

1. INTRODUCCIÓN

1.1 ANTECEDENTES

1.1.1- La familia Cyperaceae:

La familia Cyperaceae, comprende 104 géneros y cerca de 5.000 especies (Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1998). Las relaciones filogenéticas dentro de la familia son difíciles de establecer, debido a que los caracteres morfológicos son complejos de interpretar en términos de homología estructural (Bruhl, 1995; Simpson, 1995; Goetghebeur, 1998; Simpson y col., 2003).

La aplicación de análisis filogenéticos utilizando datos moleculares para el estudio sistemático, permitió avanzar en las relaciones evolutivas dentro de la familia Cyperaceae. Según estudios realizados utilizando el gen *rbcL* y *trnL-F* (intron y espaciador intergénico) se reconocen dos subfamilias, Cyperoideae y Mapaniodeae (Muasya y col., 1998, 2009; Simpson y col., 2007).

Dentro de la subfamilia Cyperoideae, se encuentra un clado monofilético que se corresponde con la tribu Rhynchosporaeae, conformado por los géneros *Rhynchospora* Vahl y *Pleurostachys* Brongn. (Muasya y col., 2009). *Rhynchospora* es uno de los siete géneros de la familia que contiene más de 200 especies. Dicho grupo muestra una gran variedad en cuanto a la estructura de sus sistemas reproductivos (Kükenthal, 1949, 1950, 1951, 1952; Koyama, 1972; Thomas, 1992; Guaglianone, 2001; Strong, 2006).

1.1.2- La sinflorescencia de la familia Cyperaceae:

Tres tipos de sinflorescencias fueron reconocidas en la familia (Reutemann y col., 2012): a) sinflorescencias con eje folioso, una inflorescencia terminal y un número variable de inflorescencias laterales; b) sinflorescencia con eje folioso y una sola inflorescencia terminal; c) sinflorescencia con escapo, rematando en una sola inflorescencia terminal. La diversidad de la estructura y la forma de la inflorescencia en la familia se relacionan con: variaciones en el sistema de ramificación, grado de homogenización de la inflorescencia, presencia/ausencia de la porción distal de la inflorescencia, filotaxis, posición de la inflorescencia, tipos de brácteas y hojas que envuelven ramas, elongación de entrenudos, y la estructura de la espiguilla (Alves y col., 2000; Vegetti, 2003; Guarise y Vegetti, 2008a, 2008b; Ahumada y Vegetti, 2009; Reutemann y col., 2009, 2012; Lucero y Vegetti, 2012).

1.1.3- Espiguillas y flores en la familia Cyperaceae:

La espiguilla en Cyperaceae representa la unidad morfológica de la inflorescencia (Eiten, 1976). La mayoría de los estudios sobre estructuras reproductivas en la familia se focalizan en la espiguilla; la misma, presenta tamaño extremadamente pequeño y gran complejidad, lo cual se manifiesta en las diferentes y variadas interpretaciones sobre esta controvertida estructura. Estas controversias se relacionan a antiguas hipótesis sobre eudanto y seudanto, y la interpretación monopodial o simpodial de espiguillas (Vrijdaghs, 2006). La literatura sobre la estructura y el desarrollo de la espiguilla en la familia es extensa (Payer, 1857; Pax, 1886; Celakovsky, 1887; Schönland, 1922; Mattfeld, 1938; Blaser, 1941, 1944; Holltum, 1948; Mora-Osejo, 1960, 1987; Kern, 1962; Raynal, 1971; Meeuse, 1975a, b; Eiten, 1976; Haines y Lye, 1976; Kukkonen, 1986; Meert y Goetghebeur, 1979; Goetghebeur, 1986, 1998; Bruhl, 1991, 1995; Timonen, 1998; Vrijdaghs, 2006; Vrijdaghs y col., 2003, 2004, 2005a, b, c, 2007, 2009, 2010; Zhang y col., 2004; Richards y col., 2006).

En la última década, resultados de estudios ontogenéticos (Vrijdaghs y col., 2003, 2004, 2005a, b, c, 2007, 2009, 2010; Richards y col., 2006) indicarían que la naturaleza de la espiguilla en la subfamilia Cyperoideae es monopodial.

Se observaron variaciones en las espiguillas que son de gran utilidad para estudios sistemáticos en la familia (Eiten, 1976; Bruhl, 1995). Las variaciones más importantes incluyen: a) sexualidad de las flores: espiguillas con flores masculinas y femeninas, pueden ser consideradas ginándricas (con la flor femenina en posición distal), andromonoicas (con flores masculinas distales), o mesóginas (con flores femeninas en posición basal y distal con respecto a las flores masculinas); b) la forma (cortamente ovada, elíptica, lanceolada, linear, ovada, etc.); c) compresión (lateral o dorsiventral, o más o menos terete); d) entrenudos de la raquilla más o menos rectos, en zigzag o péndulos; e) prolongación de la raquilla que sobrepasa, o no, las flores; f) raquilla persistente o caediza a la madurez; g) tipo de desarticulación de la raquilla a la madurez (no desarticulada, desarticulada por encima del perfil, desarticulada por debajo del perfil); h) raquilla alada o sin alas; i) alas caedizas o persistentes; j) posición de las glumas espiraladas o dísticas; y k) glumas persistentes o caedizas (en forma completa, incompleta, individual o colectivamente caediza).

1.1.4- El género *Rhynchospora* Vahl:

El género *Rhynchospora*, descrito por Vahl en 1806, agrupa alrededor de 270 especies (Strong, 2006). La distribución del género es cosmopolita, pero su mayor diversidad se localiza en el continente americano, principalmente en el norte de América del sur, particularmente en hábitats abiertos tipo sabanas (Koyama, 1972; Araujo, 2001; Strong, 2006; Thomas y col., 2009).

Dentro del género, Kükenthal (1949, 1950, 1951, 1952) reconoció dos subgéneros, 5 Pars y 28 secciones. Kükenthal separó los dos subgéneros basándose en la división del estilo: el estilo profundamente dividido para *Rhynchospora* subgénero *Haplostyleae* y un estilo apenas dividido para *Rhynchospora* subgénero *Diplostyleae*. Recientemente, una filogenia preliminar de la tribu Rhynchosporeae basada en datos moleculares (intron *trnL* y el espaciador intergénico *trnL-F*) cuestiona la división infragenérica propuesta por Kükenthal (Thomas y col., 2009). La clasificación infragenérica previa basada en la morfología del estilo no es soportada por esta filogenia molecular. *Rhynchospora* resultó parafiletico debido a la inclusión del género *Pleurostachys* (miembro de la tribu Rhynchosporeae), y el subgénero *Haplostyleae* (Kükenthal, 1949, 1950, 1951, 1952) apareció dividido en varios clados en lugar de ser un grupo natural. Consecuentemente, se sugirió que *Rhynchospora* debe ser dividido en varios géneros monofiléticos (Thomas y col., 2009).

1.1.5- La inflorescencia de *Rhynchospora*:

En la diferenciación de muchas de las especies de *Rhynchospora* son de gran importancia las características de las inflorescencias, las que muestran importantes variaciones en el número y grado de ramificación de las ramas primarias y en la longitud de los entrenudos. El género puede tener inflorescencias terminales y/o laterales, las cuales pueden presentar forma de paniculodio, antelodio o cabezuela (Guaglianone, 1979, 1980, 1981, 1982, 1996, 2001). En el género, como en la gran mayoría de las Cyperaceae, se han aplicado términos descriptivos a las inflorescencias, sin caracterizar el sistema de ramificación que las soporta (Kükenthal, 1949, 1950, 1951, 1952; Koyama, 1972; Thomas, 1992; Guaglianone, 2001; Strong, 2006). De acuerdo con Strong (2006), las inflorescencias en el género pueden variar desde una única cabezuela (de espiguillas) solitaria a panículas grandes compuestas de numerosas espiguillas, comúnmente compuestas de un panículo terminal y varios panículos laterales; comúnmente, se postula que la inflorescencia de *Rhynchospora* posee una serie de inflorescencias laterales por debajo de la inflorescencia terminal (Guaglianone, 1979, 1980, 1981, 1982, 2001; Strong, 2006; Thomas y col., 2009).

1.1.6- La espiguilla de *Rhynchospora*:

Dos tipos diferentes de espiguillas fueron descritos para el género: (1) espiguillas con todas sus flores bisexuales, y (2) espiguillas que tienen una flor bisexual basal y varias flores masculinas en posición distal. Típicamente, la flor de *Rhynchospora* posee un ciclo de perianto externo y otro interno de tres tépalos cada uno (además, existen especies que no poseen perianto), el androceo posee de uno a tres estambres, y el gineceo cuenta con dos ramas estigmáticas. A pesar que se han realizados varios estudios sobre la estructura de la inflorescencia (revisados en Reutemann y col., 2012), y sobre la ontogenia floral (revisados en Vrijdaghs y col., 2009) en varios géneros de Cyperaceae, hasta el momento, no existen estudios sobre el desarrollo de espiguillas y flores en *Rhynchospora*.

1.1.7- El sistema de polinización en *Rhynchospora*:

El sistema ancestral de polinización en la familia Cyperaceae es anemófilo (Thomas, 1984; Goetghebeur, 1998; Wragg y Johnson, 2011). El sistema de polinización en *Rhynchospora* también es anemófilo, pero en algunas especies es entomófilo (Thomas, 1984). En este sentido, *Rhynchospora* es uno de los pocos géneros de Cyperaceae con especies polinizadas por insectos que derivan de especies que son polinizadas por el viento; otros ejemplos fueron registrados en *Cyperus* L. y *Ficinia* Schrad. (Thomas, 1984; Goetghebeur, 1998; Wragg y Johnson, 2011).

Las especies de *Rhynchospora* que son polinizadas por insectos pertenecen a la sección *Dichromena*, en las cuales se registró la visita de abejas y sírfidos (Thomas, 1984); las especies de la sección *Dichromena* se caracterizan por poseer glumas blanquecinas y polen pegajoso; dichos caracteres fueron asociados con la polinización entomófila (Thomas, 1984). No existen reportes sobre otras especies del género que sean polinizadas por insectos, que no pertenezcan a la sección *Dichromena*.

En un estudio reciente, Wragg y Johnson (2011) hallaron que la movilidad del polen, escencias florales, y el color de la inflorescencia son caracteres correlacionados con la transición de polinización anemófila a entomófila en el género *Cyperus*. Por otro lado, varios antecedentes indican que en angiospermas, la arquitectura floral, el sistema sexual, características del androceo y del gineceo, y la condición protándrica o protogínea de las flores bisexuales, son otros caracteres estrechamente correlacionados con el cambio en la estrategia de polinización (Sargent y Otto, 2004; Friedman y Barrett, 2009; Givnish y col.,

2010); sin embargo, hasta el momento no se ha examinado en la familia Cyperaceae si existe esa correlación entre los caracteres mencionados y la evolución del sistema de polinización. Considerando la variedad de estructuras reproductivas y las estrategias de polinización mencionadas, el género representa una oportunidad interesante para examinar si la evolución de las espiguillas y flores se correlaciona con el modo de polinización, como ocurre en otras angiospermas.

2. OBJETIVOS

Objetivo General

Realizar estudios de estructura de las inflorescencias, y estudios de desarrollo de espiguilla y flor en representantes del género *Rhynchospora*, con el fin de identificar patrones evolutivos que puedan ser útiles para estudios sistemáticos, y para lograr una mejor interpretación de los mecanismos que dieron origen a la diversidad de las estructuras reproductivas en el género.

Objetivos específicos:

1. Estudiar la estructura de la inflorescencia adulta en especies de *Rhynchospora*, mediante el análisis tipológico.
2. Estudiar el desarrollo de espiguilla y flor en especies de *Rhynchospora*. Determinar patrones de desarrollo.
3. Obtener una filogenia molecular para reconstruir la evolución de caracteres morfológicos y de desarrollo de espiguilla y flor.
4. Determinar patrones evolutivos para el desarrollo y la estructura de flor y espiguilla. Establecer y clarificar homologías.
5. Discutir los posibles mecanismos que dieron origen a la diversidad de flores y espiguillas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1- Tipología de la inflorescencia:

Se realizaron viajes a campo para colectar material; dicho material fue depositado en el herbario “A.E. Ragonese” de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad del Litoral (SF). Además, se incluyó material solicitado a otros herbarios del país. Se examinó la sinflorescencia de 44 especies de *Rhynchospora*, incluyendo representantes de los dos subgéneros, las cinco “Pars”, y 22 secciones diferentes (sobre un total de 28 reconocidas por Kükenthal; Apéndice I y II). Inflorescencias adultas fueron estudiadas utilizando un microscopio estereoscópico Nikon SMZ-10, y fotografiadas con una cámara digital Canon A640. Para la interpretación tipológica se utilizó la terminología propuesta por Troll (1964), y contribuciones posteriores (Weberling, 1985; Kukkonen, 1994; Rua, 1999; Vegetti, 2003).

3.2- Estudios de desarrollo de flor y espiguilla:

Nueve especies fueron seleccionadas para su estudio según la disponibilidad de material (Apéndice III). Muestras de inflorescencias fueron fijadas en solución de FAA (formaldehído-etanol-ácido acético-agua, 10 : 50 : 5 : 35 v/v) por 24hs y luego transferidas a etanol al 70%. Luego de ser diseccionadas bajo microscopio estereoscópico Nikon SMZ-10, las muestras fueron deshidratadas en series crecientes de etanol hasta llegar a etanol absoluto. Finalmente, el material fue transferido a acetona, para ser secado por punto crítico utilizando CO₂ con el equipo Emitech K850. La visualización de las muestras por microscopía electrónica de barrido (MEB) fue realizada en las instalaciones del Museo Bernardino Rivadavia y en las instalaciones del CCT-Bahía Blanca. En las instalaciones del Museo, las muestras fueron metalizadas con oro-paladio en un equipo Thermo VG Scientific Polaron SC7620 (Zürich, Suiza), y visualizadas con un microscopio Philips XL30 series. En las instalaciones del CCT-Bahía Blanca, las muestras fueron metalizadas con oro en un equipo Model 3 Polaron 91000 (Pelco, USA), para luego ser visualizadas con un equipo EVO40 VP (Cambridge, Inglaterra).

3.3- Extracción y secuenciación de ADN:

ADN genómico total fue extraído a partir de hojas secadas con silica-gel, usando el kit comercial DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN Inc., Hilden, Alemania) siguiendo las instrucciones del fabricante, o utilizando el método CTAB (Doyle y Doyle, 1987). El intrón *trnL* (UAA) y el espaciador intergénico entre el exón *trnL* (UAA) 3' y el gen *trnF* (GAA) fueron amplificados a partir de ADN genómico mediante reacción en cadena de la

polimerasa (PCR) con *primers* universales **c** y **f** (Taberlet y col., 1991). Las reacciones de PCR se realizaron en un volumen final de 25 μ L, incluyendo 0.15 μ L de Taq polimerasa (Universidad Nacional de Quilmes), 2.5 μ L 10 \times buffer, 2.5 μ L 5 mM MgCl₂, 1.5 μ L 10 μ M de cada primer, 0.25 mM de cada dNTP, y 0.75 μ L de DMSO. Las amplificaciones se realizaron con el termociclador TGradient (Biometra, Göttingen, Alemania), con un ciclo inicial de desnaturalización de 5 min a 94°C, seguido por 36 ciclos a 94°C por 30 s, 48°C por 1 min, 72°C por 1.5 min, 10 min de extensión final a 72°C.

Los productos de PCR fueron purificados y luego secuenciados por MacroGen, Inc. (Seoul, Korea), utilizando el secuenciador ABI PRISM 3730XL con AmpliTaq DNA polimerasa (Applied Biosystems, Seoul, Korea). Para la secuenciación se utilizaron los mismos *primers* utilizados en la amplificación. Las secuencias fueron ensambladas con el programa BioEdit v.7.0.9.0 (Hall, 1999), y depositadas en GenBank (KC111768- KC111776). Para el alineamiento se usó el programa MUSCLE v.3.8 (Edgar, 2004). El alineamiento fue depositado en TreeBASE (número de acceso S13566).

3.4- Filogenia molecular de *Rhynchospora*:

Para entender mejor la evolución de los caracteres de desarrollo de flores y espiguillas en *Rhynchospora*, realizamos una filogenia molecular, a partir de la cual se reconstruyó la historia de los caracteres hallados en las nueve especies estudiadas.

El grupo externo fue seleccionado teniendo en cuenta el estudio filogenético más reciente de Cyperaceae (Muasya y col., 2009). Se incluyeron tres especies como grupo externo, *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Scleria distans* Poir., y *Schoenus nigricans* L.; sus secuencias fueron obtenidas de GenBank (DQ058298, DQ058299, y AJ295814, respectivamente). Para los análisis de Máxima Verosimilitud (MV) y Bayesianos (BI) se usó el modelo de sustitución GTR+G, basándose en resultados obtenidos a través de AIC (Akaike Information Criterion) ejecutado en jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008).

Análisis de Máxima Verosimilitud fueron realizados usando PhyML 3.0 (Guindon y Gascuel, 2003; Guindon y col., 2010). El soporte de nodos fue estimado mediante bootstrap no paramétrico (BS), con 1000 replicas.

Análisis Bayesianos fueron realizados durante 6 millones de generaciones con el programa MrBayes v.3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Cuatro cadenas de Markov se corrieron simultáneamente en dos corridas independientes, partiendo de un árbol al azar. Los árboles fueron muestreados cada 1000 generaciones. El diagnóstico de la convergencia de los valores de log likelihood se examinó visualmente usando Tracer v.1.5.0 (Rambaut y

Drummond, 2007). El período de Burn-in fue determinado independientemente para cada corrida ploteando valores de $-\log$ likelihood versus el número de generaciones. Para calcular la probabilidad posterior (PP), se excluyeron los árboles anteriores al periodo estacionario, y los árboles restantes fueron usados para generar un árbol con el 50% de consenso de mayoría.

3.5- Optimización de caracteres de espiguilla y flor:

Para analizar la evolución de la espiguilla y la flor de *Rhynchospora*, se realizó la reconstrucción ancestral de los caracteres, usando la filogenia generada anteriormente. Se optimizaron siete caracteres basándose en los resultados del estudio de desarrollo: (1) número de glumas basales estériles, (2) tipo de espiguilla de acuerdo al sistema sexual, (3) número de estambres en flores bisexuales, (4) presencia de flores con perianto en la espiguilla, (5) longitud del estilo, (6) número de ramas estigmaticas, y (7) relación de elongación de androceo/gineceo (Apéndice IV). Nuestra interpretación sobre la longitud del estilo difiere con respecto a estudios taxonómicos anteriores, en los cuales el gineceo con estilo corto fue interpretado como un estilo con dos ramificaciones (Kükenthal, 1949, 1950, 1951, 1952; Koyama, 1972; Thomas, 1984; 1992; Guaglianone, 2001; Strong, 2006); en este trabajo consideramos al estilo como indiviso, con variación en cuanto a su longitud. Aunque solo observamos un estambre en flores de *R. brittonii* Gale, codificamos este carácter como polimórfico de acuerdo a observaciones realizadas por Guaglianone (1980), quien encontró uno, dos o incluso tres estambres dependiendo del ejemplar estudiado. Las cuatro relaciones diferentes de elongación de androceo/gineceo fueron codificadas como carácter binario.

La información sobre el desarrollo de espiguillas y flores del grupo externo fue obtenida de la literatura (*Schoenus nigricans*, Vrijdaghs y col., 2007; *Cladium mariscus*, Vrijdaghs, 2006). Aunque no hay datos publicados sobre desarrollo de especies de *Scleria* P.J. Bergius, la descripción morfológica de la espiguilla adulta de *Scleria distans* (Ahumada, 2007) resultó útil para completar la matriz de datos. Se codificaron los caracteres como binarios o multiestados; datos inaplicables se codificaron como datos faltantes.

Se usaron tres métodos diferentes para optimizar los caracteres: inferencia Bayesiana, Máxima Verosimilitud, y el criterio de Parsimonia. Para análisis Bayesianos se usó el programa BayesTraits v.1.0 (Pagel y Meade, 2006). A diferencia de otros programas utilizados habitualmente para optimizar caracteres que solo pueden optimizar los caracteres en un único cladograma (por ejemplo, para el criterio de parsimonia se optimizan los

caracteres sobre 1 árbol de todos los árboles igualmente parsimoniosos hallados), BayesTraits tiene la capacidad de incorporar en el análisis todos los árboles encontrados en una corrida (en un análisis bayesiano, se pueden incluir en la optimización todos los árboles hallados en el período estacionario). Para este análisis, se utilizaron los árboles resultantes del análisis filogenético bayesiano obtenidos con MrBayes v.3.1.2. Análisis bayesianos denominados *reversible-jump* MCMC fueron realizados por 10 millones de generaciones, muestreando cada 500 generaciones, con valores de 0 a 15 para la distribución exponencial de los parámetros (*rate*), y valores de 60 a 90 para el parámetro *ratedev*; con estos valores se obtuvieron tasas de aceptación entre el 20 y el 40%, como recomiendan los autores del programa. Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond, 2007) fue usado para evaluar el tamaño de muestra efectivo (effective sample sizes, *ESS*) para todos los parámetros. Finalmente, se compararon valores obtenidos de Factor de Bayes (FB) para estimar el soporte relativo de cada hipótesis, usando el comando *fossil*, también usando BayesTraits v.1.0. Los valores de $FB > 5$, indican fuerte soporte (***) ; valores de $FB > 2$, indican soporte positivo (**); valores $FB > 1$, indican bajo soporte (*).

Los métodos de Máxima Verosimilitud y Parsimonia se llevaron a cabo con el programa Mesquite v.2.75 (Maddison y Maddison, 2010). Se usó el árbol de máxima verosimilitud generado por PhyML 3.0 para optimizar los caracteres. Para el método de Máxima Verosimilitud, se usó el modelo Markov one-rate (Mk1). Para el método de Parsimonia los caracteres fueron tratados como desordenados.

4. RESULTADOS

4.1- Tipología de la inflorescencia:

4.1.1- Estructura de la sinflorescencia y de la inflorescencia:

Se estudiaron 44 especies de *Rhynchospora*, cuya sinflorescencia presenta una región distal (el antotagma, que representa la porción reproductiva), y una región proximal (trofotagma, representando la porción vegetativa). El trofotagma tiene una zona de innovación (*IZ*) en la base del eje con entrenudos cortos, seguido por una zona de inhibición (*HZ*) caracterizada por la ausencia de producciones axilares, y la presencia de entrenudos largos con hojas envainadoras. Las yemas presentes en la zona de innovación (*IZ*) pueden formar nuevas sinflorescencias (Fig. 1 y 2).

La inflorescencia propiamente dicha, se encuentra por sobre la zona de inhibición (*HZ*), abarcando la zona paracladial (*PZ*), y rematando en una espiguilla terminal que constituye la florescencia principal (*HF*). Cada paracladio (*Pc*) consta de un corto hipopodio (*hp*), un perfilo (*pr*), un epipodio (*ep*), un número variable de brácteas y una espiguilla terminal (coflorescencia, *cof*) (Fig. 1).

En la zona paracladial (*PZ*), se pueden distinguir dos subzonas; una subzona distal (*nrPcZ*) por debajo de la florescencia principal (*HF*), constituida por paracladios reducidos a su coflorescencia (paracladios no ramificados, *nrPc*). Por debajo de la subzona de paracladios no ramificados (*nrPcZ*), se desarrolla una subzona de paracladios ramificados (*rPcZ*), los que presentan diferente grado de ramificación (Fig. 1). El grado de ramificación decrece distalmente a lo largo de la subzona de paracladios ramificados (*rPcZ*) (Fig. 1). Algunas especies del género, solo presentan paracladios reducidos a su coflorescencia; en estos casos los paracladios primarios tienen el mismo grado de ramificación lo que determina que la inflorescencia sea homogenizada y, consecuentemente, esos paracladios reciban el nombre de paracladios cortos (Fig. 3).

Con respecto a la estructura general de la inflorescencia, se encontraron variaciones en cuanto al grado de homogenización, grado de ramificación, elongación de los epipodios, desarrollo de brácteas y perfilos, y el desarrollo de paracladios perfilares (Tabla 1 y 2).

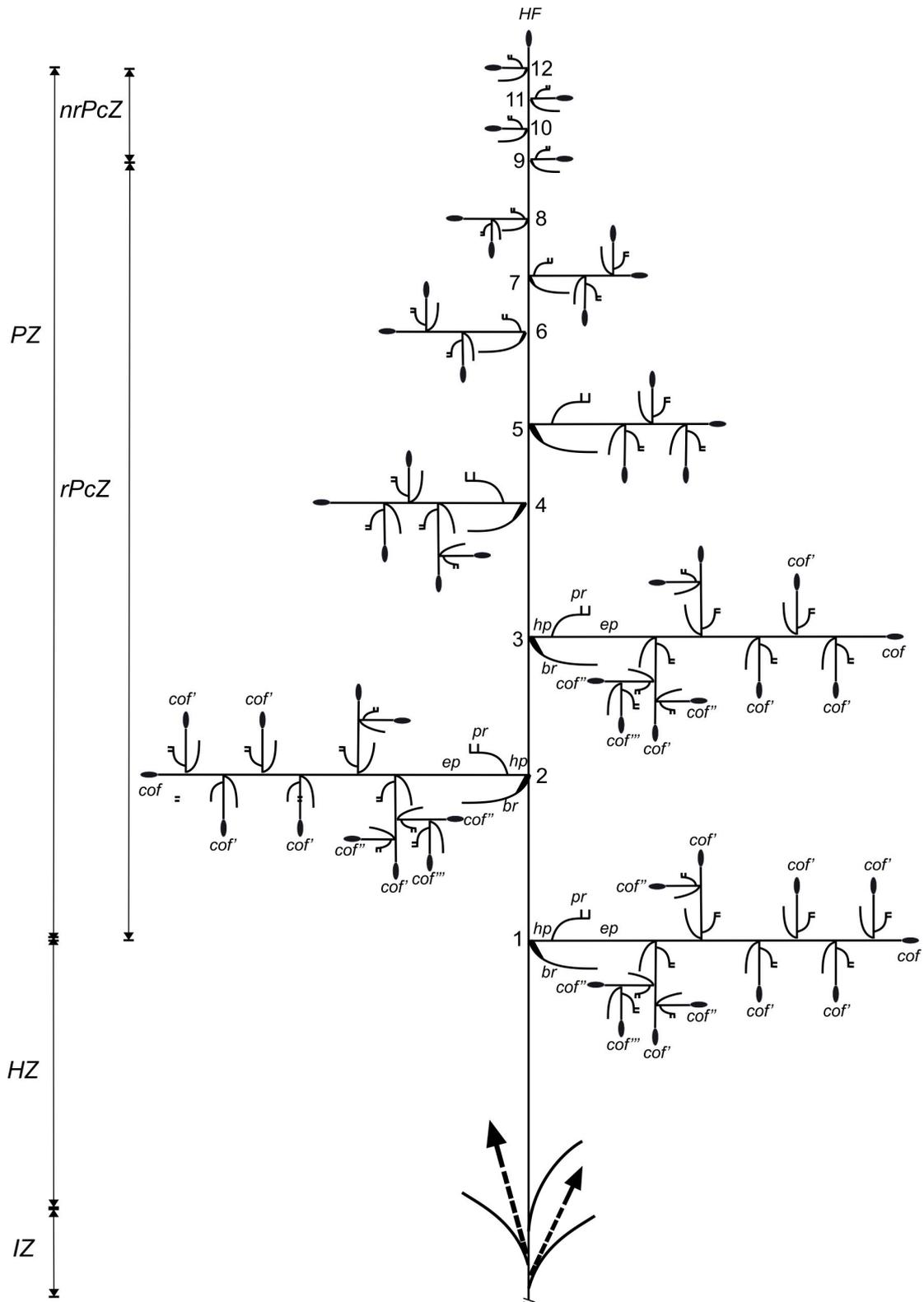


Figura 1 (1). Estructura de una sinflorescencia en *Rhynchospora*. La inflorescencia comprende la zona paracladial (PZ). Las flechas que surgen a partir de la axila de las hojas en la zona de innovación, representan nuevos ejes que rematan en sinflorescencias. *br*, bráctea; *cof*, coflorescencia; *ep*, epipodio; *HF*, florescencia principal; *hp*, hipopodio; *pr*,

¹ Todas las ilustraciones y las imágenes presentadas, fueron producidas para la presente tesis.

perfilo; *PZ*, zona paracladial; *rPcZ*, subzona de paracladios ramificados; *nrPcZ*, subzona de paracladios no ramificados; *HZ*, zona de inhibición; *IZ*, zona de innovación.

