UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA

# ESTUDIO MORFOLOGICO COMPARATIVO DE LAS INFLORESCENCIAS DE DOS ESPECIES DE ARACEAE: *Anthurium denudatum* Engler y *Philodendron radiatum* Schott

TESIS DE GRADO

María Eugenia Barahona Carvajal

1977

ESTUDIO MORFOLOGICO COMPARATIVO DE LAS INFLORESCENCIAS DE DOS ESPECIES DE ARACEAE: (Anthurium denudatum Engler Y Philodendron radiatum Schott)

TESIS:

Presentada en la
Escuela de Biología

APROBADA:

Eugenia Ma. Flores V., Ph.D. — Directora de Investigación

Jorge Jiménez Jiménez, Ph.D. — Miembro Tribunal

Rafael L. Rodríguez C. Ph.D. — Miembro Tribunal

José A. Saenz Reneuld, M.Sc. — Miembro Tribunal

Ma. Isabel Morales Z. M.Sc. — Miembro Tribunal

Maryssia Nassar C. Lic. — Miembro Tribunal

## DEDICATORIA

A mi madre

A mi esposo

A mis hijos

## AGRADECIMIENTO

Agradezco a la Dra. Eugenia Flores V., Directora de esta investigación, sus valiosas enseñanzas, su apoyo desinteresado y en general la amplia colaboración que me brindó durante el transcurso de este estudio. Al Dr. Rafael Lucas Rodríguez por la colecta de algunas de las muestras así como sus valiosos consejos; a los profesores Jorge Jiménez J., José Alberto Sáenz R., Maryssia Nassar de Cortez y María Isabel Morales Z., miembros del tribunal de esta tesis por sus voces de aliento y por sus muy sabios consejos. Al Dr. K. Kozuka su colaboración en la toma de las fotografías de las láminas y a la Profesora Doris Fernández de Gorini por su cooperación en la recolección de especímenes.

INDICE


| | Página |
|---|---|
| 1. Introducción..... | 1 |
| 2. Revisión de Literatura..... | 3 |
| 2-1 Descripción general de la familia Araceae..... | 3 |
| 2-2-a. Clasificación en tribus..... | 5 |
| 2-3-a. Estructura floral de la subfamilia Pothoideae (Anthurium) ..... | 7 |
| 2-3-b. Estructura floral de la subfamilia Philodendroideae (Philodendron)..... | 8 |
| 3. Materiales y Métodos..... | 12 |
| 4. Resultados..... | 15 |
| 4-1 Descripción general de Philodendron radiatum Schott..... | 15 |
| 4-2 Descripción general de Anthurium denudatum Engler..... | 33 |
| 5. Discusión..... | 52 |
| 6. Resumen..... | 60 |
| 7. Bibliografía..... | 61 |

# INTRODUCCION

La presente investigación es una contribución al conocimiento de la morfología de las inflorescencias y flores de dos especies tropicales de la familia Araceae: Anthurium denudatun Engler (Subfamilia Pothoideae) y Philodendron radiatum Schott (Subfamilia Philodendroideae). La observación de varios estados de desarrollo de las inflorescencias, la antotaxia de flores e inflorescencias, la estructura de la flor, la condición determinada o indeterminada de la inflorescencia y los cambios ontogenéticos que determinan el engrosamiento del raquis y el pseudohundimiento de las flores en el mismo son los aspectos principales considerados en este trabajo.

Convencionalmente la inflorescencia se define como un arreglo de flores sobre un eje floral o raquis. Hasta el presente la evolución y clasificación de las inflorescencias ha sido bastante artificial ya que no se basa en observaciones científicas sino en criterios y patrones establecidos a priori (Link, 1809; Roeper, 1826; Rickett, 1944). Troll (1964) enfatizó el método tradicional de tratamiento y estableció dos categorías con base en el carácter determinado o indeterminado de la inflorescencia. El espádice de las aráceas se interpreta como una espiga de crecimiento indeterminado (Troll, 1964), simple o compuesto, de raquis más o menos carnoso, con flores bi o unisexuales, rodeado de una espata.

Las inflorescencias de Anthurium y Philodendron, en general, muestran una flor terminal. En este estudio se trata de explicar la posición de las flores en el raquis así como su pseudohundimiento en el mismo. Pocos botánicos modernos han realizado investigaciones morfológicas en esta familia (Eyde et al, 1967); esto es sorprendente porque la familia es de amplia distribución y cuenta con muchas especies ornamentales. Esta investigación tiene un carácter básico y general sobre la estructura de las inflorescencias y servirá de punto de partida a estudios comparativos posteriores entre los géneros de esta familia.

## 2. REVISION DE LITERATURA

### 2-1. Descripción general de la familia Araceae:

Araceae es una numerosa familia de monocotiledóneas trepadoras epífitas o terrestres constituídas principalmente de especies tropicales. Algunas especies son de valor económico ya que sus frutos son comestibles y sus inflorescencias se emplean con propósitos ornamentales. El rizoma es alargado o tubular con raíces adventicias mientras que las formas terrestres tienen raíces tuberosas. En algunas plantas trepadoras el tallo principal puede ramificarse. Las hojas son simples o compuestas, brillantes y glabras, rara vez pubescentes, y de nervadura reticulada, similar a la de las dicotiledóneas. El margen de la lámina foliar o de los folíolos es entero aunque en algunos géneros (p.ej. Philodendron) es dentado. En Monstera sp las hojas son fenestradas. Comúnmente las hojas se disponen en forma opuesta o alterna sobre el tallo.

La inflorescencia es un espádice rodeado de una espata. El pedúnculo es simple y ocupa una posición terminal o axilar. El espádice muestra un raquis más o menos carnoso que porta flores bisexuales, unisexuales o estériles según la especie (Lawrence, 1951; Cronquist, 1968; Hutchinson, 1959).

Las flores de las aráceas son pequeñas o diminutas, de olor desagradable, unisexuales o bisexuales; las flores estaminadas se agrupan en el extremo distal del espádice y las pistiladas en el extremo proximal del mismo. Las flores bisexuales presentan un perianto que consta de 4 a 6 piezas florales libres; éstas pueden fusionarse formando una copa; las flores unisexuales son desnudas. Los estambres, en número de 2, 4 u 8, son opuestos a las piezas florales del perianto y pueden ser libres o fusionadas. Las anteras se abren por medio de poros. Algunas veces hay estaminoides presentes entre las flores pistiladas o debajo de las estaminadas.

El gineceo está formado por 2 ó 3 carpelos, tiene uno o muchos lóculos, es súpero o ínfero según la especie y puede encontrarse sumergido en el espádice. El estilo es variable en forma y puede estar ausente. Los rudimentos seminales pueden ocupar posición axial, basal, parietal o suspendida. El fruto es una baya coriácea, a veces comestible que se rompe (Eyde, et al., 1967). Tiene una o muchas semillas, la mayoría con bastante endosperma (Schott, 1858; Standley, 1929, 1937, 1944).

La presencia de mucílago en el ovario de las aráceas es una característica común y proviene del rompimiento de glándulas del

estigma (Lawrence, 1951; Hutchinson, 1959). Las flores pueden ser polinizadas por medio del agua, el viento o los animales. En general la polinización es anómala ya que se efectúa mediante la acción de insectos atraídos por sustancias que secreta la inflorescencia y que les sirven de alimento; sin embargo, se cree que la mayor parte de la polinización debe ser realizada por el viento, en especial en aquellas flores desnudas (Stebbins, 1974). Si se muerde un trozo de hoja, los cristales que están en la misma penetran la lengua causando hinchazón, irritación y dolor. Estos cristales, de amplia distribución en la planta, se encuentran en forma de ráfides o drusas. En su mayoría, las aráceas son plantas tropicales o subtropicales que habitan en el suelo de los bosques; se encuentran en casi todas las zonas cálidas de América. En Costa Rica son de amplia distribución, en especial en las regiones húmedas. Son terrestres o epífitas, las últimas forman un gran porcentaje de las plantas que están sobre los árboles de regiones húmedas y rivalizan en abundancia con las bromeliáceas (Eyde et al. 1967).

2-2-a. Clasificación en Tribus:

Hutchinson (1969) divide la familia en tribus y géneros basándose en las siguientes premisas: a) la familia es de origen monofilético; b) todas las aráceas tienen una especie de hoja llamada espata que envuelve la inflorescencia; ésta es muy poco desarrollada en las aráceas primitivas y se alarga y ensancha conforme avanza su estado

evolutivo; c) las flores más primitivas son bisexuales con perianto; d) las aráceas más avanzadas tienen flores unisexuales y una espata más vistosa y de mayor tamaño.

Las tribus propuestas por Hutchinson son 18, a saber: Acorae, Orontieae, Spathiphylleae, Anthurieae, Dracontieae, Lasieae, Pothoeae, Calleae, Monstereae, Stylochitoneae, Richardiaeae, Die - ffenbachieae, Colocasieae, Philodendreae, Spathicarpeae, Pistieae, Pythonieae, Arae. Estas tribus están agrupadas en dos series de 9 tribus cada una: Serie I: flores bisexuales; espádice fértil y hojas simples en su mayoría. Serie II: Flores unisexuales, monoicas, rara vez bisexuales, perianto ausente o representado por un anillo.

A la Serie I pertenece la tribu Anthurieae con un género, Anthurium. A la Serie II pertenece la tribu Philodendreae con 7 géneros entre ellos Philodendron (Hutchinson, 1959).

Schott (1858) y Engler (1884) fueron los primeros investigadores en describir las flores de este grupo; sin embargo, no informaron sobre el patrón vascular. En el siglo XVIII sólo van Tieghem (1867) realizó trabajos sobre la vasculatura de las flores y describió el arreglo en grupos de algunas flores pistiladas de esta familia. Más tarde, en 1907, este autor ofrece una interpretación de los estambres de Aglaonema. En 1939, Saunders hace un breve comentario sobre la estructura de la flor, interpretándola según su desafortunada teoría del polimorfismo carpelar.

