

LA EVOLUCION DE LA REPRODUCCION EN LAS CORMOBIONTA Y DE LAS UNIDADES DE CRECIMIENTO Y FLORACION DE LAS ANGIOSPERMAE*

por

Luis Eduardo Mora-Osejo**

Resumen

Mora-Osejo, L.E.: La evolución de la reproducción en las Cormobionta y de las unidades de crecimiento y floración de las Angiospermas. Rev. Acad. Colomb. Cienc.18 (70): 311-322, 1992. ISSN 0370-3908.

En los primeros Capítulos introductorios y a través de diferentes ejemplos seleccionados, se discute el origen estrobilar de la flor de las Angiospermas. Los Capítulos siguientes tratan sobre los nuevos conceptos recientemente desarrollados por el autor para tratar de explicar la inmensa diversidad de los vástagos floríferos de las Angiospermas. Probablemente, los vástagos floríferos de las Angiospermas más primitivas terminaban en una sola flor, como ocurre, por ejemplo, en muchas Magnoliaceae recientes. Pero en el proceso de la evolución, pronto tuvieron que haber surgido flores laterales y ramificaciones exclusivamente floríferas por debajo de la flor terminal. Estas flores y ramificaciones, conjuntamente, configuraron una región terminal reproductiva altamente especializada que el autor denomina el Antotagma, la cual está precedida por una región del brote de crecimiento vegetativo que el autor denomina Hipotagma. Las variaciones en la posición, en la extensión y en la dinámica del crecimiento del Antotagma y del Hipotagma producen la diversidad inmensa de los vástagos floríferos de las Angiospermas, los cuales pueden referirse a los siguientes patrones arquitecturales: Holocaulos, Antocaulos, Antoblastos, Antocladios y Antocladoides. Los Pseudantos son Antoblastos altamente especializados.

Abstract

In the first introductory chapters, and through a selection of different examples, the strobilar origin of the angiosperm flower is discussed. The following chapters deal with the new concepts recently developed by the author for trying to explain the immense diversity of flowering angiospermous shoots. Probably, the flowering shoots of the most primitive angiosperms terminated by a single flower, as is the case, for example, in many living Magnoliaceae. But in the process of evolution lateral flowers and exclusively flowers bearing branches beneath the terminal flower must have soon appeared. These flowers and branches together conformed a high specialized reproductive terminal region that the author calln the Anthotagma, which is preceded by a vegetative growing shoot region called Hypothagma. The variantions in position, extension and growth dynamics of both Anthotagma and Hypothagma produce the diversity of flowering angiospermous shoots that can be referred to the following architectural patterns: Holocaulons, Anthocaulons, Anthobasts, Anthoclads and Anthocladiods. Pseudanths are high spezialized Anthoblasts.

Introducción

Las plantas denominadas cormófitos o Cormobionta, como se les llama ahora, constituyen el grupo predominante en la tierra firme y seca; en contraste con las Tallophyta que abundan en el medio acuático o húmedo. Las Cormobionta conquistaron, a lo largo de la evolución, una inmensa variedad de nichos ecológicos en la tierra firme. De todos modos, dentro de las Cormobionta de tierra firme, el grupo más numeroso, tanto en especies como individuos, es el de las Angiospermae que abundan particularmente en los trópicos. Se calcula que existen ahora unas 262.800 especies de Cormobionta y de ellas 250.000 son Angiospermae; lo cual resulta significativo si recordamos que existen solamente 1.600 especies de bacterias; alrededor de unas 50.000 de hongos y 20.000 líquenes. De las 262.000 especies de Cormobionta 12.000 pertenecen a las Pteridophyta y 800 a las Gymnospermae.

Esta diversidad de especies, de acuerdo con la teoría de la descendencia o evolución, que continúa siendo la teoría central de la Biología, es el resultado de un proceso lento y permanente de cambios de las estructuras y de las funciones que ocurren en algún instante dado, durante la ontogénesis o secuencia de estadios del desarrollo individual de los organismos. Tales cambios pueden significar ora la extinción, ora el atenuamiento o también el favorecimiento de las especies que los experimenta, dependiendo del impacto de la "selección natural", ejercida por el ambiente y de acuerdo con la teoría de Darwin (1859) sobre la evolución de los organismos.

Así, según los registros fósiles disponibles, las plantas Cormobionta surgen al comenzar el Devónico. Ya en este período y en el siguiente, el Carbonífero, ocurrió una gran diversificación de las Pteridophyta.

Conviene, sin embargo, recordar que algunas formas resultantes del proceso de la evolución de este grupo, no logran perdurar y desaparecen relativamente pronto; tal es el caso de las Psilophytales que se extinguen durante el Devónico. Otras, como las Lepidodendrales surgen en el Pérmico y desaparecen ya en el Cretácico. Las Syphonophylales y las Calamitales aparecen en el Devónico y se extinguen en el Pérmico.

Otro grupo de las Cormobionta, el de las Gymnospermae; aparece a comienzos del Carbonífero con las Cordaitales que después de dar origen a nuevos grupos, se extinguen en el Pérmico. La mayoría de tales grupos derivados de las Cordaitales surgen a lo largo de los períodos Pérmico, Triásico

y Jurásico, cuanto tiene también lugar el apogeo de las Gymnospermae; luego, durante el Cretácico y el Terciario, se atenúa su diversificación y predominancia. Al comenzar el Cretácico aparecen las Angiospermae, las que durante el mismo período, se diversifican en Dicotiledoneae y Monocotiledoneae.

De modo que las Angiospermae son el grupo más reciente y al mismo tiempo el que, a través de su evolución durante el Cretácico y el Terciario, ha logrado también la mayor diversificación y capacidad de supervivencia bajo las más variadas condiciones de la tierra firme. Así lo demuestra la presencia, ahora mismo, de 250.000 especies es decir, el grupo con el mayor número de especies vivas de plantas que habitan la tierra.

La evolución de la reproducción sexual de las Cormobionta

Transición de las Cormobionta del medio acuático a la tierra firme y aparición de los Estróbilos

Hecha la anterior recapitulación, podríamos ahora formularnos una pregunta: ¿Por qué a lo largo del proceso histórico de la evolución de las Cormobionta, algunas formas de organismos, incluidos taxa o grupos superiores completos, como los mencionados, se extinguieron, mientras que otras formas perduran todavía?

