

4.2.3 Desarrollo de las espiguillas. La formación de las espiguillas comienza con un cambio en la forma de las ramificaciones o del extremo del eje principal, relacionado con la iniciación de dos primordios de glumas alternas y cóncavas. La primera en iniciarse desarrolla como la gluma inferior (GL1) y la segunda en iniciarse corresponderá a la gluma superior (GL2) de la espiguilla. Se han observado numerosas diferencias durante la iniciación de las espiguillas entre las especies estudiadas, relacionadas a: (1) secuencia de iniciación de las espiguillas, (2) desarrollo de la FP, (3) sentido de iniciación de las Cof (espiguillas terminales de cada R¹) sobre la UIF, (4) sentido de iniciación de las espiguillas que desarrollan sobre el extremo distal de las R² a lo largo de la UIF y sobre las R¹, (5) sentido de iniciación de las espiguillas sobre R³ o de mayor orden de ramificación, (6) posición de la gluma inferior con respecto al raquis y por último, (7) desarrollo anormal de espiguillas. En numerosas ocasiones estas diferencias se correlacionan directamente con los diversos tipos de UIF (Paniculodio, P; Paniculodio truncado, PT) (véase Capítulo 4.1: "Estructura de la inflorescencia adulta"). En el **Apéndice 4B** se resumen las principales diferencias entre las especies estudiadas durante el desarrollo de las espiguillas.

Secuencia de iniciación de las espiguillas. Se han observado tres patrones diferentes de secuencia de iniciación de las espiguillas: (a) patrón P, (b) patrón PT donde la Cof de la R¹ se inicia primero y (c) patrón PT donde la Cof de la R¹ presenta un desarrollo retrasado con respecto al resto de las espiguillas.

El primer patrón se correlaciona con las especies que poseen una UIF de tipo P, en las cuales la primera espiguilla en diferenciarse es la FP, luego le siguen las Cof de las R¹,

posteriormente aparecen las espiguillas sobre el extremo de las R², seguido de la aparición de las espiguillas sobre el extremo de las R³, R⁴, etc. (dependiendo del grado máximo de ramificación que posea la UIF) (Fig. 77). Las especies que presentan este patrón son *Megathyrsus*, *Melinis*, *B. eruciformis*, y algunas especies de *Urochloa* (*U. leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. paucispicata* y *U. xantholeuca*) (Fig. 38; 41-43; 47-49; 52; 57).

Un patrón diferente se observa en aquellas especies cuyas UIF son del tipo PT. Dado que en este tipo de UIF la FP nunca desarrolla, la secuencia de iniciación de las espiguillas puede seguir dos patrones diferentes: (1) la primer espiguilla en diferenciarse es la Cof sobre el extremo distal de las R¹, y luego lo hacen las espiguillas sobre el extremo de las R² y así sucesivamente (dependiendo del grado máximo de ramificación que posea la UIF), o (2) la primer espiguilla en diferenciarse lo hace sobre el extremo distal de las R² y luego le sigue la diferenciación de las Cof de la R¹ (Fig. 77). Ejemplos del primer patrón son las especies de *Eriochloa* y algunas de las especies de *Urochloa* (*U. jubata*, *U. lata*, *U. panicoides*, *U. platyphylla* y *U. distachya*) (Figs. 45-46; 51; 54; 56). El segundo patrón está representado por las restantes especies de *Urochloa* (*U. bovonei*, *U. mosambicensis* y *U. ruziziensis*) (Figs. 44; 50; 55).

Desarrollo de la florescencia principal. El MA ubicado en el extremo distal del eje principal de *Megathyrsus*, *Melinis*, *B. eruciformis*, y algunas especies de *Urochloa* (*U. leucacrantha*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. paucispicata* y *U. xantholeuca*) siempre culmina en el desarrollo de una espiguilla terminal o FP la cual, en estos casos, es la primera espiguilla en iniciar los primordios de las glumas a lo largo de toda la UIF (Figs. 38; 41-43; 47-49; 52; 57). Por el contrario, en *Eriochloa* y el resto de las especies de *Urochloa*, el MA del

eje principal se agota mucho antes de desarrollar la FP (39-40; 44-46; 50-51; 53-56). En estos casos, en algunos ejemplares se observa una prolongación estéril del eje principal, mientras que en otros se distingue un remanente de MA que muchas veces queda encubierto por la R¹ más distal que adopta la posición del eje principal.

