

**Estudio morfológico comparativo de las inflorescencias
de dos especies de Araceae: *Anthurium denudatum* Engler
y *Philodendron radiatum* Schott**

por

María Eugenia Barahona Carvajal*

(Recibido para su publicación el 30 de julio de 1977)

Abstract: The inflorescences and flowers of *Anthurium denudatum* and *Philodendron radiatum* are here interpreted as fleshy pseudocapitula which evolved from a primitive spike through internode reduction, thickening of the rachis, and loss of sterile appendages. In general, the inflorescence of *P. radiatum* showed more advanced characteristics than those of *A. denudatum*. The laminar stamen of *P. radiatum* is interpreted as a specialization in response to environmental adaptative pressures.

Tradicionalmente la inflorescencia se ha conocido 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 (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 general sobre la estructura de las inflorescencias y servirá de punto de partida a estudios comparativos posteriores entre los géneros de esta familia.

* Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

MATERIAL Y METODOS

Se colectó inflorescencias de dos especies de Araceae (Cuadro 1), que fueron identificados por el Dr. Rafael Lucas Rodríguez y la Dra. Eugenia M. Flores de la Escuela de Biología; Universidad de Costa Rica. Estas especies se colectaron en tres localidades de los alrededores de San José a una altura promedio de 1.200 m.

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 de 10 μ m de espesor con un micrótopo rotatorio Leitz.

Se tiñó los meristemas y el tejido maduro con safranina y fast green (**Johansen**, 1940) o mediante la técnica de Sharman (**Conn et al.**, 1973). Posteriormente las láminas se montaron con Permount, se hicieron dibujos, y fotografías con un microscopio Nikon y película Panatomic X.

RESULTADOS

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, succulenta, 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 parte 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 estaminadas 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 más grandes que aquellas que se encuentran en la zona de transición, alternando con las flores estaminadas estériles (Figs. 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 (Figs. 3 y 5). En secciones

CUADRO 1

Resumen de las especies colectadas y datos de colección

| Especie | Fecha de colección | Número de muestra y colector | Localidad |
|-------------------------------------|--------------------|------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Philodendron radiatum</i> 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. |
| <i>Anthurium denudatum</i> 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: María Eugenia Barahona

microscópicas se observa que el raquis del espádice tiene numerosos canales aéreos que forman un parénquima lagunar en la zona medular (Fig. 7). Numerosos idoblastos que contienen drusas, ráfides o sustancias de naturaleza fenólica se encuentran distribuidos 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 anfibasales y parecen asociados con células que contienen sustancias fenólicas. Estas células se encuentran próximas al floema. 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 o 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 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 ó 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 numerosos tricomas glandulares. El estilo es corto y presenta un sólo canal papiloso, que en el extremo distal se separa en 10, 11 o 12 canales pequeños que van hacia el estigma, que es lobulado y pubescente (Fig. 10) y en general el número de lóbulos corresponde 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 funículo 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 contiguos. En el estilo desaparecen los haces dorsales, y hacia el estigma desaparecen los ventrales (Fig. 11).

Anthurium denudatum es una planta generalmente terrestre, algunas veces epífita, de tallos y entrenudos cortos y hojas simples de largos pecíolos (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 como una base foliar decurrente.

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 antotático 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 éstas, de tal manera, que en la madurez 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 todos los planos, pero son predominantemente periclinales. El pseudohundimiento floral impide la formación de un receptáculo y un pedúnculo floral libres.

Las flores tienen dos pares de tépalos libres, decusados y cuculiformes. Hay ausencia de brácteas o apéndices estériles adicionales (Figs. 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 hay un pistilo. 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, que es carnoso y corto. En el desarrollo de la antera la región central de tejido conectivo se diferencia más temprano que los microsporangios. Un 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 arqueporio corta o produce una capa parietal de células que luego por divisiones sucesivas 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 mucilaginoso 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, muestra un desarrollo pobre y sólo se observa en el extremo proximal del órgano (Figs. 20 y 21). Cerca de la placenta los haces ventrales 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, en donde se fusionan en su extremo superior y luego desaparecen. 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 recorrido vertical de los haces en el gineceo.

DISCUSION

El espádice de *A. denudatum* y de *P. radiatum* se puede interpretar como un pseudocapítulo carnoso que evolucionó 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; las formas en las áreas de transición confirman esta hipótesis. 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 & 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 & Prantl**, 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** (1964) 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 sécil, 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 estaminoides, iguales a osmóforos, son los responsables del mal olor. El engrosamiento del raquis se efectúa en *P. radiatum* por proliferación de un parénquima lagunar en su parte central, 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 idio-blastos 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.

Vogel (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* 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 hacia 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 tetrámetro 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 entre sí; 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 estambres: un par fértil portador de anteras en posición extrorsa 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 corto y carnoso de los estambres fértiles. 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, dificultando la observación de la placentación de los rudimentos seminales. Según Eyde *et al.* (1967) la placentación es axilar y así se observa en láminas de secciones microscópicas en 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 axilar. 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.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. La autora desea expresar su profundo agradecimiento a la Dra. Eugenia M. Flores V., guía de esta investigación; al Dr. Rafael L. Rodríguez, Dr. Jorge Jiménez, M.Sc. José A. Sáenz, M.Sc. María I. Morales y Lic. Maryssia Nassar de Cortez profesores de la Escuela de Biología, por las sugerencias y revisión del manuscrito original y por el estímulo brindado.

