

4.2.4 Desarrollo floral. Las espiguillas de todos los géneros estudiados son bifloras, donde la flor distal es perfecta y la flor proximal puede ser estaminada o neutra dependiendo de la especie estudiada (**Apéndice 1C**). La secuencia de iniciación de los órganos florales en la misma flor es la siguiente: lemma, pálea, estambres, lodículas, carpelos y por último el óvulo. Se han observado numerosas diferencias en los sentidos y secuencias de iniciación de estos órganos dentro de la espiguilla y a su vez, en la misma flor (como se observa por ejemplo con la secuencia de iniciación de los estambres). En el **Apéndice 4C** se resumen las variaciones más importantes observadas durante el desarrollo floral de las especies estudiadas.

Sentido de iniciación de los órganos florales en la UIF. En todas las especies estudiadas la iniciación de los órganos florales, al considerar la totalidad de la UIF, sigue el mismo sentido y secuencia de iniciación de las espiguillas (véase arriba). Por lo tanto, el sentido de iniciación de los órganos florales se correlaciona directamente con el tipo de UIF que presenten las especies estudiadas (Figs. 38-57).

Sentido de iniciación de los órganos florales en las R¹. Al considerar cada una de las R¹ independientemente, se observa que, la iniciación de los órganos florales también sigue la misma secuencia y sentido de diferenciación que las espiguillas sobre las R¹. Una excepción a este patrón se observa en *U. mosambicensis*, en la cual si bien la Cof de la R¹ se desarrolla luego de iniciadas las glumas de las espiguillas sobre las R², cuando se diferencian los órganos florales lo hacen primero sobre la Cof. En esta especie entonces, la Cof pasa a ser la más avanzada en el desarrollo que el resto de las espiguillas de la R¹ (Fig. 50E,F).

Sentido de iniciación de la lemma en la espiguilla. Cuando el eje de la espiguilla (o raquilla, Ra) se alarga, y una vez que se han iniciado las glumas, la lemma de la flor proximal (L1) inicia su desarrollo. Casi simultáneamente, el primordio de la lemma de la flor distal (L2) también se inicia. En todas las especies estudiadas, las lemmas, al igual que las glumas, siguen una secuencia acrópeta de iniciación dentro de la espiguilla y se ubican de forma alterna y opuesta, rodeando cada una de ellas al meristema floral remanente (meristema floral proximal, Mfp; meristema floral distal, Mfd) que originará el resto de los órganos florales de las flores proximal y distal respectivamente (Figs. 79-98).

Tamaño de los meristemas florales proximal y distal de la espiguilla. Una vez que se han iniciado las lemmas se observa una notable variación en los tamaños de los meristemas florales que quedan rodeados por ellas. Por ejemplo, en *Megathyrsus maximus* el Mfp (27.25 μm de diam.) es el 50% más pequeño que el Mfd (58.11 μm de diam.), mientras que en *U. plantaginea* el Mfp solamente alcanza un tercio (19.76 μm de diam.) del diámetro total del Mfd de la espiguilla (68.97 μm de diam.) (Figs 81 y 95).

Sentido de iniciación de la pálea en la espiguilla. En todas las especies estudiadas a partir del Mfd, la pálea de la flor distal es la primera en iniciarse alterna y opuesta a la L1 y, rodeando al Mfd remanente. Una vez que se han iniciado los estambres a partir del Mfd, en la mayoría de las especies estudiadas, comienza el desarrollo de la pálea de la flor proximal a partir del Mfp, alterna y opuesta a la L2 y rodeando al Mfp remanente. En consecuencia, el sentido de diferenciación de la pálea dentro de la espiguilla es basípeto (Figs. 79-98). Una excepción a este patrón se observa en las dos especies de *Eriochloa* estudiadas y en *Melinis*

minutiflora, donde la pálea de la flor proximal se inicia y cesa su desarrollo muy tempranamente, de forma tal que sólo se observa un primordio de pálea rudimentario y prácticamente imperceptible mediante la resolución del MEB (ej. Fig. 97).

Iniciación de los estambres. Se observaron diferencias en el sentido de iniciación de los estambres dentro de la espiguilla y a su vez, existen divergencias en la secuencia de iniciación de los mismos dentro de la misma flor.

➤ *Sentido de iniciación de los estambres en la espiguilla.* Los tres primordios de estambres de la flor distal son los primeros en iniciarse a partir del Mfd remanente una vez diferenciada la pálea de la misma flor. Dos de los estambres se ubican a los lados del Mfd remanente y uno en posición abaxial. Posteriormente, y una vez que se ha iniciado la pálea de la flor proximal en la mayoría de las especies estudiadas, comienzan a esbozarse los tres primordios de estambres a partir de Mfp remanente (Fig. 79-98). En consecuencia, el desarrollo de los estambres dentro de la espiguilla es basípeto, es decir primero se inician en la flor distal y luego se inician los de la flor proximal. Una variación de este patrón se observa en *Melinis minutiflora* y *Urochloa distachya*, donde los estambres de la flor proximal nunca desarrollan (Figs. 79; 93).

➤ *Secuencia de iniciación de los estambres dentro de la misma flor.* Si bien los estambres de la flor distal se inician primero que los de la flor proximal (en los casos donde los estambres se desarrollan en la flor proximal), a su vez y entre ellos, experimentan una iniciación diferencial en la misma flor. En *Melinis* y *Megathyrsus maximus*, el estambre abaxial siempre está algo más adelantado en su iniciación y diferenciación respecto a los dos estambres que se desarrollan a los costados del meristema floral (Fig. 79-81). Esto ocurre también en la

mayoría de las especies estudiadas de *Urochloa* (*U. bovonei*, *U. jubata*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. panicoides*, *U. paucispicata*, *U. plantaginea*, *U. platyphylla* y *U. xantholeuca*) (Figs. 82-83; 86-87; 89-91; 94; 95). En *Eriochloa*, *Brachiaria eruciformis* y el resto de las especies de *Urochloa* los estambres de los flancos son los más adelantados en el desarrollo (Figs. 96-98).

Iniciación de lodículas y carpelos. Una vez que se han iniciado los estambres se inician las lodículas, las que primero se hacen visibles en la flor distal y luego en la flor proximal, siempre formando un verticilo externo al de los primordios de estambres. Por lo tanto, el sentido de iniciación de las lodículas es basípeto dentro de la espiguilla. En *Eriochloa* y aquellas especies que no desarrollan estambres a partir del Mfp, las lodículas no se inician.

Una vez que las lodículas han iniciado su desarrollo, comienza a esbozarse el primordio de gineceo que se desarrolla a partir del meristema floral remanente (Figs. 79-98). El gineceo de la flor distal comienza su desarrollo con la iniciación de los carpelos, que se hacen visibles en primer lugar sobre el mismo lado de la L2, delimitando al meristema que dará origen al único óvulo. En el mismo momento, los primordios de estambres de la flor distal se expanden para formar las tecas antes de que se produzca la elongación de los filamentos. Al mismo tiempo, la flor proximal puede o no estar protegida por las glumas o lemmas dependiendo de la especie estudiada y sus órganos florales pueden abortar tempranamente o proseguir su desarrollo normalmente. Esto último se menciona detalladamente más abajo.

Presencia de un meristema remanente del ápice de la raquilla de la espiguilla. En todas las especies estudiadas se observa un meristema remanente apenas por encima de la flor distal

de la espiguilla. Dicho meristema corresponde al extremo apical de la raquilla, lo que demuestra que las espiguillas carecen de flor terminal. Esta característica se puede observar antes de la iniciación de los estambres o hacerse más notorio luego de la iniciación de los mismos (Fig. 79-98).

Patrones de diferenciación de la gluma 1 (GL1) y la lemma de la flor proximal (L1) en relación a las diferentes etapas del desarrollo floral. El momento y las intensidades de ensanchamiento y alargamiento de las glumas y las lemmas no siguen un proceso uniforme en el tiempo, dado que presentan distintos pulsos en relación con las diferentes etapas del desarrollo de los estambres y los carpelos y varían además entre las especies estudiadas.

Para estudiar los diferentes ritmos de desarrollo de las glumas y lemmas se consideraron las siguientes etapas del desarrollo floral: (1) iniciación de los meristemas florales; (2) iniciación de los primordios de estambres de la flor distal y (3) iniciación de los carpelos y las tecas en los estambres en la flor distal. En cada una de estas etapas se compararon los diferentes grados de desarrollo de las glumas y las lemmas para cada una de las especies estudiadas. Las últimas dos etapas hacen referencia a la flor distal únicamente dado que, en todas las especies, los órganos florales de la flor distal llegan hasta la fase final de diferenciación y en consecuencia se hace posible la comparación entre las especies (véase más adelante).

En la primera etapa, cuando los Mfp y Mfd quedan delimitados, las glumas y lemmas de todas las especies estudiadas no han experimentado diferenciación alguna y en consecuencia, los meristemas se encuentran descubiertos (Figs. 79-95; 98). Una variación de este patrón se encuentra en las especies estudiadas de *Melinis*, en las que la L2 comienza a

diferenciar la arista característica para estas especies. Sin embargo, en esta etapa el Mfp y Mfd de *Melinis* todavía se encuentran descubiertos (Fig. 79B). Otra variación se presenta en las especies de *Eriochloa* donde la GL1 permanece muy reducida en comparación con el resto de las brácteas de la espiguilla (Figs. 96-97).

Posteriormente, en la segunda etapa, pueden ocurrir dos patrones diferentes: (1) el Mfp queda cubierto por el ensanchamiento y elongación diferencial de la GL1 (ej. *U. bovonei*, *U. plantaginea*, Figs. 82; 95) o de la L1 (ej. *M. minutiflora* y *U. distachya*, Figs. 79; 93), mientras que el resto de las brácteas prosiguen una diferenciación más o menos proporcional entre ellas de modo que no llegan a cubrir los meristemas florales; (2) en el resto de las especies estudiadas, tanto las glumas como las lemmas de la espiguilla prosiguen su diferenciación más o menos proporcional entre ellas, quedando ambas flores descubiertas. Resulta interesante mencionar que *M. minutiflora* y *U. distachya* no desarrollan estambres, lodículas y carpelos a partir del Mfp y en estas especies la flor proximal queda cubierta por la L1 en la segunda etapa del desarrollo floral.

En aquellas especies que presentan el segundo patrón, la diferenciación de las glumas y lemmas recién ocurre en la tercera etapa, es decir, cuando los carpelos de la flor distal inician su desarrollo al igual que las tecas de los estambres. En esta etapa se han observado tres patrones de diferenciación distintos: (1) la GL1 es la primera en diferenciarse llegando a cubrir completamente a la flor proximal (ej. *U. lorentziana*, *U. mosambicensis*, *U. paucispicata*, *U. platyphylla*, *U. ruzizensis* y *U. mollis*) (Figs. 86-88; 90-92); (2) la L1 es la primera en elongarse y ensancharse llegando a cubrir completamente a la flor proximal (ej. *B. eruciformis*, *M. repens*, *U. lata* y *U. panicoides*) (Figs. 80; 84; 89; 98); (3) la diferenciación de las glumas y lemmas es proporcional entre ellas de manera tal que en esta

etapa ambas flores permanecen descubiertas (ej. *Eriochloa*, *Megathyrsus*, *U. jubata*, *U. leucacrantha* y *U. xantholeuca*) (Figs. 81; 83; 85; 94; 96).

En el momento en que la inflorescencia asoma de la hoja bandera, los órganos florales que hayan o no continuado el desarrollo se encuentran completamente protegidos por las glumas, lemmas y páleas, y antes de la antesis floral están completamente maduros.

Número de pasos en el desarrollo floral hasta que la flor proximal queda protegida por la GL1 o L1. El número de pasos del desarrollo floral que se requiere para que la flor proximal de la espiguilla quede protegida por la GL1 o L1 varía entre las especies estudiadas. En el primer caso, la espiguilla atraviesa por seis etapas: (1) delimitación de los meristemas florales distal y proximal, (2) iniciación de los estambres de la flor distal, (3) iniciación de los estambres de la flor proximal, (4) iniciación de las lodículas de la flor distal; (5) iniciación de los carpelos de la flor distal y (6) la flor proximal queda protegida por la L1. En el segundo patrón hacen falta cinco pasos: (1) delimitación de los meristemas florales distal y proximal, (2) iniciación de los estambres de la flor distal, (3) iniciación de los estambres de la flor proximal, (4) iniciación de las lodículas de la flor distal y por último, (5) iniciación de los carpelos de la flor distal cuando la flor proximal ya está protegida por la GL1 o L1. En el último caso, sólo es necesario atravesar por dos etapas: (1) delimitación de los meristemas florales distal y proximal y (2) iniciación de los estambres de la flor distal cuando la flor proximal ya está protegida por la GL1 o L1. En este último caso, los órganos florales de la flor proximal se inician y diferencian dentro de las brácteas.

