

CONSIDERACIONES SOBRE LA MORFOLOGIA,
ANATOMIA Y POSICION SISTEMATICA DE
VESICAREX Steyermark (CYPERACEAE)

Por:

Luis Eduardo Mora-Osejo *

1. INTRODUCCION

En los páramos ocurren con relativa frecuencia angiospermas de porte arrosetado cespitoso. Entre tales se cuenta la diminuta ciperacea *Vesicarex collumanthus* Steyererm. descrita por Julian Steyermark (1951,63) como especie típica y hasta la fecha única del género *Vesicarex*, propuesto por este mismo autor. Recientemente *V. collumanthus* se ha registrado en varias localidades colombianas: Sierra Nevada del Cocuy: Grubb, Curry & Fernández-Pérez No. 339 (COL,US); Sierra Nevada de Santa Marta: Cuatrecasas & Romero-Castañeda No. 24571 (COL, US); Cleef No. 24.571 (COL, U); Sierra Nevada del Cocuy, Cleff Nos. 5611, 8875 (COL, U).

Estos nuevos registros y colecciones consiguientes, amplían el área de dispersión del género y su distribución altitudinal, permiten allegar datos sobre aspectos ecológicos y obtener suficiente material para efectuar análisis morfológicos comparativos, dirigidos a precisar las posibles interrelaciones del plan de estructura de *Vesicarex* con respecto a los demás géneros de los *Cyperaceae-Caricoideae* Kükenthal y esclarecer la posición sistemática del taxon. En el presente artículo se presentan los resultados de estos estudios.

* Laboratorio de Morfología Vegetal, Departamento de Biología
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional de Colombia.
Apartado Aéreo 22-237.

2. MATERIALES Y METODOS

Se estudiaron *in situ* poblaciones de *V. collumanthus* y plantas completas preservadas en alcohol etílico de 70%, coleccionadas por el autor en el Páramo de Sumapaz. Se confirmaron luego los resultados obtenidos en ejemplares de herbario coleccionados y mencionados por Cleef (1982) de diferentes páramos de Colombia. Para los estudios anatómicos del utrículo se fijó el material en FAA. Las secciones transversales se colorearon con Hematoxilina-Eosina. Los dibujos se verificaron con ayuda de una cámara lúcida.

3. RESULTADOS

3.1 Biotipo y fenología

Como muestra la Fig. No. 1 cada planta de *Vesicarex collumanthus* está formada por un vástago principal (VP) y vástagos de renuevo (VR). Tanto estos últimos como el vástago principal tienen la apariencia de rosetas, debido a la fuerte contracción de los internodios que separan los nomófilos. En la base de cada vástago principal (zona de innovación) se inserta una serie de catáfilos (Ct) de número variable. Cada catáfilo sustenta una yema vegetativa, la cual permanece por largo tiempo en reposo (Yr). Las yemas superiores, en cambio, originan vástagos de renuevo de crecimiento rápido con numerosos catáfilos. Por consiguiente, el crecimiento y desarrollo de los vástagos de renuevo presenta promoción acrotónica (Véase Fig. No. 2).

Los internodios de la zona de innovación de estos vástagos a veces experimentan alargamiento y crecen horizontalmente a manera de estolones (Véase Fig. 1, VR II). En este caso se forma el mayor número de catáfilos. A la altura del séptimo intermedio de estos vástagos se produce, por lo general, la transición de crecimiento plagiótropo a ortótropo. Este cambio coincide con la contracción, cada vez mayor, de los internodios, determinante a la vez del hábito arrosetado de los vástagos. En esta misma región del vástago se encuentra también la yema vegetativa (Yc) que crecerá en el próximo período de lluvias y dará continuación al desarrollo de la planta (Figs. No. 1 y 2).