RESUMEN

Las inflorescencias y flores de *Anthurium denudatum* y *Philodendron radiatum* se interpretan aquí como un pseudocapítulo carnoso que evolucionó a partir de una espiga por reducción de internodos, engrosamiento del raquis y pérdida de apéndices estériles. En general la inflorescencia de *P. radiatum* se considera más evolucionada con respecto a *A. denudatum* por mostrar características más avanzadas; el estambre laminar de *P. radiatum* es una especialización que responde a presiones adaptativas del medio.

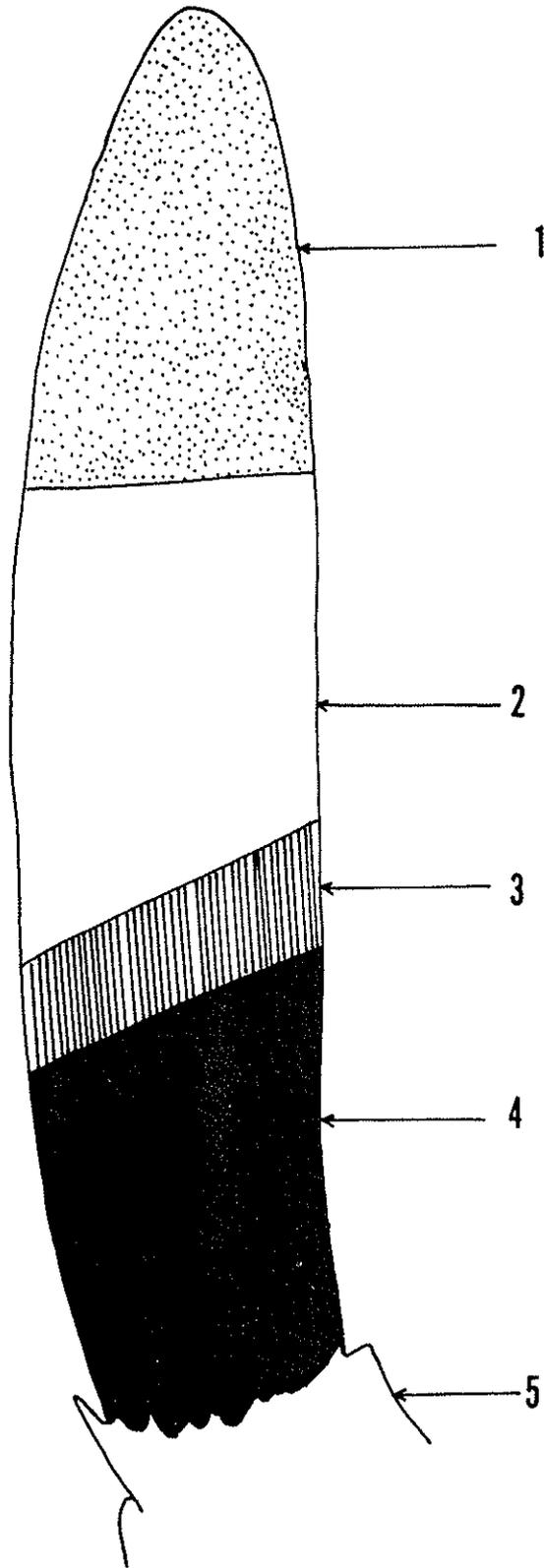
REFERENCIAS

- Abbe, E. C.
1935. Studies in the phylogeny of the Betulaceae. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology. *Bot. Gaz.*, 97: 1-67.
- Abbe, E. C.
1938. Studies in the phylogeny of Betulaceae. II. Extremes in the range of variation of floral and inflorescence morphology. *Bot. Gaz.*, 99: 431-469.
- Abbe, E. C.
1963. The male flowers and inflorescence of Myricaceae. *Amer. J. Bot.*, 50: 632.
- Abbe, E. C.
1974. Flowers and inflorescences of the "Amentiferae". *Bot. Rev.*, 40: 159-261.
- Conn, H.J., M.A. Darrow, & V.M. Emmel
1973. *Staining procedures used by the biological stain commission 3rd*. Williams & Wilkins. Baltimore.
- Eames, J. A.
1961. *Morphology of the Angiosperms*. McGraw-Hill. New York.
- Engler, A.
1884. Beitrage zur Kenntnis der Araceae V. 12 Uber den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blumenmorphologie derselben. *Bot. Jb.*, 5: 141-188; 287-336j taf. 1-v.



- Engler, A.
1892. *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinische pharmaceutische Botanik*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Engler, A., & K. Prantl
1887-1915. *Die naturalischen Pflanzenfamilien*. Englemann, Leipzig.
- Engler, A., & K. Prantl
1925. *Die naturalischen Pflanzenfamilien*. 2d ed. Englemann, Leipzig.
- Esau, K.
1965. *Plant anatomy*. 2d ed. Wiley & Sons, New York.
- Eyde, R. H., D. H. Nicholson & P. Sherwin
1967. A survey of floral anatomy in Araceae. *Amer. J. Bot.*, 54: 478-497.
- Flores, Eugenia, 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. Neer.*, 23: 461-471.
- Helmqvist, H.
1948. Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. *Bot. Nat. Suppl.*, 2: 1-171.
- Hotta, M.
1971. Study of the family Araceae; general remarks. *Jap. J. Bot.*, 20: 269-310.
- Johansen, D. A.
1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill, New York.
- Link, J. H. F.
1809. *Grundlehren 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.
- Moseley, M. F.
1958. Morphological studies of the Nymphaeaceae I. The nature of the stamens. *Phytomorphology*, 8: 1-29.
- Reece, P. C.
1938. *The morphology of the flowers and inflorescence of the Fagaceae*. Ph. D. Thesis, Cornell Univ.

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.



②

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).

Troll, W.

1964. *Die Infloreszenzen Bd. 1.* Gustav Fischer. Stuttgart.

