



Morfología y anatomía floral de las *Agavaceae*

Alberto Álvarez de Zayas, Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana

RESUMEN

Se presenta el estudio de la morfología y anatomía floral en 11 de los géneros de la familia *Agavaceae*, se presta especial atención a la vascularización floral y los nectarios septales.

Se demuestra las importantes diferencias de *Hosta* respecto a los géneros de *Agavaceae* y se analizan las relaciones de afinidad entre *Beschornerieae*, *Yuceae* y *Agaveae*.

El origen paralelo del ovario infero en *Beschornerieae* y *Agaveae* es discutido sobre la base de los resultados obtenidos y otros ya publicados por el autor.

ABSTRACT

The study of the floral morphology and anatomy of 11 genera of the *Agavaceae* family is presented, making special attention on the floral vascularization and septal nectaries.

The important differences between *Hosta* and the other agavaceous genera is demonstrated and the affinity relationship among *Beschornerieae*, *Yuceae* and *Agavaceae* is analyzed.

The parallel origin of the inferior ovary in *Beschornerieae* and *Agaveae* is discussed on the basis of the present results and previous ones published by the author.

INTRODUCCIÓN

La morfología floral ha sido y aún sigue siendo un elemento fundamental en la argumentación de los sistemas taxonómicos y la valoración de sus caracteres ha posibilitado numerosos reordenamientos en monocotiledóneas.

Antes de la propuesta de Hutchinson (1934) la composición de los géneros luego colocados en *Agavaceae* se fundamentaba principalmente en la posición infera o súpera del ovario, fue él quien primero valoró el hábito de las plantas y la naturaleza de la inflorescencia con tal fuerza que rompió el encanto de esa concepción primaria; no obstante la división en subfamilias de las plantas hipoginas y epiginas fue mantenida hasta nuestros días en sistemas modernos como el que proponen Dahlgren y col. (1985).

Los adelantos en las investigaciones cariológicas y la confirmación de que un cariotipo bimodal caracterizaba las *Agavaceae* situó al género *Hosta* en esta familia (Traub, 1953, Takhtajan, 1980), abriendo un amplio espectro en lo que a la afinidad de la morfología floral se refiere.

Con el fin de reunir evidencias que permitan una propuesta sobre un sistema para la familia *Agavaceae* el autor ha venido investigando sobre los caracteres de la epidermis foliar, las inflorescencias y el polen (Álvarez 1985, 1986, 1987), siendo el presente una continuación de dicho trabajo.

Han resultado de utilidad en el presente trabajo las descripciones y valoraciones sobre la morfología floral presentados por Trelease (1886, 1892, 1893, 1902, 1910), Baker (1871, 1888, Rose (1899), Berger (1915), Bailey (1930), McKelvey (1938-1947), Shinnars (1965), Panchaksharappa y Rangel (1966), Gentry (1972, 1982), Verhoek (1975), Schaffer y Schaffer (1977), en morfología floral y los de Gatin (1920), Joshi y Pantulu (1941), Mogensen (1969) y principalmente Wanderlich (1950) en anatomía floral.

La importancia del origen del ovario intero tiene gran significación en el análisis de las relaciones filogenéticas como señalan Chaturvedi (1945) *Amaryllidaceae* y Douglas (1957) para todas las plantas con flores y ha sido tema fundamental del presente trabajo.

MATERIALES Y MÉTODOS

La anatomía floral fue estudiada en especies de los géneros *Yucca*, *Hesperoyucca*, *Hesperaloe*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Aqave*, *Manfreda*, *Polianthes*, *Prochnyanthes* y *Bravoa*.

Las muestras herborizadas fueron rehidratadas lentamente en solución glicerínada, tanto las muestras herborizadas como las frescas fueron incluidas en parafina, seccionadas, teñidas con Hematoxilina y montadas en bálsamo de Canadá según Johansen (1940).

Fueron utilizados esquemas para la presentación de los resultados por su superior valor interpretativo.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA FLORAL GENERAL

Las flores de *Agavaceae* son bisexuales, trimeras, hipoginas o epiginas, actinomorfas o ligeramente zigomorfas, mayormente pediceladas y sustentadas por una bráctea bien desarrollada, colgantes, erectas o dobladas, algunas fragantes, muchas productoras de néctar en abundancia.

Los tépalos forman verticilos, dos iguales o subiguales, son blancos, cremosos, vináceos, amarillos, amarillo-verdosos, naranjas, rosados hasta casi rojos; libres o concrecentes en un perigonio tubular, breve en las hipoginas, breve o muy desarrollado en las epiginas, con segmentos

inflexos, rectos o reflejos y el tubo de las epiginas doblado a veces subapicalmente urceolado, o recto, expandido o estrecho.

Los estambres forman dos verticilos iguales, están unidos a la base del ovario o de los tépalos en las hipoginas, a la base del estilo o a diferentes alturas por debajo de la garganta del tubo en las epiginas, son insertos o exertos; los filamentos son delgados o gruesos, a veces engrosados apical, basal o centralmente, erectos o fuertemente reflejos arriba, los más largos crecen en posición geniculada hasta la antesis; las anteras son sagitadas y cortas o alargadas, introrsas, peltadas (epipeltadas) o casi impeltadas, dehiscentes por fisura longitudinal mayormente versátiles, algunas inmóviles, sentadas horizontalmente sobre la porción doblada de los filamentos.

El ovario es tricarpelar, trilocular o hexalocular por el desarrollo de una costilla dorsal del carpelo a modo de un falso septo; los primordios seminales son anátropos, perítropos, numerosos en apretadas filas a lo largo de las placentas marginales; el estilo es largo o corto, a veces crece después de la marcescencia de los estambres, algunos son engrosados basalmente, tres carinados o sólo con la base dilatada cónicamente; los estigmas son punctiformes o mayormente capitados, tres o seis partido, a veces ahuecado centralmente, en su mayoría cortamente papilosas que suelen abrir en su madurez después de las anteras de la misma flor.

En las figuras 1, 2 y 3 se representan los caracteres más sobresalientes de la morfología floral en *Agavaceae*.

Anatomía y morfología floral de las tribus

La vascularización floral, los nectarios septales y algunos otros caracteres permiten establecer algunas semejanzas y diferencias entre los géneros estudiados. Estos caracteres serán detallados en *Agave* y detalladas sólo las diferencias de los otros géneros, junto con las variaciones de la morfología floral.

Agaveae (figura 4).

El peciolo floral está atravesado por un apretado conjunto de haces vasculares constituido por un anillo de haces vasculares periféricos unidos por las vainas de fibras que los rodean, al centro de ese anillo otros haces vasculares (6-9) también con vainas de fibras, se sitúan radialmente. En todos los haces el floema está hacia el exterior y el xilema hacia el interior. (figura 4 A).

En el extremo del pedicelo las vainas de fibras desaparecen o su esclerotización es mucho menor y se pueden apreciar ramificaciones masivas de los haces hacia la periferia (centrifugal), apenas en pocos milímetros de altura se ordenan los haces periféricos periantales en un anillo de unos 24 hacecillos y un poco más arriba se ordenan 6 haces vasculares equidistantes en torno a tres conjuntos de hacecillos centrales (figura 4 B).

A nivel del receptáculo floral es posible reconocer el destino de cada haz vascular. (figura 4 C) Los haces periféricos son periantales (P), a continuación y hacia dentro están los seis haces estaminales (e) y en el centro tres conjuntos vasculares de los carpelos (CC). En cada conjunto vascular del carpelo pueden ser reconocidos inmediatamente por detrás del haz vascular estaminal correspondiente, un haz algo mayor que corresponde al haz carpelar dorsal (Cd), un par de hacecillos ocupan el otro extremo del conjunto y se corresponden con los haces carpelares ventrales (Cv), estos últimos presentan una torsión gradual de modo que la orientación del floema y del xilema resulta invertida, lo que se corresponde con la invaginación de la hoja carpelar en sus márgenes; entre los haces dorsales y ventrales se sitúan hacecillos laterales (4-6) del carpelo (Cl).

Los haces vasculares de cada pieza floral se mantienen independientes y no se aprecia anatomosis en los correspondientes a verticilos diferentes.