Al presente, el único trabajo que se encontró sobre anatomía floral de las aráceas es el de Eyde et al. (1967), quienes efectuaron un estudio preliminar sobre las flores de 23 especies (6 subfamilias). Estos autores concentraron su estudio en la vasculatura floral y le concedieron importancia filogenética. La estructura floral es muy variada y no permite unificar la familia (Eyde et al., 1967). El espádice porta flores típicamente bisexuales en algunos géneros y unisexuales en otros; esta diferencia, junto con la presencia o ausencia de perianto, tiene importancia en el tratamiento sistemático de la familia (Engler, 1879; Hutchinson, 1959). A su vez, Eyde, et al. (1967) indican que los tépalos y los estambres están fusionados; en algunos géneros cuando las piezas florales están separadas cada una tiene al menos un haz vascular.

Recientemente Bloch (1946), Sinnott y Bloch (1946) y Rao (1954) han estudiado algunos aspectos anatómicos de las tricoesclereidas de Monstera y Scindapsus. Nicholson (1960b) estudió la frecuencia y distribución de tricoesclereidas utilizando hojas, pecíolos y tallos de varios géneros. En apariencia, el tipo y frecuencia de las esclereidas puede tener valor sistemático.

2.3.a. Estructura floral de la subfamilia Pothoideae (Anthurium)

Las flores son bisexuales y con tépalos; algunas especies presentan los tépalos unidos como un cáliz. Tienen 8 estambres, algu-

nos abortivos, opuestos a los tépalos. El gineceo es tricarpelar, con 3 lóculos opuestos a los tépalos externos. En algunos casos pueden presentarse dos lóculos. Cada lóculo contiene un rudimento seminal; la placentación es axial. El estilo presenta un canal estilar circular cubierto con células secretoras (Eyde et al, 1967).

Algunas de las flores poseen apéndices estériles vascularizados, que podrían corresponder a brácteas vestigiales, según Eyde et al; sin embargo, Engler (1884) manifiesta que hay ausencia total de brácteas en estas flores. Pequeños tricomas aparecen en la superficie de los pétalos y del gineceo; éstos son unicelulares y bicelulares con un septo delgado. Vogel (1962) sugiere que pueden ser osmóforos. Los tejidos florales contienen idioblastos con cristales. Hay numerosas drusas y se han encontrado braquiesclereidas en los tépalos de algunas especies. Cada estambre y cada tépalo tienen un haz vascular pequeño localizado en posición media.

2.3.b. Estructura floral de la subfamilia Philodendroideae (Philodendron):

Comprende esta subfamilia 7 tribus y 17 géneros que se caracterizan por tener flores desnudas y unisexuales (Eyde et al, 1967).

La inflorescencia puede dividirse en dos partes: una distal estaminada y otra basal pistilada. Ambas partes se subdividen en una sección fértil y una estéril (Hotta, 1971). La mayoría de las flores pistiladas tienen un estaminoide en forma de mazo que se une a la base del gineceo mediante una estructura acintada y presentan 3 o 4 estambres libres. Los estaminoides y estambres fértiles tienen una histología semejante a osmóforos como se ha encontrado en otras araceas (Vogel, 1962; Esau, 1965). Las células parenquimatosas cercanas al ápice de estos apéndices tienen el citoplasma denso y las células epidérmicas papilares con paredes muy finas y una cutícula muy delgada (Eyde et al., 1967).

Las flores estaminadas se encuentran en el extremo distal del espádice y tienen 3 estambres fértiles fusionados diferentes (Nicholson, 1960). Según Hotta (1971), en la subfamilia Philodendroideae las flores estaminadas presentan varios estambres o se reducen a sólo uno, con dehiscencia linear o porosa. Estas flores pueden haber perdido el pistilo y el perianto por reducción (Hotta, 1971) y se dividen en 2 grupos: a) tipo de forma de cuerno como en Microcasia (excepto M. truncata) y b) tipo truncado como en Philodendron sp. La antera tipo de cuerno ("horned") tiene un saco polínico con un cuerno en la punta que se abre por un poro cuando el extremo del cuerno cae. El tipo truncado de antera tiene variaciones especialmente en el tamaño del filamento, puede ser muy corto o

carecer totalmente de él. La forma de los sacos polínicos varía de ovalado a glubuloso y la posición puede ser lateral o apical (Hotta, 1971).

Secciones transversales seriadas del gineceo muestran una región estigmática en la cual hay abundantes tricomas rodeando a uno o varios canales estilares seguidos por una corta región estilar que se conecta con uno o muchos lóculos, hacia el extremo proximal del órgano. En el ovario los lóculos se comunican entre sí porque los septos son incompletos en el extremo distal. Los septos se unen en la base formando el eje central (Eyde et al., 1967). El gineceo tiene muchos rudimentos seminales, que están adheridos a nivel basal y medio; la placentación es axial en la base del ovario y parietal en el extremo distal según Eyde et al., 1967).

Los tejidos carpelares y los haces vasculares de los estambres tienen muchas células con taninos (Eyde et al., 1967). Los ovarios, estambres y estaminoides muestran drusas y rafidios; estos últimos se encuentran en menor número en los estambres y la mayoría se localiza en el gineceo. El sistema vascular del gineceo es sencillo y consta de 3 haces vasculares para cada carpelo (Eyde et al., (1967).

Nicholson (1960) encontró en Philodendron erubescens que las flores pistiladas están en el extremo de la inflorescencia como lo

informan Eyde et al., (1967). Tienen de 6 a 8 carpelos con un canal estilar para cada carpelo. En cada lóculo se origina un rudimento seminal; de la placenta sale un funículo largo cubierto de tricomas secretores (Eyde et al., 1967).

## 3. MATERIALES Y METODOS

Se colectó inflorescencias de dos especies de Araceae (ver Cuadro Nº 1). Los ejemplares colectados fueron identificados por el Dr. Rafael Lucas Rodríguez y la Dra. Eugenia M. Flores de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Las tres localidades en que se colectó están a una altura alrededor de 1.200 m, pero las especies mencionadas se encuentran en casi todas las regiones de Costa Rica.

Se fijó las muestras colectadas en una solución de formalina-aceto-alcohol (FAA); y se cambió varias veces la solución para eliminar parte del mucílago que se desprende de los tejidos.

Se deshidrató las inflorescencias siguiendo el método de Johansen (1940) usando series de alcohol butílico terciario. Se infiltró con Paraplast plus de 56 -57 C de punto de fusión. Se hicieron cortes tangenciales, transversales y longitudinales de las inflorescencias en forma seriada y de 10 um de espesor, por medio de un micrótomo rotatorio Leitz.

Se tiñó los meristemas y el tejido maduro con safranina y fast green (Johansen, 1940) o mediante la técnica de Sherman

(en Conn, Darrow y Emmel, 1973). Posteriormente las láminas se montaron con Permount. De las láminas hechas se tomó fotogra - fías con un microscopio Nikon, haciendo uso de película Panatomic X. Además se efectuó dibujos de dichas láminas.

CUADRO I

RESUMEN DE LAS ESPECIES COLECTADAS Y DATOS DE COLECCION

| ESPECIE | FECHA DE COLECCION | NUMERO DE MUESTRA Y COLECTOR | LOCALIDAD |
|---|---|---|---|
| Philodendron radiatum Schott | 4-10-76 | 1B | Ciudad Universitaria Rodrigo Facio. |
| " " " | 4-10-76 | 2B | Residencial Los Colegios, Moravia. |
| " " " | 15-11-76 | 3D | Residencial Los Colegios, Moravia. |
| " " " | 5-12-76 | 4D | Ciudad Universitaria Rodrigo Facio. |
| " " " | 9-11-76 | 5B | Ciudad Universitaria, Rodrigo Facio. |
| Anthurium denudatum Engler | 1-11-76 | 10A | San Pedro de Montes de Oca. |
| " " " | 26-10-76 | 11C | San Ramón, Tres Ríos |
| " " " | 1-11-76 | 12A | San Pedro, Montes de Oca |
| " " " | 1-11-76 | 13A | San Pedro, Montes de Oca |
| " " " | 1-11-76 | 14A | San Pedro, Montes de Oca |
| " " " | 1-11-76 | 15A | San Pedro, Montes de Oca |
| " " " | 16-4-77 | 16A | San Pedro, Montes de Oca |

La letra que sigue al número de la muestra designa el nombre del colector a saber:

A: Dr. Rafael Lucas Rodríguez B: Dra. Eugenia Ma. Flores

C: Prof. Doris Fernández de Gorini D: La autora

## 4. RESULTADOS

### 4-1. Descripción general de Philodendron radiatum Schott:

Philodendron radiatum es una planta epífita o trepadora, con tallos aéreos de cortos entrenudos (Fig. 1). Es frecuente observar raíces adventicias desarrollándose en los nudos; estas raíces son contráctiles y sirven para adherirse a árboles y paredes. Las hojas son simples, grandes y de largos pecíolos; su tallo puede alcanzar hasta un metro. La lámina foliar es coriácea, de borde pinnado lobulado y nervadura reticulada. La espata que subtiende la inflorescencia es verde, suculenta, persistente, envolvente, de bordes yuxtapuestos y puede dividirse en dos partes, lámina y tubo. El espádice es carnoso, cilíndrico, sésil y está cubierto de flores unisexuales desnudas. De acuerdo con la distribución de las flores, la inflorescencia puede dividirse en una basal pistilada y una distal estaminada. La porción estaminada consta a su vez de una sección apical fértil y una sección basal estéril que limita con las flores pistiladas (Fig. 2). Las secciones no están estrictamente separadas sino que hay zonas de transición entre ellas en las cuales se observan las flores mezcladas (Fig. 3).