Intentemos dar respuesta a esta pregunta, considerando en el primer plano la evolución de la reproducción sexual y de las estructuras involucradas en tal proceso. Partamos de la premisa, según la cual la evolución de las Cormobionta, como proceso histórico real, se cumplió paralelamente con la conquista de la tierra firme, por este grupo plantas; lo cual a la vez supone, de acuerdo con la teoría de la selección natural de Darwin (1859), que tal transición fue el mayor desafío del medio por vencer y el que finalmente impuso la dirección predominante en tal proceso.

En las Pteridophyta, el grupo más antiguo de las Cormobionta, el ciclo de vida implica la presencia de dos fases relativamente independientes una de otra, de organización y de modo de construcción diferentes, a saber: El gametofito o prótalo y el esporofito. El primero presenta organización similar a la de las plantas llamadas Tallophyta y ahora discriminadas en los grupos: Schizobionta (bacterias), Phycobionta (algas), Mycobionta (hongos) y Bryobionta (briófitos: hepáticas y musgos) de medios preferentemente acuáticos o al menos húmedos. En cambio, la otra fase, el esporofito, es típicamente cormobiótico; es decir, con un plan de organización o tipo morfológico y una arquitectura funcional, característicos de las Cormobionta.

En resumen, las Pteridophyta presentan un ciclo de vida típicamente de transición, del medio acuático al medio seco o de tierra firme. La fase

* Conferencia pronunciada en la sesión ordinaria del 20 de febrero de 1991.

** Miembro de Número de la Academia.

esporofítica es además la predominante, por su tamaño y por ser trofónica, es decir, capaz de llevar vida independiente y efectuar la fotosíntesis.

Decíamos, que ya esta fase presenta los elementos y la organización de las Cormobionta; éstos es: eje central, raíces verdaderas y filomas u hojas, ensamblados típicamente en forma cormobiótica, que llevan las estructuras de la reproducción asexual, o esporas; las cuales se forman dentro de los esporangios, previa la ocurrencia de la meiosis.

En muchas de las especies de las llamadas Leptosporangiatae clase de las Pteridophyta, no existe diferenciación morfológica entre los filomas portadores de esporangios y los filomas estériles; por ejemplo, en *Acrostichum aureum*, especie propia de los esteros. En otras especies, por ejemplo, *Salpichlaena volubilis* los filomas o frondas suelen ser dimórficas: las fértiles son más angostas y más largas que las estériles, mientras que en *Elaphoglossum* (Fig. 1), las fértiles suelen ser más cortas y más angostas que las estériles.

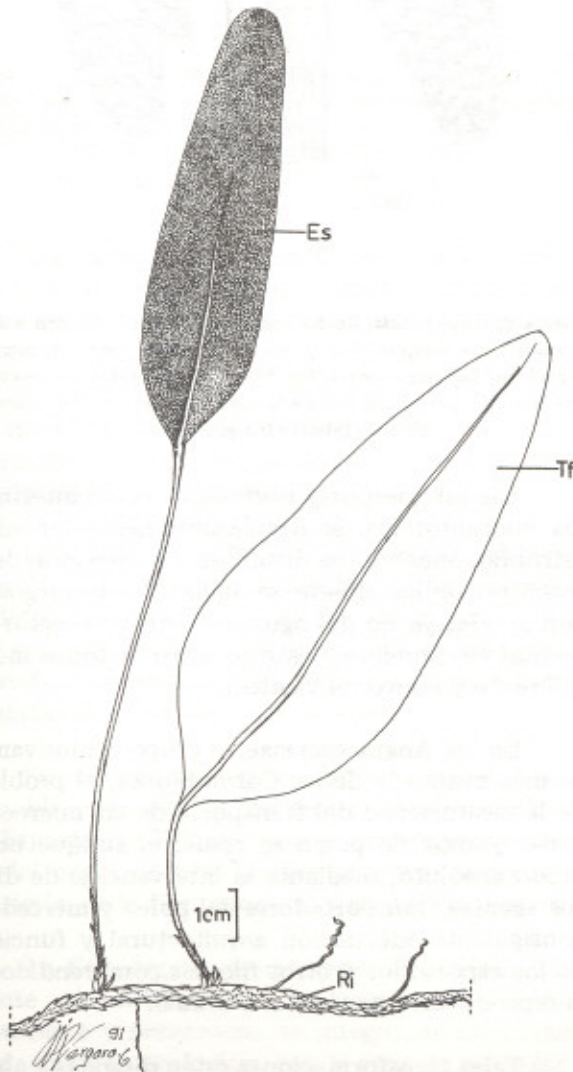


Figura 1. *Elaphoglossum* aff. *funckii*. Obsérvese la diferencia de forma y tamaño de los esporófilos (ES) con respecto a los trofofilos (TF).

Existen varios otros ejemplos de mucho interés dentro de las Leptosporangiatae con filomas dimorfos, lo que resultaría largo discutir aquí. De todos modos, lo que entre los helechos es la excepción, en otros grupos de las Pteridophyta la diferenciación entre filomas fértiles (esporófilos) y filomas estériles (o trofofilos), es la regla general; por ejemplo, en el orden de las Selaginellales. Pero en este grupo ocurren también otros notables avances evolutivos; así, siempre existen dos formas de esporas, fácilmente diferenciables por su tamaño; las macro y las microesporas; pero lo que resulta aún más significativo, dentro del contexto de esta exposición, consiste en que los esporófilos se agrupan siempre hacia el ápice de los vástagos, a manera de estróbilos (Fig. 2) en los cuales, por lo general, los macroesporangios están localizados en la parte inferior y los microesporangios en el ápice. A partir de este momento, en el proceso de la evolución, los esporófilos siempre aparecerán agrupados e insertos en la región apical del vástago o brote fértil.

