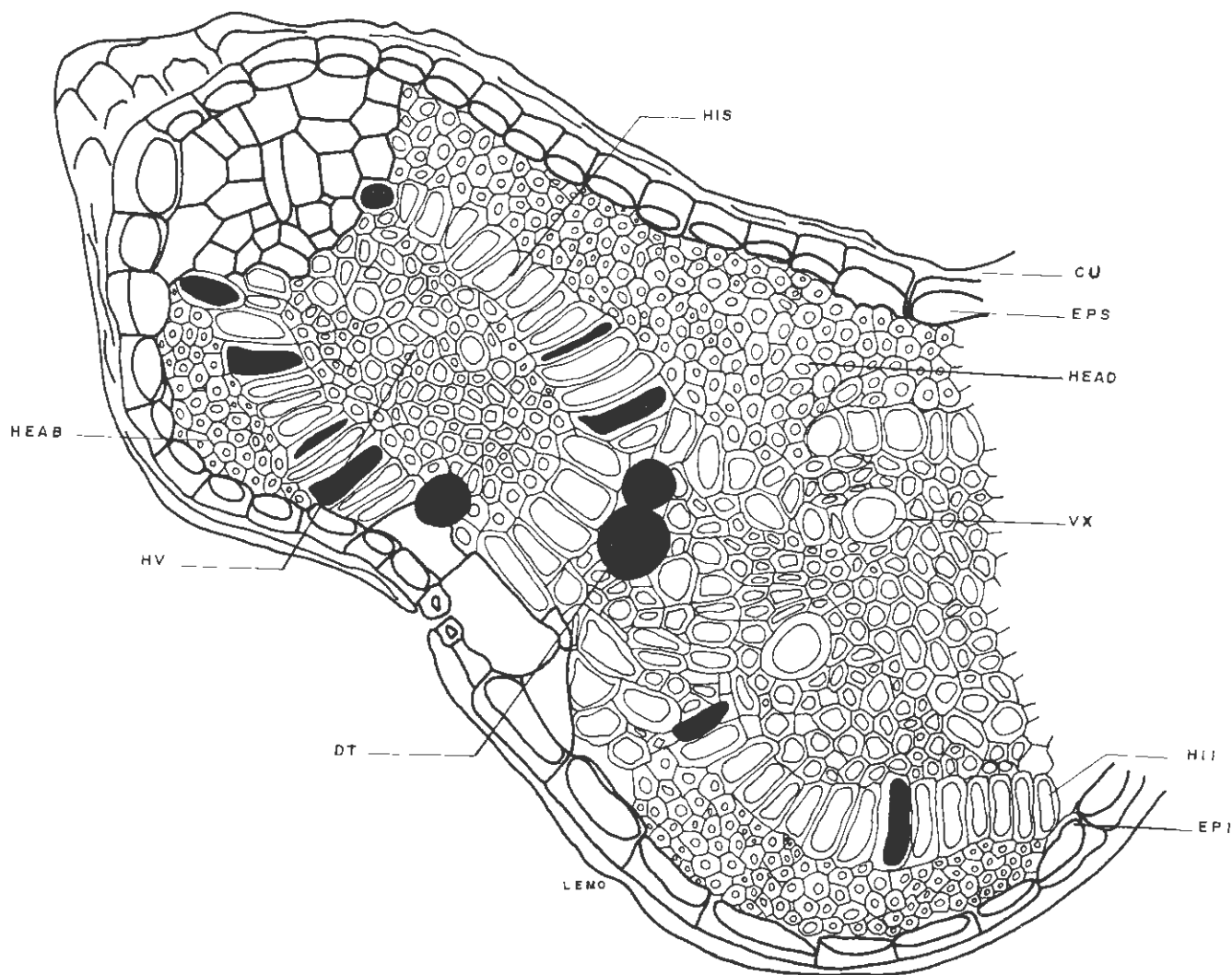


FIGURA No. 11

Bulbostylis leucostachya. Sección transversal de la lámina de una hoja, CU, cutícula; DT, depósito tanino; EPI, epidermis inferior; EPS, epidermis superior; HEAB, haz esclerenquima abaxial; HEAD, haz esclerenquima adaxial; HII, hipodermis inferior; HIS, hipodermis superior; HV, haz vascular; VX, vaso de xilema.

En conclusión las características anatómicas y arquitecturales descritas apoyan la tesis del autor, según la cual, el modelo arquitectónico funcional de *Bulbostylis leucostachya* muestra rasgos coincidentes con la de plantas epífitas que aseguran el suministro de agua y nutrientes mediante estructuras diferentes y mecanismos especiales. De modo que, como afirma Chevalier (1933), para el caso de la ciperácea *Microdracoides squamosa* Hua. podría decirse también para *Bulbostylis leucostachya* "es una planta epífita sobre sí misma". Merced a las adaptaciones xerotérmicas los tejidos vivos de la región distal perduran en estado latente a través de la estación seca y vuelven a reactivarse con la llegada de las lluvias del período siguiente.

