

Desarrollo de las inflorescencias en especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*

Introducción

Mientras que la flor ha sido y es actualmente blanco de numerosos estudios en diversas áreas de la Botánica, entre los que se cuentan los estudios de desarrollo, las inflorescencias representan estructuras relativamente “olvidadas” (Endress, 2010). Un buen ejemplo de esto lo constituye la familia Cyperaceae, donde las inflorescencias son en general muy complejas, razón por la cual los estudios de desarrollo de estructuras reproductivas se limitan a flores y espiguillas (Mora-Osejo, 1987 b; Nijalingappa & Goetghebeur, 1989; Bruhl, 1991; Richards, 2002; Vrijdaghs, 2006; Vrijdaghs et al., 2004; 2005 a, b; 2006; 2007; 2009; 2010; 2011; Richards et al., 2006; Gehrke et al., 2012), con unas pocas excepciones como Mora-Osejo (1960) y la demostración del origen múltiple (homoplásico) de las inflorescencias congestas en *Cyperus* (Guarise et al., en prensa).

Los estudios tipológicos de inflorescencias maduras realizados para *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* en el Capítulo 1, muestran que los vástagos reproductivos de estas especies resultan de elevada homogeneidad estructural; no obstante las inflorescencias pueden variar en su aspecto general (el cual puede o no ser estable dentro de una misma especie), como consecuencia de pequeñas diferencias en caracteres tales como el número de espiguillas, y la presencia o no de ramificaciones con epipodio elongado (Tabla 1.2, Capítulo 1). Consecuentemente, como ya se ha discutido, las inflorescencias en estos tres géneros pueden ser uniespigadas o presentar más de una espiguilla constituyendo inflorescencias anteliformes o capitadas.

Ahora bien, la similitud estructural tanto entre inflorescencias con formas adultas afines, como entre inflorescencias con aspectos diferentes, nos podría llevar a pensar que en ambos casos los fenotipos maduros han sido originados siguiendo los mismos caminos de desarrollo, presentándose solo con unas pocas variaciones en el caso de inflorescencias con formas adultas diferentes. No obstante, el único trabajo de desarrollo comparado de inflorescencias dentro de Cyperaceae, muestra que en el género *Cyperus*, inflorescencias congestas han adquirido el mismo aspecto adulto a través de diferentes caminos de desarrollo (Guarise et al., en prensa). En base a estos antecedentes, posiblemente entonces las formas adultas similares representen aquí convergencias. Las formas adultas diferentes, podrían haber atravesado caminos ontogenéticos divergentes ya sea temprana o tardíamente, aunque nada se sabe para la familia acerca del desarrollo comparado de inflorescencias maduras con diferente aspecto.

En base a esto, para determinar a causa de qué accionares ontogenéticos se adquieren tanto las formas adultas similares, como las diferentes, se plantea aquí un estudio comparado del desarrollo de inflorescencias anteliformes, capitadas y uniespigadas, para algunas de las especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, cuya estructura adulta ha sido estudiada en el Capítulo 1.

Materiales y Métodos

Para la realización del estudio ontogenético comparado de las inflorescencias en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, nueve especies fueron seleccionadas teniendo en cuenta la forma de sus inflorescencias en el estado adulto (Apéndice 2). El material vegetal utilizado fue recolectado en el campo, y posteriormente mantenido en cultivo en la sala de crecimiento y en el invernáculo de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA-

UNL). Las inflorescencias en diferentes estados de desarrollo fueron tomadas de plantas vivas, e inmediatamente fijadas en FAA (formol : ácido acético : etanol 70%, 10 : 5 : 85, v/v/v) por un tiempo no menor a 48 hs; luego de esto, las muestras fueron lavadas con agua destilada y conservadas en etanol 70% hasta su posterior utilización. Para el análisis del material con microscopía electrónica, éste debió ser previamente desprovisto de estructuras foliares que obstruyesen la observación de los órganos internos de los vástagos reproductivos. Para esto, las muestras fueron sumergidas en una caja de Petri con etanol 70%, y diseccionadas utilizando una aguja histológica y pinzas de relojería, bajo un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZH10. Seguidamente, las muestras fueron clasificadas según su estado de desarrollo, y conservadas en tubos Eppendorf de 1,5 ml. Cuando se contó con un buen número de ápices, el contenido de cada tubo fue transferido a tubos Eppendorf de 0,5 ml perforados a modo de criba, a los que se los depositó en un frasco común con etanol 70%. Posteriormente se procedió a la deshidratación de las muestras, para lo cual sólo fue necesario reemplazar el líquido contenido en dicho frasco; para este proceso se utilizó una serie creciente de etanol (80%, 96%, 100%) más dos cambios finales de acetona al 100%. Seguidamente, el material fue secado por punto crítico con un equipo EMITECH K850 utilizando CO₂ como fluido intermedio. Las muestras secas fueron montadas en porta platinas de bronce adheridas a platinas de aluminio, posteriormente metalizadas con oro-paladio, y luego observadas y fotografiadas con un microscopio electrónico de barrido (MEB) Philips XL30, utilizando el servicio de microscopía electrónica del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina).

Resultados

1) Inflorescencias adultas

Diversas características de las inflorescencias maduras de las especies incluidas en este estudio han sido analizadas en el Capítulo 1 (Tabla 1.2, Figs. 1.3, 1.8, 1.15, 1.18, 1.24, 1.28, 1.30-1.32). Entre estas especies comúnmente las UIFs son: a) uniespiguadas en *A. ovata* y *B. conifera*; b) capitadas en *B. juncoides* y *B. sphaerocephala*; y c) anteliformes en *B. sp2*, *F. autumnalis*, *F. dichotoma*, *F. spadicea* y *F. squarrosa*.

2) Desarrollo de las inflorescencias

Crecimiento vegetativo y transición al estado reproductivo

Durante la fase vegetativa el meristema apical del vástago (MAV) de todas las especies estudiadas genera primordios de nomofilos, los cuales a medida que se desarrollan superan al MAV y lo cubren completamente (Figs. 2.1 A; 2.6 A-C; 2.7 A, B; 2.8 A, B). En esta etapa, la forma que presenta el MAV en los distintos géneros se correlaciona con la disposición en que se inician las hojas. Los MAVs con forma aplanada, formados por dos caras opuestas, característicos de *Abildgaardia ovata* y de las especies estudiadas de *Fimbristylis*, producen primordios de hojas vegetativas casi dísticamente (Figs. 2.1 A-I; 2.6 A-F; 2.7 A, B; 2.8 A-E; Tabla 2.1; Figs. 2.10, 2.12); mientras que los MAVs con forma cónica, con tres caras más o menos planas, propios de las especies estudiadas de *Bulbostylis*, generan primordios de nomofilos en tres planos (Figs. 2.2 A, B; 2.3 A-C; 2.4 A, B; 2.5 A, B; Tabla 2.1; Fig. 2.11 A y B). No obstante, entre cada plastocrono las hojas en diferenciación parecen experimentar una leve torsión, causando que la filotaxis del trofotagma en *Abildgaardia* y *Fimbristylis* sea espirodística (Bell, 1993) en lugar de dística (es decir, desviada de la fracción de divergencia 1/2), y en *Bulbostylis* espirotrística (Bell, 1993) en lugar de trística (idem 1/3) (Figs. 2.1 A-I; 2.2 A; 2.3 C; 2.4 B; 2.6 A-D, F; 2.7 A-D; 2.8 A-E; Tabla 2.1; Figs. 2.10-2.12). En el caso de *Abildgaardia* y *Fimbristylis*, las sucesivas torsiones que

Tabla 2.1: Filotaxis de los filomas de la sinflorescencia en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, y ciertos caracteres relacionados. Referencias: ?, sin datos; A, aplanado; AE, alterna espiralada; AED, alterna espirodística; AET, alterna espirotrística; br', brácteas primarias; C, cónico; D, fracción de divergencia; Do, domo; ED, espirodística; ET, espirotrística; MAV, meristema apical del vástago al estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; Pc', paracladio de primer orden; Pc'', paracladio de segundo orden; UIF, unidad de inflorescencia. ¹No puede determinarse la fracción de divergencia, por ausencia de ortósticos; ²No puede determinarse la filotaxis por presentarse pocos Pc'' (1-2 en *B. sp2* y *B. juncooides*; 1-3 en *B. sphaerocephala*).

Especie	Filotaxis				Sentido de cambio de la filotaxis sobre el eje principal	Forma del MAV	Forma del MI	Simetría UIF
	nomofilos	br' y Pc'	br'' y Pc'' (y superiores)	glumas y filomas de transición				
<i>A.ovata</i>	AED (D±1/2)	-	-	proximales: APD, distales: AE	ED (D±1/2)-AE (D=3/8)	A	inicio: A-Do, seguidamente: Do	mixta
<i>B.sp2</i>	AET (D±1/3)	AE ¹	²	AE (D=3/8)	ET (D±1/3)-AE (D=3/8)	C	Do	radiada
<i>B.conifera</i>	AET (D±1/3)	-	-	AE (D=3/8)	ET (D±1/3)-AE (D=3/8)	C	Do	radiada
<i>B.juncooides</i>	AET (D±1/3)	AE ¹	²	AE (D=3/8)	ET (D±1/3)-AE (D=3/8)	C	Do	radiada
<i>B.sphaerocephala</i>	AET (D±1/3)	AE (D=3/8)	²	AE (D=3/8)	ET (D±1/3)-AE (D=3/8)	C	Do	radiada
<i>F.autumnalis</i>	AED (D±1/2)	AE (D=3/8)	AE (D=3/8)	AE (D=3/8)	ED (D±1/2)-AE (D=3/8)	A	Do	radiada
<i>F.dichotoma</i>	AED (D±1/2)	AE (D=3/8)	AE ¹	AE (D=3/8)	ED (D±1/2)-AE (D=3/8)	A	Do	radiada
<i>F.spadicea</i>	AED (D±1/2)	AE (D=3/8)	AE ¹	AE (D=3/8)	ED (D±1/2)-AE (D=3/8)	A	Do	radiada
<i>F.squarrosa</i>	AED (D±1/2)	AE (D=3/8)	AE ¹	AE (D=3/8)	ED (D±1/2)-AE (D=3/8)	?	Do	radiada