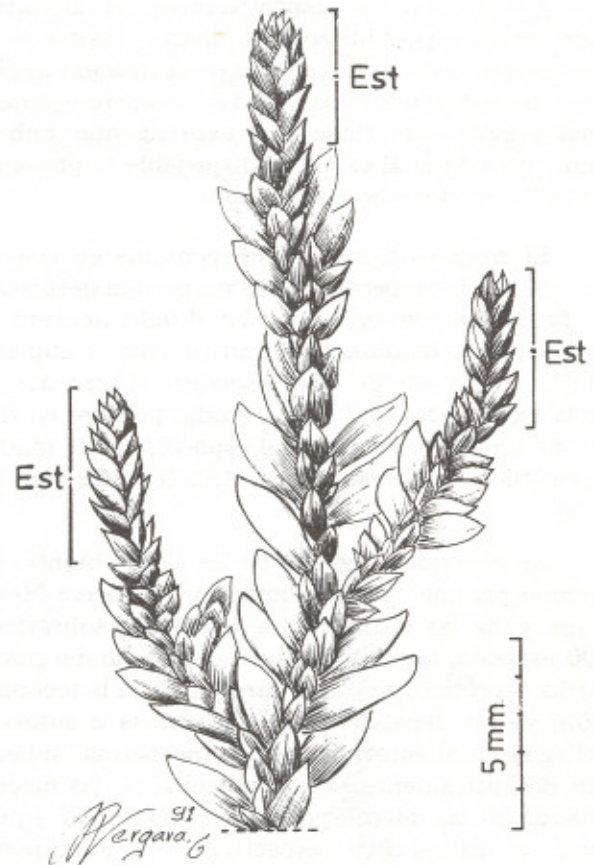


Figura 2. *Selaginella*. Los brotes vegetativos culminan en estróbilos (Est), conformados por macro y microesporófilos. Con la formación de los esporófilos concluye el crecimiento del brote. Los estróbilos son segmentos distales del brote de crecimiento limitado en los que se insertan los esporófilos.

Me he detenido en la consideración de estas diferenciaciones y caracterizaciones de las Pteridophyta, por cuanto en conjunto, ellas definen lo que podríamos llamar la arquitectura funcional presente en este grupo, en cierta forma, superpuesta al tipo o ensamblaje organizacional, mucho más estable.

De los Estróbilos a la flor

La diferenciación de los esporofilos, su agrupamiento en posiciones o sitios constantes, siempre hacia el ápice del vástago, o eje, y la diferenciación de las esporas en macro y microesporas, son transformaciones de gran valor adaptativo, en cuanto van a tener particular relevancia en la superación del desafío del tránsito de las Cormobionta, del medio húmedo al medio definitivamente seco. Tales transformaciones van a mejorar la probabilidad de que la reproducción sexual se lleve también a efecto en un medio menos húmedo; aunque sin que desaparezcan totalmente los riesgos de que eventualmente no ocurra. He ahí, implícita la respuesta, o mejor, la explicación, a la pregunta: ¿Por qué algunas formas o grupos de organismos a lo largo del proceso de la evolución perduran, mientras que otras se extinguen ineluctablemente?

No obstante que el gametofito, en sus formas macro y microgametofito, va a desarrollarse y permanecer protegido por las fuertes paredes de la macro y microesporas, respectivamente, y la formación de los espermatozoos va ocurrir, dentro de la microespora; de todos modos, su liberación dependerá de la ruptura de la pared de la microespora, la cual previamente tiene que experimentar imbibición, para lo cual es aún indispensable la presencia del agua en el medio circundante.

El agua es también indispensable en cuanto que sin ella los espermatozoos no podrán desplazarse hacia los arquegonios, en donde ocurrirá la fecundación; fenómeno definitivo para la supervivencia; como que de ella dependerá el surgimiento de la segunda fase del ciclo de vida: primero en forma de embrión y luego del esporófito que tendrá esporofilos y esporas y permitirá la repetición del ciclo.

En el siguiente grupo de las Cormobionta, las Gymnospermae que predominaron en la era Mesozoica y de las cuales ahora solamente sobreviven 800 especies, la posibilidad del desarrollo del gametofito o prótalo y de que luego ocurra la fecundación, ya no dependerá de la presencia o ausencia del agua en el entorno. Las Gymnospermae superaron definitivamente esta condición. Ni las macroesporas, ni las microesporas, van a germinar y producir el gametofito respectivo a la intemperie. Tampoco los espermatozoos necesitarán de la presencia del agua para sus desplazamientos hacia los arquegonios.

La macroespora formará el gametofito o macroprótalo en su interior, dentro del macroesporangio, lo que resulta aún más sorprendente, en cuanto que se trata de una novedad en el proceso evolutivo. De modo que el aparato femenino o arquegonio y, después de la fecundación, el embrión, tendrán la protección de las paredes del esporangio y el apoyo del esporofilo; a la vez que, a diferencia de lo que ocurre en las Selaginellales, el macroesporangio no se desprende del macroesporofilo.

Los esporofilos en las Gymnospermae difieren en forma, tamaño y contextura de las hojas normales o nomofilos y aparecen en vástagos cortos de crecimiento limitado, apretadamente dispuestos formando estrobilos (Fig. 3). En *Prumnopitys montana*, podocarpácea propia de los bosques altoandinos de Sudamérica, desde Bolivia hasta Venezuela, los microestrobilos se disponen en brotes especializados laterales (Fig. 4), mientras los macroestrobilos culminan brotes vegetativos cortos.

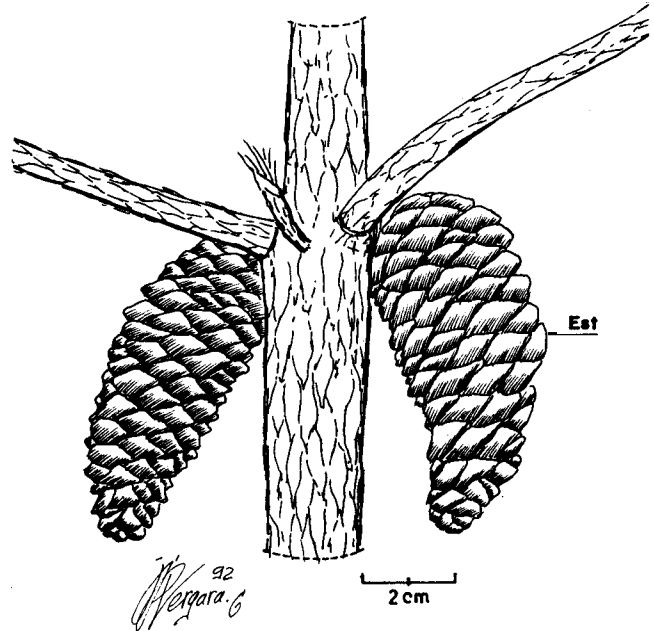


Figura 3. *Pinus patula*. En las coníferae los estrobilos son unidades sexuales; macroesporofilos y microesporofilos están en estrobilos separados. Los macroestrobilos (Maes) son homólogos a macroblastos laterales que surgen cerca a la yema terminal y los microestrobilos (Mies) a braquiblastos.

