

ARTICULO INVITADO

REVISIÓN

Morfología vegetal neotropical

Blanca Pérez-García¹ y Aniceto Mendoza¹

¹ Departamento de Biología, Div. C.B.S. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. Apartado Postal 55-535, 09340 México, D. F. Fax: (52-55)5804-4688; bpg@xanum.uam.mx

Recibido 28-XI-2001. Corregido 16-X-2002. Aceptado 18-X-2002.

Abstract: An analysis on plant morphology and the sources that are important to the morphologic interpretations is done. An additional analysis is presented on all published papers in this subject by the Revista de Biología Tropical since its foundation, as well as its contribution to the plant morphology development in the neotropics.

Key words: Tropical Biology, vegetal morphology, Neotropical region, tropics.

La extraordinaria diversidad en la forma, estructura y hábitat de las plantas es un hecho familiar y toda una experiencia, lo cual es reconocido por un observador sin adiestramiento científico. Las algas de los arroyos, los pequeños musgos, la diversidad de los helechos, los grandes conos de algunas coníferas y las infinitamente variadas plantas con flores de nuestras selvas, bosques y jardines; todas son reconocidas como grupos diferentes de plantas por los legos, con base a criterios más o menos superficiales o marcadas características.

La inspección casual de los *aspectos superficiales* de las plantas, es un método poco fiable para separar las plantas en grupos naturales o para comprender correctamente la naturaleza y relaciones de sus partes. Así por ejemplo decimos, las pequeñas plantas verdes que flotan en la superficie de los charcos son “algas” por su tamaño pequeño y la ausencia de flores conspicuas. Sin embargo, en rigurosos estudios científicos de una población de tales plantas acuáticas demuestran que además de algas; puede haber pequeños helechos acuáticos (*Azolla*) o diminutas plantas con flores

(*Lemna*). Esto confirma que las observaciones superficiales de las similitudes y diferencias morfológicas de las plantas terrestres pueden conducir a conclusiones incorrectas.

Es frecuente, por ejemplo que una amplia variedad de plantas no relacionadas entre sí, son llamadas “helechos” porque éstas tienen las hojas muy divididas o pinnatífidas. Si se realiza una observación morfológica comparativa, el punto de vista es claro, que los verdaderos helechos son marcadamente diversificados en la forma de sus hojas y que sus características distinguibles están basadas en sutiles, pero fiables similitudes de su estructura y formas de reproducción. Esto nos demuestra que no podemos hacer juicios a la ligera ya que estos nos pueden conducir a una noción errónea, de la naturaleza de la reproducción y una subestimación de la diversidad en forma, estructura y hábitat de las plantas.

El estudio morfológico de las plantas intenta, por medio de técnicas rigurosas y observaciones meticulosas, investigar sus aspectos macroscópicos, explorar y comparar aquellos aspectos microscópicos de forma, estructura y

reproducción; los cuales constituyen la base para la interpretación de similitudes y diferencias entre ellas. Uno de los más fructíferos resultados de los estudios morfológicos iniciales fue el reconocimiento de los tipos fundamentales de órganos que constituyen el cuerpo de la planta (hoja, tallo y raíz), posteriores fueron los análisis de los órganos vegetativos y las estructuras de reproducción tanto sexuales como asexuales así como la importancia de los estudios comparativos por similitudes u homologías, de los órganos de las plantas comienza a establecerse.

Ahora examinaremos el *concepto de homología* como es usado en la interpretación de la forma y estructura de la planta. La esencia de la idea de homología fue expresada en los escritos de los grandes poetas y filósofos como Goethe (1790) a quién nosotros también debemos la palabra de "*Morfología*" (literalmente, *la ciencia de la forma*) en su ensayo *Metamorfosis en Plantas*.

Conforme avanza el conocimiento botánico en el siglo XIX se enfatiza la importancia del *concepto de homología* y la necesidad de interpretarlo desde un criterio más amplio. Con las ideas de Goethe y las observaciones de Wolff (1774) sobre el origen de las hojas en un punto de crecimiento del vástago, se inicia el concepto de *homología serial* en las plantas.

Los conceptos de *homología general* y *homología serial*, tomaron una nueva posición con la aparición de la publicación clásica en 1859 de Charles Darwin, *El Origen de las Especies*. En esta teoría el papel de la *selección natural* en producir graduales cambios adaptativos en la forma y organografía de las plantas ejercen un profundo efecto en la interpretación de *homologías*. El objetivo de la morfología ahora comienza a ser muy claro: la interpretación de forma y estructura a partir de el punto de vista histórico (p.e. filogenético). *Similitudes u homologías* entre órganos pudieron ser vistas como el resultado de ascendencia a partir de un ancestro común "tipo". Así, la tendencia hacia la interpretación filogenética de forma y estructura la cuál surgió a fines del siglo pasado ha continuado hasta hoy. En todos los conceptos de homología, el enfoque filogenéti-

co en morfología ha provisto la base para una clasificación aparentemente más natural de el reino de las plantas.