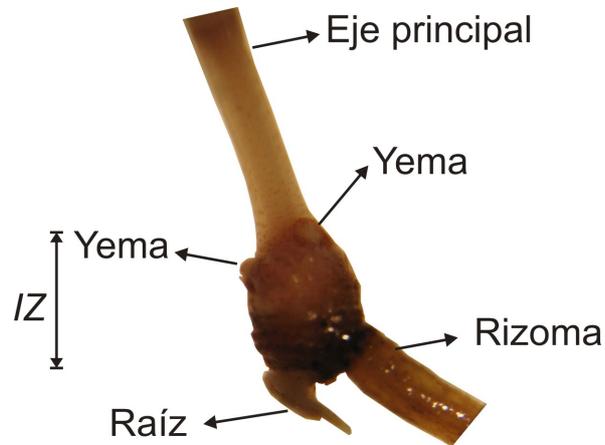
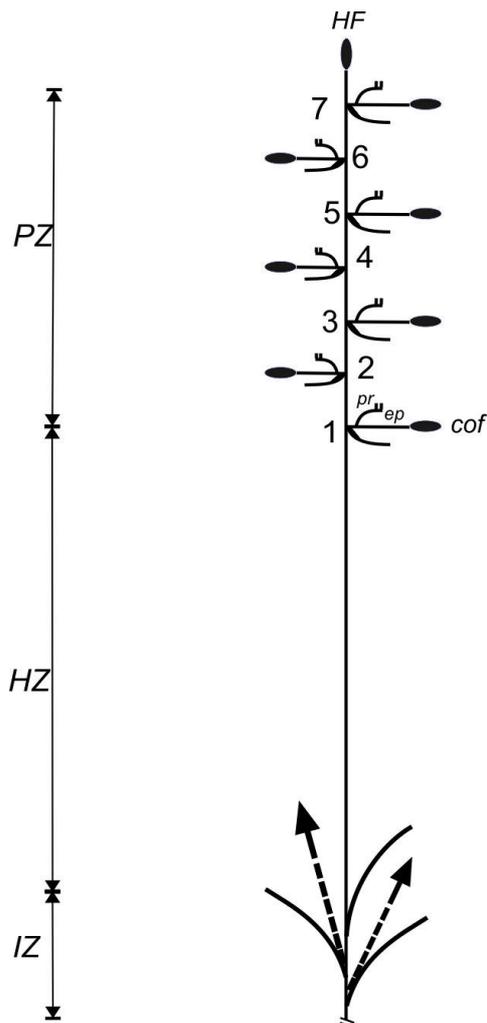


Figura 2. Región proximal de la sinflorescencia de *R. tenuis*. Las hojas basales fueron removidas. Se observan yemas que pueden producir nuevas sinflorescencias.



2 **Figura 3.** Estructura de una sinflorescencia con la inflorescencia totalmente homogeneizada. Las flechas que surgen a partir de la axila de las hojas en la zona de innovación, representan nuevos ejes que rematan en sinflorescencias.; *cof*, coflorescencia de primer orden; *ep*, epipodio; *HF*, florescencia principal; *HZ*, zona de inhibición; *IZ*, zona de innovación; *pr*, profilo; *PZ*, zona paracladial.

Tabla 1. Características principales de la inflorescencia en las especies estudiadas de *Rhynchospora*. *rPc*, paracladio ramificado; *nrPc*, paracladio no ramificado; NA, no aplicable; NE, no elongado; NS, no sobrepasa *HF*; R, a la misma altura que *HF*; S, sobrepasa *HF*; Cl, Cladoprofilo; Gl, profilo glumáceo.

Especie	Numero de Pc^1	Máximo grado de ramificación	Ramificación profilar	Epipodio de Pc^1 elongados	Grado de elongación de epipodios en Pc^1 distales	Número de entrenudos elongados Pc^1 proximales	Forma del Perfil	Bráctea envainadora
<i>R. alba</i>	10	3	Si		NS	3	Gl	Si
<i>R. amazonica</i>	8	1	Si	NE	NS	0	Gl	No
<i>R. asperula</i>	18-26	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	2-6	Cl-Gl	Si
<i>R. barrosiana</i>	9-18	3	Si	<i>rPc</i>	S	(1)-2	Cl-Gl	Si
	(12-) 13-							
<i>R. brittonii</i>	14	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	R	2-4	Cl-Gl	Si
<i>R. caduca</i>	20	4	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	2	Cl-Gl	Si
<i>R. careyana</i>	18	3	Si	<i>rPc</i>	NS	2	Cl-Gl	Si
<i>R. cephalotes</i>	18	2	No	NE	NS	0	Gl	Si
<i>R. chapmanii</i>	7	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	R	0	Gl	Si
<i>R. confinis</i>	12	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	R	1-2	Gl	Si
<i>R. consanguinea</i>	14-17	1	No	NE	NA	0	Gl	No
<i>R. corniculata</i>	15	3	Si	<i>rPc</i>	NS	3	Cl-Gl	Si
<i>R. corymbosa</i>	9-20	4	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	1-4	Cl-Gl	Si
<i>R. cubensis</i>	22	3	No	<i>rPc-nrPc</i>	S	2	Gl	Si
<i>R. emaciata</i>	11-14	3	No	<i>rPc-nrPc</i>	S	(1)-2-3	Gl	Si
<i>R. exaltata</i>	12-15	2	Si	<i>rPc</i>	NS	3-5	Gl	Si
<i>R. fusca</i>	8-10	2	Si	<i>rPc</i>	NS	1	Gl	Si
<i>R. gigantea</i>	13	3	Si	<i>rPc</i>	NS	3	Cl-Gl	Si
<i>R. globosa</i>	12-15	2	Si	NE	NA	0	Gl	No
<i>R. globularis</i>	7-9	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	R	1	Gl	Si
<i>R. hieronymii</i>	13-15	4	No	<i>rPc</i>	NS	2-3	Gl	Si
<i>R. holoschoenoides</i>	9-11	3	Si	<i>rPc</i>	S	0-3	Gl	Si
<i>R. inundata</i>	9-10	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	0	Cl-Gl	Si
<i>R. macrostachya</i>	10	2	Si	<i>rPc</i>	NS	2	Gl	Si
<i>R. marisculus</i>	17-18	5	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	2-3	Cl-Gl	Si
<i>R. mixta</i>	11	3	No	<i>rPc-nrPc</i>	S	3	Gl	Si
<i>R. nervosa</i>	8-10	1	No	NE	NA	0	Gl	No
<i>R. organensis</i>	12	3	Si	<i>rPc</i>	NS	5	Cl-Gl	Si

<i>R. pilosa</i>	8	1	Si	NE	NA	0	Gl	No
<i>R. plumosa</i>	9-11	2	Si	<i>rPc-nrPc</i>	NS	1	Gl	Si
<i>R. praecincta</i>	14-16	3	No	<i>rPc</i>	NS	(1)-2	Gl	Si
<i>R. racemosa</i>	10	2	Si	<i>rPc</i>	NS	3	Gl	Si
<i>R. recurvata</i>	30	2	No	NE	NA	0	Gl	Si
<i>R. rostrata</i>	12	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	4	Cl-Gl	Si
<i>R. rugosa</i>	9	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	1-2	Cl-Gl	Si
<i>R. scutellata</i>	12-15	3	Si	<i>rPc</i>	S	2-4	Cl-Gl	Si
<i>R. setigera</i>	8-12	3	No	NE	NA	0-(1)	Gl	No
<i>R. spectabilis</i>	16-18	3	Si	<i>rPc</i>	NS	3	Cl-Gl	Si
<i>R. tenella</i>	15	4	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	8-12	Gl	Si
	(13-) 15-							
<i>R. tenuis</i>	16 (-19)	4	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	(1)-2	Gl	Si
<i>R. terminalis</i>	8-13	1	No	NE	NA	0	Gl	No
<i>R. triflora</i>	11	3	Si	<i>rPc-nrPc</i>	R	0	Cl-Gl	Si
<i>R. trispicata</i>	13	4	Si	<i>rPc-nrPc</i>	S	1	Cl-Gl	Si
<i>R. velutina</i>	7-11	3	No	<i>rPc-nrPc</i>	R	1-2	Cl-Gl	Si

4.1.2- Homogeneización:

En *Rhynchospora* se presentan dos grandes tipos de inflorescencias: (1) aquellas que presentan paraclados ramificados cuyo grado de ramificación se reduce distalmente hasta llegar a encontrar, en la región distal, paraclados reducidos a su coflorescencia (Fig. 1); (2) y aquellas otras en las que todos los paraclados primarios no están ramificados (están reducidos a su coflorescencia) y, consecuentemente, presentan el mismo grado de ramificación (Fig. 3). Las primeras son inflorescencias no homogeneizadas; y las otras corresponden a inflorescencias homogeneizadas en las que se produjo una reducción importante del grado de ramificación de sus paraclados primarios (Tabla 2). En las inflorescencias no homogeneizadas (Fig. 1), como dijimos anteriormente, se reconoce una región de paraclados ramificados (*rPcZ*) y una región de paraclados reducidos a su coflorescencia (paraclados no ramificados, *nrPcZ*). Las inflorescencias homogeneizadas constan exclusivamente de paraclados reducidos a su coflorescencia que corresponde denominarlos como paraclados cortos (Fig. 3).

4.1.3- Grado de ramificación:

En inflorescencias no homogeneizadas, donde el grado de ramificación decrece distalmente, se encontraron paraclados ramificados que pueden poseer ramificaciones de segundo grado, como en *R. globosa* o hasta de quinto grado en *R. marisculus* Lindl. ex Nees. En inflorescencias completamente homogeneizadas todos los paraclados son

primarios y reducidos a su coflorescencia (solo existen paracladios cortos, *Pc1*), como ocurre en *R. nervosa* (Vahl) Boeckeler (Tabla 1).

4.1.4- Filotaxis:

Sobre el eje principal, los paracladios primarios se disponen de forma espirotrística en todas las especies estudiadas (Fig. 4). Paracladios de segundo orden o superiores, pueden presentar el mismo patrón de filotaxis que los paracladios primarios (arreglo homodrómico) o el patrón puede asumir un sentido inverso (arreglo antidrómico) (Fig. 4). Ambas posibilidades pueden encontrarse en diferentes ejemplares de una misma especie o incluso, entre ramas de una misma inflorescencia.

Tabla 2. Grado de homogenización y tipos de inflorescencias en *Rhynchospora* ?, dato faltante. Explicaciones de los tipos y formas de inflorescencias: ver sección 4.1.9.

Especie	Homogenización	Tipo de inflorescencia	Forma de la inflorescencia	Presencia de polimorfismo en la inflorescencia
<i>R. alba</i>	No	Pf	Paniculodio de fascículos	?
<i>R. amazonica</i>	Si	Cah	Cabezuela	No
<i>R. asperula</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. barrosiana</i>	No	Pf	Paniculodio de fascículos	No
<i>R. britonii</i>	No	Pc	Paniculodio de corimbodios	No
<i>R. caduca</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. careyana</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. cephalotes</i>	No	Canh	Cabezuela	No
<i>R. chapmanii</i>	No	Pc	Paniculodio de corimbodios	?
<i>R. confinis</i>	No	Pc	Paniculodio de corimbodios	?
<i>R. consanguinea</i>	Si	Cah	Cabezuelas	?
<i>R. corniculata</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. corymbosa</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. cubensis</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. emaciata</i>	No	Pc	Paniculodio de corimbodios	No
<i>R. exaltata</i>	No	PCanh	Paniculodio de cabezuelas	No
<i>R. fusca</i>	No	Pf	Paniculodio de fascículos	No
<i>R. gigantea</i>	No	PCanh	Paniculodio de cabezuelas	No
<i>R. globosa</i>	No	Canh	Cabezuela	No
<i>R. globularis</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	?
<i>R. hieronymii</i>	No	P	Paniculodio	No

<i>R. holoschoenoides</i>	No	PACan h/ACan h	Paniculodio de antelodios de cabezuelas/ Antelodio de cabezuelas	Si
<i>R. inundata</i>	No	A	Antelodio	?
<i>R. macrostachya</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. marisculus</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. mixta</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. nervosa</i>	Si	Cah	Cabezuela	No
<i>R. organensis</i>	Parcial	P	Paniculodio	?
<i>R. pilosa</i>	Si	Cah	Cabezuela	?
<i>R. plumosa</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	?
<i>R. praecincta</i>	No	P	Paniculodio	No
<i>R. racemosa</i>	No	Pr	Paniculodio de racimos	?
<i>R. recurvata</i>	No	Canh	Cabezuela	?
<i>R. rostrata</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	?
<i>R. rugosa</i>	No	Pf	Paniculodio de antelodios	?
<i>R. scutellata</i>	No	Pf	Paniculodio de fascículos	No
<i>R. setigera</i>	No	Canh/P Canh	Cabezuela/ Paniculodio de cabezuelas	Si
<i>R. spectabilis</i>	No	PCanh	Paniculodio de cabezuelas	?
<i>R. tenella</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. tenuis</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	No
<i>R. terminalis</i>	Si	Cah	Cabezuela	No
<i>R. triflora</i>	No	Pa	Paniculodio de antelodios	?
<i>R. trispicata</i>	No	Pa/A	Paniculodio de antelodios/ Antelodio	Si
<i>R. velutina</i>	No	Pc	Paniculodio de corimbodios	No

4.1.5- Elongación del epipodio:

El desarrollo del epipodio de los paracladios primarios (*Pc1*) es variable. El epipodio puede no elongarse y ser corto (ej.: *R. nervosa* y *R. globosa* (Kunth) Roem. & Schult.), o puede elongarse significativamente (ej.: *R. hieronymii* Boeckeler y *R. corymbosa* (L.) Britton). Aquellas especies que presentan paracladios no ramificados y ramificados (*nrPc* y *rPc*), pueden presentar ambos tipos de paracladios con sus epipodios elongados, o solo presentar los paracladios largos (*rPc*) con epipodios elongados. En las especies en las que se elonga el epipodio, el grado de elongación varía en *Pc1* distales, dando por resultado tres tipos de epipodios diferentes: (1) epipodios (*ep*) que no sobrepasan la florescencia principal (*HF*), (2) epipodios (*ep*) que se desarrollan a la misma altura que la florescencia principal (*HF*), y (3) epipodios (*ep*) que sobrepasan la florescencia principal (*HF*) (Tabla 1).

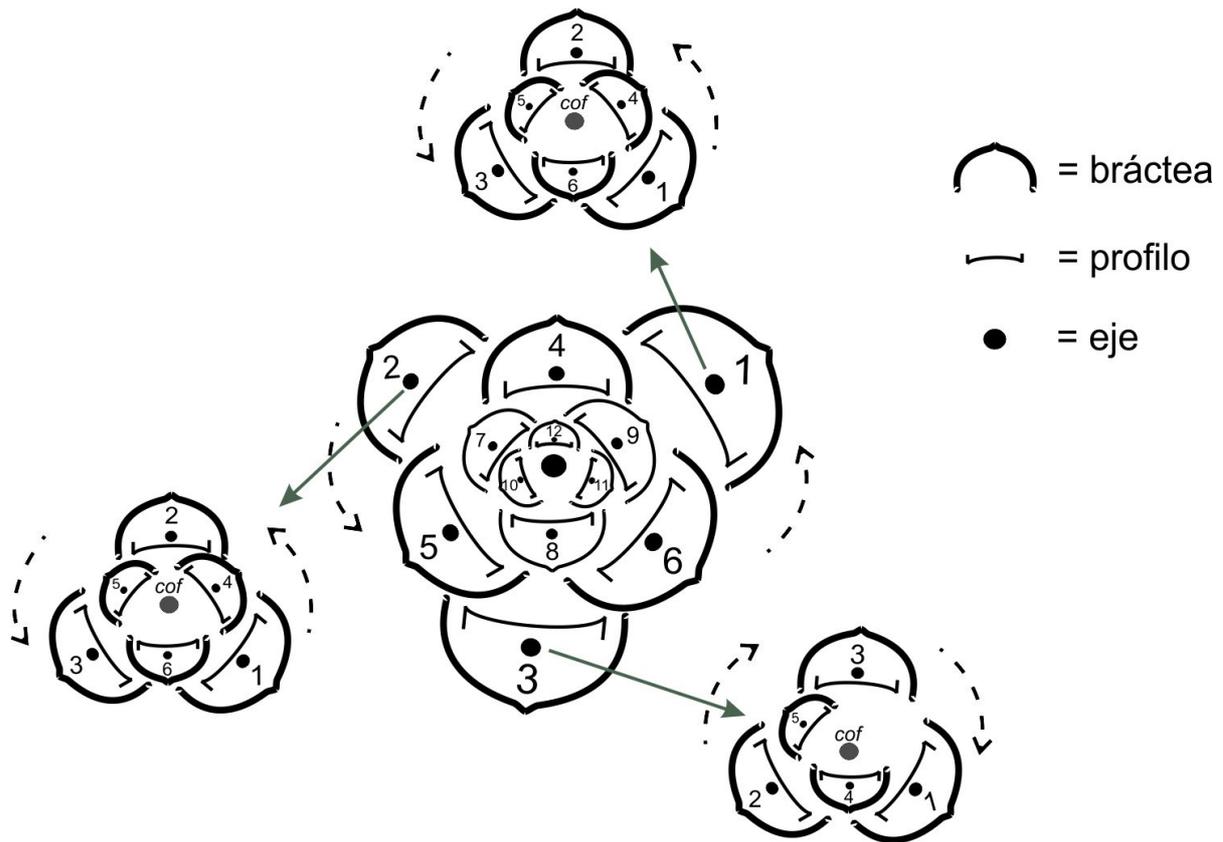


Figura 4. Disposición de los paracladios primarios sobre el eje principal, y disposición de paracladios de segundo orden de los tres paracladios proximales de la Fig. 2; *cof*, coflorescencia de primer orden.

4.1.6- Elongación de entrenudos del eje principal:

En la zona paracladial (*PZ*), los entrenudos que separan los paracladios primarios (*Pc1*) más proximales pueden elongarse, y a lo largo del eje principal la longitud de los entrenudos decrece distalmente; por lo tanto, los *Pc1* se encuentran más próximos entre sí en la región más distal de la inflorescencia. En especies como *R. nervosa* y *R. globosa* los entrenudos del eje principal nunca se elongan (Tabla 1). En inflorescencias no homogeneizadas, los paracladios ramificados de la región proximal tienen entrenudos alargados, mientras que en la región distal los entrenudos están reducidos (Fig. 1).

A diferencia de lo que ocurre en la zona paracladial (*PZ*), en la zona de innovación (*IZ*) el largo de los entrenudos se incrementa distalmente. La zona de inhibición (*HZ*), ubicada entre la zona de innovación (*IZ*) y la zona paracladial (*PZ*), presenta variación entre especies e incluso entre ejemplares de una misma especie. En general, la zona de inhibición (*HZ*) es representada por un solo entrenudo de longitud variable (ej.: *R. corymbosa*), aunque en algunas especies puede abarcar más de uno (ej.: *R. setigera*).

4.1.7- Brácteas y perfiles:

Existen dos tipos de brácteas que difieren en cuanto a la forma y a su consistencia. Brácteas de tipo foliáceo presentan una porción basal envainadora y una porción distal laminar. El otro tipo de bráctea es setiforme, que es más pequeña de tamaño que las brácteas foliáceas, y además no son envainadoras. En algunas especies, solo existen brácteas de tipo setiforme (ej.: *R. globosa*), mientras que en otras especies, se encuentran ambos tipos de brácteas (ej.: *R. corymbosa*) (Tabla 1). Cuando existen ambos tipos de brácteas, a lo largo del eje principal, la longitud de la bráctea de tipo foliáceo se reduce distalmente. Además, cuando existen ambos tipos de brácteas en la misma inflorescencia, los paracladios primarios (*Pc1*) de la región proximal poseen brácteas foliáceas, mientras que los *Pc1* más distales poseen brácteas setiformes. Brácteas foliáceas envainadoras son comunes en inflorescencias no homogénizadas (Fig. 1).

En *Rhynchospora*, los perfiles presentan dos quillas mientras que las brácteas solo presentan una, como ocurre en todas las Cyperaceae. En las especies estudiadas, los perfiles presentan variación en cuanto a tamaño y forma. Se pueden encontrar perfiles de tipo tubular (cladoprofilo) o de tipo glumáceo (Fig. 5). Algunas especies presentan ambos tipos de perfiles (ej.: *R. corymbosa*), y otras solo poseen perfiles de tipo glumáceo (ej.: *R. setigera* Griseb.) (Tabla 1).

4.1.8- Ramificación profilar:

Adicionalmente a la formación de paracladios axilares, que se originan en la axila de una bráctea, en algunas especies se presentan paracladios originados a partir de yemas perfilares (Fig. 5A; Tabla 1), denominados en adelante paracladios perfilares. Sin embargo, algunas especies solo presentan paracladios axilares (ej.: *R. hieronymii*, *R. velutina* (Kunth) Boeckeler, y *R. nervosa*; Tabla 1). En las especies que presentan ambos tipos, los paracladios perfilares se originan a partir de perfiles glumáceos, y nunca a partir de perfiles tubulares (Tabla 1).

4.1.9- Forma y tipo de inflorescencia:

Se reconocen tres tipos de inflorescencias en *Rhynchospora*: paniculodios (²) no homogenizados (P), cabezuelas no homogeneizadas (Canh), y cabezuelas totalmente homogeneizadas (Cah). El tipo paniculodio (P) se divide en varios subtipos de inflorescencias: paniculodios de antelodios (Pa), paniculodios de corimbodios (Pc), paniculodio de fascículos (Pf), y paniculodio de cabezuelas no homogeneizadas (PCanh) (Tabla 2; Fig. 6; Apéndice V).

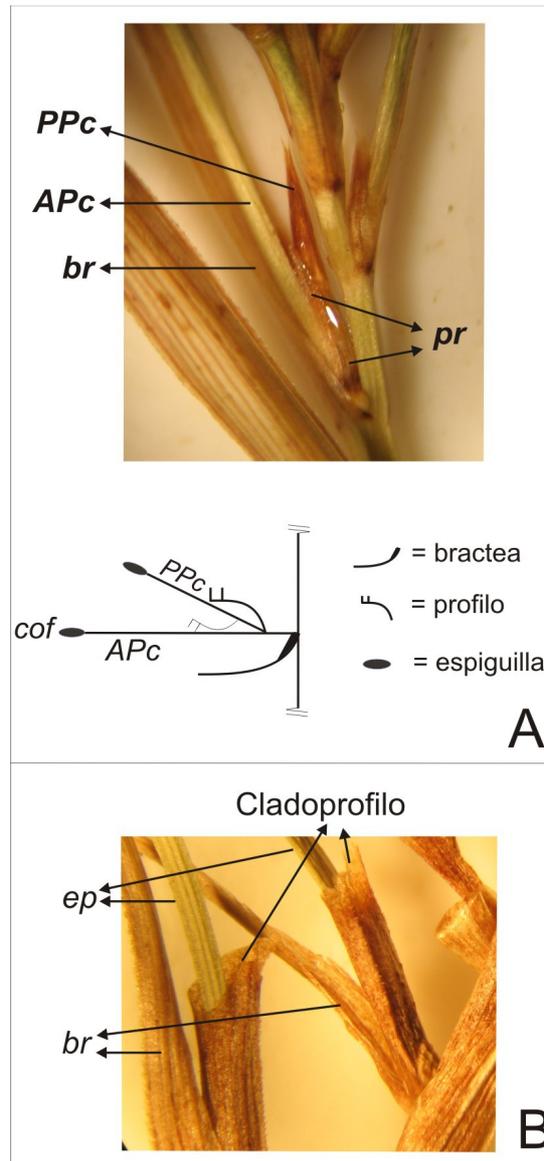


Figura 5. (A) Ramificación profilar en *R. brittonii*. *APc*, paracladio axilar; *PPc*, paracladio profilar; *br*, bráctea; *pr*, profilo. **(B)** Presencia de cladoprofilo en *R. corymbosa*. *ep*, epipodio; *br*, bráctea.

² Paniculodio, antelodio, y corimbodio, son términos utilizados por Troll (1964) para referirse a inflorescencias politécicas en las que en lugar de flores terminales los ejes principales y laterales llevan inflorescencias racimosas de naturaleza politélica, en este caso espiguillas.

Los paniculodios no homogenizados (P), siempre presentan una zona de enriquecimiento (PZ) con paracladios ramificados y no ramificados, brácteas envainadoras en paracladios primarios proximales (*Pc1*), entrenudos del eje principal elongados entre *Pc1* proximales, y elongación del epipodio (*ep*) en *Pc1* distales (ej.: *R. praecincta* Maury ex Micheli). La forma de los paracladios ramificados y el grado de elongación del epipodio varía en los diferentes subtipos de paniculodios. La formación del subtipo Pc de inflorescencia ocurre cuando paracladios ramificados asumen la forma de un corimbodio, y a su vez las espiguillas distales alcanzan la misma altura que la florescencia principal (*HF*) debido a la elongación de sus epipodios (ej.: *R. brittonii* y *R. velutina*). Cuando un paracladio ramificado asume la forma de un antelodio, y a su vez las espiguillas (*cof*) de paracladios primarios distales (*Pc1*) sobrepasan la florescencia principal (*HF*) debido a la elongación del epipodio, se forma el subtipo Pa (ej.: *R. corymbosa* y *R. tenuis* Willd. ex Link) (Tabla 2; Fig. 6).

En el subtipo paniculodio de fascículos (Pf), los paracladios largos terminan en fascículos debido a que los paracladios de segundo orden nunca sobrepasan la coflorescencia (*cof*); pero paracladios ramificados distales que están separados por entrenudos muy cortos y además tienen epipodios alargados, provocan que la florescencia principal (*HF*) sea sobrepasada por paracladios distales; debido a esto, la inflorescencia remata en un antelodio (ej.: *R. scutellata* Griseb., *R. rugosa* (Vahl) Gale y *R. barrosiana* Guagl. (Tablas 1 y 2; Fig. 6).

El subtipo paniculodio de cabezuelas no homogeneizadas (PCanh) puede estar representado por un paniculodio de cabezuelas (PCanh) o por un paniculodio de antelodios de cabezuelas (PACnh). El primer caso es evidente en *R. exaltata*, Kunth y el segundo caso se observa en *R. holoschoenoides* (Rich.) Herter (Tabla 2; Fig. 6). Ramificaciones profílares fueron observadas en varios subtipos de inflorescencias, como Pa, Pf y Pc, pero en el tipo P solo se observó ramificación axilar (Tabla 2).

Las inflorescencias formadas por una única cabezuela no homogeneizada (Canh), se caracterizan por la ausencia de entrenudos del eje principal largos a nivel de los *Pc1* proximales, ramificaciones de segundo grado, y epipodios de *Pc1* no elongados; este tipo de inflorescencia congesta puede presentar solo ramificación axilar (ej.: *R. setigera*), o además puede presentar ramificaciones profílares (ej.: *R. globosa*) (Tabla 1). Las brácteas pueden ser muy desarrolladas o reducidas, pero nunca son envainadoras sobre el eje principal, es decir no se presentan brácteas foliáceas (Tabla 1).