A partir del noveno órgano foliar se puede observar, a simple vista, el rudimiento del limbo a manera de apéndice corto. En sentido acropetal el limbo aumenta paulatinamente de tamaño y a partir del 11° nudo adopta el tamaño y forma peculiar del limbo de los nomófilos. Los nomófilos están conformados por bases foliares tubulares de consistencia tenue y transparentes, mientras los limbos son rígidos, fuertemente quillados y con mesófilos bien desarrollados. En los nomófilos de la primera serie las bases tubulares todavía son de mayor

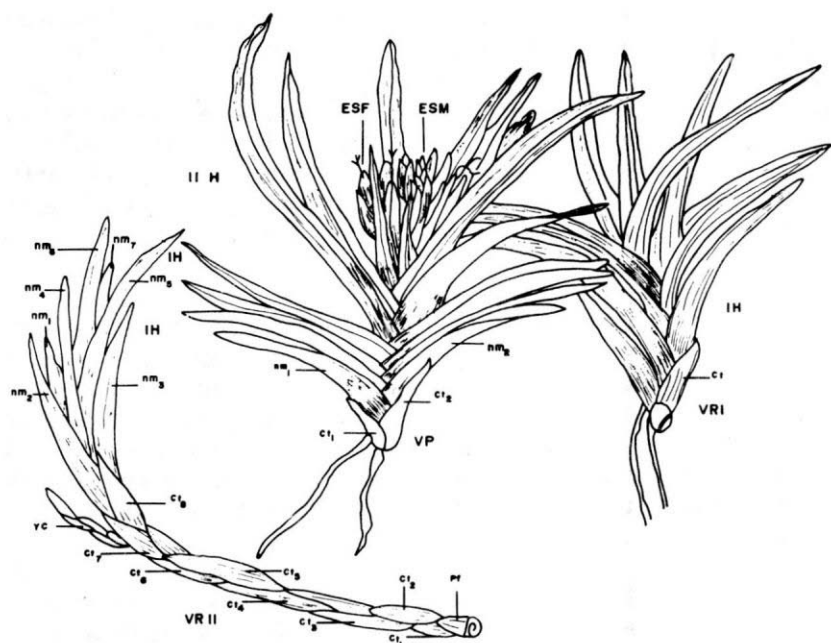


Fig. N° 1. Planta en floración de *Vesicarex collumanthus* Steyermark. Para facilitar la observación los Vástagos de Renuevo (VRI y VR II) se dibujan desprendidos del vástago principal (VP). Obsérvese: ct = catáfilos, ESF = espícula femenina, ESM = espícula masculina, nm = nomófilo, IH = primera serie de nomófilos, IIH = segunda serie de nomófilos, pf = prófilo, YC = yema de continuación.

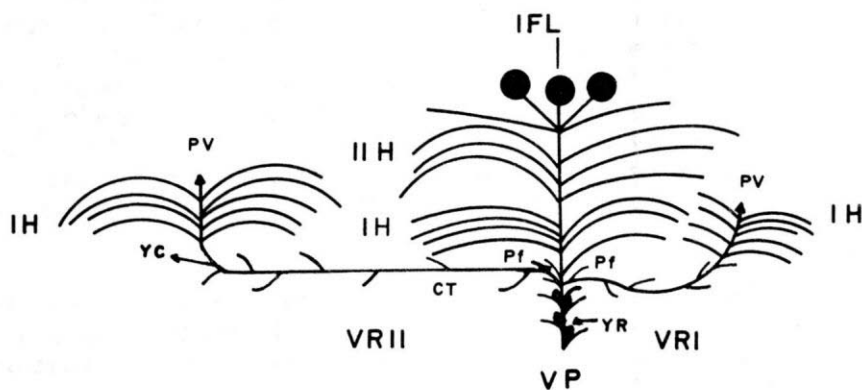


Fig. N° 2. Representación esquemática de la forma de vida de *Vesicarex collumanthus*. VP = vástago principal, VR = vástago de renuevo, YR = yema de renuevo, YC = yema de continuación de crecimiento, ct = catáfilos, pf = prófilo, IFL = Inflorescencia, IH = primera serie de nomófilos, IIH = segunda serie de nomófilos, PV = cono vegetativo.

longitud que el limbo. Poco a poco, como es usual en las *Caricoideae*, aumenta el tamaño de este último y se reduce el de las bases. Los últimos nomófilos en aparecer ostentan bases foliares tubulares extremadamente cortas; lo propio ocurre con las bracteas foliosas que sustentan las ramificaciones de la inflorescencia. Probablemente, este comportamiento dio lugar a que Steyermark (1951, 63) hablara equivocadamente de "sheathless leaves" y más adelante señalará esta condición como una de las características diferenciales de *Vesicarex* (l.c., 65).