En la base del ovario se aprecian tres fisuras unidas centralmente que corresponden a la reunión de los tres nectarios septales, los cuales un poco más arriba están ya separados.

Los lóculos carpelares aparecen algo más arriba rodeados por los haces vasculares del conjunto carpelar (CC).

A lo largo de la pared del ovario se disponen los haces vasculares de cada pieza floral y sólo al final del ovario, donde se separa el tubo del perigonio de la base del estilo, es posible delimitar con claridad el número de haces, vasculares que corresponden a cada pieza del perianto a ese nivel, los cuales constan de unos 18 hacecillos en las piezas externas y de unos 9 en las internas; los haces vasculares de cada estambre aparecen divididos ya a ese nivel, en un haz central y 4-5 periféricos, mientras que el conjunto de haces de cada carpelo queda reducido a sólo 5 hacecillos. (figura 4 F).

A nivel de la garganta del tubo periantal, donde se separan los segmentos, el número de haces vasculares es de 24 hacecillos en cada pieza, los estambres separados del tubo del perianto un poco más abajo, mantienen su condición de vascularización antes descrita y sólo el haz central del filamento alcanza al conectivo de la antera (figura 4 H).

La vascularización del estilo, que en la base se inicia con 5 hacecillos por cada carpelo, se reduce más arriba a 3 y luego a 1, por reunión de estos con el haz carpelar dorsal, este último termina por desaparecer en el punto donde se dividen los lóbulos del estigma.

El estigma se divide en tres lóbulos y en cada uno de ellos participan dos lobos de cada carpelo contiguo.

El estigma posee abundantes pelos papilosos en la cara ventral de los lóbulos y alcanza su pleno desarrollo después que los estambres, ya que el estilo continúa su crecimiento posteriormente a la marchitez de los filamentos.

La vascularización delantera es total y un haz vascular (a) recorre el conectivo por debajo y por arriba del punto de inserción con el filamento.

Los nectarios septales tienen gran desarrollo y producen abundante néctar, suelen estar unidos por debajo del nivel de los lóculos carpelares, frecuentemente sus paredes laterales son sinuosas por lo que aumenta la superficie secretora y se abren al exterior en la base del estilo.

La epidermis floral sólo presenta pelos en los ápices de los segmentos del perianto.

Los subgéneros *Agave*, *Littaea* y *Manfreda* poseen una morfología floral básicamente idéntica, por la presencia de un ovario infero fusiforme; perianto fundamentalmente amarillo, amarillo verdoso, naranja, vináceo o rojo; el tubo perigonal comúnmente más corto que los segmentos, embudado; los segmentos rectos en *Agave-Agave* y comúnmente retrorsos en *Agave-Littaea* y *Manfreda*; los estambres exertos, unidos al tubo perigonal por debajo de la garganta; el estilo cilíndrico y alargado y el estigma tres lobulado y papiloso.

La anatomía floral es idéntica, sólo que en *Manfreda* los estambres tienen un solo haz vascular central y en algunas especies una porción del ovario está proyectada dentro de la cavidad del tubo periantal.

Poliantheae (figura 5).

El pedicelo floral en *Polianthes* posee haces vasculares con menos esclerotización de la vaina pero con una distribución y cantidad muy similares a los de *Agave*.

La vascularización de las piezas florales presenta las siguientes diferencias respecto a *Agave*: los estambres constan de un solo haz vascular incluido, pero independiente en casi todo el tubo perigonal; la antera, vascularizada en todo el conectivo, suele presentar el haz vascular bifurcado hacia los lóbulos interiores de la misma (figura 5 N); la vascularización del estilo aunque similar, difiere en que los haces vasculares laterales (Cl) y ventrales (Cv) no se unen completamente al haz dorsal (Cd) y suelen continuar algo más arriba del punto donde este último desaparece en la comisura de los lóbulos estigmáticos (figura 5 L-Ñ); la apertura de los nectarios se presenta sobre el estilo y siempre a apreciable altura de la base del mismo (figura 5 N).

La tribu *Poliantheae* posee una morfología floral típica que permite distinguirla en lo fundamental de *Agaveae*, su más cercano pariente, por presentar flores con ovario infero más bien globoso que fusiforme y un largo tubo periantal comúnmente doblado que le confiere cierto grado de dorsiventralidad a la simetría de las flores.

Las flores de *Poliantheae* son fragantes, blanco cremosas, rosadas hasta casi rojas, verdosas a algo castaño; el tubo estrecho a embudado, a veces geniculado, apicalmente dilatado a modo de una urna, es siempre mucho más largo que los segmentos; los estambres están insertos y pueden estar unidos cerca de la garganta del tubo o poseer filamentos cilíndricos y alargados que se unen al tubo cerca de su mitad inferior; las anteras son versátiles dentro del limitado espacio a que están confinadas; el estilo cilíndrico, es basalmente cónico y el estigma trilobulado y papiloso, sólo alcanza a sobrepasar la garganta del tubo hacia el final de la madurez de la flor.

Los géneros *Polianthes*, *Pseudobravia* y *Runyonia* poseen estambres con filamentos muy cortos que se insertan junto a la garganta del largo tubo floral, mientras que *Bravia* y *Prochnyanthes* poseen largos estambres con filamentos unidos a la parte basal del tubo floral.

Beschornerieae (Figura 5).

El pedicelo floral en *Furcraea* presenta un grueso anillo de haces vasculares unidos por la vaina de fibras muy esclerotizadas que los rodea, ningún haz central ocupa la médula parenquimatosa del anillo.

La ramificación de los haces vasculares en la base del receptáculo ocurre similarmente a *Agave*, pero las cavidades carpelares aparecen desde mucho más abajo que los nectarios, los cuales apenas recorren dos tercios del ovario.

Los segmentos del perianto que se separan del ovario sin desarrollar ningún tubo perigonal, constan de unos 12 haces que se duplican algo más arriba; los estambres aparecen ligados a la base del estilo y no a los segmentos del perianto, los tres estambres opuestos a los nectarios septales, separados de la base del estilo, un poco más abajo que los opuestos a los lóbulos carpelares. Los estambres poseen un solo haz vascular central que recorre el conectivo sólo en su porción superior.

Los haces vasculares del estilo se reducen desde 7 por carpelo en la base a uno solo que desaparece en la base del pequeño y papiloso estigma, el cual no es ni ahuecado ni trilobulado.

Los nectarios septales están bien desarrollados y abren al exterior en la base del estilo en el seno de tres profundas costillas de la base dilatada del estilo frente a los estambres correspondientes, cuyas bases están también dilatadas. La base del estilo y de los estambres presenta una epidermis secretora de células de paredes muy finas y citoplasma denso. Toda la epidermis de la flor presenta papilas o pelos bicelulares o tricelulares, principalmente el pedicelo, los tépalos y los estambres.

La vascularización floral de *Beschorneria* es similar a la de *Furcraea* y las diferencias fundamentales de su anatomía radican en que los nectarios septales se presentan desde la misma base del ovario y abren en la base hinchada del estilo que es tres acanalado pero muchos menos que en *Furcraea* y los estambres no están ligados a dicha base y sí a los segmentos del perianto.

La morfología floral de *Beschorneriae* es típica y se distingue de la de *Agavaceae* y *Poliantheae* claramente por las flores colgantes blanco cremosas, verdosas o vináceas, no fragantes, de ovario infero, fusiformes; el perianto presenta un tubo muy breve o ausente, segmentos rectos, erectos o abren en ángulo de apenas 45 grados; los estambres son cortos con la base engrosada, delgadas arriba, las anteras versátiles, peltadas, de base lobulada; el estilo basalmente es grueso triacostillado, delgado arriba rematado por un estigma pequeño apenas tres lobulado, no abierto.

Furcraea se distingue de *Beschorneria* además de por la inflorescencia en grandes racimos a veces piramidales, por las flores con perianto siempre blanquecino cuyos segmentos se expenden en la antesis y por los estambres unidos a la base del estilo, más dilatado que en *Beschorneria*.

Trelease (1910) estimó que los caracteres florales de *Furcraea* indican una marcada adaptación a la entomofilia y que aunque la producción de néctar no es abundante, las flores despiden un olor penetrante y los canales entre los estambres y la base acostillada del estilo indican la polinización por insectos con aparato bucal alargado y succionador como el que presentan las mariposas nocturnas.