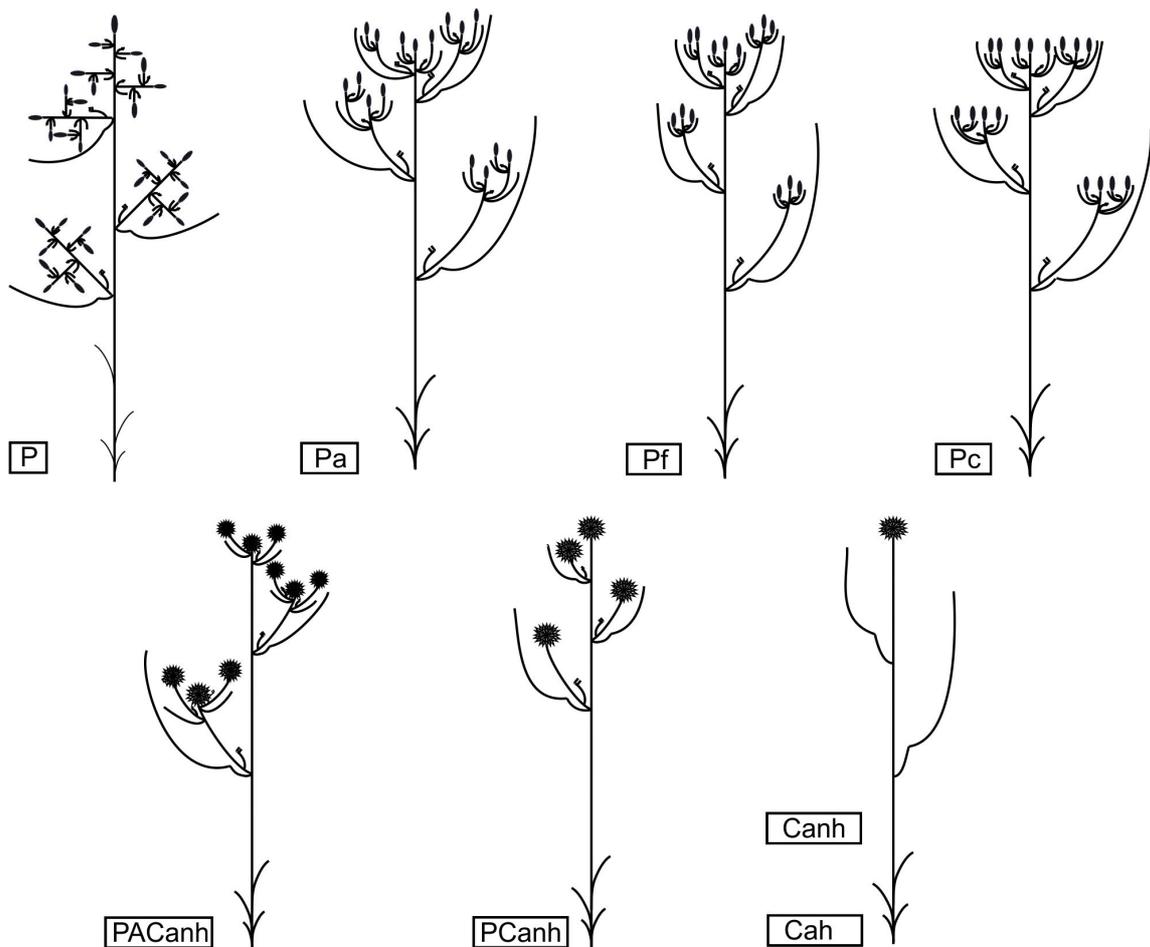


Figura 6. Diversidad de tipos de inflorescencias en *Rhynchospora*. Paniculodio no homogeneizado (P); subtipo paniculodio de antelodios (Pa); subtipo paniculodio de corimbodios (Pc); subtipo paniculodio de fascículos (Pf); subtipo paniculodio de cabezuelas no homogeneizadas (PCanh); subtipo paniculodio de antelodios de cabezuelas no homogeneizadas (PACanh); cabezuela no homogeneizada (Canh); cabezuela totalmente homogeneizada (Cah).

La inflorescencia de tipo cabezuela completamente homogeneizada (Cah) (Fig. 3), al igual que el tipo cabezuela no homogeneizada (Canh), se caracteriza por la ausencia de entrenudos del eje principal largos y por epipodios no elongados en sus paracladios primarios (*Pc1*). La ausencia de paracladios ramificados y el proceso de homogenización son la característica principal del tipo de cabezuelas homogeneizadas (Cah); como resultado, en esta inflorescencia, la zona de enriquecimiento (*PZ*) solo posee una zona (*nrPcZ*) de paracladios de primer orden reducidos a sus coflorescencias, con entrenudos muy cortos (Tabla 2; Fig. 3 y 6). El patrón de filotaxis es idéntico al de las inflorescencias no homogeneizadas (Fig. 1 y 3). En general, solo se observan ramificaciones axilares en cabezuelas homogeneizadas (Cah), con la excepción de *R. pilosa* (Kunth) Boeckeler que además posee ramificaciones profilares (Tabla 1).

4.1.10- Polimorfismo de la inflorescencia:

Los tipos y subtipos de inflorescencias descritos anteriormente representan el plan arquitectural para una especie, pero algunas especies pueden presentar formas alternativas (Tabla 2). Por ejemplo, el tipo de inflorescencia que se encuentra en *R. setigera* es una cabezuela solitaria (tipo Canh), pero ocasionalmente se encontraron algunos ejemplares donde se forma una segunda cabezuela que se origina a partir de una yema axilar, formando un paniculodio de cabezuelas reducido (subtipo PCanh) (Fig. 6). Otro caso de polimorfismo se encontró en *R. holoschoenoides*, donde alternativamente los paracladios primarios proximales (*Pc1*) pueden no desarrollarse; como resultado de ello, la inflorescencia es un antelodio de cabezuelas en lugar del paniculodio de cabezuelas típico de esta especie.

4.2- Estructura de las espiguillas:

Las espiguillas del género *Rhynchospora* varían en relación al número de glumas estériles y a la sexualidad de las flores (Tabla 3). Las espiguillas pueden presentar dos o tres glumas estériles basales y varias glumas fértiles distales. Todas las especies de *Rhynchospora* son monoicas. Sin embargo, se pueden caracterizar tres tipos de espiguillas considerando el sexo de las flores que desarrollan (Tabla 3; Fig. 7). En general, las espiguillas tienen una flor bisexual basal y de 3 a 5 flores masculinas distales (sistema andromonoico, A) (ej., *R. corymbosa*). En cambio, las espiguillas de *R. terminalis* Nees ex Steud. poseen una flor femenina basal y 3 flores masculinas distales (sistema unisexual, U). Otras especies del género poseen entre 5 y 6 flores bisexuales en su espiguilla (ej., *R. tenuis*) (sistema bisexual, B).

Tabla 3. Caracteres morfológicos y de desarrollo de espiguillas y flores en *Rhynchospora*. NA, no aplicable. Explicaciones en el texto.

Especie	Nº de glumas estériles basales	Sistema sexual	bisexualNº de estambres en la flor	Perianto	Ramas estigmáticas	Largo del estilo	Elongación de androceo/gineceo
<i>R. brittonii</i>	2	Bisexual	1	Presente	2	Corto	Relación 3
<i>R. consanguinea</i>	2	Andromonoico	2	Presente	2	Largo	Relación 2
<i>R. corymbosa</i>	3	Andromonoico	3	Presente	2	Largo	Relación 1
<i>R. pilosa</i>	2	Andromonoico	2	Ausente	1	Largo	Relación 2
<i>R. riedeliana</i>	2	Andromonoico	2	Ausente	2	Largo	Relación 2
<i>R. scutellata</i>	3	Andromonoico	3	Presente	2	Largo	Relación 2
<i>R. setigera</i>	3	Bisexual	3	Ausente	2	Corto	Relación 4
<i>R. tenuis</i>	3	Bisexual	3	Ausente	2	Corto	Relación 4
<i>R. terminalis</i>	2	Unisexual	NA	Presente	2	Largo	NA

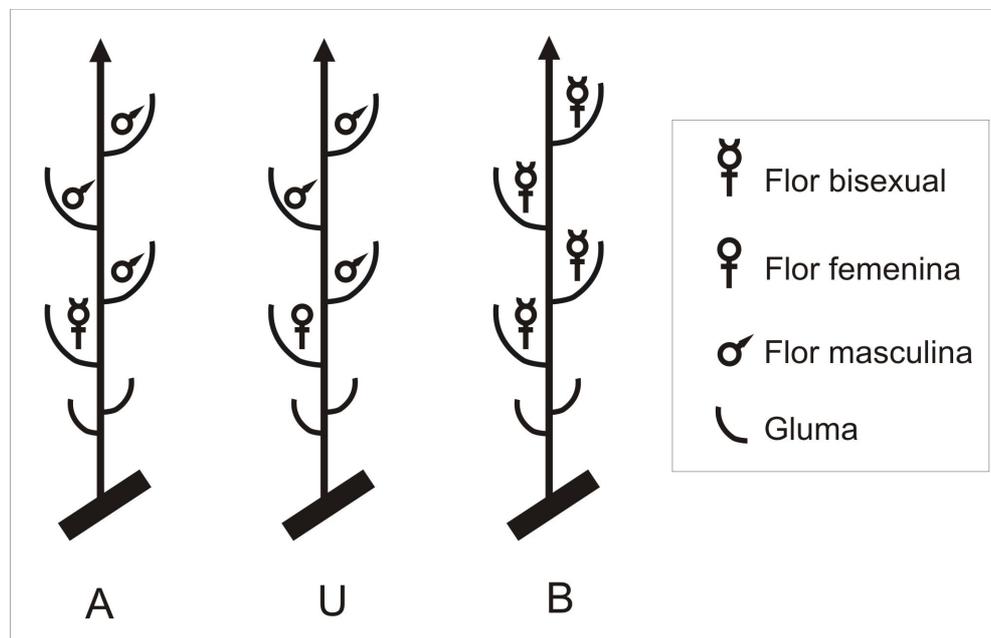


Figura 7. Tipos de espiguillas en *Rhynchospora* de acuerdo al sistema sexual. Espiguillas andromonóicas (A), consisten en una flor bisexual basal y de 3 a 5 flores masculinas distales. Espiguillas unisexuales (U), poseen una flor femenina basal y 3 flores masculinas distales. Espiguillas bisexuales (B), poseen entre 5 y 6 flores bisexuales.

4.3- Desarrollo de espiguilla y flor:

La espiguilla consiste en una raquilla indeterminada a lo largo de la cual se desarrollan glumas y flores en sentido acrópeto (Fig. 8A-B). En todas las especies estudiadas las glumas estériles se disponen disticamente (Fig. 8A), y las glumas fértiles se disponen de forma espiralada (Fig. 8B).

La iniciación de un primordio floral comienza con un meristema en forma de domo que emerge desde la axila de una gluma fértil (Fig. 9A). El desarrollo de una flor bisexual comienza con la iniciación de dos primordios de estambres laterales (Fig. 9B). Luego, un tercer estambre aparece simultáneamente con los primordios del perianto externo (Fig. 9C). El perianto externo se desarrolla opuesto a los estambres (Fig. 9C). A continuación, emerge el primordio del gineceo, simultáneamente con primordios del perianto interno (Fig. 9D). Las piezas del perianto interno se desarrollan de forma alterna a los estambres (Fig. 9D). Durante la diferenciación del óvulo y la pared del ovario, las piezas restantes del perianto interno se inician (Fig. 9E). Luego, el ovario envuelve al óvulo, mientras que el perianto y los estambres continúan su expansión (Fig. 9F). Posteriormente, se elonga el estilo (Fig. 9G), y dos estigmas breves inician su desarrollo (Fig. 9H y 9I). Finalmente, las piezas del perianto se alargan y se tornan escabrosas en sus ápices (Fig. 9J).

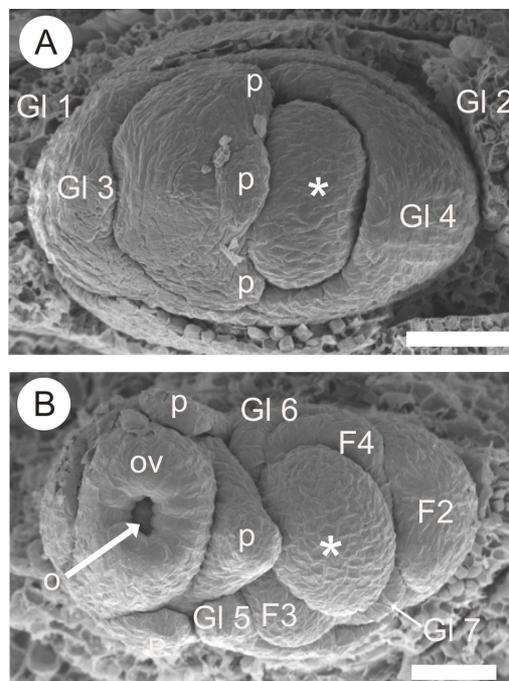


Figura 8. Desarrollo de la espiguilla de *R. terminalis* como un ejemplo de desarrollo en *Rhynchospora*. Imágenes de microscopía electrónica de barrido de espiguillas de *R. terminalis*. (A). Dos glumas estériles basales (Gl 1 y Gl 2), con disposición dística, son los primeros órganos en iniciarse. El meristema floral emerge en la axila de la tercera gluma

(Gl 3), que aparece opuesta a la cuarta gluma (Gl 4). El ápice de la raquilla se visualiza entre el meristema floral y Gl 4. (B). Cuando el óvulo y la pared del ovario de la flor basal comienzan a diferenciarse, otros dos primordios florales inician su desarrollo en la axila de la quinta y la sexta gluma (Gl 5 y Gl 6). Las glumas fértiles se disponen en espiral (comparar la posición de Gl 4 hasta Gl 7). F, meristema floral (F2, segunda flor; F3, tercera flor; F4, cuarta flor); Gl, gluma; o, óvulo; ov, pared del ovario; p, pieza del perianto; *, ápice de la raquilla. Barras: 50µm.

4.3.1- Variación en los patrones de desarrollo floral:

Se encontraron variaciones con respecto al programa de desarrollo floral antes descrito entre las especies de *Rhynchospora* estudiadas (ver Apéndice VI, para observar la secuencia completa del desarrollo floral de cada especie estudiada). Dichas diferencias incluyen: (1) el número de estambres desarrollados, (2) presencia/ausencia de perianto, (3) número de ramas estigmáticas, (4) longitud del estilo, y (5) simetría de las flores.

En las flores masculinas se desarrollan tres estambres (dos laterales y uno abaxial retrasado), pero no se desarrolla gineceo ni perianto (Fig. 10A). En flores femeninas, se forma el gineceo y el perianto, pero nunca se forman estambres (Fig. 10B). Las flores bisexuales pueden desarrollar tres estambres (ej., *R. corymbosa*; Fig. 10A), dos estambres laterales (ej., *R. riedeliana* C.B. Clarke; Fig. 10C), o solo un estambre lateral (ej., *R. brittonii*; Fig. 10D); no se observaron rudimentos de estambres abortados en especies que poseen un número reducido de estambres. Además, en algunas especies (*R. pilosa*, *R. riedeliana*, *R. setigera*, and *R. tenuis*), las flores bisexuales no desarrollan perianto (Fig. 10C). En a flor bisexual de *R. consanguínea* (Kunth) Boeck., una pieza del perianto externo aborta dejando una cicatriz visible en etapas avanzadas del desarrollo (Fig. 10E, 10F, Apéndice 3).

El gineceo en *Rhynchospora* desarrolla dos ramas estigmáticas con la excepción de *R. pilosa*, que posee una sola rama estigmática a la madurez. Las imágenes de desarrollo muestran que el estigma de *R. pilosa* al principio presenta dos ramas. Luego, una de las ramas se elonga mientras que la otra se retrasa (Fig. 10G, 10H). Finalmente, solo una rama estigmática completa su desarrollo (Fig. 10I). La longitud del estilo puede ser larga (ej., *R. scutellata*; Fig. 10J) o corta (ej., *R. setigera*; Fig. 10K).

Las Flores bisexuales y flores femeninas poseen simetría bilateral; dado el número de ramas estigmáticas, y/o el número de estambres; las flores masculinas presentan simetría radial (Fig. 11).

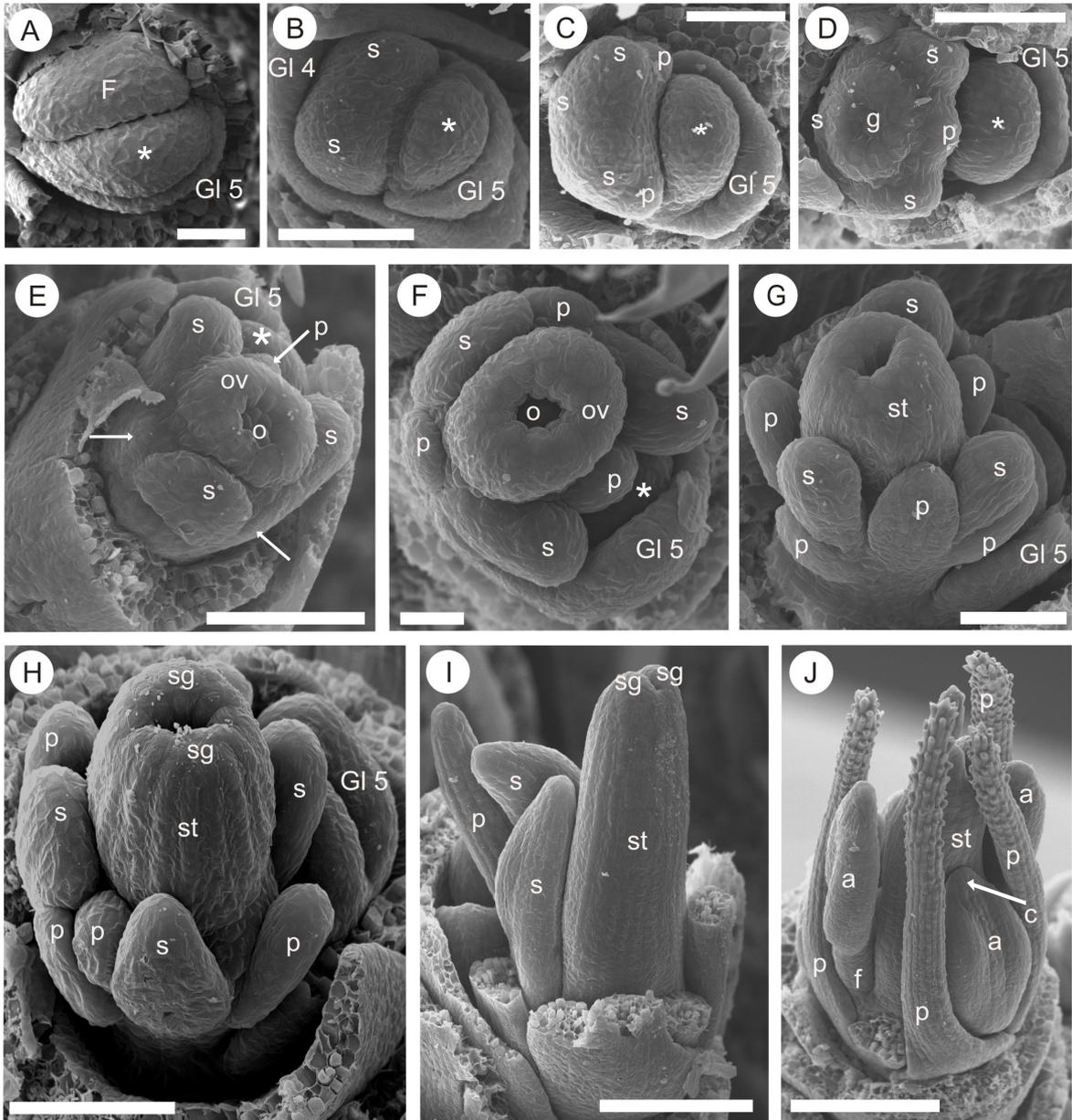


Figura 9. Desarrollo floral de la flor bisexual perfecta *R. corymbosa* como un ejemplo de desarrollo floral en *Rynchospora*. Las tres glumas basales estériles fueron removidas. (A). El desarrollo de una flor comienza con la iniciación de un meristema en forma de domo que emerge en la axila de una gluma fértil. (B). Dos primordios de estambres laterales son los primeros órganos en aparecer. (C). Luego, un tercer estambre y el ciclo externo de perianto se inician; el perianto externo se desarrolla opuesto y por debajo de los estambres. (D). Después, el primordio de gineceo emerge simultáneamente con el perianto interno (señalado con una flecha); el ciclo externo del perianto se desarrolla alternado con los estambres. (E). Luego, el óvulo y la pared del ovario comienzan a diferenciarse. (F). El ovario encierra al ovulo. (G). El estilo se elonga sobrepasando los estambres. (H). Dos estigmas emergen. (I). El estilo continúa su crecimiento mientras que los estigmas continúan siendo breves. (J). En etapas avanzadas de desarrollo las piezas del perianto se tornan escabrosas en el ápice. a, antera; c, conectivo; f, filamento; F, primordio floral; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, pared del ovario; p, pieza del perianto; s, estambre; st; stilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla. Barras: 20µm (Fig. 9A, 9F); 30µm (Fig. 9B); 50µm (Fig. 9C, 9D, 9E, 9G, 9H); 100µm (Fig. 9I, 9J).

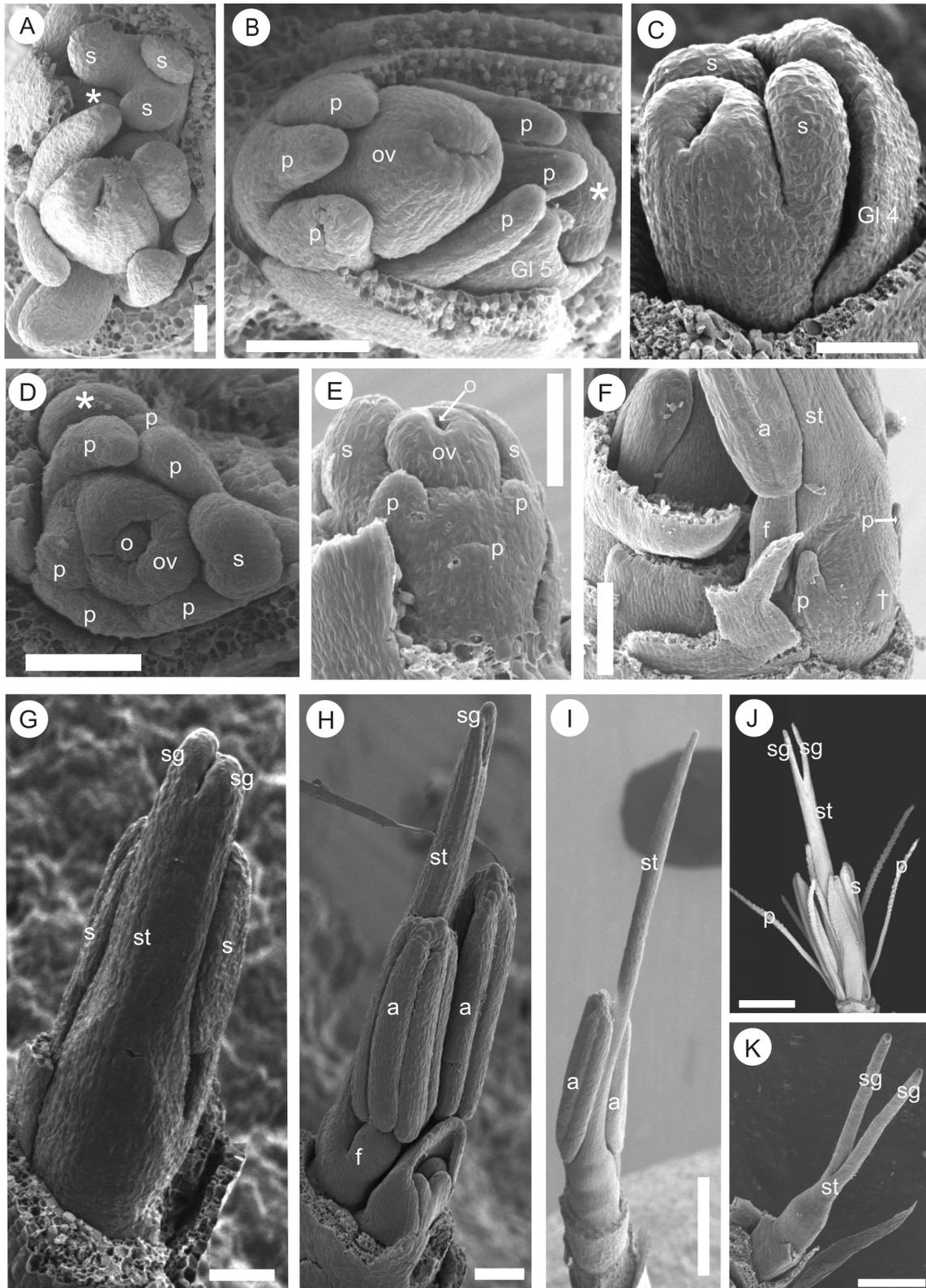


Figura 10. Variaciones en el programa de desarrollo floral en *Rhynchospora*. Las glumas basales estériles fueron removidas. (A). La flor masculina de *R. corymbosa* desarrolla tres estambres mientras que gineceo y perianto no se desarrollan. (B) La flor femenina de *R. terminalis* no desarrolla estambres. (C). La flor bisexual de *R. riedeliana* desarrolla dos estambres laterales, pero no hay rastros de un tercer estambre o piezas de perianto. (D). La

flor bisexual de *R. brittonii* posee un único estambre perianto completo. (E). Ambos ciclos de perianto en la flor de *R. consanguinea* se inician en etapas tempranas de desarrollo. (F). Una pieza del perianto externo de la flor de *R. consanguinea* detiene su desarrollo dejando una cicatriz en etapas avanzadas de desarrollo. (G). El estigma de la flor de *R. pilosa*, posee dos ramas al inicio. (H). Una de las ramas estigmáticas en *R. pilosa* se elonga más rápido que la otra. (I). Solo una de las ramas del estigma en la flor de *R. pilosa* continúa su diferenciación en etapas avanzadas de desarrollo. (J) El gineceo de *R. scutellata* posee un estilo largo y dos ramas estigmáticas muy breves. (K) El gineceo de *R. setigera* posee un estilo muy corto y dos ramas estigmáticas muy extensas. a, antera; f, filamento; Gl, gluma; o, óvulo; ov, pared del ovario; p, pieza del perianto; †, pieza del perianto abortado; s, estambre; sg, estigma ; st, estilo; *, ápice de la raquilla. Barras: 30µm (Fig. 10A, 10G); 100µm (Fig. 10B, 10F); 20µm (Fig. 10C, 10E); 50 µm (Fig. 10D, 10H); 200 µm (Fig. 10J); 300µm (Fig. 10I, 10K).

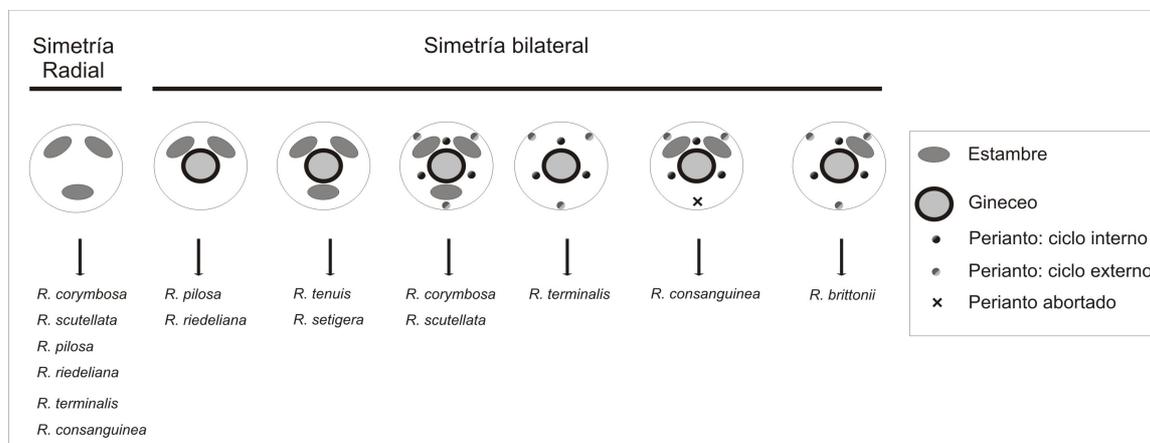


Figura 11. Representación esquemática de la simetría floral en flores de *Rhynchospora*.