El limbo y la base tubular están delimitados por los márgenes de esta última, los cuales recorren toda la superficie adaxial de la zona de transición y forman una lígula. Como ha sido expuesto por Glück (1919, 245), la vaina tubular de las ciperaceas puede llevar o no en su extremo distal una lígula, tal como ocurre en ciertas especies de *Scirpus*, según lo mencionado por Glück (l.c) y por Mora (1960, 264). Por consiguiente, la presencia de una "lígula" no es característica exclusiva de las gramíneas, como suele suponerse erróneamente.

El meristemo terminal del vástago principal origina dos series de nomófilos de 7 elementos cada una, antes de transgredir a la fase reproductiva y dar lugar a la inflorescencia terminal (véase Figs. No. 1 y 2; IH y IIH). Cada una de las dos series de nomófilos se desarrolla en períodos vegetativos diferentes, los cuales coinciden con los períodos anuales de máxima precipitación en la región oriental andina de Colombia (marzo-mayo; octubre-noviembre).

En los vástagos adultos las dos series de nomófilos (IH y IIH) son distinguibles por el color. Mientras las hojas de la primera serie (IH) son pardo-oscuros y muestran signos de marchitamiento, las de la serie siguiente (IIH) son funcionales y presentan coloración verde oscura. Los vástagos de innovación respectivos culminan durante la primera fase de crecimiento en rosetas de 8-9 nomófilos funcionales correspondientes a la primera serie. El paso a la fase reproductiva de estos vástagos tiene solamente lugar al terminar el siguiente período vegetativo y después de la formación de la segunda serie de órganos foliares.

Al culminar la aparición y desenvolvimiento de la segunda serie de nomófilos, lo cual coincide con la terminación del segundo período anual de lluvias, (primeras semanas de diciembre) aparecen los primordios inflorescenciales. No se ha podido todavía observar una serie completa de estadios de desarrollo de la inflorescencia, pero el examen de fases avanzadas e inflorescencias adultas, permite establecer que la diferenciación de la región apical de la inflorescencia (espiga masculina) precede a la de la región basal (espigas femeninas), al igual de lo que

sucede en varias especies de *Carex*, subgénero *Eucarex* Kükenthal estudiadas por Mora (1960:307).

Como sucede en las especies de la Sección *Echinochlaenae* Th. Holm, confirmada por Kükenthal (1909,68) del subgénero *Eucarex*, la región apical de la inflorescencia de *V. collumanthus* consta únicamente de flores masculinas, las que aparecen y se desarrollan con mayor celeridad que las flores femeninas de las ramificaciones laterales; al punto que cuando se produce la antesis, estas últimas aún no han completado su desarrollo. Cuando finalmente, las flores femeninas maduran, ya las flores masculinas se han desprendido conjuntamente con las bracteadas tectrices y el eje respectivo. Probablemente, por esta razón, Steyermark (1951,65) no encontró flores masculinas en las plantas de *V. collumanthus* por él examinadas y supuso que se trataba de plantas dioicas. Las ramificaciones de la inflorescencia se asientan en axilas de bracteadas foliosas similares a las de la región vegetativa de la roseta (véase Figs. No. 1 y 2). Los internodios del eje inflorescencial permanecen también comprimidos, lo cual determina que la inflorescencia y luego la infructescencia, sean poco visibles y el aspecto arrosado de toda la planta. Las ramificaciones llevan únicamente espículas femeninas de último orden como sucede también en las especies de la ya mencionada Sección *Echinochlaenae* del subgénero *Eucarex*.

Cada ramificación lleva en la base un prófalo adosado tubular que cubre por completo el epipodio. La espículas femeninas de último orden se encuentran sustentadas por bracteadas cuculadas, transparentes, hialinas de menor tamaño que el utrículo respectivo. En una de las inflorescencias estudiadas se encontraron bracteadas florales peltadas que envuelven la base del utrículo de la respectiva flor femenina. Quizás se trate de un comportamiento teratológico, inducido probablemente por una roya que ataca las inflorescencias. En un caso se observó una bractea floral que envolvía totalmente el utrículo. Quizás, casos como el de esta bractea, sean los que eventualmente al romperse den lugar al apéndice que a manera de collar dice haber observado Steyermark (1951,65) sobre utrículos de flores femeninas jóvenes. El autor del presente trabajo examinó numerosas inflorescencias y flores femeninas jóvenes y en ninguno de los casos encontró el "apéndice en forma de collar". en referencia. Por lo general, cada ramificación lleva solamente hasta cuatro espículas femeninas.