Las microesporas portadoras en su interior de los microprótalos, se desplazarán desde los microestrobilos masculinos distantes, en dirección de los macroestrobilos donde se hallan los arquegonios, con ayuda, ya no del agua, sino de otro factor ambiental ciertamente aleatorio, pero de todos modos diferente y nuevo: el viento.

En las Angiospermae, el grupo evolutivamente más avanzado de las Cormobionta, el problema de la aleatoriedad del transporte de las microesporas o granos de polen se resuelve, aunque no de modo absoluto, mediante la intervención de diversos agentes transportadores del polen y merced a la consiguiente adecuación arquitectural y funcional de los esporofilos y otros filomas comprendidos en la reproducción gonóntica o sexual.

Tales transformaciones están dirigidas a asegurar el óptimo acoplamiento y congruencia entre el agente transportador y la organización o ensamblaje de los filomas en los estrobilos, que aquí, en las Angiospermae, se denominan flores (Figs. 5 y 6).

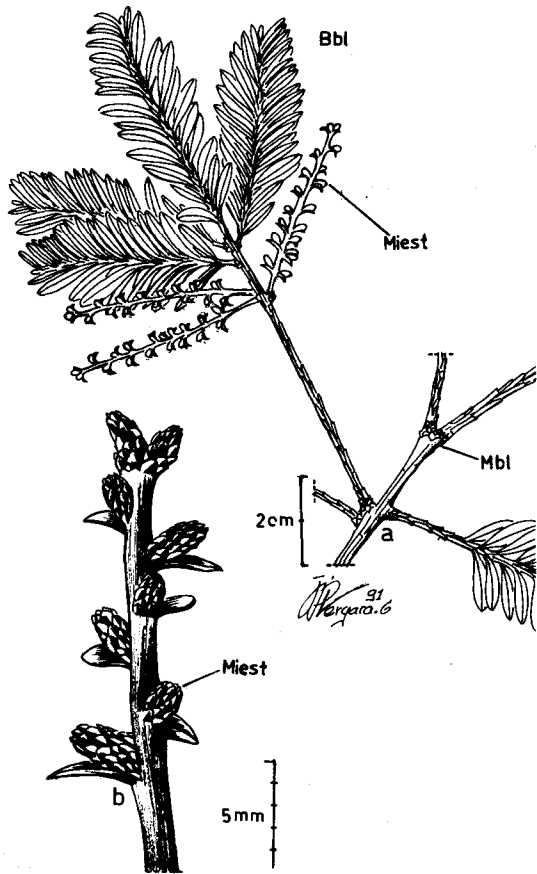


Figura 4. *Prumnopitis montana*. Sistema de ramificación, macroblastos (Mbl) y braquiblastos (Mbl). Las ramificaciones especializadas que llevan los microestróbilos (Miest) son homólogas a braquiblastos. b, Detalle de un braquiblasto fértil.

Los agentes transportadores o polinizadores son el viento, los insectos, las aves, los murciélagos y por regresión evolutiva, curiosamente, otra vez el agua.

La aparición de la unidad funcional de crecimiento y floración de las Angiospermae y su evolución

La aparición de la flor en el proceso de evolución de las Cormobionta fue decisiva en la conquista definitiva del medio seco por este grupo de plantas; en cuanto que de ese momento en adelante la reproducción sexual pudo ocurrir con altas probabilidades de éxito en el medio seco.

Por otra parte, existe amplio consenso, desde la publicación de los trabajos de Müller (1877) y de Saporta (1877), entre otros investigadores, acerca del papel decisivo de los insectos, tanto en la aparición de la flor como en su evolución posterior.

La flor, órgano de crecimiento limitado, altamente especializado en la reproducción sexual, senescente y perecedero, se integró, en un momento dado de la evolución, con la zona de innovación subyacente, de organización abierta y crecimiento indefinido, como se expuso anteriormente (Mora, 1987) y conformó una unidad funcional de crecimiento y floración.

Del ensamblaje de tales unidades resulta el cuerpo aéreo de los espermatófitos, cualquiera que sea su bioforma. Cada unidad consta de una zona de innovación y de una zona perecedera la cual estuvo inicialmente conformada por una sola flor y luego, a medida que avanzó el proceso de evolución, por varias flores. En el trabajo citado denominé a la primera, infraestructura vegetativa o hipotagma, y a la segunda, homogéneamente fértil, antotagma. Hagemann (1990), quien ha utilizado exitosamente estos conceptos en la interpretación de la arquitectura y dinámica del crecimiento de plantas de la zona templada, prefiere denominar "trofotagma" a la zona vegetativa y mantiene el nombre de "antotagma" para la zona perecedera. Según Hagemann (op. cit), de esta manera se evitaría confusión con el concepto de "Unterbau" o infraestructura, en el sentido de Troll (1950, 1964) y Weberling (1981).

De las variaciones en la posición, en la extensión y en la dinámica del crecimiento del antotagma y del hipotagma depende la gran diversidad de configuraciones arquitectónicas reales de las unidades funcionales, lo cual a la vez influye en la forma de las plantas totales. De acuerdo con lo expuesto en trabajo anterior (Mora, 1987), tales configuraciones arquitectónicas reales se enmarcan en los patrones o modelos funcionales siguientes: Holo-