4.3.2- Relación de elongación de androceo/gineceo:

Cuatro relaciones diferentes de desarrollo de androceo/gineceo se pueden reconocer en las especies estudiadas, cuando se comparan los tiempos de elongación de androceo vs gineceo (Tabla 3). En la mayoría de las flores bisexuales, el gineceo se elonga más rápido y sobrepasa el androceo en etapas tempranas del desarrollo (ej., *R. corymbosa*; Fig. 9C-9I; relación 1). En la flor de *R. scutellata*, la elongación del androceo y el gineceo ocurre más o menos en forma simultánea, pero luego, el gineceo acelera su elongación sobrepasando el androceo (Fig. 12A-12D; relación 2). En *R. brittonii*, inicialmente, el androceo sobrepasa el gineceo en etapas tempranas y medias del desarrollo, pero luego en etapas avanzadas el gineceo acelera su crecimiento y se elonga sobrepasando el androceo (Fig. 12E-12I; relación 3). Finalmente, en algunas especies ocurre algo similar a lo observado en *R. brittonii*, pero en esta situación la diferencia de desarrollo entre androceo y gineceo es

mayor; sin embargo, esto se revierte luego de la madurez de los estambres cuando el gineceo se elonga sobrepasando los mismos (*R. tenuis* y *R. setigera*; Fig. 12J-12M).

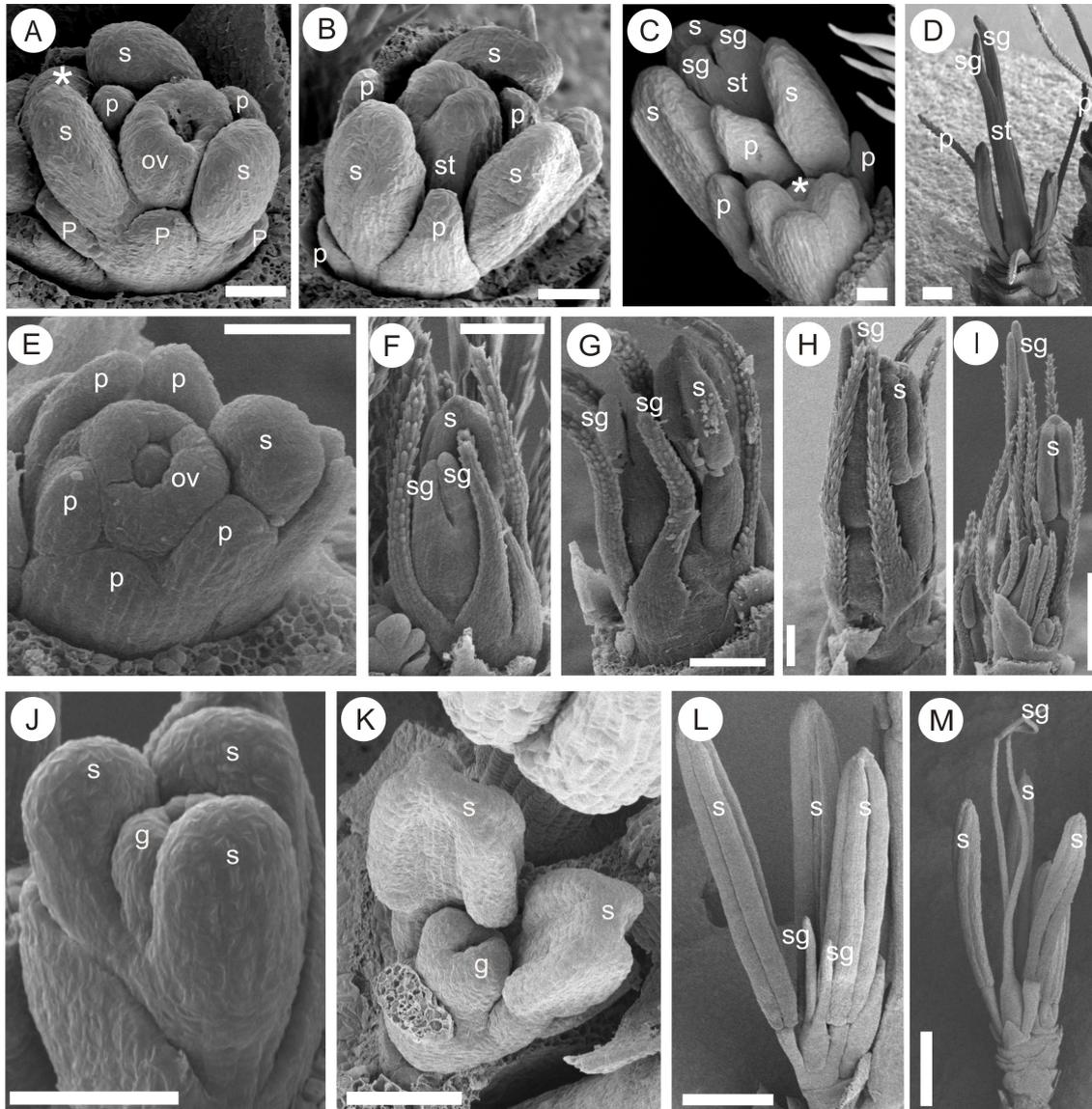


Figura 12. Relación de elongación entre androceo/gineceo en flores de *Rynchospora*. Los patrones 2, 3 y 4, se documentan en esta lámina, mientras que el patrón 1, es ilustrado en Fig. 8D-J. Las glumas basales estériles fueron removidas. (A). Etapas tempranas de desarrollo de la flor de *R. scutellata*. (B) y (C). Etapas medias de desarrollo de la flor de *R. scutellata*, en las cuales el gineceo y el androceo poseen una longitud similar. (D). Etapa tardía de desarrollo de *R. scutellata* en la cual el gineceo sobrepasa en longitud al androceo. (E) Etapa temprana del desarrollo floral de *R. brittonii* en la cual los estambres sobrepasan al gineceo. (F) y (G). Etapas avanzadas del desarrollo floral de *R. brittonii*, en las cuales el estambre continúa sobrepasando al gineceo. (H) y (I). Al final, el gineceo de *R. brittonii* sobrepasa al androceo. (J). Etapa temprana del desarrollo floral de *R. setigera* en la cual los estambres sobrepasan al gineceo. (K). En etapas medias del desarrollo floral de *R. setigera*, el androceo continúa sobrepasando al gineceo. (L). Cuando los estambres de la flor de *R.*

setigera completan su elongación, el gineceo es más corto que el androceo. (M). Finalmente, en etapas adultas del desarrollo floral de *R. setigera*, el gineceo se elonga sobrepasando al androceo. g, gineceo; ov, pared del ovario; p; perianto; s, estambre; sg, estigma; st; estilo; *, ápice de la raquilla. Barras: 30µm (Fig. 12A, 12B); 20µm (Fig. 12C); 100µm (Fig. 12D, 12F, 12G, 12H); 50µm (Fig. 12E, 12J, 12K); 300 µm (Fig. 12L); 500µm (Fig. 12I, 12M).

4.4- Análisis filogenéticos y optimización de caracteres: Se realizó la filogenia molecular que permitió reconstruir la historia evolutiva de los caracteres de espiguillas y flores. Los resultados obtenidos concuerdan con la filogenia publicada por Thomas y col. (2009) (Fig. 13).

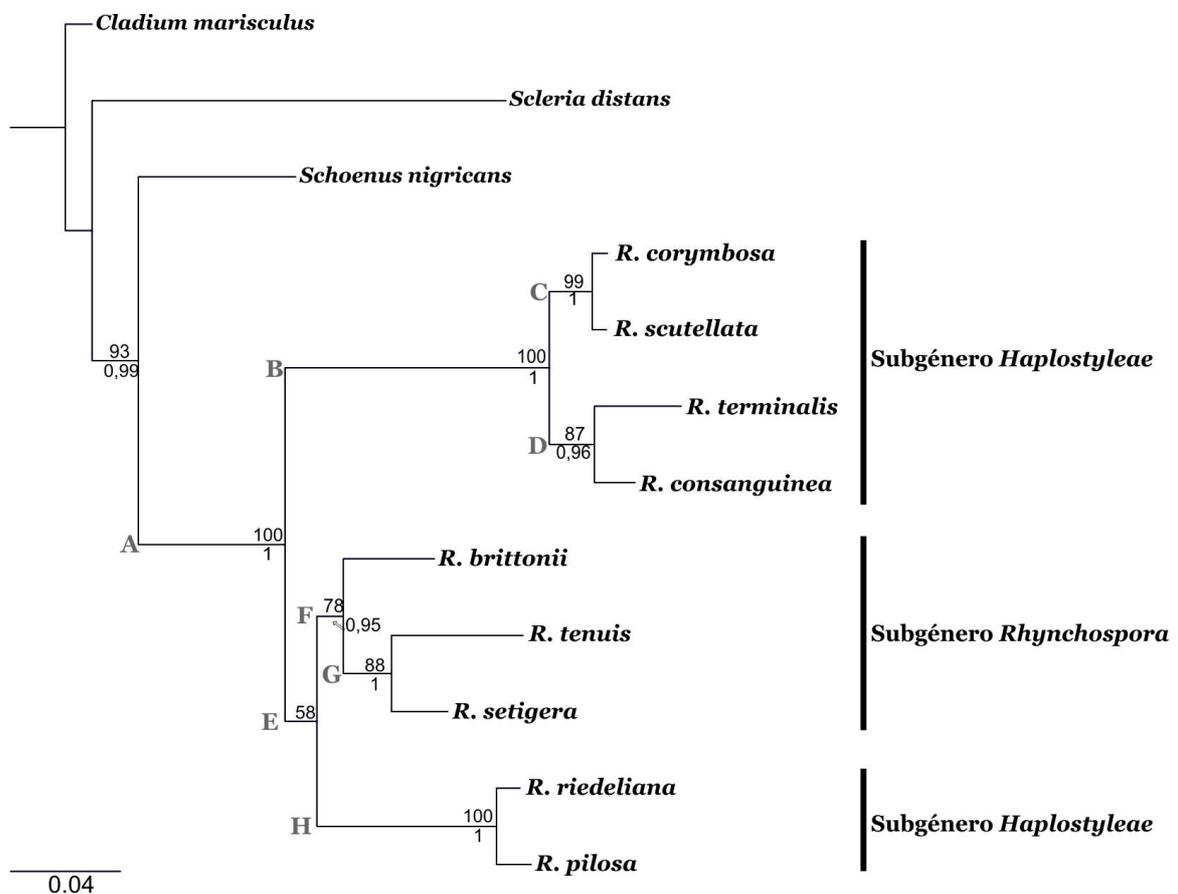


Figura 13. Árbol de máxima verosimilitud de *Rhynchospora* obtenido con el programa PhyML 3.0. Probabilidades posteriores (>95) obtenidas en el análisis bayesiano y valores de bootstrap (>50) obtenidos en el análisis de máxima verosimilitud, se indican por debajo y por arriba de las ramas, respectivamente. Las letras indican el nombre de nodos asignados en este estudio.

El género resultó monofilético (PP=1 and BS=100), con dos clados principales que divergen en forma temprana, clados B y E, que obtuvieron valores de soporte alto (PP=1 y

BS=100) y débil (BS=58) respectivamente. El clado B incluye únicamente especies del subgénero *Haplostyleae*, y se subdivide en dos subclados que contienen a las especies *R. corymbosa* y *R. scutellata* en el clado C (PP=1 y BS=99), y *R. terminalis* y *R. consanguineae* en el clado D (PP=0.96 y BS=87). El clado E, incluye algunas especies del subgénero *Haplostyleae*, y todas las especies del subgénero *Rhynchospora*; este clado se subdivide en los subclados F y H. Clado F incluye a *R. brittonii*, *R. setigera*, y *R. tenuis* (PP=0.95 y BS=78), que pertenecen al subgénero *Rhynchospora*. El clado H (PP=1 y BS=100) incluye dos especies del subgénero *Haplostyleae* (*R. riedeliana* y *R. pilosa*). Estos resultados indicarían que el subgénero *Rhynchospora* es monofilético, mientras que el subgénero *Haplostyleae* sería polifilético. El árbol consenso de mayoría del análisis bayesiano produjo una topología idéntica. En general, la mayoría de las ramas es soportada con valores de BS >78% y PP >0.96, con la excepción del clado E.

En términos generales, los análisis de reconstrucción de estados ancestrales, usando el criterio de parsimonia, máxima verosimilitud, y análisis bayesianos, fueron similares; sin embargo, se encontraron algunas diferencias dependiendo del método utilizado. La reconstrucción ancestral de los caracteres se resume a continuación:

Número de glumas basales estériles (Fig. 14A y B)- La presencia de dos glumas basales estériles (estado 0) puede ser el estado más probable (PP (Probabilidad Posterior, obtenida con BayesTraits) = 0.53 ± 0.00 ; LP (Likelihood Proporcional, obtenido con Mesquite bajo el modelo Mk1) = 0.52) en la base del género *Rhynchospora*. Espiguillas con tres glumas estériles basales (estado 1) podrían haberse originado dos veces: antes de la divergencia de *R. terminalis*, *R. consanguinea*, *R. scutellata*, y *R. corymbosa* (nodo B, PP= 0.55 ± 0.00 ; LP= 0.59) y durante la diversificación del subgénero *Rhynchospora* (nodo F, PP= 0.45 ± 0.00 ; LP= 0.47, o nodo G, PP= 0.85 ± 0.00 ; LP= 0.74). Resultados similares fueron obtenidos con el criterio de parsimonia; sin embargo, según este criterio, el origen de tres glumas estériles basales podría haber ocurrido en la base de *R. tenuis* y *R. setigera* y antes de la diversificación de *R. scutellata* y *R. corymbosa* (nodos G y C respectivamente).

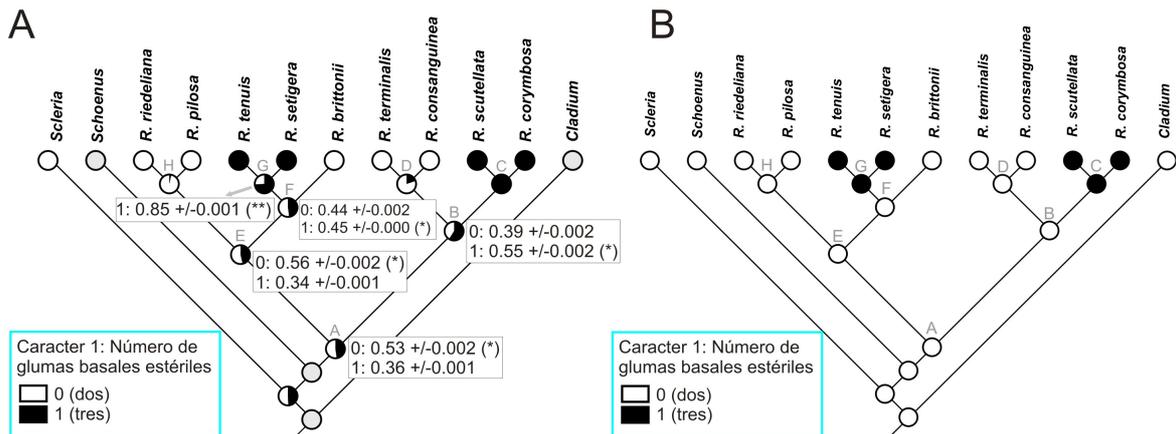


Figura 14. Reconstrucción ancestral del caracter 1 (*Número de glumas basales estériles*). A) Especies mapeadas con círculos grises representan datos faltantes. Para la optimización de caracteres se usó el árbol de Máxima verosimilitud de la Figura 13. Los gráficos de tortas indican el likelihood proporcional obtenido bajo el modelo Mk1, utilizando Mesquite v2.74. La probabilidad posterior (valores por encima de 20%) obtenidas con BayesTraits se muestran en los nodos de interés. El Factor de Bayes (FB) fue utilizado para testear el soporte de un estado en particular sobre otro(s): valores de FB >5, indican fuerte soporte (***) ; valores de BF >2, indican soporte positivo (**); valores FB 2>1, indican bajo soporte (*). B) Reconstrucción ancestral aplicando el criterio de máxima parsimonia, implementado en Mesquite v2.74.

Tipo de espiguilla de acuerdo al sistema sexual (Fig. 15A y B)- Reconstrucciones bayesianas y de máxima verosimilitud muestran que las espiguillas bisexuales (estado 1), podría ser el estado más probable (PP= 0.76 ± 0.00; LP= 0.66) en la base del género *Rhynchospora*. Las espiguillas bisexuales habrían sido conservadas exclusivamente por el subgénero *Rhynchospora* (nodos E (PP= 0.83 ± 0.00; LP= 0.74) y F (PP= 0.89 ± 0.00; LP= 0.89)). Las espiguillas andromonoicas (estado 0) habrían aparecido dos veces en forma independiente: antes de la divergencia de *R. terminalis*, *R. consanguinea*, *R. scutellata*, y *R. corymbosa* (nodo B, PP= 0.85 ± 0.00; LP= 0.92) y en la base del clado *R. riedeliana* y *R. pilosa* (nodo H, PP= 0.95 ± 0.00; LP= 0.99). La reconstrucción de máxima parsimonia muestra una historia opuesta, en la cual las espiguillas andromonoicas podrían ser el estado ancestral en *Rhynchospora*, mientras que las espiguillas bisexuales surgieron una vez en la base del subgénero *Rhynchospora*; con este método de reconstrucción, este carácter no presenta homoplasia. La espiguilla unisexual aparece al menos una vez en *R. terminalis*, derivada de espiguillas andromonoicas.

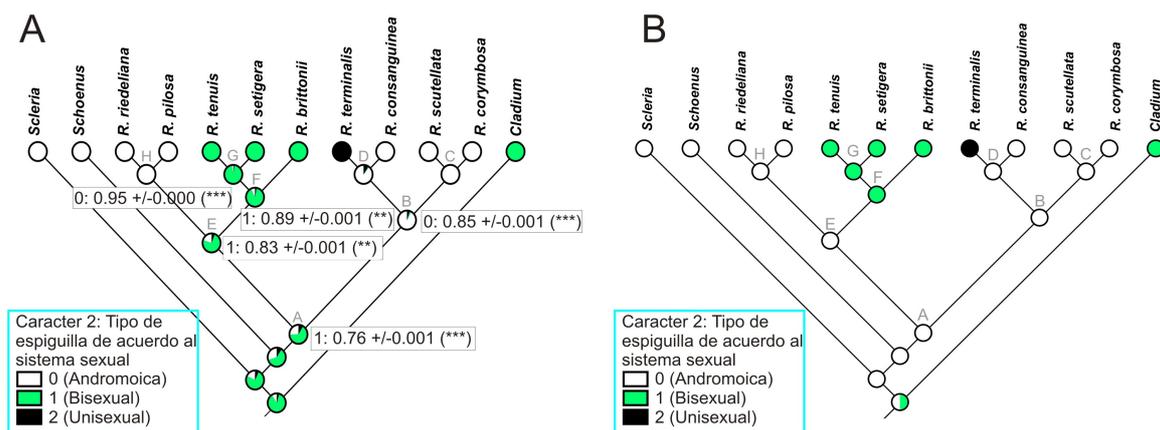


Figura 15. Reconstrucción ancestral del carácter 2 (*Tipo de espiguilla de acuerdo al sistema sexual*). Para referencias de A y B, ver Fig. 14A y B.

Número de estambres en la flor bisexual (Fig. 16)- Tres estambres (estado 0) es el estado ancestral en el género según el método bayesiano (PP= 0.45 ± 0.00). Las flores bisexuales con dos estambres evolucionaron al menos dos veces: antes de la divergencia de *R. riedelinana* y *R. pilosa* (nodo H; PP = 0.99) y en *R. consanguinea*. Flores bisexuales con un solo estambre han aparecido al menos una vez en *R. brittonii* a partir de flores con tres estambres. Bajo el método de parsimonia, la reconstrucción de los nodos de interés resultó incierta. La reconstrucción de máxima verosimilitud no se puede aplicar en este carácter debido a la codificación polimórfica de *R. brittonii*.

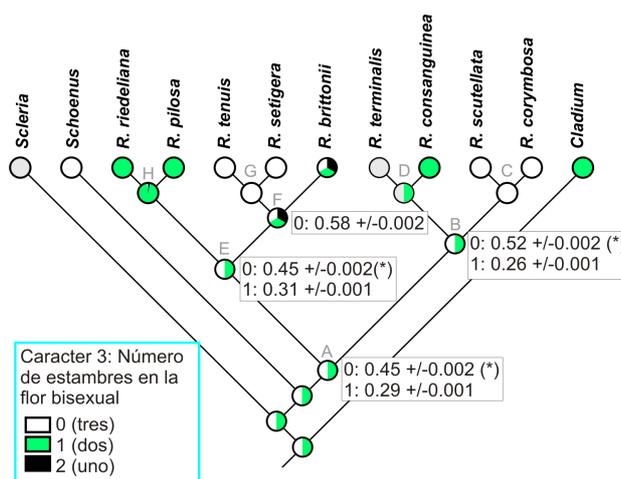


Figura 16. Reconstrucción ancestral del carácter 3 (*Número de estambres en la flor bisexual*). Para referencias de A y B, ver Fig. 14A y B. La reconstrucción bajo el criterio de máxima verosimilitud no puede ser analizada debido a la codificación polimórfica de *R. brittonii*.

Presencia de flores con perianto en la espiguilla (Fig. 17)- Espiguillas que poseen flores aperiantadas (estado 1) es el estado más probable en la base de *Rhynchospora* (nodo A) (PP = 0.67 ± 0.00 ; LP = 0.84), y para el nodo E (PP = 0.74 ± 0.00 ; LP = 0.90). Dentro de *Rhynchospora*, el perianto pudo haber aparecido dos veces, pero en diferentes tipos de espiguillas. Espiguillas con perianto en su flor basal y sin perianto en flores distales (estado 2) surgieron en el nodo B (PP= 0.96 ± 0.00 ; LP= 0.99), mientras que espiguillas con todas sus flores periantadas es una característica exclusiva de *R. brittonii* (estado 0). La reconstrucción de máxima parsimonia en la base del género es incierta; para el resto de los nodos, la reconstrucción es idéntica a los demás métodos utilizados.

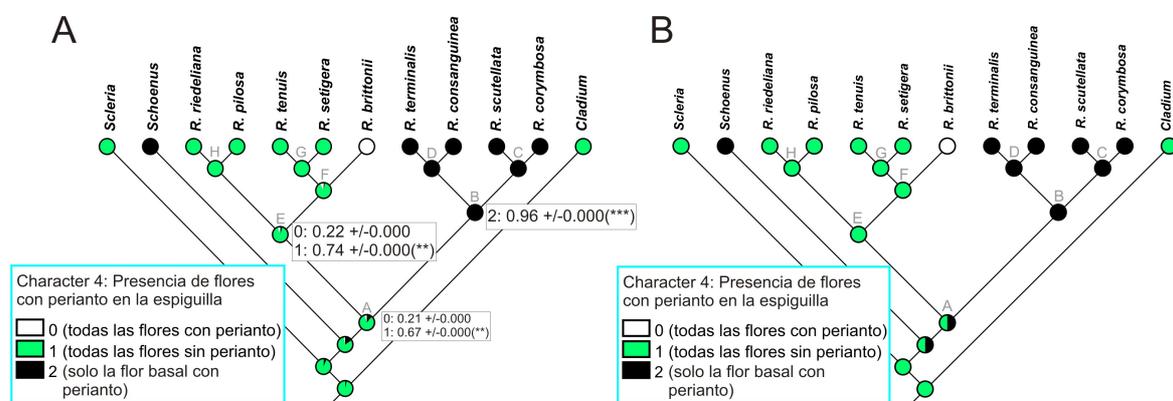


Figura 17. Reconstrucción ancestral del carácter 4 (*Presencia de flores con perianto en la espiguilla*). Para referencias de A y B, ver Fig. 14A y B.

Longitud del estilo (Fig. 18)- Los métodos bayesianos y de máxima verosimilitud indican que el ancestro de *Rhynchospora* pudo haber tenido flores con estilo corto (PP = 0.82 ± 0.00 ; LP = 0.87). Estilos largos aparecen dos veces en los nodos B (PP = 0.99 ± 0.00 ; LP = 0.99) y H (PP = 0.99 ± 0.00 ; LP = 0.99). La reconstrucción de máxima parsimonia es incierta para los nodos A y E, y por lo tanto el camino evolutivo del estilo no puede inferirse.

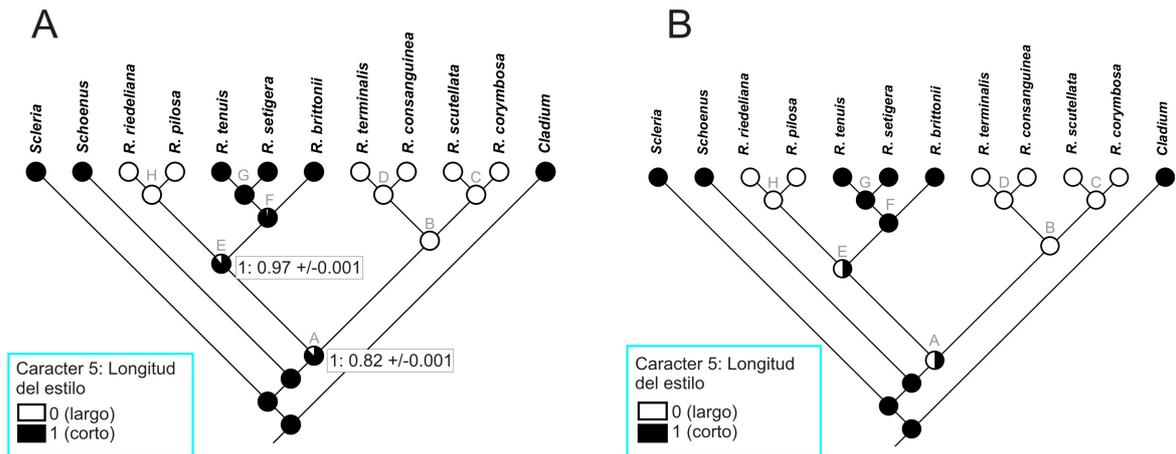


Figura 18. Reconstrucción ancestral del carácter 5 (*Longitud del estilo*). Para referencias de A y B, ver Fig. 14A y B.

Número de ramas estigmáticas (Fig. 19)- Los tres métodos emplearían una tendencia reductiva en el número de ramas estigmáticas. Tres ramas estigmáticas (estado 0) puede ser el estado ancestral de la subfamilia Cyperoideae. El número de ramas se ha reducido a dos (estado 1) en la base de *Rynchospora* (PP = 0.87 ± 0.00; LP = 0.94) y más recientemente a una sola rama (estado 2) en *R. pilosa*.

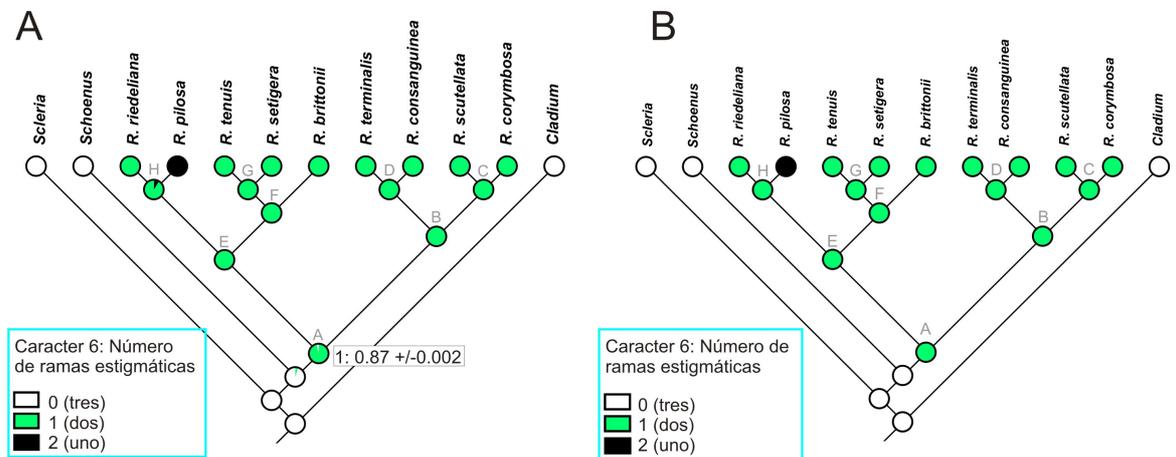


Figura 19. Reconstrucción ancestral del carácter 6 (*Número de ramas estigmáticas*). Para referencias de A y B, ver Fig. 14A y B.