Uhl, N. W., & 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: 82-96.

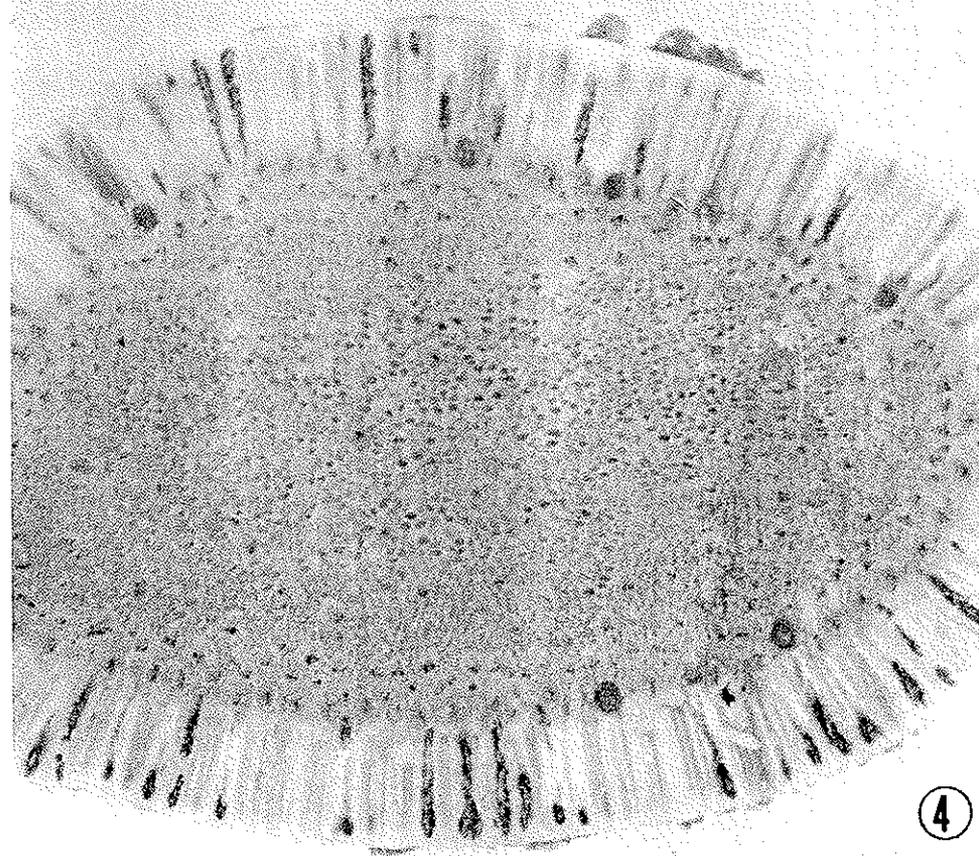
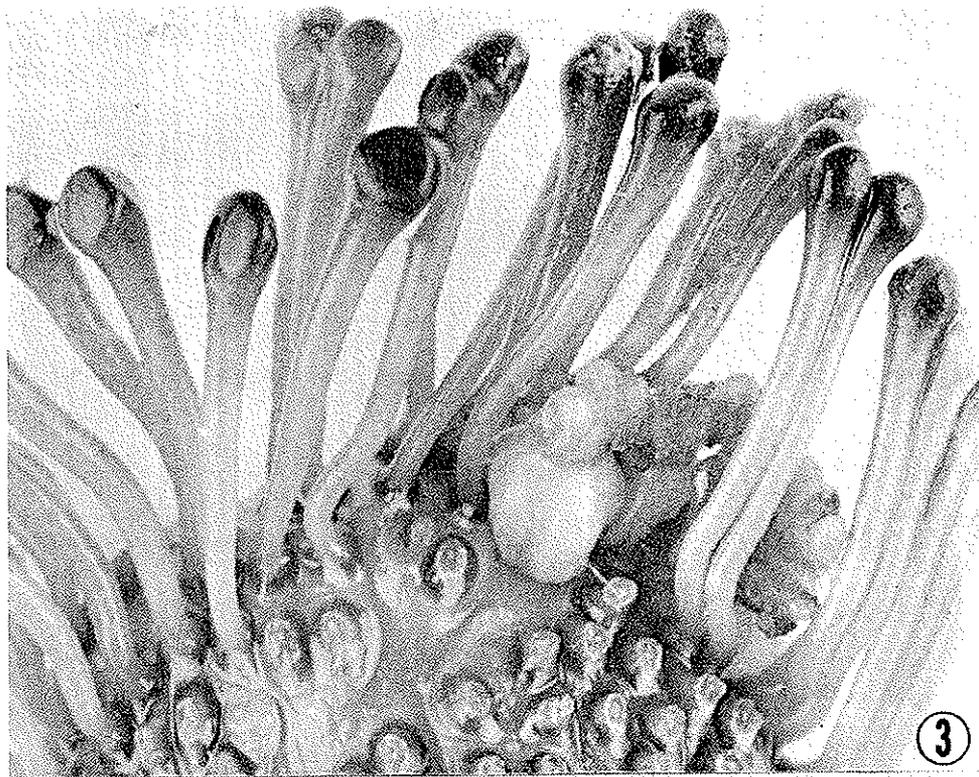
Vogel, S.

1962. Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung; über Bau und Funktion der Osmophoren. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abhandl. Math. Naturwiss. Kl.*, 10: 601-763.