Sin embargo, dadas las condiciones macro-climáticas predominantes en las sabanas de la Orinoquia y en particular en el hábitat rupícola, las plantas de *B. leucostachya* deben estar sometidas a tensiones hídricas (water stress) aún en las épocas de lluvia, particularmente en las horas de mayor inso-

lación que probablemente están en capacidad de soportar, merced a las adaptaciones morfológicas y anatómicas de la hoja, típicamente xeromorfas coincidentes en gran medida con las de *B. paradoxa*, estudiadas por Weber (1964).

En la Figura 11 se muestra en sección transversal un amplio sector de la lámina de la hoja de *B. leucostachya*. La sección transversal muestra la cutícula de espesor considerable que rodea la epidermis con células de paredes externas fuertemente engrosadas. El parénquima aparece reducido. Adaxialmente un haz esclerenquimático multiestratificado recorre toda la lámina y separa la epidermis superior de una capa de células alargadas anticlinalmente o redondeadas, y fuertemente vacuolizadas que a manera de hipodermis rodean los tres haces que recorren la lámina. Algunas de estas células están repletas de taninos. Lo propio ocurre con células del parénquima situado entre los haces vasculares las cuales adoptan forma esférica. El resto de células de parénquima de este sector presenta contornos

poligonales; paredes ligeramente engrosadas y contienen cloroplastos, al igual que las células periféricas del parénquima vascular donde se presentan aisladas células que contienen taninos.

Hacia los márgenes de la lámina, las células del parénquima presentan paredes más delgadas y están fuertemente vacuolizadas, no poseen cloroplastos. Los estomas son escasos y se comunican con amplias cámaras aéreas, contiguas a la hipodermis. Por el envés tres haces esclerenquimáticos, situados frente a los tres haces vasculares, separan la epidermis inferior.

Agradecimientos

Expreso mis agradecimientos al Maestro Manuel Estrada quien elaboró con gran pericia y precisión las Figs. 1, 3, 5 y 6 de éste trabajo. Los demás dibujos y fotografías son del autor. Deseo expresar mi especial reconocimiento al Profesor Roberto Jaramillo Mejía por su valiosísima colaboración en la obtención de abundante material vivo y de herbario de *B. leucostachya*, utilizado en los estudios en los cuales se basa este artículo. Lo propio al Dr. Paul Vincelli por haber puesto a disposición del Herbario Nacional Colombiano y del autor sus colecciones de *B. leucostachya* del Territorio Faunístico del Tuparro (Vichada, Colombia).

BIBLIOGRAFIA

- CHEVALIER, A. 1933. Deux Cyperacées Arbustiformes remarquables de l'ouest Africain. La Terre et la Vie. Revue mensuelle d'histoire naturelle 3 (3): 131-141.
- ENGLER, A. und K. FRAUSE, 1911. Über den anatomischen Bau der baumartigen Cyperacee Schoenodendron Buecheri Engl. aus Kamerun. Abh. d. K. Preuss. Akad. Wiss. Math. physik Kl. Abhandlung I: 1-14.
- FONT-QUER, P. Diccionario de Botánica, Editorial Labor. Barcelona, 1953.
- GOEBEL, K. Organographie der Pflanzen III Teil. 3. Auflage. Jena, 1933.
- MORA-OSEJO, L.E. 1960. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie der Cyperaceen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 35: 263-341.
- Estudios Morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. Acad. Col. Cien. Ex. Fis. Nat. Serie "Jorge Alvarez Lleras". No. 1. Bogotá, 1987.
- NEES AB ESENBECK, Ch. G. 1842. In Martius, Flora Basiliensis. Cyperaceae 2 (1): 1-226.
- TROLL, W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Band 1. Teil 3. Berlin 1943.
- WEBER, H. 1954. Las raíces internas de *Navia* y *Vellozia*. Mutisia. 3: 1.
- 1954. Wurzelstudien an tropischen Pflanzen I. Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, Math. -Naturw. Kl. Jahrgang 1954 (6): 211-249.
- 1964. Über die Wuchsform von *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. (Cyperaceae). Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, Math-Naturw. Kl. Jahrgang 1963 (5): 267-284.
- WARMING, M.E. 1883. Note sur la biologie et Anatomie der la feuille des Vellosiacées. Bull. de l'Acad. Royale des Sciences et des Lettres de Danemark. Pour l'année 1893: 57-100.