La espiga terminal lleva 4-6 flores masculinas; cada flor consta de tres estambres y está sustentada por una bractea de tamaño relativamente grande. Como es común en las ciperáceas, los filamentos experimentan fuerte alargamiento después de la antesis. También las

anteras presentan tamaño relativamente grande y en la antesis pueden alcanzar 8-9 mm de largo.

3.2 Estructura del utrículo

El utrículo que envuelve la flor femenina de *Vesicarex collumanthus* sobresale por su tamaño relativamente considerable ($0.7 \times 2.5-2.6$ mm), sobre todo si se tiene en cuenta el tamaño de la planta, cuya altura no sobrepasa los 4 cm. Notable es también la consistencia fuerte y el espesor de la pared del utrículo. A medida que avanza en el desarrollo es más evidente la tendencia de la pared a escindirse interiormente y dar lugar a dos envolturas: una interior y otra exterior (véase Fig. No. 3). La escisión de la pared se produce por la ampliación paulatina de los espacios intercelulares que surgen hacia la parte central del mesófilo y el colapso de células lobuladas adyacentes (véase Fig. No. 4 y 5). El proceso se inicia, por lo general, en las inmediaciones de las columnas esclerenquimáticas hipodermales y, generalmente, avanza en dos direcciones de sentido contrario (véase Fig. 3 A, B, C). Si la cavidad se extiende a todo el perímetro, el utrículo, finalmente, aparecerá dividido en dos partes, produciéndose el supuesto doble utrículo mencionado por Steyermark (1951,65) como una de las características diferenciales de *Vesicarex* Steyer.

3.3 Anatomía de la pared del Utrículo

Desde el punto de vista anatómico la pared de los utrículos jóvenes presenta solamente ligera dorsiventralidad. En sección transversal el mesófilo no aparece diferenciado en mesófilo de empalizada y mesófilo esponjoso, propiamente dichos. La ligera dorsiventralidad se manifiesta, por una parte, en la forma diferente de las células que integran respectivamente la epidermis abaxial o exterior (EPE, Fig. 4 y 5) y la epidermis adaxial o interior (EPI, Fig. 4 y 5). Por otra parte, las células que componen las capas abaxiales del mesófilo son más ricas en cloroplastos, de paredes engrosadas que, por lo general, no dan lugar a la formación de espacios intercelulares, o estos son extremadamente pequeños (Véase Fig. 5). Las células de las capas interiores o adaxiales del mesófilo son siempre de mayor tamaño, lobuladas, transparentes, de paredes menos gruesas que las del mesófilo adaxial y dan lugar a espacios intercelulares de tamaño variable (EI, Figs. 4 y 5).

Las Células de la epidermis abaxial o exterior tienden a alargarse tangencialmente a medida que avanza el desarrollo y maduración de la pared del utrículo y están recubiertas por una cutícula de espesor considerable (Fig. No. 5). Las paredes laterales e interiores de estas células experimentan asimismo engrosamiento. Las células se disponen apretadamente dejando a veces espacios intercelulares muy reducidos.