Relación de elongación de androceo/gineceo (Fig. 20)- En los nodos A, E, y F, flores con el androceo que sobrepasa el gineceo en algún momento del desarrollo (estado 1) es el estado más probable, según los métodos bayesiano y de máxima verosimilitud. Los tres métodos de reconstrucción indican que el estado más probable en los nodos B y H son

flores donde el androceo nunca sobrepasa el gineceo (estado 0). La reconstrucción de máxima parsimonia resulta ambigua en la base del género *Rhynchospora*; por otro lado, este método indica que el androceo que sobrepasa el gineceo en algún momento del desarrollo (estado 1) es una sinapomorfía del nodo F.

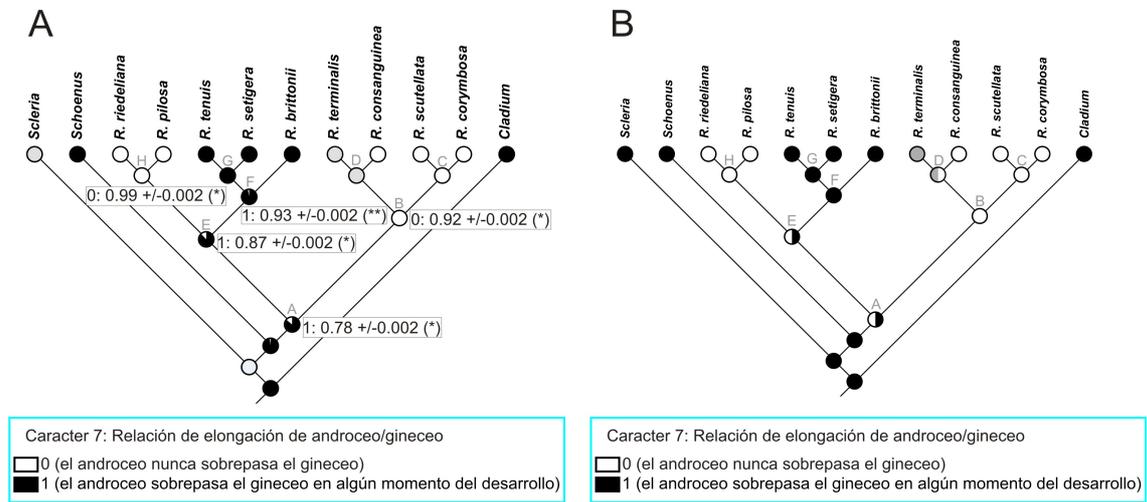


Figura 20. Reconstrucción ancestral del carácter 7 (*Relación de elongación de androceo/gineceo*). Para referencias de A y B, ver Fig. 14A y B.

5. DISCUSIÓN

5.1- Estructura de la sinflorescencia:

En las Cyperaceae la planta está compuesta de vástagos de órdenes de ramificación consecutivos. Uno de estos vástagos es el eje principal de la planta y los otros son vástagos laterales (innovaciones=ramas basales) generados en la región basal de entrenudos cortos (Reutemann et al., 2012). Cada uno de estos vástagos que forman la planta pueden ser considerados, en sentido morfológico, una sinflorescencia (Troll, 1964; Rua, 1999). La sinflorescencia es el vástago florífero producido desde una yema apical de un eje embrionario o desde una yema de innovación durante un periodo de crecimiento (Troll y Weberling, 1989; Rua, 1999). La estructura y la forma general de la sinflorescencia resultan de la actividad de sus meristemas, lo que determinan el número, tamaño y disposición relativa de sus ramas (Guarise y Vegetti, 2008a; Reutemann y col., 2012).

La sinflorescencia en las especies de *Rhynchospora* estudiadas siempre presenta una zona de innovación (IZ) y una zona de inhibición (HZ), que pertenecen al trofotagma. A continuación de la zona de inhibición y, siendo ya parte de la inflorescencia, se desarrolla la zona paracladial (ZP) y a continuación la florescencia principal (HF). Esta estructura de la sinflorescencia es la típica descrita en otros grupos de Cyperaceae (Vegetti, 2003; Guarise y Vegetti, 2008a, 2008b; Reutemann y col., 2009, 2012).

La inflorescencia de las especies estudiadas de *Rhynchospora* son politécicas, tal como ocurre en la mayoría de las Monocotiledóneas (Weberling, 1985; Alves, 2000) y en las Cyperaceae (Mora-Osejo, 1960, 1987; Kukkonen, 1984, 1996; Vegetti y Tivano, 1991; Vegetti, 1992, 1994, 2003; Heinzen y Vegetti 1994; Alves y col., 2000; Vrijdaghs, 2006; Reutemann y col., 2012).

De los principales procesos sugeridos como los responsables de la diversidad de inflorescencias en angiospermas (como homogeneización y truncamiento) (Troll, 1964), el proceso de homogeneización es el único que operó en la diversificación de la inflorescencia en el género *Rhynchospora*. Se reconoce la ocurrencia de homogeneización únicamente en inflorescencias con forma de cabezuela (Cah) que poseen exclusivamente paracladios cortos.

No se observaron inflorescencias truncadas en *Rhynchospora*; las mismas siempre rematan en una espiguilla. El proceso de truncamiento está muy relacionado con el proceso de homogeneización; muy comúnmente inflorescencias completamente homogeneizadas están truncadas (Reinheimer y Vegetti, 2008; Perreta y col., 2009). En las pocas inflorescencias homogeneizadas de *Rhynchospora* siempre se observó la espiguilla terminal (inflorescencias homogeneizadas no truncadas), un hecho ya descrito también en

Gramíneas (Perreta y col., 2009). En este sentido, el género sigue la tendencia general de la familia Cyperaceae, donde solo en unas pocas especies se observó truncamiento (Reutemann y col., 2012).

Por lo analizado anteriormente las inflorescencias en las especies estudiadas de *Rhynchospora* son en su mayoría politélicas, no truncadas, y no homogeneizadas (Fig. 1), existiendo unas pocas especies con inflorescencias no truncadas homogeneizadas (Fig. 3).

Existen tres tipos de ramificaciones en Cyperaceae, ramificaciones normales (rama producida a partir de una yema ubicada en la axila de una bráctea), ramificaciones profílares (rama producida a partir de una yema profílar), y ramificaciones accesorias (rama originada a partir de yemas accesorias o múltiples; la rama se ubica entre una rama axilar y su bráctea respectiva) (Reutemann y col., 2012). En la inflorescencia de *Rhynchospora*, se observaron ramificaciones normales y ramificaciones profílares, pero no se ha registrado la existencia de ramificaciones accesorias como en otros representantes de la familia Cyperaceae (Guarise y Vegetti, 2008a; Reutemann y col., 2012).

En todas las especies existe ramificación normal o axilar, pero el grado de ramificación presenta variaciones importantes que determinan la estructura de la inflorescencia. El grado mínimo de ramificación observado son ramificaciones de primer orden en inflorescencias completamente homogeneizadas, mientras que en inflorescencias no homogeneizadas el rango va desde el segundo al quinto grado máximo de ramificación.

Los diferentes tipos de inflorescencias encontrados en *Rhynchospora*, pueden caracterizarse en base al grado de ramificación. El subtipo de cabezuelas no homogeneizadas (Canh) tiene paracladios de segundo y tercer orden únicamente (ej.: *R. globosa* y *R. setigera*, respectivamente), mientras que en el tipo paniculodio (P) y sus subtipos (Pf, Pa, Pc y PCanh), el grado de ramificación varía desde el tercer al quinto orden (ej.: *R. asperula* (Nees) Steud. y *R. marisculus*, respectivamente).

La producción de yemas profílares y accesorias fueron reconocidas en especies de las tribus Cariceae, Cypereae, Hypolytreae, y Rhynchosporeae pertenecientes a la familia Cyperaceae (Mora Osejo, 1960; Haines, 1966; Raynal, 1971; Meert y Goetghebeur, 1979; Alves, 2000; Guarise y Vegetti, 2008a). En *Rhynchospora* solo se encontraron yemas profílares pero no yemas accesorias. La presencia de ramificaciones profílares es común en los cuatro subtipos de paniculodios, aunque se encontraron dos especies con inflorescencias de tipo paniculodio (P) en las cuales no se encontraron yemas profílares, *R. hieronymii* y *R. praecincta*. En cabezuelas homogeneizadas (Cah) también se encontraron ramificaciones

profilares, como en *R. pilosa*. Además, la presencia de ramificación profilar esta asociada al tipo de perfilo; no se observaron yemas profilares en perfiles tubulares.

Se encontraron diferencias importantes en cuanto al desarrollo del epipodio (*ep*). En inflorescencias con forma de cabezuelas (*Canh* y *Cah*), los epipodios nunca se elongan; este rasgo, es un factor importante en la formación de este tipo de inflorescencia congesta. El rol del epipodio también es importante para determinar la forma de las inflorescencias de tipo paniculodio (*P*). Epipodios elongados se presentan en todos los subtipos de paniculodios (*P*), variando el grado de elongación. Cuando la elongación ocurre en paracladios distales causando que estos sobrepasen la florescencia principal (*HF*), se forma un antelodio. Para formar un corimbodio, el epipodio se elonga alcanzando la misma altura que la florescencia principal, y cuando la elongación es aún menor, se forma un fascículo. La importancia del desarrollo del epipodio para determinar la estructura de la inflorescencia ya había sido reconocida en la familia Cyperaceae (Reutemann y col., 2012). Otro carácter importante para entender la diversidad estructural en las inflorescencias de Cyperaceae, es la longitud de los entrenudos, tanto del eje principal como de los paracladios (Reutemann y col., 2012). En *Rhynchospora*, la elongación de los entrenudos del eje principal en la región de paracladios primarios proximales es variable. En el tipo paniculodio (*P*) y sus subtipos, los entrenudos de los paracladios proximales se elongan; el largo de los entrenudos decrece acropetamente. En cabezuelas (*Canh* y *Cah*), los entrenudos del eje principal son extremadamente cortos. Aquellas especies que presentan entrenudos elongados, siempre presentan el mismo número de entrenudos alargados caracterizando dicha especie.

En estudios sistemáticos del género se describe la inflorescencia de *Rhynchospora*, como una inflorescencia terminal y varias laterales (Koyama, 1972; Guaglianone, 2001; Rocha y Luceño, 2002; Strong, 2006; Abreu Ferreira y Eggers, 2008). Aquí se considera en cambio, que todas las producciones floríferas axilares corresponden a la zona paracladial (*PZ*) de la inflorescencia. La razón principal para considerar de este modo a todas las producciones floríferas axilares como una sola inflorescencia, es que todas las ramas se originan a partir de la yema apical, y por encima de la zona de inhibición (*HZ*); además, todos los paracladios primarios (ramificados y no ramificados) se disponen siguiendo un arreglo en espiral.

Una de las críticas sobre los conceptos tipológicos de Troll (1964) es que no se incluían las formas transicionales. Posteriormente, Weberling (1989) reconoció que en varias familias de plantas las inflorescencias muestran transiciones desde inflorescencias monotéticas a

politélicas. Una visión más moderna sobre los “tipos” de Troll es interpretarlos como “clases” caracterizadas por límites delgados (Claßen-Bockhoff, 2001). Estos límites delgados se reflejan en la inflorescencia de *Rhynchospora*. Algunos autores han demostrado que los caracteres polimórficos son útiles en inferencia filogenética, permitiendo resolver nodos que pueden ser conflictivos, y por lo tanto, la inclusión de caracteres polimórficos en matrices morfológicas es recomendable (Wiens y Servedio, 1997; Kornet y Turner, 1999). En *Rhynchospora* se observó la existencia de polimorfismo en al menos dos especies *R. holoschoenoides* y *R. setigera*. Otra especie que podría presentar polimorfismo es *R. trispicata* (Nees) Schrad. ex Steud., que aquí fue caracterizada como subtipo paniculodio de antelodios (Pa); sin embargo, de acuerdo a la descripción de Guaglianone (2001), la inflorescencia de esta especie solo presenta un antelodio terminal, lo que sugiere que los paracladios proximales con entrenudos elongados no se desarrollan en algunos ejemplares de la especie.

De los diferentes procesos descritos como responsables de las variaciones observadas en las inflorescencias de Cyperaceae (Guarise y Vegetti, 2008b), sólo los siguientes determinan variaciones en la estructura de la inflorescencia en las especies estudiadas de *Rhynchospora*:

- grado de ramificación de los paracladios;
- reducción/incremento de la longitud de los entrenudos del eje principal;
- reducción/incremento de la longitud del epipodio de los paracladios;
- desarrollo de paracladios profilares;
- desarrollo de brácteas y profilos.
- reducción/incremento del número de paracladios primarios.

5.2- Estructura de la espiguilla:

En *Rhynchospora*, la espiguilla consiste en una raquilla indeterminada con flores en la axila de las glumas. Recientemente, Vrijdaghs y col. (2010) estudiaron la estructura de la espiguilla desde un punto de vista ontogenético en la subfamilia Cyperoideae (Cyperaceae), y concluyeron que la espiguilla es indeterminada (monopodial); las observaciones aquí realizadas en *Rhynchospora* apoyarían este modelo de desarrollo de la espiguilla. Mas aún, los resultados obtenidos contrastan con las conclusiones de Browning y Gordon-Gray (1995); estos autores, estudiando únicamente espiguillas adultas de *R. gracillima* ssp. *Subquadrata* (Cherm.) J. Raynal, sostienen que las flores no son axilares a las glumas.

Para la subfamilia Cyperoideae, ha sido descrita la presencia de glumas estériles dispuestas en arreglo dístico o en arreglo espiralado en la espiguilla, dependiendo del género. Las espiguillas de *Rhynchospora* poseen dos o tres glumas basales estériles y varias glumas fértiles distales. En estudios sistemáticos de *Rhynchospora*, el arreglo de las glumas ha sido considerado espiralado (Thomas, 1992; Guaglianone, 2001; Strong, 2006); sin embargo, aquí se observaron variaciones en la filotaxis de las glumas a lo largo de la espiguilla. Interesantemente, en *Rhynchospora*, las glumas basales estériles se disponen en forma dística, mientras que las glumas fértiles cambian a una disposición espiralada. Un patrón filotactico similar fue observado en *Scleria* (Ahumada y Vegetti, 2009) y en *Abildgaardia ovata* (Burm. f.) Kral (Reutemann y col., 2009). Un patrón inverso fue observado en *Scirpus falsus* C.B. Clarke (Vrijdaghs et al., 2010) (especie denominada actualmente *Dracoscirpiodes falsa*, Muasya y col., 2012), en el cual las glumas basales esteriles se disponen de forma espiralada, mientras que las glumas fértiles lo hacen de forma distica.

5.3- Desarrollo floral:

En la subfamilia Cyperoideae las flores se desarrollan siguiendo el “modelo scirpoide” (Vrijdaghs y col., 2005a; 2009). Típicamente, en este modelo, una flor perfecta comienza su desarrollo como un primordio o botón floral en la axila de una gluma; dos estambres laterales son los primeros órganos en iniciarse seguidos por un tercer estambre abaxial. Luego, tres tépalos externos (opuestos a los estambres) y tres tépalos internos (alternos a los estambres) aparecen simultáneamente con el gineceo. Este esquema tetracíclico con ciclos trímeros posee simetría radial. Vrijdaghs y col. (2005a) encontraron variaciones a este modelo general en *Eriophorum* L. y *Dulichium* Pers., debido a diferencias en este esquema detallado. Las imágenes obtenidas, indican que las flores de *Rhynchospora* no siguen con exactitud el modelo scirpoide propuesto para la subfamilia, debido a diferencias en la simetría y en el tiempo de desarrollo de los órganos. Las flores de *Rhynchospora* con dos ramas estigmáticas o número reducido de estambres poseen simetría bilateral, en lugar de la simetría radial típica que describe el modelo; solo las flores masculinas de *Rhynchospora* poseen simetría radial. Otro punto interesante sobre el desarrollo floral de *Rhynchospora*, es que el ciclo de perianto externo comienza su desarrollo antes que aparezca el primordio del gineceo, mientras que en el modelo scirpoide el gineceo y el perianto (externo e interno) aparecen al mismo tiempo.

5.4- Evolución de la morfología y el desarrollo de espiguilla y flor en *Rhynchospora*:

La filogenia realizada aquí presenta resultados consistentes a los publicados por Thomas y col. (2009). La topología del árbol aquí propuesta sugiere que el género *Rhynchospora* es monofilético. Sin embargo, se debe tener en cuenta que no se incluyeron en este estudio especies del género *Pleurostachys*, como lo hicieron Thomas y col. (2009) en su análisis, en el cual *Rhynchospora* resultó parafilético. Dos clados principales divergen en forma temprana: (1) el clado B, altamente soportado, consiste en especies del subgénero *Haplostyleae* exclusivamente, y el (2) clado E, débilmente soportado, incluye todas las especies del subgénero *Rhynchospora* y algunos miembros del subgénero *Haplostyleae*. Estos resultados sugieren que el subgénero *Rhynchospora* es monofilético y el subgénero *Haplostyleae* podría ser polifilético.

Analizando la evolución de los caracteres morfológicos y de desarrollo de espiguillas y flores, se observó que varios de estos son consistentes con la evolución de varios clados dentro de *Rhynchospora*. Más aún, la evolución de varios de los caracteres de espiguillas y flores, podrían correlacionarse con la evolución del sistema reproductivo y el sistema de polinización en el género, como se explica a continuación (Fig. 21).

La variación en el número de glumas basales estériles se correlaciona con la filogenia molecular de *Rhynchospora*. Según las reconstrucciones realizadas, el ancestro del género posee dos glumas basales estériles en su espiguilla. Posteriormente, el número de glumas se incrementó a tres al menos dos veces independientes, apoyando la diversificación del subgénero *Rhynchospora* y el linaje *R. terminalis*, *R. consanguinea*, *R. scutellata*, y *R. corymbosa*. El significado biológico que pueda tener el incremento de glumas basales estériles en Cyperaceae es enigmático.

Uno de los principales focos de atención de los botánicos, desde tiempos de Darwin, son los cambios de sexualidad de las flores y la diversidad de sistemas sexuales en angiospermas. Aunque aún no se ha podido esclarecer si la flor bisexual es el estado ancestral en angiospermas (Endress y Doyle, 2009), si se sabe que las flores unisexuales se han originado en múltiples ocasiones a partir de flores bisexuales, en aproximadamente el 10% de las angiospermas (Barrett, 2002; Mitchell y Diggle, 2005; Diggle y col., 2011). Dos historias distintas acerca de la evolución de la sexualidad de las flores fueron propuestas para *Rhynchospora* dependiendo del método de reconstrucción empleado. Las reconstrucciones obtenidas mediante análisis bayesiano y de máxima verosimilitud, estiman que el estado ancestral del género es la espiguilla bisexual (que posee únicamente flores bisexuales). Por otro lado, el método de máxima parsimonia sugiere que el estado

ancestral es la espiguilla andromonoica (que posee una flor basal bisexual y varias flores masculinas distales). Varios tipos de espiguillas, basados en el sexo de sus flores, fueron descritos para Cyperoideae. Dos tipos diferentes fueron previamente caracterizados para *Rhynchospora*, la espiguilla andromonoica y la espiguilla bisexual (Kükenthal, 1949, 1950, 1951, 1952; Koyama, 1972; Thomas, 1992; Guaglianone, 2001; Strong, 2006). Aquí, se caracterizó un tipo adicional de espiguilla para el género, denominado espiguilla unisexual, el cual posee flores unisexuales exclusivamente. La reconstrucción ancestral de este carácter indica que la espiguilla unisexual apareció tardíamente en la historia evolutiva del género, derivada a partir de la espiguilla andromonoica. Resulta interesante destacar, que la mayoría de los géneros de Cyperoideae presentan un solo tipo de espiguilla (por ejemplo *Cyperus* o *Eleocharis* R. Br.; Eiten, 1976), pero unos pocos géneros, como *Rhynchospora* y *Scleria* (Ahumada y Vegetti, 2009), han diversificado la estructura de la espiguilla mediante cambios en la sexualidad de sus flores. Debido a la falta de certeza en la reconstrucción de estados en la base del género, no fue posible inferir la dirección del cambio seguido por las espiguillas de *Rhynchospora*; sin embargo, considerando la importancia del sistema sexual en la reproducción, se puede presuponer que la diversificación de los tipos de espiguilla podría tener implicancias en la evolución del modo de polinización, el sistema reproductivo, e incluso la dispersión de frutos en *Rhynchospora*.

La pérdida de estambres posiblemente se correlaciona con el sexo de las flores en *Rhynchospora*. En flores bisexuales se pueden desarrollar tres, dos o solo un estambre, y las flores masculinas siempre desarrollan tres estambres. La reconstrucción de este carácter resultó equivocada en varios nodos. Usualmente, en Cyperoideae, el número de estambres no varía entre flores de diferentes sexos. Se han reportado algunas excepciones a esta tendencia; por ejemplo, la flor masculina de *Pycneus pumilus* (L.) Nees posee un mayor número de estambres que las flores bisexuales (Vrijdaghs y col., 2009). Es posible que la reducción del número de estambres en flores bisexuales de *Rhynchospora*, también signifique una menor probabilidad de polinización por autogamia y mayores de polinización cruzada.

Algunos géneros de Cyperaceae se caracterizan por la presencia de perianto en sus flores, mientras que otros géneros o incluso tribus completas se caracterizan por la ausencia de dicha estructura. Se ha postulado que para esta familia de plantas, el perianto desempeña un papel importante en la dispersión del fruto (Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1998). Solo unos pocos géneros incluyen especies con perianto y especies sin perianto, como es el caso de

Rhynchospora. De acuerdo a los resultados obtenidos, este carácter tendría una historia evolutiva compleja en el género; los análisis indican que el ancestro de *Rhynchospora* habría tenido espiguillas con flores aperiantadas. Además, las flores con perianto se habrían originado en dos sucesos independientes dentro del género. Otro rasgo que merece destacarse es que la evolución del perianto es independiente del tipo de espiguilla (todos los tipos de espiguillas pueden presentar flores con o sin perianto), lo que indicaría que la presencia/ausencia del perianto no se correlaciona con el sistema sexual, y por lo tanto este rasgo sería irrelevante para el sistema reproductivo en el género; esto apoyaría la hipótesis que postula la función del perianto exclusivamente para la dispersión del fruto. El aborto de una sola pieza del perianto de *R. consanguinea* es un hallazgo novedoso para la familia Cyperaceae.

El estilo aquí fue interpretado como corto e indiviso. En el análisis, el estilo corto resultó ser una sinapomorfia del subgénero *Rhynchospora*, y además este carácter se correlaciona con el sistema sexual. Mientras que espiguillas andromonoicas y unisexuales poseen flores con estilo largo, las espiguillas bisexuales (exclusivas del subgénero *Rhynchospora*) desarrollan flores con estilo corto. Las posibles implicancias biológicas de esta correlación para el sistema reproductivo de *Rhynchospora* es una pregunta abierta.

La condición trímica de los órganos florales en Cyperoideae ha sufrido reducciones en varios géneros (Vrijdaghs y col., 2004, 2005a, 2005b, 2009; Vrijdaghs, 2006). En *Rhynchospora*, el número de ramas estigmáticas ha sido reducido a solo dos, a diferencia del ancestro de la subfamilia Cyperoideae que posee tres estigmas. Aquí, por primera vez para la familia Cyperaceae, se reporta una reducción extrema en *R. pilosa*, donde solo una rama estigmática alcanza la madurez mientras que una segunda rama aborta su desarrollo. Un antecedente similar pero no idéntico fue reportado por Vrijdaghs y col. (2011); en la especie *Pycreus flavescens* (L.) P. Beauv. ex Rchb. (que pertenece a la tribu Cyperae), las dos ramas estigmáticas crecen diferentes (una se retrasa con respecto a la otra), pero finalmente las dos ramas completan su desarrollo.

Recientemente, el uso de datos de desarrollo ontogenético ha comenzado a ganar importancia en estudios de inferencia filogenética (Laurin y Germain, 2011). Actualmente, estudios ontogenéticos y filogenéticos se vinculan para estudiar la evolución de patrones de desarrollo de flores, espiguillas e inflorescencias en angiospermas (Doust y Kellogg, 2002; Doust y Drinnan, 2004; Kellogg y col., 2004; Bess y col., 2005; Jabbour y col., 2008; Jabbour y col., 2009; Feng y col., 2011). Varios estudios de desarrollo floral fueron realizados en la última década con enfoque en problemas de homología en la familia

Cyperaceae (Richards y col., 2006; Vrijdaghs y col., 2004, 2005a, 2005b, 2007, 2009, 2010, 2011; Vrijdaghs, 2006); sin embargo, comparar tiempos de desarrollo aún no ha sido considerado. El hallazgo de diferentes relaciones de desarrollo de androceo/gineceo en *Rhynchospora* remarca la importancia de realizar estudios comparativos en especies cercanamente emparentadas en Cyperaceae. De acuerdo a la reconstrucción por el método de máxima parsimonia, el androceo que sobrepasa el gineceo en algún momento del desarrollo floral es una sinpomorfia del subgénero *Rhynchospora*. Flores en las cuales el gineceo nunca es sobrepasado por el androceo, se originaron dos veces independientes. Es posible que las flores sean protogíneas cuando el androceo es siempre de menor longitud que el gineceo durante el desarrollo (relación 1 y 2), mientras que, las flores podrían ser protándricas cuando el androceo sobrepasa en longitud al gineceo en algunas etapas del desarrollo (relación 3 y 4). Es importante destacar, que especies protogíneas son asociadas con el modo de polinización anemófilo, mientras que las especies protándricas son polinizadas comúnmente por insectos (Sargent y Otto, 2004; Friedman y Barrett, 2008; 2009). Teniendo en cuenta todo lo mencionado, el reconocimiento y descripción de diferentes relaciones de desarrollo de androceo/gineceo podría ser un paso inicial muy importante para entender el sistema reproductivo de *Rhynchospora*.

5.5- Implicancias sistemáticas del desarrollo de flores y espiguillas:

Aunque la clasificación subgenérica basada en la morfología del estilo no es consistente con las filogenias publicada por Thomas y col. (2009) y la realizada aquí, la optimización de caracteres de morfología y desarrollo de espiguillas y flores demostró que estos están correlacionados con la filogenia de *Rhynchospora* (Fig. 21). La presencia de perianto en la flor en espiguillas andromonoicas en el nodo B, y la ausencia de perianto en todas las flores de la espiguilla en el nodo E, apoyan la hipótesis de la divergencia temprana de estos clados en la historia evolutiva de *Rhynchospora*. El estilo corto, la espiguilla bisexual, y las flores donde el androceo sobrepasa al gineceo en algún momento durante el desarrollo, son sinapomorfías para el clado que incluye a *R. brittonii*, *R. setigera*, y *R. tenuis* (nodo F); adicionalmente, flores en las cuales los estambres se elongan más rápido que el gineceo en etapas tempranas del desarrollo, apoyan el mismo clado.