Sentido de iniciación de la espiguilla terminal (Cof) de las R¹ a lo largo de la UIF.

Dependiendo del tipo de UIF se han observado diferencias en el sentido de iniciación de las Cof a lo largo de la totalidad de la inflorescencia pudiendo ser anfípeto o basípeto.

En aquellas especies que presentan una UIF de tipo P (independientemente del grado de homogeneización), se observa que el desarrollo de las Cof de la R¹ es anfípeto. Luego de iniciado el desarrollo de la FP sobre el extremo apical del eje principal, la primera Cof en iniciarse lo hace sobre el extremo distal de la Rc¹ o Rd¹ más proximal, para continuar luego sobre el extremo de las Rc¹ o Rd¹ que están por arriba. A medida que se van iniciando las Cof sobre las Rc¹ o Rd¹ en sentido acrópeto, se inician las Cof sobre el extremo distal de las R¹ que se encuentran por debajo de la primer Rc¹ o Rd¹ en desarrollar Cof, siguiendo una secuencia basípeta (Figs. 38; 41-43; 47-49; 52; 57).

En aquellas especies cuyas UIF son de tipo PT, las primeras Cof en iniciarse lo hacen sobre el extremo distal de la R¹ más distal y posteriormente aparecen nuevas Cof sobre el extremo de las R¹ que se encuentran por debajo, siguiendo una secuencia basípeta al considerar a la totalidad de la UIF (Figs. 39-40; 44-46; 50-51; 53-56).

Sentido de iniciación de las espiguillas sobre las R². Se observaron diferencias en el sentido de iniciación de las espiguillas sobre el extremo apical de las R² a lo largo de la

UIF. Estas divergencias se correlacionan con los tipos de UIF cuando se analiza el sentido de iniciación sobre toda la UIF. Por otro lado, al considerar cada una de las R^1 individualmente se observan nuevas variaciones en el sentido de iniciación de estas espiguillas independientemente del tipo de UIF.

➤ *Sentido de iniciación en la UIF.* Cuando las UIF son del tipo P, el sentido de iniciación de las R^2 a lo largo de la UIF es anfípeto. En aquellas UIF donde el número de Rc^1 o Rd^1 es de dos o más y a su vez desarrollan R^2 (es decir, las Rc^1 o Rd^1 están conformadas por dos espiguillas, véase Capítulo 4.1: "Estructura de la inflorescencia adulta") el desarrollo de las espiguillas sobre las R^2 prosigue en una secuencia acrópeta, es decir primero comienza en la R^2 de las Rc^1 o Rd^1 más proximales para continuar luego sobre las R^2 de las Rc^1 o Rd^1 que se encuentran por encima. Posteriormente le sigue la iniciación de las espiguillas sobre las R^2 que se ubican sobre las R^1 por debajo de la Rc^1 o Rd^1 más proximal (la que primero inició las espiguillas sobre el extremo de las R^2) siguiendo un sentido basípeto a lo largo de la UIF (Figs. 38; 41-43; 47-49; 52; 57).

En aquellas UIF de tipo PT que carecen de FP y Rc^1 o Rd^1 , el desarrollo de las espiguillas sobre el extremo de las R^2 comienza en la R^1 más distal de la UIF que es la que siempre presenta un desarrollo más avanzado en relación al resto de las R^1 , para proseguir luego sobre las R^2 que se encuentran sobre las R^1 por debajo de la más distal. En consecuencia, el sentido de iniciación de las espiguillas sobre las R^2 es basípeto al considerar la totalidad de la UIF (Figs. 39-40; 44-46; 50-51; 53-56).