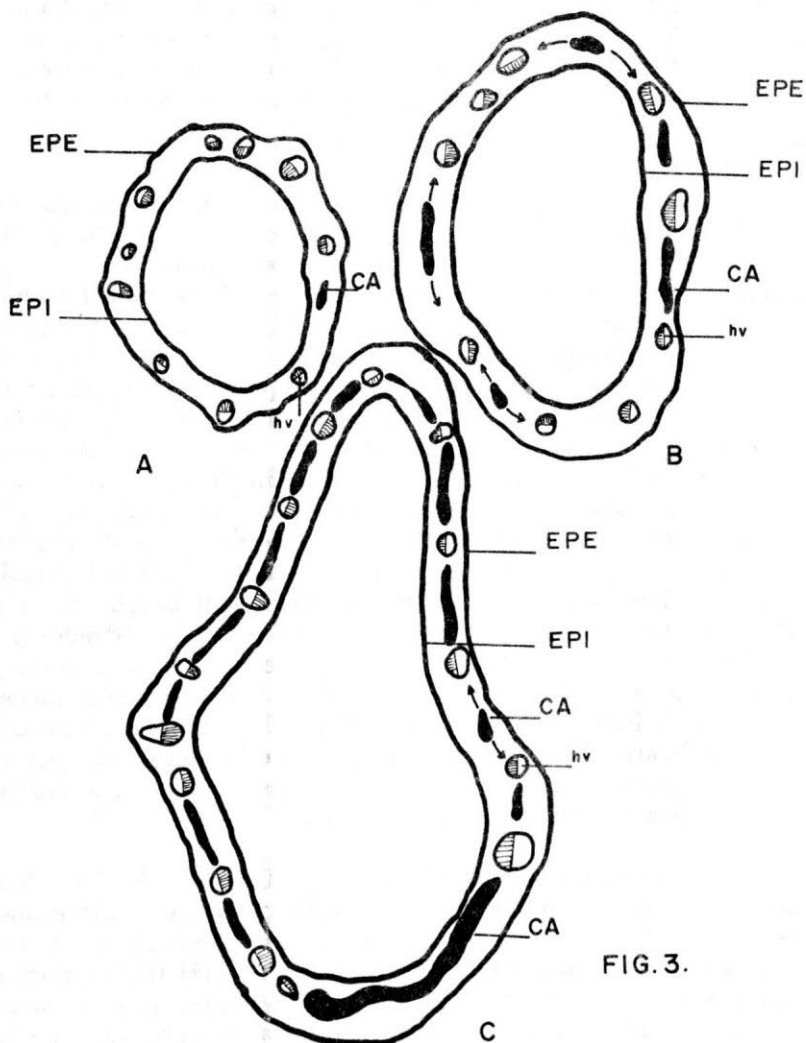


FIG. 3.

Fig. N° 3. Secciones transversales de la pared del Utrículo en tres diferentes estados de desarrollo (A, B, C). hv = haz vascular, CA = cavidad aérea, EPE = epidermis exterior, EPI = Epidermis interior.

Las células de la epidermis interior o adaxial son sub-rectangulares hasta ovaladas, alargadas en sentido anticlinal. El engrosamiento de las paredes no alcanza la intensidad del de las células de la epidermis exterior. Sin embargo, el espesor de la cutícula es también considerable (Fig. No. 5). Tanto en la epidermis adaxial como en la abaxial no se observaron estomas ni cuerpos silicosos. Estos últimos están presentes tanto en la epidermis adaxial como abaxial de los nomófilos de *V. collumanthus*.

El utrículo está irrigado por numerosos hacesillos vasculares paralelos de diversos tamaños que lo atraviesan longitudinalmente (Véase Fig. No. 3). En sección transversal, se puede observar que abaxialmente la cubierta o vaina esclerenquimática de cada hacesillo está unida con la epidermis exterior (Véase Fig. No. 5) por medio de células esclerenquimáticas de paredes fuertemente engrosadas y de contornos poligonales. La cubierta esclerenquimática fascicular es continua y está formada por dos capas de células (Véase Fig. No. 6). Las células de la capa exterior son de mayor tamaño que las de la segunda. Las paredes de la célula de una y otra capa no presentan engrosamiento considerable y tienen aspecto parenquimatoso. Hacia la parte inferior del floema se presentan células esclerenquimatizadas de tamaño reducido y paredes fuertemente engrosadas. Cuando el utrículo alcanza la madurez los elementos celulares del floema se reabsorben y en su lugar surgen espacios intercelulares transparentes, rodeados por las células esclerenquematizadas periféricas del floema de tamaño y lumen reducido. Este mismo fenómeno se observó también en secciones transversales de haces vasculares en nomófilos de *V. collumanthus*. Los elementos celulares del xilema se distinguen de los del floema por su tamaño algo mayor y paredes más gruesas. Los vasos remanentes del protoxilema se observan hacia el polo adaxial.

De trecho en trecho y sin guardar relación alguna con los hacesillos conductores, inmediatamente por debajo de la epidermis, se encuentran haces de tejido mecánico que en secciones transversales tienen apariencia de placas hipodermales (Véase Fig. No. 4. HEH). En muchos casos se observó que el proceso de ampliación y fusión de los espacios intercelulares que dan lugar las cavidades aéreas (CA) se inicia en las inmediaciones de estos haces esclerenquimáticos y se extiende paulativamente hacia la izquierda o hacia la derecha o hacia ambas direcciones, con respecto al punto inicial del rompimiento. En estadios posteriores de desarrollo de la pared del utrículo se observa que en las inmediaciones de un haz vascular la cavidad aérea se desvía ligeramente hacia el envés y sobrepasa el hacesillo por el extremo abaxial, a través de los espacios intercelulares del mesófilo abaxial (véase flecha, arriba izquierda en la Fig. No. 5). En los nomófilos de *V. collumanthus* esto no ocurre por cuanto abaxial y adaxialmente los haces vasculares