Como ejemplos del primer patrón se pueden mencionar las especies de *Eriochloa*, *Megathyrsus maximus* y tres especies de *Urochloa* (*U. jubata*, *U. leucacrantha*, *U. xantholeuca*)

(Figs. 81; 83; 85; 94; 96). El segundo patrón está representado por *Melinis repens*, *Brachiaria eruciformis* y la mayoría de las especies de *Urochloa* (*U. lata*, *U. lorentziana*, *U. mollis*, *U. mosambicensis*, *U. panicoides*, *U. paucispicata*, *U. platyphylla*, *U. ruziziensis*) (Figs. 80; 84; 86-92; 98). Por último *Melinis minutiflora*, y las tres especies restantes de *Urochloa* (*U. bovonei*, *U. ditachya* y *U. plantaginea*) presentan el tercer patrón (Figs. 79; 82; 93; 95).

A su vez, al combinar la secuencia de iniciación de los estambres dentro de la misma flor, el tipo de bráctea que protege a la flor proximal (GL1 o L1) y el número de etapas necesarias para que la flor proximal quede cubierta por las brácteas, se reconocen al menos nueve patrones diferentes de desarrollo floral (Fig. 99).

Diferenciación de los órganos florales. Una vez que se han iniciado los órganos florales se observaron diferentes patrones de diferenciación de dichos órganos entre la flor distal y la flor proximal de la misma espiguilla y entre las diversas especies. Estas diferencias en los patrones de diferenciación de los órganos florales se traducen en patrones de expresión sexual diferentes.

✦ *Flor distal.* En todas las especies estudiadas, la flor distal de la espiguilla se inicia como un primordio de flor perfecta. Una vez que se han iniciado los estambres y los carpelos de dicha flor, las tecas se expanden y alargan, al igual que el tejido conectivo. Al mismo tiempo, los carpelos también se expanden de forma tal que rodean y cubren gradualmente al único óvulo en formación. Asimismo, las glumas, lemmas y páleas, prosiguen su diferenciación y paulatinamente cubren y protegen a la flor distal, de manera tal que para estudiar los diversos patrones de diferenciación de estambres, lodículas y

carpelos fue necesario remover las brácteas que se encontraban protegiendo a ambas flores (Figs. 100-112).

En general, la diferenciación del óvulo prosigue con la iniciación del tegumento una vez que éste se encuentra prácticamente encerrado dentro de los carpelos. Posteriormente, los estilos inician su desarrollo, las lodículas van adquiriendo gradualmente su forma definitiva, las tecas continúan su expansión y alargamiento y al mismo tiempo, los filamentos de los estambres inician su elongación (Figs. 97; 100-104; 106; 108-112). Una variante de este patrón se observa en *Urochloa mollis* en la cual se observa que el desarrollo del tegumento del óvulo se inicia antes que éste quede completamente protegido por los carpelos y al mismo tiempo en el que se inicia el desarrollo de los estilos (Fig. 107).

Cuando los carpelos han cubierto completamente al óvulo, los estilos comienzan su alargamiento al mismo tiempo que se continúan elongando los filamentos de los estambres. Recién cuando los dos estilos alcanzan aproximadamente la altura de inserción del filamento con el tejido conectivo, se inician las ramificaciones estigmáticas sobre el extremo apical de los estilos las que prosiguen su diferenciación a medida que los estilos continúan su alargamiento (Figs. 100-112).

La diferenciación de los órganos florales de la flor distal prosigue su desarrollo hasta madurar como flor perfecta. Del mismo modo, las glumas, lemmas y páleas acompañan la diferenciación de los órganos florales hasta adquirir su forma, tamaño y ornamentación definitiva.

➤ *Flor proximal.* En la mayoría de las especies estudiadas, la flor proximal se inicia como un primordio de flor perfecta. Sin embargo a partir de este momento se pueden observar diversos patrones de diferenciación de éstos órganos: (1) cuando los carpelos

apenas se han iniciado, el gineceo detiene su diferenciación, mientras que los estambres y lodículas prosiguen su maduración siguiendo el mismo patrón que los de la flor distal (ej. *Urochloa panicoides*) (Figs. 108), (2) una vez iniciada la diferenciación de los carpelos, el gineceo detiene su desarrollo, mientras que los estambres y lodículas prosiguen su maduración siguiendo el mismo patrón que los de la flor distal (ej. *Brachiaria eruciformis* y la mayoría de las especies de *Urochloa* estudiadas) (Figs. 100; 105-107; 110-111); (3) antes de la iniciación de los carpelos el gineceo detiene su desarrollo, mientras que las lodículas y estambres prosiguen su diferenciación normalmente (ej. *Megathyrsus*) (Figs. 113B-C); (4) el desarrollo de los estambres prosigue hasta la diferenciación de las tecas, se inician las lodículas y el gineceo inicia los carpelos, sin embargo, dichos órganos no superan esta etapa y detienen su desarrollo (*Urochloa plantaginea*) (Figs. 95D-F); (5) los estambres detienen su desarrollo tempranamente antes de diferenciar las tecas y a su vez, las lodículas y los carpelos nunca se inician (ej. *Eriochloa*) (Fig. 97); (6) no hay evidencia de primordios de estambres, carpelos y lodículas en la flor proximal de *Melinis minutiflora* y *U. distachya* (Figs. 79; 93).

En aquellas especies que presentan el primer, segundo y tercer patrón de diferenciación, la flor proximal es estaminada a la madurez. Como resultado de los últimos tres patrones, la flor proximal es neutra a la madurez.

4.2.5 Anatomía del desarrollo floral. El desarrollo histológico de las flores difiere entre flores de la misma especie y entre las diversas especies. En *M. maximus*, el desarrollo del microesporangio comienza al mismo tiempo en ambas flores y continúa simultáneamente hasta la etapa de célula madre del polen (CMP, Figs. 113B; 113Ia). Luego, la flor proximal

retrasa su desarrollo permaneciendo en la etapa de CMP, mientras que el desarrollo del polen de la flor distal continúa hasta la etapa de 1-celular (Figs. 113 D-F; 113Ib). Posteriormente, el desarrollo del polen en la flor distal es temporalmente detenido en la etapa 1-celular, mientras que el desarrollo del polen de la flor proximal retoma el desarrollo alcanzando la etapa 1-celular (Figs. 113G,H; 113Ic). Finalmente, el polen de la flor distal retoma su desarrollo, llegando a la etapa 3-celular incluso antes que el polen de la flor proximal. En la antesis, la flor distal se abre antes que la flor proximal (Fig. 113Id, Ie). Cuando el polen de la flor proximal y distal de *M. maximus* se encuentra en la etapa CMP, el gineceo de la flor proximal detiene su desarrollo (Fig. 113B). La reconstrucción del gineceo abortado, basada en una serie de cortes longitudinales (15 flores) mostró muerte celular en las capas epidérmicas y subepidérmicas, formando un plato transversal de una célula de espesor. Las células de este plato gradualmente pierden sus núcleos y citoplasma y solo las paredes celulares permanecen intactas (Fig. 113C). En contraste, durante el desarrollo de la flor distal todas las células del gineceo mantienen la integridad del citoplasma y núcleo (Fig. 113B).

Una reconstrucción basada en una serie de secciones transversales del antecio proximal estéril de *U. plantaginea* (15 flores) mostró a las células de los estambres y del gineceo completamente colapsadas, sin estructura interna (Fig. 113A).

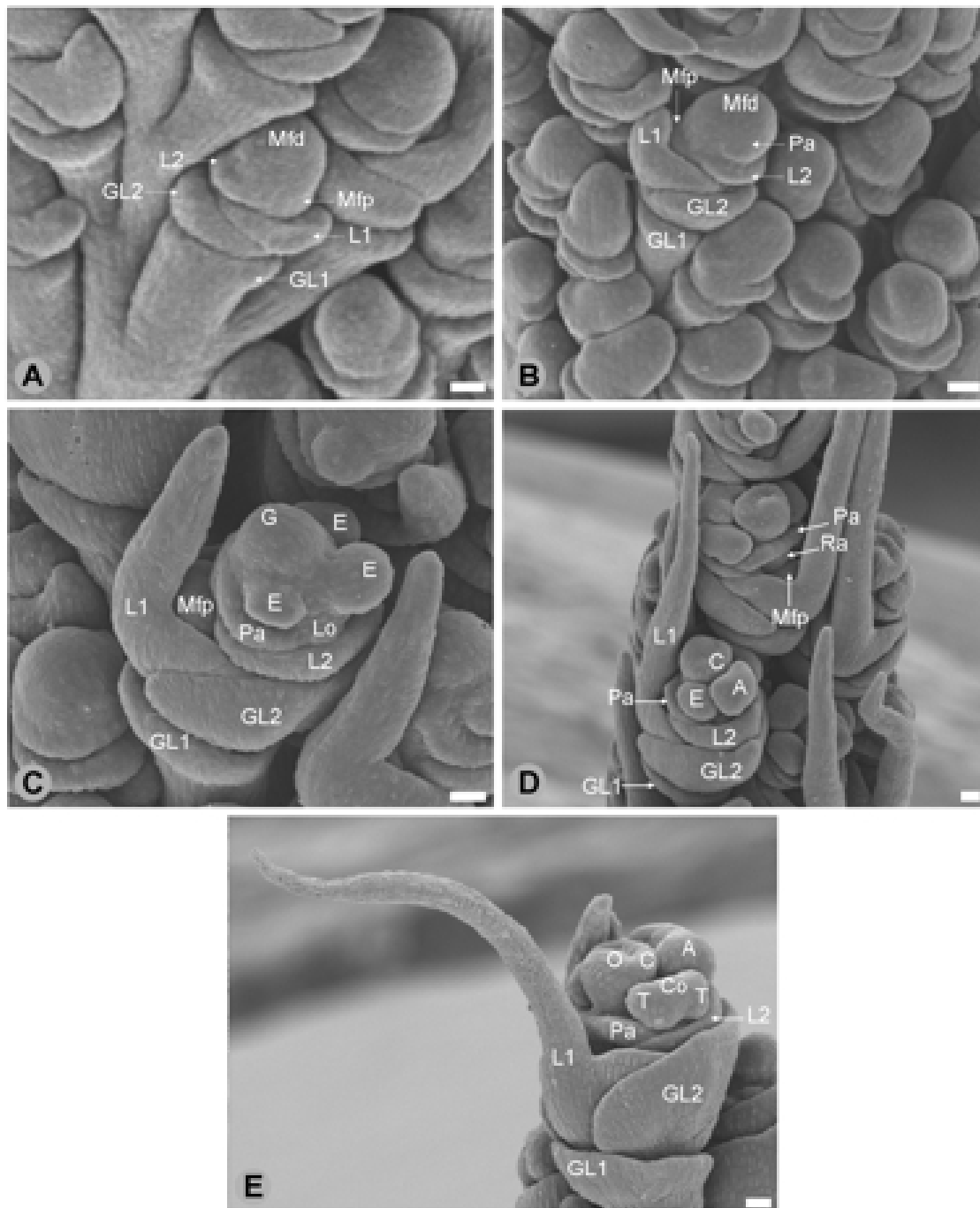


Figura 79.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Melinis minutiflora*. A, iniciación de las glumas y lemmas en sentido acrópeto, quedando delimitados los meristemas florales que darán origen al resto de los órganos florales de la flor proximal y distal. B, iniciación de la pálea de la flor distal e inicio de la etapa de diferenciación de la lemma de la flor proximal. C, inicio de los estambres y lodículas de la flor distal, mientras prosigue la diferenciación de las glumas y lemma de la espiguilla y la lemma proximal cubre al meristema de la flor proximal. D, iniciación de las anteras y carpelos de la flor distal y prolongación de la arista de la lemma inferior cubriendo completamente al meristema floral proximal. E, se inician las tecas y el conectivo de los estambres de la flor proximal, prosigue el desarrollo de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo, mientras sigue la diferenciación de las glumas y lemmas que conforman la espiguilla. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; GL1, gluma inferior; GL2, gluma superior; L1, lemma de la flor proximal; L2, lemma de la flor distal; Lo, lodícula; Mfd, meristema de la flor distal; Mfp, meristema de la flor proximal; Pa, pálea; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 μ m.

