

SOBRE LA CAULIFLORÍA EN LA FAMILIA DE LAS ANONÁCEAS

Por ROB. E. FRIES

ABSTRACT

About the Cauliflory in the "Annonaceae".

The author studies the cauliflory, i.e. the development of flowers from the lignified stem or branches in some species of *Annonaceae* of tropical South America. The different types are mentioned and several examples of cauliflory are studied and morphologically interpreted. Its taxonomic value is considered rather small.

Es para mí un gran honor aparecer aquí ante esta ilustre asamblea, pero siento mucho no dominar suficientemente la lengua de este gran país para que mi comunicación sea digna del auditorio que tiene la gentileza de escucharme.

La vegetación de la América del Sur ha cautivado siempre mi interés y por espacio de cincuenta años me he dedicado a estudiarla. Por un lado, la vegetación en extremo interesante de las regiones del norte de Argentina y por otro lado la taxonomía y biología de ciertos grupos de plantas. Especialmente, me he dedicado al estudio de las especies de la familia *Annonaceae* que crecen en este continente. Durante este trabajo, así como en las revisiones taxonómicas de otras varias familias, he tenido la suerte de obtener la preciosa ayuda de varios colegas sudamericanos. Querría aprovechar la oportunidad para expresar, con tal motivo, mi profunda gratitud y para agradecer también las amabilidades que tantos botánicos latino-americanos han tenido para conmigo.

Como asunto de mi comunicación he elegido el dar cuenta de algunos problemas sobre la constitución de las *Annonaceae*.

Según la revisión que he hecho, esta familia comprende unas 700 especies americanas, representando 36 géneros. Pero hay que decir que falta mucho todavía para que la familia sea medianamente conocida. La mejor prueba quizás del conocimiento incompleto que hemos tenido de esta familia hasta estas últimas décadas es el hecho de que, durante mis trabajos sobre el grupo, me vi obligado a describir como nuevas nada menos que cerca de 340 especies y 11 géneros. No obstante, cada año se encuentran nuevos tipos y no me parece inverosímil que un centenar de especies americanas puedan aumentar el número de las ya conocidas.

Por el tiempo limitado de que dispongo, no es posible tratar a fondo de la taxonomía y morfología de esta interesante familia, por muy tentador que ello sea. Me limitaré aquí, pues, a tratar de un fenómeno frecuente en la familia en cuestión, el cual se ha denominado caulifloría.

Con el nombre de caulifloría, en su amplia acepción, se designa, como Vds. ya saben, el fenómeno que se produce en las plantas leñosas, cuando las flores brotan en los troncos o ramas, debajo de la copa. Como también es sabido, este fenómeno es frecuente en los países cálidos, especialmente en el trópico.

Por ser plantas casi exclusivamente tropicales, las Anonáceas presentan muchos ejemplos de caulifloría. En mis estudios sobre este grupo, he encontrado muchas veces tipos caulifloros. He notado también el fenómeno más o menos marcado, en algunos casos débilmente en otros muy acusado, así como también variable respecto a la interpretación morfológica. Como la familia invita al estudio de este interesante fenómeno, y ya que se trata de plantas de la flora sudamericana, me parece oportuno exponer algunos puntos de vista sobre el fenómeno en cuestión.

Sin embargo, para comprender la constitución morfológica de las inflorescencias caulifloras, es necesario primeramente mencionar, en breves palabras, los diferentes tipos de la constitución de los tallos en las Anonáceas americanas, tema al que he dedicado un estudio bastante detallado. En varios géneros (*Crematosperma*, *Guatteria*, *Xylopia*, y otros) las flores son axilares. En muchos otros, al contrario, son termi-

nales (como en *Annona*, *Rollinia*, *Duguetia*), pero, las más de las veces, las flores son entonces empujadas a un lado por un tallo que brota de la axila de una hoja inferior. De este modo la flor (o la inflorescencia) resulta opuesta a la hoja. El tallo que ha empujado a la flor, puede llevar a su vez una flor terminal, la cual será empujada también, formándose de este modo una cadena de generaciones (comp. Fig. 1 a). Entonces