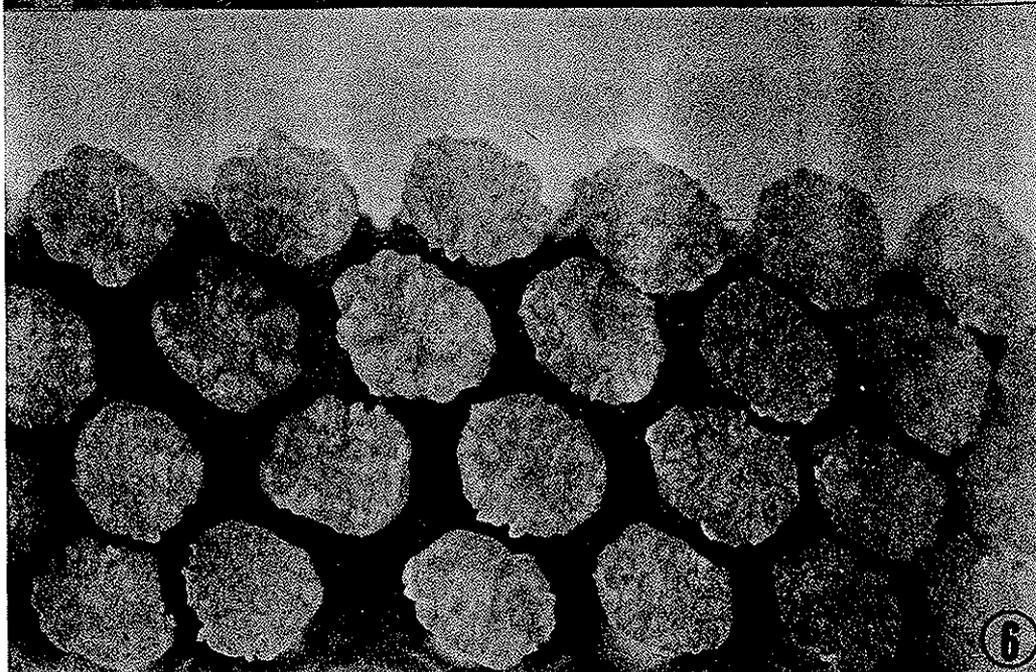
Wettstein, R.

1935. *Handbuch der Systematischen Botanik*, 4a ed. Deuticke, Leipzig.

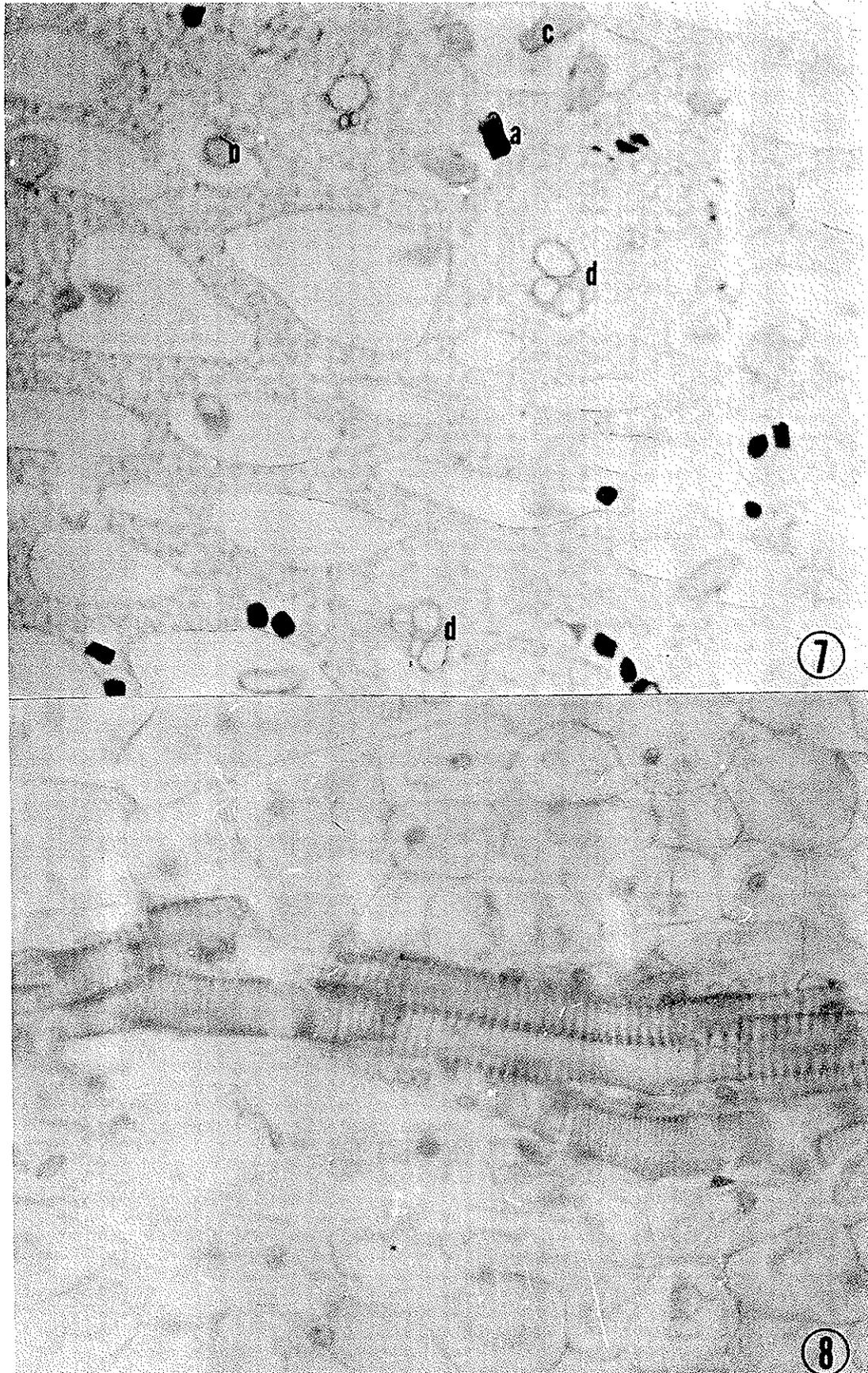
-
- Fig. 3. Vista macroscópica de una sección de la inflorescencia de *Philodendron radiatum* mostrando flores pistiladas y estaminadas en la zona de transición. El patrón de distribución de las flores es irregular.
- Fig. 4. Vista macroscópica de la zona de flores estaminadas fértiles (sección transversal) en la inflorescencia de *Philodendron radiatum*.