La inflorescencia es indeterminada o abierta según la nomenclatura de Troll (1964). La distribución de las flores en el raquis es helicoidal; en muchos puntos esta hélice se interrumpe y permite observar zonas de raquis carentes de flores (Fig. 3). Las flores es-

taminadas presentan un patrón irregular de distribución, dejando pequeños espacios libres en el raquis. Estos espacios se observan sólo al disectar la inflorescencia ya que durante el desarrollo las flores se acomodan uniformemente en el extremo distal y presentan un aspecto compacto y de continuidad en el exterior y en secciones transversales de la inflorescencia (Fig. 4). Las flores pistiladas se encuentran en la base de la inflorescencia (Fig. 2) y presentan diferencias morfológicas según su posición; las que se encuentran en la zona basal son más globulosas y grandes que aquellas que se encuentran en zona de transición, alternando con las flores estaminadas estériles (Fig. 3, 5 y 6). Las flores pistiladas del área de transición, a su vez, muestran un estilo más angosto y un estigma de lóbulos más conspicuos que los de la parte basal (Fig. 3). Algunas flores se fusionan entre sí tanto en el área de transición como en la base (Fig. 3 y 5). En secciones microscópicas se observa que el raquis del espádice tiene numerosos canales aéreos que forman un parénquima lagunar en la zona medular del mismo (Fig. 7). Numerosos idioblastos que contienen drusas, ráfides o sustancias de naturaleza fenólica se encuentran distribuídos a lo largo del eje (Fig. 7). El patrón vascular del raquis es una atactostela como corresponde a una monocotiledónea clásica; los haces vasculares son colaterales, a veces anfivasales y parecen asociados con células que contienen sustancias fenólicas. Estas células se encuentran próximas al floema.

Fig. 1.
Fotografía de Philodendrun radiatum Schott



Fig. 2. Diagrama de las zonas que se observan en la inflorescencia de Philodendron radiatum Schott 1. zona de flores estaminadas fértiles; 2, zona de flores estaminadas estériles; 3, zona de transición entre flores estaminadas y pistiladas; 4, zona de flores pistiladas; 5, restos de la espata que fue separada.

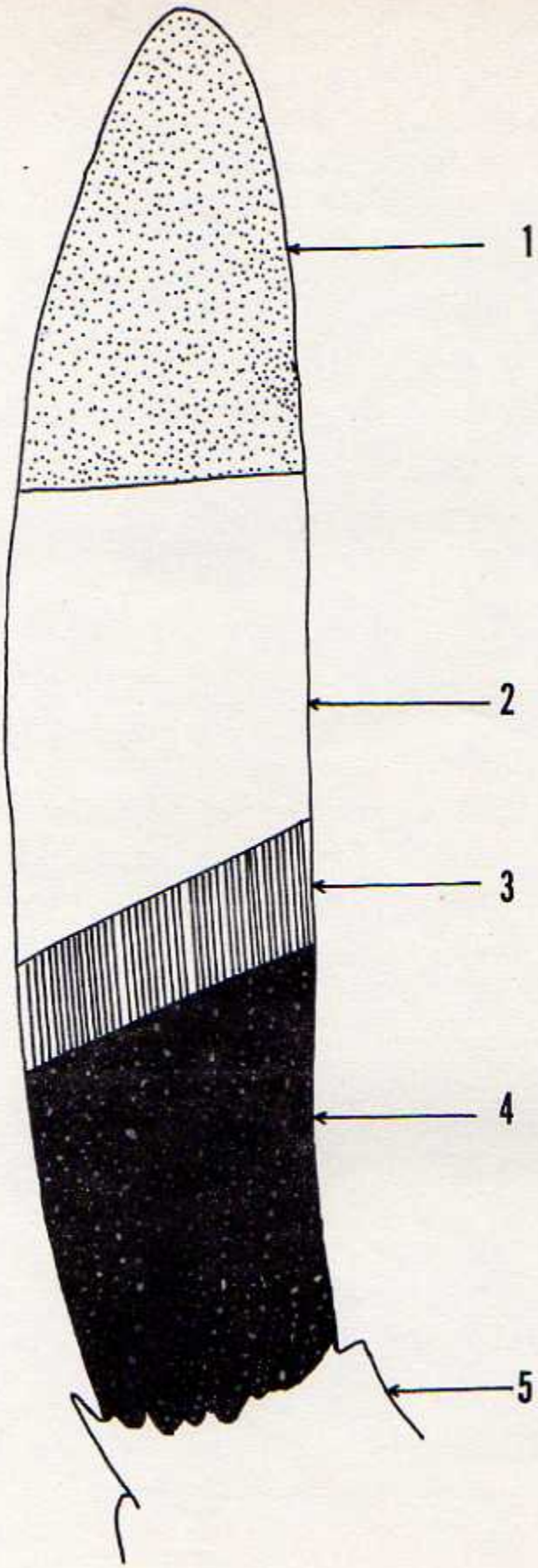
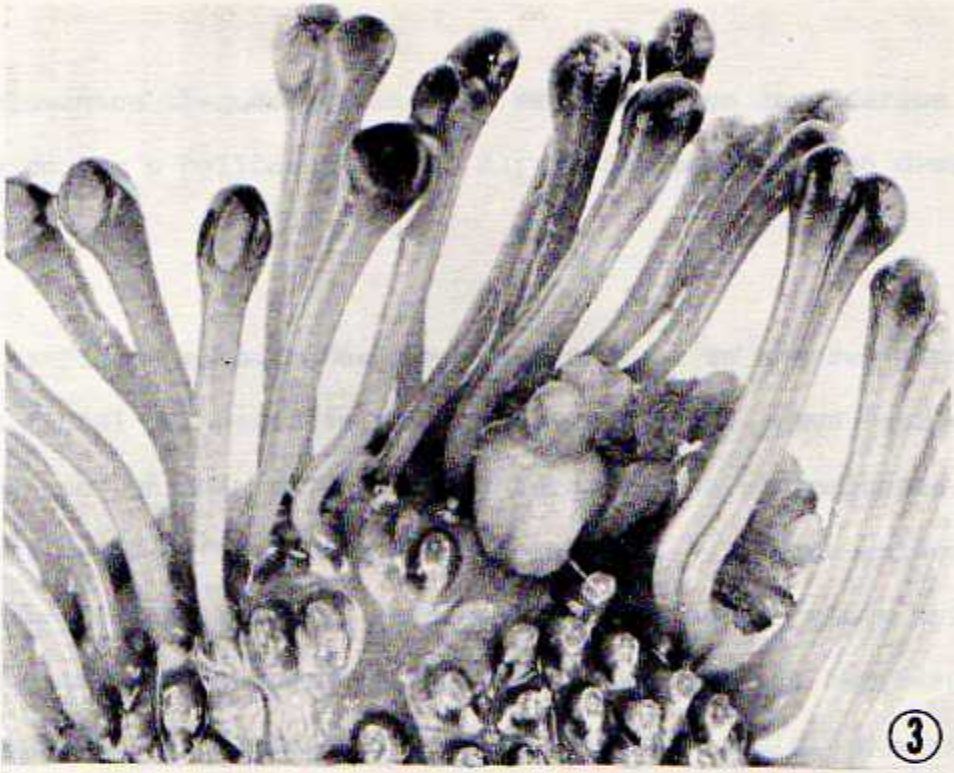
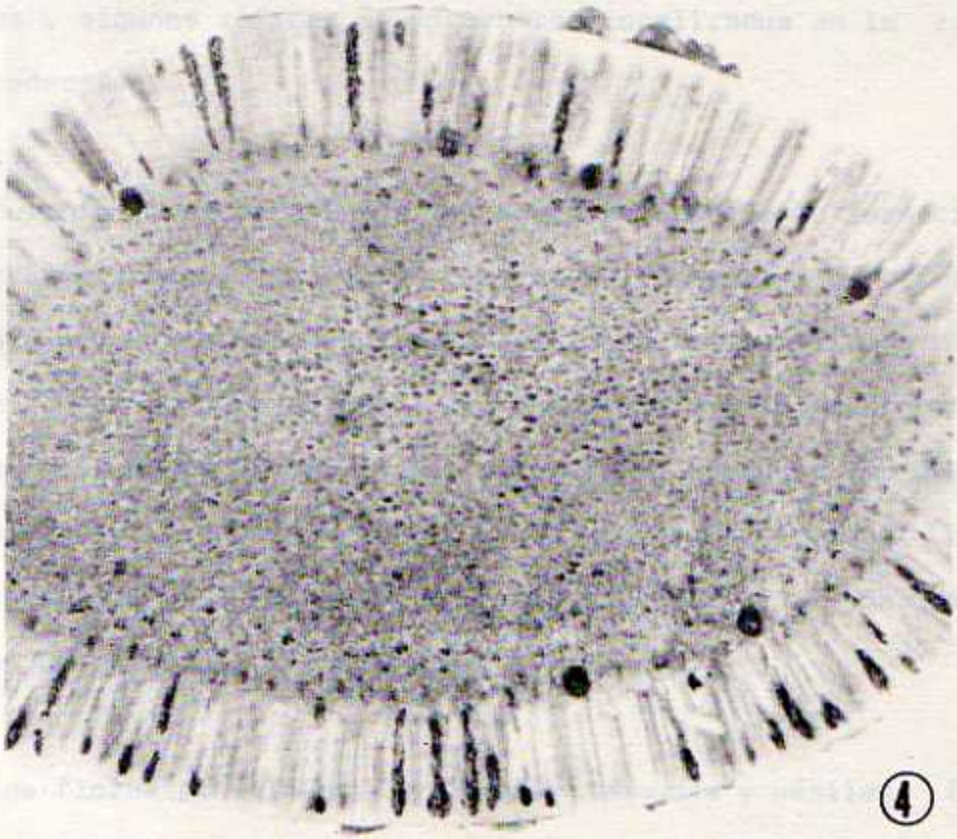

1
2
3
4
5

Fig. 3. Vista macroscópica de una sección de la inflorescencia de Philodendron radiatum mostrando flores pistiladas y estaminadas en la zona de transición. El patrón de distribución de las flores es irregular.

Fig. 4. Vista macroscópica de la zona de flores estaminadas fértiles (sección transversal) en la inflorescencia de Philodendron radiatum.



③



④

Los elementos traqueales muestran espesamientos secundarios de forma anular o helicoidal (Fig. 8); el floema está bien desarrollado.

Las flores estaminadas son desnudas y no se observó ninguna pieza floral del perianto reducida a vestigial. Cada flor está formada por un solo estambre de antera carnosa y prominente en el cual no se diferencia un filamento (Fig. 4). Cada antera tiene 4 microsporangios, una zona amplia de conectivo y una epidermis que contiene sustancias fenólicas (Fig. 9). El haz vascular del estambre es colateral y corre en posición media. Numerosas drusas y algunos ráfides se encuentran localizados en la zona del conectivo.