Aunque muchas de las más amplias similitudes reconocidas en estructura básica entre los órganos y tejidos de *plantas relacionadas* claramente han sido "*homogenéticas*" p.e., el origen de las plantas a partir de un ancestro común, es también evidente que hay una similitud notable estructuralmente entre *especies no relacionadas* sistemáticamente o grupos de plantas. En el último caso, la correspondencia morfológica es "*homoplástica*" y el resultado es llamado *convergencia evolutiva*. Un excelente ejemplo de evolución convergente es provista, por la presencia de semillas en grupos tan ampliamente divergentes como en helechos con semilla extintos, las modernas coníferas (*Pinus, Picea, Abies*) y los diversos taxa de las modernas plantas con flores. La posesión de semillas por miembros de todos estos taxa, los cuales son extremadamente distintos en organización morfológica, es el resultado de *convergencia evolutiva* o *homoplasia*. (para ejemplos adicionales, véase Wardlaw 1952, 1955, 1965, 1968a, 1968b).

Hay que tener en mente que sí similitudes estructurales son interpretadas como homogenéticas u homoplásticas y si son el resultado de la interacción de factores genéticos, fisiológicos o ambientales, los cuales han venido operando en *diferentes caminos* y en *diferentes grados* durante la larga historia evolutiva de las plantas vasculares.

Para comprender la teoría morfológica haremos una breve revisión crítica de las fuentes de evidencia, las cuales podrán ser consideradas y evaluadas en interpretaciones de cualquier problema de forma y estructura de las plantas.

Las fuentes de evidencia en interpretaciones morfológicas que consideramos más relevantes en el reino vegetal son: forma adulta y estructura, registro fósil, ontogenia, filogenia, fisiología, morfogénesis, ecología y sistemática.

Los datos más voluminosos de morfología comparativa han resultado a partir de estudios de la *forma y estructura* de las plantas,

ésta información ha contribuido significativamente al conocimiento de muchas variaciones morfológicas, p. e., forma, venación, filotaxia, estróbilos, tipos de flores, tipos de tricomas, tipos de sistemas vasculares, estructura del xilema secundario, etc. El resultado de estos estudios se ha aplicado en la evaluación de aspectos taxonómicos de géneros y familias de diversos taxas de plantas y en particular en el esfuerzo para determinar su origen y tendencias de especialización evolutiva (Metcalf y Chalk 1950, Bailey 1954).

Un problema común en todas las interpretaciones filogenéticas es la dificultad para determinar la secuencia en el desarrollo evolutivo de órganos, tejidos y células; un *registro fósil* completo de la historia evolutiva de las plantas nos podría proveer de evidencias de su origen y tendencias de especialización de éstas importantes estructuras en las plantas vasculares, sin embargo, el registro fósil conocido es fragmentario y consecuentemente las teorías filogenéticas están todavía basadas en evidencias indirectas derivadas a partir de estudios comparativos de plantas vivientes y extintas (fósiles índices, compresiones, relieves, impresiones, moldes, petrificaciones, véase Andrews 1961, Delevoryas 1962).

Descubrimientos nuevos paleobotánicos podrán forzar a los morfólogos a reconsiderar y revisar muchos de los llamados puntos de vista clásicos que fueron basados solamente en plantas vivientes.

Otra fuente importante de evidencia para la interpretación morfológica es la derivada a partir de estudios de *ontogenia*— el desarrollo actual de una planta o de uno de sus componentes como órganos, tejidos o células a partir de un primordio a la madurez. Parte de la ontogenia, es el proceso de *histogénesis* que es una fase de los estudios ontogenéticos concernientes con el origen de células, tejidos, *embriogénesis* y *organogénesis*; concernientes con la historia de el desarrollo de embriones y órganos, respectivamente. De acuerdo a la *Teoría de la recapitulación*, la ontogenia de un organismo tiende -en modo abreviado- a repetir o recapitular su historia evolutiva.

Está bien realizar importantes interrelaciones entre los procesos de *ontogenia* y *filogenia* (Mason 1957), pero la evolución implica cambios históricos, para nuestro punto de vista presente “cambio” es afectado por diversos factores, los cuales causan modificaciones graduales o abruptas de procesos ontogenéticos.

Sí, la morfología de las plantas es considerada como una parte de la ciencia de la botánica, que trata de la descripción de la forma y estructura de las mismas, la cual tiene que ver con la actividad dinámica de las plantas, es decir, de su *fisiología*. Goebel (1900) en su monumental obra *Organografía de las Plantas* adoptó la posición de que “la forma y función de un órgano está soportada en la relación íntima de uno con otro”.