- 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.



- 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.



- 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, microsporocitos; e, tapete. 150X.
- 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.

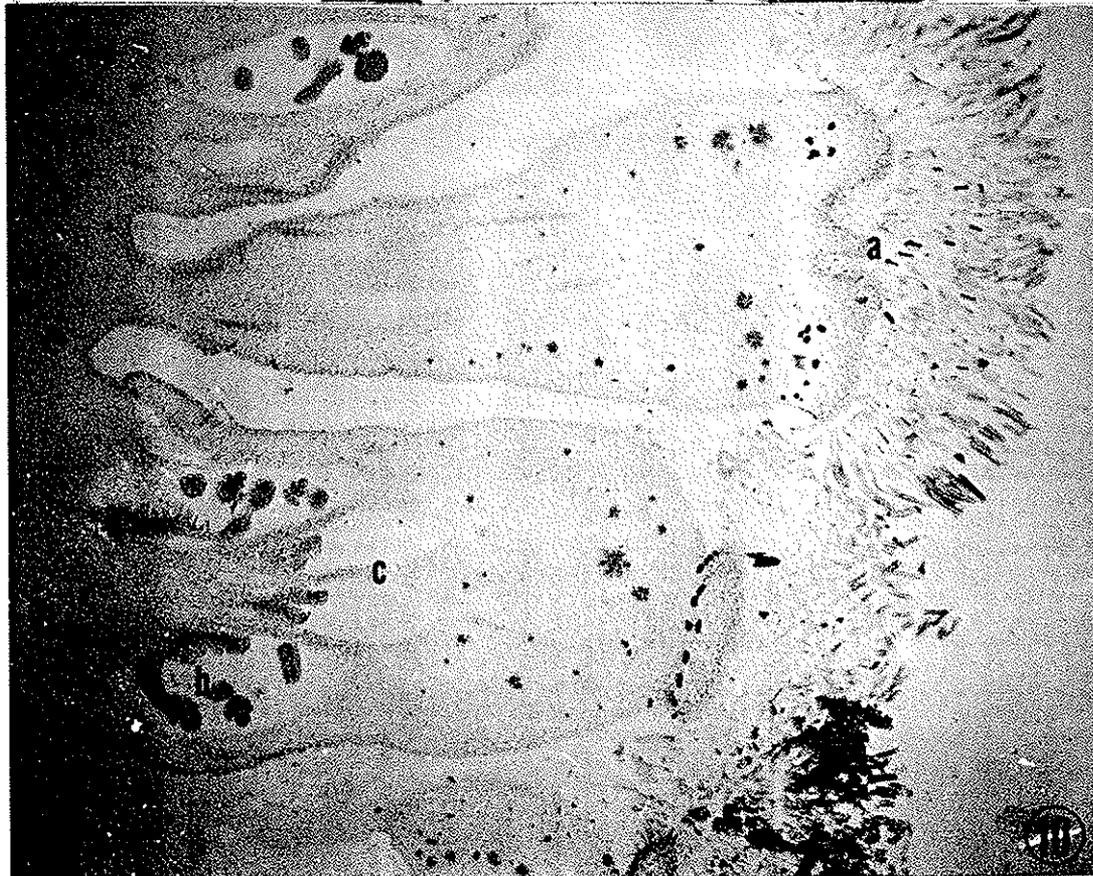
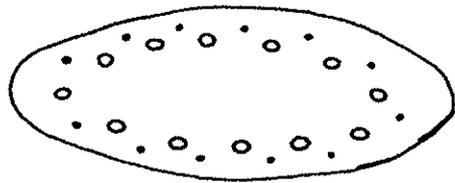
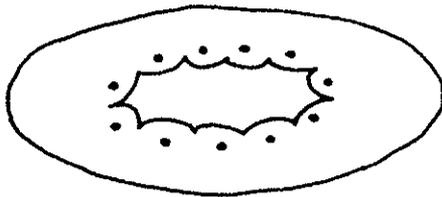


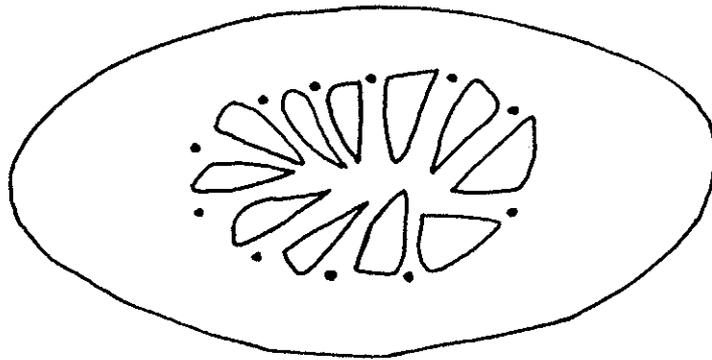
Fig. 11. Esquema de una serie de secciones transversales del pistilo de las flores de *Philodendron radiatum* mostrando las variaciones en el patrón vascular: a, lóculos ováricos en la sección proximal con la presencia de haces vasculares; i, haces ventrales; ii, haces dorsales; b, lóculos ováricos en 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.



