

## **4.2 Desarrollo de la inflorescencia, espiguilla y flor**

Cuando se estudia el desarrollo es necesario distinguir en forma precisa los términos iniciación u origen y diferenciación o maduración. A lo largo de este capítulo se utilizará el término R<sup>1</sup> (independientemente se trate de ramas cortas de primer orden, Rc<sup>1</sup>; ramas largas de primer orden, Rl<sup>1</sup>, y ramas distales de primer orden, Rd<sup>1</sup>) para designar a todas las ramas de primer orden de ramificación, mientras que se utilizará el término Rc<sup>1</sup> y Rd<sup>1</sup> solo en los casos en los que sea necesaria tal diferenciación.

**4.2.1 Sistema de ramificación de la UIF.** Numerosas son las variaciones encontradas durante el desarrollo del sistema de ramificación de la unidad de inflorescencia entre las diversas especies estudiadas. Estas divergencias se resumen en el **Apéndice 4A**.

*Transición a floración.* Durante el crecimiento vegetativo de todas las especies estudiadas el meristema apical (MA) de la planta se elonga y produce primordios de hojas en dos ortósticos de manera dística (Figs. 38-47; 52-55; 57). La transición del estado vegetativo al estado de floración es evidente cuando el MA se alarga por encima del último primordio de hoja formado, para comenzar a formar el eje principal de la inflorescencia o unidad de inflorescencia (UIF) (Figs. 38-41; 44-47; 49-54; 56-57). En este momento se observa una clara diferencia en los diámetros de los MA, tanto entre la fase vegetativa y reproductiva de la misma especie como entre los meristemas reproductivos de diferentes especies. Hasta el momento un mayor diámetro del MA se correlaciona con un mayor número de ortósticos y con el patrón A de desarrollo del eje principal (véase más abajo "Desarrollo del eje principal"). Por ejemplo, el MA de *Megathyrsus maximus* es ca. 90.105 µm de

diámetro, mientras que el de *Urochloa plantaginea* mide ca. 68.586  $\mu\text{m}$  de diámetro (Figs. 43 y 53).

**Desarrollo del eje principal.** El desarrollo del eje principal está directamente asociado a la iniciación de las  $R^1$  y, al alargamiento de los entrenudos en relación a la actividad del MA. En consecuencia, la interpretación del desarrollo del eje principal se consigue mediante el estudio comparativo de la iniciación de las  $R^1$ . La iniciación de las  $R^1$  en las especies estudiadas responde a dos patrones principales: (1) iniciación de  $R^1$  y alargamiento de entrenudos simultáneamente con la actividad del MA (patrón A); (2) iniciación de  $R^1$  y alargamiento de entrenudos después de que el MA ha iniciado la primera  $R^1$  y cesa su actividad (patrón B).

El patrón A corresponde al desarrollo de un eje normal, donde el MA origina  $R^1$  y entrenudos en orden acrópeto. Las  $R^1$  se diferencian y los entrenudos se alargan progresivamente a medida que el MA avanza en su producción de  $R^1$ . Este patrón finaliza cuando el MA cesa su actividad al originar una espiguilla terminal o florescencia principal (FP). Como ejemplos de dicho modelo se pueden citar las inflorescencias de *Megathyrsus maximus*, *Melinis*, *Brachiaria eruciformis*, *Urochloa leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. paucispicata* y *U. xantholeuca* (Figs. 38; 41-43; 47-49; 52; 57). Una variante de este patrón ocurre cuando el eje principal sigue la secuencia acrópeta de diferenciación de  $R^1$  y entrenudos y no produce una FP al finalizar su desarrollo, pues el MA cesa su actividad sin diferenciarse. Este último caso se ha observado en *Eriochloa* (Figs. 39-40) y dos especies de *Urochloa* (*U. jubata* y *U. lata*, Figs. 45-46).

En el patrón B, el MA del eje principal de la UIF detiene su actividad casi inmediatamente después de la transición a la floración y una vez producida la primera R<sup>1</sup>. Este MA nunca se diferencia en una FP. En estos casos, la iniciación de nuevas R<sup>1</sup> ocurre por debajo de la primera, siguiendo una secuencia basípeta de iniciación, simultáneamente con el alargamiento del eje principal. Este patrón se observó en el resto de las especies de *Urochloa* analizadas (Figs. 44; 50-51; 53-56).

**Estudio comparativo del desarrollo de las R<sup>1</sup>.** Al estudiar el desarrollo de las R<sup>1</sup> se debe tener en cuenta: (1) la disposición que adoptan los primordios de R<sup>1</sup> sobre el eje principal para determinar la simetría de la inflorescencia y a su vez, (2) el sentido de iniciación y diferenciación que siguen las R<sup>1</sup>.

➤ *Simetría de la inflorescencia.* Dependiendo de la especie estudiada, las R<sup>1</sup> adoptan diferentes filotaxis sobre el eje principal conforme se van iniciando. En consecuencia, la simetría de la UIF quedará determinada, en estados tempranos del desarrollo de acuerdo a la disposición temprana de las R<sup>1</sup> sobre el eje principal. Existen tres tipos de simetría del eje principal de la UIF: simetría radiada, simetría dorsiventral, y simetría inestable o indeterminada. Cada uno de los tipos de simetría se correlaciona directamente con los patrones de desarrollo del eje principal, tal como se detalla a continuación.

En los casos de simetría radiada, a medida que el eje principal se alarga se van diferenciando primordios de R<sup>1</sup> en forma espiralada sobre el mismo, determinando que la simetría de la UIF sea radiada. La mayoría de las especies que presentan este tipo de simetría exhiben un patrón A de desarrollo del eje principal. Este patrón se observó en

*Megathyrsus maximus*, *Eriochloa*, *U. lata*, *U. leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. paucispicata* y *U. xantholeuca* (Figs. 43; 58-64).

Es importante mencionar, que en aquellas especies y ejemplares con simetría radiada, existe un cambio en la filotaxis del eje principal durante la transición a floración. Durante la etapa vegetativa el raquis principal produce hojas en forma dístico-alterna, para luego cambiar a una disposición polística con la producción de R<sup>1</sup> (numerosos ortósticos de producción de R<sup>1</sup> sobre un mismo raquis).

Cuando la simetría es dorsiventral, durante el desarrollo temprano las R<sup>1</sup> se inician hacia un solo lado del eje principal (siempre en dos ortósticos). En estos casos, el raquis principal es más o menos triqueto, dependiendo de la especie, donde una de las caras (llamada por algunos autores, cara dorsal) siempre queda desprovista de ramificaciones, otorgándole a la UIF una simetría dorsiventral. Este tipo de simetría se observó en *Melinis*, *B. eruciformis*, *U. jubata* y *U. mollis* las que, característicamente presentan el patrón A de desarrollo del eje principal (Figs. 65-69).

La simetría inestable o indeterminada se observa en aquellas especies que presentan el patrón B de desarrollo. En este caso, los ejemplares de una misma especie presentan inflorescencias con simetrías diversas. Por ejemplo en *U. bovonei*, *U. distachya*, *U. mosambicensis*, *U. panicoides*, *U. plantaginea*, *U. platyphylla* y *U. ruziziensis* muchas veces se hace difícil determinar la simetría de sus UIF fundamentalmente por dos razones: (a) muchas de estas especies desarrollan un número muy reducido de R<sup>1</sup> (ej. *U. bovonei* cuyas UIF están formadas en muchos ejemplares por una o dos R<sup>1</sup>) y, (b) porque en muchos casos dependiendo del número de R<sup>1</sup> que desarrollen, pueden existir ejemplares de una misma especie con simetrías que varían entre dorsiventrales y bilaterales (UIF donde las

R<sup>1</sup> se ubican separadas por un ángulo de 180 grados siempre sobre dos caras del eje principal) (ej. *U. distachya*, *U. mosambicensis*, *U. plantaginea*, *U. platyphylla* y *U. ruziziensis*) o pueden presentar los tres tipos de simetría (ej. *U. panicoides*) (Figs. 70-75).

✦ *Sentido de iniciación de las R<sup>1</sup> sobre el eje principal.* El sentido de iniciación de las R<sup>1</sup> sobre el eje principal de la UIF puede ser acrópeto o basípeto dependiendo del patrón de desarrollo que siga el eje principal (véase más arriba). Dentro del tipo acrópeto están *Eriochloa*, *Megathyrsus maximus*, *Melinis*, *B. eruciformis*, *U. jubata*, *U. lata*, *U. leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. paucispicata* y *U. xantholeuca* (Figs. 38-40; 43; 45-46; 47-49; 52; 57). En estas especies el primer primordio de R<sup>1</sup> se desarrolla a partir de la yema axilar de un pequeño primordio de bráctea que se encuentra por encima y en posición opuesta a la última hoja vegetativa formada. Por sobre este primer primordio de R<sup>1</sup> se inician paulatinamente nuevos primordios de R<sup>1</sup> a medida que el eje principal continúa alargándose. En estos casos, las R<sup>1</sup> más proximales son las primeras en iniciarse y las R<sup>1</sup> más distales las últimas en formarse.

Por el contrario, en el resto de las especies estudiadas el primer primordio de R<sup>1</sup> formado es el más distal de la UIF y a medida que el eje principal se alarga, sucesivos primordios de R<sup>1</sup> se van iniciando por debajo del primer primordio de R<sup>1</sup> formado (Figs. 41-42; 44; 50-51; 53-56). De esta manera, el primer primordio de R<sup>1</sup> iniciado es el más distal de la UIF, mientras que los primordios más proximales son los últimos en desarrollarse. Esto determina que las UIF presenten un desarrollo de sus R<sup>1</sup> en una secuencia basípeto. Todas las especies que muestran un desarrollo basípeto de las R<sup>1</sup>, también experimentan un patrón B de desarrollo del eje principal y una simetría variable dentro de la misma

especie. En dichas especies, es muy común observar que la primera  $R^1$  formada adopta la posición del eje terminal, desplazando al MA a una posición lateral.

➤ *Diferenciación de las  $R^1$* . El primer paso de la diferenciación de las  $R^1$  consiste en un alargamiento y aplanamiento marcados. Sobre la base de la comparación de los alargamientos y aplanamientos relativos de las  $R^1$  se interpreta el orden o sentido relativo de diferenciación de las  $R^1$  como una característica distinta a su orden de iniciación. Si combinamos los patrones de iniciación y diferenciación de las  $R^1$  se pueden distinguir tres modelos: (1) iniciación acrópeta y diferenciación acrópeta; (2) iniciación acrópeta y diferenciación basípeta; (3) iniciación basípeta y diferenciación basípeta.