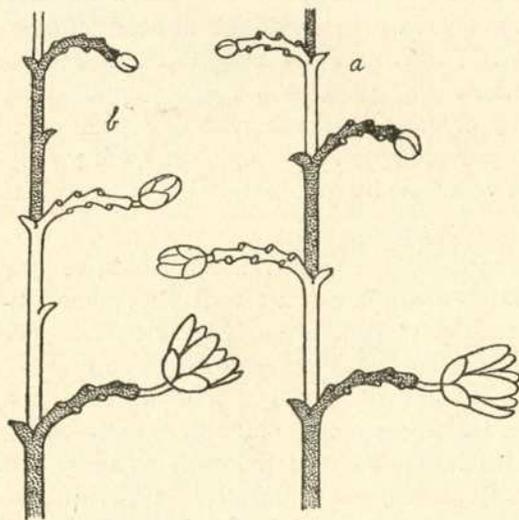


Fig. 1. — a - b. Figuras diagramáticas de tallos simpodiales en *Annonaceae*; comp. el texto.

tenemos aquí un "sympodium", en contraposición al tipo monopodial que caracteriza a las especies con flores axilares. Para la taxonomía de la familia, esta diferencia es especialmente importante.

Vamos a examinar ahora unos casos de caulifloría del tipo monopodial, al que pertenece, por ejemplo, el gran género *Guatteria*. En algunas especies, las hojas más bajas caen muy temprano de los tallos floríferos y las flores quedan entonces desnudas en las axilas, debajo de la parte foliosa. (Fig. 2). Por eso se tiene en cierto modo la impresión de caulifloría, pero en realidad no lo es, porque las flores están situadas

todavía en el tallo del año corriente. Se podría dar a este fenómeno, muy característico en ciertas especies, el nombre de "caulifloría falsa".

Este tipo tiene también cierto interés como principio de la caulifloría de la familia en cuestión. El nos conduce al grado ínfimo de la caulifloría verdadera. Las flores brotan, es cierto, en las axilas de las ramitas del año corriente, pero se desarrollan solamente después de uno o más años. Se encontrarán entonces en ramas más gruesas de años anteriores, como se puede ver aquí en la figura 3. Para mayor brevedad querría usar el término "ramifloría" para este tipo de caulifloría. Este fenómeno es muy común; existe en varias especies de muchos géneros, como por ejemplo *Xylopia*, *Unonopsis* y *Onychopetalum*. Se observan transiciones también entre la caulifloría falsa y la ramifloría.

El grado siguiente de caulifloría presenta el tipo que podría llamarse "truncifloría", es decir el fenómeno en el cual se piensa generalmente cuando se habla de caulifloría, y que se caracteriza por el hecho de que las flores se hallan en el tronco más o menos grueso del árbol, a menudo muy abajo. En este tipo también las flores han brotado primeramente en las partes jóvenes de los tallos, pero los botones no se han desarrollado, por una causa u otra, hasta después de varios años. Han dormido durante muchos años, y como los tallos que produjeron los botones han seguido creciendo y haciéndose más gruesos hasta formar troncos, las flores han brotado en este curioso lugar, en la parte inferior de los troncos. El fenómeno es análogo al que caracteriza a los "botones durmientes" que se encuentran en varios árboles, también en las regiones templadas; el género *Tilia* (el tilo) es en mi país bien conocido en este respecto. Pero en estos casos, los botones durmientes son vegetativos, nunca floríferos. Lo particular de la caulifloría es en realidad que los botones durmientes son floríferos.

Lindos ejemplos de este tipo de caulifloría se encuentran en *Guatteria novogranatensis* de Colombia y en las dos especies *Benthami* y *Ulei* del género *Xylopia*, pertenecientes a la región del Amazonas (Fig. 4). En estas especies, las flores están agrupadas en inflorescencias apretadas en los troncos de los árboles.

Si consideramos ahora los géneros, cuyos tallos como acabamos de decir, están constituidos como sympodia, encontramos representados también estos mismos grados de caulifloría. Pero dentro del tipo más extremo, es decir la truncifloría, se hallan