Yuccaeae (figura 6).

El pedicelo floral en *Yucca* posee numerosos haces vasculares dispuestos radialmente sin formar un anillo y la vaina de fibras está poco desarrollada.

La ramificación de los haces vasculares florales en el receptáculo es escalonada, en la base se ramifican los haces del verticilo exterior del perianto, más arriba la del verticilo interior y un poco más, los haces estaminales. Los tépalos constan en la base de cinco hacecillos que se ramifican más arriba varias veces; los estambres constan de un solo haz central que aparece algunas veces unido a la base de los tépalos aunque en su mayoría se presentan libres; las anteras están sólo vascularizadas en su porción superior, dada su condición casi impeltada.

El ovario posee una abundante vascularización con un gran desarrollo de los haces vasculares carpelares ventrales (Cv) numerosos hacecillos laterales (Cl) y un haz vascular dorsal (Cd) que se ramifica hacia la costilla dorsal interior o falso septo del carpelo, un numeroso grupo de hacecillos periféricos (Cp) conectados principalmente con los haces laterales (figura 6 E), recorren los márgenes del carpelo y se van reduciendo en número hasta desaparecer en la base del estilo. El macizo estilo está recorrido por tres grupos de 5 a 7 hacecillos en su base que van uniéndose al hacecillo dorsal hasta que este desaparece en la comisura de los lóbulos estigmáticos; el estigma es imperfectamente tres lobulado y apicalmente seis dividido, cortamente papiloso y centralmente ahuecado (figura 6 M,N,S-U).

La epidermis floral comúnmente presenta papilas o pelos. Anatómicamente las secciones *Chaenoyucca*, *Heteroyucca* y *Sarcoyucca* son similares, sólo difiere *Chaenoyucca* por sus nectarios que alcanzan la base del ovario, mientras que en las otras llegan sólo al final del ovario a la base del estilo. La morfología floral de *Yuccaeae* difiere sustancialmente de la de las tribus *Agaveae* y *Poliantheae* y algo menos de *Beschorneriaeae*, la cual se caracteriza por presentar flores colgantes blancas, blanco cremosos, a veces con tonos violáceos y poco fragantes. Las flores de la tribu *Yuccaeae* son hipoginas, el perianto está formado por tépalos libres algunos concrecentes en la base hasta mediana altura, son carnosos, inflejos, a veces se abren un poco arriba o completamente reflejos; los estambres están insertos,

libres desde la base o unidos basalmente a los tépalos, a veces se separan sólo a nivel de los segmentos cuando está presente un tubo periantal corto; los filamentos son gruesos, rectos o fuertemente recurvos en su punta, globosos en su ápice o en su porción media, las anteras son cortas, sagitadas, casi impeltadas, sentadas, casi subsésiles y horizontales sobre el ápice globoso del filamento o versátiles; el ovario es cilíndrico o algo globoso, tres-acanalado, el estilo macizo, a veces delgado y corto, otras alargado y fino, el estigma tres lobulado mayormente seis dividido, con pelos cortos o largos.

Las diferencias morfológicas entre las secciones *Chaenoyucca*, *Heteroyucca* y *Sarcoyucca* del género *Yucca* son muy sutiles y están basadas en los frutos.

La diferencia entre *Hesperoyucca* y *Yucca* está dada por la presencia de flores con un estigma cabezudo, tres lobulado de largos pelos, sobre un estilo delgado que distingue a *Hesperoyucca*.

La anatomía floral de *Hesperoyucca* es similar a la de *Yucca* y ambas poseen los típicos haces vasculares periféricos de los carpelos; los nectarios septales están bien desarrollados desde la base del ovario y abren sobre los canales incarpelares como sucede en *Yucca-Chaenoyucca*.

Clistoyucca se diferencia de *Yucca* y *Hesperoyucca* por poseer un ovario globoso casi sin estilo.

Las diferencias de *Samuela* respecto a los otros géneros de *Yuceae* antes mencionados radican en la presencia de flores fragantes con perianto gamotépalo.

El género *Hesperaloe* se distingue del resto de *Yuceae* por un conjunto de caracteres morfológicos y anatómicos. Entre los caracteres anatómicos diferenciales más importantes de *Hesperaloe* están; la ausencia de los típicos haces vasculares periféricos de los carpelos (Cp), nectarios septales grandes y muy productivos, que desde la base recorren todo el ovario y abren en tres cámaras en la base del estilo (figura 6 P), la epidermis floral glabra y pelos sólo en el ápice de los segmentos del perianto.

La morfología floral permite distinguir a *Hesperaloe* por varios caracteres importantes como son: el perianto tubular con un corto tubo basal, los segmentos sólo algo recurvos arriba; los estambres unidos al tubo perigonal, gruesos hacia su posición central, delgados arriba, las anteras oblongas sólo lobuladas basalmente; el ovario globoso, el estilo delgado, el estigma cortamente tres lobulado, papiloso y ahuecado.

Hosteae (figura 7).

El pedicelo floral en *Hosta* presenta de 12 a 16 haces vasculares dispuestos en círculos y con la vaina de fibras poco esclerotizada. La ramificación de los haces es escalonada, en la base se separan los haces periféricos o periantales, más arriba los estaminales y por encima de estos, los carpelares.

El tubo del perianto consta de 24 haces y los segmentos, de hasta 12 cada uno; los estambres poseen solamente un haz central y la antera sólo vascularización ascendente; cada carpelo presenta un haz dorsal, dos ventrales y dos laterales a nivel del ovario, en la base del estilo se presentan sólo tres haces por carpelo, mientras que hacia el extremo uno solo dorsal el cual finalmente termina en la comisura de los lóbulos del estigma. La sulura de los carpelos está abierta a todo lo largo del ovario y de la parte media basal del estilo (figura 7 C-E).

Los nectarios septales están bien desarrollados y se presentan unidos por debajo de los lóculos carpelares y abiertos en la base del estilo.

La epidermis floral es glabra excepto en los bordes apicales de los segmentos donde presenta pelos y en el estigma papilas cortas.

En el botón floral los estambres son desiguales y las anteras del verticilo exterior de estambres se presentan un poco por debajo de las del verticilo interior; después de la antesis, esta ligera diferencia se acentúa ligeramente y permite que todas las anteras puedan acomodarse frente al segmento medio inferior del perianto. (figura 7 G, K).

Hosta plantaginea difiere de las restantes especies del género por presentar grandes flores fragantes cuyos estambres más extendidos hacen las flores menos zigomorfas.

En *Hosteae* (figuras 3 y 7) las flores son bisexuales, trimeras, hipoginas, ligera o marcadamente zigomórficas, pediceladas y bracteoladas, horizontales en su madurez, colgantes en la senectud, a veces fragantes.

El perianto es acampanado o embudado con tépalos en dos verticilos subiguales, blanco cremosos, liláceos o azules, concrecentes en un perigonio bien desarrollado, a veces reflejos o sólo ligeramente doblados arriba.

Los estambres se presentan en dos verticilos subiguales, el exterior unido a la base del tubo perigonal y el interior unido a la base del ovario, exertos; los filamentos son delgados, doblados apicalmente y todos reunidos frente al segmento medio basal del perianto; las anteras son oblongas, epipeltadas, introrsas de apertura longitudinal y las tecas dobladas hacia dentro.

El ovario es tricarpelar, trilocular, globoso y pequeño con primordios seminales, anátropos, torcidos, con un ala ascendente bien desarrollada; el estilo es filiforme doblado arriba y reunido con los estambres; el estigma es capitado, tres lobulado, papiloso y abierto.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los géneros de la familia *Agavaceae* no sólo poseen un conjunto de caracteres comunes de la morfología y anatomía floral, sino también una evidente trama de relaciones que hace imposible desligar alguno de ellos de la familia. Los caracteres florales en *Hosta* no guardan coherencia con los de *Agavaceae* y estas diferencias pueden ser resumidas así:

- Flores liláceas o azules sólo blancas en algunas especies.
- Zigomorfía floral que se alcanza por la disposición de los segmentos del perianto y principalmente por los filamentos ganchudos que se reúnen frente al segmento medio inferior.
- Anteras con el conectivo doblado hacia dentro aproximado a las tecas.
- Sutura carpelar abierta en el ovario y en la parte basal del estilo.
- Primordios seminales ascendentes.