ocurren luego de la generación de una hoja determinan que al final de la etapa vegetativa se presenten varios pares de hojas enfrentadas que van distanciándose de dos ortósticos ideales separados por un ángulo de 180°. Análogamente en *Bulbostylis*, las hojas del trofotagma se van distanciando en grupos de tres, desde tres ortósticos ideales separados por un ángulo de 120° (Figs. 2.10-2.12). En todas las especies estudiadas, luego de la generación de un número variable de nomofilos, el MAV se elonga por sobre el último primordio de hoja formado, y se transforma en un meristema de inflorescencia (MI), dando inicio a la fase reproductiva (Fig. 2.1 J-L; 2.2 C, D; 2.3 D-I; 2.5 C-E; 2.6 G-J; 2.7 E, F; 2.9 A). Independientemente de la forma que presente el MAV durante la etapa vegetativa, éste modifica su conformación al transformarse en MI, adoptando en casi todos los casos forma de domo (=sin caras aplanadas). Solo en *Abildgaardia ovata* se produce un cambio de forma menos evidente, desde un MAV aplanado con dos caras bien marcadas, a un MI aplanado-domiforme; sin embargo, luego de un tiempo de actividad, este MI adopta finalmente forma de domo (Tabla 2.1). El cambio de forma del meristema apical, se acompaña de una modificación en la disposición en que se generan las hojas, lo que determina una filotaxis contrastante entre los filomas surgidos a partir del MAV y aquellos iniciados desde el MI (ya sean todos los derivados de este último - como en la mayoría de los casos - o únicamente los medios y distales - como en *A. ovata*), los cuales comienzan a generarse de manera espiralada (Tabla 2.1).

Desarrollo del eje principal de la UIF

En las especies con UIFs pluriespigadas (*B. sp2*, *B. juncooides*, *B. sphaerocephala* y todas las especies estudiadas de *Fimbristylis*), independientemente de la forma que adoptará la UIF a la madurez, el MI comienza su actividad generando

primordios de brácteas y sus meristemas axilares, específicamente meristemas paracladiales (MP), los cuales posteriormente se desarrollarán en cada uno de los paracladios primarios (Figs. 2.2 E-O; 2.4 G-L; 2.5 F-J; 2.6 K-Ñ; 2.7 G-I; 2.8 F-M; 2.9 B-D). Dichas brácteas y sus MP se inician acrópetamente, y a medida que son generados comienzan a diferenciarse (diferenciación acrópeta), a la vez que el MI continúa con su actividad. Entre las especies anteliformes analizadas, *B. sp.2* difiere marcadamente de los representantes del género *Fimbristylis*, respecto al alargamiento de los entrenudos del eje principal, lo cual determina diferente grado de separación entre los paracladios primarios; en *B. sp.2*, los entrenudos del eje principal tempranamente se alargan (aunque levemente) causando que los paracladios primarios en diferenciación se encuentren notoriamente distanciados entre sí (Figs. 2.2 H-O; Tabla 2.2); mientras que en los antelodios de *Fimbristylis*, los entrenudos del eje principal casi no se elongan, por lo que los paracladios primarios permanecen más o menos en el mismo nivel (2.6 K-Ñ; 2.7 G-I; 2.8 H-M; 2.9 E-L; Tabla 2.2). Para el caso de las inflorescencias capitadas, tanto *B. juncooides*, como *B. sphaerocephala*, experimentan una elongación temprana de los entrenudos del eje principal, de la misma manera que ocurre en *B. sp.2* (Figs. 2.4 K-N; 2.5 K-M; Tabla 2.2). En todos los casos, luego de la generación de un número variable de brácteas y sus meristemas axilares, el MI seguidamente puede generar o no un número variable de filomas transicionales (ver Capítulo 1) cuyos MP se inician pero permanecen vestigiales, o directamente no se generan; y finalmente comienza a formar hojas fértiles (glumas) con meristemas florales (MF) en sus axilas, las cuales en conjunto constituirán la espiguilla terminal de la inflorescencia (= HF). Tanto las brácteas y sus respectivos MP, como los filomas transicionales, y las glumas con sus MF, se van generando secuencialmente de manera espiralada, a partir de un MI con

forma de domo; esta espiral es continua entre todos los tipos de hojas generados por el MI sobre el eje principal (Figs. 2.11B, 2.12; Tabla 2.1).

Tabla 2.2: Principales diferencias en la elongación de los entrenudos de la UIF en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*. Referencias: ¹ datos obtenidos de observaciones propias de inflorescencias adultas; Pc, paracladio; Pc', paracladio primario; ep, epipodio; ev, evidente.

Especie	Elongación temprana de los entrenudos del eje principal	Momento de elongación del ep de los Pc'	Máximo orden de Pc desarrollado /con ep ev	Variación del orden máximo de Pc con ep ev en la especie ¹
<i>A. ovata</i>	-	-	-	0-1°
<i>B. conifera</i>	-	-	-	-
<i>B. juncooides</i>	presente	-	2°/0	0-1°
<i>B. sphaerocephala</i>	presente	-	3°/0	0
<i>B. sp2</i>	presente	tardío	2°/1°	1°-3°
<i>F. autumnalis</i>	ausente	temprano	3°/3°	2°-4°
<i>F. dichotoma</i>	ausente	intermedio	3°/3°	1°-3°
<i>F. spadicea</i>	ausente	intermedio	3°/2°	1°-3°
<i>F. squarrosa</i>	ausente	intermedio	2°/2°	2°

En el caso de las especies uniespigadas aquí estudiadas (*A. ovata* y *B. conifera*), si bien el MI solo genera filomas proximales estériles¹ y distales fértiles, la forma del MI y la filotaxis de los órganos foliares que éste genera, es diferente entre las especies; en *A. ovata* el MI, inicialmente con forma más o menos aplanada, genera primordios de filomas de manera espirodística (similar a como lo hacía el MAV), continuando la filotaxis de las hojas vegetativas (Fig. 2.1 J-L; Fig. 2.10); este fenómeno prosigue hasta

Aunque a veces *A. ovata* puede presentar un MP en la axila del filoma proximal.

que en un momento el MI adopta forma de domo y comienza a generar órganos foliares de manera espiralada (Fig. 2.1 M-Q; Fig. 2.10). Las hojas generadas por el MI son reducidas y corresponden en secuencia acrópeta a: 1 bráctea (generalmente sin estructuras axilares, aunque esporádicamente con un MP), 4-5 estructuras foliares estériles (con forma transicional entre la bráctea proximal y las glumas superiores), y numerosas glumas fértiles (cada una con un MF en su axila). Como consecuencia del cambio en el comportamiento del MI, la filotaxis de los órganos foliares en *A. ovata* no es continua a través de toda la UIF, presentándose filomas proximales (desde la bráctea hasta la cuarta gluma fértil) espirodísticos, y filomas distales (el resto de las glumas superiores) espiralados (Tabla 2.1; Fig. 2.10). En *B. conifera* por otra parte, el MI adopta forma de domo tempranamente, contrastando de esta manera con el MAV cónico desde el cual surge (Fig. 2.3 F-I). En esta especie, el MI comienza generando acrópeta cerca de 8 filomas estériles, hasta que en un momento cambia su actividad y empieza a producir glumas y MF en sus axilas. No obstante, a diferencia de lo observado en *A. ovata*, el arreglo de órganos foliares por toda la UIF es continuo, disponiéndose dichos órganos, todos en una misma espiral (Tabla 2.1; Figs. 2.3 G-Q; 2.11 A).

En todos los casos, ya sea en especies uniespigadas como en pluriespigadas anteliformes o capitadas, el MI detiene su actividad luego de constituir la florescencia principal, pero permanece “abierto”, es decir que no se agota en la producción de una flor terminal (Figs. 2.1 R, S; 2.2 X-Z, AC-AE; 2.3 T, U; 2.4 T-V; 2.5 P; 2.7 J, K; 2.8 X).

Simetría de la UIF

Siempre que las inflorescencias sean pluriespigadas, la filotaxis que presentan las brácteas tectrices de los paracladios primarios, determina la simetría que adopta la

UIF. Es por esto que, todas las UIFs pluriespigadas aquí estudiadas, ya sean anteliformes o capitadas, son de simetría radiada (Figs. 2.2 T-V, Y-AE; 2.4 T-W; 2.5 N-P; 2.6 T-W; 2.7 J, K; 2.8 T-W; 2.9 N-R; Tabla 2.1), debido a la disposición siempre espiralada de las brácteas sobre el eje principal. En las especies uniespigadas, la simetría de la UIF dependerá también del arreglo de los filomas insertos en el eje principal, siendo por tanto radiada en *B. conifera* como resultado de la disposición espiralada de dichos órganos (Fig. 2.3 R-U, Tabla 2.1), y de simetría mixta en *A. ovata*, con la parte basal aproximadamente bilateral y la porción media y distal radiada, a causa del arreglo de los filomas espirodístico y espiralado respectivamente (Fig. 2.1 R, S, Tabla 2.1).