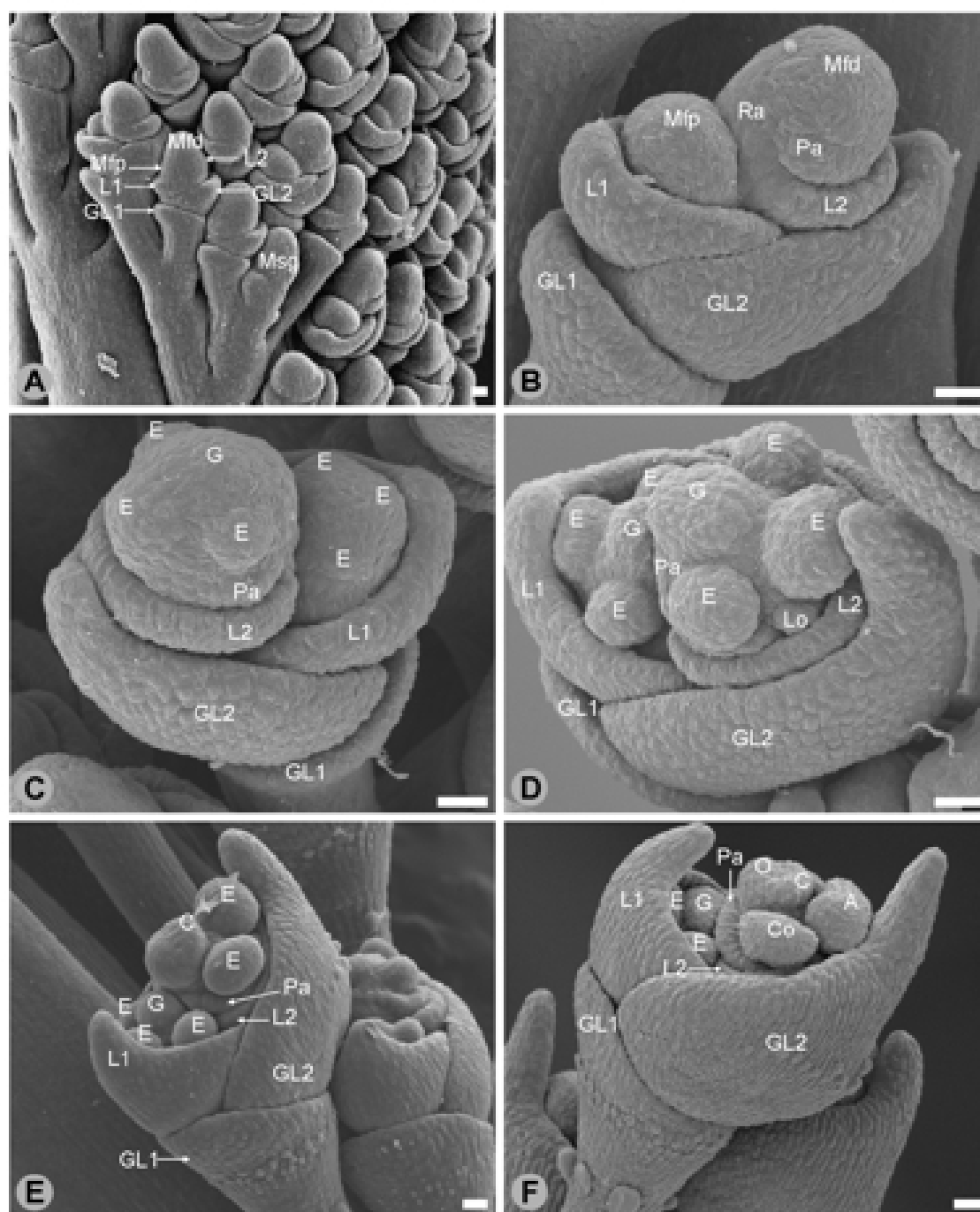


Figura 80.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Meliis repens*. A, iniciación de las glumas y lemmas quedando delimitados los meristemas que darán origen a los órganos florales de la flor proximal y distal. B, iniciación de la pálea de la flor distal y diferenciación de glumas y lemmas. C, iniciación de los estambres de ambas flores y delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor distal. D, iniciación de las lodículas de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor proximal. E, diferenciación de las glumas, lemmas y pálea e iniciación de los carpelos de la flor distal. F, iniciación de anteras y conectivo de los estambres, delimitación del meristema que dará origen al único óvulo, flor proximal cubierta por la lemma proximal. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 µm.

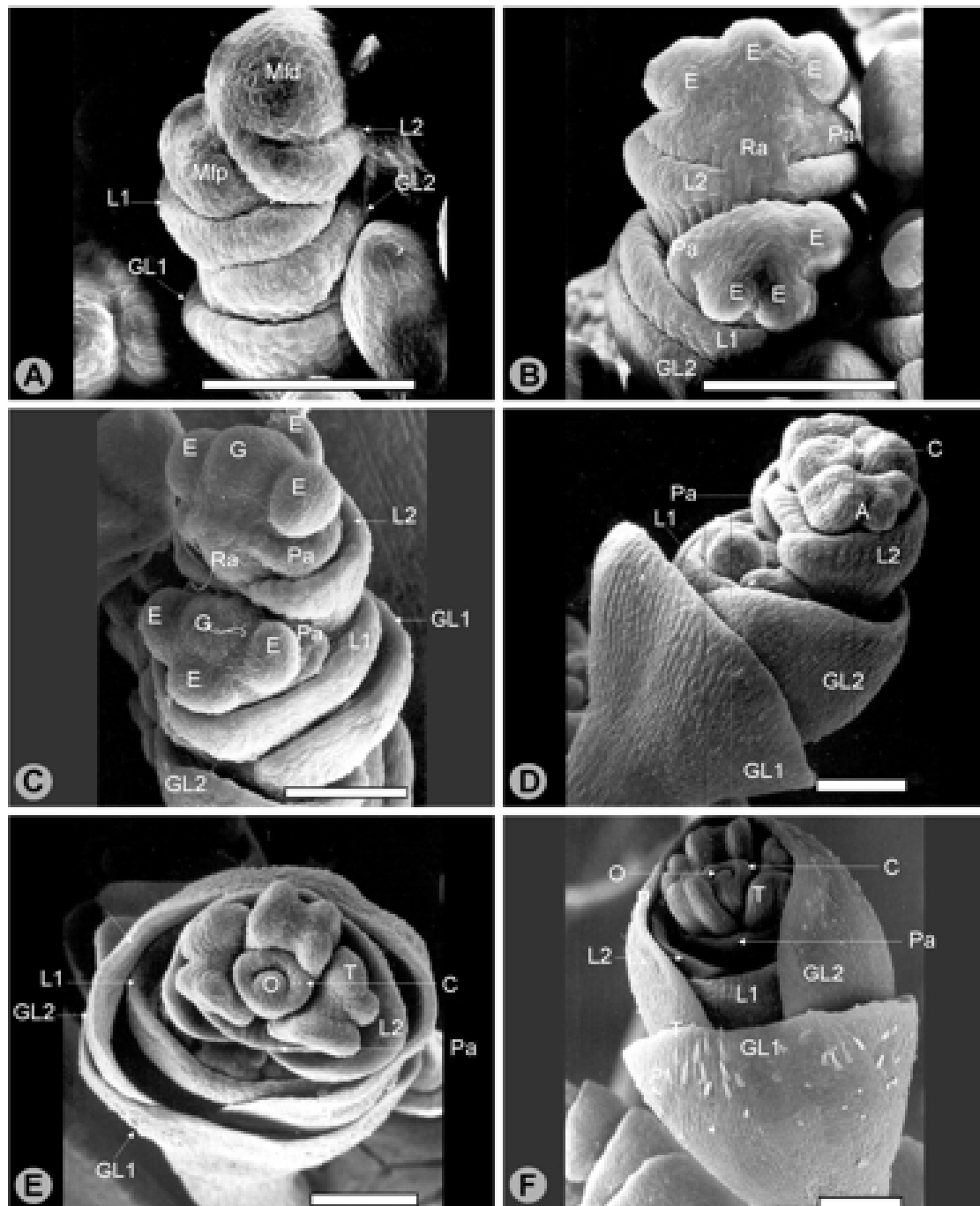


Figura 81. Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Megathyrsus maximus*. A, iniciación de las glumas y lemmas y delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. B, iniciación de la palea y los estambres de la flor distal y proximal. C, delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor distal y proximal. D, iniciación de tecas, iniciación de los carpelos, delimitación del meristema que dará origen al único óvulo, flor proximal cubierta por la lemma proximal. E, diferenciación de los órganos florales y flor proximal completamente protegida por la lemma. F, diferenciación de glumas y órganos florales. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; Pa, palea; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 μ m.

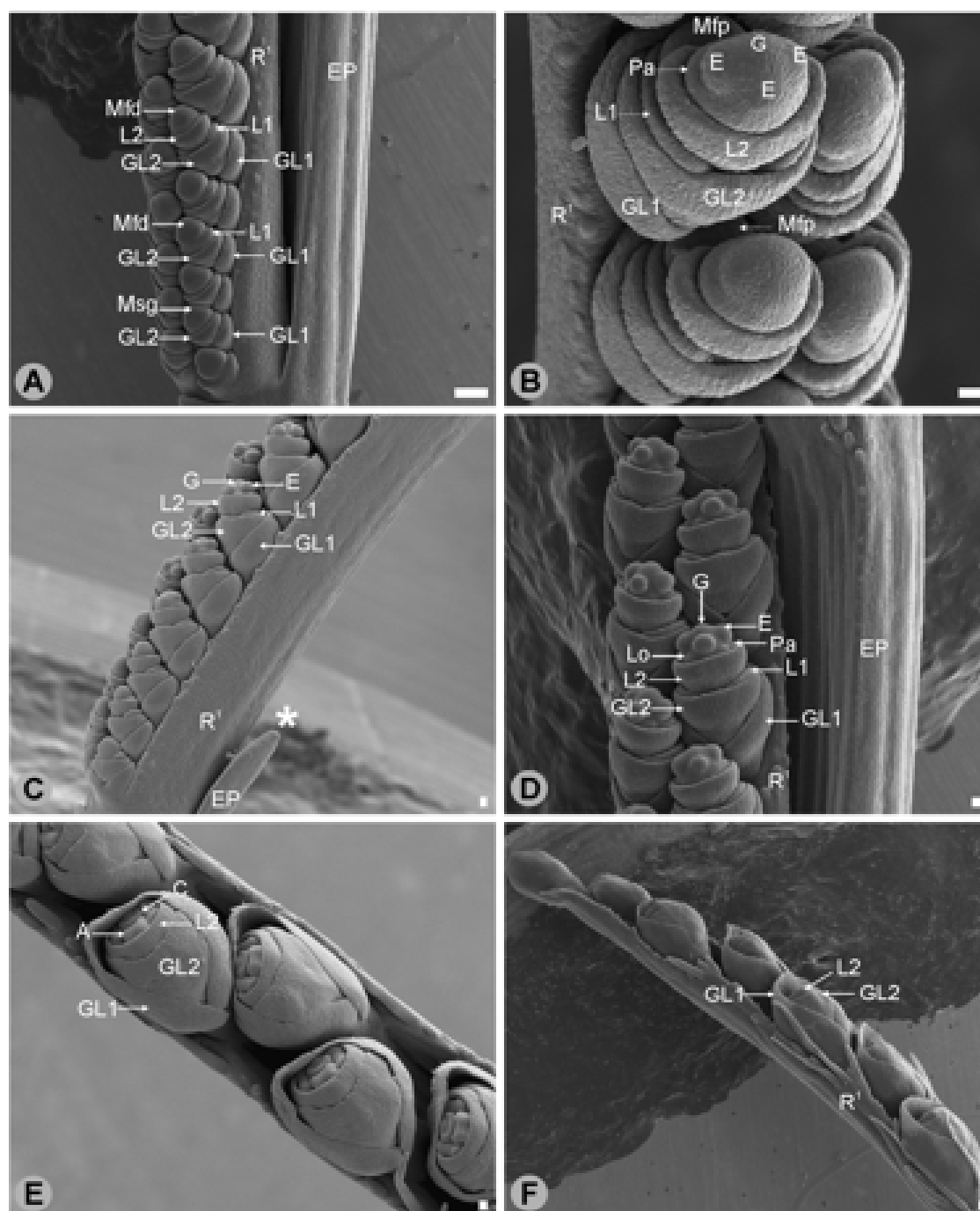


Figura 82.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa bononi*. A, iniciación de las glumas y lemmas y delimitación de los meristemas de la flor proximal y flor distal. B, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. C, gluma inferior cubriendo completamente al meristema de la flor proximal. D, iniciación de las lodículas de la flor distal. E, diferenciación de las glumas y lemmas e iniciación de los carpelos y anteras de la flor distal. F, comparación de la diferenciación de las glumas y lemmas dentro de la espiguilla y entre espiguillas. Referencias: A, antera; C, carpelo; E, estambre; EP, eje principal de la UIF; G, gineceo; 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; R', rama de primer orden. El asterisco blanco representa la ausencia de florescencia principal sobre el extremo distal del eje principal. Barra = 20 μ m.