Estos caracteres permiten afirmar que la morfología floral de *Hosta* muestra una especialización a la polinización por un tipo determinado de insecto. Por otro lado la posición ascendente de los primordios seminales permite el desarrollo de una amplia y larga ala como evidente especialización anemocora.

En contraste con estos caracteres altamente desarrollados está su anatomía floral relativamente sencilla y principalmente la sutura carpelar abierta. Todo esto parece demostrar que *Hosta* representa una tendencia relativamente especializada a partir de formas muy sencillas dentro del Orden, pero cuya dirección evolutiva diverge de la que se presenta en *Agavaceae*.

Concuerdan con estas observaciones la estructura de la inflorescencia que es un racimo simple en *Hosta* y racimos compuestos en *Agavaceae* y el tipo morfológico del polen que los separa de *Agavaceae* sustancialmente, demostrando una especialización a la polinización diferente en *Hosta plantaginea* que en el resto del género.

Tradicionalmente *Agavaceae* ha sido dividida en dos grupos, las de flores hipoginas y las de flores epiginas. La tribu *Yuceae* con flores hipoginas constituye el grupo de menor desarrollo evolutivo y en ella es posible reconocer a *Clistoyucca*, *Samuela* y *Hesperoyucca* por algunas peculiaridades de su morfología y anatomía floral; las secciones del género *Yucca* son más uniformes en este sentido.

En *Yucca* se reúnen varios caracteres relativamente primarios de la tribu y de la familia como son: la poca diferenciación del estilo y del estigma, el perianto dialipétalo y estambres libres con anteras casi impeltadas. Particularmente la sección *Chaenoyucca* resulta la más primitiva por poseer además, nectarios septales sin atrofia. Como todas las *Yuceae* excepto *Hesperaloe*, están adaptadas a un agente polinizador cuyo reclamo no es el néctar sino el polen y un claustro para sus ovoposiciones, de lo que se deduce el importante rol de los agentes polinizadores en el desarrollo de las *Yuceae*, las cuales han alcanzado alta especialización a mariposas nocturnas del género *Tageticula* (*Pronuba*), correspondiente a *Hesperoyucca* la *T. maculata* y el resto, *T. yuccasella* y *T. mexicana* (según Trelease 1892, 1893, Matuda y Piña 1980). *Samuela*, según Trelease (1902), parece evitar el efecto parasitario de *Tageticula* con su perianto gamotépalo.

Dentro de *Agavaceae* con flores epiginas, *Beschornerieae* guarda mayor semejanza con *Yuceae*, particularmente con *Hesperaloe*. Entre las características afines se destacan: la epidermis floral con pelos (en *Furcraea*), los estambres con dilataciones, las anteras cortas casi impeltadas y las flores mayormente blanquecinas, colgantes como en muchas *Yuceae*.

La estructura peculiar de la base del estilo, donde los nectarios septales abren frente a los dilatados estambres, está más próxima a *Hesperaloe* que a ningún otro grupo.

El desarrollo en las inflorescencias fascículos monopódicos con flores colgantes en *Hesperaloe* y *Beschornerieae* concuerda con las observaciones en la morfología y anatomía floral, aunque el polen en *Beschornerieae* con sus tetradas características se aparta de todas las *Agavaceae*.

La morfología y anatomía floral permiten reconocer la afinidad entre las tribus *Poliantheae* y *Agaveae* como lo corroboran no sólo su ovario infero, sino también sus estambres delgados insertados al tubo, con anteras epipeltadas y grandes. su estilo delgado y largo con estigma tres lobulado, su ovario con poco desarrollo de las costillas dorsales, con nectarios bien desarrollados y la epidermis floral glabra excepto en el extremo de los segmentos; las diferencias son sutiles entre las que se encuentran, la apertura de los nectarios sobre la base del estilo y la vascularización del estigma que penetra en los lóbulos en *Poliantheae*.

La longitud del tubo es comúnmente mayor en *Poliantheae* pero se presenta desarrollado también en algunas *Manfreda* y en la sección *Parviflorae* de *Agave-Littaea* donde los estambres tampoco son muy exertos. Las *Poliantheae* tienen flores algo zigomortas, fenómeno menos acusado en *Agave* y *Manfreda*. Los estambres son muy cortos, con las anteras casi sésiles en *Polianthes*, *Pseudobravia* y *Runyonia*, pero en *Prochnyanthes* y *Bravia* están libres hasta la parte media basal del tubo. Estos caracteres, el largo del tubo y la

fragancia de las flores indican, como demostró Verhoek (1975) una especialización en la polinización por insectos diferentes de los de *Agave* y *Manfreda*, con tubos breves y estambres exertos.

Las inflorescencias en *Agaveae* y *Poliantheae* parecen tener un común origen y principalmente el polen denota particulares similitudes, resulta interesante que en *Bravoa* y *Prochnyanthes* los granos bicolpados presentan la exina reticulada, mientras que en *Polianthes* y *Pseudobravoa* los granos son bicolpados pero la exina es diminuto reticulada o preferentemente tectoperforada, lo cual concuerda en la adaptación a agentes polinizadores diferentes en una estrategia donde participa la longitud y forma del tubo, la libertad de los estambres y la ornamentación de la exina del polen.

El origen del ovario infero en *Agavaceae*, aunque pudiera esperarse fuera único, el resto de los caracteres florales no lo confirma, ya que la afinidad *Hesperaloe-Beschornerieae* es mayor y diferente de la de estas con *Agaveae-Poliantheae*, por lo que el desarrollo del ovario infero más de una vez no es descartable en la evolución de la familia.

En las figuras 8 y 9 se aprecian las similitudes y diferencias entre la morfología de los estambres y su vascularización, así como la estructura básica de las flores y los nectarios en *Agavaceae*.