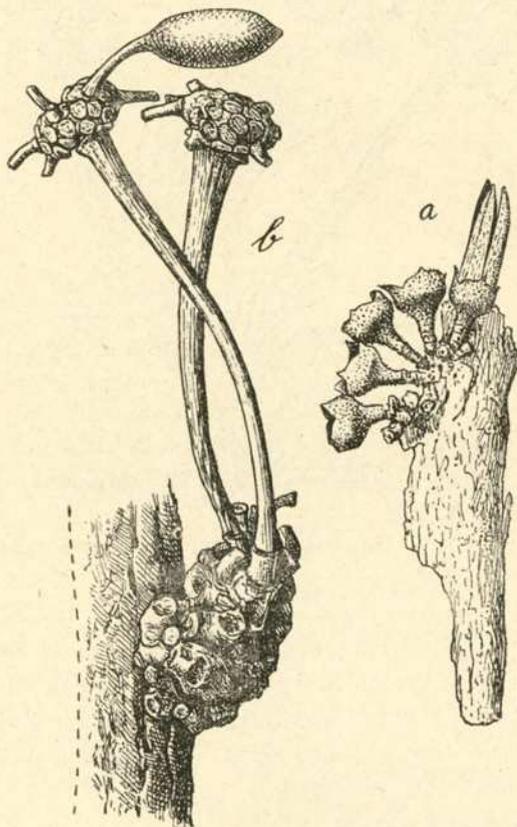


Fig. 4. — "Truncifloría" en *Xylopia Ulei* Diels. (a) y *Guatteria novogranatensis* R.E.Fr. (b)

formas aún más extrañas. Tienen este aspecto extraño, las inflorescencias de las dos especies *stelechantha* y *cauliflora* del género *Duguetia*, como se puede ver por la figura 5. De los troncos de estos árboles brotan ramitas cortas, a lo largo de las cuales se ven cicatrices numerosas y seguidas que han de-

jado las flores caídas. Cada una de estas flores constituye un eslabón de una generación en una brevísima cadena sympodial.

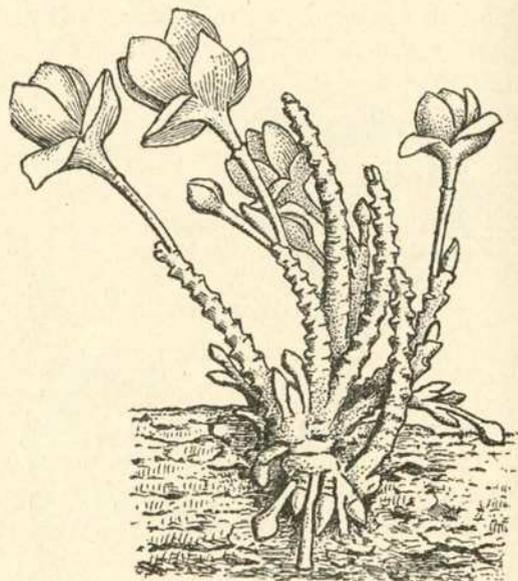


Fig. 5. — "Truncifloria", muy especializada, en *Duguetia stelechantha* Diels.

Otro tipo curioso lo representa la *Hornschuchia Bryotrophe*, un árbol bajo, que crece en el estado de Bahía. De la base del tronco salen tallos floríferos muy ramificados, sin hojas verdes (fig. 6). Estas ramas se extienden sobre el suelo, en el que también algunas veces penetran.

El resumen que he hecho hace un momento de la constitución de los tallos en las Anonáceas, lo he hecho especialmente para que entendiéramos el tipo de caulifloría extremadamente raro que se produce en algunas especies de *Duguetia*. Una sección de este género produce flores en largos tallos, semejante a estolones que salen de los troncos y que representan un tipo mucho más diferenciado que el tipo *Hornschuchia*.

La primera especie de esta categoría, *Duguetia rhizantha*, fué encontrada en los alrededores de Río de Janeiro y ha sido