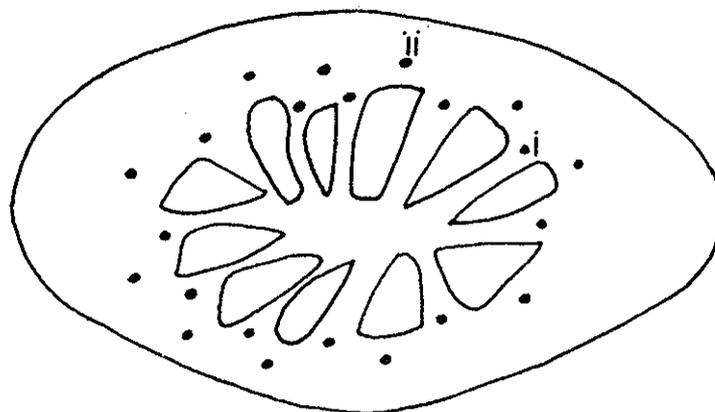
d



c



b

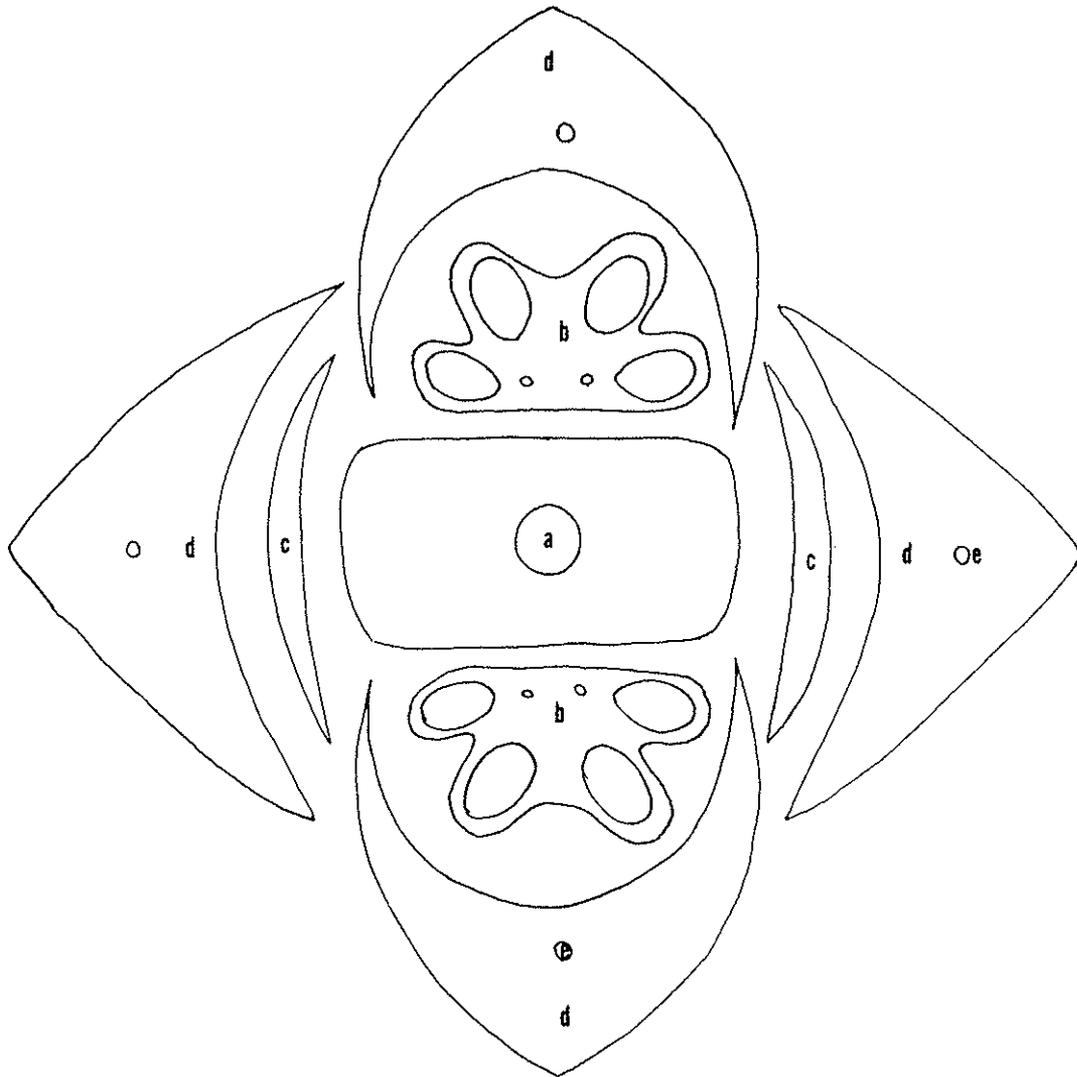


a

Fig. 12. Fotografía de *Anthurium denudatum* Engler.



Fig. 13. Sección transversal de una flor de *Anthurium denudatum*: a, estilo con canal estilar; b, anteras fértiles; c, estaminoides; d, tépalos; e, haz vascular.



13

- 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, estaminoides. 100X.
- Fig. 15. Corte longitudinal del estambre de *A. denudatum*: a, filamento; b, microsporangio; c, haz vascular central; d, ráfides; e, estaminoides. 100X.