En el caso de iniciación acrópeta y diferenciación acrópeta, la diferenciación comienza en aquellas  $R^1$  proximales que fueron las primeras en iniciarse, y está representado por *Megathyrsus maximus*, *Melinis*, *B. eruciformis*, *U. leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. paucispicata* y *U. xantholeuca* (Figs. 38; 41-43; 47-49; 52; 57).

En el caso de iniciación acrópeta y diferenciación basípeta, las primeras  $R^1$  en diferenciarse son aquellas más distales, formadas más tardíamente. En este modelo se encuentran las especies estudiadas de *Eriochloa* y dos especies de *Urochloa* (*U. jubata* y *U. lata*) (Figs. 39-40; 45-46).

Por último, en el caso de iniciación basípeta y diferenciación basípeta, la primera  $R^1$  en diferenciarse es la más distal o la primera en desarrollarse. Ejemplos de este caso son el resto de las especies estudiadas de *Urochloa* (Figs. 44; 50-51; 53-56).

Sobre la base de los tres modelos expuestos anteriormente, no existe una correlación entre la secuencia de diferenciación y el grado máximo de desarrollo posterior de ramas de orden consecutivo, dado que aquellas especies que desarrollan

ramificaciones de tercer o mayor orden, lo hacen siempre en las ramas proximales, indistintamente de la secuencia de iniciación y diferenciación (acrópeta o basípeta). En los casos en los que la diferenciación de las  $R^1$  es basípeta, siempre la  $R^1$  más distal es la más avanzada en cuanto a diferenciación con respecto a las  $R^1$  que están por debajo, dado que es la primera en experimentar alargamiento y aplanamiento e iniciar y diferenciar  $R^2$ , espiguillas y flores.

*Estudio comparativo del desarrollo de las ramas secundarias ( $R^2$ ).* Al estudiar la iniciación de las  $R^2$  se deben considerar tres cuestiones: (1) la ubicación de las  $R^1$  que primero desarrollan  $R^2$  para determinar el sentido de iniciación de las  $R^2$  sobre la UIF, (2) en que región de las  $R^1$  se comienzan a formar las  $R^2$ , para describir el sentido de iniciación de las  $R^2$  sobre las  $R^1$  y finalmente, (3) la disposición de las  $R^2$  sobre las  $R^1$ .

➤ *Sentido de iniciación de las  $R^2$  en la UIF.* Las dos especies de *Eriochloa* y la totalidad de las especies analizadas de *Brachiaria* y *Urochloa* comienzan a diferenciar  $R^2$  sobre las  $R^1$  más distales de la inflorescencia, independientemente si dichas  $R^1$  se han desarrollado de manera basípeta o acrópeta. Por el contrario, *Megathyrsus maximus* y las dos especies de *Melinis* tratadas en esta tesis, desarrollan  $R^2$  sobre las  $R^1$  más proximales de sus UIF siendo que dichas  $R^1$  se inician y diferencian en una secuencia acrópeta a lo largo del eje principal.

➤ *Sentido de iniciación de las  $R^2$  sobre las  $R^1$ .* La iniciación de las  $R^2$  sobre las  $R^1$  puede darse en tres sentidos diferentes: basípeto, anfípeto o acrópeto. En el primer caso las primeras  $R^2$  en iniciarse lo hacen sobre la región más distal de la  $R^1$  y luego nuevas  $R^2$  se originan en dirección proximal a ellas, siguiendo un sentido basípeto, como por ejemplo

se observa en *U. panicoides* (Fig. 51). Cuando el sentido de iniciación de las R<sup>2</sup> sobre las R<sup>1</sup> es anfípeta, las primeras R<sup>2</sup> en aparecer son aquellas que se encuentran aproximadamente sobre la región media de las R<sup>1</sup> y luego siguen iniciándose nuevas R<sup>2</sup> en dirección distal y en dirección proximal de las primeras R<sup>2</sup> formadas. Este patrón se observó únicamente en *U. plantaginea* (Fig. 53). En el último caso las R<sup>2</sup> se inician primero sobre la región proximal de las R<sup>1</sup> y luego siguen iniciándose nuevas R<sup>2</sup> en dirección distal a las primeras formadas siguiendo un sentido de iniciación acrópeta. Este patrón se presenta en el resto de las especies estudiadas de *Urochloa* y en las especies analizadas de *Brachiaria*, *Eriochloa*, *Megathyrsus* y *Melinis* (Figs. 38-50; 52; 54-57).

➤ *Disposición de las R<sup>2</sup> sobre las R<sup>1</sup>*. En la totalidad de las especies estudiadas, se observó que todas las R<sup>2</sup> se inician sobre la cara abaxial de las R<sup>1</sup> (Figs. 38-57).

*Estudio comparativo del desarrollo de las ramas de tercer orden (R<sup>3</sup>) y consecutivas*. Para estudiar comparativamente el desarrollo de las R<sup>3</sup> y ramas de orden consecutivo se consideró: (1) la secuencia de iniciación de R<sup>3</sup> y consecutivas y, (2) el sentido de iniciación y disposición de las R<sup>3</sup> y consecutivas a lo largo de la UIF y sobre las ramas que le dieron origen.

➤ *Secuencia de iniciación de las R<sup>3</sup> y consecutivas*. Muchas de las especies desarrollan ramificaciones de más de segundo orden, complicando el desarrollo del sistema de ramificación de dichas inflorescencias (véase "Estructura de la inflorescencia": grado máximo de ramificación). Se han observado tres patrones de iniciación diferentes: (a) patrón R<sup>3</sup> sin espiguillas; (b) patrón R<sup>3</sup> con espiguilla; (c) patrón R<sup>n</sup>.

En el patrón  $R^3$  sin espiguillas, los primordios de  $R^3$  detienen su desarrollo muy tempranamente después de experimentar un desarrollo incipiente de las espiguillas sobre el extremo apical de dichas ramas. Como ejemplos de este patrón se encuentran *Eriochloa punctata*, *U. lata* y *U. panicoides* (Fig. 78).

El patrón  $R^3$  con espiguilla, describe a las especies cuyas  $R^3$  terminan su desarrollo cuando comienza el desarrollo de la espiguilla terminal normal sobre el extremo apical de dicha rama. Entre las especies que presentan este patrón se encuentran *E. montevidensis*, *Megathyrsus*, *Melinis*, *B. eruciformis* y algunas de las especies de *Urochloa* (*U. leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. paucispicata*, a veces *U. plantaginea* y *U. xantholeuca*) (Figs. 38-39; 41-43; 47-48; 52; 57).

En el patrón  $R^n$ , a partir de las  $R^3$  se inician nuevas ramificaciones que, al igual que las  $R^3$ , también culminan su desarrollo con la iniciación de espiguillas en su extremo apical. Como ejemplo de este patrón se encuentran *Megathyrsus* y *Melinis*.

En todos los casos presentados anteriormente, siempre el desarrollo de  $R^3$ , o en los casos en los cuales se desarrollan ramificaciones de más de tercer orden ( $R^{4-6}$ ), ocurre sobre las ramas más proximales de la inflorescencia (Figs. 41-43).

➤ Sentido de iniciación de las  $R^3$  y de ramificaciones de órdenes consecutivos a lo largo de la UIF. El desarrollo de  $R^3$  y ramas de orden consecutivo siempre sigue un sentido acrópeto a lo largo de la UIF de *Megathyrsus* y *Melinis* (Figs. 41-43), mientras que en *Brachiaria*, y aquellas especies de *Eriochloa* y *Urochloa* que desarrollan  $R^3$  o de mayor orden de ramificación lo hacen en sentido basípeto al considerar la totalidad de la UIF (Figs. 38-40; 47-48; 57).

✦ Sentido de iniciación y disposición de las  $R^3$  y de ramificaciones de órdenes consecutivos sobre las ramas que le dieron origen. En *Megathyrsus* y *Melinis*, las  $R^3$  se inician manteniendo una posición dística sobre la cara abaxial de las  $R^2$ . Las primeras  $R^3$  en iniciarse lo hacen sobre la región proximal de las  $R^2$  y luego, nuevas  $R^3$  se van iniciando en sentido acrópeta sobre las  $R^2$ . La inflorescencia de *Megathyrsus* y *Melinis*, se complica aún más cuando nuevas ramificaciones de mayor orden de ramificación son producidas (Figs. 41-43). Ramas de cuarto ( $R^4$ ), quinto ( $R^5$ ) y hasta sexto orden ( $R^6$ ) siempre se inician manteniendo una disposición dística sobre la cara abaxial de las ramificaciones que le dieron origen. Esta disposición genera una falsa simetría radiada en las especies estudiadas de *Melinis* (Figs. 41-42; 76), dada la distribución espacial que adoptan las  $R^{2-6}$  a partir de  $R^1$  con orientación dorsiventral sobre el eje principal de la UIF. En todos los casos, el sentido de iniciación de las  $R^{4-6}$  es en dirección acrópeta sobre las ramas que le dan origen.

**4.2.2 Desarrollo tardío de la inflorescencia.** El desarrollo tardío de la UIF está determinado, principalmente, por el alargamiento de los entrenudos que conforman el eje principal, las ramas y el entrenudo basal de la UIF comprendido entre el nudo de inserción de la hoja bandera (última hoja vegetativa formada) y el nudo de inserción de la  $R^1$  más proximal.

Durante las etapas tardías del desarrollo (cuando los órganos florales se han iniciado y diferenciado) y antes que la inflorescencia emerja de la hoja bandera, los entrenudos del eje principal de la UIF se alargan en forma proporcional o diferencial entre ellos. Esto determina que las  $R^1$  adopten distintos arreglos en su disposición, apareciendo  $R^1$  alterno-espiraladas, subpuestas o en seudoverticilos formados por  $R^1$  muy próximas

entre sí, dependiendo de la especie analizada. Por ejemplo, *Megathyrsus maximus* presenta  $R^1$  alternas, subopuestas o en seudoverticilos formados por un número variable de  $R^1$  por lo general en la región proximal o media de la inflorescencia (Fig. 43).