➤ *Sentido de iniciación sobre la R^1 .* Al considerar las R^1 individualmente, se observa que existen dos sentidos de iniciación de las espiguillas sobre la R^1 : basípeto y anfípeto. En aquellas especies donde la Cof se inicia primero, el resto de las espiguillas comienzan a

desarrollarse sobre el extremo apical de las R² inmediatamente por debajo de la Cof, es decir siguiendo una secuencia basípeta (Figs. 38-43; 45-49; 51-54; 56-57). Por otro lado, las espiguillas que se inician sobre el extremo apical de las R² de *U. bovonei*, *U. mosambicensis*, *U. plantaginea* y *U. ruziziensis* siguen una secuencia anfípeta de iniciación, donde las espiguillas de las R² que se ubican en la región media de las R¹ son las primeras en iniciarse y posteriormente nuevas espiguillas se van iniciando sobre el extremo distal de las R² que se ubican por arriba y debajo de las primeras (Figs. 44; 50; 55). De esta manera, las espiguillas de la región proximal (más próxima al eje principal de la inflorescencia) y distal de cada una de las R¹ son las últimas en iniciarse y es común observar que dichas espiguillas por lo general son estériles a la madurez (véase Capítulo 4.1: “Estructura de la inflorescencia adulta”).

Sentido de iniciación de las espiguillas sobre R³ o de mayor orden de ramificación. En aquellas UIF que poseen ramificaciones de más de segundo orden, el desarrollo de las espiguillas prosigue sobre el extremo de las R³ siguiendo una secuencia acrópeta de iniciación sobre las R² y en la totalidad de la UIF. El desarrollo de las espiguillas sobre el extremo distal de ramificaciones de orden consecutivo sigue el mismo patrón que las R³. Esto se observa por ejemplo en *Melinis* y *Megathyrsus* (Figs. 41-43).

Posición de la gluma inferior de la Cof con respecto del raquis. Todas las espiguillas terminales de las R¹ desarrollan al menos un primordio de gluma inferior (excepto *Eriochloa*). La posición de este primordio con respecto al raquis de la R¹, es variable según

la especie, pudiendo ser en la mayoría de los casos lateral (Fig. 38-43; 45-52; 54-57), abaxial en *U. plantaginea* (Fig. 53) y adaxial en *U. bovonei* (Fig. 44).

Desarrollo anormal de espiguillas. Se ha observado que ciertas especies de *Brachiaria* y *Urochloa* (ej. *B. grossa*, *B. ovalis*, *U. adspersa*, *U. brizantha*, *U. decumbens*, *U. deflexa*, *U. lata*, *U. leucacrantha*, *U. meiziana*, *U. oligotricha*, *U. panicoides*, *U. ruziziensis*, *U. texana* y *U. trichopus*) presentan espiguillas que desarrollan anormalmente. Dependiendo de la especie analizada, dichas espiguillas pueden ser las Cof de la R¹ o espiguillas que inician su desarrollo sobre el extremo apical de las R³. Asimismo, se han observado dos morfologías diferentes de la espiguilla anormal: (1) la primera corresponde a espiguillas que alcanzan a diferenciar glumas, lemma y pálea que encierran a un conjunto de primordios de lodículas, estambres y carpelos los que no llegan a diferenciarse (Fig. 23G) y, (2) espiguillas que inician primordios de glumas, lemmas y pálea de la flor distal, las que luego detienen su desarrollo antes de diferenciarse mientras que los estambres, lodículas y carpelos no se desarrollan (Fig. 78). El primer patrón de desarrollo anormal se observó en Cof de las R¹ (*U. brizantha*, *U. decumbens* y *U. ruziziensis*, Figs. 22B y 23G) y en espiguillas que se inician en el extremo apical de R³ (ej. *U. panicoides*, Fig. 31). Por el contrario, el segundo patrón de desarrollo se observó exclusivamente en espiguillas que se inician en el extremo apical de R³ (ej. *U. lata*, Fig. 78). Todas las espiguillas que presentan uno u otro patrón son estériles.