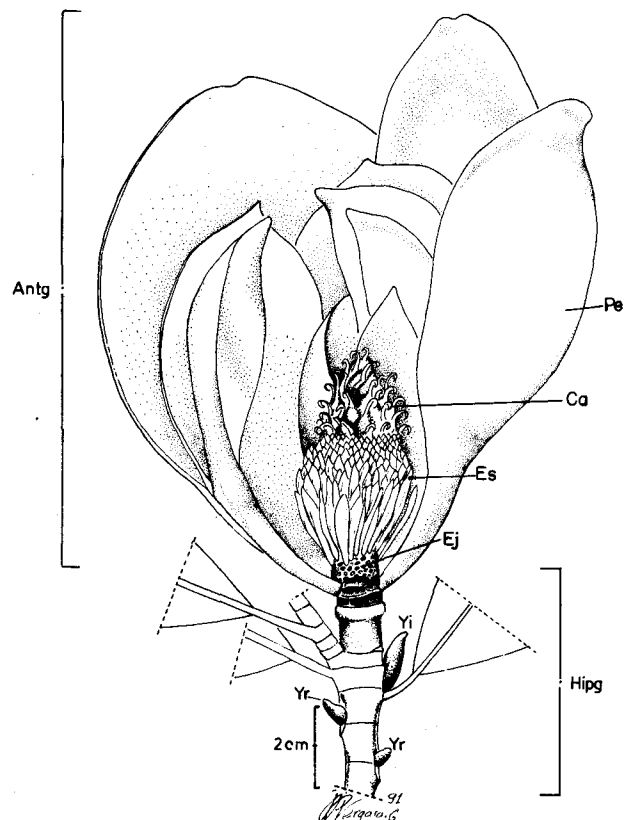


Figura 5. *Magnolia grandiflora*. El estróbil o flor es bisexual como en *Selaginella*. Microesporofilos o estambres (Es), Macroesporofilos o carpelos (Ca). El perianto (Pe) que rodea a los esporofilos es el órgano de atracción del nuevo agente polinizador: los insectos. Obsérvese el eje alargado de la flor (Ej) y el hipotagma (Hípg) que lleva las yemas de renovación o innovación (Yi) y las yemas de reposo (Yr), y que está situado por debajo de la flor o antotagma. En conjunto constituyen lo que aquí se denomina la unidad funcional de crecimiento y floración.

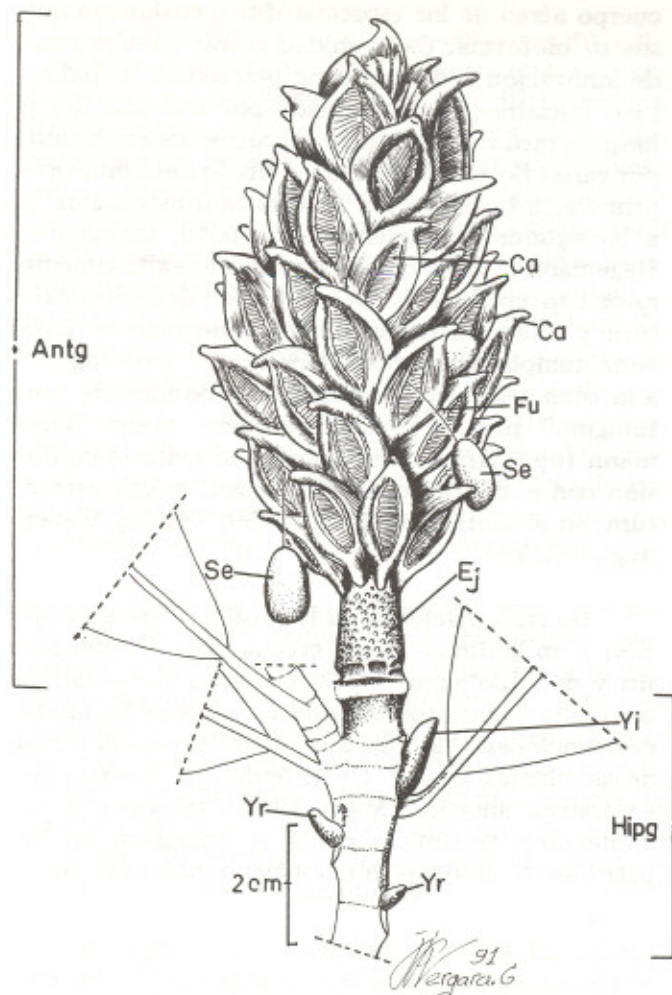


Figura 6. *Magnolia grandiflora*. Antotagma (Antg) en estado de fruto. Los carpelos (Ca) se han abierto para dejar escapar la semilla (Se). Algunas penden todavía del funículo (Fu). Hipotagma (Hipp), yema de innovación (Yi); yema en reposo (Yr).

caulos, antocaulos, antoblasto, antocladio y antocladioide. Los sistemas denominados pseudantos, en el sentido de Troll (1928), Froebe y Ulrich (1978), y Classen (1984), de acuerdo con mi interpretación, surgieron a través de la especialización de los antoblastos.

En la Figura 7, se representan esquemáticamente los modelos mencionados y se indican sus posibles interrelaciones evolutivas.

Los holocaulos

Los holocaulos son el modelo más primitivo de ensamblaje de las unidades funcionales. Su patrón general de ramificación es la panícula con paracladios de las modalidades siguientes: a) Paracladios completamente vegetativos o estériles; en cuanto no llevan flores por atrofia 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, los cuales configuran la región distal apical o antotagma. Los paracla-

dios 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 presentan carácter frondoso, mientras los de antotagma, totalmente fértiles son bracteosos o pueden faltar por completo.

En conjunto los holocaulos son sistemas con amplia capacidad de innovación, policárpicos, perennes y autótrofos (Figs. 7b, c, d, e, h, 8). Pueden ser monotéclicos y politélicos en el sentido de Troll (1950).

Los antocaulos

En los antocaulos el meristema apical, luego de formar hojas normales o nomofilos y una serie de paracladios totalmente fértiles y homogéneos, los parantoblastos, recobra el carácter vegetativo y continúa indefinidamente el desarrollo del brote. Ha ocurrido el fenómeno de la proliferación en el sentido de Troll (1964). Tras la proliferación se forma únicamente una serie de nomofilos y luego, series de nomofilos con sus respectivos parantoblastos axilares (Figs. 7g, 10). Los nomofilos presentan siempre carácter frondoso.

La innovación de los antocaulos tiene lugar, por regla general, mediante la proliferación del meristema terminal del eje principal, que da lugar a la



Figura 8. *Clusia minor*. Holocaulo. Las unidades funcionales se disponen en forma de un tirso. Cada unidad funcional, inclusive aquella que culmina el eje principal, consta de hipotagma y antotagma. Las antotagmas tienen la forma de dicasios. Los brotes de renovación se indican con flechas.