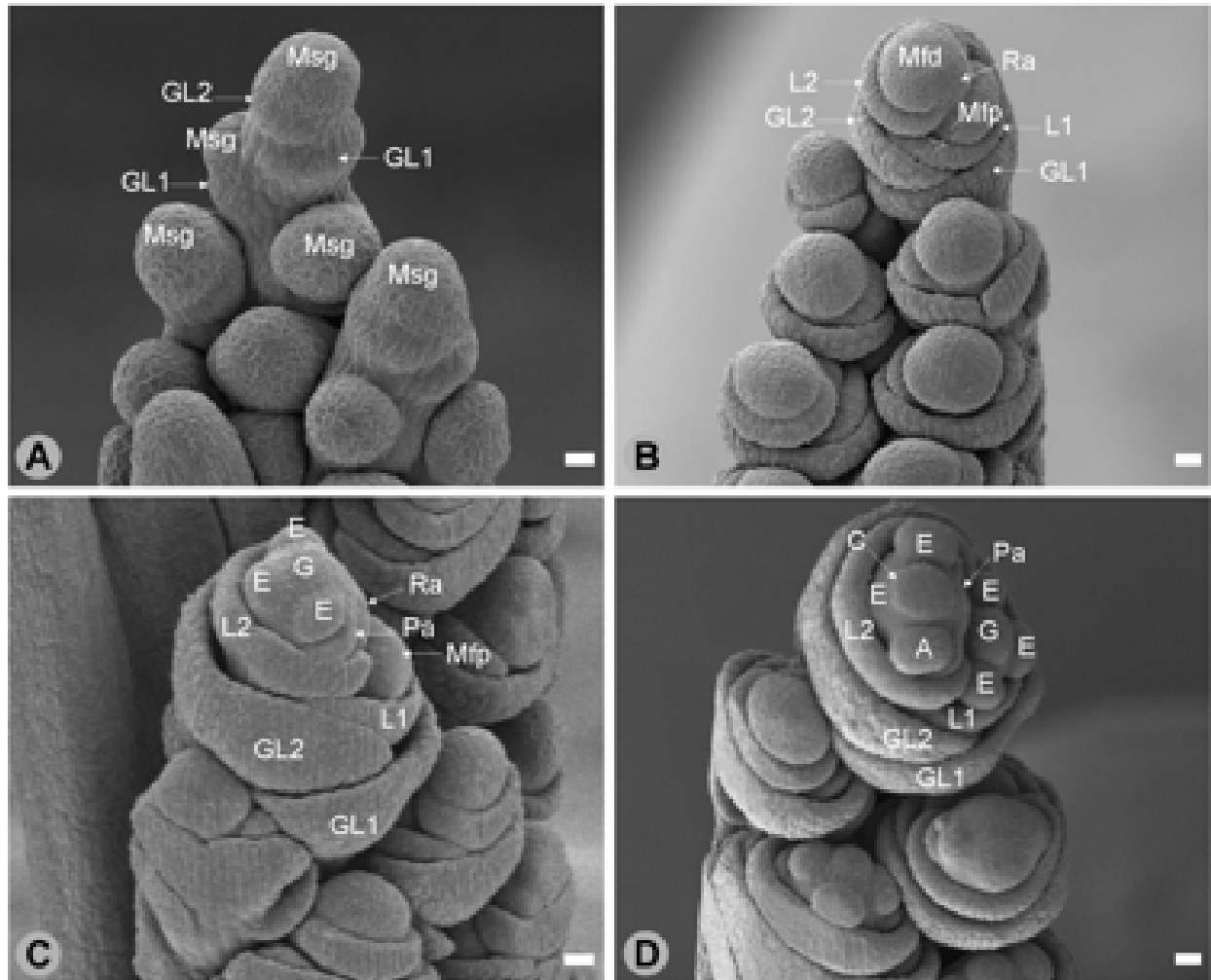


Figura 83.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa jubata*. A, iniciación de las glumas. B, iniciación de las lemmas y delimitación de los meristemas florales. C, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. D, iniciación de órganos florales de la flor proximal, iniciación de carpelos y anteras de la flor distal. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla. Barra = 20 μ m.

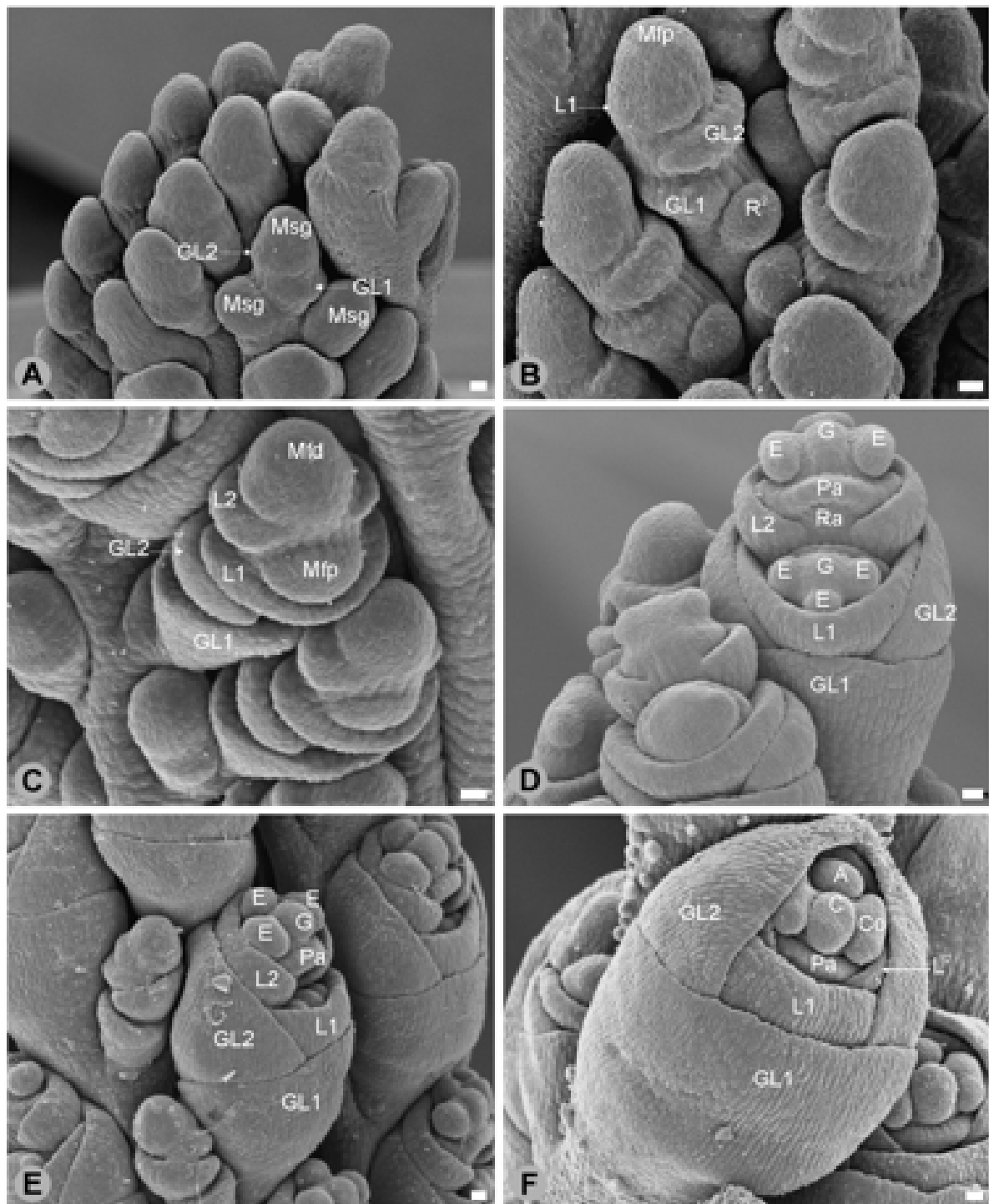


Figura 84.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa lata*. A, iniciación de las glumas. B, iniciación de la lemma de la flor proximal. C, iniciación de la lemma de la flor distal y delimitación de los meristemas que darán origen a los órganos florales de la flor proximal y distal. D, iniciación de órganos florales de la flor distal y proximal. E, diferenciación de las glumas y lemmas que conforman la espiguilla, donde la lemma proximal cubre completamente la flor proximal. F, iniciación de los carpelos del gineceo, anteras y conectivo de los estambres de la flor distal, mientras la flor proximal está completamente cubierta por la lemma proximal. Referencias: A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla. Barra = 20 μ m.

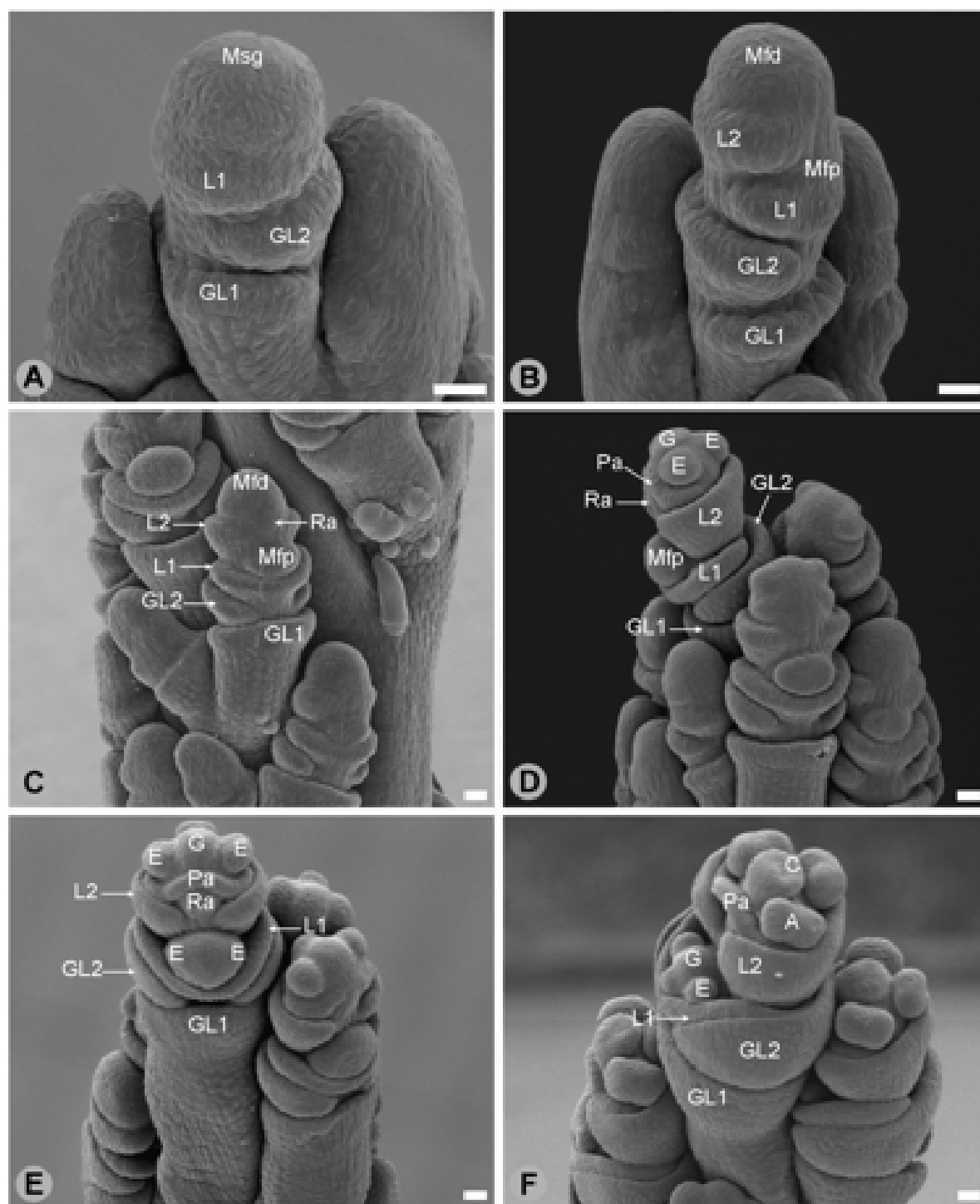


Figura 85.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa leucacantha*. A, iniciación de las glumas y lemma de la flor proximal en sentido acrópeto. B, iniciación de la lemma de la flor distal una vez que se han iniciado las glumas y lemma de la flor proximal. C, delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. D, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. E, iniciación de los estambres de la flor proximal. F, iniciación de anteras y carpelos de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor proximal. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla. Barra = 20 μ m.