Desarrollo de los Pc'

En las UIF pluriespigadas, los MP, ubicados en la axila de brácteas insertas en el eje principal, comienzan su actividad iniciando un perfil (véase “desarrollo del perfil”) y luego pueden: 1) diferenciarse en un paracladio ramificado, es decir, producir un número variable de brácteas con MPs axilares (que formarán paracladios de segundo orden), generar estructuras foliares transicionales, y finalmente producir glumas y sus MF (que constituirán la Cof) (Figs. 2.2 Y, AB, AE; 2.4 R, T, U; 2.5 N-P; 2.6 T-W; 2.7 J-L; 2.8 Q-W; 2.9 S-V); o bien 2) diferenciarse en un paracladio corto, es decir limitarse al desarrollo de la Cof, previa formación o no de filomas de transición (Figs. 2.2 X, AC, AD; 2.4 T-W; 2.8 X). La diferenciación de Pc' como ramificados o cortos en zonas específicas de la UIF determinará el tipo de PZ que se forme, pero no afectará la forma que presenten las inflorescencias. Como ya se ha discutido en el Capítulo 1, el aspecto que presentan las inflorescencias pluriespigadas de las especies estudiadas, es resultado básicamente de la elongación o no de los epipodios de los paracladios. Durante el desarrollo de las inflorescencias capitadas aquí estudiadas,

ocurre una elongación despreciable de los epipodios de los Pc'; mientras que durante el desarrollo de los antelodios de las distintas especies, los epipodios de los Pc' siempre se elongan considerablemente. No obstante, la elongación de estos entrenudos comienza más o menos retrasadamente según la especie, siendo relativamente temprana en *F. autumnalis*, intermedia en *F. dichotoma*, *F. spadicea* y *F. squarrosa*, y tardía en *B. sp2* (Tabla 2.2, Figs. 2.2 X-AC; 2.6 O-S, 2.8 O, Q-S; 2.9 K, L, Ñ-R).

En una misma UIF, en general el mayor o menor grado de diferenciación que alcanzan los Pc' entre sí (en relación tanto al número y orden de sus ramificaciones, como a la extensión de los epipodios) está en relación con su más temprano o tardío momento de iniciación.

Desarrollo de los Pc'' y Pc'''

Siempre que se observan Pc'' en las UIF, estos surgen primeramente sobre el Pc' más proximal y continúan iniciándose y diferenciándose sobre los Pc' superiores de la UIF (Figs. 2.2 Y, AB; 2.4 T, U; 2.5 L-O; 2.6 N-S; 2.7 J-L; 2.8 Q-S; 2.9 E-L, N-R). Sobre un mismo Pc', las ramas secundarias y sus brácteas tectrices son generadas a partir del MP del Pc', produciéndose dicho inicio y su posterior diferenciación en sentido acrópeto, de manera similar a lo que ocurre sobre el eje principal por acción del MI (Figs. 2.5 N-O; 2.6 Q, T-W; 2.8 T-W; 2.9 N-V). Ya sea que el MP de la rama primaria se diferencie en un paracladio ramificado (con ramas de órdenes superiores en la axila de brácteas, y una coflorescencia) o en un paracladio corto (solo con la coflorescencia), éste siempre presenta forma de domo y los filomas que genera siguen una misma hélice (Tabla 2.1).

Dentro de las especies estudiadas, cuando se generan ramificaciones terciarias, estas se inician y diferencian análogamente a lo mencionado para las ramificaciones

primarias y secundarias (Figs. 2.6 T-W; 2.7 J-L; 2.8 T-W). Ramificaciones de cuarto orden, no han sido observadas en este estudio, aunque pueden ser frecuentemente encontradas en inflorescencias de *F. autumnalis* (Tabla 2.2).

En las inflorescencias capitadas aquí estudiadas, si bien se generan Pc'', o Pc'' y Pc''', sus epipodios (al igual que el de los Pc') permanecen contraídos (Tabla 2.2). Por otra parte, en las inflorescencias anteliformes analizadas, también se presentan Pc'', o Pc'' y Pc''', pero si bien el epipodio de los Pc' siempre está elongado, la extensión de epipodios en paracladios de órdenes superiores puede o no tener lugar (Tabla 2.2). En general, pareciera que el grado máximo de paracladios con epipodio extendido, está en función del más temprano o tardío comienzo de elongación de los epipodios de los Pc'. Así, si el epipodio de los Pc' comienza a extenderse tempranamente (como en *F. autumnalis*), se llegan a presentar paracladios de hasta tercer (o cuarto¹) orden con epipodio elongado; mientras que si la elongación de los epipodios de los Pc' empieza más retrasadamente, se presentan paracladios de hasta segundo (*F. squarrosa*), o tercer orden (*F. spadicea*, *F. dichotoma*) con epipodio extendido (Tabla 2.2); casos en los cuales los epipodios de Pc' comienzan su elongación muy retrasadamente, los paracladios de órdenes superiores no presentan epipodios extendidos (*B. sp2*, Tabla 2.2).

El grado de elongación relativa que estos entrenudos alcanzan depende, como se detalló para los paracladios primarios entre sí, de su momento de iniciación. Así la longitud de los epipodios de Pc'' sobre un mismo Pc', disminuyen hacia la porción distal de esta rama; mientras que entre ramas de distinto orden, los epipodios de Pc'' siempre alcanzan menor extensión que el epipodio del Pc' que los porta, a la vez que resultan más largos que los epipodios de los Pc''' que puedan llevar (siempre y cuando

¹ Como es frecuente en las inflorescencias de esta especie, aunque no se hayan presentados ramas de cuarto orden en el material aquí analizado.

se desarrollen ramas terciarias y éstas tengan sus epipodios extendidos) (Figs. 2.6 U-W; 2.7 K, L; 2.8 S, T, W).

Desarrollo del perfilo

En las especies estudiadas, el perfilo constituye la primera estructura que se diferencia en un MP de cualquier orden; dicha estructura se inicia como dos protuberancias laterales, una seguida de la otra, sobrepasadas por el MP (Figs. 2.2 H, J; 2.4 AC; 2.5 L-O; 2.6 N-Ñ; 2.7 G-I; 2.8 F-I, K, L; 2.9 C, F; 2.13 A, F). Luego de su inicio, el primordio de perfilo diferencia un reborde, continuo por todo el lado adaxial del MP, que une a ambos apéndices laterales (Figs. 2.2 J-L, N; 2.4 P; 2.5 N-O; 2.6 O-P; 2.8 M; 2.9 D; 2.13 B, G). Este reborde y ambas protuberancias laterales seguidamente se alargan, mientras en el lado abaxial de la rama en desarrollo comienza a delinearse un segundo reborde, que se acentúa desde los laterales hacia el centro (Figs. 2.2 L, M; 2.4 Y, Z, AA; 2.5 L; 2.6 P, R, S; 2.8 T; 2.9 H, I; 2.13 B y G). Diferencias entre los géneros se observan respecto a las características que presentará posteriormente este primordio de reborde abaxial: en *Fimbristylis* las dos marcas laterales se profundizan y progresan hacia el centro hasta unirse y constituir un reborde continuo que posteriormente crecerá desde su base y envolverá la zona basal del paracladio (Figs. 2.6 P, U-W; 2.7 K, L; 2.8 T-V; 2.9 H, I, K, L, Ñ, O; 2.13 H); en *Bulbostylis* en cambio, estas marcas laterales también se acentúan pero solo llegan a unirse ligeramente en su base, ya avanzada la diferenciación del perfilo (Figs. 2.2 P-R; 2.4 AB, M, S-U; 2.13 C, D). La ontogenia diferencial de las distintas zonas del perfilo en derredor de la rama en desarrollo, causa que éste a la madurez presente forma biaquillada, con los apéndices laterales sobresaliendo y dos escotaduras, una adaxial y otra abaxial, de las cuales ésta última es siempre la más pronunciada y la que resulta variable entre *Bulbostylis* y *Fimbristylis*

(Figs. 2.2 V, W, AF; 2.4 M, S-U; 2.6 U-W; 2.8 Q, R; 2.13 E, I). En paracladios de diferente orden de ramificación los perfiles parecen iniciarse y diferenciarse de manera similar. Diferencias en el desarrollo del perfil entre inflorescencias capitadas vs. anteliformes, no se observan en etapas tempranas de la ontogenia.

Desarrollo de las producciones perfilares

Solo en *Bulbostylis* los MP pueden tener la capacidad de generar en la axila de un perfil, un nuevo MP, es decir un Meristema Paracladial perfilar (MPp). Entre las especies estudiadas de este género, en *B. sp2* y *B. juncooides* se generan estructuras perfilares comúnmente bien notorias, mientras que en *B. sphaerocephala* y *B. conifera* dichas estructuras aquí no se observan, ya sea porque las producciones perfilares son característicamente raras y reducidas en la especie (*B. sphaerocephala*) o porque las UIF no presentan ramas (*B. conifera*) (ver Capítulo 1). Tanto en *B. sp2* como en *B. juncooides*, los MPp presentan forma de domo y generan primordios de hojas reducidas y sus correspondientes meristemas axilares de manera acrópeta y espiralada, al igual que lo hacen los MP normales (Figs. 2.2 AG-AÑ; 2.4 X-AF). En ambas especies, las producciones perfilares presentan cierta plasticidad, pudiendo estar representadas únicamente por yemas, por espiguillas, o por estructuras ramificadas con nuevas yemas y/o espiguillas normales y perfilares (ver Capítulo 1), no obstante en este estudio, las producciones perfilares de *B. juncooides* alcanzan mayor complejidad. Cualquiera sea el caso, las estructuras perfilares parecen iniciarse luego del surgimiento de las espiguillas normales de máximo orden de ramificación de la inflorescencia (2º, visto aquí tanto en *B. sp2* como en *B. juncooides*), y posiblemente a causa de su retrasado inicio es que presentan menor diferenciación que las espiguillas de ramas normales y que la HF (Figs. 2.2 X-AA, AC, AG, AK; 2.4 Q, V, X, Z, AD-AF). No obstante, pasado cierto

tiempo, las espiguillas o sistemas ramificados profilares comúnmente maduran y llegan a fructificar; aproximadamente en ese momento, las UIF adultas adquieren su aspecto más congestionado, con las estructuras profilares apretadas en la base de los paraclados normales, las cuales se observan siempre con los entrenudos contraídos.

Desarrollo tardío de la UIF

Una vez que se han iniciado todas las estructuras que componen la UIF, ésta comienza a emerger de entre los nomofilos como consecuencia del alargamiento del escapo. Con la emergencia de la UIF continúa el alargamiento diferencial de los entrenudos de las ramas de diferentes órdenes, ya determinado más tempranamente en función de la forma que adoptará la inflorescencia. Cabe mencionar que en las especies capitadas, más o menos en este momento, los epipodios de los Pc' experimentan una leve elongación, la cual es mayor en *B. juncooides*.