Del mismo modo, durante el desarrollo tardío de la UIF también se observa que, en algunas especies, los entrenudos que conforman las ramas se alargan en forma no proporcional entre ellos. Por ejemplo, *Brachiaria eruciformis* experimenta un alargamiento diferencial entre: (a) los entrenudos que conforman la misma  $R^1$ , (b) los entrenudos que conforman la misma  $R^2$  y, (c) los entrenudos entre las diversas  $R^1$  y  $R^2$  que conforman la UIF (véase Capítulo 4.1 "Estructura de la inflorescencia adulta" y Fig. 16). A su vez, en *Melinis* se observa que el entrenudo basal de cada rama nunca se alarga, mientras que los entrenudos del eje principal, donde se inician las  $R^1$ , se alargan proporcionalmente (Figs. 41-42). Resultado de ello es la formación de seudoverticilos distribuidos uniformemente sobre el eje principal. En consecuencia, los verticilos de *Megathyrsus* y *Melinis* no son homólogos entre sí, ya que en *Melinis* están constituidos por ramificaciones de diverso orden, a diferencia de lo que ocurría en *Megathyrsus maximus* donde todos los seudoverticilos son producto de la proximidad de  $R^1$  solamente (véase Capítulo 4.1 "Estructura adulta de la inflorescencia" y Figs. 12-13).

Finalmente, las inflorescencias de las especies estudiadas emergen de la hoja bandera por elongación del entrenudo comprendido entre el nudo de inserción de dicha hoja y el nudo de inserción de la  $R^1$  más proximal de la UIF.

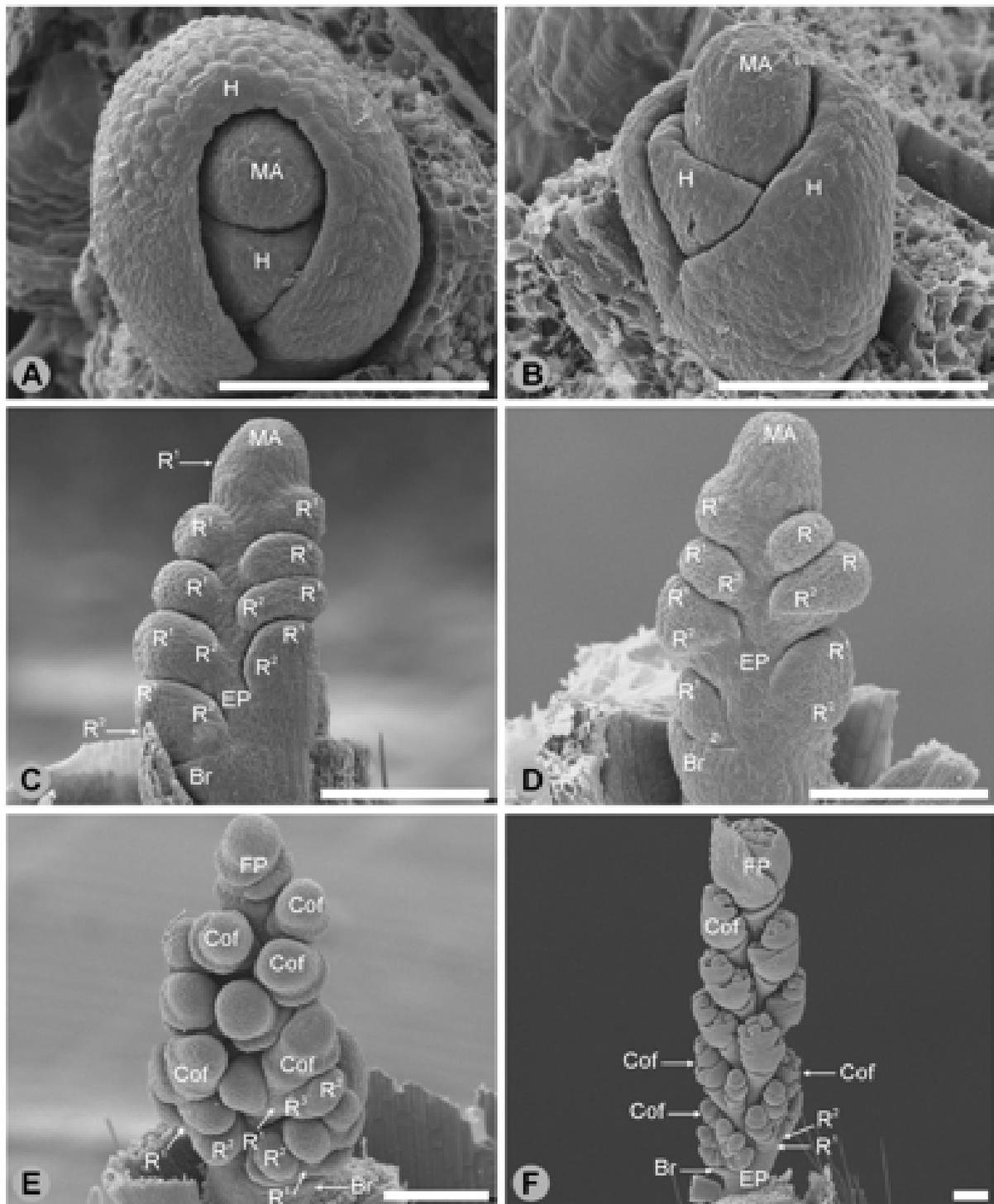
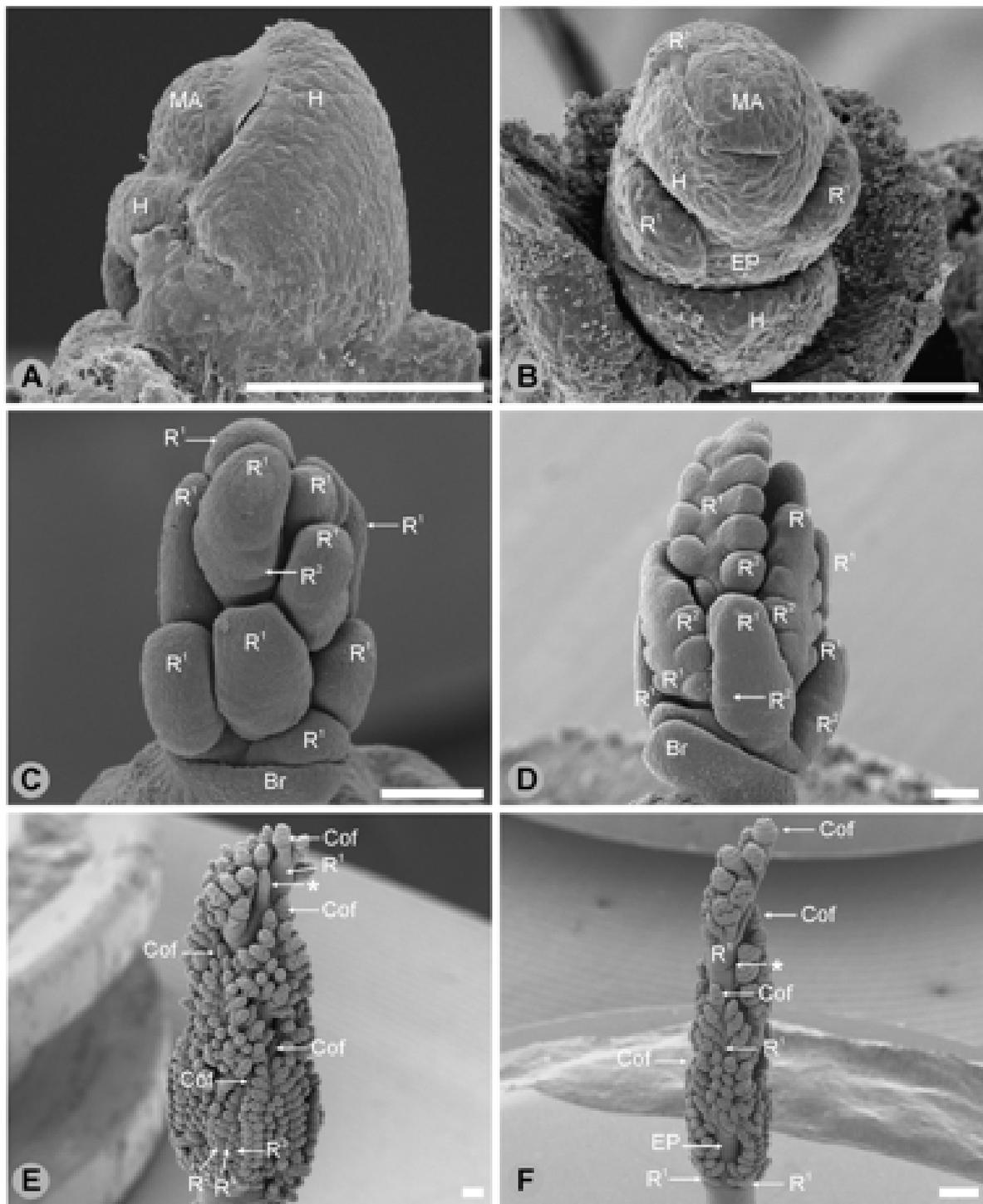
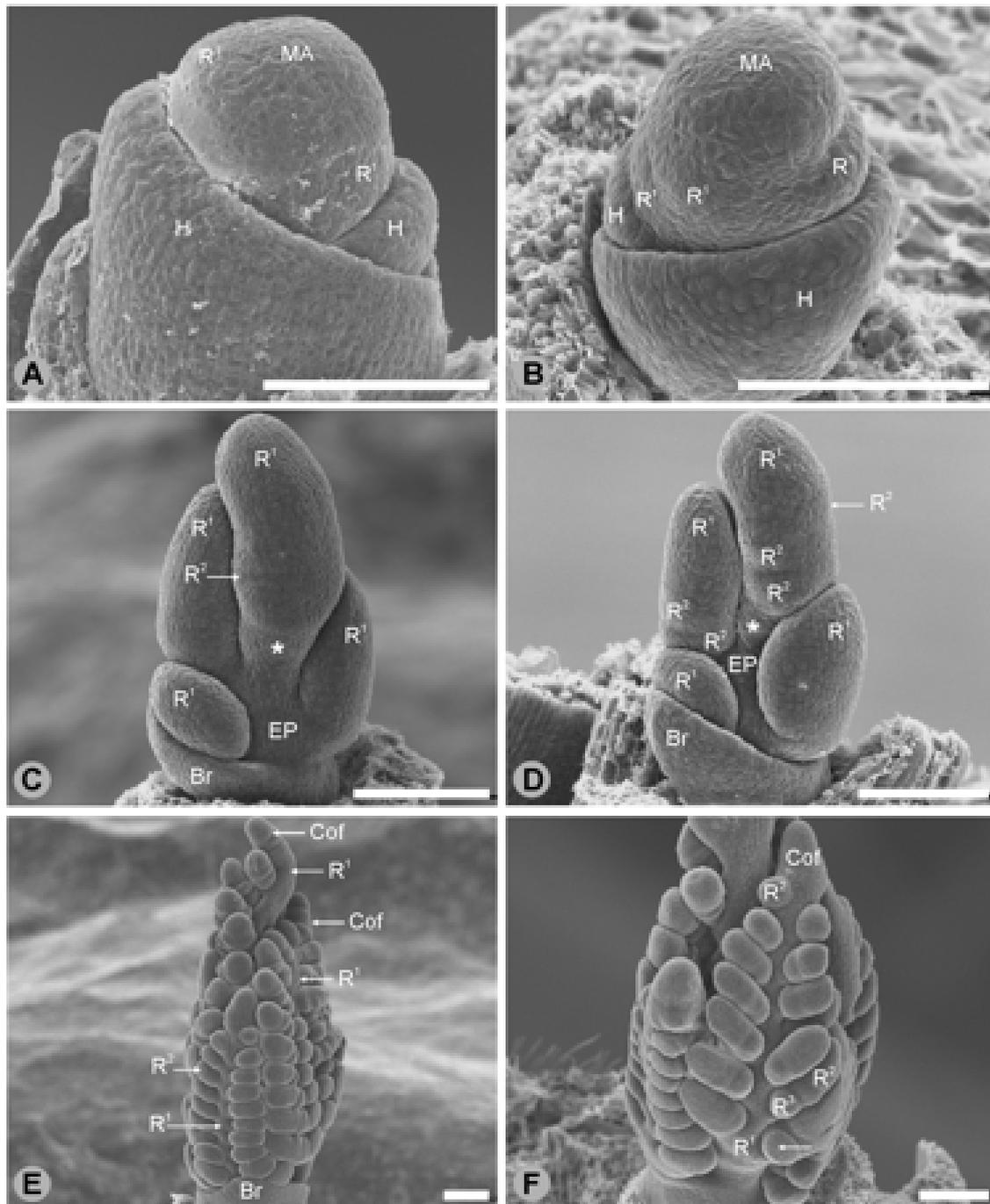