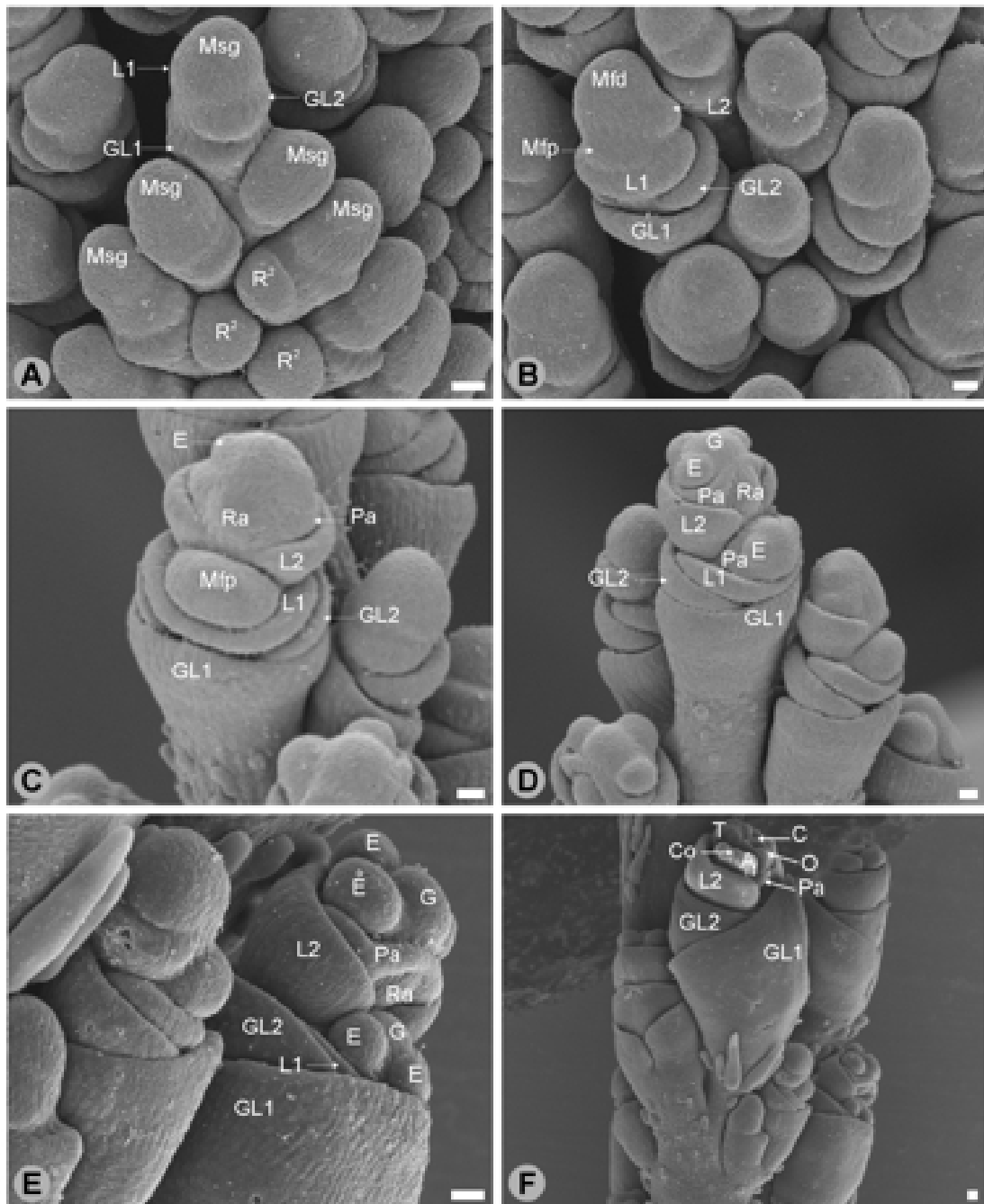


Figura 86.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa lorentziana*. A, iniciación de las glumas y lemma de la flor proximal en sentido acrópeto. B, iniciación de la lemma de la flor distal una vez que se han iniciado las glumas y lemma de la flor proximal y delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de la pálea y los primordios de estambres de la flor distal. D, delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor distal e iniciación de los primordios de estambres a partir del meristema floral proximal. E, delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor proximal y diferenciación de las glumas y lemmas de espiguilla que aún no cubren a los órganos florales. F, iniciación de los carpelos, de tecas, conectivo y delimitación del meristema que dará origen al único óvulo de la flor distal, mientras que la flor proximal se encuentra cubierta por la gluma inferior. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; R², rama de segundo orden; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 μm.

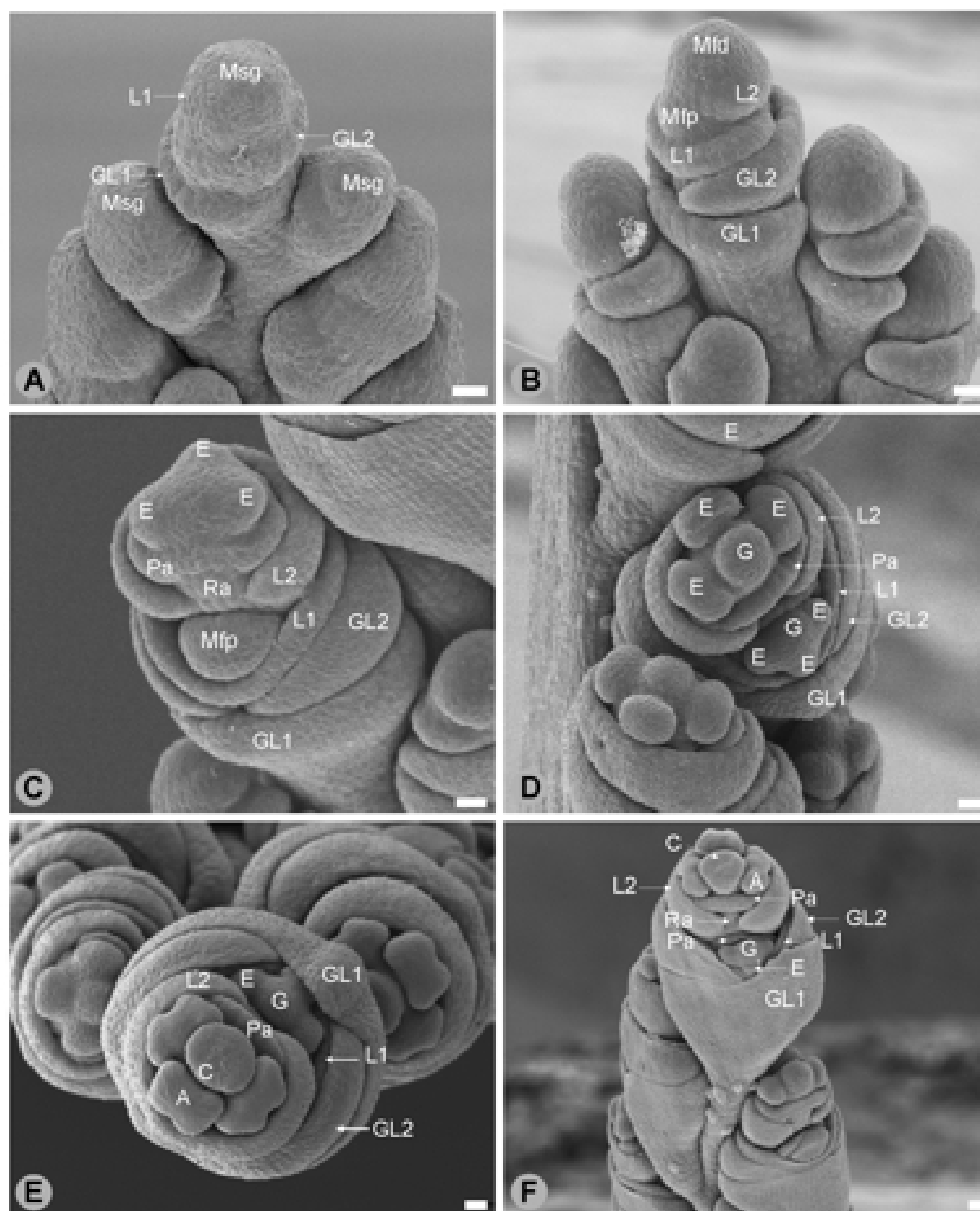


Figura 87.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa mollis*. A, iniciación de las glumas y lemma de la flor proximal en sentido acrópeto. B, iniciación de la lemma de la flor distal una vez que se han iniciado las glumas y lemma de la flor proximal y delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. D, iniciación de órganos florales de la flor proximal. E, iniciación de carpelos y anteras de la flor distal e inicio de la etapa de diferenciación de las glumas, lemmas y pálea donde la gluma inferior cubre parcialmente a la flor proximal. F, iniciación de tecas, delimitación del meristema que dará origen al único óvulo, flor proximal cubierta por la gluma inferior. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 μ m.

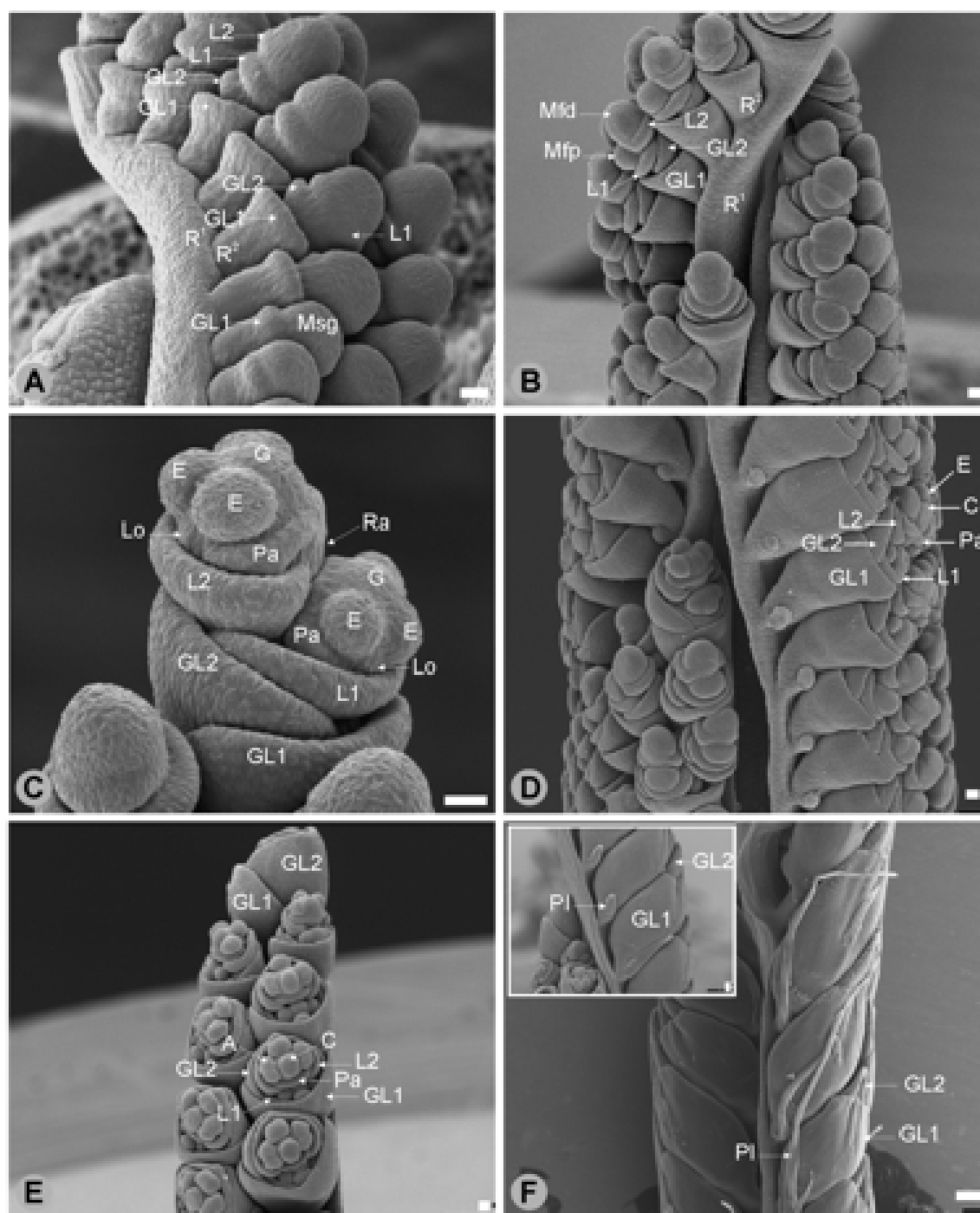


Figura 88.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa mosambicensis*. A, iniciación de las glumas y lemmas . B, delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de los estambres y delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor proximal y flor distal de la misma espiguilla. D, iniciación de los carpelos de la flor distal y diferenciación de las glumas y lemmas. E, flor proximal protegida por la gluma inferior en el momento de iniciación de los carpelos y anteras de la flor distal. F, flores completamente cubiertas por las glumas y lemmas y diferenciación de pelos en la base de la espiguilla (en el recuadro se observa la iniciación de los pelos en la base de la espiguilla). Referencias: A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; PI, pelo; Ra, raquilla; O, óvulo; R', rama de primer orden. Barra = 20 μ m.