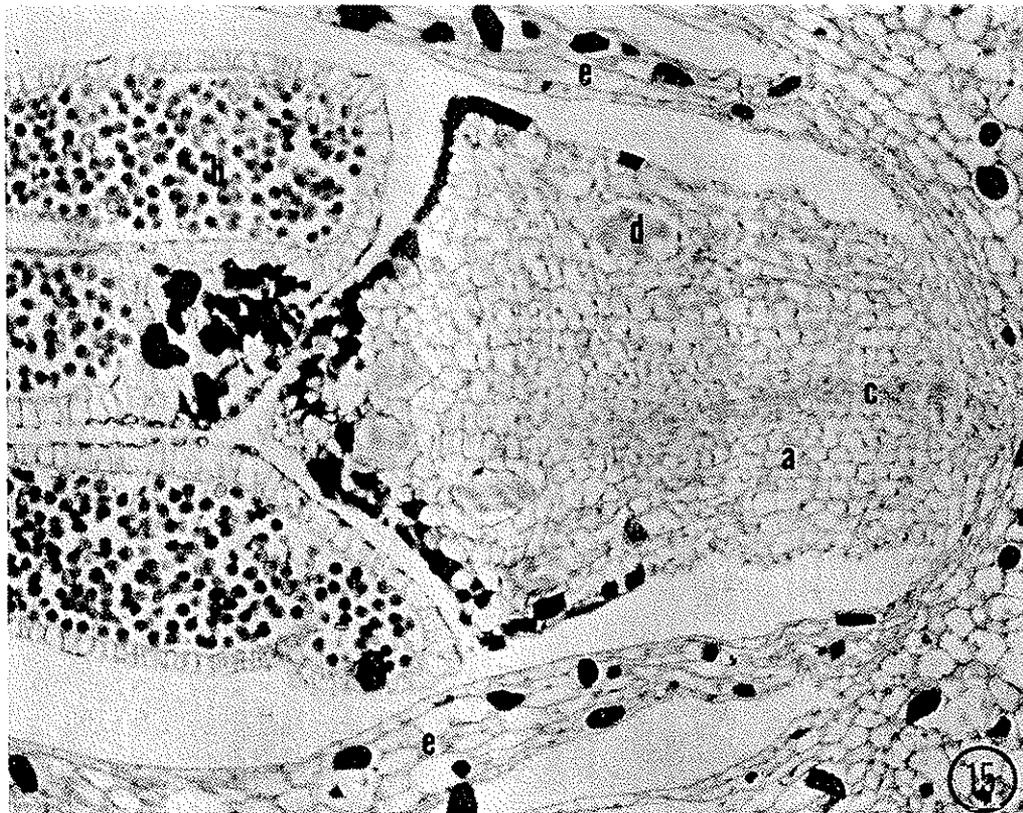
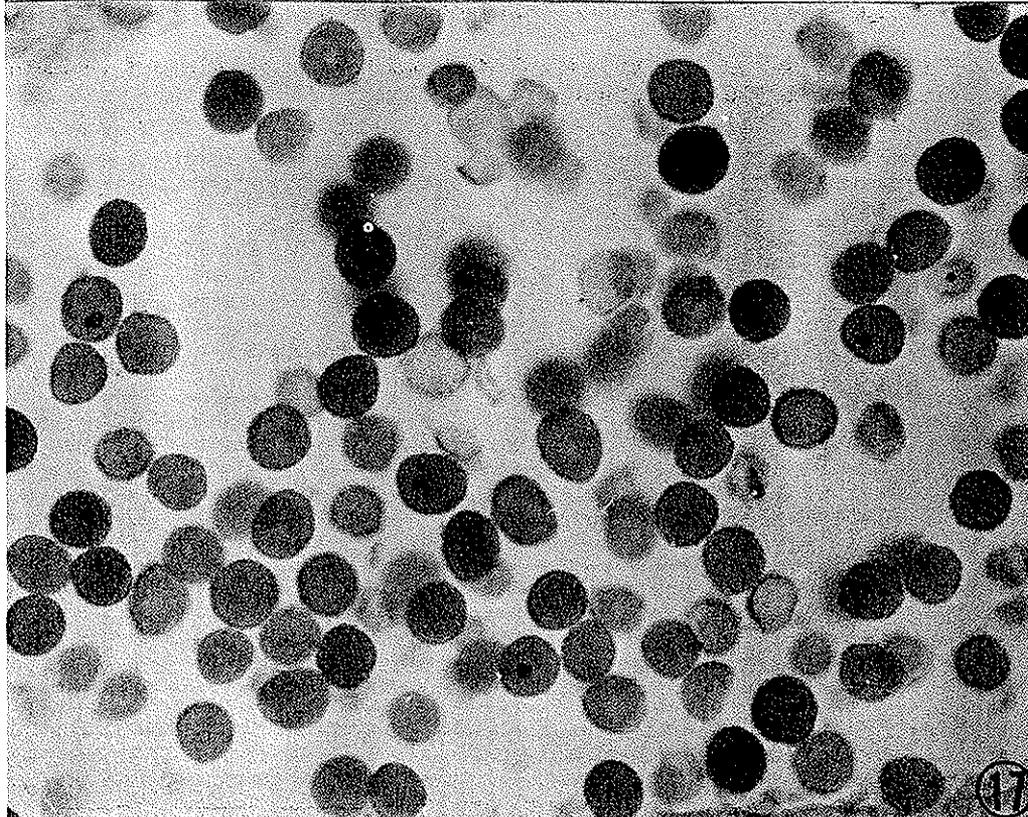
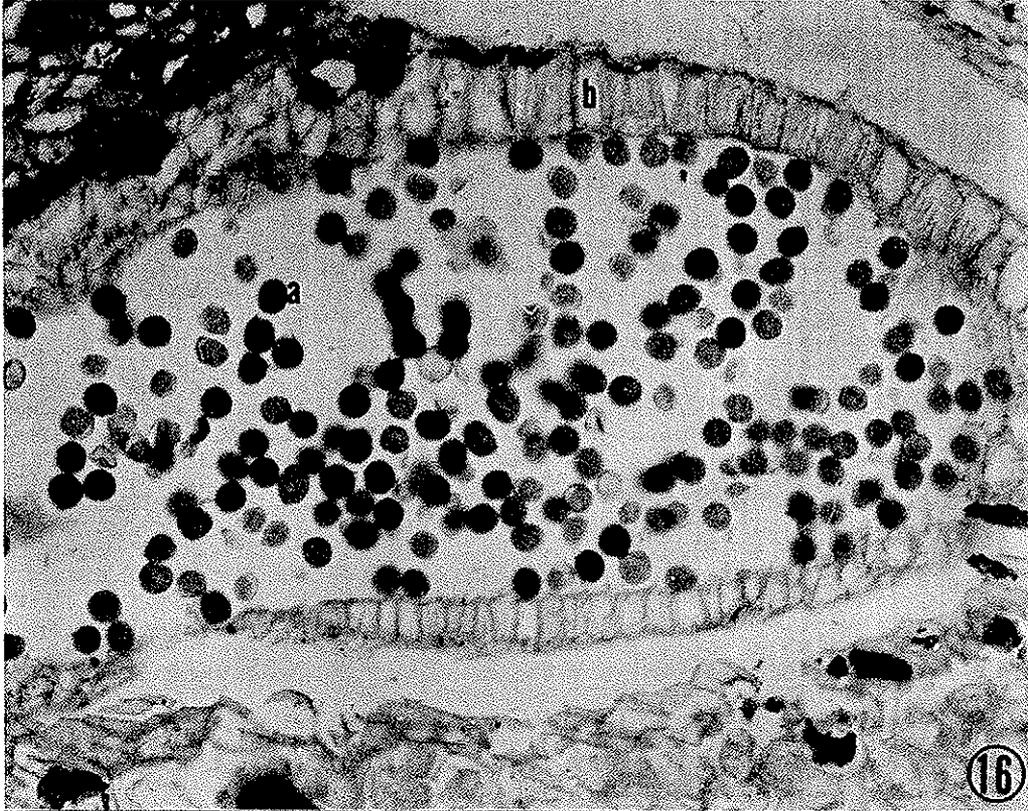