Durante el desarrollo de la antera se observa la formación de 4 microsporangios. La región central del conectivo se diferencia antes que los microsporangios. Divisiones de las células hipodérmicas (3 o 4 en cada extremo) dan origen al tejido esporógeno. Luego, divisiones sucesivas del arquesporio producen las células parietales y un tapete secretor de células uninucleadas. Los microsporocitos se desarrollan en forma acrópeta; en la madurez los granos de polen son trinucleados.

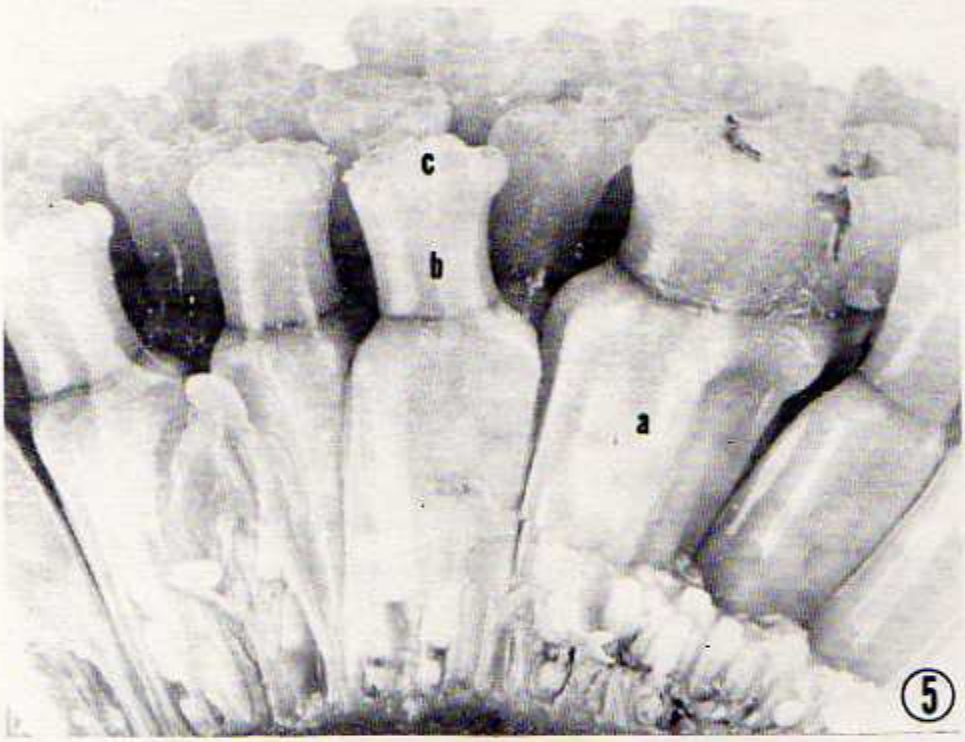
Las flores pistiladas son también desnudas y sésiles. El ovario es grande, carnoso y en la pared de los lóculos se observan nu

Fig. 5.

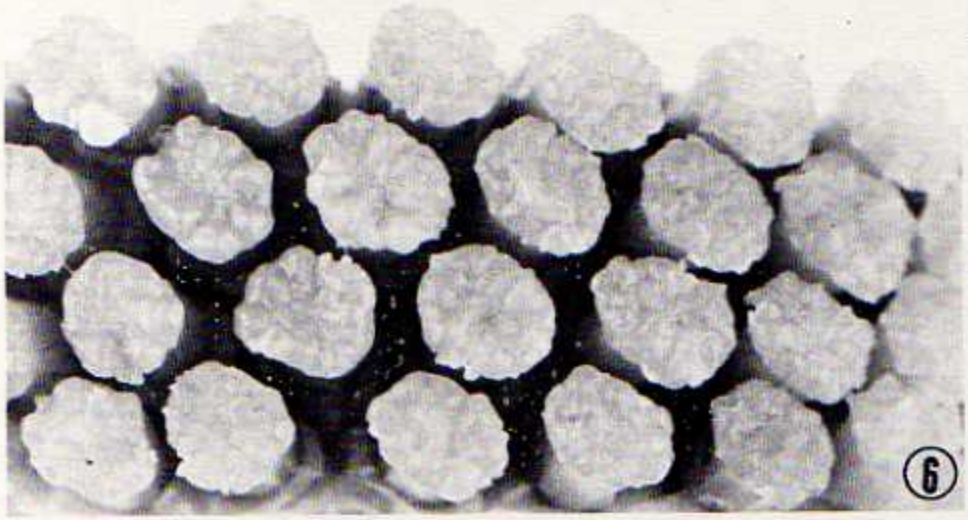
Vista lateral de una porción pistilada de la inflorescencia de Philodendron radiatum; a, flores fusionadas; b, estilo corto; c, estigma lobulado y pubescente; d, carpelos con rudimentos seminales.

Fig. 6.

Vista superior de una sección de flores pistiladas. a, estigma lobulado.




⑤



⑥

Fig. 7

Sección transversal del raquis del espádice de P. radiatum mostrando canales aéreos que le dan configuración de parénquima lagunar; a, idioblastos con sustancias fenólicas; b, drusas; c, ráfides, d, haces vasculares. 400X.

Fig. 8.

Sección longitudinal del raquis del espádice de P. radiatum mostrando elementos traqueales con espesamientos helicoidales. 400X.

merosos tricomas glandulares. El estilo es corto y presenta un ancho canal estilar, papiloso, que en el extremo distal se separa en 10, 11 o 12 canales estilares pequeños que van hacia el estigma. Este es lobulado y pubescente (Fig. 10) y en general el número de lóbulos corresponden al número de canales estilares y de lóculos. El ovario de 10 a 12 lóculos, aloja numerosos rudimentos seminales arilados de placentación axilar; estos son ortótropos en etapas tempranas y anátropos en la madurez. El fu nículo está cubierto de tricomas y es ramificado en muchos casos.

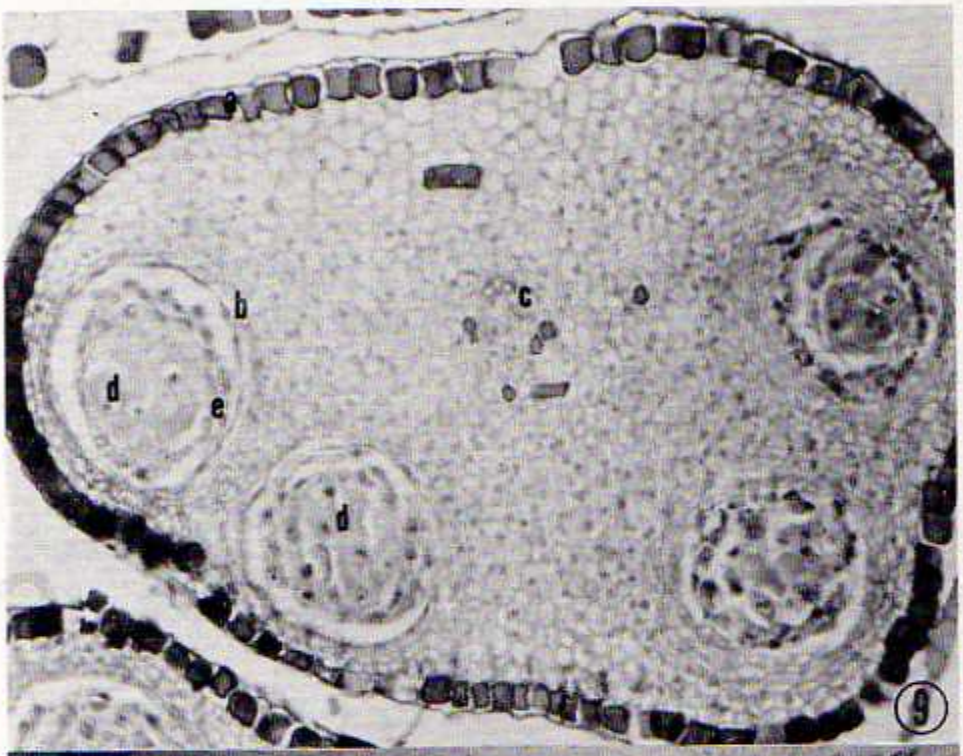
En el ovario se observó de 10 a 12 haces vasculares ventrales y de 10-12 haces que parecen corresponder a la fusión de los haces vasculares ventrales de carpelos contíguos. En el estilo desapare cen los haces dorsales; y hacia el estigma desaparecen los ventrales (Fig. 11).

Fig. 9.

Sección transversal de una antera en desarrollo de Philodendron radiatum. a, células epidérmicas con sustancias fenólicas; b, antera inmadura con 4 microsporangios; c, haz vascular colateral en la zona del conectivo; d, microsporositos; e, tapete. 150 X.

Fig. 10.

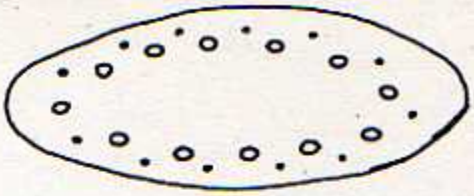
Corte longitudinal de la inflorescencia mostrando el pistilo de las flores de P. radiatum en el área basal, a, estigma lobulado y pubescente; b, lóculos con muchos rudimentos seminales; c, septo ovárico. 100X.


b
c
d
e
d
9


a
c
10

Fig. 11.