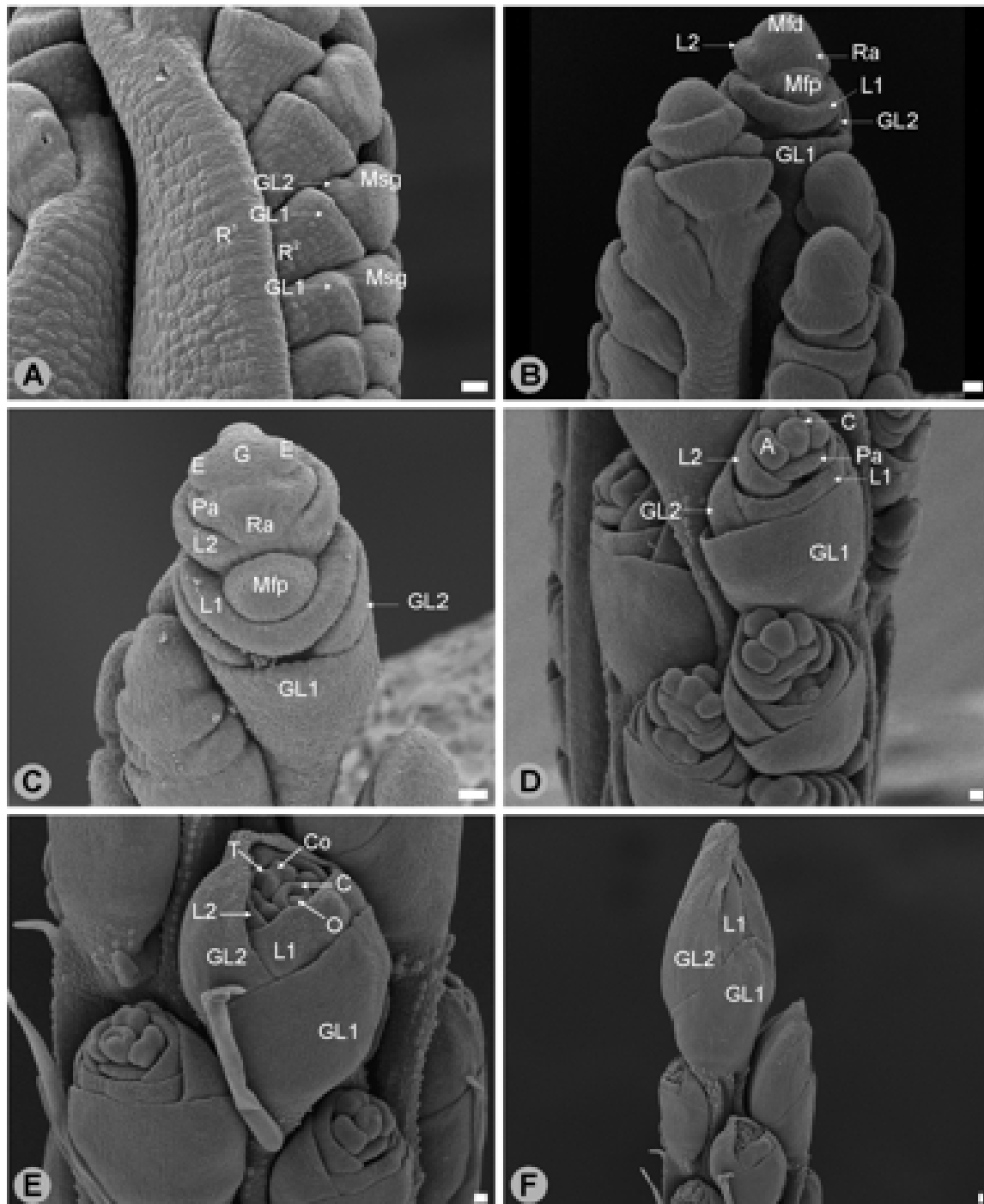


Figura 89.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa panicoides*. A, iniciación de las glumas. B, iniciación de lemmas y delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. D, iniciación de carpelos y anteras de la flor distal mientras que la flor proximal se encuentra completamente cubierta por la lemma de la misma flor. E, iniciación de tecas, delimitación del meristema que dará origen al único óvulo, flor proximal cubierta por la lemma proximal. F, flores completamente protegidas por las glumas y lemmas de la espiguilla.
Referencias: A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; Msp, meristema de la espiguilla; Pa, pálea; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 µm.

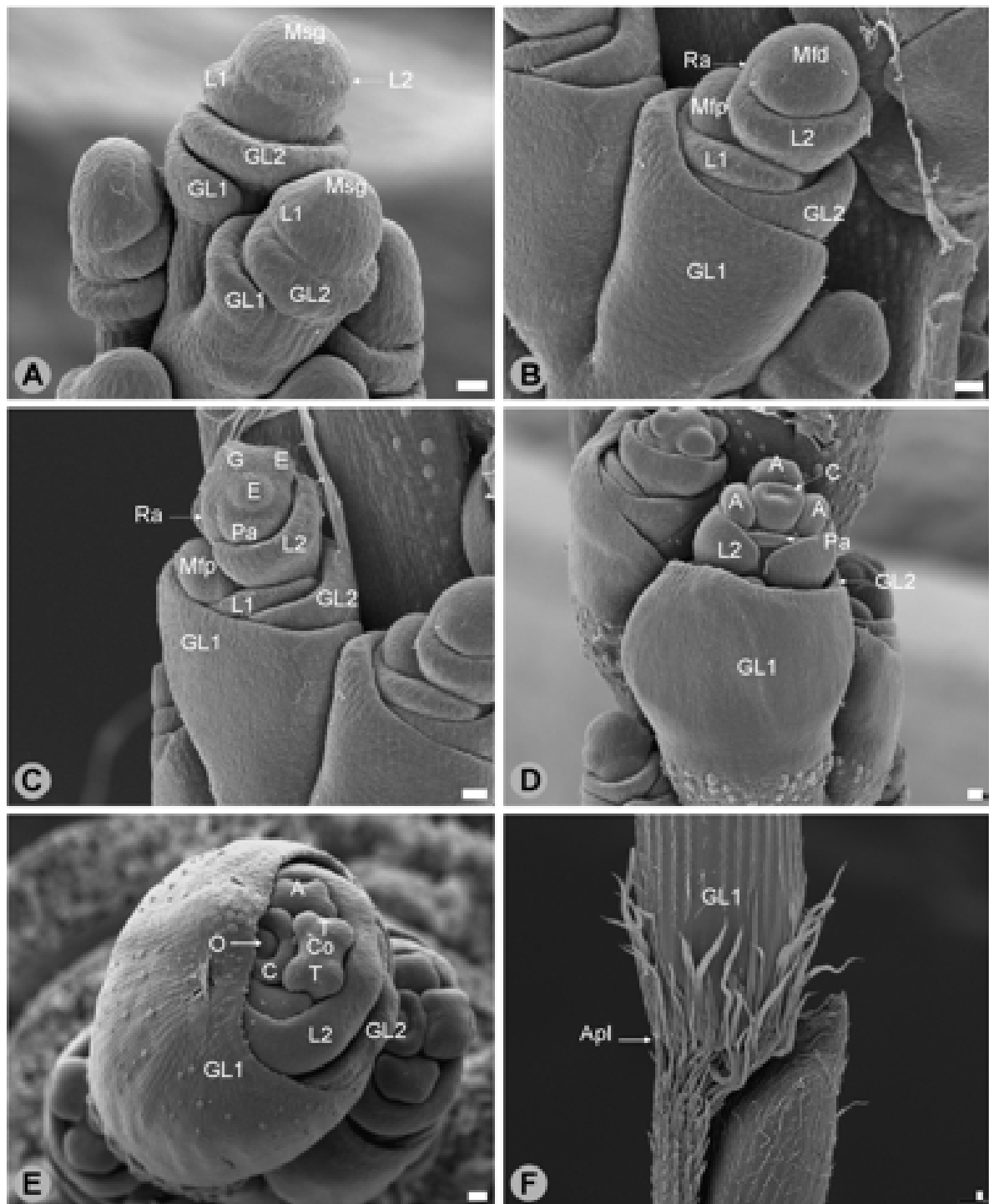


Figura 90.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa paniculata*. A, iniciación de las glumas y lemmas. B, delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. D, iniciación de los carpelos y anteras de la flor proximal cubierta por la gluma inferior. E, iniciación de tecas, conectivo y diferenciación de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo en formación. F, anillo de pelos en la base de la espiguilla. **Referencias:** A, antera; Apl, anillo de pelos; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 µm.

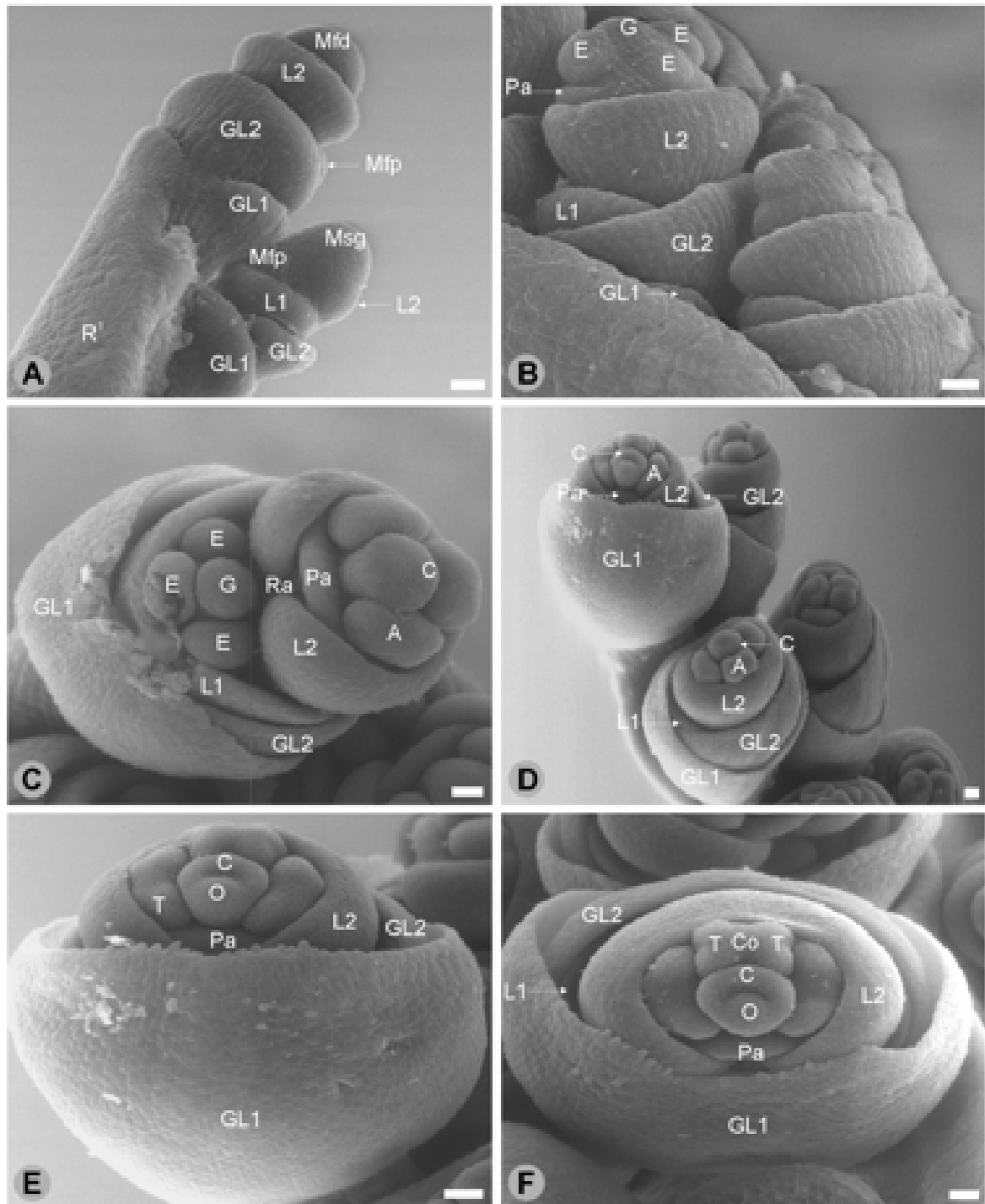


Figura 91.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa platyphylla*. A, iniciación de las glumas y lemmas. B, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. C, flor proximal y flor distal de la misma espiguilla. D, iniciación de los carpelos y anteras de la flor distal y flor proximal completamente cubierta por la gluma inferior. E, iniciación de las tecas y delimitación del meristema que dará origen al único óvulo. F, misma flor que en E donde se muestra la disposición de las glumas, lemmas y pálea. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; Co, conectivo; E, estambre; G, gineceo; 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; Msp, meristema de la espiguilla; Pa, pálea; Ra, raquilla; O, óvulo; T, teca. Barra = 20 µm.