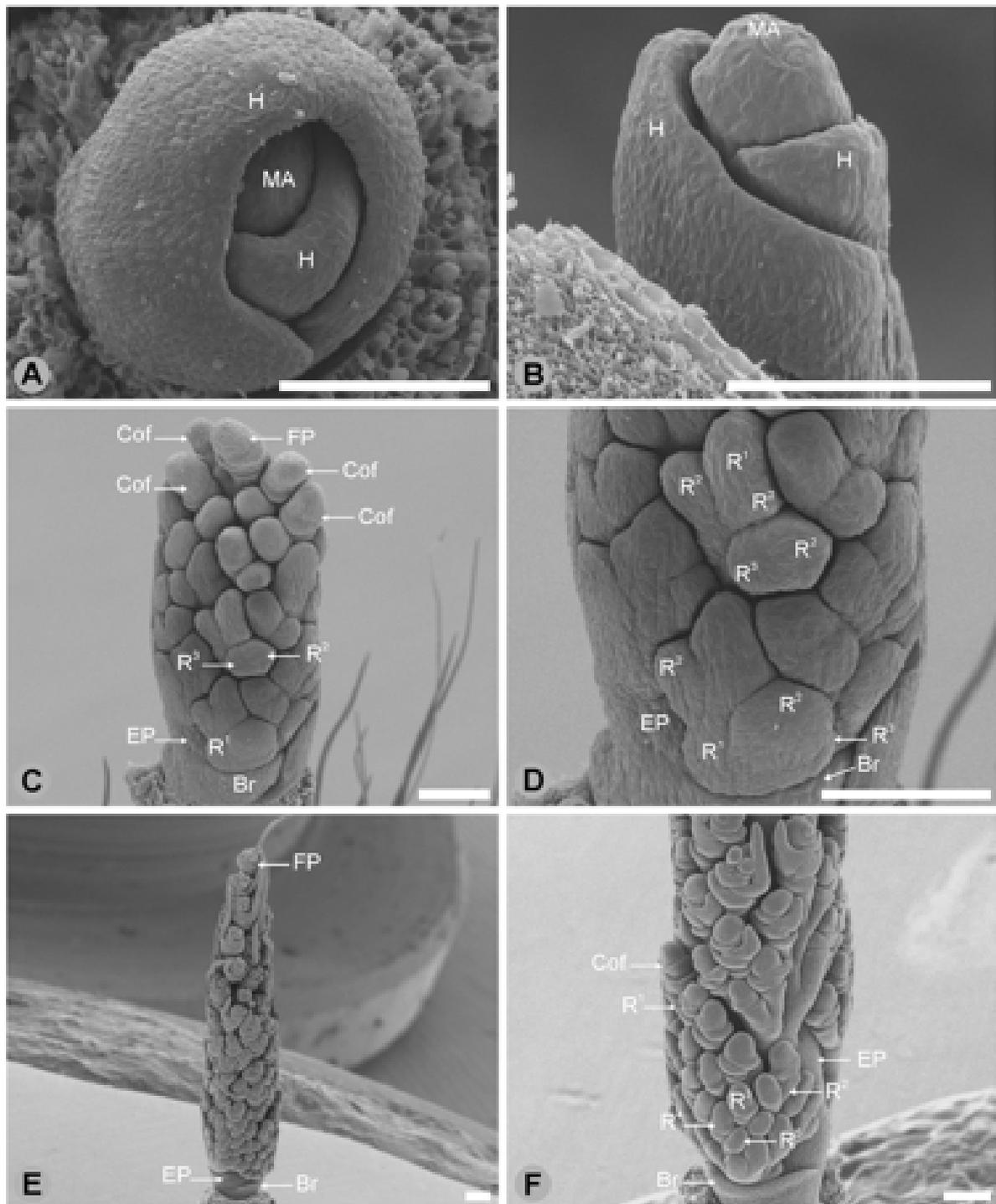
Figura 38.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Brachiaria eruciformis*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración. C, iniciación de las ramas primarias a partir del meristema apical en sentido acrópeto. D, sentido acrópeto de diferenciación de las ramas primarias. E, iniciación de las ramas secundarias y de las coflorescencias. F, iniciación de los órganos florales. **Referencias:** Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. Barra = 100 µm.



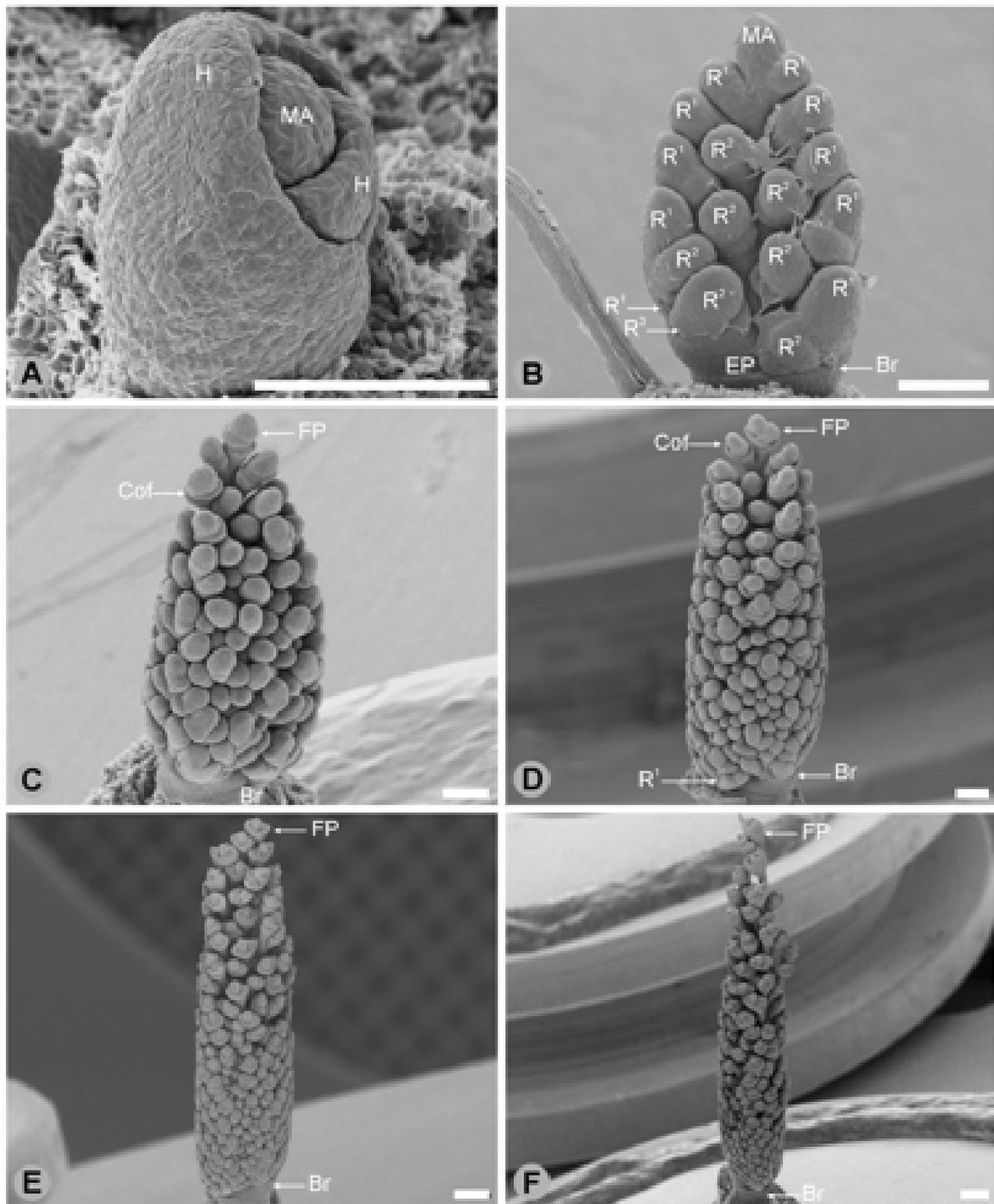
**Figura 39.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Eriochloa monteufensis*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, iniciación de las ramas primarias a partir del meristema apical en sentido acrópeto. C, iniciación de ramas secundarias sobre las ramas primarias más distales de la UIF. D, sentido acrópeto de iniciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias. E, etapa de iniciación de ramas terciarias e iniciación de las espiguillas en sentido basípeto a lo largo de la UIF y prolongación estéril del eje principal. F, etapa de iniciación de los órganos florales en sentido basípeto a lo largo de la UIF y posición terminal de la rama primaria más distal de la UIF cubriendo la terminación estéril del eje principal. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100  $\mu$ m.