Fig. 16. Sección longitudinal de una antera de *A. denudatum* donde las capas parietales se han desintegrado: a, micrósporas; b, epidermis. 400X.

Fig. 17. Micrósporas de *A. denudatum*. 600X.



- 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.

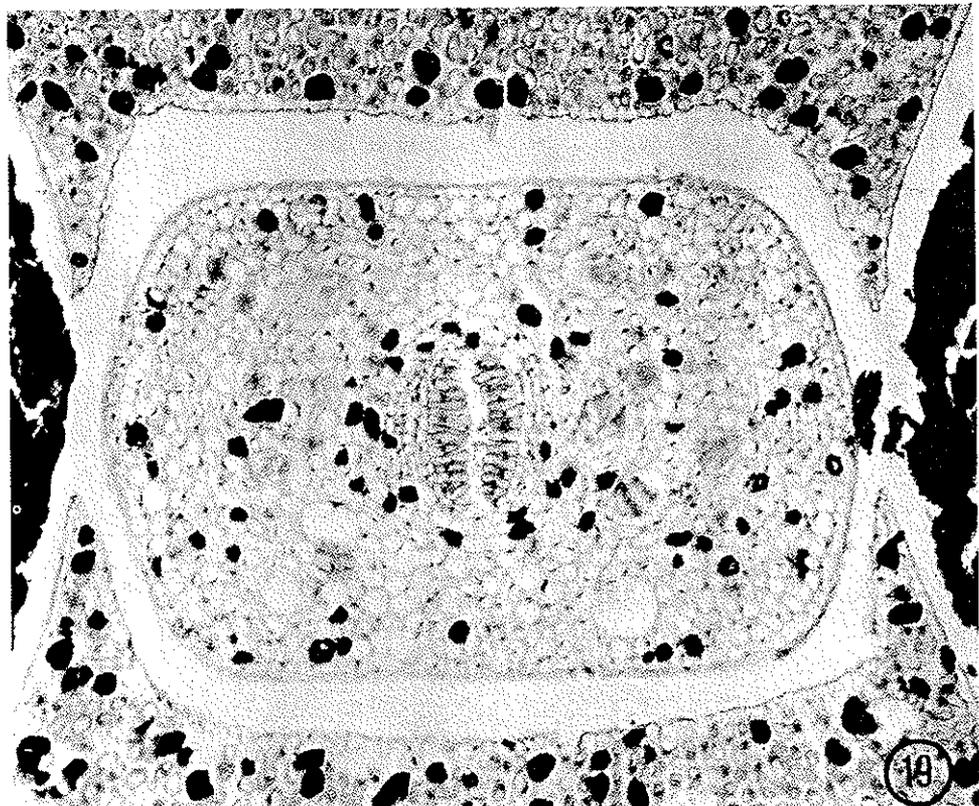


Fig. 20. Diagramas de una serie de secciones transversales del pistilo de *A. denudatum* mostrando la distribución de los haces vasculares: a, base del ovario con dos haces ventrales y dos dorsales; b, desaparecen los haces dorsales; c, trazas a la altura de la placenta que van al rudimento seminal; 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.

Fig. 21. Diagrama del sistema vascular longitudinal del gineceo 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.