Desarrollo de las espiguillas

En las especies estudiadas las UIF pueden llevar espiguillas de diferentes órdenes y orígenes; entre ellas, la HF siempre está presente, pero pueden observarse o no espiguillas de sucesivos órdenes de ramificación, y originadas de ramas normales o profilares. A pesar de que las diferentes especies presenten uno o más de estos tipos de espiguillas, el patrón de diferenciación de estas estructuras en las inflorescencias es el mismo en todos los casos; así, la primera espiguilla en diferenciarse es la HF, luego le siguen las espiguillas terminales de Pc', luego las del extremo de ramas secundarias, luego las del extremo de ramas terciarias, etc. (según el máximo grado de ramificación de la UIF) (Figs. 2.2 AB; 2.4 R, T, U; 2.5 N-P; 2.7 J-L; 2.8 N, P-W; 2.9 N-R). Siempre

que existan espiguillas profilares, éstas se diferencian con posterioridad a la espiguilla del extremo del paracladio de máximo grado de ramificación de la UIF (Fig. 2.2 Y-AB).

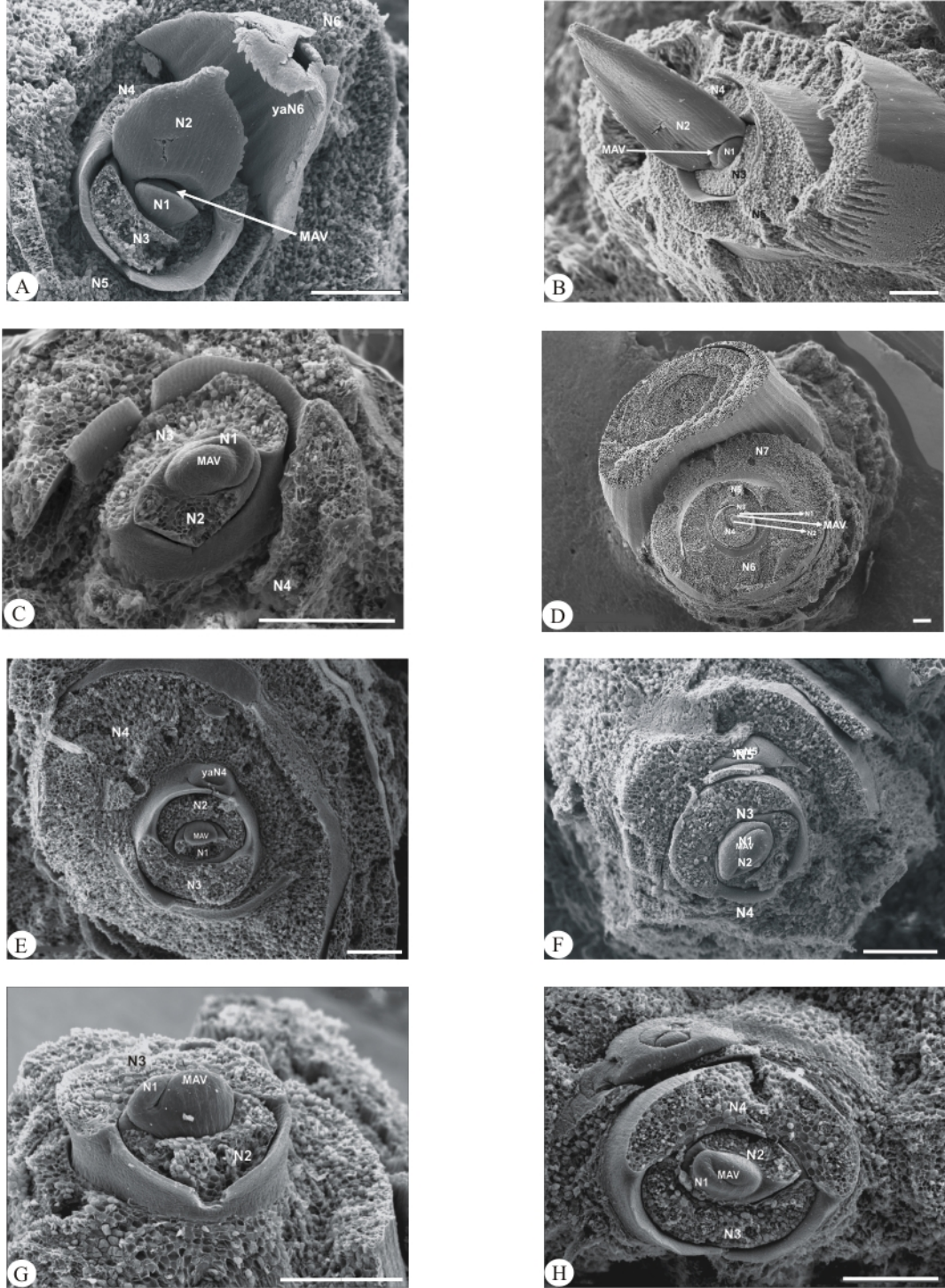


Figura 2.1. - Desarrollo de la inflorescencia en *Abildgaardia ovata*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A-I) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (J-L) inicio de la etapa reproductiva, formación del meristema de inflorescencia. (M-Q) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia donde se observan primordios florales. (R, S) estado tardío de desarrollo de la inflorescencia, con flores bien desarrolladas. Referencias: FE, filoma estéril; fl, flor; fp, flor (primordio); G, gluma; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; N1-6, nomofilo 1-6; yaN4-6, yema axilar del nomofilo 4-6. Las barras representan 200 μm.

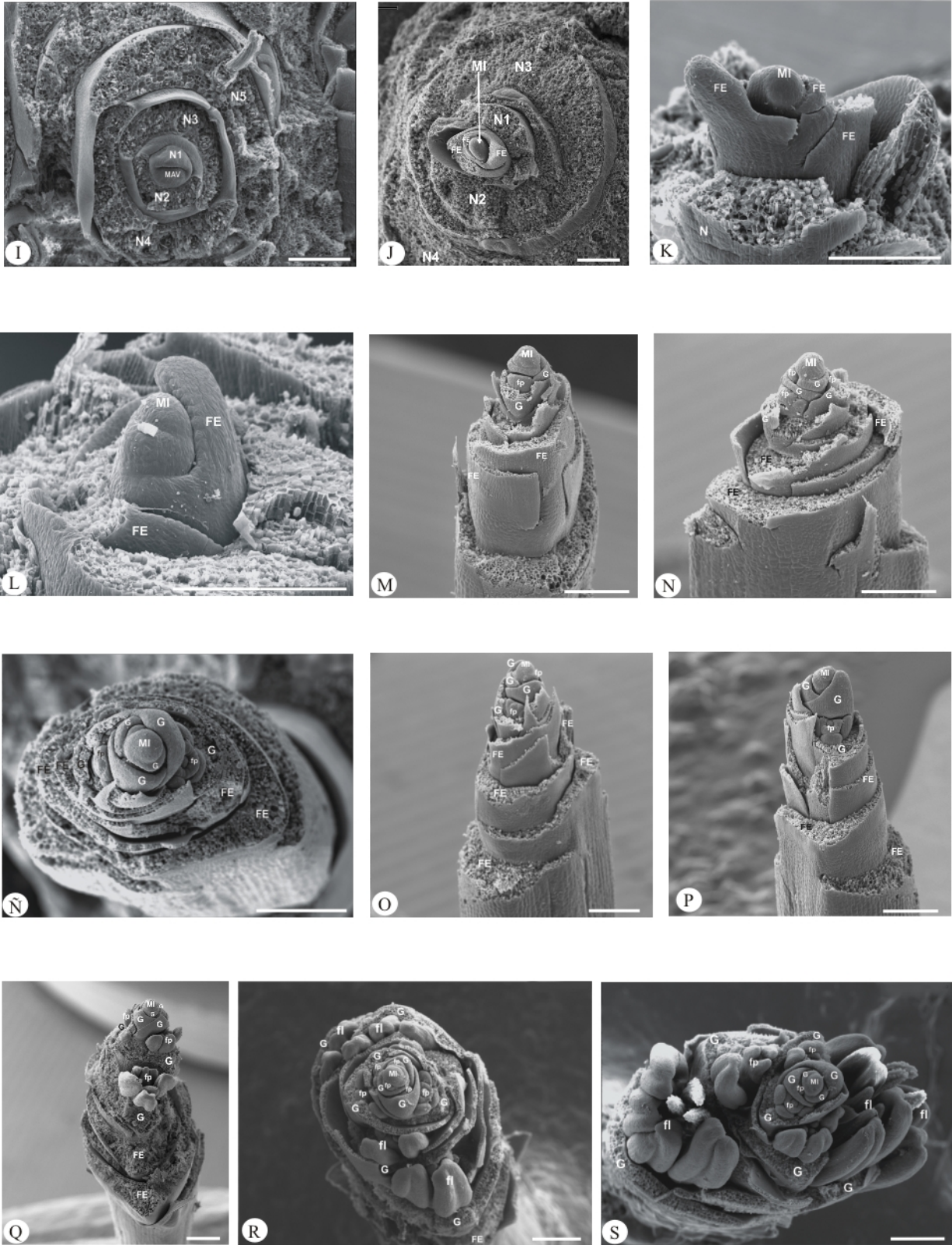


Figura 2.1. - (Continuación)