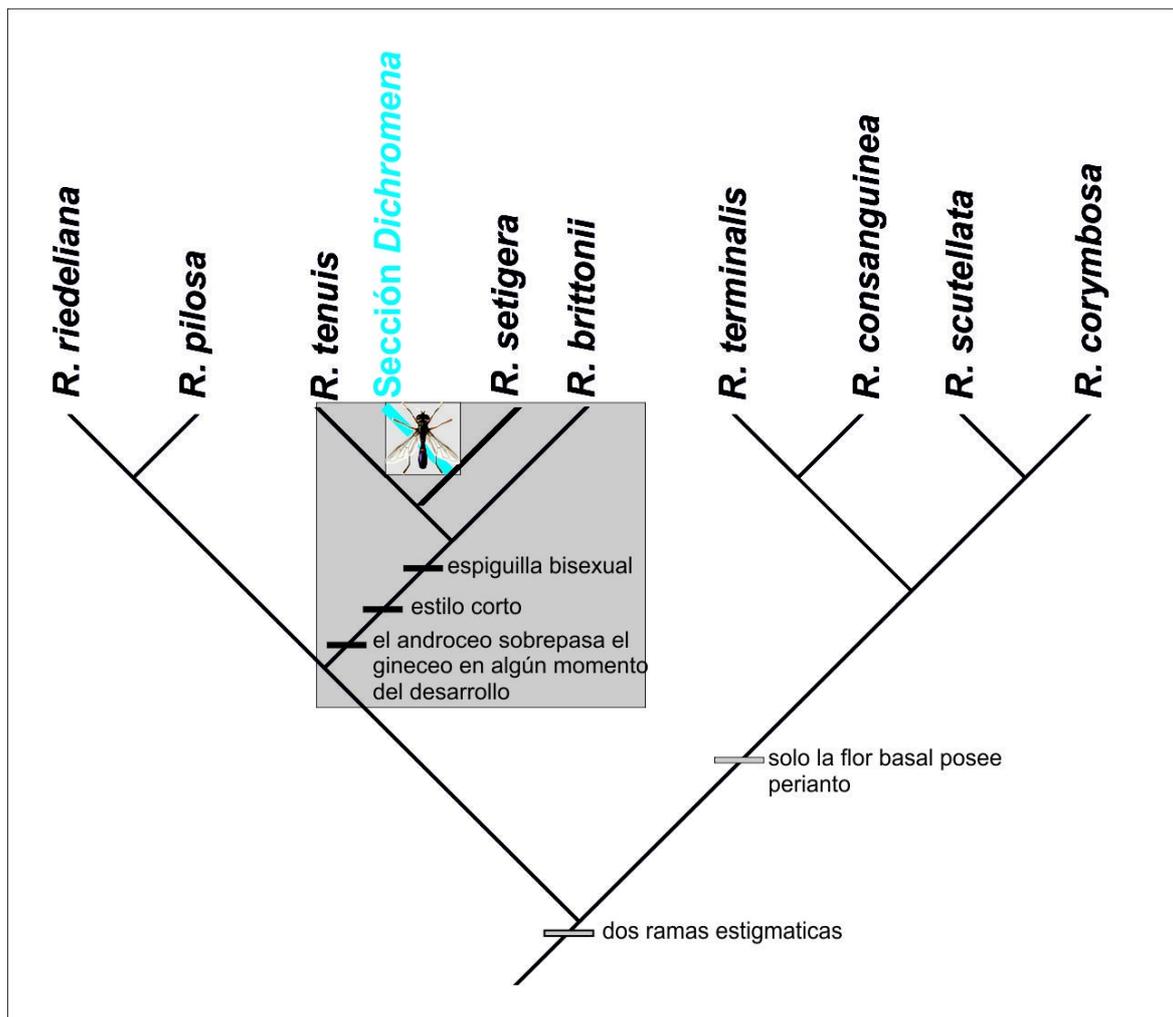


Figura 21. Sumario de la evolución de caracteres de espiguilla y flor en *Rhynchospora*. Se indican los caracteres que resultaron sinapomórficos según alguno de los métodos de optimización empleados. Las líneas grises indican estados sinapomórficos inferidos con BI, ML y parsimonia; las líneas negras indican estados sinapomórficos inferidos por el criterio de parsimonia únicamente. Se agregó la sección *Dichromena* en el árbol (en azul), teniendo en cuenta la filogenia propuesta por Thomas y col. (2009); todas las especies de esta sección son polinizadas por insectos (Thomas, 1984), ilustrado aquí con un sírfido posado sobre la rama azul. El recuadro gris indica el nodo donde ocurrieron los cambios que dieron origen a las especies polinizadas por insectos en el subgénero *Rhynchospora*.

5.6- Caracteres de flores y espiguillas que se correlacionan con el modo de polinización entomófila en *Rhynchospora*:

En general, se considera que el viento es el mecanismo de polinización en la familia Cyperaceae, aunque existen excepciones como en algunas especies de *Cyperus* (Wragg y Johnson, 2011) o *Rhynchospora* sección *Dichromena* (subgénero *Rhynchospora*) (Thomas, 1984). Thomas y sus colaboradores (2009) encontraron que el sistema de polinización de *Rhynchospora* ha cambiado de anemófilo a entomófilo al menos una vez en un clado derivado que incluye todas las especies de *Dichromena*. Las especies de la sección

Dichromena que son visitadas por insectos tienen glumas blancas y polen pegajoso, que son rasgos asociados al sistema de polinización entomófilo (Thomas, 1984). Es interesante destacar, que existen similitudes entre las especies de *Dichromena* entomófilas y otros miembros del subgénero *Rhynchospora*; las especies de *Dichromena* tienen espiguillas de tipo bisexual (producen tres o más aquenios por espiguilla) y sus flores poseen estilo corto como *R. brittonii*, *R. setigera*, y *R. tenuis* (clado F). Incluso, *R. setigera* que es hermana de la sección *Dichromena* (Thomas y col., 2009) posee inflorescencias de tipo cabezuela, con glumas blancas y flores sin perianto (Fig. 21). No existen reportes que indiquen si otros miembros del subgénero *Rhynchospora* son polinizados por insectos; sin embargo, las similitudes entre las flores de las especies de *Dichromena*, las flores de *R. brittonii*, *R. setigera*, y *R. tenuis*, indicarían que al menos parte del subgénero *Rhynchospora* se ha diversificado del resto de *Rhynchospora*, a través de cambios en la morfología de la espiguilla y las flores, y también a través de la especialización de su sistema de polinización. Llamativamente, varios caracteres del desarrollo floral aquí estudiados, como la existencia de estilo corto, flores protándricas, espiguillas bisexuales, y la ausencia de perianto, apoyarían el origen del subgénero *Rhynchospora*. Se ha postulado que algunos de los caracteres como la sexualidad de las flores y la condición protándrica, han evolucionado asociados a la polinización entomófila (Sargent y Otto, 2004; Friedman y Barrett, 2008, 2009; Soza y col., 2012). Recientemente, Wragg y Johnson (2011) postularon que especies de Cyperáceas polinizadas por insectos pueden evolucionar con facilidad a partir de especies polinizadas por el viento, si estas tienen ambos sexos muy próximos en espacio y tiempo; las especies de Cyperaceae polinizadas por insectos que no pertenecen al género *Rhynchospora* tienen espiguillas bisexuales (Thomas, 1984; Wragg y Johnson, 2011). En este sentido, la adquisición de espiguillas bisexuales (en las cuales ambos sexos están cercanos entre si) en el subgénero *Rhynchospora* podría representar un paso importante para el cambio en el sistema de polinización. Consecuentemente, el sistema sexual de las espiguillas puede considerarse un caracter relevante correlacionado con el cambio a polinización entomófila en la familia. Adicionalmente, la protogínea es común en plantas anemófilas, mientras que las flores protandricas son asociadas a la polinización entomófila (Sargent y Otto, 2004; Friedman y Barrett, 2008, 2009); es importante destacar aquí, que el subgénero *Rhynchospora* ha adquirido flores protándricas, y por lo tanto este sería otro carácter correlacionado con el cambio en el sistema de polinización. Por otro lado, el significado de la ausencia de perianto en las flores y el estilo corto en especies entomófilas de Cyperaceae no ha sido investigado aún (Thomas, 1984;

Friedman y Barrett, 2008; Wragg y Johnson, 2011). Todo lo mencionado indicaría que *Rhynchospora* representa un buen modelo para estudiar la evolución de caracteres florales involucrados en la transición entre el sistema de polinización anemófilo y el entomófilo.

5.7- Genética del desarrollo floral. *Rhynchospora* como modelo de estudio para la familia Cyperaceae:

Actualmente, las bases moleculares que controlan el desarrollo floral en la familia Cyperaceae son desconocidas. En particular, la variabilidad de espiguillas y flores presentes en *Rhynchospora* podría representar una gran oportunidad para comenzar a entender las bases genéticas que regulan el desarrollo floral en el género y la familia.

En los últimos años, se ha utilizado el modelo ABC como una herramienta de gran importancia para entender los mecanismos moleculares que regulan el desarrollo floral (Meyerowitz y col., 1991; Kramer y Hall, 2005). Este modelo propone que para la formación de sépalos, se requiere la expresión de genes homeóticos de la clase A, genes de las clases A + B para los pétalos, para estambres genes B + C, y genes clase C para la determinación de los carpelos. El modelo ABC inicial fue recientemente expandido al modelo ABCDE, siendo la clase D necesaria para la determinación del óvulo y la clase E requerida para el funcionamiento apropiado de los genes ABC (Litt y Kramer, 2010). Hasta el momento, no se sabe si el modelo ABC es aplicable a la familia Cyperaceae.

En la familia Cyperaceae, existe un ciclo interno y un ciclo externo de perianto, compuesto cada uno por tres tépalos. Para algunas familias de monocotiledóneas, como Liliaceae y Agapanthaceae, el modelo ABC fue modificado para explicar el desarrollo del ciclo externo, y se propuso que la expansión de la expresión de genes clase B causa la formación de tépalos (van Tunen y col., 1993; Nakamura y col., 2005; Kanno y col., 2007); sin embargo, los genes de la clase B no se expresan en los tépalos del ciclo externo de *Asparagus officinalis* L. (Asparagaceae) (Park y col., 2003, 2004), sugiriendo que la modificación del modelo ABC no es aplicable para explicar los tépalos de todas las monocotiledóneas. Sería interesante explorar si la expansión de la expresión de los genes clase B determina el desarrollo de los tépalos *Rhynchospora* y otras Cyperaceae.

Los mecanismos moleculares que regulan el desarrollo de flores sin perianto no han sido clarificados aún. Únicamente la especie *Chloranthus spicatus* (Thunb.) Makino (Chloranthaceae, perteneciente al grupo basal de las angiospermas), la cual carece de perianto desde el origen de su flor, fue estudiada con el enfoque del modelo ABC para comprender los mecanismos relacionados con la pérdida de perianto (Li y col., 2005).

Llamativamente, genes de todas las clases requeridas para la determinación de periantos (A, B y E) se expresan en flores de *C. spicatus*, sugiriendo que un mecanismo más complejo que la simple pérdida de genes puede estar operando. En este sentido, las flores aperiántadas de *Rhynchospora* proporcionan una gran oportunidad para entender las bases moleculares que determinan la falta de perianto en angiospermas.

La flor femenina de *R. terminalis* que posee perianto es interesante si se considera que la pérdida de estambres indicaría que algunos genes B y/o C han modificado su función. El estambre faltante de la flor bisexual de *R. pilosa*, *R. consanguinea*, y *R. riedeliana*, le confiere simetría bilateral a la flor; la adquisición de simetría bilateral debida a la represión del desarrollo de estambres ha sido vinculada con genes *CYC* en Eudicots (Luo y col., 1995), y probablemente un mecanismo similar actúa en *Rhynchospora*.

La secuencia de organogénesis floral en Cyperaceae es otro rasgo interesante. Como señala Tucker (2003), el modelo ABC solo tiene en cuenta la determinación de los órganos pero no aborda el orden cronológico de la iniciación de los órganos florales. Esto puede ser un tema interesante para abordar en investigaciones futuras considerando que durante la organogénesis floral de las especies de *Rhynchospora* estudiadas (que se corresponden con el modelo general de desarrollo floral en Cyperoideae), los estambres se inician primero (ciclo 3), luego los periantos (ciclo 1 (tépalos externos) y ciclo 2 (tépalos internos)), y finalmente el gineceo (ciclo 4). Esta secuencia difiere de la descrita para la especie modelo *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., a partir de la cual se estableció el modelo ABC, debido a que los sépalos (ciclo 1) y pétalos (ciclo 2) se inician antes que los estambres (ciclo 3) y el gineceo (ciclo 4) (Meyerowitz y col., 1991).

6. CONCLUSIONES

Estudiar la evolución de Cyperaceae presupone algunas dificultades propias de esta familia. Su gran diversidad y el minúsculo tamaño de sus estructuras reproductivas como la espiguilla y las flores, complican la tarea. A diferencia de otras familias de plantas con flores que han diversificado sus piezas en función de atraer polinizadores, las Cyperaceae, por ser mayoritariamente polinizadas por el viento, no presentan órganos florales vistosos que faciliten la tarea de su estudio y clasificación. A pesar que existen aproximadamente 100 géneros de Cyperaceae, solo unos pocos superan el centenar de especies; si además consideramos a los géneros en los cuales existe una transición en el sistema de polinización anemófilo a entomófilo, este número se reduce aún más. El género *Rhynchospora*, posee ambas características, y por ello estudiar la evolución de sus estructuras reproductivas resulta interesante; sobre todo si se considera la gran diversidad que se presenta.

En esta tesis se realizó un estudio estructural de la inflorescencia, que permitió reconocer cuales son los procesos y los caracteres responsables de la diversidad de formas encontradas en el género. Por medio del análisis tipológico, se encontraron varios caracteres que permiten explicar la diversidad de inflorescencias hallada en el género.

Estudiar el desarrollo de espiguillas y flores en *Rhynchospora*, permitió reconocer características morfológicas y ontogenéticas desconocidas para la familia Cyperaceae. Aquí, por primera vez se reporta el aborto de piezas de perianto y de ramas estigmáticas; ambos hallazgos no podrían realizarse sin estudiar la secuencia completa del desarrollo floral como se hizo en esta tesis. Al mismo tiempo, comparar el desarrollo de androceo y gineceo en varios representantes cercanos de *Rhynchospora*, permitió reconocer la existencia de varios patrones de desarrollo, imposibles de determinar estudiando únicamente estructuras adultas.

La optimización de los caracteres encontrados de espiguilla y flor en un marco filogenético adecuado, permitió estudiar la evolución de dichos caracteres y la implicancia de los mismos en la evolución del género *Rhynchospora*. Esto a su vez, fue útil para reconocer caracteres de valor sistemático en el género.

Finalmente, por medio de los aportes de la morfología, el desarrollo y la filogenética, se pudieron discutir los posibles escenarios en los cuales se correlaciona la evolución de los programas de desarrollo de espiguilla y flor, y el sistema de polinización, el sistema reproductivo, y el modo de dispersión en *Rhynchospora*. En este sentido, aquí se plantea que la evolución de espiguillas bisexuales y flores protándricas, podrían representar pasos imprescindibles para la adquisición de polinización entomófila en el género.

Esta tesis, pone en valor la importancia de realizar estudios que incluyan la morfología y el desarrollo en un marco filogenético apropiado, para comprender la evolución no solo de *Rhynchospora*, sino también de otros géneros de la familia Cyperaceae. Sin embargo, al mismo tiempo, se plantea la necesidad de estudiar las bases genéticas del desarrollo floral en la familia Cyperaceae, para lo cual *Rhynchospora* sería un modelo interesante.

7. BIBLIOGRAFÍA

- ABREU FERREIRA P.M. y L. EGGERS. 2008. Espécies de Cyperaceae do Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata, município de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 22, 173–185.
- AHUMADA O. 2007. Las especies argentinas y paraguayas del género *Scleria* P.J. Bergius (Cyperaceae). Estudio taxonómico y tipología de la sinfloroscencia. Disertación doctoral, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina.
- AHUMADA O. y A.C. VEGETTI. 2009. Inflorescence structure in species of *Scleria* subgenus *Hypoporum* and subgenus *Scleria* (Sclerieae-Cyperaceae). *Plant Systematic Evolution* 281: 115–135.
- ALVES M.V. 2000. Abordagem Tipológica das Inflorescencias em Monocotiledóneas. En: Tópicos Atuais em Botânica. 51st Congreso Nacional de Botánica, Brasilia, DF, pp. 17–22.
- ALVES M.V., M. WANDERLEY y W. W. THOMAS. 2000. Typology of the inflorescence in species of *Hypolytrum* Rich., (Cyperaceae) from Brazil. *Beitrag zur Biologie der Pflanzen* 72: 59–73.
- ARAÚJO A.C. 2001. Revisão de *Rhynchospora* Vahl sect. *Pluriflorae* Kük. (Cyperaceae). Disertación doctoral, University of São Paulo, Brazil.
- BARRETT S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274–284.
- BESS E.C., A.N. DOUST, y E.A. KELLOGG. 2005. A naked grass in the “bristle clade”: a phylogenetic and developmental study of *Panicum* section *bulbosa* (Paniceae: Poaceae). *International Journal of Plant Sciences* 166: 371–381.
- BLASER H.W. 1941. Studies in the morphology of the Cyperaceae I. Morphology of flowers. A. Scirpoid genera. *American Journal of Botany* 28: 542–551.
- BLASER H.W. 1944. Studies in the morphology of the Cyperaceae. II. The prophyll. *American Journal of Botany* 31: 53–64.
- BROWNING J. y K.D. GORDON-GRAY. 1995. Studies in Cyperaceae in southern Africa. 28: Spikelet morphology in *Rhynchospora gracillima* ssp. *subquadrata*. *South African Journal of Botany* 61: 319–324.
- BRUHL J.J. 1991. Comparative development of some taxonomically critical floral/inflorescence features in Cyperaceae. *Australian Journal of Botany* 39: 119–127.
- BRUHL J.J. 1995. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. *Austral. Syst. Bot.* 8: 125–305.

- CELAKOVSKÝ L. 1887. Über die ährchenartigen Partialinfloreszenzen der Rhynosporeen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 5: 148–152.
- CLABEN-BOCKHOFF R. 2001. Plant morphology: the historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. *Annals of Botany* 88, 1153–1172.
- DIGGLE P.K., V.S. DI STILIO, A.R. GSCHWEND, E.M. GOLENBERG, R.C. MOORE, J.R.W. RUSSELL, y J.P. SINCLAIR. 2011. Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms. *Trends in Genetics* 27: 368-376.
- DOUST A.N., y E.A. KELLOGG. 2002. Inflorescence diversification in the panicoid “bristle grass” clade (Paniceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology. *American Journal of Botany* 89: 1203-1222.
- DOUST A.N., y A.N. DRINNAN. 2004. Floral development and molecular phylogeny support the generic status of *Tasmannia* (Winteraceae). *American Journal of Botany* 91: 321-331.
- DOYLE J.J., y J.L. DOYLE. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- EDGAR R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32(5):1792-1797.
- EITEN L.T. 1976. Inflorescence units in the Cyperaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 113–119.
- ENDRESS P.K., y J.A. DOYLE. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany* 96: 22–66.
- FENG C., Q. XIANG, y R.G. FRANKS. 2011. Phylogeny-based developmental analyses illuminate evolution of inflorescence architectures in dogwoods (*Cornus* s. l., Cornaceae). *New Phytologist* 191: 850–869.
- FRIEDMAN J. y S.C.H. BARRETT. 2008. A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *International Journal of Plant Science* 169: 49–58.
- FRIEDMAN J. y S.C.H. BARRETT. 2009. The consequences of monoecy and protogyny for mating in wind-pollinated *Carex*. *New Phytologist* 181: 489–497.
- GIVNISH T.J., M. AMES, J.R. MCNEAL, M.R. MCKAIN, P.R. STEELE, C.W. DEPAMPHILIS, S.W. GRAHAM, J.C. PIRES, D.W. STEVENSON, W.B. ZOMLEFER, B.G. BRIGGS, M.R. DUVALL, M.J. MOORE, J.M. HEANEY, D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, K. THIELE, y J.H. LEEBENS-MACK. 2010. Assembling the

- Tree of the Monocotyledons: Plastome Sequence Phylogeny and Evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97(4): 584-616.
- GOETGHEBEUR P. 1986. Genera Cyperacearum. Disertación doctoral, State University, Ghent.
- GOETGHEBEUR P. 1998. Cyperaceae. In: Kubitzki, K., Huber, H., Rusall, P. J., Stevens P. S. & Stüzel, T. (eds.), The families and genera of plants 4: 141-190. Springer Verlag, Berlin.
- GUAGLIANONE R.E. 1979. Sobre *Rhynchospora rugosa* (Vahl) Gale (Cyperaceae) y algunas especies afines. *Darwiniana* 22: 255-311.
- GUAGLIANONE R.E. 1980. Contribución al estudio del género *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae) II. *Darwiniana* 22: 499-510.
- GUAGLIANONE R.E. 1981. Contribución al estudio del género *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae) III. *Darwiniana* 23: 489-506.
- GUAGLIANONE R.E. 1982. Contribución al estudio del género *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). IV. *R. iberiae* nueva especie de América Austral. *Darwiniana* 24: 469-473.
- GUAGLIANONE R.E. 1996. Cyperaceae. Pp. 70-96 y 21. En: H. B. Lahitte & J. A. Hurrell (eds.), Las Plantas Hidrófilas de la Isla Martín García. Comisión de Investigaciones Científicas (CIC) Buenos Aires. Ser. Informes 52.
- GUAGLIANONE R.E., 2001. Contribución al estudio del género *Rhynchospora* (Cyperaceae) V. Sección *Longirostres* en América austral. *Darwiniana* 39 (3-4): 287-342.
- GUARISE N.J. y A.C. VEGETTI. 2008a. The Inflorescences structure of *Cyperus* L. section *Luzuloidei* Kunth (Cyperaceae). *Plant Systematic and Evolution* 271: 41-63.
- GUARISE N.J., Y A.C. VEGETTI. 2008b. Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: hypothetical evolutionary trends. *Flora* 203, 640-647.
- GUINDON S., y O. GASCUEL. 2003. A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704.
- GUINDON S., J.F. DUFAYARD, V. LEFORT, M. ANISIMOVA, W. HORDIJK, y O. GASCUEL. 2010. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* 59: 307-321.

- HAINES R.W. 1966. Prophylls and branching in Cyperaceae. *J. Afr. Nat. Hist. Soc.* 26, 51–78.
- HAINES R.W. y K.A. LYE. 1976. Studies in African Cyperaceae XIV. The genus *Hellmuthia* Steud. *Botaniska Notiser* 129: 61–68.
- HALL T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98.
- HEINZEN F.A. y A.C. VEGETTI. 1994. Typology of the Inflorescence in *Cyperus corymbosus* var. *subnodosus* and *C. rotundus* (Cyperaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 68: 263–273.
- HOLTTUM R.E. 1948. The spikelet in Cyperaceae. *Botanical Review* 14: 525–541.
- HUELSENBECK J.P. y F. RONQUIST. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.
- JABBOUR F., C. DAMERVAL, y S. NADOT. 2008. Evolutionary trends in the flowers of Asteridae: is polyandry an alternative to zygomorphy. *Annals of Botany* 102: 153–165.
- JABBOUR F., L.P. RONSE DE CREANE, S. NADOT, y C. DAMERVAL. 2009. Establishment of zygomorphy on an ontogenic spiral and evolution of perianth in the tribe Delphinieae (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 104: 809–822.
- KANNO A., M. NAKADA, Y. AKITA, y M. HIRAI. 2007. Class B Gene Expression and the Modified ABC Model in Nongrass Monocots. *TheScientificWorldJOURNAL* 7: 268–279.
- KELLOGG E.A., K.M. HISER, y A.N. DOUST. 2004. Taxonomy, phylogeny, and inflorescence development of the genus *Ixophorus* (Panicoideae: Poaceae). *International Journal of Plant Science* 165:1089–1105.
- KERN J.H. 1962. A new look at some Cyperaceae mainly from the tropical standpoint. *Advancement of Science* 19: 141–148.
- KORNET D.J. y TURNER, H. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Syst. Biol.* 48, 365–379.
- KOYAMA T. 1972. The botany of the Guayana Highland. Part. 9. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 23, 23–89.
- KRAMER E.M., y J.C. HALL. 2005. Evolutionary dynamics of genes controlling floral development. *Current Opinion in Plant Biology* 8:13–18.
- KÜKENTHAL G. 1949. Vorarbeiten zu einer monographie der Rhynchosporoideae. *Rhynchospora. Bot. Jahrb. Syst.* 74: 375-509.

- KÜKENTHAL G. 1950. Vorarbeiten zu einer monographie der Rhynchosporoideae. *Rhynchospora. Bot. Jahrb. Syst.* 75: 90-195.
- KÜKENTHAL G. 1951. Vorarbeiten zu einer monographie der Rhynchosporoideae. *Rhynchospora. Bot. Jahrb. Syst.* 75: 273-314.
- KÜKENTHAL G. 1952. Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. *Pleurostachys. Bot. Jahrb. Syst.* 75:451–497.
- KUKKONEN I. 1986. Special features of the inflorescence structure in the family Cyperaceae. *Ann. Bot. Fenn.* 23: 107–119.
- KUKKONEN I. 1994. Definition of descriptive terms for the Cyperaceae. *Ann. Bot. Fenn.* 31, 37–43.
- LAURIN M., y D. GERMAIN. 2011. Developmental Characters in Phylogenetic Inference and Their Absolute Timing Information. *Systematic Biology* 60: 630-644.
- LI G., Z. MENG, H. KONG, Z. CHEN, G. THEISSEN, y A. LU. 2005. Characterization of candidate class A, B and E floral homeotic genes from the perianthless basal angiosperm *Chloranthus spicatus* (Chloranthaceae). *Developmental Genes and Evolution* 437–449.
- LITT A., y E.M. KRAMER. 2010. The ABC model and the diversification of floral organ identity. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 21: 129–137.
- LUCERO L.E., y A.C. Vegetti. 2012. Inflorescence structure in *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). *Flora* 207: 47– 56.
- LUO D., R. CARPENTER, C. VINCENT, L. COPSEY, y E. COEN. 1995. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature* 383: 794–799.
- MADDISON W.P. y D.R. MADDISON. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis [online]. Version 2.74. [WWW document]. URL <http://mesquiteproject.org>.
- MATTFELD J. 1938. Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 56: 86–116.
- MEERT M. y P. GOETGHEBEUR. 1979. Comparative floral morphology of Bisboeckelereae and Cariceae (Cyperaceae) on the basis of the anthoid concept. *Bulletin de la Societe Royale Botanique de Belgique* 112: 128–143.
- MEEUSE A.D.J. 1975a. Changing floral concepts: anthocorms, flowers, and anthoids. *Acta Botanica Neerlandica* 24: 23–36.
- MEEUSE A.D.J. 1975b. Interpretative floral morphology of the Cyperaceae on the basis of the anthoid concept. *Acta Botanica Neerlandica* 24: 23–36.

- MEYEROWITZ E.M., J.L. BOWMAN, L.L. BROCKMAN, G.N. DREWS, T. JACK, L.E. SIEBURTH, y D. WEIGEL. 1991. A genetic and molecular model for floral development in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 1:157-167.
- MITCHELL C.H. y P.K. DIGGLE. 2005. Evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany* 92: 1068–1076.
- MORA-OSEJO J.E. 1960. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie der Cyperaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 35: 293–341.
- MORA-OSEJO J.E. 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Ser. J. Alvarez Lleras 1, Bogotá. 195 pp.
- MUASYA A.M., D.A. SIMPSON, M.W. CHASE, y A. CULHAM. (1998). An assessment of the suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. *Plant Syst. Evol.* 211: 257–271.
- MUASYA A.M., D.A. SIMPSON, G.A. VERBOOM, P. GOETGHEBEUR, R.F.C. NACZI, M.W. CHASE, y E.SMETS. 2009. Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: current progress and future prospects. *Bot. Rev.* 75, 2–21.
- MUASYA A.M., M. REYNDERS, P. GOETGHEBEUR, D.A. SIMPSON, y A. VRIJDAGHS. 2012. *Dracoscirpoides* (Cyperaceae) - A new genus from Southern Africa, its taxonomy and floral ontogeny. *South African Journal of Botany* 78: 104–115.
- NAKAMURA T., T. FUKUDA, M. NAKANO, M. HASEBE, T. KAMEYA, y A. KANNO. 2005. The modified ABC model explains the development of the petaloid perianth of *Agapanthus praecox* ssp. *orientalis* (Agapanthaceae) flowers. *Plant Molecular Biology* 58: 435–445.
- PAGEL M. y A. MEADE. 2006. Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov Chain Monte Carlo. *The American Naturalist* 167: 808–825.
- PARK J.H., Y. ISHIKAWA, R. YOSHIDA, A. KANNO, y T. KAMEYA. 2003. Expression of *AODEF*, a Bfunctional MADS-box gene, in stamens and inner tepals of dioecious species *Asparagus officinalis* L. *Plant Molecular Biology* 51, 867-875.
- PARK J.H., Y. ISHIKAWA, T. OCHIAI, A. KANNO, y T. KAMEYA. 2004. Two *GLOBOSA*-like genes are expressed in second and third whorls of homochlamydeous flowers in *Asparagus officinalis* L. *Plant Cell Physiology* 45: 325-332.