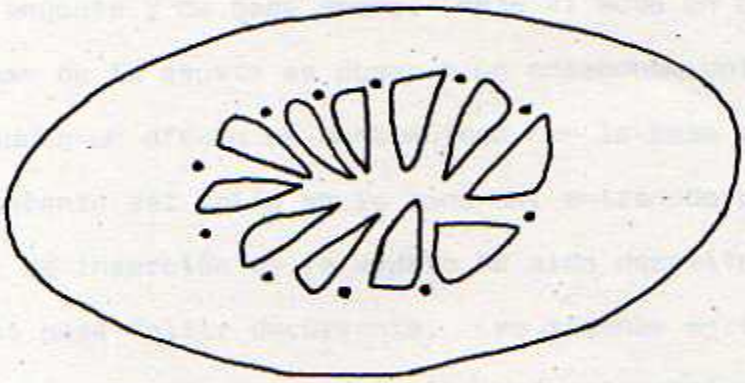
Esquema de una serie de secciones transversales del pistilo de las flores de Philodendron radiatum mostrando las variaciones en el patrón vascular. a, lóculos ováricos en la sección proximal con la presencia de haces vasculares; i, haces ventrales; ii, haces dorsales. b, lóculos ováricos en número de 11 o más con haces vasculares ventrales en igual número; c, un sólo canal estilar lobulado en el estilo obtenido por fusión de varios canales observados en el estigma y rodeado por los haces vasculares ventrales; d, varios canales estilares con haces ventrales pequeños.



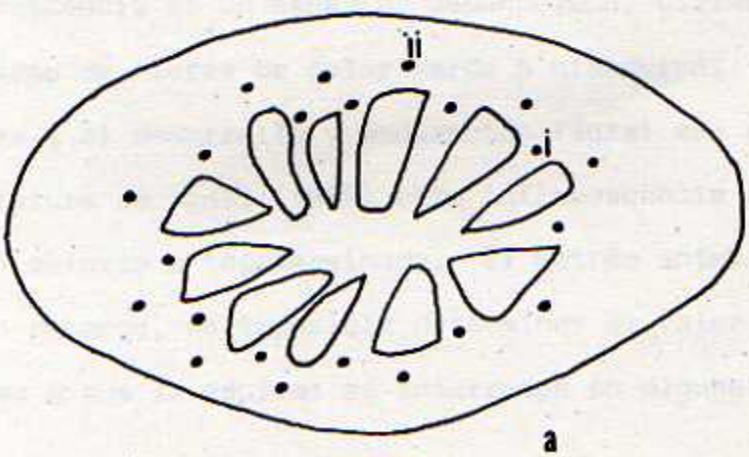
d



c



b




a

4-2. Descripción general de Anthurium denudatum Engler:

A. denudatum es una planta usualmente terrestre, algunas veces epífita, de tallos y entrenudos cortos y hojas simples de largos peciolos (Fig. 12). La lámina de las hojas es coriácea de base sagitada y nervadura reticulada.

La espata que rodea el espádice es persistente, de color verde oscuro, angosta y de base ancha. Bajo el nudo en que se inserta la base de la espata se observa un ensanchamiento del tallo que produce un efecto de continuidad con la base dilatada. Este ensanchamiento del tallo en la zona del entrenudo que está bajo el punto de inserción de la espata ha sido descrito, usualmente, como una base foliar decurrente. Las razones morfológicas por las que en este trabajo no se describe ese engrosamiento como parte de la base foliar se discutirán más adelante.

La inflorescencia es un espádice pedunculado, cilíndrico, densamente cubierto de flores de color verde o blancuzco. Las flores son bisexuales y el desarrollo y maduración floral son acrópetas. En la nomenclatura de Troll (1964) esta inflorescencia corresponde a las de tipo abierto o indeterminado. El patrón antotáctico es helicoidal; sin embargo, es imposible determinar el valor de la proporción debido a que la espiral se interrumpe en algunos puntos.

El estudio microscópico revela muchos idioblastos con drusas, ráfides o mucílago presentes en el carnoso raquis. Este presenta infinidad de haces vasculares que se anastomosan en su recorrido vertical. La estela del raquis puede describirse como una atactostela.

Las trazas florales que luego forman una masa vascular en la base de las flores se originan por ramificación de varios haces del raquis. No se observó trazas vasculares adicionales vestigiales. Las flores son sésiles y es imposible observar el pedúnculo o un receptáculo floral libre; las piezas del perianto, así como el ovario, tienen el extremo proximal hundido dentro del tejido del raquis; este efecto es producido por la intensa actividad meristemática periférica que se observa en el raquis. Ese crecimiento periférico es mayor en los espacios localizados entre las flores y muy pobre en los puntos en que se insertan las flores, de tal manera, que en la madurez estas ofrecen un aspecto pseudohundido. Este crecimiento periférico se inicia en la parte basal y progresa acrópetamente en coordinación con el desarrollo de la inflorescencia; las divisiones celulares que producen este engrosamiento lateral se efectúan en todoslos planos, pero son predominantemente periclinales. El pseudohundimiento floral impide la formación de un receptáculo y un pedúnculo floral libres.

Fig. 12.

Fotografía de Anthurium denudatum Engler



Las flores tienen dos pares de tépalos libres, decusados y cuculiformes. Hay ausencia de brácteas o apéndices estériles adicionales (Fig. 13 y 14). Las piezas del perianto presentan un haz vascular en posición central. Los dos estambres fértiles ocupan una posición opuesta al eje mayor del estilo (Fig. 14) y el par de estambres estéril es decusado respecto al par fértil y tiene naturaleza petaloide. Sólo un pistilo está presente. La antera posee 4 microsporangios (Fig. 14) y presenta epidermis y 2 ó 3 capas de células parietales; no se observa ninguna capa fibrosa. Hay presencia de idioblastos con drusas y mucílago en toda la estructura, inclusive en la pared de la antera. El estambre presenta un haz vascular colateral central (Fig. 15). La dehiscencia es longitudinal.

En el desarrollo del primordio del estambre se observa primero la aparición de la antera; más tarde el crecimiento intercalar del tejido basal del primordio, seguido de alargamiento celular, produce la extensión del filamento; este es carnoso y corto. En el desarrollo de la antera la región central de tejido conectivo se diferencia más temprano que los microsporangios. Crecimiento posterior da origen a las células esporógenas por división de 2 ó 3 células hipodérmicas en cada uno de los 4 extremos. Una división periclinal de las células del arquesporio corta o produce una capa parietal de células que luego por divisiones su

Fig. 13.

Sección transversal de una flor de Anthurium denudatum.

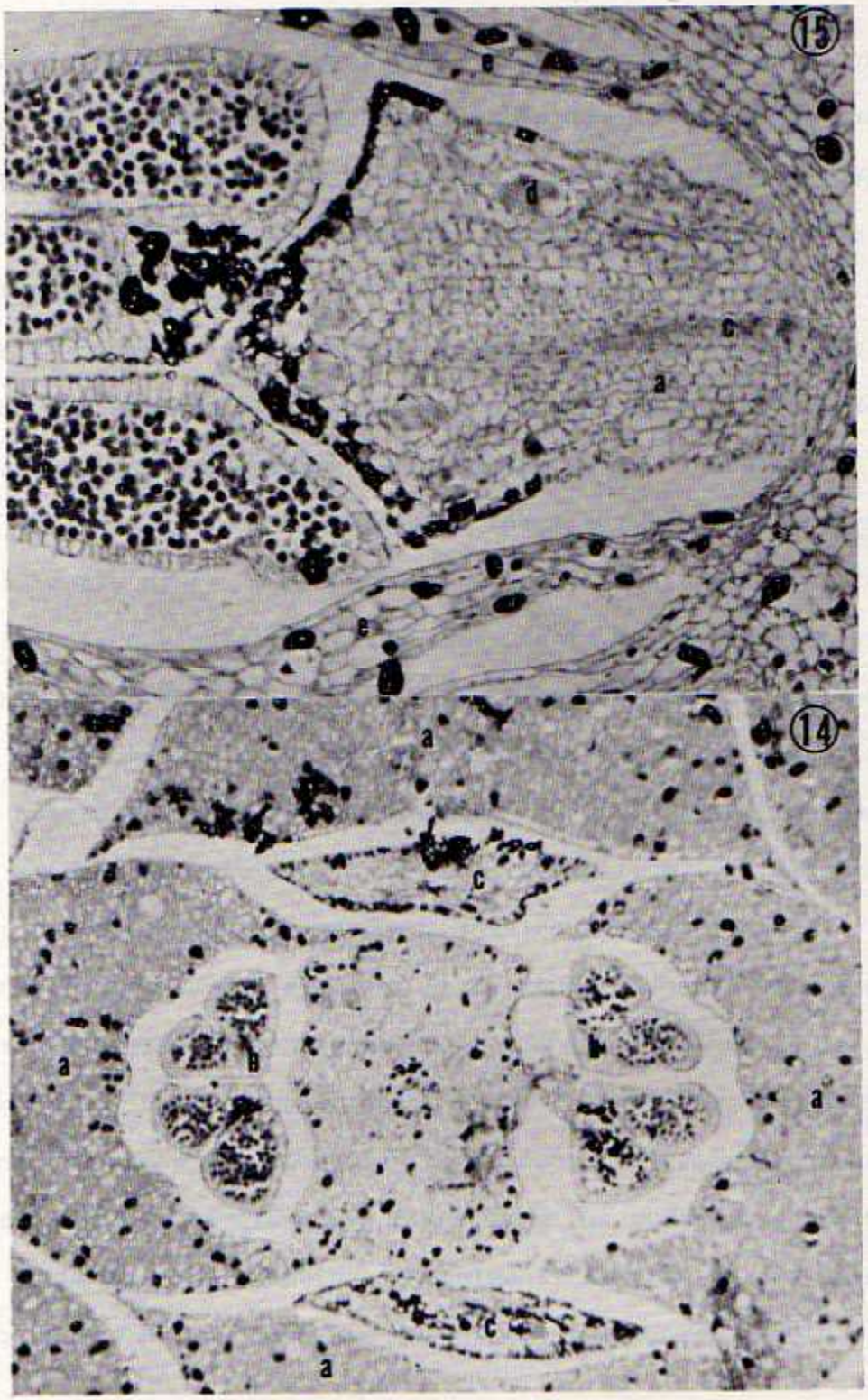
a, estilo con canal estilar; b, anteras fértiles; c, estaminodes; d, tépalos; e, haz vascular.

Fig. 14.

Corte transversal de la flor de Anthurium denudatum mostrando: a, 4 piezas del perianto; b, anteras opuestas al eje mayor del estilo; c, estaminodios. 100X.

Fig. 15.