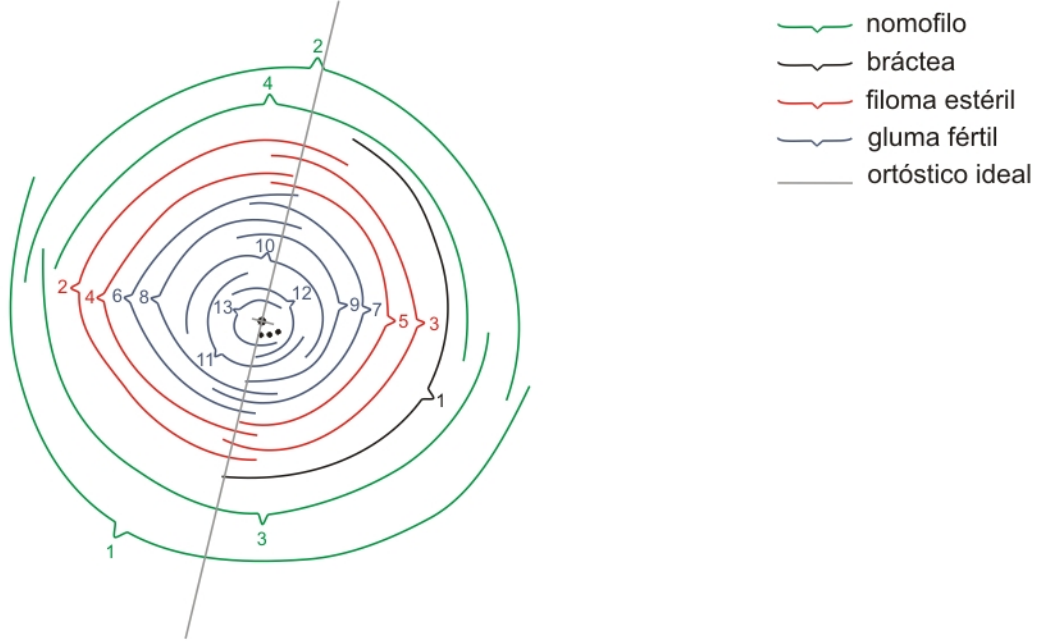






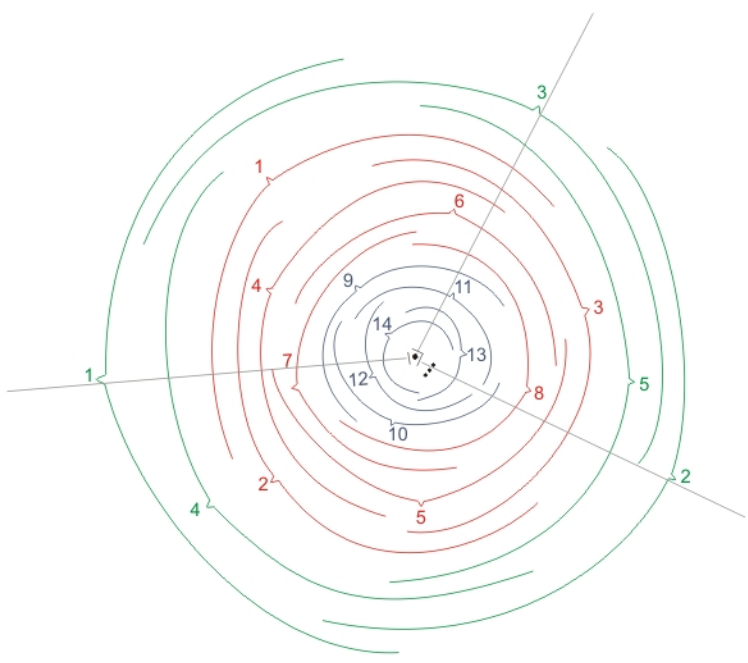
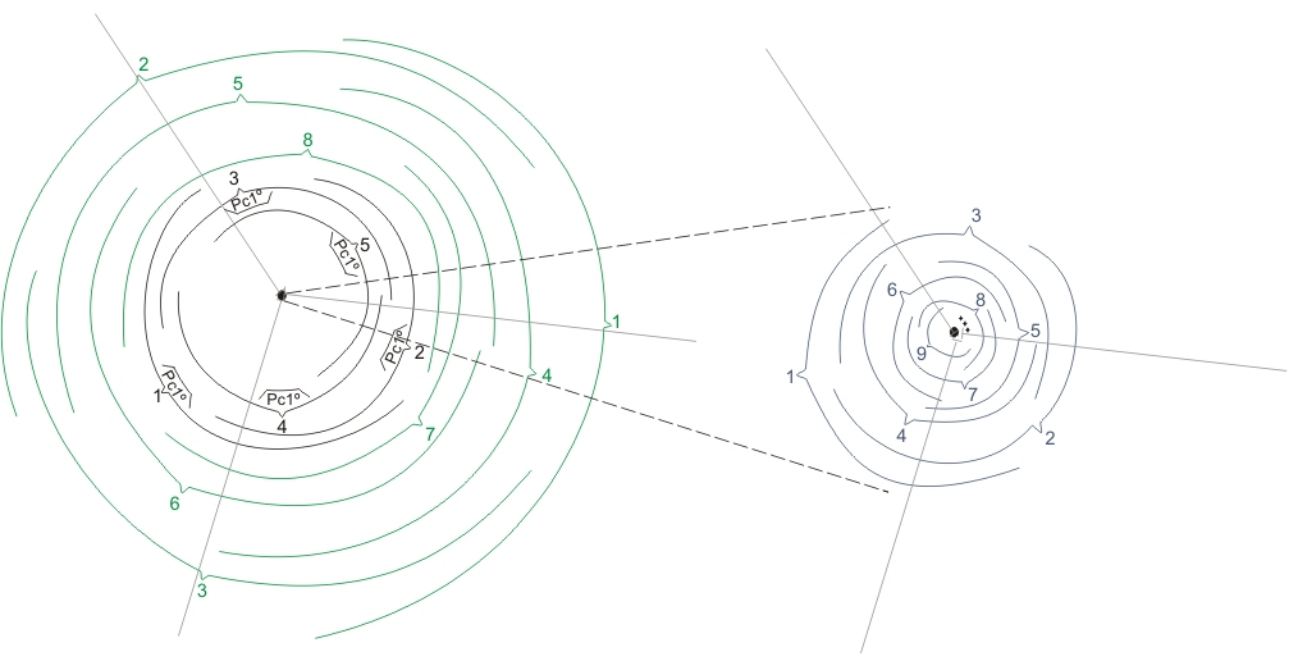


Figura 2.10. - Disposición de los nomofilos e hipsofilos insertos sobre el eje principal de la sinflorescencia de *Abildgaardia ovata*. Los puntos suspensivos indican la continuidad de la filotaxis para el resto de los filomas distales.

-  nomofilo
-  bráctea
-  filoma estéril
-  gluma fértil
-  ortóstico ideal
-  perfilo



A



B

Figura 2.11. - Disposición de los nomofilos e hipsofilos insertos sobre el eje principal de la sinfloriscencia de *Bulbostylis conifera* (A) y *Bulbostylis sphaerocephala* (B). Los puntos suspensivos indican la continuidad de la filotaxis para el resto de los filomas distales. Las porción en "B" comprendida entre líneas de puntos se esquematiza a un costado por cuestiones de espacio. Referencias: Pc1°, paracladio primario.

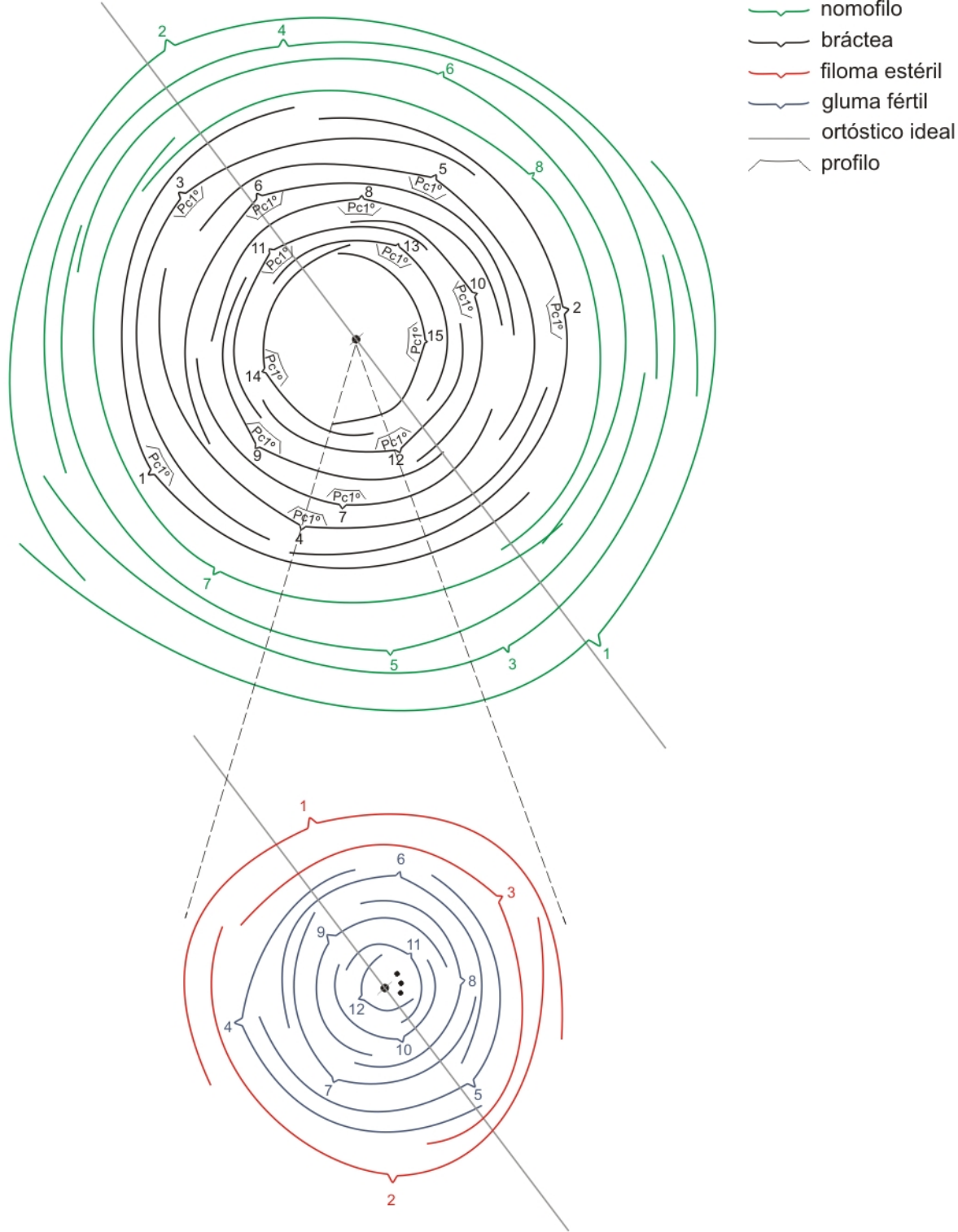


Figura 2.12. - Disposición de los nomofilos e hipsofilos insertos sobre el eje principal de la sinfloriscencia de *Fimbristylis autumnalis*. Los puntos suspensivos indican la continuidad de la filotaxis para el resto de los filomas distales. Las porción en comprendida entre líneas de puntos se esquematiza debajo por cuestiones de espacio. Referencias: Pc1°, paracladio primario.