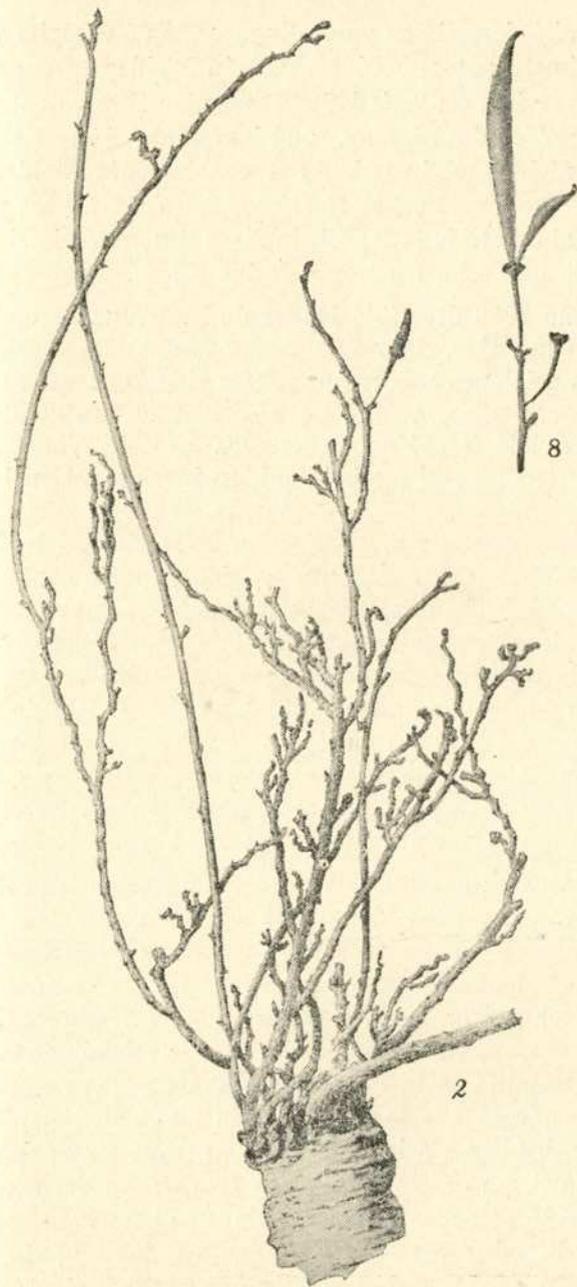


Fig. 6. — "Truncifloria" en *Hornschuchia Bryotrophe* Nees.

colectada allá después en varios lugares. Fué descrita y reproducida primero por el botánico alemán Eichler en el año 1883. De las flores dice él: "Die blühtragenden Zweige entspringen am unteren Teil des Stammes und laufen am Boden des Waldes hin aber nicht unterirdisch". Por consiguiente Eichler ya ha comprobado que esos tallos floríferos son ramas, y es pues extraño que al describir la especie le diese el nombre de *rhizantha*, es decir, la que echa las flores de las raíces.

En el año 1909 describió Huber de Pará una segunda especie del mismo tipo, *Duguetia cadaverica*, que tiene, según Ducke, los estolones subterráneos (las flagelas como se pueden llamar brevemente), y que no alcanzan un metro de largo. Huber describió también una tercera especie, *flagellaris*, en la que las flagelas son también subterráneas y miden hasta 10 metros. Hace algunos años (1941) pude yo añadir otras dos especies, *heteroclada* y *trichostemon*, de la cuenca del Río Negro en el estado de Amazonas y del departamento Sur de Santander en Colombia, respectivamente. La primera dicen que tiene las flagelas "subterráneas plurimetrales, radicales". Este tipo en extremo curioso de caulifloría está, pues, muy extendido en las selvas pluviales desde Río de Janeiro hasta Colombia. Por sus estolones floríferos (las flagelas) es este tipo tan divergente de los otros tipos caulifloros que hasta se ha lanzado para él el nombre "flagelifloría". Es claro que éste constituye solamente un subtipo de la truncifloría.

Vamos a examinar más detalladamente estas extrañas flagelas. Llevan a ciertas distancias cortas ramitas floríferas, dirigidas a un lado, que recuerdan mucho a las inflorescencias cuyo conocimiento acabamos de hacer con la *Duguetia stegochantha* (comp. Fig. 1 b). Como he podido comprobar, la flagela larga es un sympodium, en el que cada eslabón de la cadena simpodial termina en la inflorescencia. Es rasgo característico en las Anonáceas que las hojas estén situadas siempre alternadas en dos hileras a lo largo de las ramas. Como consecuencia de ello las ramitas floríferas (las inflorescencias), que siempre están situadas en frente de una hoja (o bráctea), también deberían estar en dos hileras a lo largo de la flagela, como muestra la figura 1 a. Pero no ocurre así, sino que todas están dirigidas a un mismo lado. La explicación de esto es

que los eslabones de la cadena simpodial están compuestos de dos internodios. Solamente a cada dos hojitas ocurre el desalojamiento de las inflorescencias, como aparece en la figura 1 b, que de modo esquemático muestra como está construída comúnmente la flagela. De ello resulta que las inflorescencias están en frente de cada dos brácteas y como éstas están ordenadas en dos hileras, todas las inflorescencias se dirigen a un mismo lado.