Corte longitudinal del estambre de A. denudatum. a, filamento; b, microsporangio; c, haz vascular central; d, rá fides; e. estaminodios. 100X.


15
d
c
a
c
c
14
a
c
a
b
a
c
a

cesivas forma las otras capas parietales y el tapete secretor, ya que las células que secretan el periplasmodio no sufren ningún colapso. En la antera madura las capas parietales se desintegran (Fig. 16). El polen es trinucleado y tiene una exina ornamentada. El gineceo es bicarpelar, bilocular, sincárpico, ligeramente rectangular en sección transversal y atenuado en el estilo. La epidermis del ovario es glandular y durante el desarrollo los lóculos se llenan de mucílago. Hay un rudimento seminal en cada lóculo. El estilo es corto ancho y rectangular, con ráfides y drusas y posee un canal estilar circular tapizado de células secretoras (Fig. 19), que pronto se desintegran produciendo una masa mucilaginosa que obstruye el canal. El tabique o septo ovárico presenta idioblastos con ráfides y mucílago. En el ovario maduro parte del tabique se colapsa y en muchos casos produce el rompimiento de la pared ovárica. En algunas flores pareciera que el tamaño de los lóculos es diferente por ser uno más grande que el otro. Este septo carpelar se orienta en forma transversa con respecto al eje longitudinal de la inflorescencia. La placentación es axial y los rudimentos seminales son obturados y de posición ortótropa. Es evidente la presencia de un arilo translúcido que encierra los rudimentos seminales. En A. denudatum los carpelos generalmente carecen de haz dorsal o medio; en las pocas flores en que éste se encuentra presente, mues

Fig. 16.

Sección longitudinal de una antera de A. denudatum donde las capas parietales se han desintegrado. a, micrósporas; b, epidermis. 400X.

Fig. 17.

Micrósporas de A. denudatum. 600X.

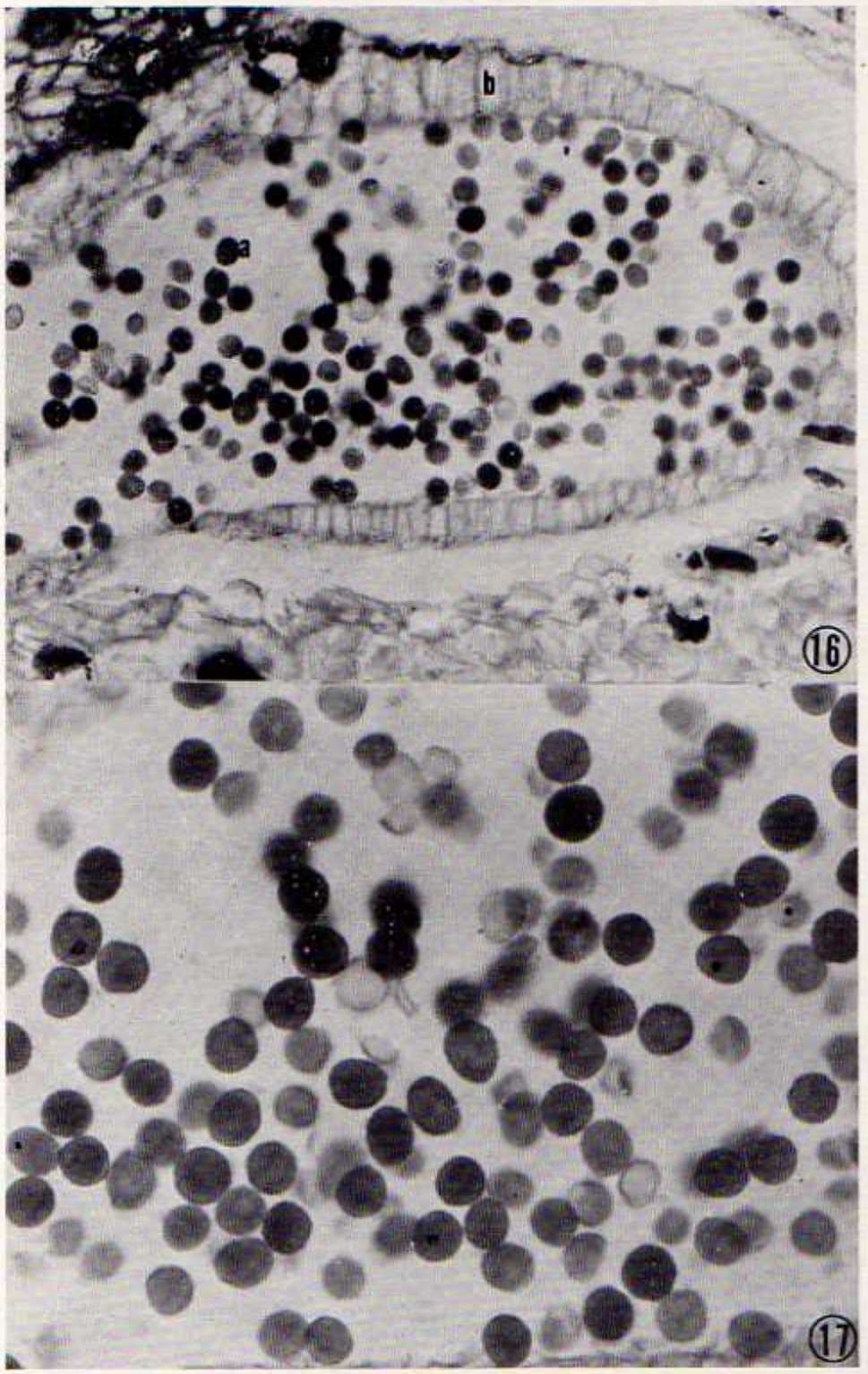
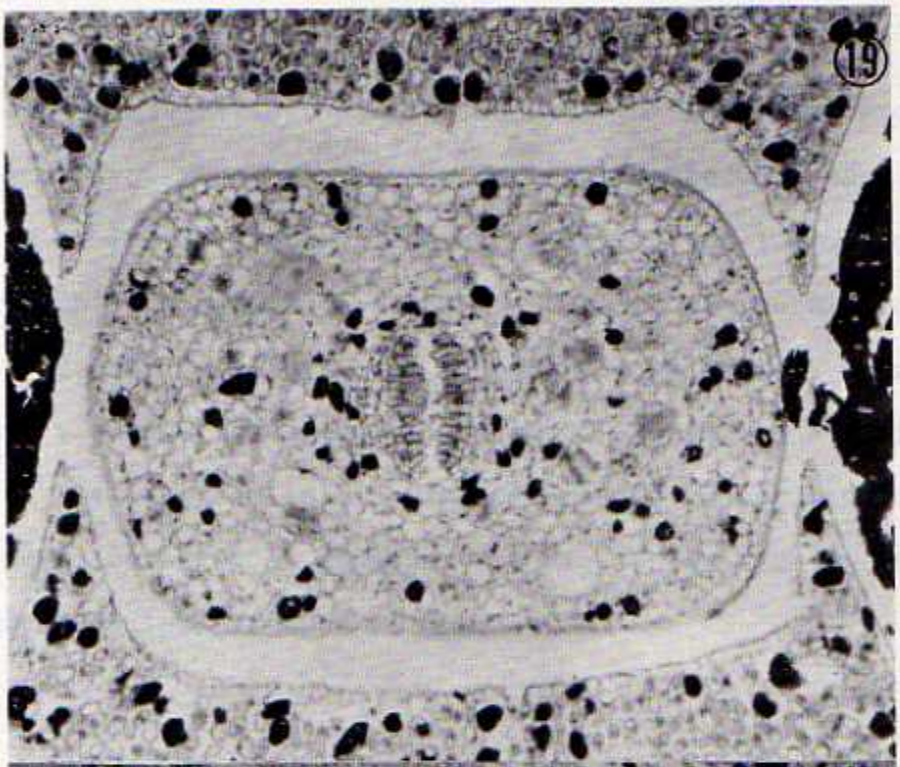

b
a
16
17

Fig. 18.

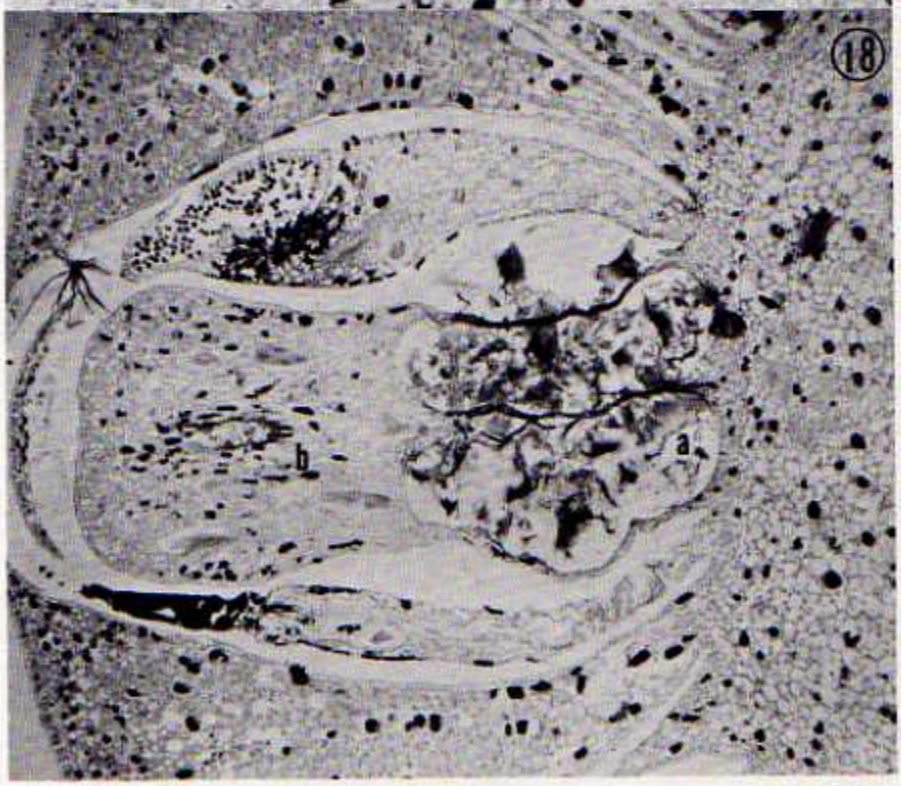
Corte longitudinal de una flor de Anthurium denudatum. a, gineceo bilocular con mucílago; b, estilo corto y ancho, ligeramente rectangular. 100X.