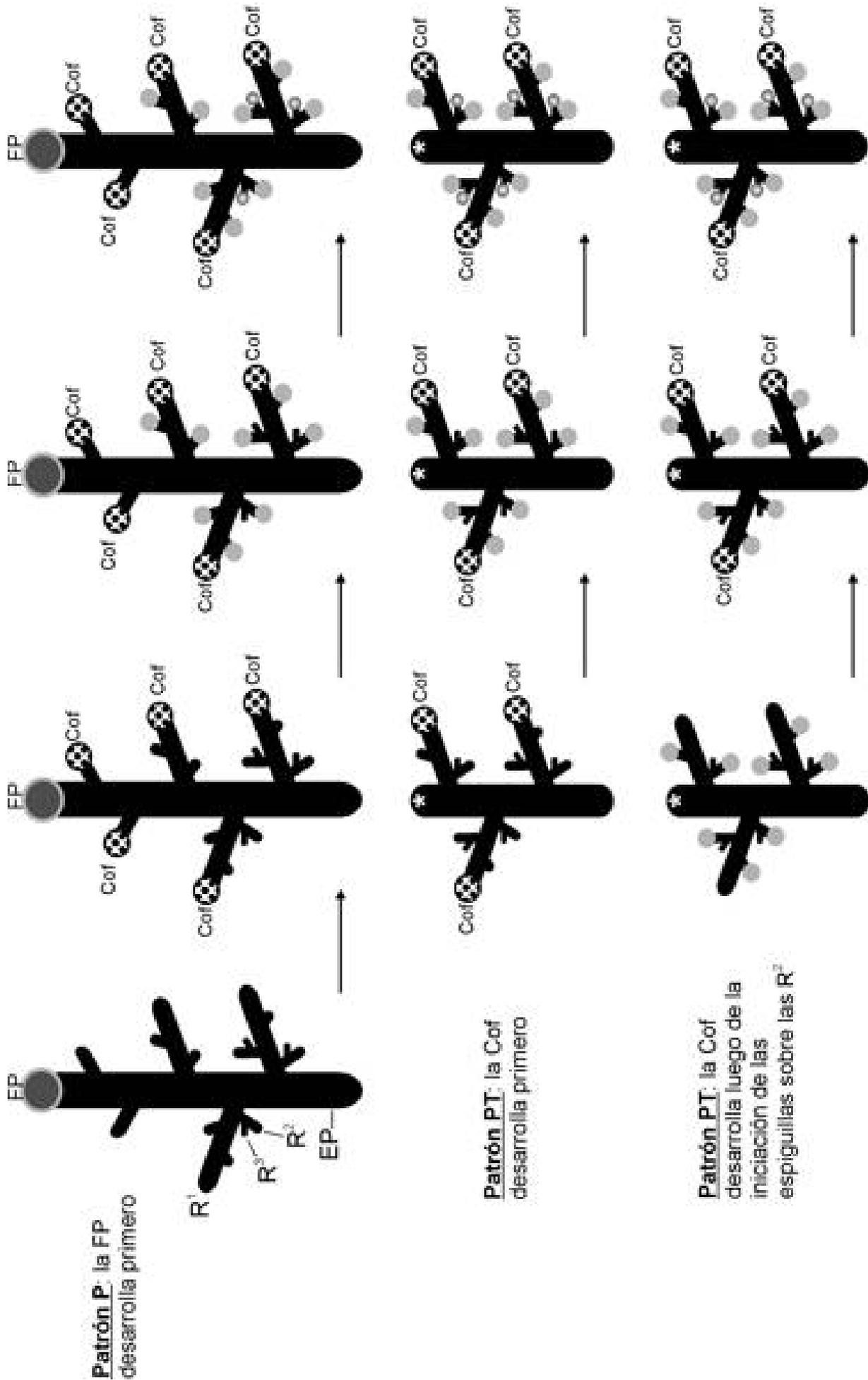


Figura 77.- Esquema simplificado de la secuencia de iniciación de las espiguillas sobre los diferentes tipos de inflorescencias. Referencias: FP, eje principal; Cof, florescencia principal; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal.