Hemos visto que las flagelas se extienden sobre el suelo y a menudo también se esconden debajo de la superficie. Si las flores estuvieran en dos hileras en la flagela como están las brácteas, entonces cada dos flores estarían dirigidas hacia arriba y cada dos hacia abajo. Pero, a causa de la construcción morfológica de las flagelas aquí descrita, todas las flores están expuestas a un lado, seguramente hacia arriba, lo que es de importancia especial en los casos en que la flagela es subterránea. La morfología de las flagelas, con las flores enfrente de cada dos hojitas, constituye, pues, una adaptación para una buena exposición de las flores a los insectos visitantes.

He tratado de hacer un breve resumen de la caulifloría de los géneros americanos de la familia *Anonaceae* y he tratado también de dar una interpretación morfológica de los fenómenos. Además he señalado que se trata siempre de botones durmientes, que por una u otra causa se desarrollan con retraso, después de varios años. Hemos visto los diferentes grados de caulifloría que están representados: la caulifloría falsa, la ramifloría, la truncifloría y últimamente el tipo más especial que encontramos en la flagelifloría. Será natural examinar, si este fenómeno tiene también un valor taxonómico, y en este caso, hasta qué punto? Puede ser de alguna utilidad para la taxonomía?

Para contestar esta pregunta, habrá que examinar con más detalle algunos géneros. En el gran género *Guatteria* las flores están, casi sin excepción alguna, situadas en las axilas de las hojas que quedan o de las recientemente caídas. Hay también una especie, *scandens*, que tiene tanto caulifloría falsa como ramifloría y también truncifloría. Otra especie del género, *novogranatensis*, tiene una marcada truncifloría (Fig. 4 b). A causa de ciertas características de las hojas, flores y frutos,

ésta especie debe ser colocada en una sección natural del género que carece por lo demás de toda caulifloría. Por lo tanto, me parece imposible atribuir a la caulifloría, en estos casos, un valor grande, para la taxonomía. Lo mismo ocurre con el género *Anaxagorea*, en el que de las 20 especies una sola (*petiolata*) es cauliflora; fuera de esto, se relaciona con las otras especies no caulifloras. En el género *Annona* hay caulifloría en una sola especie dentro de cada una de tres secciones naturales y bien delimitadas.

Un gran interés ofrece a este respecto el género *Duguetia*. Ya he mencionado que dos especies, *cauliflora* y *stelechanta*, tienen extrañas inflorescencias que salen de las partes viejas del tronco. Aquí también se unen estas dos con una serie de otras especies, con las cuales forman dentro del género una sección bien delimitada. Más notable es, sin embargo, la caulifloría en las cinco especies ya mencionadas del tipo que representa la *rhizantha*. Estas forman una sección especial dentro del género, y sería natural atribuir a la flagelifloría especializada de estas un valor taxonómico. Esta sección (*Geanthemum*) está, sin embargo, suficientemente caracterizada por las cualidades de las flores y frutos, y sería considerada como una sección especial dentro del género, aunque no existiese la flagelifloría. Interesante es también que una flagelifloría completamente idéntica se ha encontrado en una especie africana del género *Paraphyadanthé* perteneciente a la familia *Flacourtiaceae*, y que crece en las selvas del Camerún. De lo que he dicho aquí, se puede pues sacar la conclusión de que a la caulifloría de las Anonáceas americanas no se le puede atribuir un valor taxonómico demasiado grande. Sin embargo algunas veces puede ser útil como cualidad para ayudar a distinguir las especies. Pero no más.

La caulifloría es, evidentemente, un fenómeno que está en relación con otras circunstancias unidas a la adaptación de la planta al medio ambiente, y entonces lo más natural es considerar las condiciones biológicas de las flores. La frecuencia y morfología de la caulifloría se puede estudiar en el material seco de los herbarios, como yo he tratado de hacerlo, pero la



Fig. 2. — "Caulifloría falsa" en *Guateria reflexa* R. E. Fr.



Fig. 3. — "Ramiflora" en *Unonopsis spectabilis* Diels.

interpretación debe hacerse en plena naturaleza, y aquí se presenta un problema interesante para los que viven en este continente. Se han intentado varios ensayos de interpretación en otros países, pero de aquí esperamos el definitivo.

(Presentado al II Congreso Sudamericano de Botánica, Sección Anatomía y Morfología Vegetal, en la sesión del 14 de octubre de 1948).