Fig. 19.

Corte transversal del estilo de la flor de A. denudatum mostrando que el canal estilar está tapizado de células secretoras.



⑲




⑱

tra un pobre desarrollo y sólo se observa en el extremo proximal del órgano (Fig. 20 y 21). Cerca de la placenta los haces ven - trales se ramifican y dan origen a las trazas que luego forman los haces de cada rudimento seminal. Después de ramificarse se internan aún más en el septo se fusionan en el extremo superior del mismo y desaparecen luego. La Fig. 20 muestra una serie de diagramas que explican la distribución de los haces vasculares a diferentes niveles en el gineceo y la Fig. 21 muestra el recorri do vertical de los haces en el gineceo.

Fig. 20.

Diagramas de una serie de secciones transversales del pistilo de A. denudatum mostrando la distribución de los haces vasculares; a, base del ovario con dos haces ventrales y dos dorsales; b, haces dorsales desaparecen; c, trazas a la altura de la placenta que van al rudimento seminal; d, internamiento de los haces ventrales en el septo ovárico; e, fusión de los haces ventrales en el septo ovárico; f, desaparición del haz formado por la fusión de los haces ventrales; g, canal estilar.



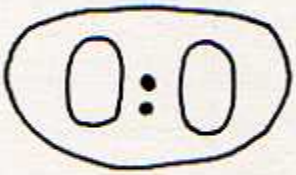
g



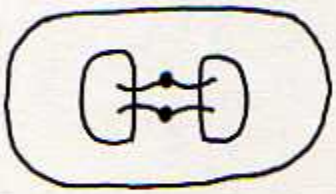
f



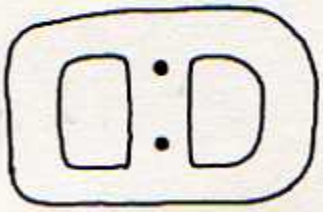
e



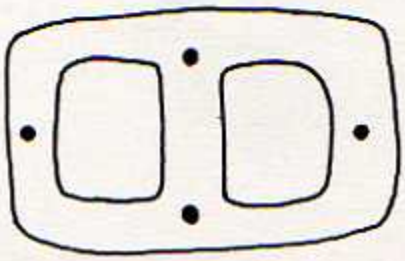
d



c



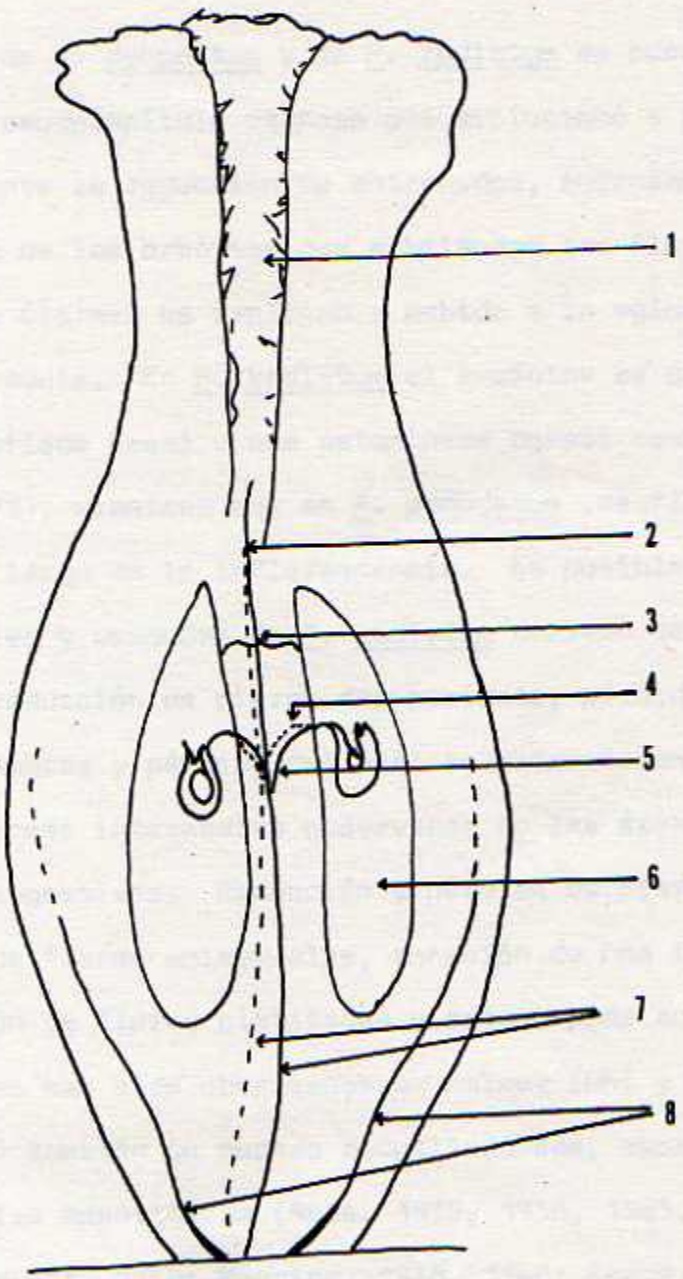
b



a

Fig. 21.

Diagrama del sistema vascular longitudinal del ginecen de A. denudatum. 1, canal estilar; 2, fusión de los haces ventrales; 3, septo ovárico; 4, traza de los rudimentos seminales; 5, ramificación de los haces ventrales; 6, lóculo; 7, haces ventrales; 8, haces dorsales.


1
2
3
4
5
6
7
8

## 5. DISCUSION

El espádice de A. denudatum y de P. radiatum se puede interpretar como un pseudocapítulo carnoso que evolucionó a partir de una espiga mediante la reducción de entrenudos, engrosamiento del raquis y pérdida de las brácteas que subtienden las flores. La pérdida de estas últimas es explicable debido a la aglomeración de nudos en el raquis. En P. radiatum el espádice se divide en una sección pistilada basal y una estaminada dorsal como lo describe Hotta (1971), mientras que en A. denudatum las flores son bisexuales a lo largo de la inflorescencia. Es posible que las flores unisexuales y desnudas de P. radiatum deriven de flores bisexuales por reducción de piezas del perianto, pérdida y modificación de estambres y pérdida del pistilo respectivamente; al respecto, las formas intermedias observadas en las áreas de transición son muy sugestivas. Reducción y pérdida de piezas florales, aparición de flores unisexuales, zonación de una inflorescencia y segregación de flores pistiladas y estaminadas en inflorescencias separadas han sido observadas en Palmae (Uhl y Moore, 1973; Uhl, 1976) también en muchas dicotiledóneas, especialmente en el grupo de las Amentiferae (Abbe, 1935, 1938, 1963, 1974; Flores, 1976; Helmqvist, 1948; Manning, 1938, 1940; Reece, 1938).

Las flores unisexuales se deben considerar entonces como producto de reducción y no como órganos primitivos, aunque esta última proposición haya sido muy aceptada por la escuela alemana (Engler, 1892; Engler y Prontl, 1887-1915, 1925; Wettstein, 1935).

Según Eyde et al.(1967) las flores de las Pothoideae son perfectas y con apéndices vascularizados estériles o brácteas vestigiales; sin embargo, en observaciones hechas no se encontraron brácteas ni apéndices estériles de ninguna clase. En algunas ocasiones se pueden observar secciones microscópicas con presencia de lo que pareciera apéndices estériles; esto se debe a planos de corte que atraviesan tépalos de flores adyacentes. Esta observación concuerda con la descripción de Engler (1884) quien afirma que hay ausencia de brácteas en esta familia. En P. radiatum, las flores pistiladas no presentan estaminoides; la flor se reduce a un pistilo desnudo lo que difiere de lo informado por Eyde et al. (1967) sobre la tribu Philodendroideae.

La espata de A. denudatum es verde, abierta y peciolada; el engrosamiento del tallo que se observa bajo la inserción de la espata en el nudo no se considera parte de la base foliar porque en esta investigación se considera como hoja únicamente al apéndice u órgano libre que se origina del tallo. De acuerdo con

Troll (1939) la hoja es una identidad diferente del tallo y un apéndice libre por naturaleza. De tal manera que ese engrosamiento debe considerarse como tejido axial.

P. radiatum tiene en cambio una espata sésil, cerrada, envolvente y de bordes yuxtapuestos. A través de las diferentes especies de la familia Araceae se puede observar la paulatina especialización de la espata en dos sentidos; a) hacia el cierre de la espata y envoltura de la inflorescencia como sucede en Philodendron y b) hacia la obtención de una espata de color atractivo y vistoso como sucede en especies de Anthurium. En la madurez de la inflorescencia la espata de P. radiatum contribuye a que el espádice se necrose pues encierra el "mucílago" secretado por las flores; en éste proliferan las bacterias y otros microorganismos que quizá sean la causa de la descomposición del mucílago y por tanto del olor desagradable de la inflorescencia. Vogel (1962), por el contrario, considera que los estaminodios, iguales a osmóforas, son los responsables del mal olor. El engrosamiento del raquis se efectúa en P. radiatum por proliferación de un parénquima lagunar en la parte central del mismo, mientras que en A. denudatum hay crecimiento periférico que engrosa esta estructura y produce el pseudohundimiento de las flores.