Abundantes evidencias existen en la interpretación de que forma y estructura no pueden ser separadas de la función, p.e., la interrelaciones entre estructura y función es provista por las traqueidas y elementos de vasos en el xilema de las plantas vasculares. Estos dos tipos de células varían ampliamente en su forma y estructura, y ellos proporcionan criterios valiosos para interpretaciones morfológicas del xilema en las plantas vasculares como un todo. Pero traqueidas y vasos fisiológicamente sirven como el mejor elemento de conducción de agua en las plantas, y su especialización evolutiva está claramente relacionada a esta importante función (Bailey 1953). Las hojas de las plantas vasculares, aunque son órganos altamente diversificados en forma, tamaño y detalles de anatomía, sirven como la mejor estructura fotosintética de la mayoría de las plantas vasculares. Es claro con estos ejemplos que los aspectos morfológicos y funcionales de los órganos de las plantas y tejidos están ciertamente interrelacionados.

Nosotros hemos intentado en este trabajo demostrar como la morfología es una ciencia preocupada por resolver los complejos problemas de relaciones evolutivas en las plantas, p.e. homologías, aspectos filogenéticos, morfogénesis, factores genéticos, bioquímicos, fisiológicos y ecológicos, que todos en conjunto,

son responsables de las diversas expresiones morfológicas de las plantas.

Las plantas se pueden estudiar desde distintos puntos de vista, en la cual pueden diferenciarse distintas líneas de investigación, en la botánica de acuerdo con los diferentes niveles de organización de que trata cada una de ellas: que pueden ser desde las moléculas y las células, pasando por los tejidos y órganos, hasta los individuos, las poblaciones, y las comunidades vegetales. Estos estudios pueden abarcar a todas las plantas desde épocas geológicas pasadas hasta la actualidad.

En general, todas estas direcciones de trabajo se basan en el análisis comparativo de los fenómenos o procesos particulares y de su variabilidad, para llegar a una generalización y al reconocimiento de las relaciones regulares que unen dichos fenómenos o procesos entre sí. Asociando siempre los métodos estáticos y dinámicos tenemos: a) la interpretación de estructura y formas, b) el análisis de procesos vitales, de funciones y de fenómenos de desarrollo para la comprensión de las formas y de las funciones de su dependencia recíproca y en su evolución.

El estudio de las formas de las plantas y de sus funciones debe partir siempre del análisis de casos particulares; pero el objetivo debe ser la comprensión y documentación de leyes de valor general. Por lo que Kant y Stocker (*In von Denffer 1993*) hacen una división natural de las ciencias biológicas en cuatro partes:

	Forma	Función
General	Morfología	Fisiología
Especial	Sistemática	Ecología

En este contexto se define a la morfología vegetal, en sentido amplio, como la "*Teoría general de la estructura y forma de las plantas*", e incluye la citología y la histología. En donde la primera se ocupa del estudio fino de la constitución de la célula y la segunda del estudio de los tejidos. Ambas disciplinas son necesarias para comprender la estructura microscópica de las plantas y es un complemento de la organografía o morfología en sentido es-

tricto, que trata de la forma externa, que se ocupa de los procesos de adaptación. En la actualidad la ecología morfológica (ecomorfología), tiene el objetivo de investigar las relaciones entre la forma de los vegetales y su ambiente.

Las plantas nos ofrecen una gran infinidad de formas particulares y el objetivo de la morfología es descubrir lo que existe de regular y general en el fondo de tal riqueza, asimismo comprender y describir esta diversidad desde varios puntos de vista. Para alcanzar este fin se pueden seguir dos caminos: 1) La morfología puede estudiarse a base de simples observaciones, sin tomar en cuenta criterios de casualidad, mediante el examen comparativo. Mediante suposiciones de muchas formas individuales, en el cual se puede encontrar el plan fundamental o el tipo de un grupo de formas. 2) Es también posible plantearse la cuestión acerca del origen de tales tipos e investigar las causas a las que se deben las concordancias topológicas.

El primer camino es seguido por la llamada morfología descriptiva y comparativa, que parte de la idea de que la infinidad de formas no son más que variaciones de un mismo tipo de estructura primitiva. Su objeto es reconocer estos tipos y derivarlos de los casos particulares, uno de los principales representantes fue Goethe (1790) trato de encontrar el tipo de la "*Planta Primitiva*". El segundo camino es el de la morfología experimental o analítica, de la que procede la actual fisiología del desarrollo.

El objetivo principal del trabajo morfológico en botánica, es la interpretación histórica de las estructuras recientes mediante la consideración de su origen filogenético natural, es decir, comparar la diversidad de formas actuales con las formas comunes iniciales simples, que constituyen, respecto a las actuales, el estado básico o el punto de partida. De este modo el tipo abstracto, de aspecto primitivo, se convierte en la forma ancestral, real, de la cual se ha derivado la actual diversidad de diferenciaciones.

Por lo que se puede decir, que toda forma vegetal es el resultado de un doble acontecer

y no se puede comprender su significado si no se tiene presente el doble desarrollo.