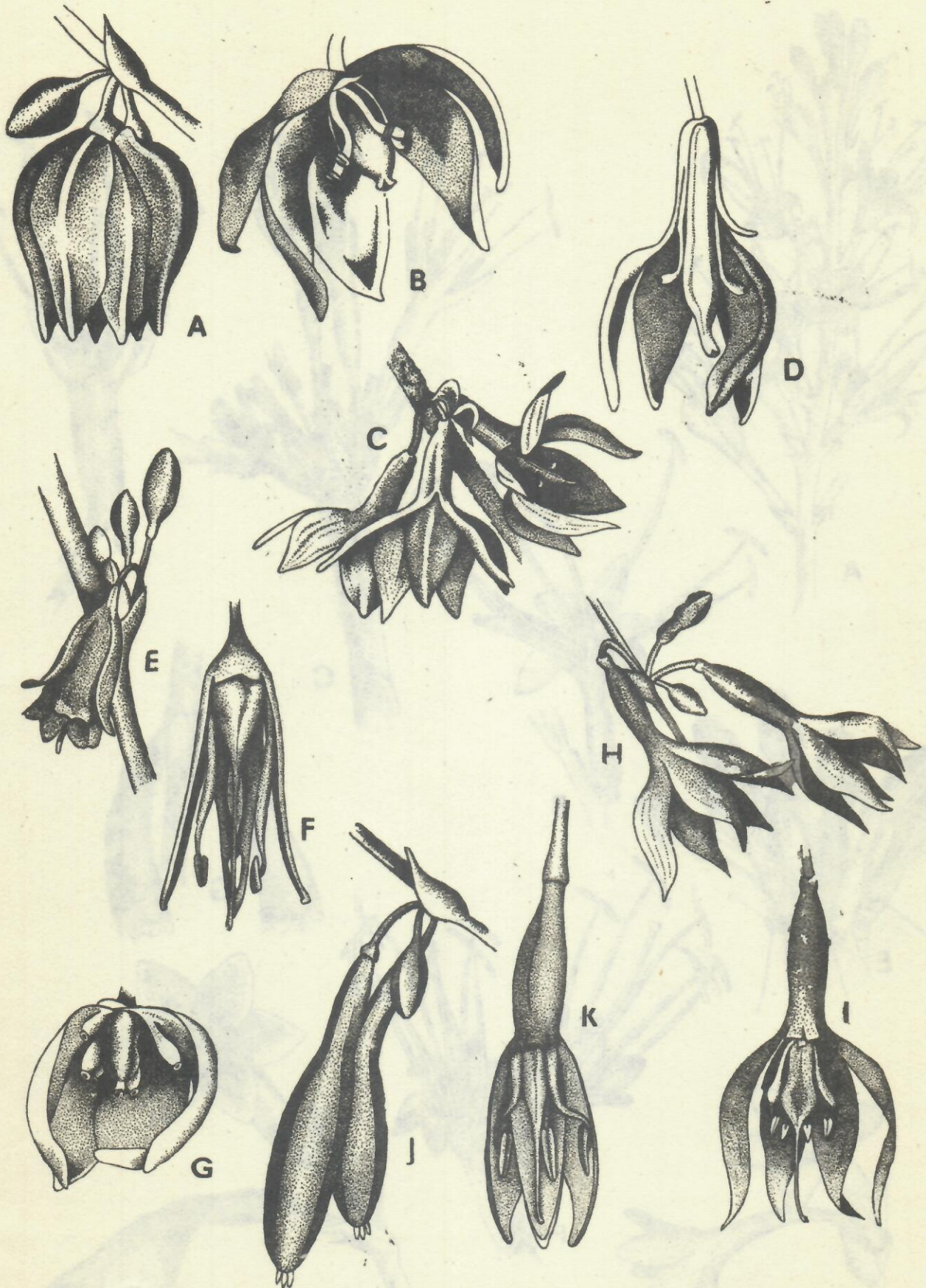


Figura 1. Morfología floral Yuccaceae-Beschornerieae. A-B *Yucca*, C-D *Samuela*, E-F *Hesperaloe*, G *Hesperoyucca*, H-I *Furcraea*, J-K *Beschorneria*. Nótese la posición colgante de las flores. Tamaño natural aproximadamente.



Figura 2. Morfología floral *Agaveae-Poliantheae*.
 A-D *Manfreda*, C-D *Agave-Agave*, E-F *Agave-Littaea*, G *Bravoa*,
 H *Polianthes*, I *Prochnyanthes*.
 A y B X0,5; G e I X1,5; el resto a tamaño natural aproximadamente



Figura 3. Morfología floral *Hosta*
A inflorescencia, B flor. Nótese sobre el segmento
medio inferior, los estambres y el estilo ganchudos.
A tamaño natural, B aumentado 3 veces.

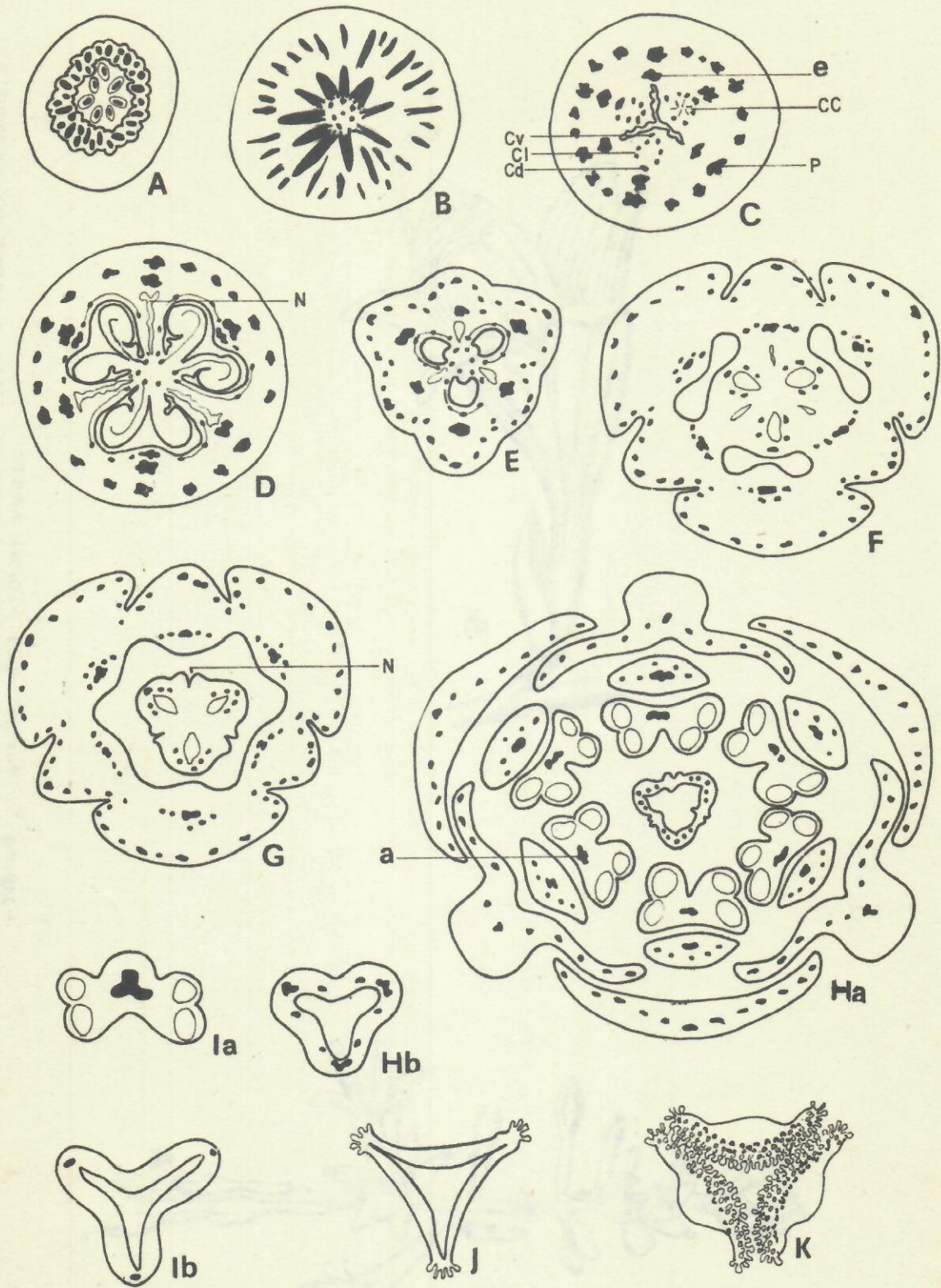


Figura 4. Anatomía floral. *Agave legrelliana*
 Secciones esquematizadas de la flor a diferentes niveles. A pedicelo, B receptáculo, C base del ovario, D región central del ovario, E región del ovario, F base del tubo del perianto, G tubo perianto con la base del estilo, Ha parte superior de la flor, Hb región central del estilo, Ia antera a nivel de su inserción con el filamento, Ib región superior del estilo, J región final del estilo, K estigma. Haces vasculares p periantales, e estaminales, a de la antera, cc conjunto de haces carpelares que incluye los dorsales (Cd), los laterales (Cl) y los ventrales (Cv), N nectarios septales.