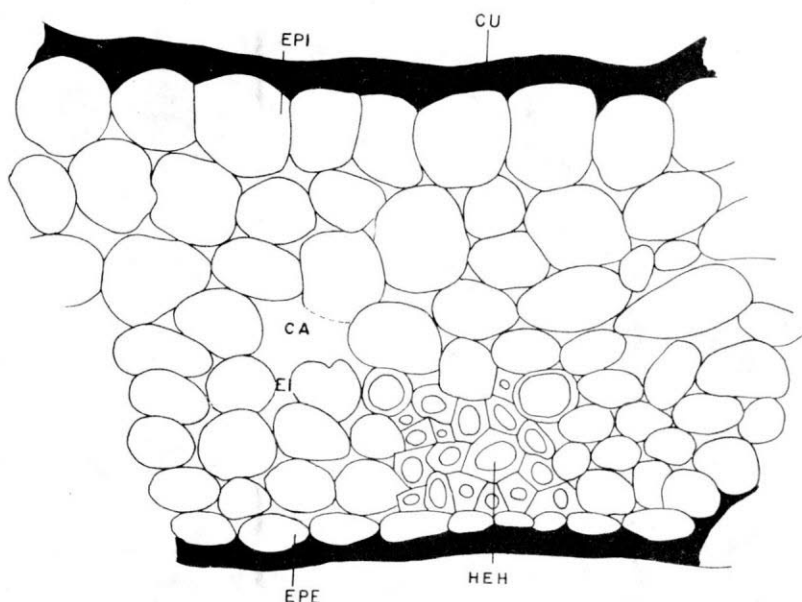


Fig. N° 4. Sección transversal de la pared de un utrículo joven. EPI = epidermis interior, EPE = epidermis exterior, CA = cavidad aérea, CU = cutícula, EI = espacio intercelular, HEH = haz esclerenquimático hipodermal.

están sostenidos por placas esclerenquemáticas que se prolongan hasta las respectivas epidermis y se unen a ellas. De tal modo que en secciones transversales los espacios intercelulares ampliados que llenan la región central de la hoja, a manera de lagunas, aparecen interrumpidos por los haces vasculares y las columnas de esclerénquima que los sostienen. De acuerdo con Metcalfe (1971,111), esto mismo ocurre en diversas especies de *Carex* L.

3.4 Resumen y consideración sistemática

El análisis morfológico comparativo pone en evidencia coincidencias fundamentales en biotipo, en la sucesión foliar y en la organización de la inflorescencia entre *V. collumanthus* y especies de *Carex* L. Por otra parte, los estudios anatómicos de la pared del utrículo, en varias etapas de su desarrollo, demuestran inequívocamente que las flores femeninas de *Vesicarex collumanthus* están envueltas por un utrículo originalmente sencillo. Luego, tiene lugar en el mesófilo la formación de cavidades aéreas, que pueden llegar a extenderse por todo el contorno de la pared del órgano, dando lugar a la estratificación aparente en dos capas del utrículo. De esta suerte, en sentido morfológico estricto, no puede hablarse de la presencia de un doble utrículo, en *Vesicarex collumanthus*. Como se vió, la