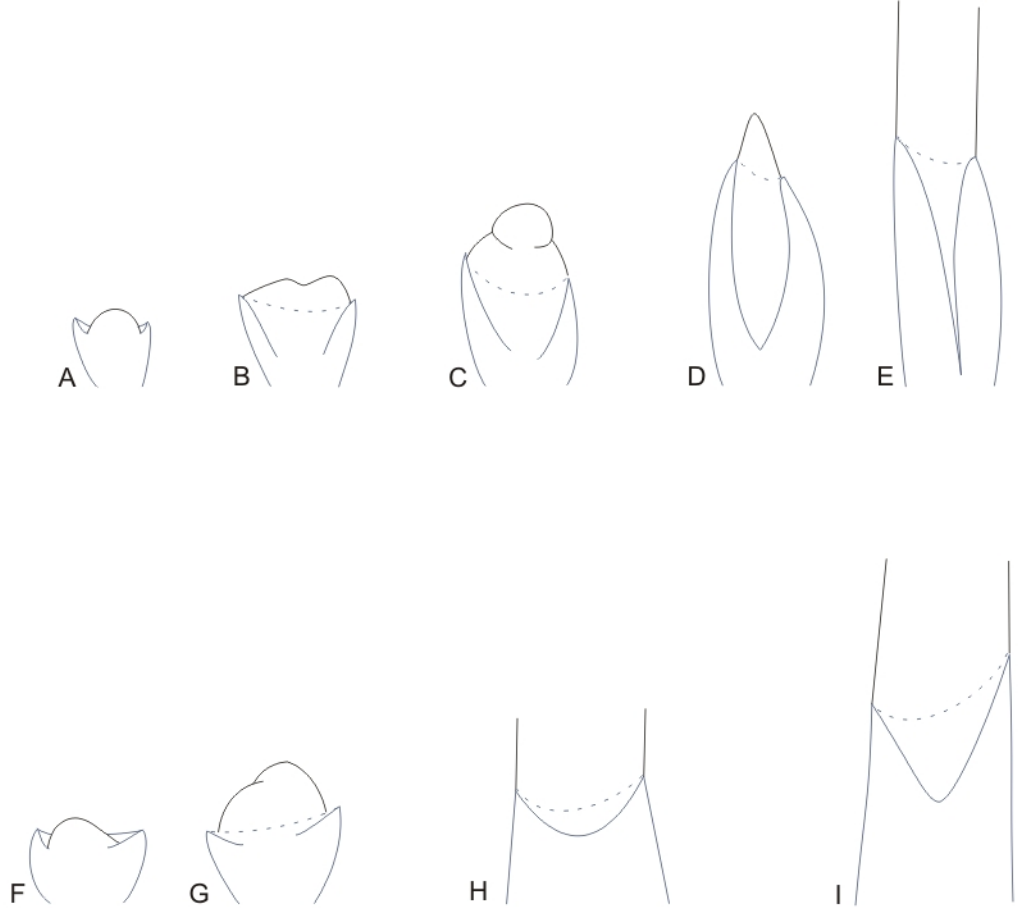


Figura 2.13.- Estadios sucesivos de desarrollo del perfil en *Bulbostylis* (A-E) y *Fimbristylis* (F-I).

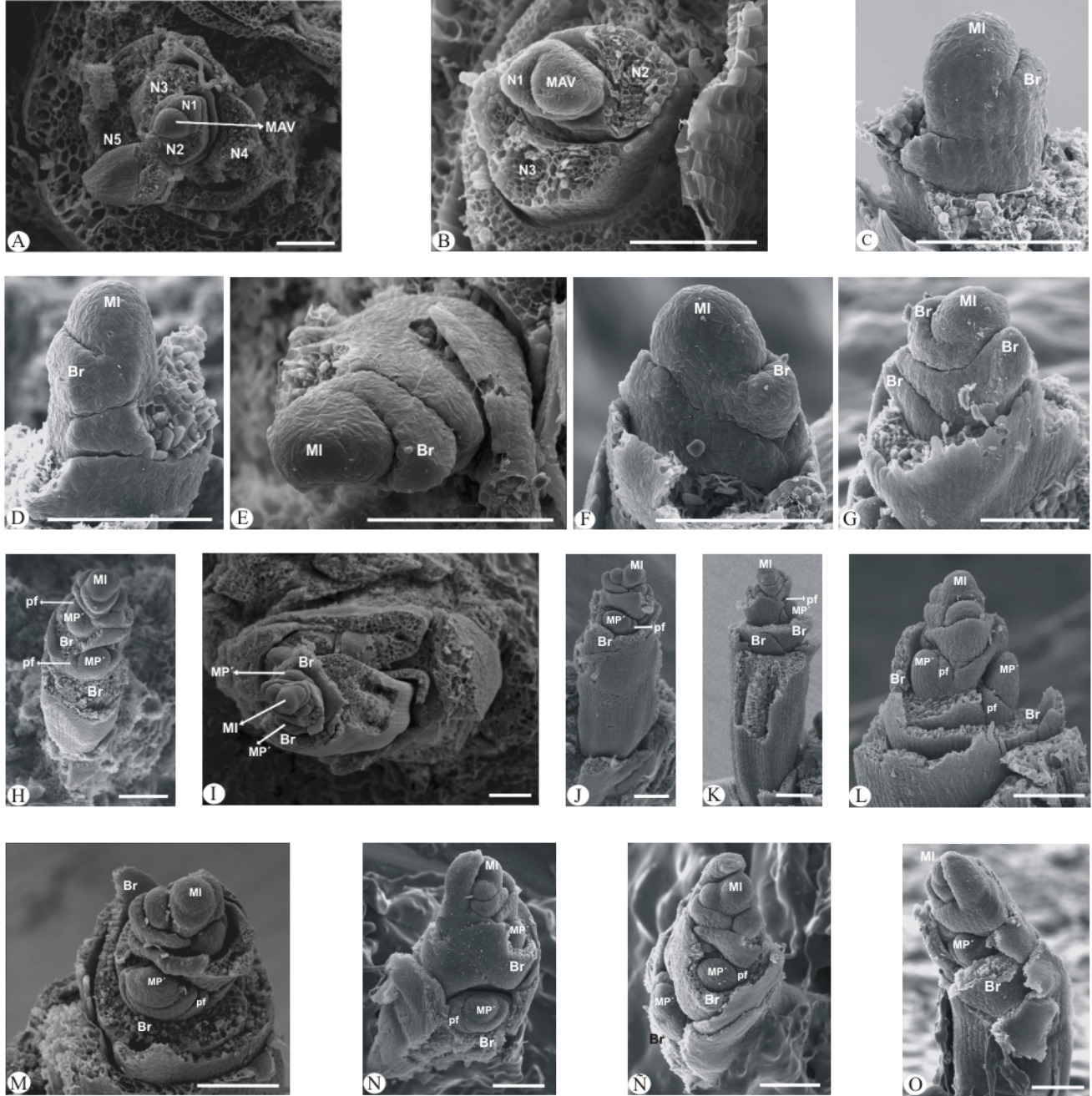


Figura 2.2. - Desarrollo de la inflorescencia en *Bulbostylis sp2*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A, B) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (C, D) inicio de la etapa reproductiva, formación del meristema de inflorescencia. (E-G) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia. (H-O) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia donde se observan primordios de paracladios primarios. (P-U) estado más avanzado de diferenciación de la inflorescencia donde se presentan primordios de paracladios secundarios y primordios florales. (V, W) estado posterior de diferenciación de la inflorescencia, nótese que el paracladio primario proximal no ha sido desprovisto de su perfil. (X-AE) estado tardío de desarrollo de la inflorescencia. (AF) detalle del perfil del paracladio primario distal de la UIF de AE. (AG-AÑ) ramificaciones dentro del perfil de paracladios primarios. Referencias: Br, bráctea; cPc', cicatriz del paracladio primario; fp, flor (primordio); fl, flor; G, gluma; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; N1-5, nomofilo 1-5; Pc', paracladio primario; Pc'', paracladio secundario; pf, perfil; rp, ramificación profilar. Las barras representan 100 μ m.