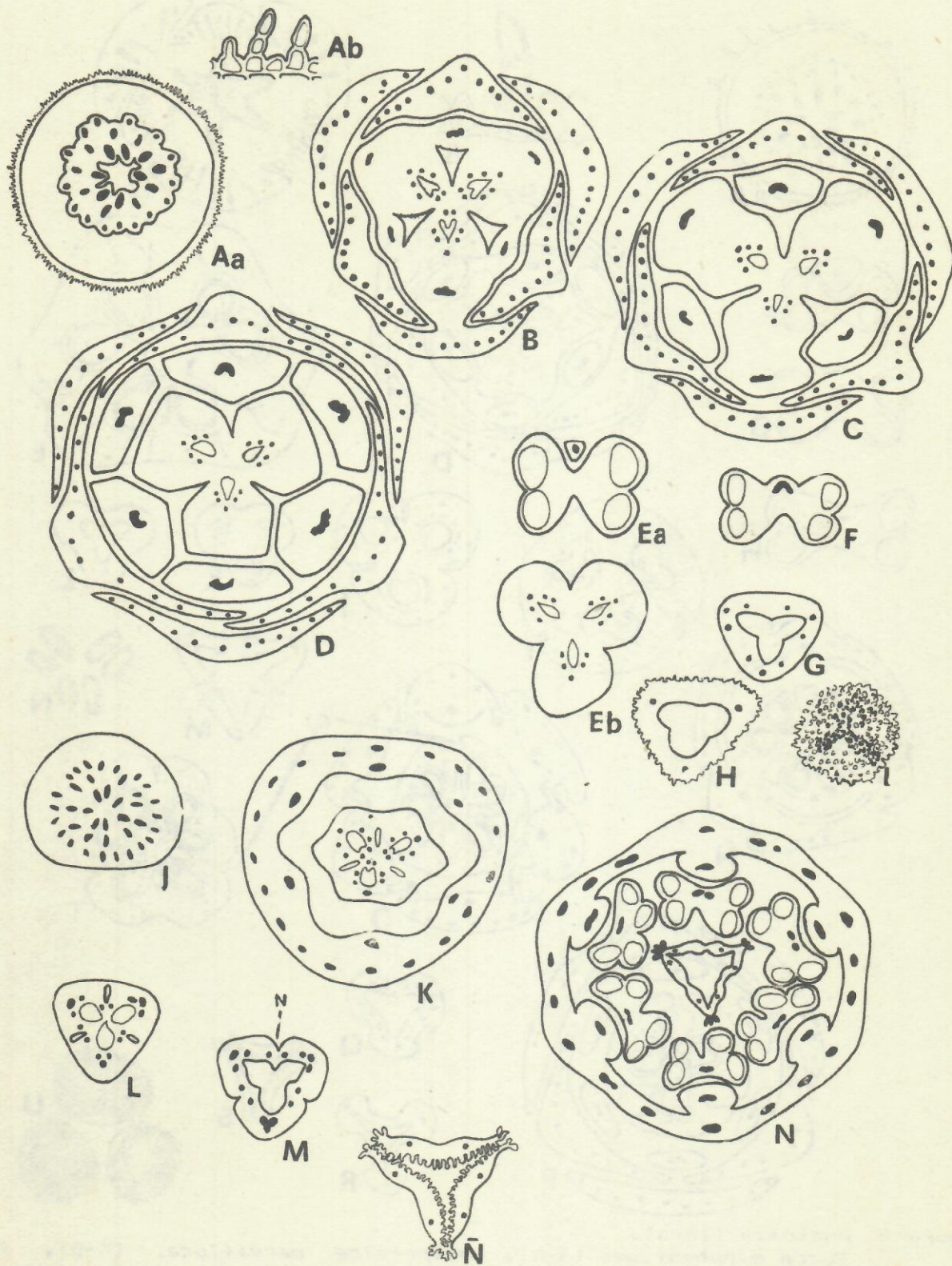


Figura 5. Anatomía floral. *Furcraea hexapetala* (A-I), *Polianthes tuberosa* (J-N). Secciones esquematizadas de la flor a diferentes niveles. Aa pedicelo; Ab epidermis del pedicelo; B región distal del ovario; C base del estilo; D región media basal del estilo; Ea y Eb antera, filamento y estilo en la región media superior de la flor; F antera después de la unión con el filamento; G parte superior del estilo; H base del estigma; I estigma; J pedicelo; K base del estilo; L región media basal del estilo; M estilo con la apertura de los nectarios (N); N parte superior de la flor; N̄ región media del estigma. 51

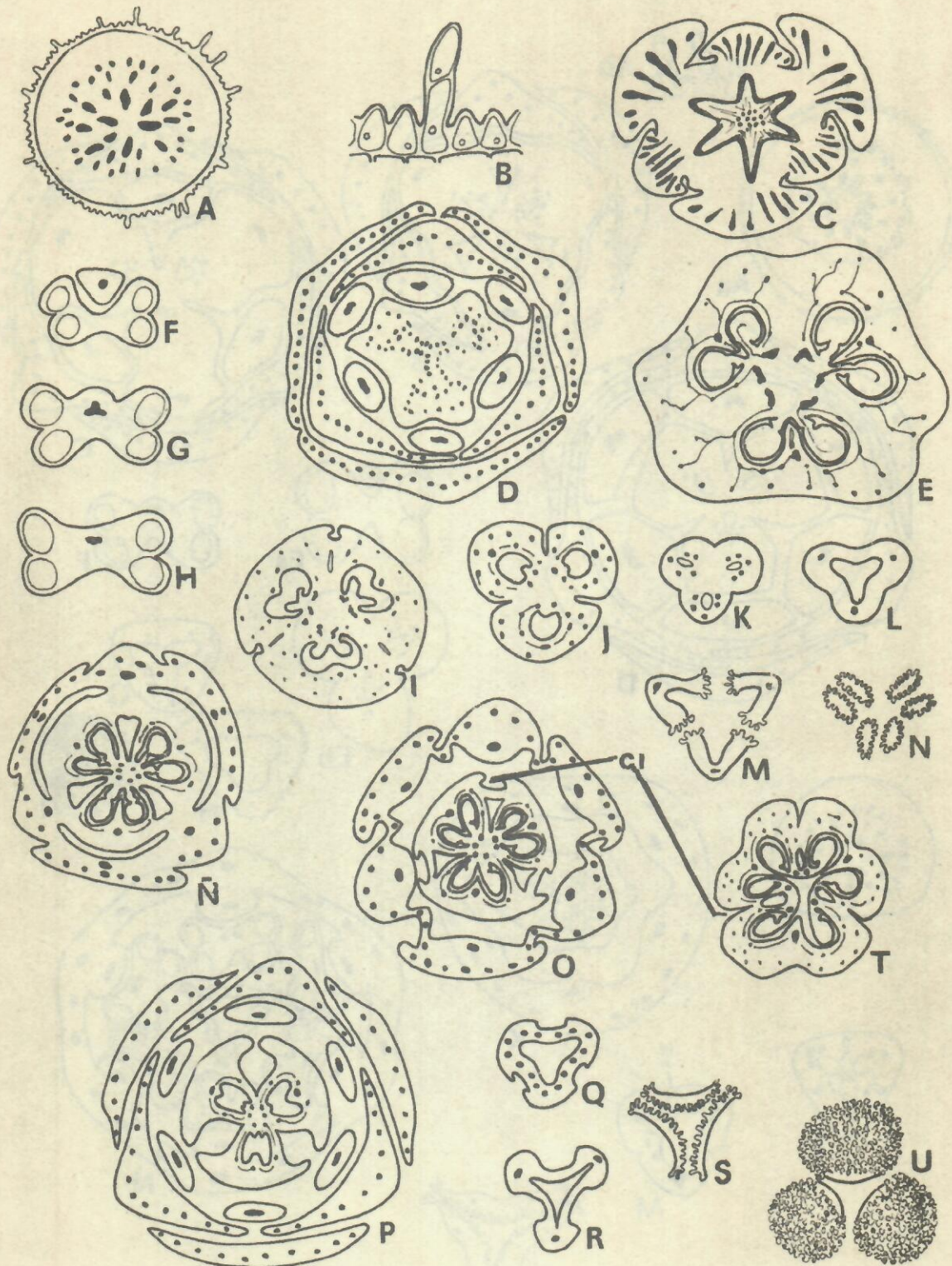


Figura 6. Anatomía floral. *Yucca elephantipes* (A-N), *Hesperaloe parviflora*, (Ñ-S), *Yucca filamentosa* (T), *Hesperoyucca whipplei* (U), Secciones esquematizadas de la flor a diferentes niveles. A pedicelo, B epidermis del pedicelo, C receptáculo, D base del ovario, E región media del ovario, F-H antera y filamento por encima, por debajo y en la unión, I base del estilo, J región media del estilo, K-L región superior del estilo, M base del estigma, N parte superior del estigma, Ñ base del ovario, O región media del ovario, P base del estilo, Q región media del estilo, R parte superior del estilo, S región media del estigma, T base del ovario, U estigma. Nótese en E la vascularización carpelar periférica y en O, T los canales intercarpelares exteriores (CI).