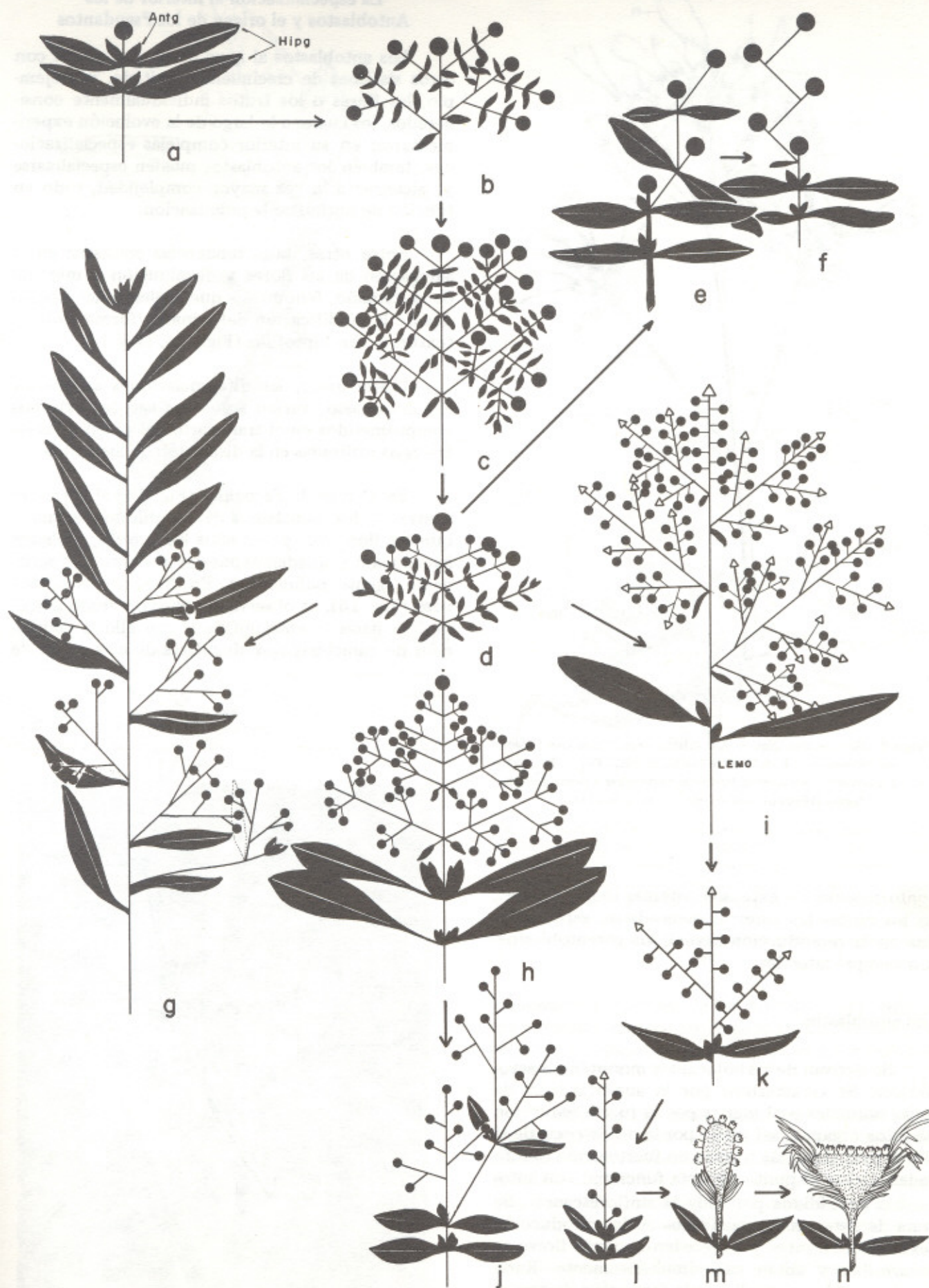


Figura 7. Los modelos de las Angiospermae y sus posibles relaciones evolutivas; unidad funcional de crecimiento y floración de las Angiospermae, a: Antg. antotagma; Hippg. hipotagma; Evolución de los holocaulos, b, c, d; antocladioide, e; antoblasto monotético, f; antoblasto politélico, panículo, i; antocladioide, j; antoblasto bótrico, k; ejemplo de especialización de antoblastos en pseudantos, l; capítulos de las Compositae.



Figura 9. *Macrocarpea glabra*. Antoblasto monotélico con paracladios, sin hipotagmas. Forofilos de los paracladios $Pc_1 - Pc_2$ foliosos. La innovación acrotónica basipetal tiene lugar a partir del hipotagma (Hippg) del antoblasto flor terminal (Ft).

conformación de extensos sistemas monopodiales, en los cuales los sistemas percederos, especializados en la reproducción sexual, los parantoblastos, son siempre laterales.

Los antoblastos

Se derivan de los holocaulos monotélicos acrotónicos. Se caracterizan por la ausencia total de hojas normales o al menos por la fuerte reducción de estos órganos, así como por la persistencia de la flor terminal, en las formas no fuertemente ramificadas. Desde el punto de vista funcional, son antotagmas extendidos por toda la sinflorescencia. Se trata de sistemas especializados en la reproducción sexual, senescentes y percederos, cuyas flores se desarrollan y abren casi simultáneamente. Raramente proliferan, mediante la formación de propágulos, por ejemplo, en algunas Gramineae, Cyperaceae y Amaryllidaceae, (Figs. 7h, f, 9). Por truncación y disyunción de los holocaulos monotélicos pueden surgir antoblastos politélicos (Fig. 7i).

La especialización al interior de los Antoblastos y el origen de los Pseudantos

Los antoblastos al igual de lo que ocurre con otros sistemas de crecimiento limitado, por ejemplo, las flores o los frutos individualmente considerados, los cuales a lo largo de la evolución experimentaron en su interior complejas especializaciones, también los antoblastos pueden especializarse y, alcanzar a la vez mayor complejidad, todo en función de optimizar la polinización.

Entre otras, tales tendencias consisten en la agregación de las flores y disminución al máximo de su tamaño, fenómenos que suelen ir acompañados de la modificación del tamaño, forma, color y textura de los hipsófilos (Figs. 7n, 12 y 13).

Desde luego, las diferenciaciones al interior del antoblasto, varían según los agentes externos comprometidos en el transporte del polen o las estrategias utilizadas en la dispersión de los frutos.

En el caso de *Paspalum* (Fig. 14) el eje dorsiventral de los paracladios del antoblasto determina que los flósculos, y con ellos las anteras, cuelguen hacia abajo y queden expuestas al viento que actúa como agente polinizador. En *Rhynchospora nervosa* (Fig. 15), se observa la regresión desde la anemofilia hacia la entomofilia y con ello la reaparición de características singulares de este modo de



Figura 10. *Phoradendron cf. lindenii*. Antocaulo. El meristema del brote principal permanece abierto. La innovación tiene lugar a partir del meristema del eje principal y de los meristemas terminales de los brotes laterales los cuales repiten la arquitectura del brote principal. Pan_1 Pan_2 Pan_3 parantoblastos.