Responder cuestiones morfológicas interesantes será un desafío para el futuro y requerirá de esfuerzos multidisciplinarios, dada la alta especialización en la botánica. Wardlaw (1968a) afirmaba "los morfólogos hacen un alto en el camino, donde los estudios fisiológicos, genéticos etc., realmente comienzan, no obstante, ellos cumplen un servicio vital, ellos indican que hay para ser investigado".

La morfología es una ciencia que describe las características de las plantas en este caso, y estos caracteres en la actualidad han sido la base fundamental para ser usados en otras disciplinas de la botánica moderna como son la taxonomía numérica (Sneath y Sokal 1973, Judd *et al.* 1999), la cladística o fenética, relaciones filogenéticas basadas en morfología y secuencia de *rbcL* o DNA (Pryer *et al.* 1995, Von Hagen y Kadereit 2002, Les *et al.* 2002).

Después de haber hecho un análisis de la morfología de las plantas y de las fuentes que son importantes para hacer interpretaciones morfológicas, analizaremos los trabajos que sobre morfología vegetal neotropical se han publicado desde la fundación de la Revista de Biología Tropical.

En octubre de 1952 fue fundada la Revista de Biología Tropical por un grupo de científicos, entre los cuales se destaca E. de Girolami con el objetivo de crear conocimientos, fomentar la producción científica, promover el intercambio y el canje con otras instituciones nacionales e internacionales y por consiguiente enriquecer la biblioteca universitaria en ese entonces, muy reducida en el campo de las ciencias y lograr establecer una unidad académica que debía nutrirse constantemente de los últimos conocimientos. Ha sido un estímulo para los jóvenes científicos que encuentran en ella un lugar en donde expresar sus ideas y se ha preocupado por incrementar su producción científica, y por excelente presentación ha logrado ocupar un lugar importante en renombrados centros científicos (Girolami 1988).

Siendo las áreas tropicales importantes centros de diversidad biológica, es éste campo

en el cual el aporte de la Revista a la ciencia universal ha sido muy significativo, siendo una revista seria y formal, con enfoque multidisciplinario, de amplia difusión y que expresa el esfuerzo y pensamiento científico de los trópicos americanos.

Desde el punto de vista de la morfología vegetal neotropical, los estudios publicados en este campo han sido aportes fundamentalmente sobre morfología básica en diversos taxa vegetales (véase Cuadro 1), resumiendo los esfuerzos de expertos internacionales en el campo de la morfología, que han hecho contribuciones importantes al conocimiento de las zonas tropicales. Observamos que ha habido un aporte significativo en el campo de la morfología de los gametofitos (21%) al igual que en taxonomía (21%), seguido por estudios en diversos taxa sobre la morfología foliar (12%), le sigue la morfología y anatomía de la semilla (11%), la morfología floral (8%), anatomía y morfología (7%), al igual que la morfología en general (7%), la anatomía floral (5%), y en menor porcentaje los estudios sobre morfología y germinación de plántulas (4%), el aporte en el campo de la palinología (3%) y coloración de la flor (1%) han sido muy escasos.

La Revista ha fomentado numerosas investigaciones en esta interesante región neotropical del continente americano, con miras no sólo a profundizar en el conocimiento de su diversidad biológica, sino también con el propósito de utilizar racionalmente estos recursos, así como ser útiles para aquéllos especialistas que laboran en el campo de la planificación y administración de la conservación.

Dado el fuerte deterioro de nuestros ecosistemas, el problema de la deforestación y de la utilización irracional de los bosques tropicales (Rosero-Bixbi *et al.* 2002), éste es un aspecto que no sólo afecta a estas regiones sino a todo el resto del planeta, tanto por la destrucción de nuestros recursos genéticos como por las presuntas alteraciones en el ambiente físico, que pueden ocurrir por la desaparición de grandes masas forestales en los trópicos. Considero que esta revista es de consulta obligada para cualquier persona que se interese

CUADRO 1

Trabajos publicados sobre morfología vegetal en la Revista de Biología Tropical.