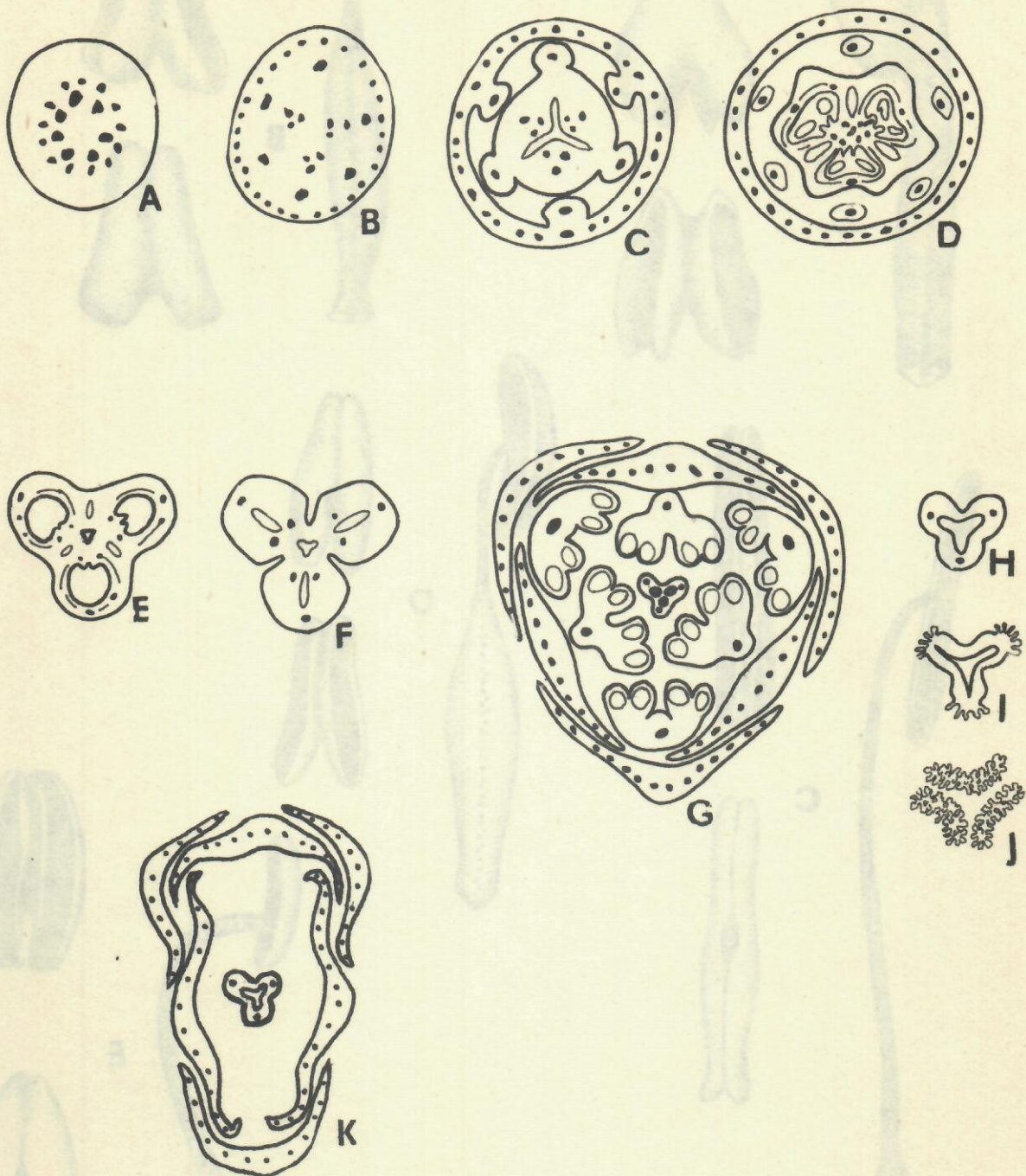


Figura 7. Anatomía floral. *Hosta sieboldiana*

Secciones esquematizadas de la flor a diferentes niveles.

A pedicelo; B receptáculo; C base del ovario; D región media del ovario; E parte distal del ovario; F base del estilo; G región superior de la flor; H parte superior del estilo; I base del estigma; J estigma. Nótese en C-F la sutura intercarpelar abierta en la región central del ovario y el estilo, así como la ligera asimetría de la flor.

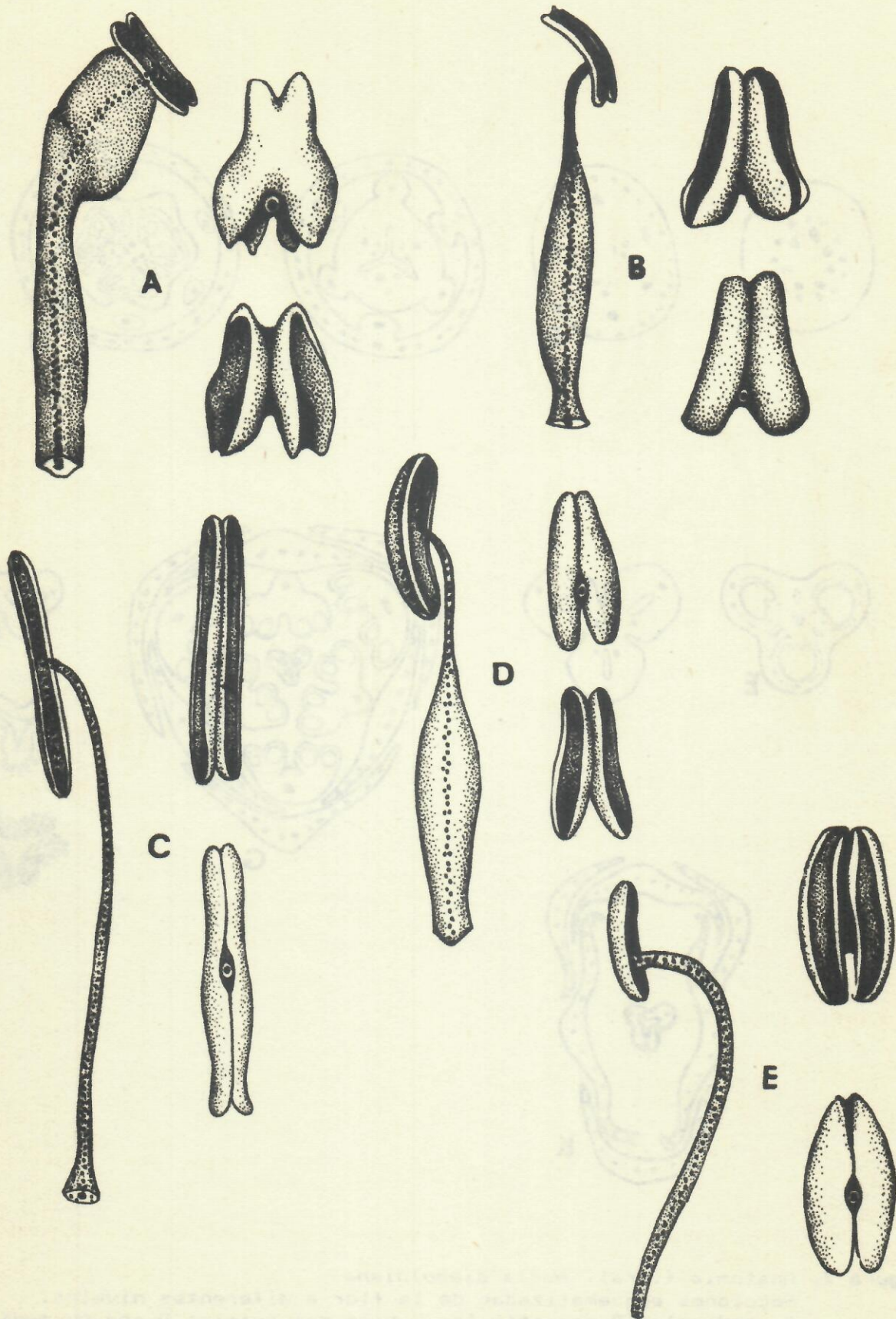


Figura 8. Estambres esquematizados donde se destaca la vascularización de los mismos.
 A *Yucca*, B *Hesperaloe*, C *Agave*, D *Furcraea* y E *Hosta*. Nótese que sólo en *Agave* la inserción del filamento en la antera está en posición media dorsal y la vascularización de la antera es a todo lo largo.