- PAX E. 1886. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 7: 287–318.
- PAYER J.B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Masson: Paris.
- PERRETA M., J. RAMOS, y A.C. VEGETTI. 2009. Development and Structure of the Grass Inflorescence. *Botanical Review* 75: 377–396.
- POSADA D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253–1256.
- RAMBAUT A. y A.J. DRUMMOND. 2007. Tracer v1.5, disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- RAYNAL A. 1971. Quelques notes morphologiques sur les Cypéracées. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 10: 589–603.
- REINHEIMER R. y A.C. VEGETTI. 2008. Inflorescence diversity and evolution in the pck clade (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Plant Systematics and Evolution* 275: 133–167.
- REUTEMANN A.G., N.J. GUARISE, M.G. LÓPEZ, y A.C. VEGETTI. 2009. Structure of inflorescences of selected South American species of *Abildgaardia* Vahl, *Bulbostylis* Kunth and *Fimbristylis* Vahl (Abildgaardieae-Cyperoideae-Cyperaceae). *Plant Systematic and Evolution* 283: 93–110.
- REUTEMANN A.G., L.E. LUCERO, N. GUARISE, Y A.C. VEGETTI. 2012. Structure of the Cyperaceae inflorescence. *Botanical Review* 78: 184–204.
- RICHARDS J., J.J. BRUHL y K.L. WILSON. 2006. Flower or spikelet? Understanding the morphology and development of reproductive structures in Exocarya (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *American Journal of Botany* 93: 1241–1250.
- ROCHA E.A. y M. LUCEÑO. 2002. Estudo taxonômico de Rhynchospora Vahl Seção Tenues (Cyperaceae) no Brasil. *Hoehnea* 29, 189–214.
- RUA G.H. 1999. Inflorescencias. En: Bases teóricas para su análisis. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 100 pp.
- SARGENT R.D., y S.P. OTTO. 2004. A phylogenetic analysis of pollination mode and the evolution of dichogamy in angiosperms. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1183–1199.
- SCHÖNLAND S. 1922. South African Cyperaceae. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 3, Pretoria, S. Africa.

- SIMPSON D.A. 1995. Relationships within Cyperales (pp. 497–509). In: P. Rudall, P. J.Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, vol. 2. Royal Botanic Gardens, Kew.
- SIMPSON D.A., C.A. FURNESS, T.R. HODKINSON, A.M. MUASYA y M.W. CHASE. 2003. Phylogenetic Relationships in Cyperaceae Subfamily Mapanioideae Inferred from Pollen and Plastid DNA Sequence Data. *Journal of Botany* 90: 1071–1086.
- SIMPSON D.A., A.M. MUASYA, M. ALVES, J.J BRUHL, S. DHOOGHE, M.W. CHASE, C.A. FURNESS, K. GHAMKHAR, P. GOETGHEBEUR, T.R. HODKINSON, A.D. MARCHANT, R. NIEUBORG, A.A. REZNICEK, E.H. ROALSON, E. SMETS, J.R. STARR, W.W. THOMAS, K.L. WILSON y X. ZHANG. (2007). Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data—A new *rbcL* analysis. *Aliso* 23: 72–83.
- SOZA V.L., J. BRUNET, A. LISTON, P. SALLES SMITH, y V.S. DI STILIO. 2012. Phylogenetic insights into the correlates of dioecy in meadow-rues (*Thalictrum*, Ranunculaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 180–192.
- STRONG M. 2006. Taxonomy and Distribution of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in the Guianas, South America. Contributions from the United States National Herbarium, volume 53, 225 pp.
- TABERLET P., L. GIELLY, G. PAUTOU, y J. BOUVET. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- THOMAS W.W. 1984. The systematics of *Rhynchospora* sect. *Dichromena*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 37: 1-116.
- THOMAS W.W. 1992. A synopsis of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in Mesoamerica. *Brittonia*, 44(1): 14-44.
- THOMAS W.W., A.C. ARAÚJO, y M.V. ALVES. 2009. A preliminary molecular phylogeny of the Rhynchosporae (Cyperaceae). *Bot. Rev.* 75, 22–29.
- TIMONEN T. 1998. Inflorescence structure in the sedge tribe Cariceae (Cyperaceae). Publications in Botany from the University of Helsinki 26.
- TROLL W. 1964. Die Infloreszenzen. In: *Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Fischer, Jena.
- TUCKER S.C. 2003. Floral Development in Legumes. *Plant Physiology* 131: 911–926.
- VAN TUNEN A.J., W. EIKELBOOM, y G. ANGENENT. 1993. Floral organogenesis in *Tulipa*. *Flowering Newsletter* 16: 33-38.

- VEGETTI A.C. 1992. Typology of the inflorescence in species *Schoenoplectus* (Cyperaceae) in Austral America. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 67: 241–249.
- VEGETTI A.C. 1994. Typology of the Inflorescence in Species of *Isolepis*. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 68: 21–26.
- VEGETTI A.C. 2003. Synflorescence typology in Cyperaceae. *Ann. Bot. Fenn.* 40, 35–46.
- VEGETTI A.C. y J.C. TIVANO. 1991. Sinflorescence in *Schizachyrium microstachyum* (Poaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 66: 165–178.
- VRIJDAGHS A. 2006. A floral ontogenetic approach to homology questions in non-mapanioid Cyperaceae. PhD thesis, Laboratory of Plant Systematics, K.U. Leuven, Belgium. 472 pp.
- VRIJDAGHS A., P. GOETGHEBEUR, A.M. MUASYA, E. SMETS y P. CARIS. 2004. The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). *South African Journal of Botany* 70: 587–559.
- VRIJDAGHS A., P. CARIS, P. GOETGHEBEUR y E. SMETS. 2005a. Floral Ontogeny in *Scirpus*, *Eriophorum* and *Dulichium* (Cyperaceae), with special reference to the perianth. *Annals of Botany* 95: 1199–1209.
- VRIJDAGHS A., P. GOETGHEBEUR, A.M. MUASYA, P. CARIS y E. SMETS. 2005b. Floral ontogeny in *Ficinia* Schrad. and *Isolepis* R. Br. (Cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. *Annals of Botany* 96: 1247–1264.
- VRIJDAGHS A., P. GOETGHEBEUR y E. SMETS. 2005c. Homology problems in cyperoid flowers: a floral ontogenetic approach. In: XVII International Botanical Congress, Abstracts. Vienna, Austria, 219.
- VRIJDAGHS A., P. GOETGHEBEUR, E. SMETS y P. CARIS. 2007. The *Schoenus* spikelet a rhipidium? A floral ontogenetic answer. *Aliso* 23: 204–209.
- VRIJDAGHS A., A.M. MUASYA, P. GOETGHEBEUR, P. CARIS, A. NAGELS y E. SMETS. 2009. A floral ontogenetic approach questions of homology within the Cyperoideae (Cyperaceae). *Botanical Review* 75: 30–51.
- VRIJDAGHS A., M. REYNDERS, I. LARRIDON, A. M. MUASYA, E. SMETS y P. GOETGHEBEUR. 2010. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperaceae): a monopodial general model based on ontogenetic evidence. *Annals of Botany* 105: 555–571.
- VRIJDAGHS [A., M. REYNDERS](#), I. LARRIDON, A. M. MUASYA, I. LARRIDON, P. GOETGHEBEUR, y E. SMETS. 2011. Morphology and development of spikelets and flowers in *Cyperus* and *Pycneus* (Cyperaceae). *Plant Ecology and Evolution* 2–21.

- WEBERLING F. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Arg. de Bot.* 24, 1–28.
- WEBERLING F. 1989. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WIENS J.J. Y M.R. SERVEDIO. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Syst. Biol.* 46, 332–345.
- WRAGG P.D., y S.D. JOHNSON. 2011. Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: experimental evidence and functional traits. *New Phytologist* 191: 1128–1140.
- ZHANG X., K.L. WILSON y J.J. BRUHL. 2004. Sympodial structure of spikelets in the tribe Schoeneae (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 91: 24–36.

8. APÉNDICES

Apéndice I- Clasificación infragenérica de las especies estudiadas en el análisis tipológico de la inflorescencia, basada en el sistema propuesto por Kükenthal (1949, 1950, 1951, 1952).

Subgénero	Pars	Sección	Especie		
Haplostylis	Anthelata	<i>Longirostres</i> Kunth	<i>R. amazonica</i> Poep. et Kunth (subs. <i>amazonica</i>)		
			<i>R. asperula</i> (Nees) Steud.		
			<i>R. careyana</i> Fernald		
			<i>R. corniculata</i> (Lam) A. Gray		
			<i>R. corymbosa</i> (L.) Britton		
			<i>R. gigantea</i> Link		
			<i>R. inundata</i> (Oakes) Fernald		
			<i>R. macrostachya</i> Torrey		
			<i>R. organensis</i> C.B. Clarke		
			<i>R. rostrata</i> Lind.		
			<i>R. scutellata</i> Grises		
			<i>R. spectabilis</i> Hochst		
			<i>R. triflora</i> Vahl		
		<i>R. trispicata</i> (Nees) Schrad. ex Steud.			
		<i>Paniculatae</i> Boeck	<i>R. hieronymii</i> Boeck		
			<i>R. racemosa</i> C.B. Clarke		
			<i>R. exaltata</i> Kunth		
		<i>Racemosae</i> C.B. Clarke	<i>R. holoschoenoides</i> (Rich.) Herter		
			<i>R. splendens</i> C.B. Clarke		
		<i>Polycephalae</i> C.B. Clarke	<i>R. recurvata</i> (Nees) Steud		
<i>R. pilosa</i> Boeckeler					
<i>R. consanguinea</i> (Kunth) Boeck.					
Capitatae	<i>Pluriflorae</i> Kük	<i>R. globosa</i> (Kunth) Roem. & Schult.			
		<i>R. terminalis</i> (Nees) Steud			
		<i>R. alba</i> (L.) Vahl			
Diplostylis	Eu-Rhynchospora	<i>Albae</i> C.B. Clarke	<i>R. cephalotes</i> (L.) Vahl		
			<i>R. chapmanii</i> Curtis		
			<i>R. cubensis</i> C.B. Clarke		
			<i>R. fusca</i> (L.) Ait		
			<i>R. britonii</i> Gale		
			<i>R. globularis</i> (Chapm.) Small		
			<i>R. marisculus</i> Nees		
			<i>R. mixta</i> Britton ex Small		
			<i>R. plumosa</i> Ell.		
			<i>R. barrosiana</i> Guaglianone		
			<i>R. rugosa</i> (Vahl) Gale		
			<i>R. caduca</i> Elliot		
			Psilocaryae	<i>Eu-Psilocarya</i> (Torr.) C.B. Clarke	<i>R. velutina</i> (Kunth) Boeck
					<i>R. praecineta</i> Maury
					<i>R. confinis</i> (Nees) C.B. Clarke
		<i>Luzuliformes</i> Kük			
			<i>Spermodontes</i> Kükenth.		

	<i>Tenues</i> Kük	<i>R. emaciata</i> (Nees) Boeck. <i>R. tenuis</i> Link <i>R. tenella</i> (Nees) Boeck.
Dichromena	<i>Dichromena</i> (Michx.) Vahl	<i>R. nervosa</i> (Vahl) Böckeler <i>R. setigera</i> (Kunth) Boeck

Apéndice II- Materiales estudiados en el análisis tipológico.

R. alba (L.) Vahl: Wallengren & Kneucker 13 (K).

R. amazonica Poep. et Kunth (subs. *amazonica*): Amaral, Lima & Guedes 12567 (K).

R. asperula (Nees) Steud.: LL 51, 67 (SF).

R. barrosiana Guaglianone: LL 34 (SF); AGR 84, 137, 141 (SF); E.R. Guaglianone et al. 3295, 786, 1231, 1219 (SI), A. Burkart 19375, 7856, 27622 (SI), T.M. Pedersen 15134, 9007 (SI), A. Burkart et al. 30766, 29244, 30745 (SI), A. Schinini et al. 27744 (SI), L.B. Smith et al. 9393 (SI), Rosengurtt 1115 (SI), S.G. Tressens 4187 (SI), Guarise 269 (SF).

R. britonii Gale: LL 23, 30, 63, 64 (SF); NJG 386, 388 (SF).

R. caduca Elliot: Mc Callum 12932 (K).

R. careyana Fernald: Kral 85594 (K).

R. cephalotes (L.) Vahl: P.H. Gentle 2513 (K); Smith 10102 (K).

R. chapmanii Curtis: Godfrey 48348 (K); Kral 85272 (K).

R. confinis (Nees) C.B. Clarke: T.M. Pederson 75 (K).

R. consanguinea (Kunth) Boeck.: SM 341 (SF).

R. corniculata (Lam) A. Gray: Pretz 3789 (K); Polmer 8846 (K).

R. corymbosa (L.) Britton: AGR 116, 140 (SF); LL 14, 38, 59, 78 (SF); NJG 248, 366 (SF), Guarise 6, 148, 149, 132 (SF).

R. cubensis C.B. Clarke: Ekman 342 (K).

R. emaciata (Nees) Boeck.: LL 09 (SF); Pedersen 8745 (CORD); A. Krapovickas et al 18245 (LP).

R. exaltata Kunth: D. Sucre 2825, 4021 (SI), F.C.A Olivera et al. 862 (SI), T.M. Pedersen 12044 (SI), F. Moreles 1058 (SI), Riedel 1353, 1015 (SI), M. Sobral 4054 (SI), A.B. Joly 167 (SI), Chebataroff 6010 (SI), C. Angeli 195 (SI).

R. fusca (L.) Ait: R.B. Drummond 16 (K).

R. globosa (Kunth) Roem. & Schult.: St.G. Beck 13194 (SI), J.E. Montes 3289 (SI), T. Rojas 6804 (SI), M.G. López et al. 234 (SI), R. Klein 4581 (SI), Reitz & Klein 6152, 10139 (SI), G. Hatschbach 5099 (SI), M.S. Ferrucci et al. 1510 (SI), T. Rojas 6385 (SI), R. Guillén et al. 2584 (SI), F. mereles 2269 (SI).

R. gigantea Link: Boeckeler 6672 (K).

R. globularis (Chapm.) Small: C.L. Lundel 4703 (K); R. Kral 84901 (K); R. Mc Vaugh 10736 (K).

***R. hieronymii* Boeck:** Reitz & Klein 14550 (SI), O. Morrone et al. 3701, 2332 (SI), St.G. Beck 17536 (SI), O. Morrone & M.J. Belgrano 4923 (SI), D. Legrand 4563 (SI), A. Lombardo 8220 (SI), Castellanos 15122 (SI), L.B. Smith & R. Reitz 14355 (SI), H.A. S  ller 136 (SI), E.R. Guaglianone et al. 3304 (SI).

***R. holoschoenoides* (Rich.) Herter:** G. Hatschbach 29206 (LP); G.Hatschbach 56477 (CORD); Osten 21778 (SI), B. Rambo 31710, 31763 (SI), A. Schini 33258, R.L. Fr  es 31684 (SI), Sintenis 1236 (SI), T.M. Pedersen 15770, 12694, 10268, 13795, 939, (SI), Loreto 14646 (SI), Hoehne 862 (SI), Croat 23952 (SI), Reitz & Klein 1015 (SI), A. Mattos 20 (SI), R.L. Fr  es 32155.

***R. inundata* (Oakes) Fernald:** Hansen & Wunderlin 10434 (K).

***R. macrostachya* Torrey:** Radford 8 (K); Bozeman 45302 (K); Wiymourt 12384 (K).

***R. marisculus* Nees:** LL 37 (SF); AGR 142 (SF); Reitz & Klein 11841 (SI), L.R. Parodi 12605 (SI), A. Burkart et al. 30764 (SI), A. Burkart 1421 (SI), E.R. Guaglianone et al. 3303, 3071 (SI), Reitz & Klein 12328 (SI), E.R. Guaglianone 2177, 2775 (SI), N.M. Bacigalupo et al. 952, 354 (SI), S.G. Tressens et al. 4324 (SI), A. Krapovickas et al. 37524.

***R. mixta* Britton ex Small:** R. Kral 85972 y 85200 (K).

***R. nervosa* (Vahl) B  ckeler:** Burkart 17358 (SI); Hoehne 5536 (SI).

***R. organensis* C.B. Clarke:** IHN 11198 (K).

***R. pilosa* Boeckeler:** SM 342 (SF).

***R. plumosa* Ell.:** Curtis 399 (K); Gentle 1914 (K); Kral 55771 (K).

***R. praecincta* Maury:** S.A. Renvoize 2886 (SI), J.E. Montes 2252 (SI), R. Van et al. 4119, 4142 (SI), A. Burkart et al. 29759, 29762, 29739, 30746, 29767 (SI), Troncoso et al. 2265 (SI), A.I. Honfi 618 (SI), L.Cabrera 28562 (SI), N.M. Bacigalupo 765 (SI).

***R. racemosa* C.B. Clarke:** Wright 727 (K).

***R. recurvata* (Nees) Steud:** SM 352 (SF).

***R. riedeliana* C. B. Clarke:** SM 347 (SF).

***R. rostrata* Lind.:** Heringer et al. 5670 (K); Prance & Silva 59080 (K).

***R. rugosa* (Vahl) Gale:** SM 338 (SF).

***R. scutellata* Grises:** LL 03 (SF); AGR 58, 67, 92 (SF), Pensiero 671, 4932 (SF), Manzi-Tedone 4866 (SF), Pensiero et al. 4925 (SF), Pire-Niselsohn 235 (SF), N.M. Bacigalupo & E.R. Guaglianone 1550, 1506 (SI), A. Vegetti 1124 (SF), Ragonese 2504, 3186, 3262, (SI), Covas & Ragonese 3893 (SI).

***R. setigera* (Kunth) Boeck:** AGR 151, 154, 165; A. Burkart 19639, 14172, 14448, 3562 (SI), J.E. Montes 2147, 2584, 74691, 15378 (SI), L. Cabrera 28553 (SI), B. Rambo 35454,

54422 (SI), R. Klein 4386 (SI), Zuloaga y Morrone 6547 (SI), Diem 1571 (SI), O. Morrone et al. 1112, 2230, 1799 (SI), E.M. Zardini et al. 1008 (SI).

***R. spectabilis* Hochst:** Edwards 2555 (K).

***R. splendens* C.B. Clarke:** G. Appux 64 (K); Hunt 6404 (K).

***R. terminalis* (Nees) Steud:** SM 343 (SF).

***R. triflora* Vahl:** Rojas 10030 (K); Assi 6051 (K).

***R. trispicata* (Nees) Schrad. Ex Steud:** Pedersen 12251 (CORD); Morrone, O. 3984 (SI).

***R. velutina* (Kunth) Boeck:** LL 27 (SF); AGR 130, 134, 135 SF); N.M. Bacigalupo & E.R. Guaglianone 1697 (SI), A. Burkart 15468 (SI), E.R. Guaglianone et al. 3051, 3068, 57, 59 (SI), M.M. Arbo et al. 8465 (SI), G.J. Schwarz 8753, 5305 (SI), A. Krapovickas y col. 29310 (SI), N.M. Bacigalupo et al. 362 (SI), C. Romanczuk et al. 243 (SI).

Apéndice III- Materiales estudiados en el análisis ontogenético y filogenético.

Todos los ejemplares se encuentran depositados en el herbario “Ingeniero A. Ragonese” (SF).

Taxón (número de acceso Genbank): ejemplar (Voucher), país de origen.

***R. brittonii* Gale** (KC111772): LL 63, Argentina.

***R. consanguinea* (Kunth) Boeck.** (KC111770): SM 341, Brasil.

***R. corymbosa* (L.) Britton** (KC111768): LL 14, Argentina; AGR 140, Argentina.

***R. pilosa* Boeckeler** (KC111775): SM 342, Brasil.

***R. riedeliana* C. B. Clarke** (KC111776): SM 344, Brasil.

***R. setigera* (Kunth) Boeck** (KC111773): AGR 151, Argentina; AGR 154, Argentina; AGR 165, Argentina.

***R. scutellata* Griseb** (KC111769): LL 03, Argentina; AGR 58, Argentina.

***R. tenuis* Link** (KC111774): AGR 131, Argentina; LL 20, Argentina.

***R. terminalis* (Nees) Steud** (KC111771): SM 343, Brasil.

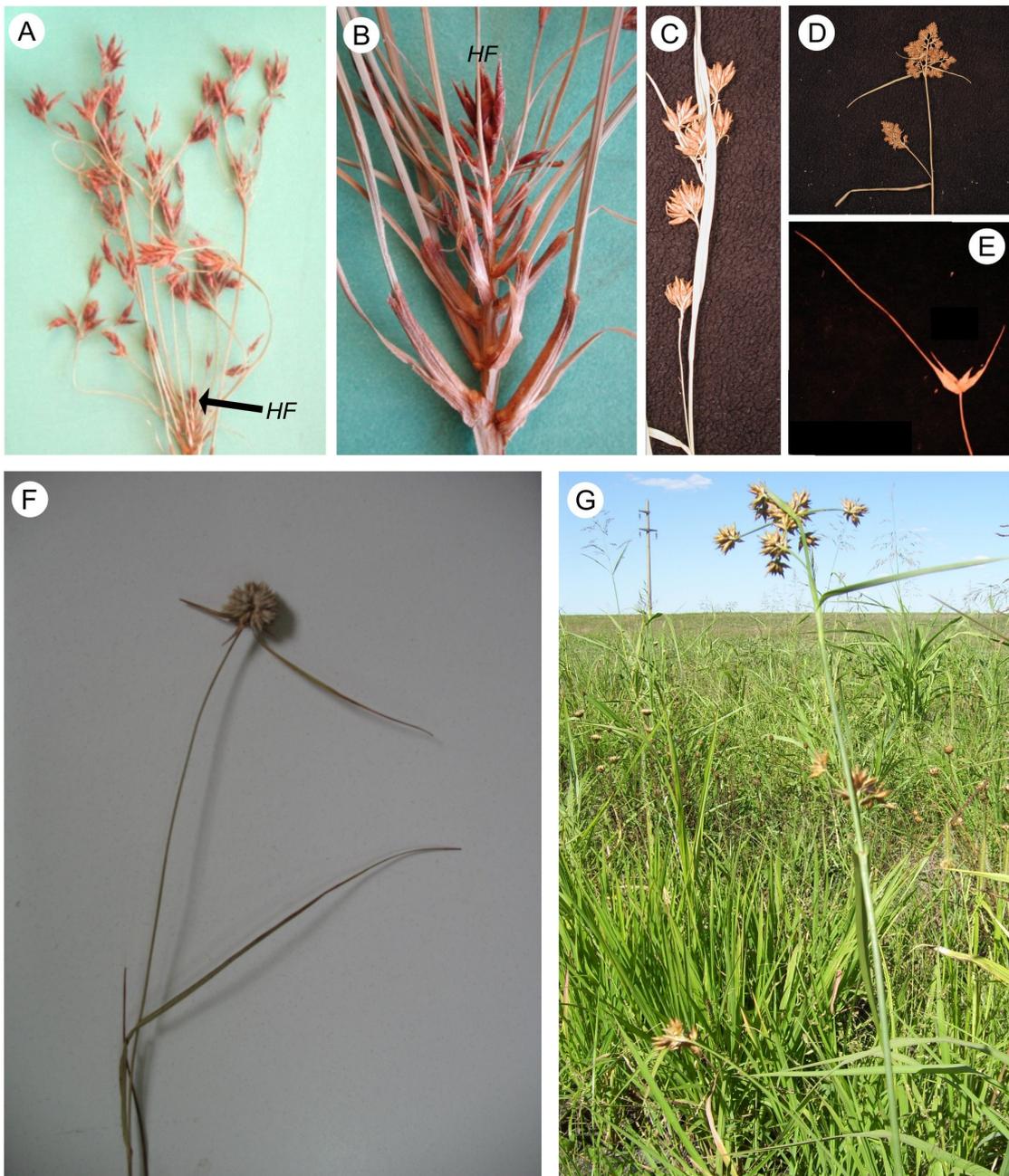
Apéndice IV- Codificación y matriz de caracteres de espiguilla y flor.

Codificación de caracteres y sus estados: 1- Número de glumas basales estériles: 0, dos; 1, tres. 2- Tipo de espiguilla de acuerdo al sistema sexual: 0, andromonoico; 1, bisexual; 2, unisexual. 3- Número de estambres en flores bisexuales: 0, tres; 1, dos; 2, uno. 4- Presencia de flores con perianto en la espiguilla: 0, todas las flores con perianto; 1, todas las flores sin perianto; 2, solo la flor basal con perianto. 5- Longitud del estilo: 0, largo; 1, corto. 6- Número de ramas estigmáticas: 0, tres; 1, dos; 2; una. 7- Relación de elongación de androceo/gineceo: 0, el androceo nunca sobrepasa el gineceo (relación 1 y 2); 1, el androceo sobrepasa el gineceo en algún momento del desarrollo (relación 3 y 4). El guión indica datos inaplicables. El asterisco hace referencia al único caracter que fue definido como polimórfico considerando las observaciones realizadas en esta tesis y las observaciones realizadas por Guaglianone (1980).

Matriz de datos

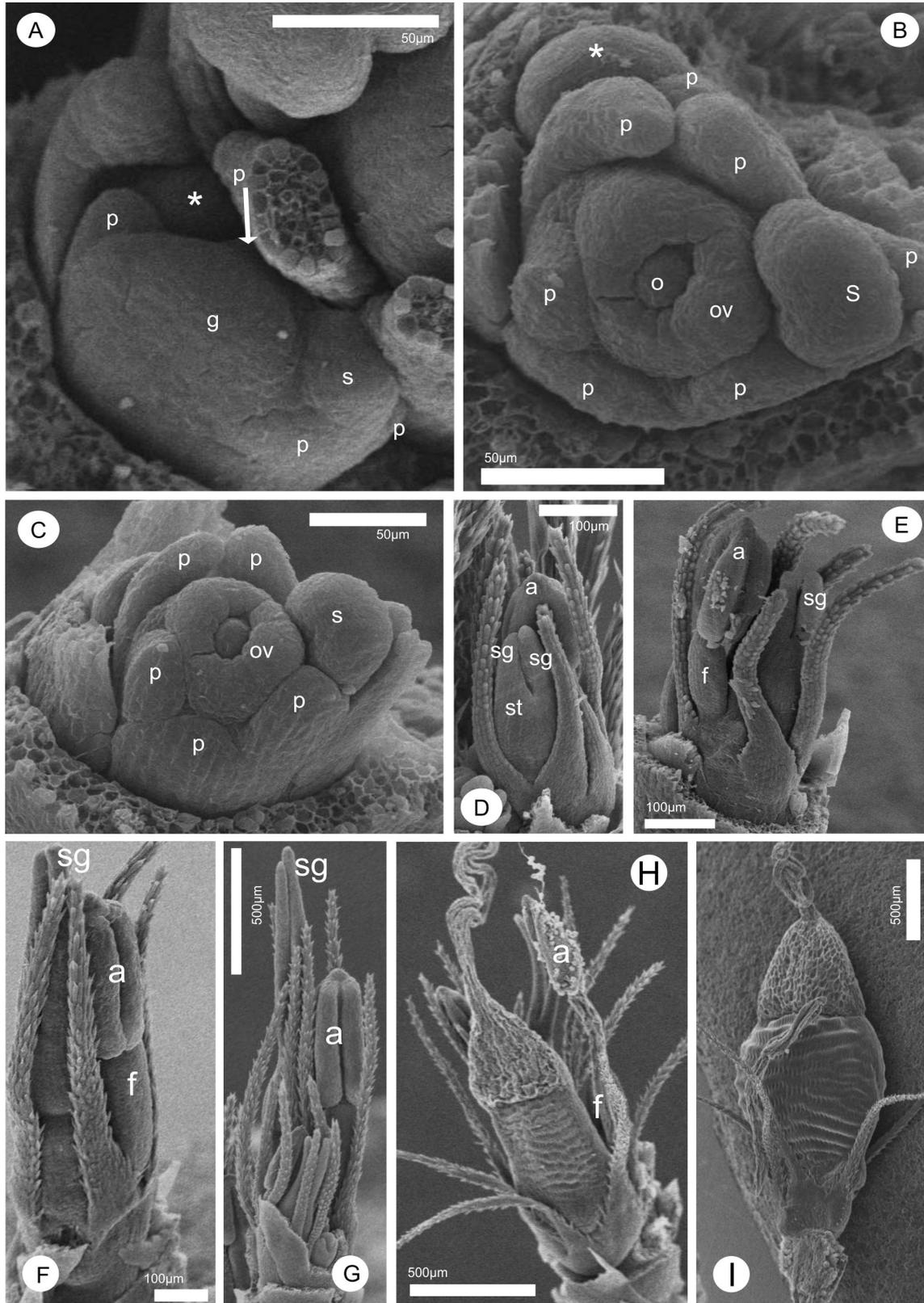
Especie	Caracter						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>R. brittonii</i>	0	1	012*	0	1	1	1
<i>R. consanguinea</i>	0	0	1	2	0	1	0
<i>R. corymbosa</i>	1	0	0	2	0	1	0
<i>R. pilosa</i>	0	0	1	1	0	2	0
<i>R. riedeliana</i>	0	0	1	1	0	1	0
<i>R. scutellata</i>	1	0	0	2	0	1	0
<i>R. setigera</i>	1	1	0	1	1	1	1
<i>R. tenuis</i>	1	1	0	1	1	1	1
<i>R. terminalis</i>	0	2	-	2	0	1	-
<i>Schoenus nigricans</i>	-	1	0	0	1	0	1
<i>Scleria distans</i>	0	2	-	1	1	0	-
<i>Cladium marisculus</i>	-	1	1	1	1	0	1

Apéndice V- Ejemplos de inflorescencias en *Rhynchospora*. A) Porción terminal de la inflorescencia de *R. corymbosa*, en la cual se observan paracladios ramificados distales que superan la florescencia principal (*HF*), formando un antelodio; B) Acercamiento de la porción terminal de la inflorescencia de *R. corymbosa*, donde se observan los cladoprofilos en paracladios primarios; C) inflorescencia de donde se observan paracladios ramificados proximales que rematan en fascículos *R. scutellata*; D) Inflorescencia tipo paniculodio (*P*) de *R. hieronymii*; E) Inflorescencia tipo cabezuela homogeneizada (*Cah*) de *R. consanguinea*; F) Inflorescencia tipo cabezuela no homogeneizada (*Canh*) de *R. setigera*; G) Foto a campo de *R. scutellata*.