Caracteres	%	Familias	Citas
Anatómico-taxonómico	7	Casuarinaceae, Poaceae	Flores 1977, 1978, 1979, Fernández 1984, Montiel 1976a
Coloración de la flor	1	Orchidaceae	González y Mora-Retana 1996
Morfología floral	8	Araceae, Bixaceae, Fabaceae, Orchidaceae	Barahona 1977, Di Stéfano y Chaverri 1992, Maldonado de Magnano 1990, Mora-Retana y González 1996, Ribera y Flores 1983, 1988
Morfología foliar	12	Avicenniaceae, Azollaceae, Poaceae, Marsileaceae, <i>Phaseolus</i> , Salviniaceae, Solanaceae, <i>Vigna</i>	Camacho y Bellefleur 1996, Flores 1975, 1980, Flores <i>et al.</i> 1977b, Flores y Espinoza 1977a, 1977b, 1977c, Flores y Marín 1980, Montiel 1979, Soto y Corrales 1987
Morfología general	7	Cucurbitaceae, Plumbaginaceae, Poaceae (Bambusoideae), <i>Coffea</i>	Fournier 1965, Morales 1994, Oviedo de Blas 1992, Paissooksantivatana y Pohl 1992
Morfología y anatomía de la semilla	11	Cactaceae, <i>Eucalyptus</i> , Leguminosae	Beltrati 1978, 1981, Castillo y Guenni 2001, Flores 1976, Flores y Engleman 1976, Flores y Rivera 1984
Morfología de gametofitos	21	Blechnaceae, Dryopteridaceae, Lophosoriaceae, Metaxiaceae, Polypodiaceae, Pteridaceae	Mendoza <i>et al.</i> 1999a, 1999b; Pérez-García <i>et al.</i> 1994, 1995, 1996, 1998, 1999, 2001; Reyes Jaramillo <i>et al.</i> 1996, 2000
Germinación y morfología de plántulas	4	Caesalpinaceae, Cucurbitaceae, Meliaceae, Sterculiaceae	Alvarenga y Flores 1988, Mora 1988, de Araujo Neto y de Aguilar 1999, Flores y Benavides 1990
Anatomía y morfología foliar	5	Blechnaceae, Bromeliaceae, Gunneriaceae, <i>Alnus</i> , <i>Quercus</i> , Umbelíferas	Leal y Kappelle 1994, Montiel 1972, 1976b, Montiel y Guevara 1979, Mora 1971, Rodríguez 1957
Palinología	3	Poaceae	Montiel y Kozuka 1994
Taxonomía	21	Bamboos, Carófitos, Cucurbitaceae, <i>Cheiloplecton</i> , <i>Gyromitra</i> , Hymenophyllaceae, Hymenophyllopsidaceae, Isoëtaceae, <i>Karotophyllum</i> , <i>Laternea</i> , <i>Nectria</i> , <i>Neurocallis</i> , <i>Palmacites</i> , <i>Paltonium</i> , Polypodiaceae, <i>Polysiphonia</i> , <i>Schaffneria</i> , Thelypteridaceae, Umbelliferae	Döbbeler y Carranza 1993, Flores 1989, Gómez P., 1970, 1971a, 1971b, 1971c, 1972a, 1972b, 1972c, 1973a, 1973b, León 1960, Pohl 1976, Rodríguez 1960, Sáenz <i>et al.</i> 1983, Senties 1995

en alguna forma por las áreas tropicales y por aspectos de morfología, botánica, zoología y ecología ya sean básica o aplicada, ya que éstos ecosistemas son de los más complejos e interesantes de la tierra y son parte de nuestro patrimonio, asimismo es una revista prestigiosa que ha ejercido un impacto sensible en el conocimiento de la biodiversidad neotropical.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Julián Monge Nájera la invitación para participar en el volumen del cincuentenario; asimismo a los revisores anónimos sus valiosas sugerencias y comentarios al manuscrito.

RESUMEN

Se hace un análisis de la morfología de las plantas y de las fuentes que son importantes para hacer interpretaciones morfológicas, asimismo se analizan los trabajos publicados en este campo en la Revista de Biología Tropical desde su fundación, y su aporte al desarrollo de la morfología vegetal en la región neotropical.