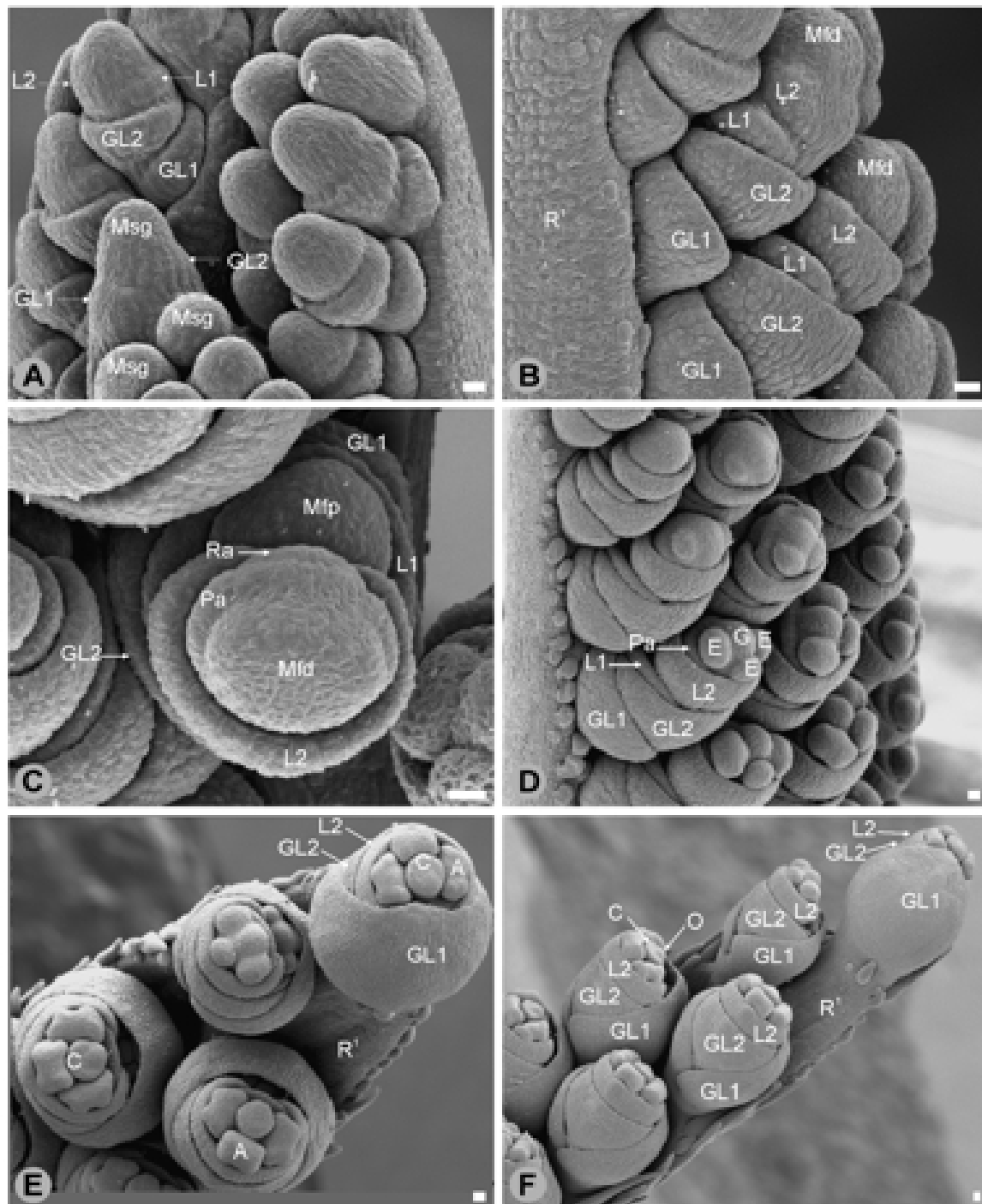


Figura 92.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa ruziziensis*. A, iniciación de las glumas y lemmas. B, delimitación del meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de la pálea; D, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. E, iniciación de órganos florales de la flor proximal, iniciación de carpelos y anteras de la flor distal e inicio de la etapa de diferenciación de las glumas, lemmas y pálea donde la lemma de la flor proximal cubre a la flor proximal. F, diferentes etapas de diferenciación de órganos florales y brácteas que conforman la espiguilla a lo largo de una rama de primer orden. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; O, óvulo; Ra, raquilla; R', rama de primer orden. Barra = 20 μ m.

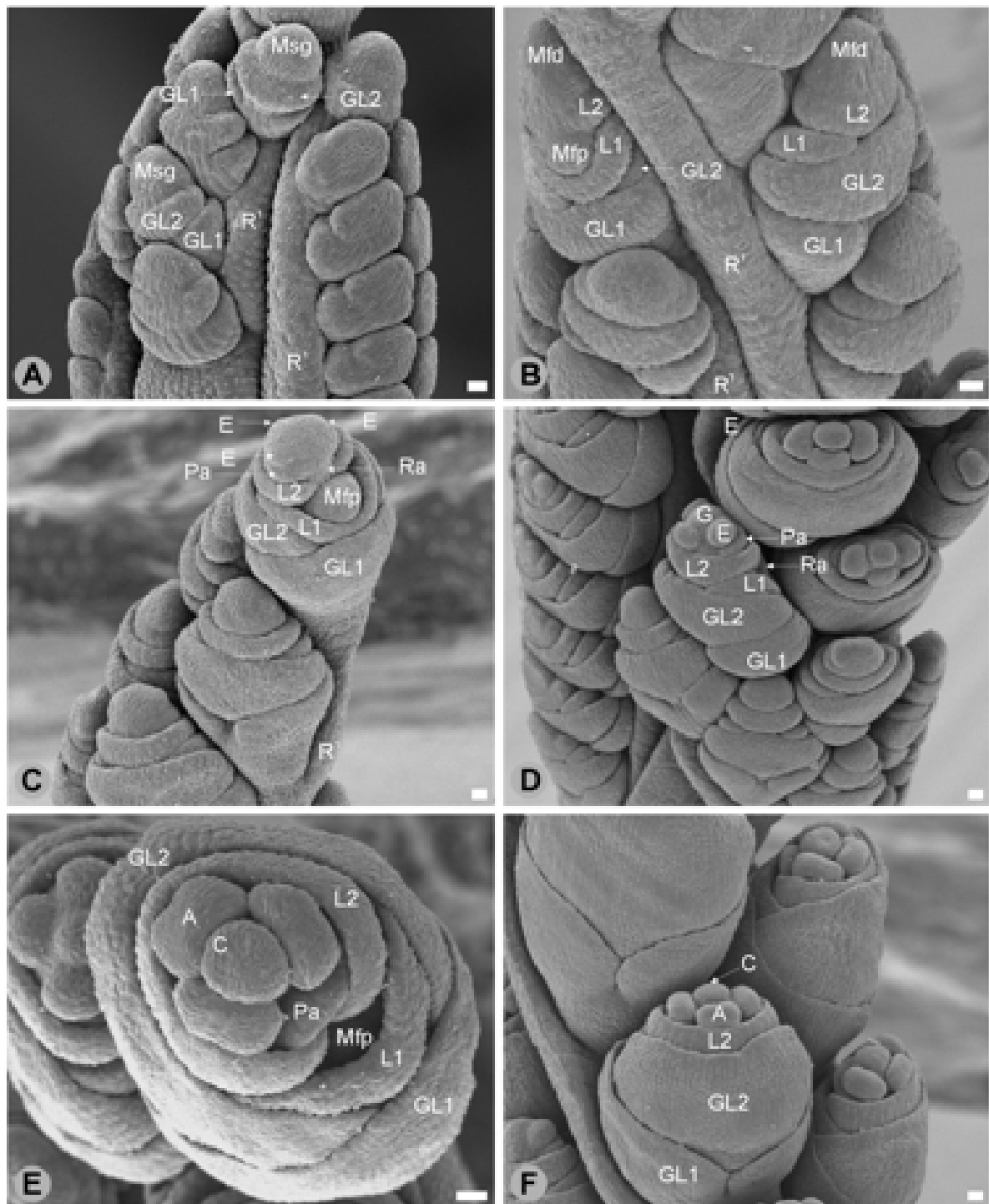


Figura 93.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa distachya*. A, iniciación de las glumas. B, iniciación de las lemmas y delimitación del meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de los primordios de estambres de la flor distal. D, delimitación del meristema que dará origen al gineceo. E, iniciación de carpelos y anteras de la flor distal y flor proximal cubierta por la lemma de la misma flor. F, diferenciación de glumas y lemmas. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla. Barra = 20 µm.

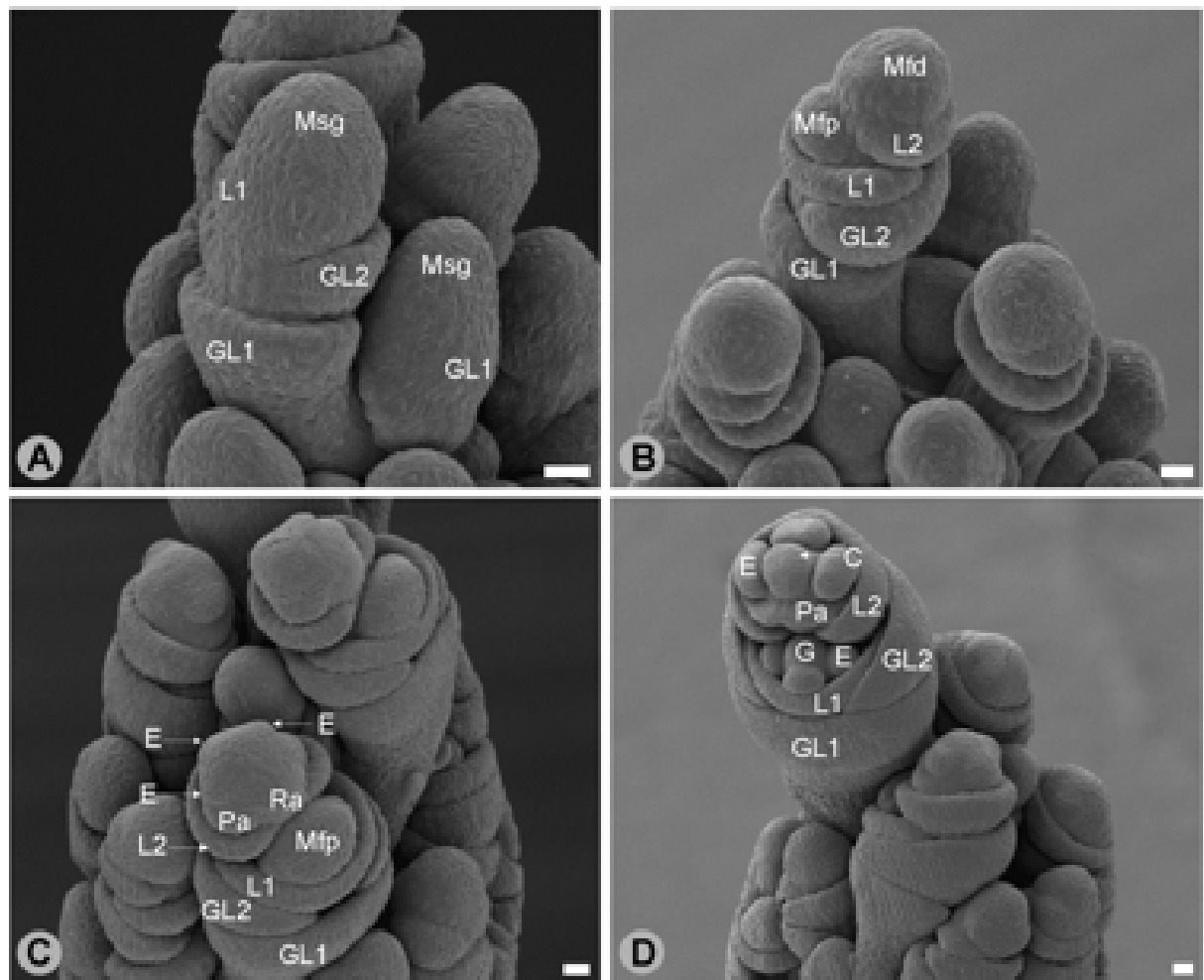


Figura 94.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa xantholeuca*. A, iniciación de las glumas y lemma de la flor proximal en sentido acrópeto. B, iniciación de la lemma de la flor distal una vez que se han iniciado las glumas y lemma de la flor proximal y delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y distal. C, iniciación de los primordios de estambres de la flor distal. E, iniciación de órganos florales de la flor proximal, iniciación de carpelos y anteras de la flor distal. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; Ra, raquilla. Barra = 20 μ m.