Figura 2.2. - (Continuación)

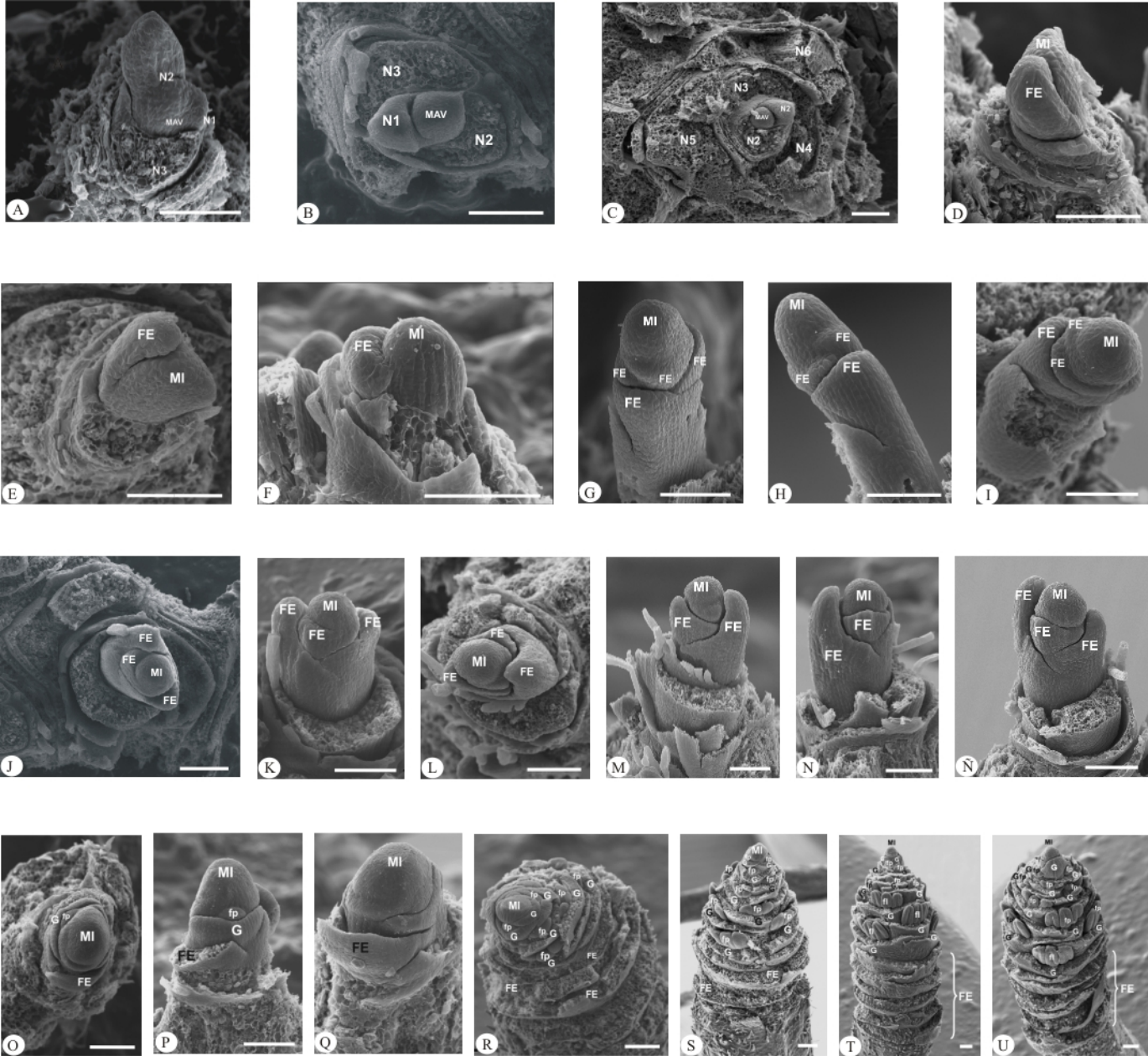


Figura 2.3. - Desarrollo de la inflorescencia en *Bulbostylis conifera*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A-C) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (D-I) inicio de la etapa reproductiva, formación del meristema de inflorescencia. (J-Ñ) estados tempranos de diferenciación de la inflorescencia, donde se observan filomas estériles. (O-Q) estado siguiente de desarrollo de la inflorescencia donde se inician glumas y primordios florales. (R-U) estado avanzado de diferenciación de la inflorescencia. Referencias: FE, filoma estéril; fp, flor (primordio); fl, flor; G, gluma; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; N1-6, nomofilo 1-6. Las barras representan 100 μ m.

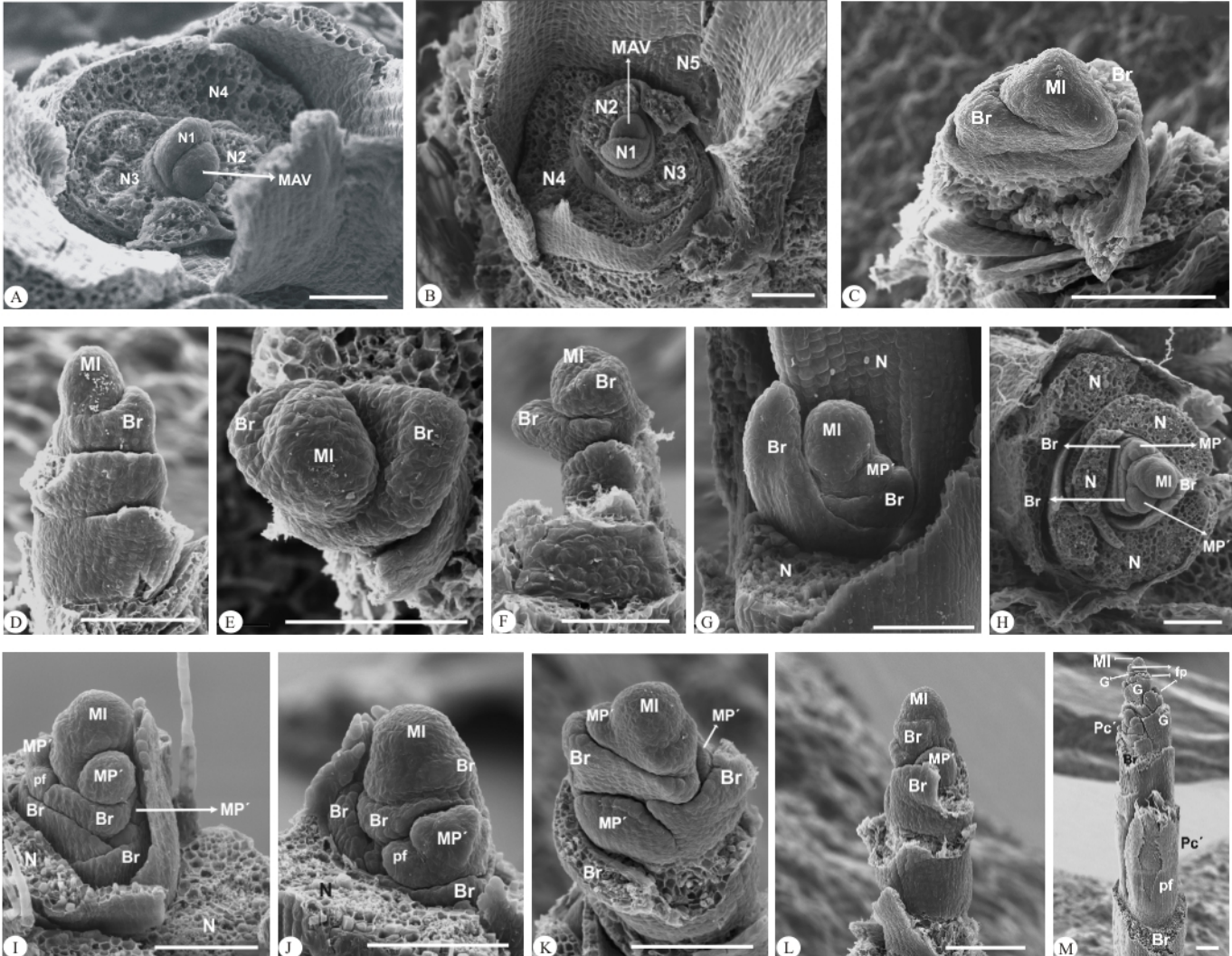


Figura 2.4. - Desarrollo de la inflorescencia en *Bulbostylis juncooides*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A, B) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (C-F) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia. (G-L) estado posterior de diferenciación de la inflorescencia donde se observan primordios de paracladios primarios. (M-Q) estado de diferenciación subsiguiente de la inflorescencia, con paracladios primarios portando primordios de paracladios secundarios y/o primordios florales. (R-U) inflorescencia con avanzado grado de diferenciación. (V-W) estado de desarrollo tardío de la inflorescencia. (X-Y) ramificaciones dentro del perfil de paracladios primarios, presentes en inflorescencias jóvenes. (Z-AC) ramificaciones dentro del perfil de paracladios primarios de inflorescencias adultas. Referencias: Br, bráctea; cPc', cicatriz del paracladio primario; cPc'', cicatriz del paracladio secundario; fp, flor (primordio); G, gluma; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; N: nomofilo; N1-5: nomofilo 1-5; Pc' paracladio primario; Pc'', paracladio secundario; pf, perfil; rp, ramificación profilar; rPc', paracladio ramificado primario. Las barras representan 100 μ m.