REFERENCIAS

- Alvarenga, S. & E.M. Flores. 1988. Morfología y germinación de la semilla de caoba, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae). Rev. Biol. Trop. 36: 261-267.
- Andrews, H.N. 1961. Studies in paleobotany. Wiley, New York.
- Bailey, I.W. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plant. Amer. J. Bot. 40: 4-8.
- Bailey, I.W. 1954. Contributions to Plant Anatomy. Chronica Botanica, Waltham, Mass.
- Barahona C. Ma. E. 1977. Estudio morfológico comparativo de las inflorescencias de dos especies de Araceae: *Anthurium denudatum* Engler y *Philodendron radiatum* Schott. Rev. Biol. Trop. 25: 301-333.
- Beltrati, C.M. 1978. Morphological and anatomical studies of the seeds and seedlings of *Eucalyptus citriodora* and *E. maculata*. Rev. Biol. Trop. 26: 213-225.
- Beltrati, C.M. 1981. Morphological and anatomical studies of the seeds and seedlings of *Eucalyptus pilularis* and *E. umbra*. Rev. Biol. Trop. 29: 185-195.
- Camacho, M. & P. Bellefleur. 1996. Aclimatación morfológica a la luz en seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44: 71-79.
- Castillo, R. & O. Guenni. 2001. Latencia en semillas de *Stylosanthes hamata* (Leguminosae) y su relación con la morfología de la cubierta seminal. Rev. Biol. Trop. 49: 287-299.
- Darwin, Ch. 1859. The origin of species. J. Murray, London.
- Delevoryas, T. 1962. Morphology and Evolution of Fossil Plants. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- De Araújo Neto, J.C. & I.B. de Aguiar. 1999. Desarrollo ontogénico de plántulas de *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae). Rev. Biol. Trop. 47: 785-790.
- Di Stéfano, J.F. & L.G. Chaverri. 1992. Potencial de germinación de semillas en un bosque secundario premontano en San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 40: 7-10.
- Döbbeler, P. & J. Carranza. 1993. Cuatro especies nuevas de *Nectria* (Hypocreales: Ascomycetes) en hepáticas epífitas de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 41: 203-208.
- Fernández, H.M. 1984. Estudio anatómico y morfológico de *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC. Rev. Biol. Trop. 32: 197-202.
- Flores, E.M. 1975. Algunos aspectos de anatomía foliar comparada de dos especies de Bromeliaceae (*Aechmea mexicana* Baker y *Hechtia glomerata* Zucc.). Rev. Biol. Trop. 23: 29-52.
- Flores, E.M. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. II. Caracteres de valor taxonómico. Rev. Biol. Trop. 24: 299-321.
- Flores, E.M. 1977. Developmental studies in *Casuarina* (Casuarinaceae). III. The anatomy of the mature branchlet. Rev. Biol. Trop. 25: 65-87.
- Flores, E.M. 1978. The shoot apex of *Casuarina* (Casuarinaceae). Rev. Biol. Trop. 26: 247-260.
- Flores, E.M. 1979. Morphological changes of the leaf surfaces of *Zea mays* induced by rayado fino virus infection. Rev. Biol. Trop. 27: 145-153.
- Flores, E.M. 1980. Cambios morfológicos de las hojas de caopi (*Vigna unguiculata* L.) Infectadas por el

- virus del moteado amarillo (VMA). Rev. Biol. Trop. 28: 135-145.
- Flores, E.M. 1984. Clave para semillas y plántulas de las especies del género *Erythrina* en el Valle Central, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32: 241-252.
- Flores, E.M. 1989. El chayote, *Sechium edule* Swart (Cucurbitaceae). Rev. Biol. Trop. 37: 1-54.
- Flores, E.M. & C.E. Benavides. 1990. Germinación y morfología de la plántula de *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinaceae). Rev. Biol. Trop. 38: 91-98.
- Flores, E.M. & E.M. Engleman. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. I. Desarrollo y estructura. Rev. Biol. Trop. 24: 199-227.
- Flores, E.M. & A.M. Espinoza. 1977a. Ultraestructura foliar de *Vigna unguiculata* L. Rev. Biol. Trop. 25: 159-169.
- Flores, E.M. & A.M. Espinoza. 1977b. Epidermis foliar de *Glucine soja* Sieb. y Zucc. Rev. Biol. Trop. 25: 263-273.
- Flores, E.M. & A.M. Espinoza. 1977c. Morfología foliar de *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). Rev. Biol. Trop. 25: 289-299.
- Flores, E.M. & W.A. Marín. 1980. Morphological changes in bean leaves (*Phaseolus vulgaris* L.) Induced by rugose mosaic virus infection. Rev. Biol. Trop. 28: 121-133.
- Flores, E.M. & D.I. Rivera. 1994. Clave para semilla y plántulas de las especies del género *Erythrina* en el Valle Central, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32: 241-252.
- Flores, E.M., A.M. Espinoza & Y. Kozuka. 1977. Observaciones sobre la epidermis foliar de *Zea mays* L. al microscopio electrónico de rastreo. Rev. Biol. Trop. 25: 123-135.
- Fournier, O.L.A. 1965. Desarrollo del vástago vegetativo en *Coffea arabica* L. cv. bourbon Choussy. IV. Desarrollo del procambium y los tejidos vasculares de la hoja. Rev. Biol. Trop. 13: 229-237.
- Girolami, E. 1988. Reseña histórica de la Fundación de la Revista de Biología Tropical. Rev. Biol. Trop. 36: 341-346.
- Goebel, K. 1900. Organography of Plants. Eng. Ed., Pt. I. Clarendon, Oxford.
- Goethe, J.W., von. 1790. Versuch die metamorphose der pflanzen zu erklären. Gotha.
- Gómez P., L.D. 1970. Contribuciones a la Pteridología costarricense. I. Nuevas especies. Rev. Biol. Trop. 17: 105-117.
- Gómez P., L.D. 1971a. Una nueva especie del género *Peltapteris* Link de los Andes peruanos. Rev. Biol. Trop. 18: 217-220.
- Gómez P., L.D. 1971b. *Palmacites berryanum*, a new palm fossil from the Costa Rican Tertiary. Rev. Biol. Trop. 19: 121-132.
- Gómez P., L.D. 1972a. *Gyromitra chirripoensis* nov. sp. Rev. Biol. Trop. 20: 131-135.
- Gómez P., L.D. 1972b. Contribuciones a la pteridología costarricense. III. Dos nuevas especies y una nota sobre *Neurocallis* Fée. Rev. Biol. Trop. 20: 181-187.
- Gómez P., L.D. 1972c. *Karatophyllum bromeliodes* L. D. Gómez (Bromeliaceae), nov. gen. et sp., del Terciario Medio de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 20: 221-229.
- Gómez P., L.D. 1973a. *Hymenophyllopsis hymenophylloides* L. D. Gómez, nov. sp., de la Guayana venezolana. Rev. Biol. Trop. 21: 103-105.
- Gómez P., L.D. 1973b. Contribuciones a la pteridología costarricense. IV. Los géneros *Cheiloplecton*, *Schaffneria* y *Paltonium* en Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 21: 91-101.
- González, L. Ma. I. & D. E.W. Mora de Retana. 1996. El color de las flores en la taxonomía de cuatro especies de *Stanhopea* (Orchidaceae). Rev. Biol. Trop. 44: 525-539.
- Judd, W.S., C.H.S. Campbell, E.A. Kellogg & P.F. Stevens. Plant Systematics, a phylogenetic approach. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Leal, M.E. & M. Kappelle. 1994. Leaf anatomy of a secondary montane *Quercus* forest in Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 42: 473-478.
- Les, D.H., M.L. Moody, S.W.L. Jacobs & R.J. Bayer. 2002. Systematics of Seagrasses (Zosteraceae) in Australia and New Zealand. Systematic Botany 27(3): 468-484
- León, J. 1960. Una nueva especie de *Guarea* (Meliaceae) con hojas de crecimiento indefinido. Rev. Biol. Trop. 8: 147-153.
- Maldonado de Magnano, S. 1990. Inflorescencia y espacios secretores de *Apurimacia michelii* (Fabaceae). Rev. Biol. Trop. 32: 183-187.