**Figura 40.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Eriochloa punctata*. A, iniciación de las ramas primarias a partir del meristema apical en sentido acrópeto. B, iniciación de nuevas ramas primarias a partir del meristema apical en sentido acrópeto. C, iniciación de ramas secundarias sobre la rama primaria más distal de la UIF, posición terminal de la rama más distal de la UIF y terminación estéril del eje principal. D, sentido acrópeto de iniciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias. E, iniciación de ramas terciarias e iniciación de las espiguillas en sentido basípeto a lo largo de la UIF. F, detalle de una rama primaria en E, donde se observa la disposición de las ramas secundarias, la iniciación y disposición de las ramas terciarias e iniciación de la coloflorescencia. **Referencias:** Br, bráctea; Cof, coloflorescencia; EP, eje principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100 µm.



**Figura 41.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Melinis minutiflora*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración. C, iniciación de las ramas secundarias y terciarias a partir de las ramas primarias y secundarias respectivamente, iniciación de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal e iniciación de las coflorescencias en sentido acrópeto sobre las ramas distales de la UIF. D, detalle de la región proximal de la UIF en C. E, etapa de iniciación de las flores en UIF. F, detalle de la región proximal de la UIF en E. **Referencias:** Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden; R<sup>4</sup>, rama de cuarto orden; R<sup>5</sup>, rama de quinto orden. Barra = 100  $\mu$ m.



**Figura 42.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Melinis repens*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, iniciación de ramas secundarias y ramas terciarias a partir de las ramas primarias y secundarias respectivamente. C, iniciación de la florescencia principal y coflorescencias en la región distal de la UIF. D, inicios del desarrollo floral en la UIF. E, etapa más avanzada que en D del desarrollo floral en la UIF. F, la florescencia principal es la que presenta el desarrollo floral más avanzado en comparación con el resto de las espiguillas. **Referencias:** Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. Barra = 100  $\mu$ m.

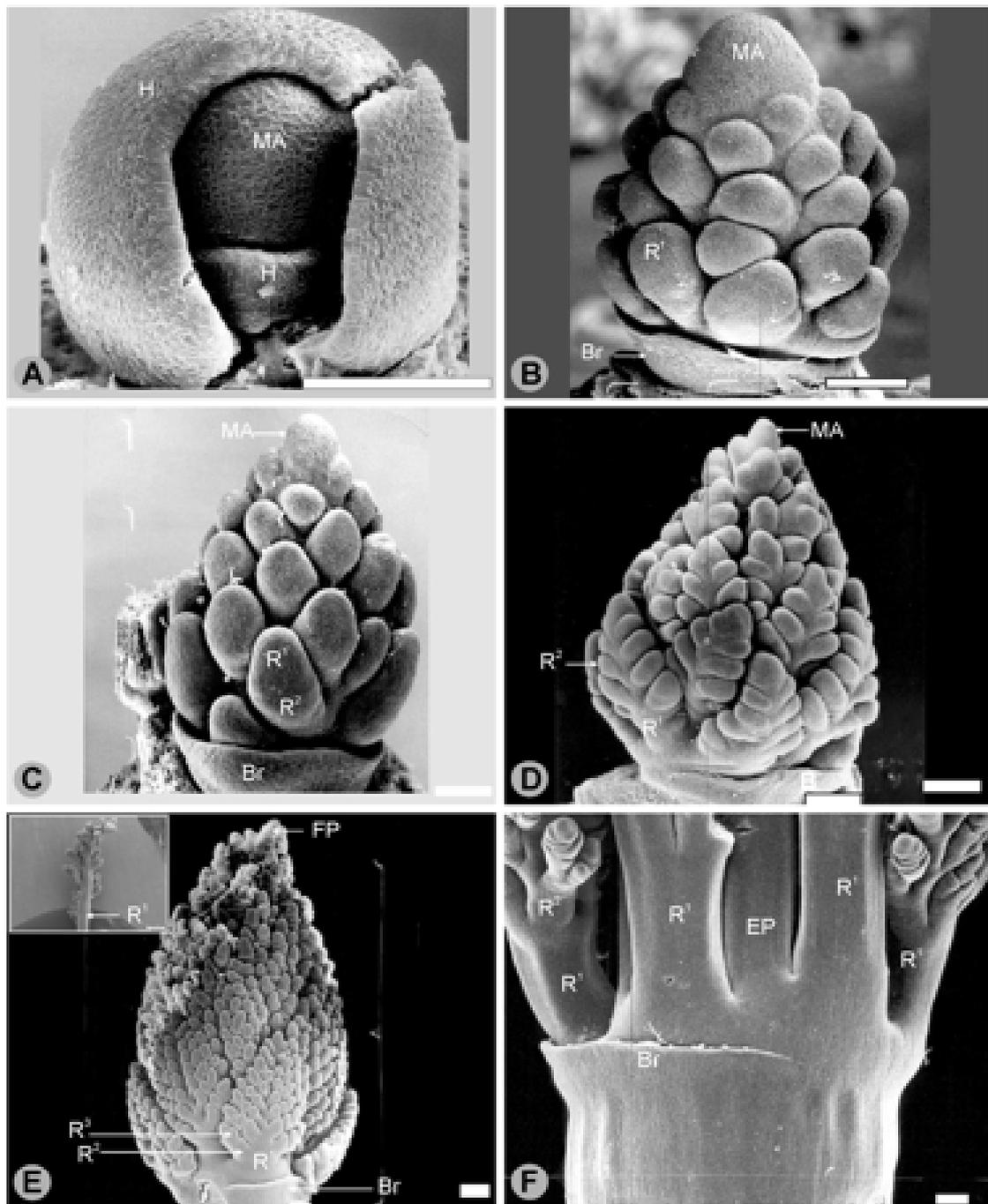


Figura 43.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Megathyrus maximus*. A, meristema apical vegetativo. B, iniciación de las ramas de primer orden en sentido acrópeto. C, iniciación de nuevas ramas de primer orden a partir del meristema apical en sentido acrópeto e iniciación de ramas de segundo orden. D, diferenciación de las ramas de segundo orden. E, iniciación de ramas de tercer o mayor orden de ramificación e iniciación de espiguillas (en el recuadro se observa la disposición unilateral de las ramas de segundo orden sobre una rama de primer orden). F, alargamiento diferencial de los entrenudos del eje principal. Referencias: Br, bráctea; EP, eje principal; FP, florescencia principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. Barra = 100  $\mu$ m.

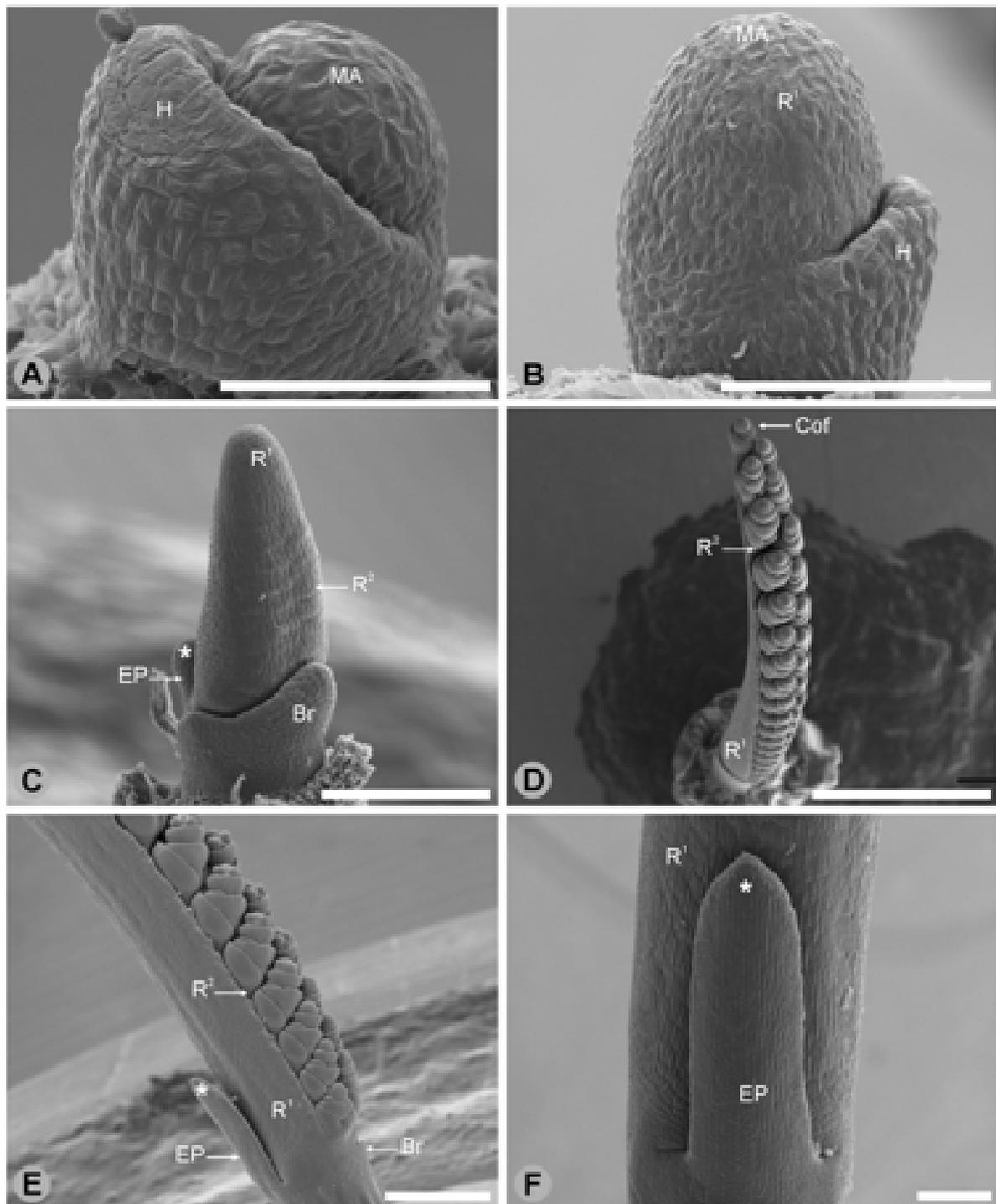
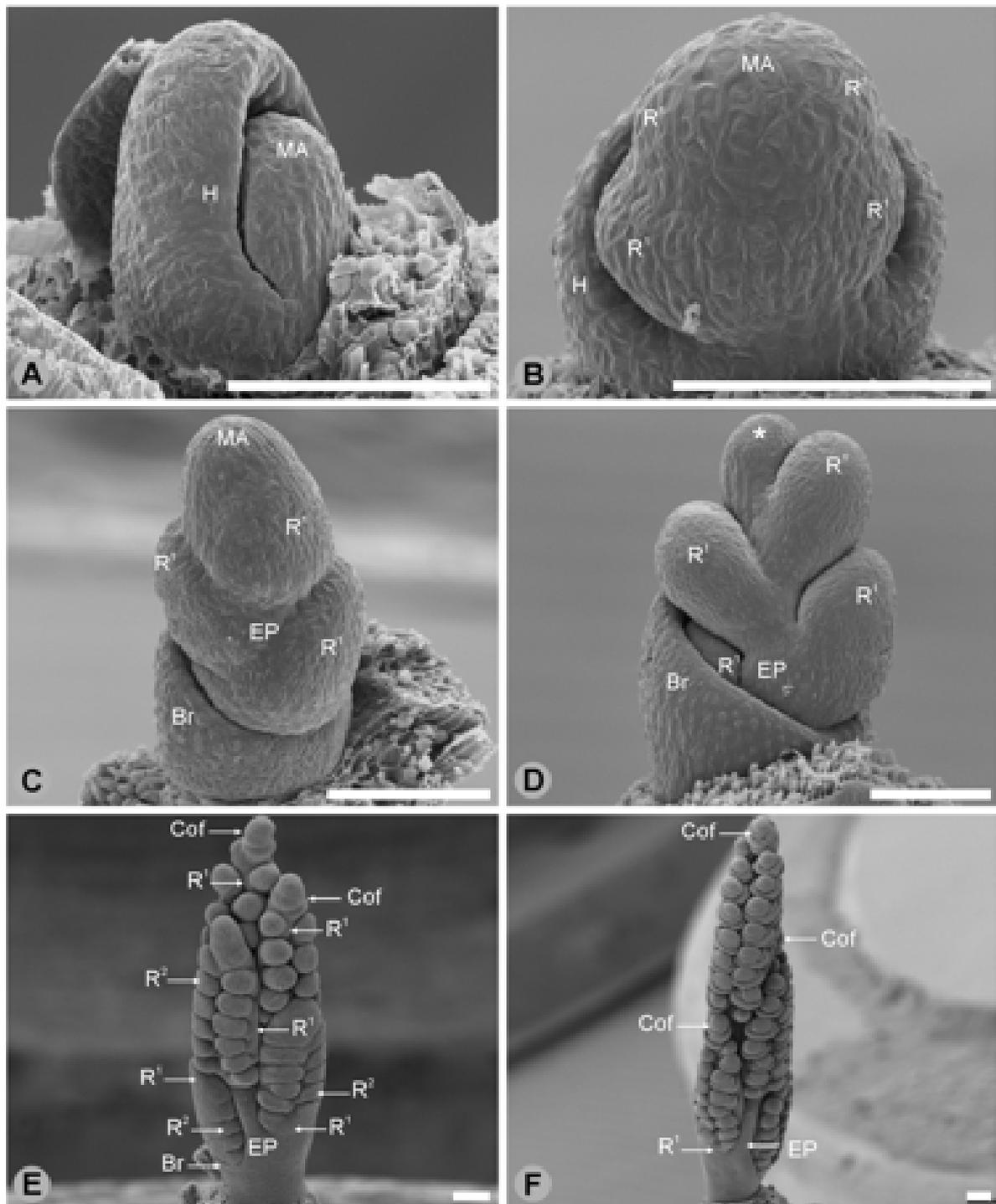