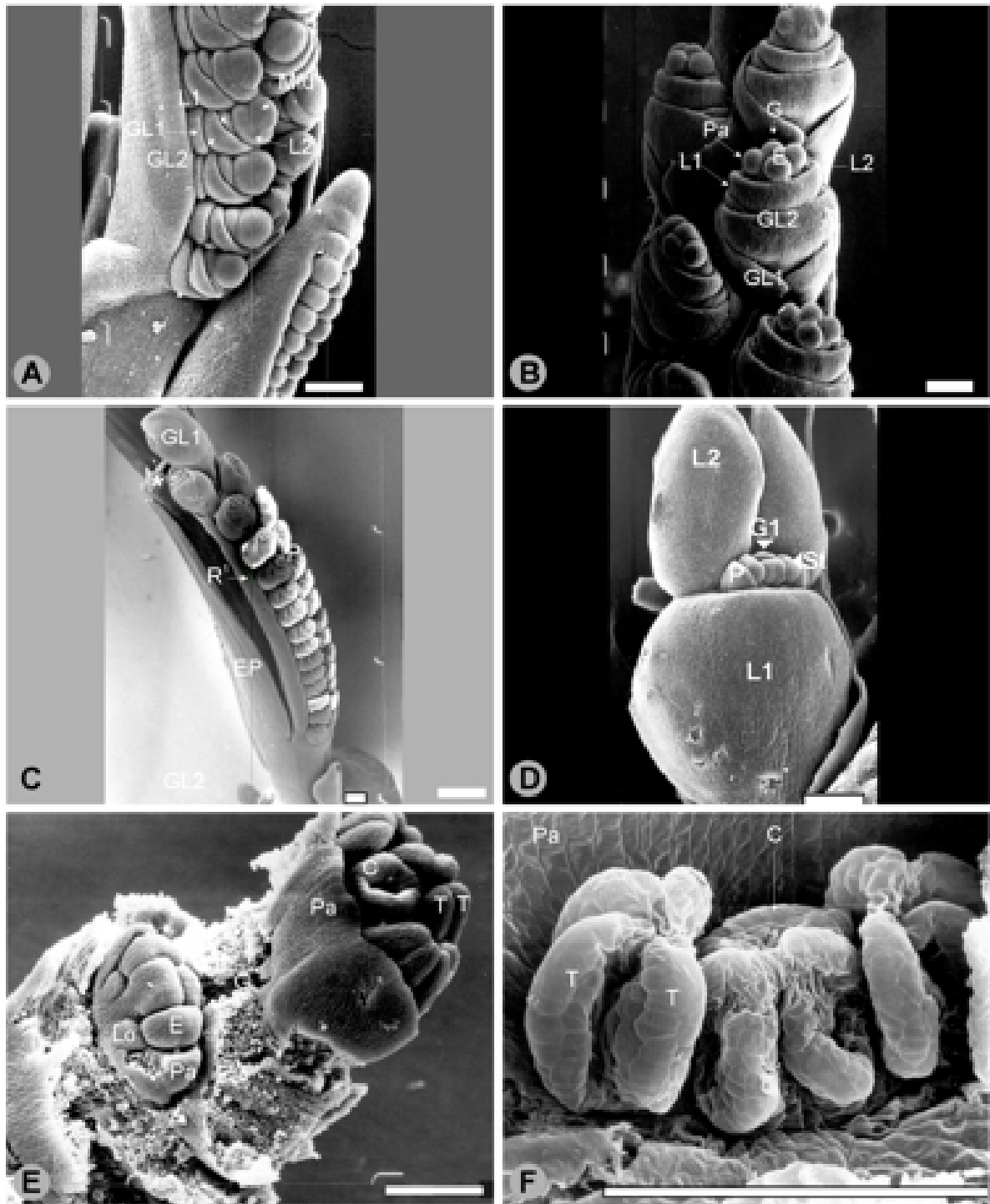


Figura 95.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Urochloa plantaginea*. A, iniciación de las glumas y lemmas en sentido acrópeto. B, iniciación de los estambres. C, desarrollo floral a lo largo de una rama de primer orden. D, flor proximal. E, comparación del desarrollo de la flor distal con respecto a la flor proximal. F, detalle de la flor proximal. Referencias: A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; GL1, gluma inferior; GL2, gluma superior; L1, lemma de la flor proximal; L2, lemma de la flor distal; Mfd, meristema de la flor distal; Pa, pálea; Ó, óvulo; T, teca. Barra = 20 μ m.

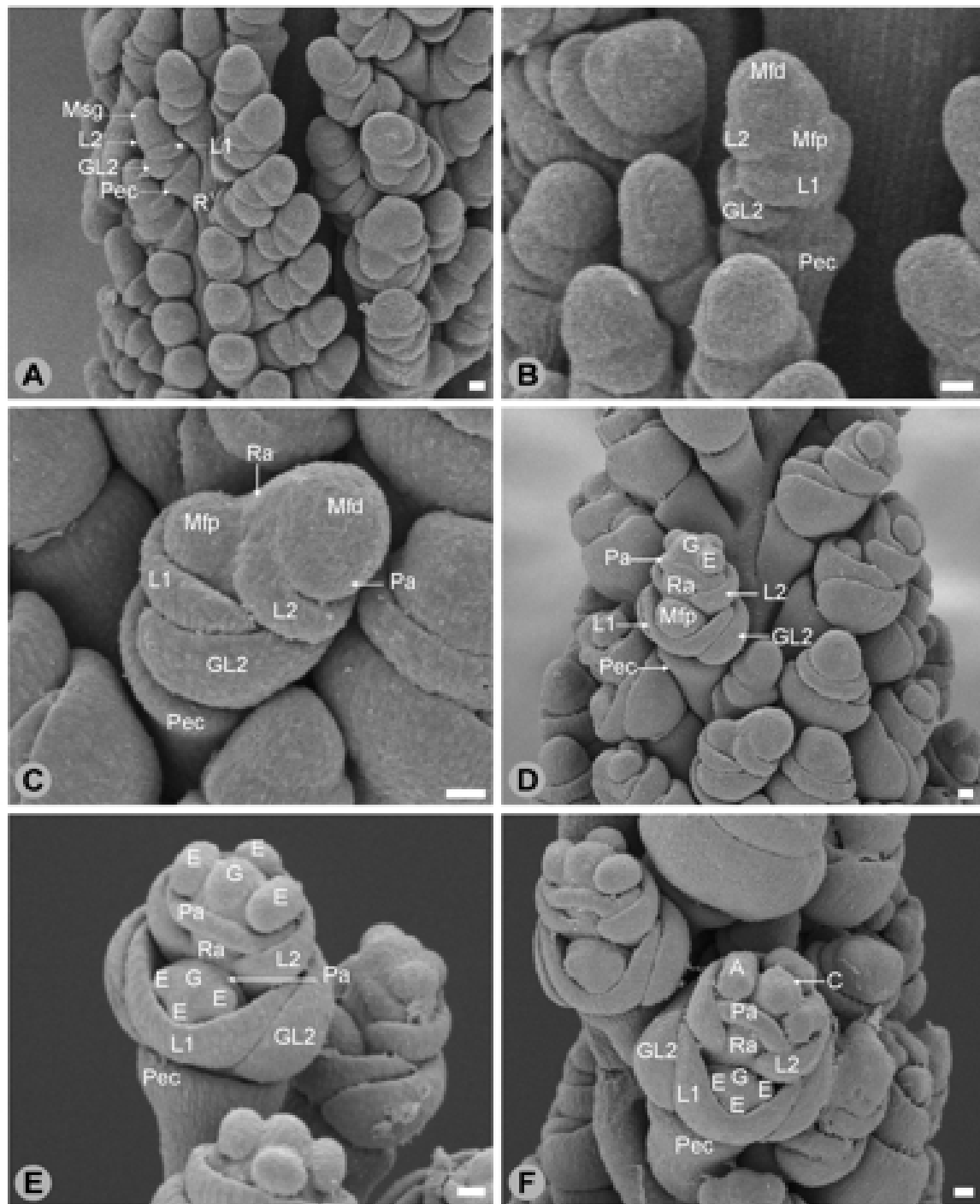


Figura 96.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Eriochlor montevidensis*. A, pedicelo cupuliforme e iniciación de la gluma superior y lemmas en sentido acrópeto. B, delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal. C, iniciación de la pálea de la flor distal y delimitación de los meristemas florales que darán origen a los órganos de la flor proximal y de la flor distal. D, iniciación de los estambres de la flor distal y delimitación del meristema que dará origen al gineceo. E, iniciación de órganos florales de la flor proximal e inicio de la etapa de diferenciación de la gluma, lemmas y pálea. F, iniciación de anteras, carpelos y delimitación del meristema que dará origen al único óvulo en la flor distal. **Referencias:** A, antera; C, carpelo; E, estambre; G, gineceo; 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; Pec, pedicelo cupuliforme; Ra, raquilla. Barra = 20 μ m.

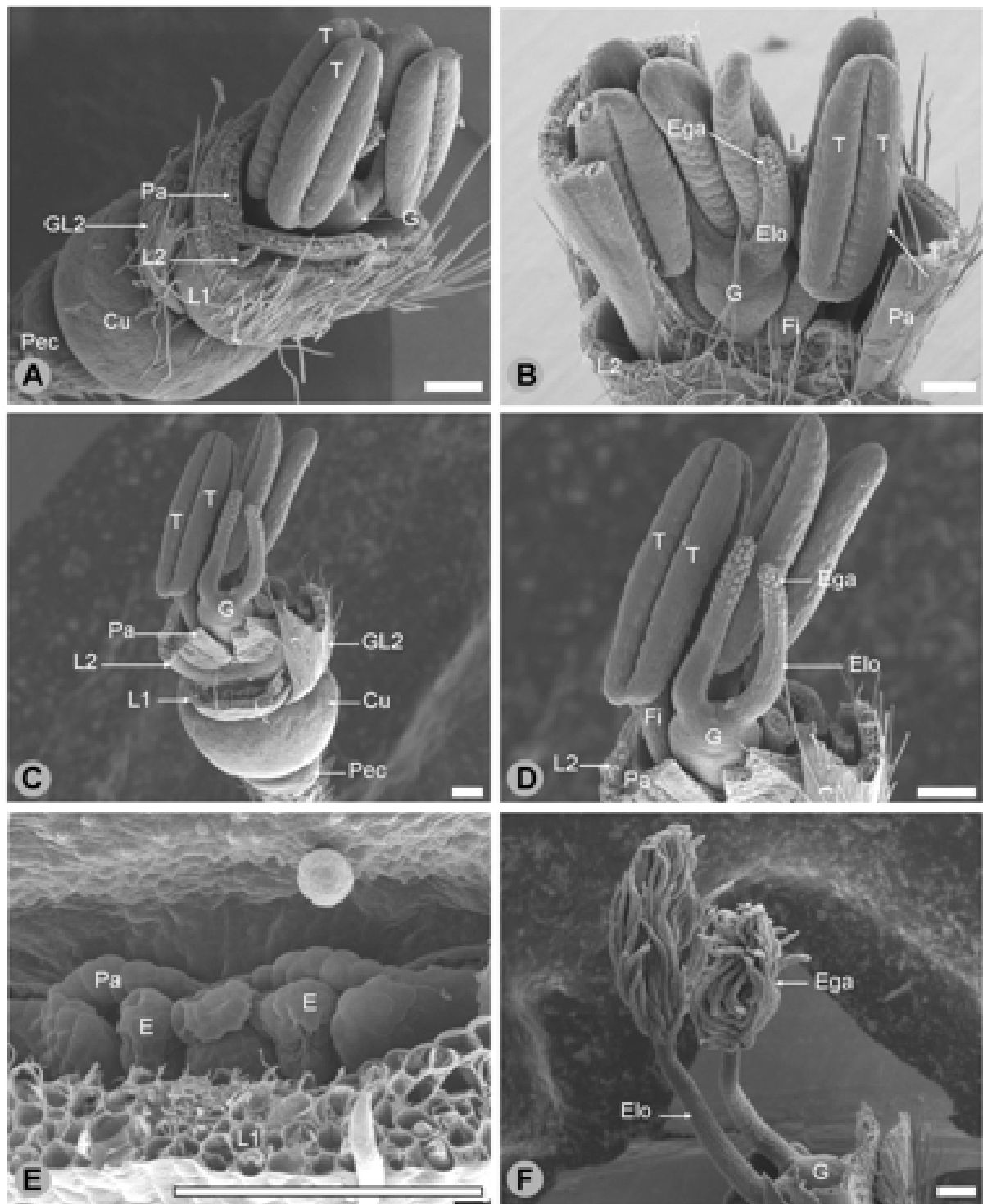


Figura 97.- Fotomicrografía electrónica de barrido del desarrollo floral de *Eriochloa punctata*. A, pedicelo cupuliforme, cúpula característica del género *Eriochloa* y diferenciación de los órganos florales de la flor distal. B, alargamiento progresivo de estilos del gineceo y filamentos de los estambres de la flor distal e iniciación de los estigmas sobre el extremo distal de los estilos. C, espiguilla con flor distal desarrollada y flor proximal abortada. D, detalle de la flor distal en C durante la diferenciación del gineceo y los estambres. E, detalle de la flor proximal en C donde se observa una pálea muy rudimentaria y los órganos florales completamente atrofiados. F, diferenciación de los estigmas. Referencias: Ega, estigma; Elo, estilo; Fi, filamento del estambre; G, gineceo; GL2, gluma superior; L1, lemma de la flor proximal; L2, lemma de la flor distal; Lo, lodícula; Pa, pálea; T, teca. Barra = 20 µm