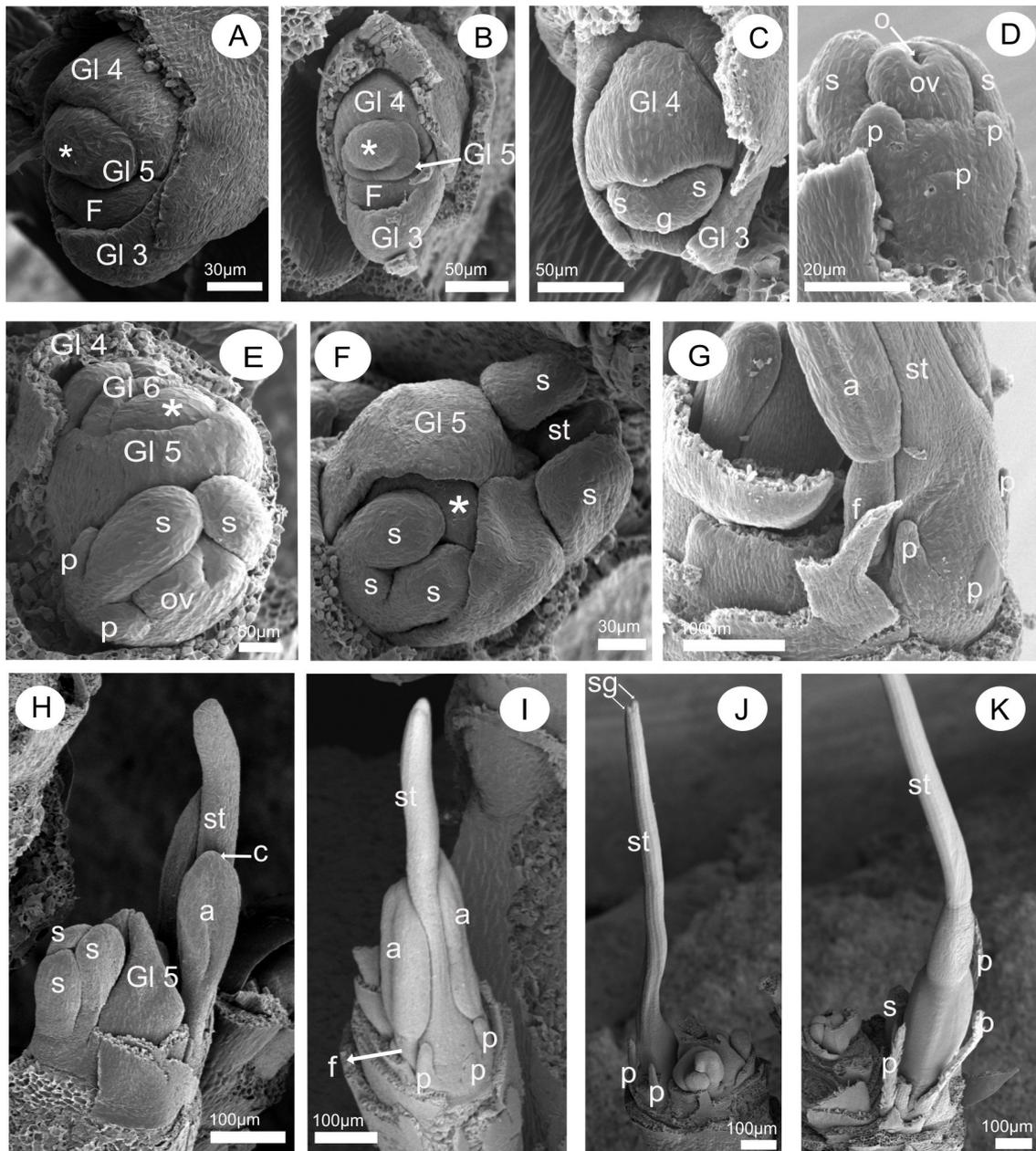


Apéndice VI- Secuencia del desarrollo floral de las especies estudiadas.

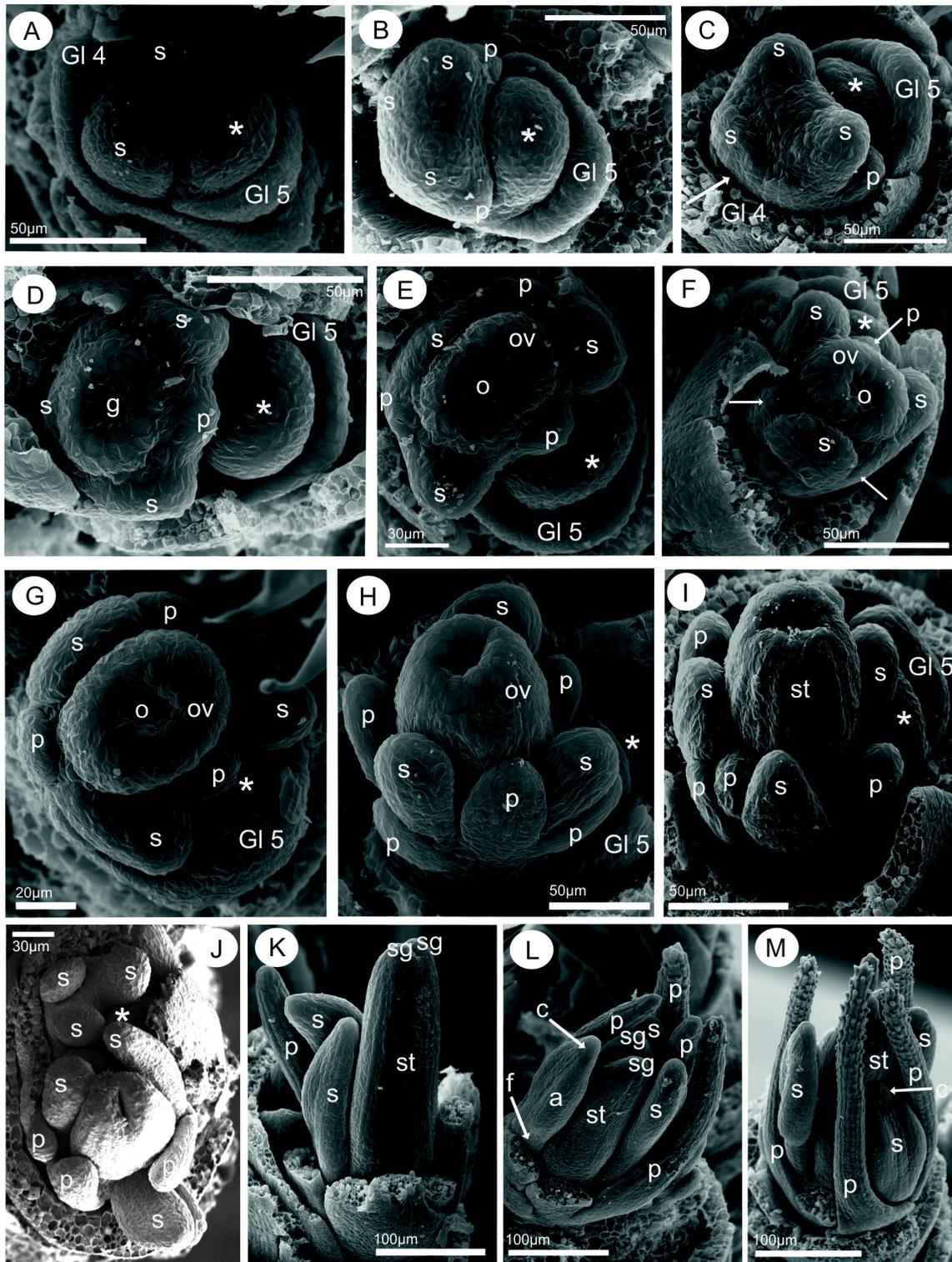
Desarrollo floral de *R. brittonii*. a, antera; f, filamento; g, gineceo; o, óvulo; ov, ovario; p, perianto; p, estambres; st; estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



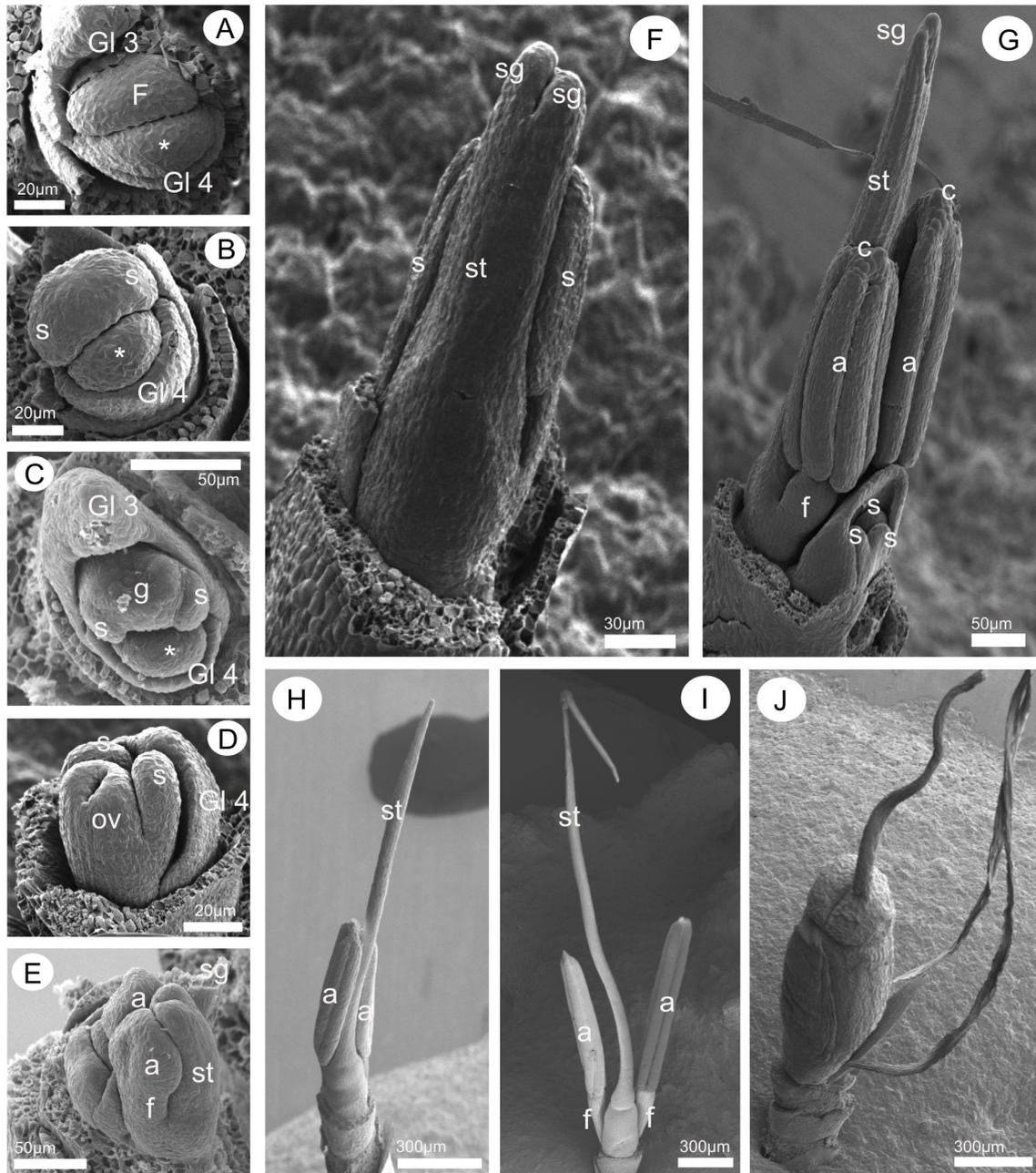
Desarrollo floral de *R. consanguinea*. a, antera; c, conectivo; f, filamento; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; p, perianto; s, estambres; st, estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



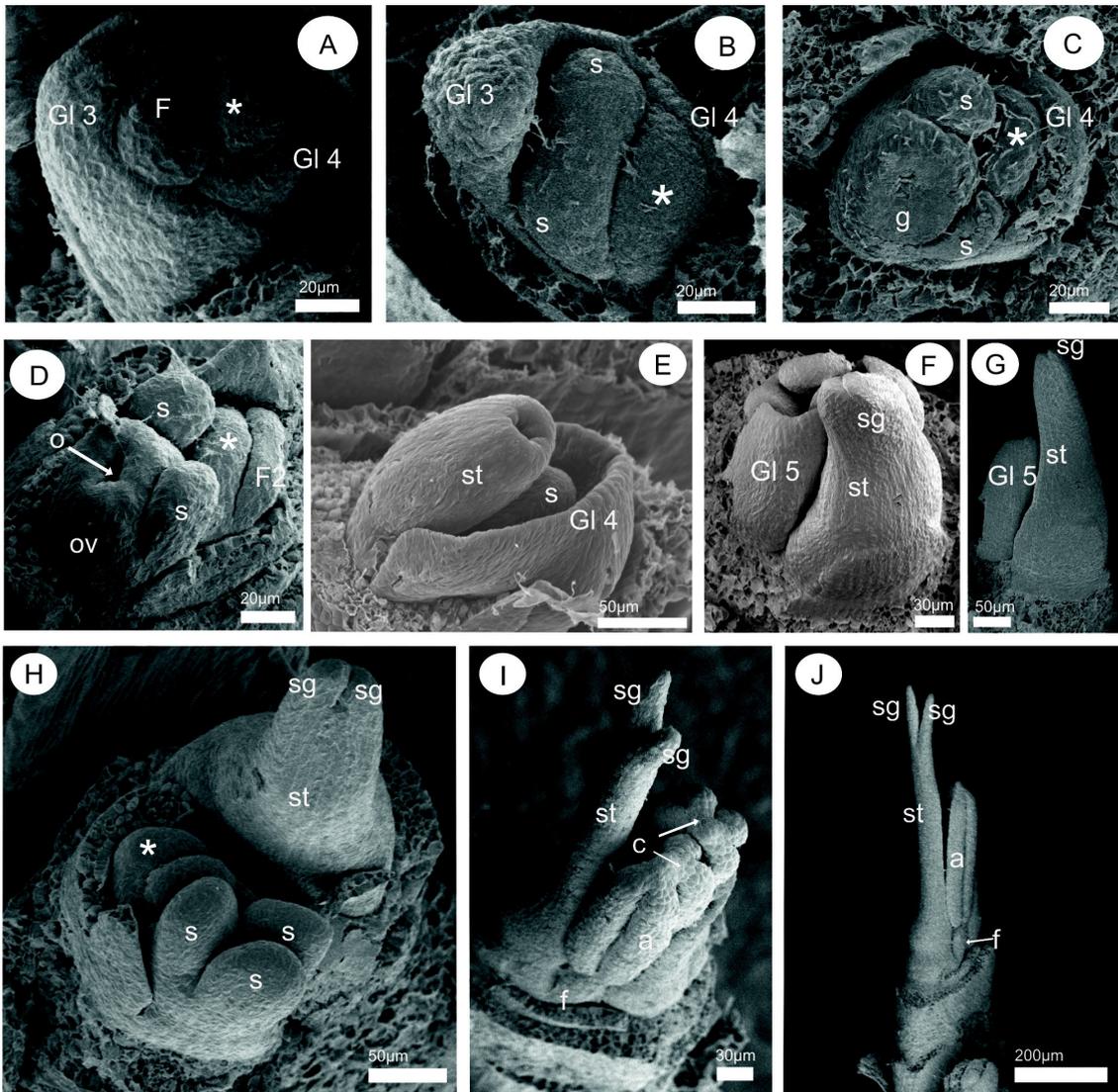
Desarrollo floral de *R. corymbosa*. g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; p, perianto; s, estambres; st; estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



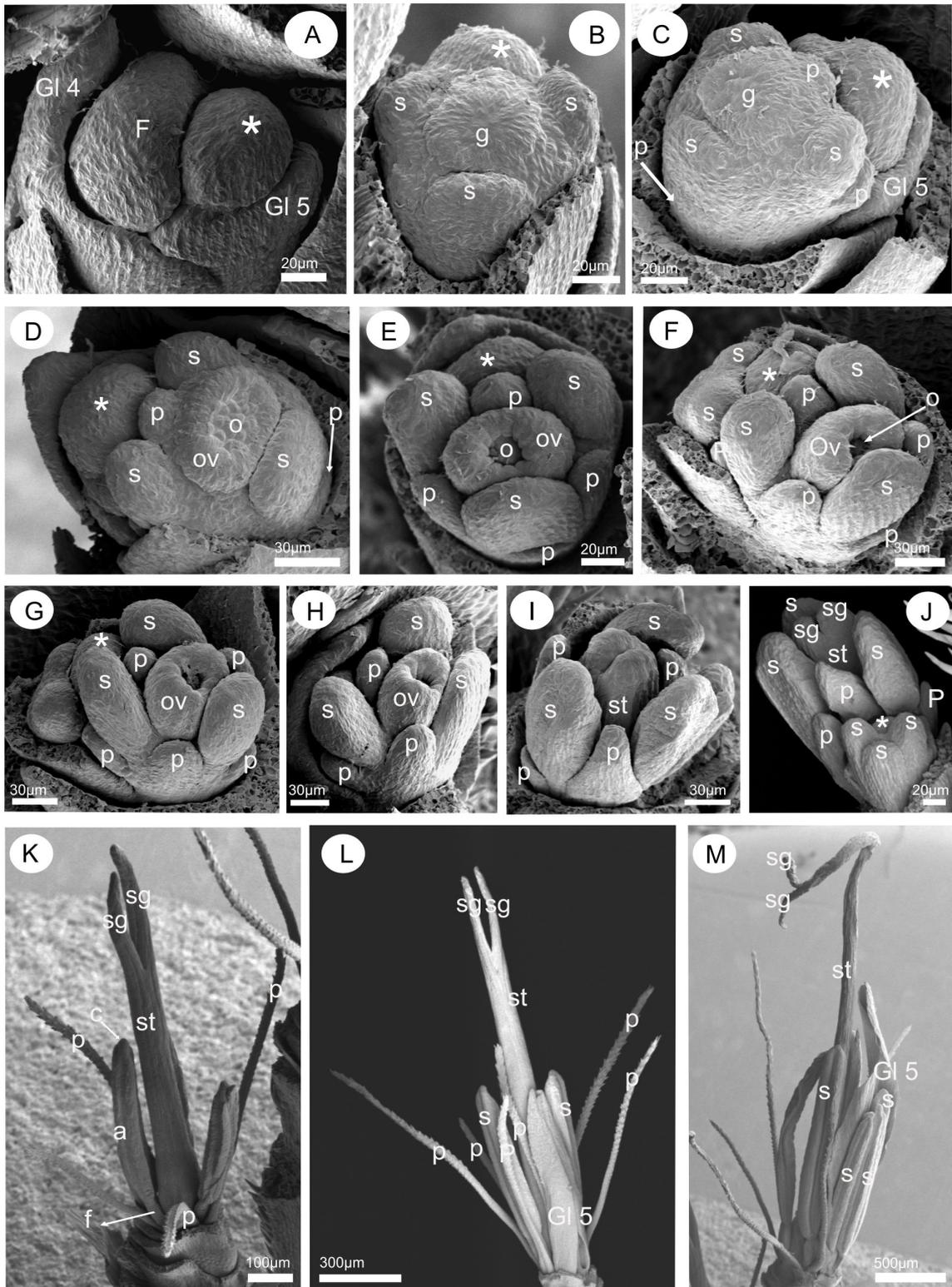
Desarrollo floral de *R. pilosa*. a, antera; f, filamento; F, primordio floral; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; s, estambres; st; estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



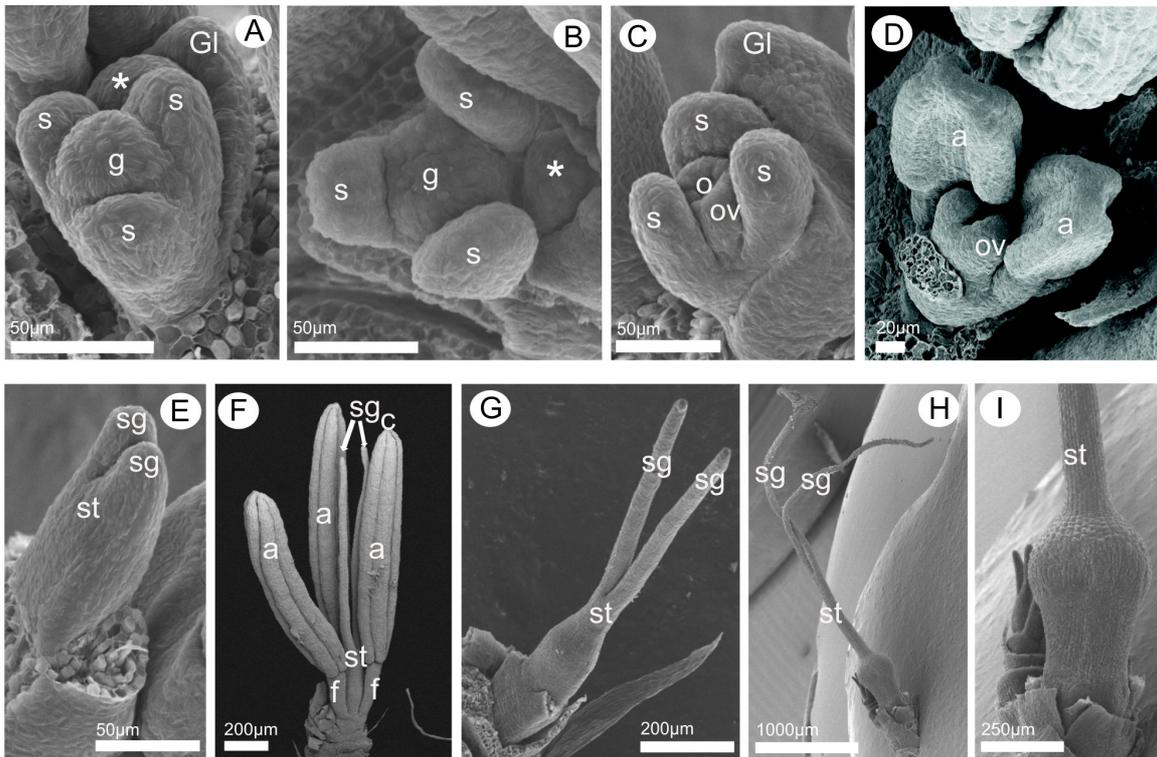
Desarrollo floral de *R. riedeliana*. a, antera; c, conectivo; f, filamento; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; s, estambres; st; estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



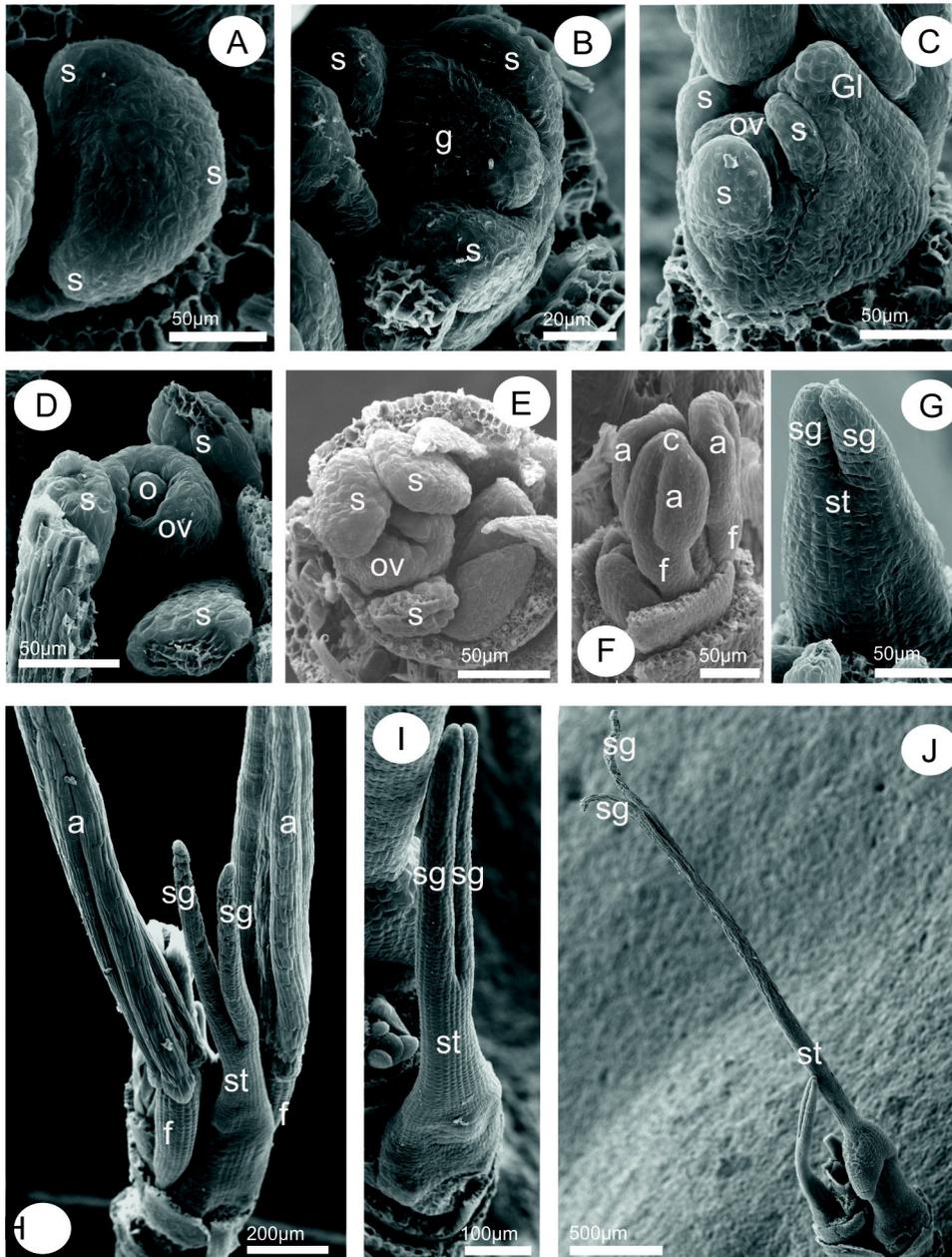
Desarrollo floral de *R. scutellata*. a, antera; c, conectivo; f, filamento; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; p, perianto; s, estambres; st, estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



Desarrollo floral de *R. setigera*. a, antera; c, conectivo; f, filamento; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; s, estambres; st; estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.



Desarrollo floral de *R. tenuis*. a, antera; f, filamento; g, gineceo; o, óvulo; ov, ovario; s, estambres; st; estilo; sg, estigma.



Desarrollo floral de *R. terminalis*. F, flor; g, gineceo; Gl, gluma; o, óvulo; ov, ovario; p, perianto; s, estambres; st, estilo; sg, estigma; *, ápice de la raquilla.