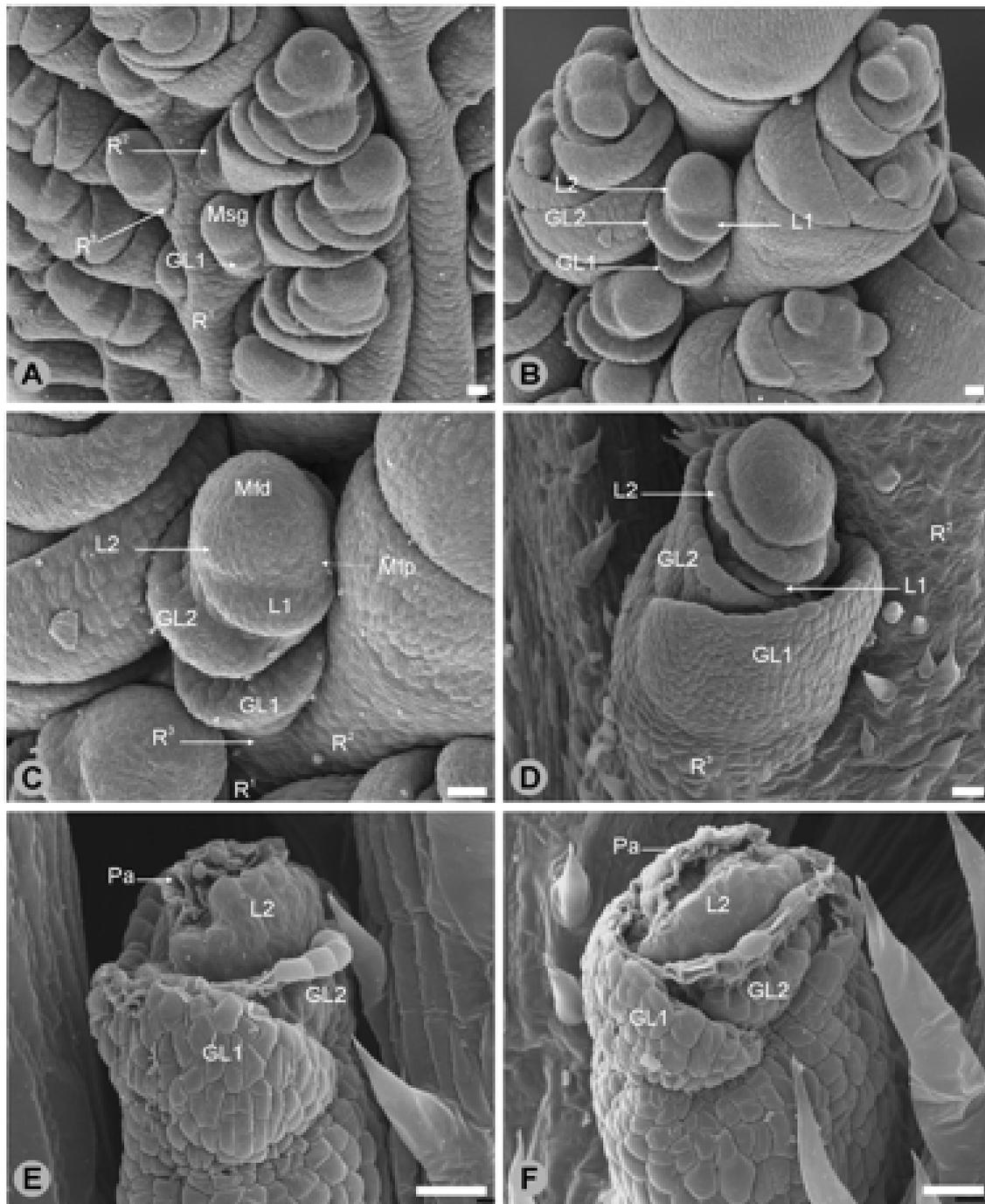


Figura 78.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de las espiguillas sobre las ramas de tercer orden de *Urochloa lata*. A, iniciación de la gluma inferior sobre el extremo distal de las ramas de tercer orden. B, iniciación de la gluma superior y lemmas sobre el extremo distal de las ramas de tercer orden. C, detalle de la espiguilla en B donde se observan a los meristemas florales delimitados por las lemmas correspondientes. D, diferenciación anormal de las brácteas que conforman la espiguilla sobre el extremo distal de una rama de tercer orden e iniciación incipiente de primordios de estambres a partir del meristema floral distal. E-F, diferenciación anormal de las glumas y lemmas que conforman la espiguilla y los órganos florales no se inician. **Referencias:** GL1, gluma inferior; GL2, gluma superior; L1, lemma de la flor proximal; L2, lemma de la flor distal; Mfd, meristema de la flor distal; Mfp, meristema de la flor proximal; Msg, meristema de la espiguilla; Pa, pálea; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden. Barra = 20 μm.