Figura 44.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechiloa boonei*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de un primordio de rama primaria. C, iniciación de ramas secundarias sobre la única rama primaria que conforma la UIF y prolongación estéril del eje principal. D, iniciación de las espiguillas. E, iniciación de los órganos florales en un detalle de la región proximal de una rama primaria F, detalle de la prolongación estéril del eje principal de E. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden. El asterisco blanco representa la ausencia de floración principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100  $\mu$ m.



**Figura 45.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechilos jubata*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de las primeras ramas de primer orden. C, iniciación de las ramas primarias a partir del meristema apical en sentido acrópeto. D, sentido acrópeto de diferenciación de las ramas primarias y prolongación estéril del eje principal. E, iniciación de las ramas secundarias y de las coloflorescencias. F, iniciación de los órganos florales de las coloflorescencias. **Referencias:** Br, bráctea; Cof, coloflorescencia; EP, eje principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100 µm.

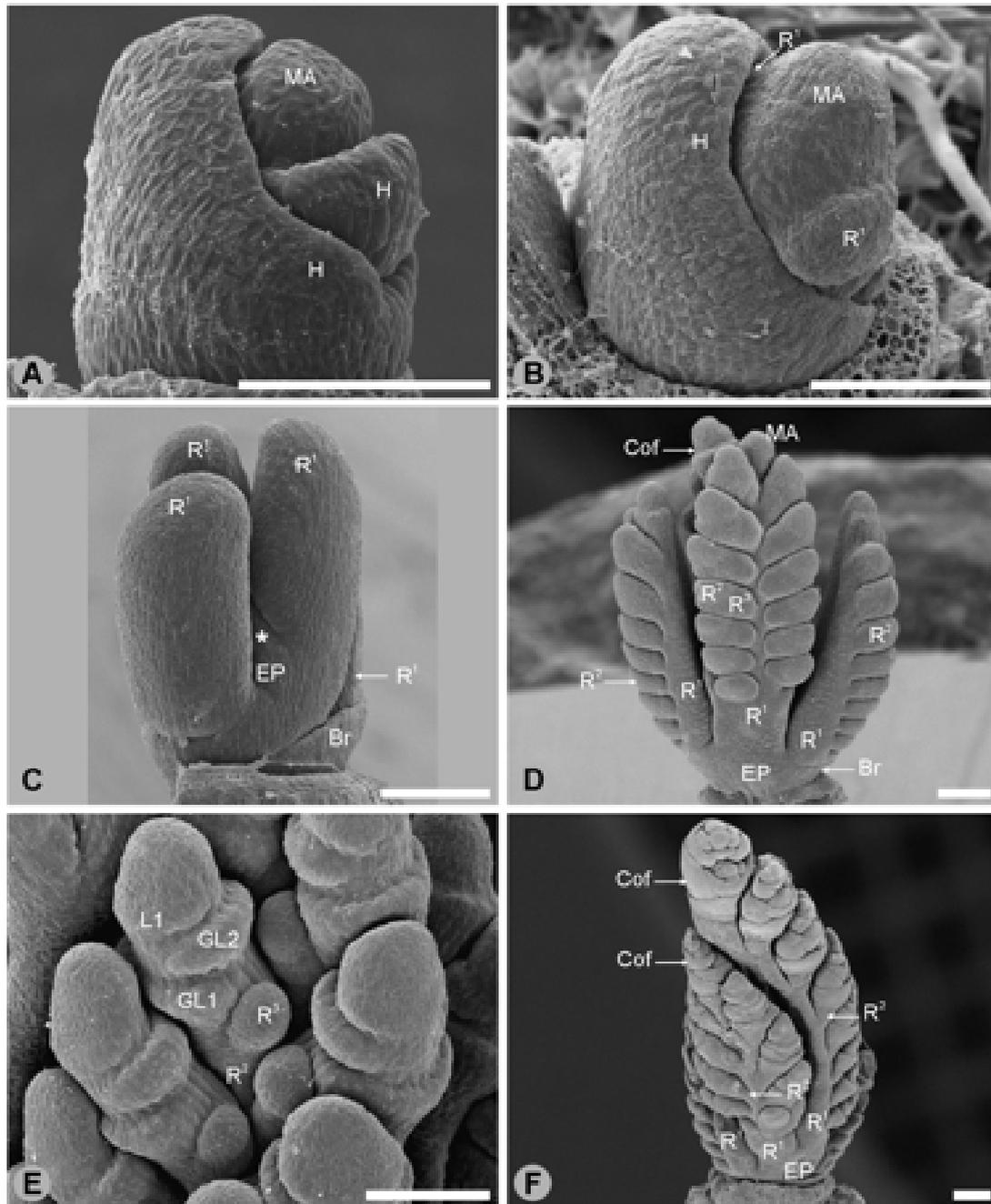
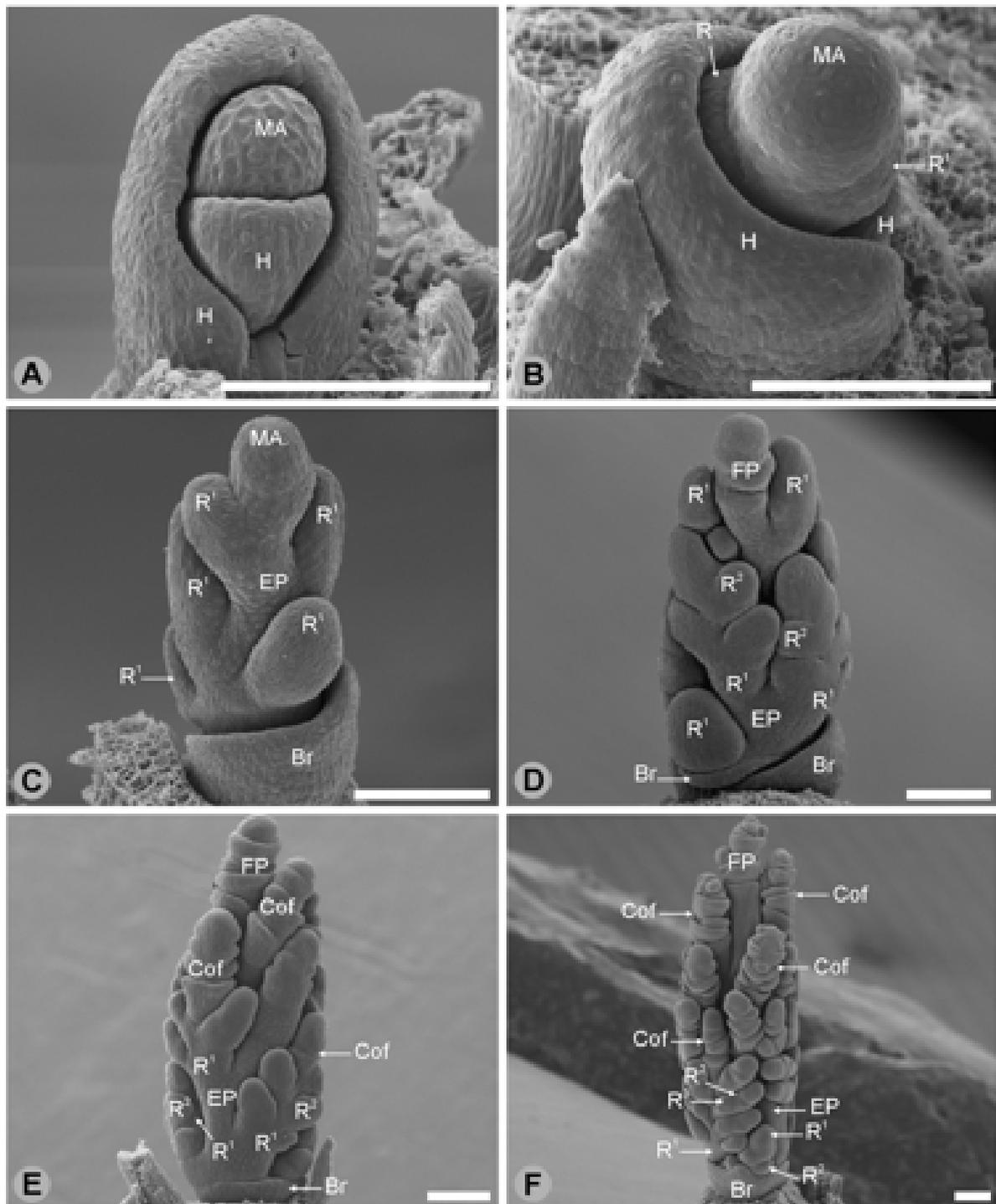