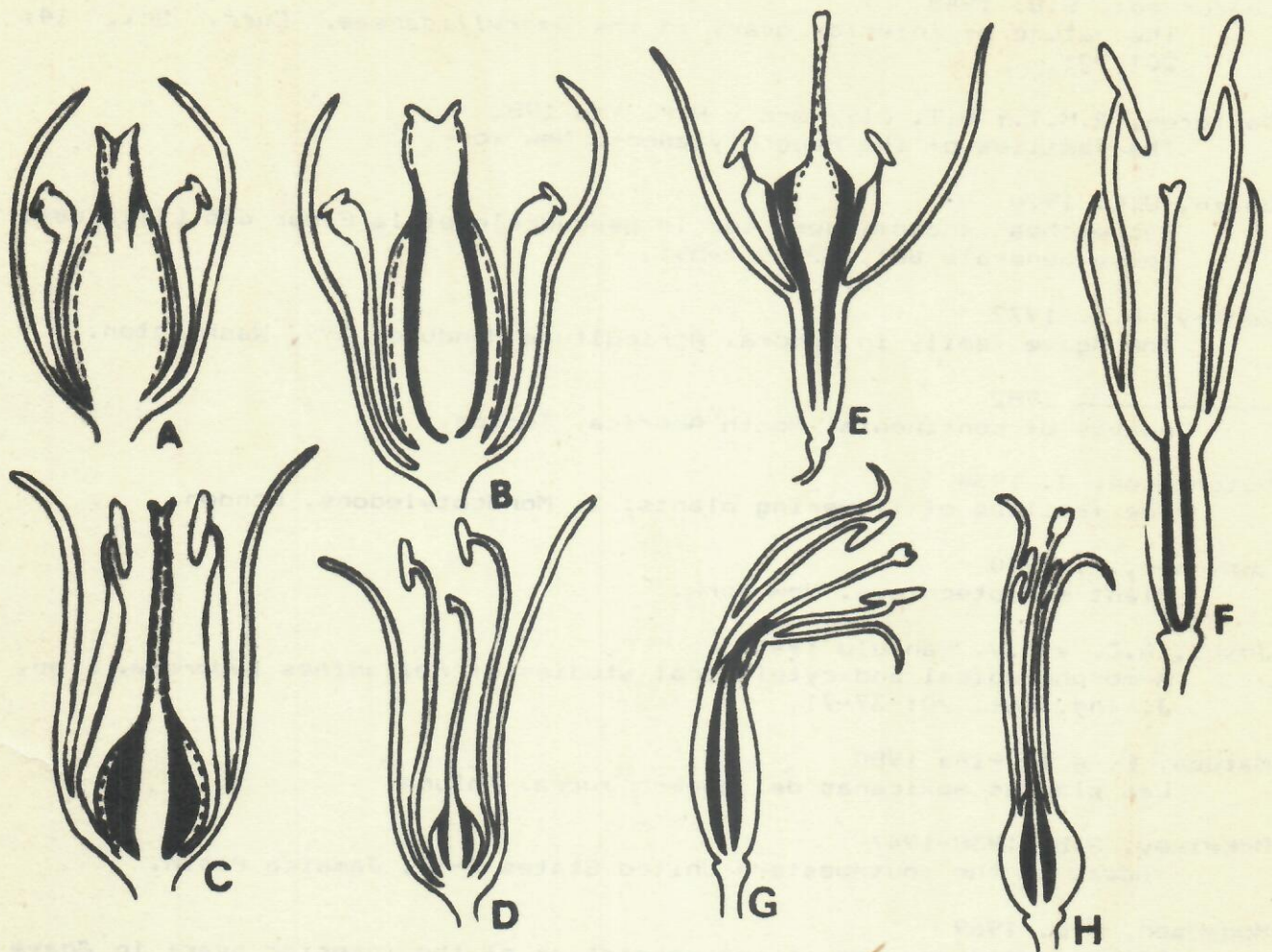


Figura 9. Secciones longitudinales esquematizadas de los principales tipos florales con los nectarios septales destacados en negro y los canales exteriores con línea de puntos.
 A *Yucca aloifolia*, B *Yucca filamentosa*, C *Hesperaloe parviflora*, D *Hosta sieboldiana*, E *Furcraea hexapetala*, F *Agave* sp, G *Prochnyanthes mexicana* y H *Polianthes tuberosa*.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, A. 1985
 El complejo estomático en la familia *Agavaceae* I Desarrollo. Feddes Rep. 96: 693-704.
- _____ 1986
 Las inflorescencias de *Agavaceae*. Rev. Jardín Bot. Nac. 7(2): 3-14.
- _____ 1987
 Morfología del polen de las *Agavaceae* y algunos géneros afines. Grana 26: 25-46.
- Bailey, L.H. 1930
Hosta and Hemerocallis. Gentes Herb. 2: 119-156.
- Baker, J.G. 1871
Hosta. J. Linn. Soc. Bot. 11: 367-372.
- _____ 1888
 Handbook of *Amaryllideae*. London.
- Berger, A. 1915
 Die Agaven. Jena.

- Chaturvedi, S.B. 1945
The nature of inferior ovary in the *Amaryllidaceae*. *Curr. Sci*, 14: 207-221.
- Dahlgren, R.M.T.; H.T. Clifford y P.F. Yeo 1985
The families of the Monocotyledons, New York.
- Gatin, U.C. 1920
Recherches anatomiques sur le peduncule et la Fleur des Liliacees. *Revue Generale Bot.* 32: 561-591.
- Gentry, H.S. 1972
The Agave family in Sonora. *Agriculture Handbook* 399, Washington.
- 1982
Agaves of continental North America. Tucson.
- Hutchinson, J. 1934
The families of flowering plants. 2. Monocotyledons. London.
- Johansen, H. 1940
Plant microtechnique. New York.
- Joshi, A.C. y M.V. Pantulu 1941
A morphological and cytological studies of *Polianthes tuberosa*. *Linn. J. Ind. Bot.* 20: 37-71.
- Matuda, E. e I. Piña 1980
Las plantas mexicanas del género *Yucca*. Toluca.
- McKelvey, S.D. 1938-1947
Yuccas of the southwestern United States I-II, Jamaica Plain.
- Mogensen, H.L. 1969
Floral ontogeny and it interpretation of the inferior ovari in *Agave parryi* *Canad. Jour. Bot.* 43: 23-26.
- Panchaksharappa, M.G. y J.F. Rangel 1966
Floral morphology, sporogenesis and gametogenesis in *Furcraea gigantea* Vent. *J. Karnatak Univ. Sci.*, 11:163-173.
- Rose, J.N. 1899
A proposed rearrangement to the suborder *Agaveae*. *Contr. U.S. Nat. Herb.* 4:150-157.
- Schaffer, M.W. y M.V. Schaffer 1977
The reproductive biology of *Agavaceae* I. Pollen and nectar production in four Arizona Agaves. *Southwest. Naturalist* 22:157-168.
- Shinners, L.H. 1965
Texas *Polianthes* including *Manfreda* (*Agave* subgenus *Manfreda*) and *Runyonia* (*Agavaceae*) *Sida* 2:333-338.
- Takhtajan, A.L. 1980
Outline of classification of flowering Plants (*Magnoliophyta*) *Bot. Rev.* 46:225-359.
- Traub, H.P. 1953
The tribus and genera of the *Agavaceae* *Plant Life* 9:134-137.
- Trelease, W. 1886
The nectary of *Yucca*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 13:135-141.
- 1892
The *Yucca* moth and *Yucca* pollination. *Ann. Rep. Missouri Bot. Gard.* 4: 99-158.

Trelease, W. 1893

Further studies of *Yucca* and their pollination. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 4:181-226.

_____ 1902

The *Yuccaeae*. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 13: 27-133.

_____ 1910

Observation on *Furcraea*. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 20:906-911.

Verhoek, Susan 1975

A study of the tribe *Polygonanthae* (Including *Manfreda*) and revisions of *Manfreda* and *Prochnyanthes* (*Agavaceae*) Cornell Univ. Ph. D. Thesis. Xerox Univ. Microfilms. Arnold Arbor. Michigan 48106: X.405.

Wunderlich, Rosalie 1950

Die *Agavaceae* Hutchinsons in Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynözeum, Staubblatt and Blattbaues. Östern. Bot. 2. 97:437-502.

Recibido: 27 de abril de 1988.