- Mason, H.L. 1957. The concept of the flower and the theory of homology. *Madroño* 14: 81-95.
- Mendoza, A., B. Pérez-García & R. Riba. 1999a. Morfogénesis de la fase sexual del helecho *Arachniodes denticulata* (Dryopteridaceae). *Rev. Biol. Trop.* 47: 791-797.
- Mendoza, A., B. Pérez-García & R. Riba. 1999b. Morfología y anatomía del gametofito de *Didymochlaena truncatula* (Dryopteridaceae). *Rev. Biol. Trop.* 47: 87-93.
- Metcalf, C.R. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. 2 v. Clarendon, Oxford.
- Montiel, L. M. B. 1972. Determinación taxonómica de la especie *Chaetium bromoides* (Presl) Benth. basada en el estudio anatómico. *Rev. Biol. Trop.* 20: 45-79.
- Montiel, L.M.B. 1976a. Comparación anatómico-taxonomica de *Setaria magna* Griseb. y *Setaria geniculata* (Lam.) Beauv. de Florida, E.E.U.U. *Rev. Biol. Trop.* 24: 95-107.
- Montiel, L.M.B. 1976b. Desarrollo anatómico de los meristemas y tallos de *Alnus jorullensis* H.B.K. *Rev. Biol. Trop.* 24: 85-93.
- Montiel, L.M.B. 1979. Observaciones ultraestructurales en epidermis de hidrópteros. *Rev. Biol. Trop.* 27: 177-187.
- Montiel, L.M.B. & E. Guevara B. 1979. Tejido vascular secundario en yemas de *Blechnum viviparum* (Pteridophyta). *Rev. Biol. Trop.* 27: 171-175.
- Montiel, L.M. & Y. Kozuka. 1994. Polen de gramíneas y sus aspectos botánicos, taxonómicos y ecológicos. *Rev. Biol. Trop.* 42: 21-39.
- Mora, D.E. 1971. Desarrollo y crecimiento del ápice vegetativo en *Acnistus arborescens*. I. Estructura, cambios plastocrónicos y primeros estadios en el desarrollo de la hoja. *Rev. Biol. Trop.* 19: 171-189.
- Mora, G.B. 1988. Germinación de *Cucurbita ficifolia* Bauche (Cucurbitaceae). *Rev. Biol. Trop.* 36: 393-397.
- Mora-Retana, D.E. & Ma.I. González L. 1996. Variabilidad floral de cuatro especies de *Stanhopea* (Orchidaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44: 517-523.
- Morales, A.J. 1994. Morfología general del tacaco, *Sechium tacaco* (Cucurbitaceae). *Rev. Biol. Trop.* 42: 59-71.
- Oviedo de Blas, I. 1992. Morfología de *Limonium sinuatum* (L.) Miller (Plumbaginaceae). *Rev. Biol. Trop.* 40: 11-17.
- Paisooksantivatana, Y. & R.W. Pohl. 1992. Morphology, anatomy and cytology of the genus *Lithachne* (Poaceae: Bambusoideae). *Rev. Biol. Trop.* 40: 47-72.
- Pérez-García, B., A. Mendoza & R. Riba. 1994. Desarrollo gametofítico de *Metaxya rostrata* (Filicales: Metaxiaceae). *Rev. Biol. Trop.* 42: 455-460.
- Pérez-García, B., Ma.E. Fraile & A. Mendoza. 1995. Desarrollo del gametofito de *Lophosoria quadripinata* (Filicales: Lophosoriaceae). *Rev. Biol. Trop.* 43: 55-60.
- Pérez-García, B., A. Mendoza & M. Ricci. 1996. Morfogénesis de la fase sexual de *Blechnum chilense* y *Blechnum cycadofolium* (Pterophyta: Blechnaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44: 491-497.
- Pérez-García, B., R. Riba, A. Mendoza & I. Reyes J. 1998. Compared gametophytic development of three species of *Phlebodium* (Polypodiaceae, s. str.). *Rev. Biol. Trop.* 46: 1059-1067.
- Pérez-García, B., A. Mendoza, I. Reyes Jaramillo & R. Riba. 1999. Morfogénesis de la fase sexual de seis especies mexicanas del género *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Rev. Biol. Trop.* 47: 63-75.
- Pérez-García, B., A. Mendoza, I. Reyes Jaramillo & R. Riba. 2001. Morfogénesis de la fase sexual de seis especies mexicanas del género *Dryopteris* (Dryopteridaceae), Parte II. *Rev. Biol. Trop.* 49: 265-278.
- Pohl, R.W. 1976. The genera of native bamboos of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 24: 243-249.
- Pryer, K.M., A.R. Smith & J.E. Skog. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* sequences. *Amer. Fern J.* 85(4): 205-282.
- Reyes, J.I., B. Pérez-García & A. Mendoza. 1996. Desarrollo del gametofito y del esporofito joven de *Niphidium crassifolium* (Filicales: Polypodiaceae s. str.). *Rev. Biol. Trop.* 44: 485-490.
- Reyes, J.I., B. Pérez-García & A. Mendoza. 2000. Fase gametofítica del helecho *Llavea cordifolia* (Pteridaceae). *Rev. Biol. Trop.* 48: 19-23.
- Rivera, D.I. & E.M. Flores. 1983. Estructura y germinación de las semillas de *Bixa orellana* L. (achiote). *Rev. Biol. Trop.* 31: 193-200.