Figura 46.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechiloa lata*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de las primeras ramas de primer orden. C, alargamiento de las ramas de primer orden y la rama de primer orden más distal adopta la posición terminal del eje principal que detiene tempranamente su desarrollo. D, iniciación de las ramas de segundo orden y tercer orden e iniciación de las coflorescencias. E, desarrollo de las espiguillas sobre el extremo apical de la rama de segundo orden, mientras se inicia la rama de tercer orden a partir de la rama de segundo orden. F, desarrollo floral a lo largo de toda la UIF. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; H, primordio de hoja; GL1, gluma inferior; GL2, gluma superior; MA, meristema apical; L1, lemma de la flor proximal; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100 µm.



**Figura 47.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechis leucacantha*. A, meristema apical en estado vegetativo. B, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de las ramas de primer orden. C, iniciación de nuevas ramas de primer orden a partir de la actividad del meristema apical y alargamiento de las ramas de primer orden más proximales de la UIF. D, iniciación de las ramas de segundo orden a partir de las ramas de primer orden e iniciación de la florescencia principal. E, iniciación de las coflorescencias. F, iniciación de los órganos florales. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R', rama de primer orden; R'', rama de segundo orden; R''', rama de tercer orden. Barra = 100  $\mu$ m.

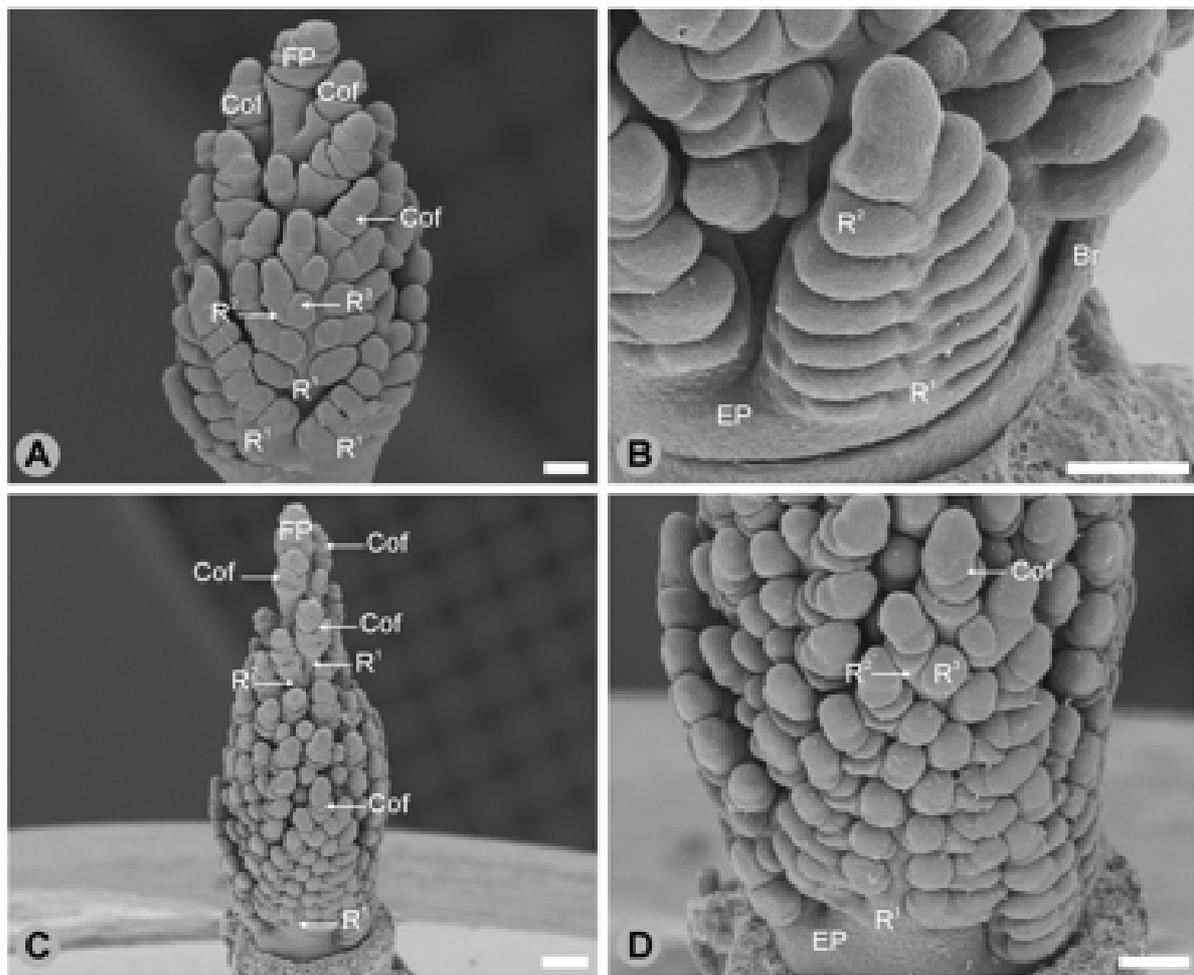
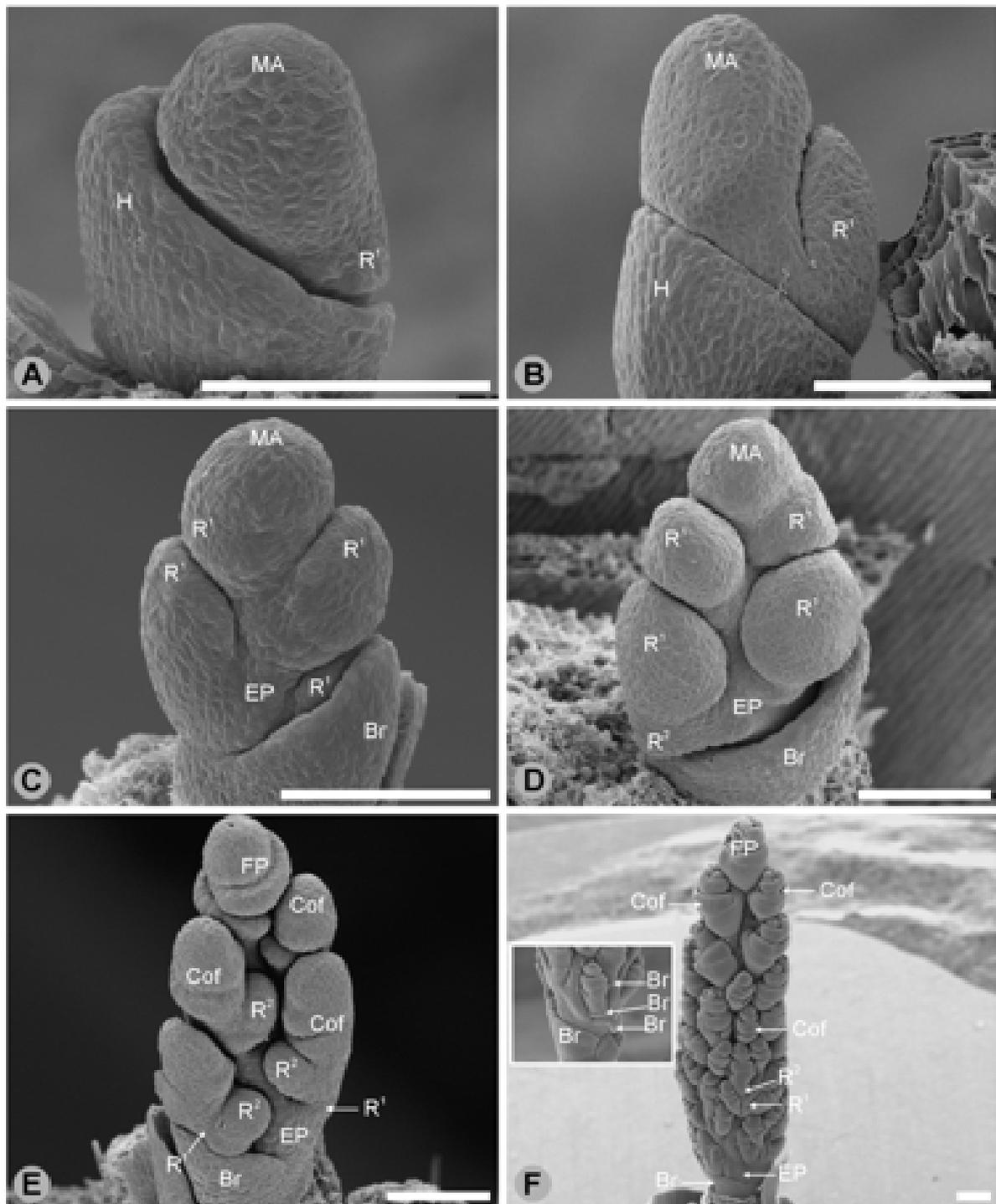
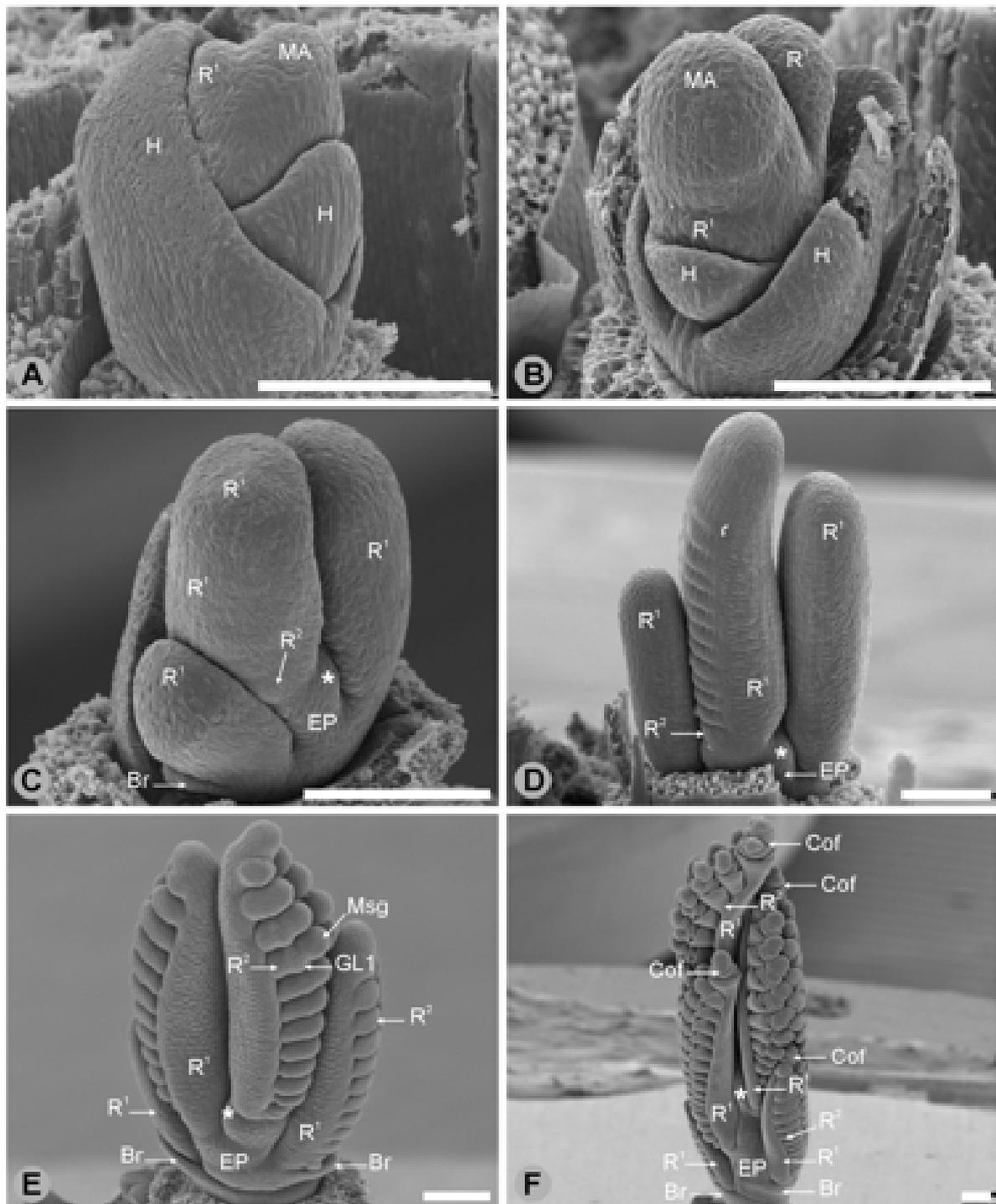