Figura 11. *Acnistus arborescens*. Antocaulo. La innovación ocurre a partir del meristema del eje principal. La proliferación invierte la posición relativa de los dos sectores de la unidad funcional: hipotagma y antotagma. Los parantoblastos (Pan) corresponden a braquistoblastos supremamente cortos de cuyos ejes brotan conjuntos de flores precedidos de bractéolas persistentes. Los parantoblastos se desarrollan acropetalmente, después de haberse desprendido el forofilo respectivo.



Figura 12. *Tillandsia* sp. Los dos sectores de la unidad funcional aparecen nítidamente diferenciados. El hipotagma está conformado por nomófilos dispuestos en roseta. El escapo levanta el antotagma y lo coloca a la vista de los polinizadores.

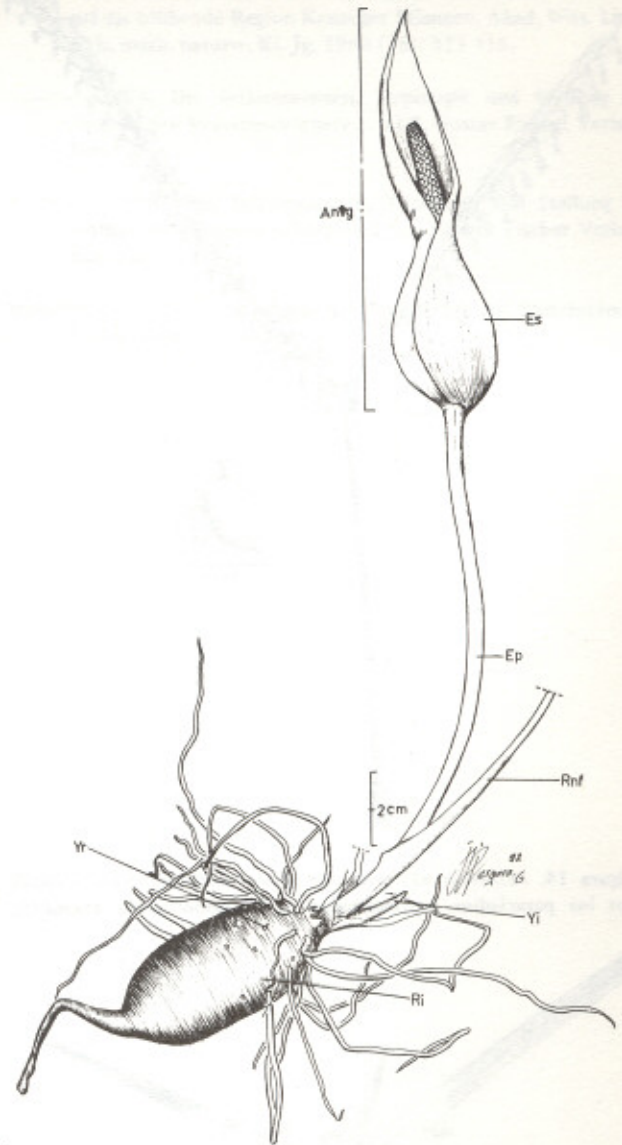


Figura 13. *Anthurium* sp. Solamente las flores masculinas del antotagma (Antg), permanecen visibles. El color amarillo de las anteras contrasta con el blanco de la espata (Es) que envuelve el antotagma y oculta las flores femeninas basales. El escapo (Ep) separa el antotagma del hipotagma. En la axila de uno de los nomófilos se encuentra la yema de innovación (Yi). En el rizoma (Ri) se encuentran yemas de reposo (Re) o preventivas. Restos nomófilos (Rnf).

polinización. La base de los hipsofilos que rodean las espículas aparece en color blanco, a manera de un pseudoperigonio, capaz de atraer a los insectos polinizadores.

En general, las diferenciaciones al interior del antoblasto estimulan la visita de los polinizadores, trátense de aves, insectos o murciélagos. Como resultado de estas diferenciaciones surgen los pseudantos, o sea inflorescencias que concuerdan en su apariencia y en sus funciones con flores individuales.

La innovación de los brotes floríferos o unidades funcionales que terminan en antoblastos tiene lugar a partir de las yemas de renuevo del hipotagma, situadas inmediatamente por debajo del antoblasto o del pseudanto (Figs. 7h, e, n). Mientras los antoblastos (o los pseudantos) florecen, las yemas

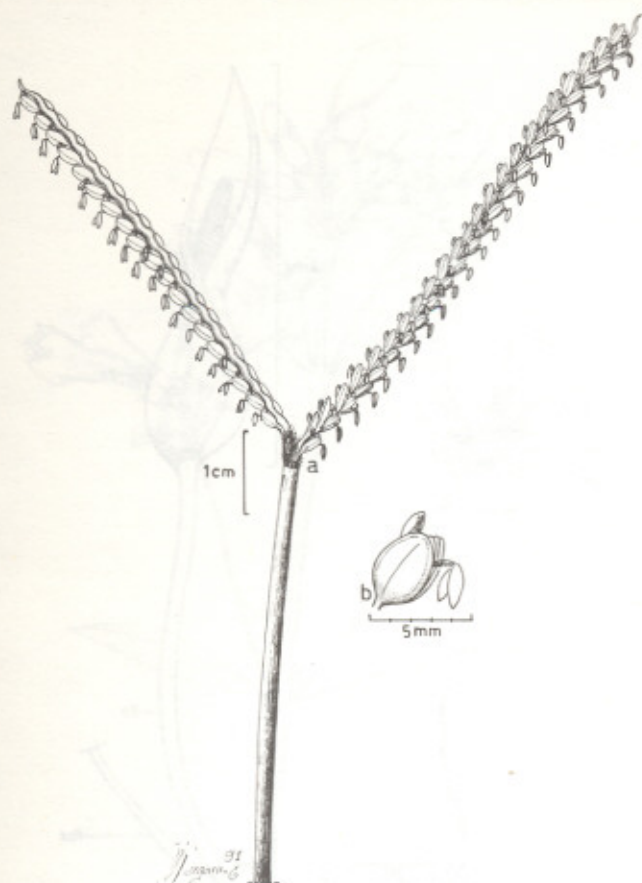


Figura 14. *Paspalum* aff. *macrophyllum*. Antotagma conformado por los paracladios especializados en la polinización anemófila.