En ambas especies, los órganos de la inflorescencia muestran numerosos idioblastos con drusas, ráfides y sustancias fenólicas. Eyde et al. (1967) informan de la ausencia de xilema en el sistema vascular floral; en A. denudatum es posible observar elementos traqueales con espesamientos anulares o helicoidales, en los haces vasculares del gineceo y androceo. Las flores estaminadas de P. radiatum están formadas por sólo un estambre; éste se divide en una porción apical fértil y una zona basal ancha y laminar de corta talla. Tradicionalmente se ha considerado el estambre no diferenciado en antera y filamento como un órgano primitivo (Eames, 1961; Moseley, 1958); Sin embargo, Gottsberger (1974) propone que los estambres laminares así como otras estructuras florales, consideradas primitivas pueden representar más bien estructuras avanzadas que se modifican por presión adaptativa. Hotta (1971) está de acuerdo que en P. radiatum la especialización del estambre consiste en no diferenciarse en partes. Por el contrario los estambres estériles presentan un filamento largo que se ensancha en el extremo distal; este fenómeno parece concordar con la supuesta especialización de los estambres fértiles. La distribución en el espádice de estas últimas flores formadas por estambres estériles es irregular y deja pequeños espacios libres; cada grupo está agregado sobre una porción de tejido que en la madurez es coriáceo.

Vngel (1962) y Esau (1965) afirman que los estambres fértiles y estériles de Philodendron actúan como osmóforos porque ambos tienen la misma composición histológica.

Las flores pistiladas de P. radiatum presentes en la zona de transición tienen una forma ligeramente diferente al resto de las flores de la zona basal, son más globulosas y tienen un estigma más pequeño. En todas las flores pistiladas el estilo, el estigma y el ovario poseen infinidad de células secretoras que se desintegran hecia el final del desarrollo liberando su contenido; esto produce el depósito de mucílago que llena los lóculos ováricos.

La fusión de flores pistiladas contiguas es frecuente en plantas que presentan reducción floral y aglomeración de flores en inflorescencias (Eames, 1961).

A. denudatum tiene flores con perianto tetrámero como Hotta (1971) lo describe, a pesar de ser 6 las piezas de perianto características de la familia. Algunos tépalos son más anchos, lo que sugiere una posible fusión de tépalos; sin embargo, se observa sólo un haz vascular en cada pieza floral aunque este haz podría representar la fusión de los haces de los tépalos contiguos. Se presentan dos pares de estambre, un par fértil portador de anteras en

posición extorsa con dehiscencia longitudinal, colocado en posición paralela con respecto al eje longitudinal del carpelo, y un segundo par decusado con relación al primero y de naturaleza petaloide, que muestra un filamento largo; esto es diferente al filamento de los estambres fértiles que es corto y carnoso. Estos estaminoides son más largos que el estigma.

En A. denudatum hay un tejido secretor bien desarrollado tapizando el estigma; en la madurez las sustancias secretadas llenan el canal estilar y los lóculos del gineceo, dificultan la observación de la placentación de los rudimentos seminales. Según Eyde et al.(1967) la placentación es axial y así se observa en láminas de secciones microscópicas de estados tempranos de desarrollo de A. denudatum; cada carpelo es cerrado y en la parte distal forma un canal estilar rodeado de células secretoras carentes de drusas y ráfides. Los numerosos idioblastos del septo carpelar rompen la pared del mismo durante el desarrollo y pareciera entonces que la placentación es parietal. En etapas tempranas de desarrollo se puede observar que los rudimentos seminales ocupan una posición axial. Las flores de esta inflorescencia son hipóginas y de ovario bilocular; los rudimentos seminales son arilados, obturados y ortótropos.

En general se puede considerar que las inflorescencias de P. radiatum son más avanzadas que las de A. denudatum por poseer ciertas características que indican avance evolutivo, como la espata cerrada, la presencia de flores unisexuales desnudas; fusión de flores contiguas y frecuente reducción en el número de lóculos. También se aprecia la forma laminar de los estambres fértiles, lo cual se puede interpretar como una especialización que responde a una presión adaptativa del medio en vez de un carácter primitivo como corrientemente se considera.

## 6. RESUMEN

Se presenta un estudio comparativo de la morfología de las inflorescencias de dos especies de Araceae: P. radiatum y A. denudatum. Se utilizó ejemplares de diferentes estados de desarrollo para seguir la ontogenia de cada una; se explica el tipo de antotaxia de las inflorescencias y de la flor. Se describe la espata protectora de cada una y se explica la anatomía de las flores que portan en el espádice; y la microsporogénesis; se diferencia cada especie por portar flores perfectas o imperfectas y se opina sobre el grado evolutivo de ellas sugiriendo que P. radiatum tiene mayor avance, por las características encontradas.

## 7. BIBLIOGRAFIA


Abbe, E.C.
1935. Studies in the phylogeny of the Betulaceae. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology. Bot. Gaz., 97: 1-67.

_____ 1938. Studies in the phylogeny of Betulaceae. II. Extremes in the range of variation of floral and inflorescence morphology. Bot. Gaz., 99: 431-469.

_____ 1963. The male flowers and inflorescence of Myricaceae. Amer. J. Bot, 50:632.

_____ 1974. Flowers and inflorescences of the "Amentiferae". Bot. Rev., 40(2): 159-261.

Bloch, R.
1946. Differentiation and pattern in Monstera deliciosa. The idioblastic development of the trichosclereids in the air root. Amer. J. Bot., 33:544-551.

Conn, H.J., Darrow, M.A. and V.M. Emmel.
1973. Staining Procedures used by the biological stain commission 3rd. Baltimore. The Williams & Wikins Co.

Cronquist, A.
1968. The evolution and classification of flowering plants. New York. Houghton Mifflin Co.

Eames, J.A.
1961. Morphology of the Angiosperms. New York.Mc Graw-Hill Book Co.

Engler, A.
1879. Araceae. En de Candolle, Monogr. Phan. 2:1-681.

_____ 1884. Beitrage zur Kenntniss der Araceae V. 12 Uber den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blutenmorphologie derselben. Bot. Jahrb., 5:141-188,287-336j taf. 1-v.

_____ 1892. Syllabus der Vorlesungen über specielle un medicinische pharmaceutische Botanik. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

Engler, A. y K. Prantl.
1887-1915. Die naturalichen Pflanzenfamilien. Leipzig Englemann.

_____ 1925. Die naturalichen Pflanzenfamilien. 2nd ed. Leipzig, Englemann.

Esau, K.
1965. Plant Anatomy. 2ed. New York. Wiley & Sons.

Eyde, R.H., D.H. Nicholson y P. Sherwin.
1967. A survey of floral anatomy in Araceae. Amer. J. Bot. 54:478-497.

Flores, E.M.
1976. Anatomical Studies in Casuarina. Ph.D. Thesis. Univ. of Calif., Santa Barbara.

Gottsberger, G.
1974. The structure and function of the primitive angiosperm flower. Acta Bot. Neerl 23(4):461-471.

Helmqvist, H.
1948. Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. Bot. Not. Suppl. 2:1-171.

Hotta, M.
1971. Study of the family Araceae; general remarks. Jap. J. Bot., 20:(4):269-310.

Hutchinson, J.
1959. The families of flowering plants II. Monocotyledons. II. ed. London, Oxford Univ. Press.

Johansen, D.A.
1940. Plant Microtechnique. New York, Mc Graw-Hill Book Co.

Lawrence, G.H.M.
1951. Taxonomy of Vascular plants. Toronto, MacMillan Press.

Link, J.H.F.
1809. Grundleheren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin, Nachtrage Press.

Manning, W.E.
1938. The morphology of the flowers of Juglandaceae. I. The inflorescence. Amer. J. Bot., 27:839-852.

1940. The morphology of the flowers of the Juglandaceae II. The pistillate flowers and fruit. Amer. J. Bot. 27:839-852.

Moseley, M.F.
1958. Morphological studies of the Nymphaeaceae I. The nature of the stamens. Phytomorphology. Vol. 8 (1-2): 1-29.

Nicholson, D.H.
1960. A brief review of classification in the Araceae, Baileya 8:62-67.

Nicholson, D.H.
1960b. The occurrence of trichosclereids in the Monsteroideae (Araceae). Amer. J. Bot. 47:598-602.

Rao, T.A.
1954. Nature and occurrence of septa in foliar sclereids of Scindapsus sp. Current Sci. 23:365-366.

Reece, P.C.
1938. The morphology of the flowers and inflorescence of the Fagaceae. Ph.D. Thesis, Cornell Univ.

Rickett, H.W.
1944. The classification of inflorescences. Bot. Rev. 10:187-231.

Roeper, J.A.C.
1826. Observations sur la nature des fleurs et des inflorescences. Seringe Mél. Bot. 2:71-114,1826. (También una traducción del Latín de Linnaea, 1:433-466).

Saunders, E.R.
1939. Floral morphology; a new outlook with special reference to the interpretation of the gynoecium. Vol. 2. Cambridge. W. Heffer.

Schott, H.W.
1858. Genera Aroideearum exposita. Vindobonae, type Uebereuter, Olomuccii, Hozel.

Sinnott, E.W., and R. Bloch.
1946. Comparative differentiation in the air roots of Monstera deliciosa. Amer. J. Bot. 33:587-590.

Standley, P.C.
1929. Flora of the Panama Canal Zone; Washington U.S. Gov. Printing Office.

_____ 1937. Flora of Costa Rica I. Chicago. Field Museum Press.

_____ 1944. Flora of Panama II. Vol. XXXI. N1. Ann. of the Missouri Bot. Garden.

Stebbins, L.
1974. Flowering Plants. Cambridge, The Belknap Press.

Tieghem, P. van.
1867. Rechérches sur la structure des Aroidées. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 5,6:72-210.

_____ 1907. Remarques sur l'organisation florale et la structure de l'ovule des Aracées. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 9,5:312-320.

Troll, W.
1964. Die Infloreszenzen Bd. 1. Stuttgart, Gustav Fischer.

Uhl, N.W. and H.E. Moore.
1973. The protection of pollen and ovules in palms. Principles 17:111-149.

Uhl, N.W.
1976. Developmental studies in Ptychosperma (Palmae) I. The inflorescence and the flower Amer. J. Bot., 63(1): 82-96.

———
1976. Developmental studies in Ptychosperma (Palmae) II. The staminate and pistillate flowers. Amer. J. Bot., 63(1): 97-109.

Vogel, S.
1962. Duftdrusen im Dienste der Bestaubung; über Bau und Funktion der Osmophoren. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abhandl. Math. Naturwiss. Kl., 10:601-763.

Wettstein, R.
1935. Handbuch der Systematischen Botanik, 4th. ed. Leipzig and Wien, Deuticke.