Figura 48.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urochloa lorentziana*. A, iniciación de ramas de segundo y tercer orden sobre las ramas de primer y segundo orden respectivamente mientras la florescencia principal y las coflorescencias inician las glumas y órganos florales. B, detalle de una rama de primer orden de la UIF en A en el momento de iniciación de ramas de segundo orden. C, iniciación del desarrollo floral en la región distal de la UIF. D, detalle de una rama de primer orden de la región proximal de la UIF en C sobre la cual continúa el desarrollo de las ramas de tercer orden y la iniciación de las espiguillas. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden; R<sup>3</sup>, rama de tercer orden. Barra = 100  $\mu$ m.



**Figura 49.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechis mollis*. A, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de la primera rama a partir de la actividad meristemática apical. B, primera rama iniciada mediante la actividad del meristema apical. C, iniciación de nuevas ramas de primer orden a partir del meristema apical en sentido acrópeto. D, diferenciación de las ramas de primer orden. E, iniciación de las ramas secundarias y de las coflorescencias. F, iniciación de los órganos florales (en el recuadro se muestra el origen de las ramas de la UIF a partir de yemas axilares ubicadas en la axila de pequeñas hojas o brácteas). **Referencias:** Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R', rama de primer orden; R'', rama de segundo orden. Barra = 100  $\mu$ m.



**Figura 50.-** Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechloa mosambicensis*. A, alargamiento del meristema apical por arriba de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de la primera rama de la UIF. B, iniciación de nuevas ramas de primer orden en sentido basipeto. C, alargamiento de ramas primarias e iniciación de ramas secundarias a partir de las primarias. D, iniciación de nuevas ramas de segundo orden sobre la rama más distal de la UIF. E, iniciación de las ramas secundarias y de las espiguillas. F, iniciación de los órganos florales. Referencias: Br, bráctea; Cof, coloflorescencia; EP, eje principal; GL1, gluma inferior; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; Msg, meristema de la espiguilla; R', rama de primer orden; R'', rama de segundo orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100  $\mu$ m.

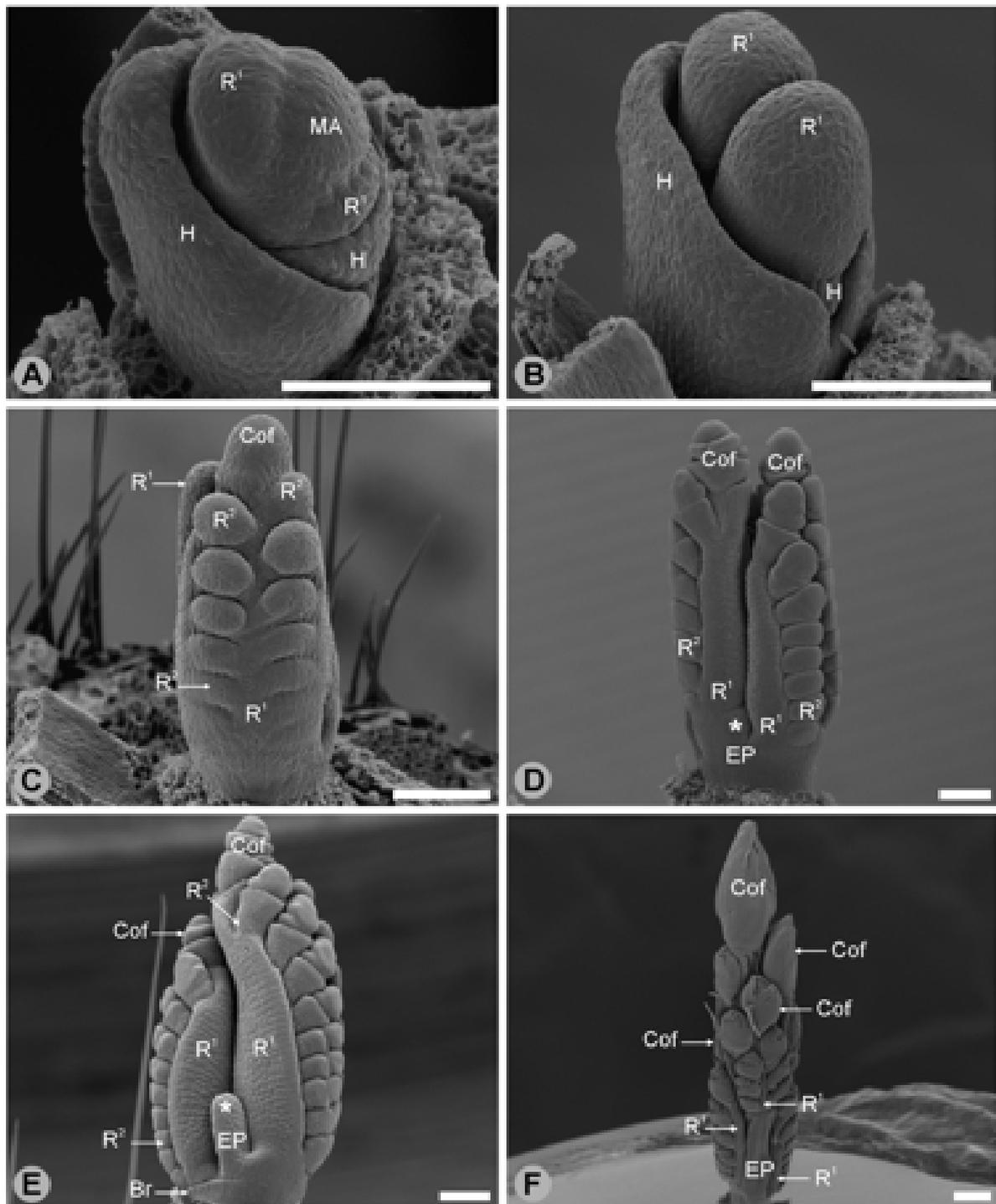


Figura 51.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo del sistema de ramificación de la UIF de *Urechloa panicoides*. A, iniciación de las ramas primarias a partir del meristema apical en sentido basípeto. B, alargamiento de ramas de primer orden. C, iniciación de ramas secundarias sobre las ramas primarias. D, iniciación de las coflorescencias, posición terminal de la rama más distal de la UIF y terminación estéril del eje principal. E, iniciación de nuevas espiguillas, posición terminal de la rama más distal de la UIF y terminación estéril del eje principal. F, iniciación de los órganos florales y diferenciación de las glumas de la espiguilla. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; H, primordio de hoja; MA, meristema apical; R<sup>1</sup>, rama de primer orden; R<sup>2</sup>, rama de segundo orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 100 µm.