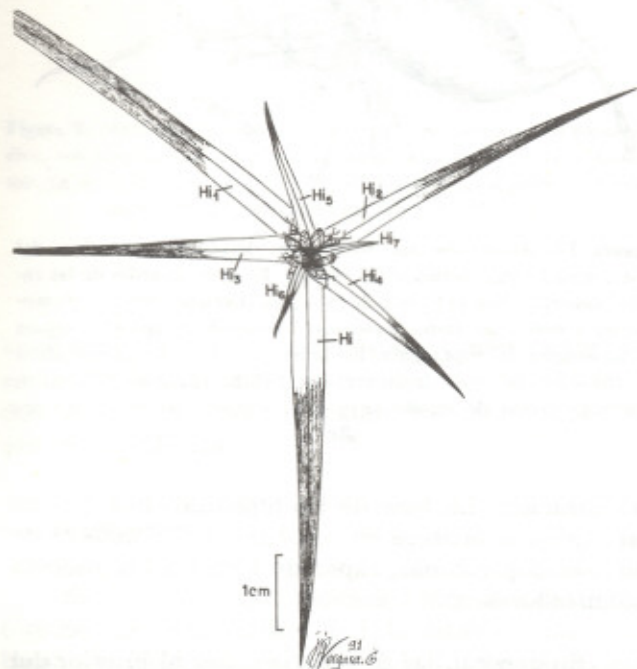


Figura 15. *Rhynchospora nervosa*. Pseudanto. Hi_1 , Hi_2 , Hi_3 , Hi_7 , hipsofilos cuyas zonas proximales están desprovistas de clorofila y aparecen de color blanco.

de innovación permanecen en reposo. En los bosques andinos, tan pronto llegan las lluvias y ocurre la dispersión de las semillas y la desaparición del antoblasto, comienza el desarrollo y crecimiento de las yemas de renuevo, generalmente en sentido basipetal. De modo que el hipotagma de las unidades funcionales que culminan en antoblastos se

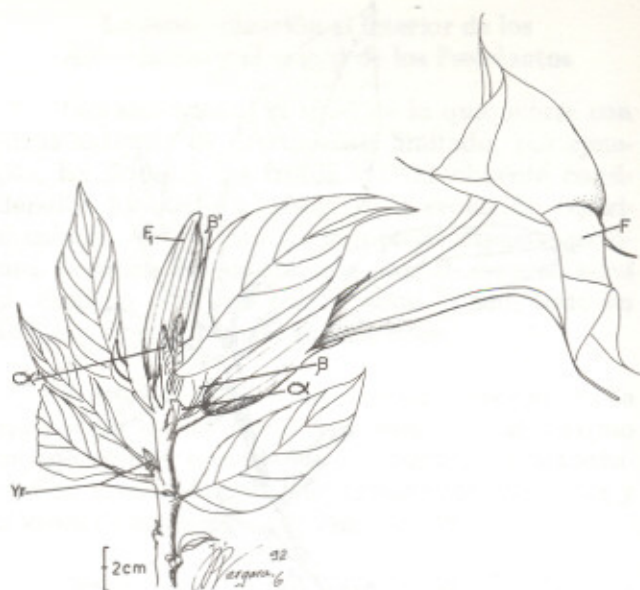


Figura 16. *Brugmansia arborea*. Antocladio. Las flores terminales (F y F_1) culminan en brotes de diferente grado de ramificación, que se desarrollan siléptica e iterativamente, como es la regla en los antocladios y antocladioides A, B bractéolas de primer orden; A' y B' , bractéolas de segundo orden. Yemas de reposo (Yr).

comporta como sistemas catalépticos en el sentido de Müller-Doblies, & Weberling (1984).

En otros casos, sin embargo, puede ocurrir todo lo contrario; las yemas de innovación brotan y crecen antes de que el antoblasto haya completado su desarrollo. De esta manera, surgen sistemas silépticos-iterativos (Fig. 7j), los cuales Mora (1987) ha denominado antocladioides para diferenciarlos de aquellos sistemas simpodiales también siléptico-iterativos que suelen ocurrir en holocaulos acrotónicos, cuyo antotagma está reducido a la flor terminal (Figs. 7e, 16) y que coinciden con los sistemas simpodiales que Troll (1969) denominara Antocladios (Fig. 7e).

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos al señor Juan Pablo Vergara, quien elaboró con gran pericia la mayoría de los dibujos que ilustran este artículo.

Bibliografía

- Classen, R. 1984. Untersuchungen zur Struktur und Phylogenie von Pseudanthien unter besonderer Berücksichtigung ihrer Analogie zu zoophilen Einzelblüten. Dissertation. Math. Nat. Fakultät R.W. Tech. Hochschule Aachen.
- Darwing, C.H. 1859. The origin of Species by means of Natural Selection. London.
- Froebe, H., & G. Ulrich 1978. Pseudanthien bei Umbelliferen. Beitr. Biol. Pfl. 54: 175-206.
- Hagemann, W. 1990. Comparative Morphology of acrogenous branch Systems and phylogenetic considerations. II Angiosperms. Acta Biotheorica 38: 207-242.

- Mora-Osejo, L.E., 1987. Estudios Morfológicos, Autoecológicos y Sistemáticos en Angiospermas. Acad. Colomb. Cienc. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 1. Bogotá.
- Müller-Doblies, D. & F. Weberling 1984. Über Prolepsis und verwandte Begriffe. Beitr. Biol. Pflanzen 59: 121-144.
- Müller, H. 1877. Über den Ursprung der Blumen, Kosmos, Zeitschrift für einheitliche Weltanschauung 1: 100-114.
- Saporta, G. 1877. Citado por Takhtajan (1959).
- Takhtajan, A. 1959. Die Evolution der Angiospermen VEB. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Troll, W. 1928. Organization und Gestalt im Bereich Blüte. Berlin.
- 1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region Krautiger Pflanzen. Akad. Wiss. Litt, Abh. math. naturw. Kl. Jg. 1950 (15): 377-415.
- 1964. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung in Aufbau den Vegetationskörpers 1. VEB. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- . 1969. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung in Aufbau des Vegeationskörpers 2 (1). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- Weberlin, F. 1981. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Ulmer Verlag. Stuttgart.