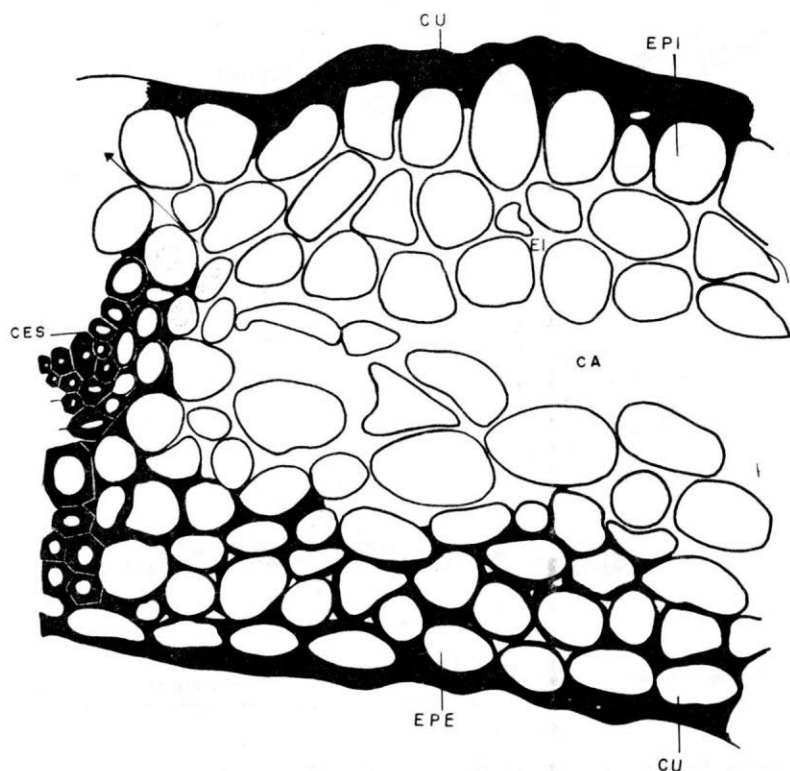


Fig. N° 5. Sección transversal de la pared de un utrículo maduro. EPI=Epidermis interior, EPE=epidermis exterior, CA=cavidad aérea, CU=cutícula, EI=espacio intercelular, CES=cubierta esclerenquimática.

estratificación aparente tiene también lugar en los nomófilos de *V. collumanthus* y muchas especies de *Carex* L. ya estudiadas anatómicamente. Por consiguiente, esta característica, en opinión del autor, tampoco justifica el mantenimiento del género *Vesicarex*, propuesto por Steyermark.

Puesto que, por otro lado, se pudo demostrar la presencia de vainas foliares en los nomófilos de *V. collumanthus*, aparte de las coincidencias ya mencionadas, tenemos que concluir, no obstante las llamativas peculiaridades adaptativas de la forma de vida y ritmo de crecimiento de *V. collumanthus*, proponiendo la reducción de *Vesicarex* Steyermark a *Carex* L., subgénero *Eucarex*. La especie *Vesicarex collumanthus* Steyermark, por consiguiente, debe considerarse como una especie de *Carex*, bajo el nombre de *Carex collumanthus* (Steyermark) Mora.

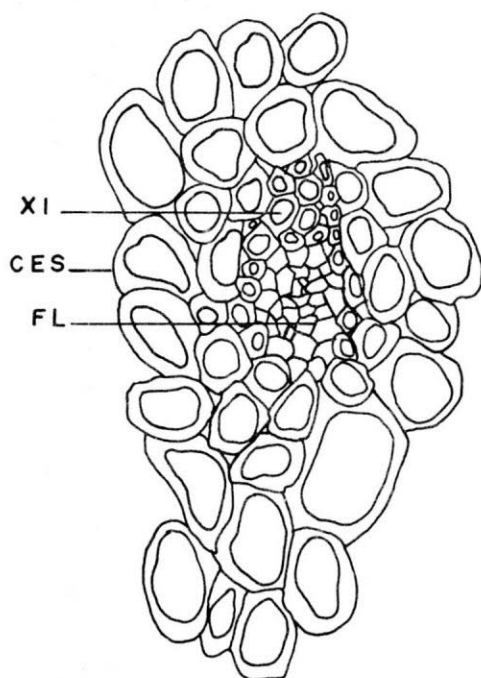


Fig. N° 6. Sección transversal de un haz vascular del utrículo maduro. CES = cubierta esclerenquimática, FL = floema, XI = xilema.

BIBLIOGRAFIA

CLEEF, A.M. 1982. Distribución y Ecología de *Vesicarex Collumanthus* Steyer. (Ciperac.). *Acta Biológica Colombiana* 1 (1): *en prensa*.

GLÜCK, H., 1919. Blatt- und blütenmorphologische Studien. Verlag von Gustav Fischer. Jena.

KÜKENTHAL, G. 1909. Cyperaceae-Caricoideae. In Engler (Editor) *Das Pflanzenreich* 4 (20). Leipzig.

METCALFE, C.R. 1971. In Metcalfe (Editor) *Anatomy of the Monocotyledons V. Cyperaceae*. At the Clarendon Press. Oxford.

MORA, L.E. 1960. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie der Cyperaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 35, 253-341.

STEYERMARK, J. 1951. Contributions to the Flora of Venezuela-I. *Fieldiana (Botany)* 28 (1), 1-242.