- Rivera, D.I. & E.M. Flores. 1988. Morfología floral del achiote, *Bixa orellana* L. (Bixaceae). Rev. Biol. Trop. 36(2B): 499-509.
- Rodríguez, C.R.L. 1957. Anotaciones a la anatomía comparada de las Umbelíferas. Rev. Biol. Trop. 5: 157-171.
- Rodríguez, C.R.L. 1960. Un híbrido natural de *Hydrocotyle* (Umbelliferae). Rev. Biol. Trop. 8: 69-92.
- Rosero-Bixbi, L., T. Maldonado-Ulloa & R. Bonilla-Carrión. 2002. Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 50: 585-598.
- Sáenz, J.A., J. Carranza, & V. Sáenz Gómez. 1983. Estudio comparativo al microscopio de luz y al microscopio electrónico de barrido de *Laternea triscapa*, *Laternia pusilla* y *Ligiella rodrigueziana*. Rev. Biol. Trop. 31: 327-331.
- Sentíes, A.G. 1995. El género *Polysiphonia* (Ceramiales: Rhodomelaceae) en el Pacífico tropical mexicano. Rev. Biol. Trop. 43: 39-54.
- Sneath, P.H.A. & R.R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy: The principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman.
- Soto, R. & L.F. Corrales. 1987. Variación de algunas características foliares de *Avicennia germinans* (L.) L. (Avicenniaceae) en un gradiente climático y de salinidad. Rev. Biol. Trop. 35: 245-256.
- Von Denffer, D. 1993. División de la Botánica. pp. 5-8. In Strasburger, *et al.* (eds.). Tratado de Botánica. Ediciones Omega, España.
- Von Hagen, K.B. & J.W. Kadereit. 2002. Phylogeny and flower evolution of the swertiinae (Gentianaceae.Gentianeae): Homoplasy and the principle of variable proportions. Systematic Botany 27(3). 548-572.
- Wardlaw, C.W. 1952. Phylogeny and morphogenesis. MacMillan, London.
- Wardlaw, C.W. 1955. Embryogenesis in plants. Methuen, London.
- Wardlaw, C.W. 1965. Organization and evolution in plants. Longmans, London.
- Wardlaw, C.W. 1968a. Morphogenesis in plants. A contemporary study. Methuen, London.
- Wardlaw, C.W. 1968b. Essays on form in plants. University Press, Manchester.
- Wolff, C.F. 1774. Theoria Generationis. Editio Nova. Halle.