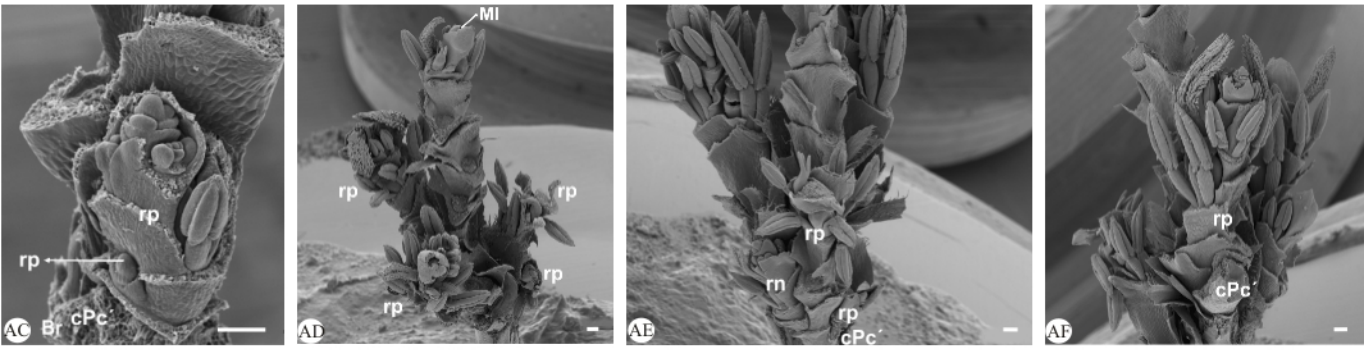
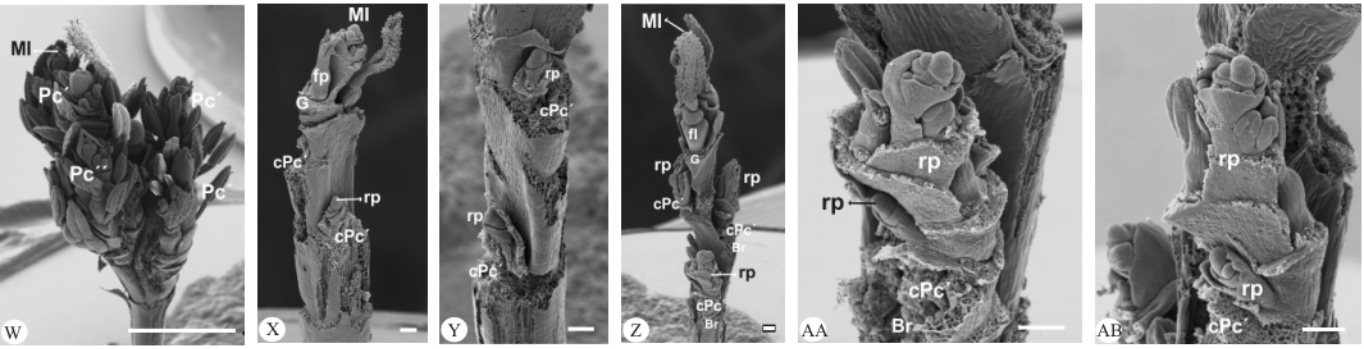
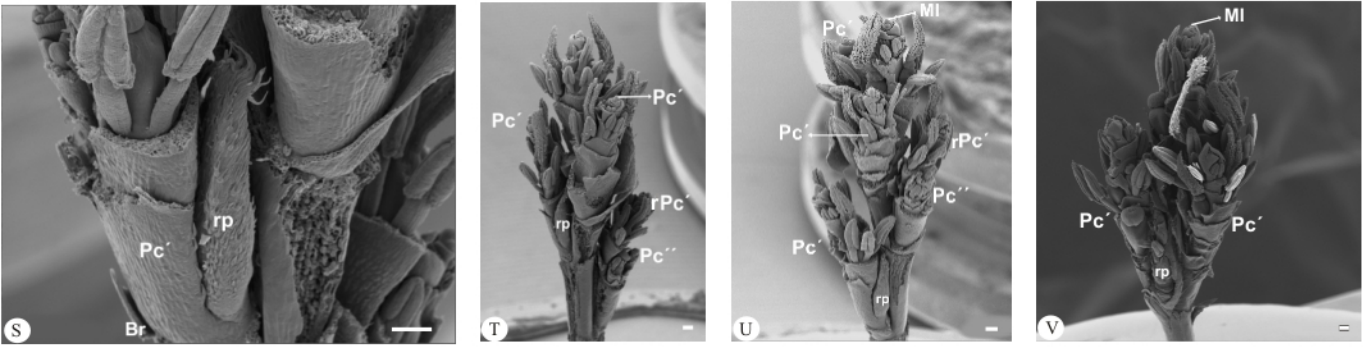
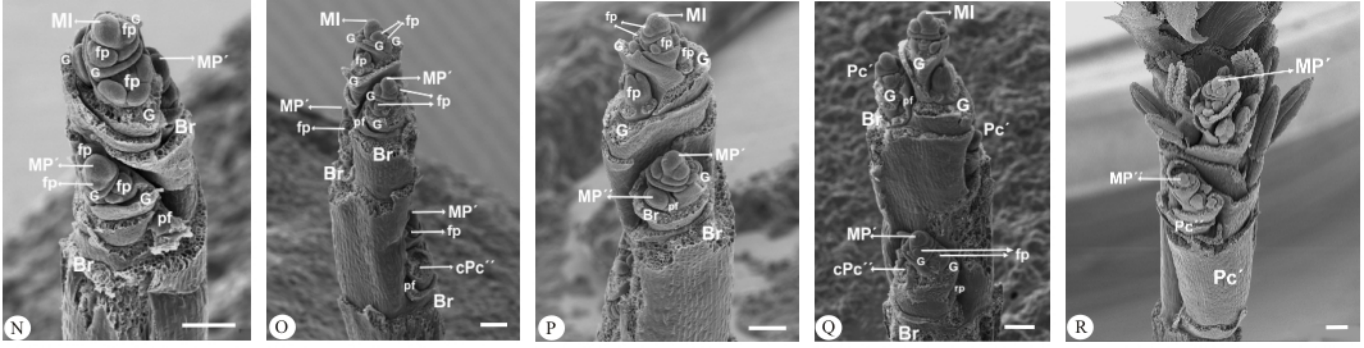


Figura 2.4. - (Continuación)

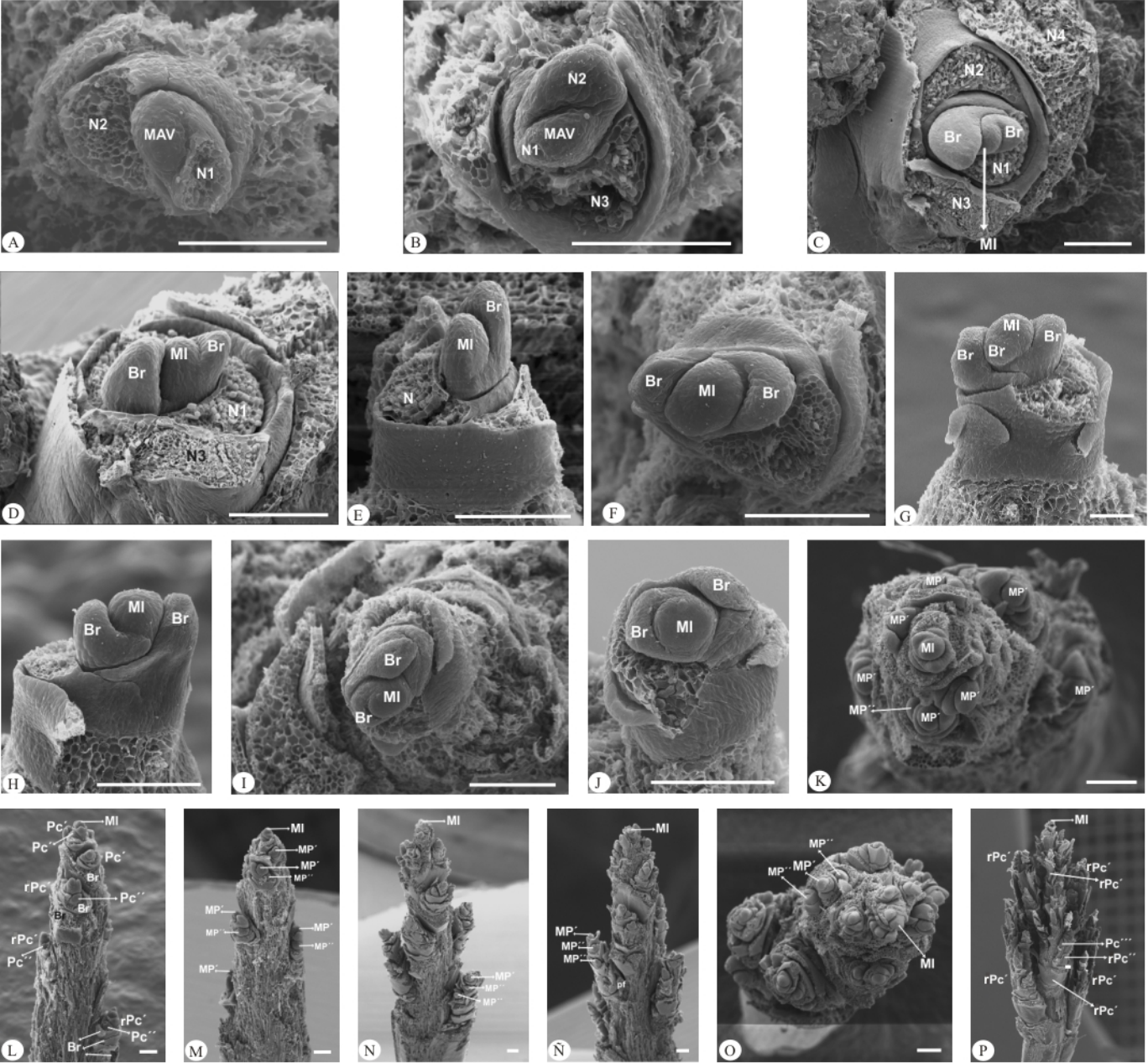


Figura 2.5. - Desarrollo de la inflorescencia en *Bulbostylis sphaerocephala*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A, B) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (C-E) inicio de la etapa reproductiva, formación del meristema de inflorescencia. (F-J) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia. (K-M) estado de desarrollo de la inflorescencia, donde se observan paracladios primarios y primordios de paracladios secundarios. (N-O) estado posterior de diferenciación de la inflorescencia, en el cual ha avanzado considerablemente la diferenciación de los paracladios primarios y secundarios. (P) estado tardío de desarrollo de la inflorescencia, en el cual pueden distinguirse paracladios terciarios. Referencias: Br, bráctea; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; N, nomofilo; N1-4, nomofilo 1-4; Pc' paracladio primario; Pc'', paracladio secundario; Pc''', paracladio terciario; pf, profilo; rPc', paracladio ramificado primario; rPc'', paracladio ramificado secundario. Las barras representan 100 μ m.

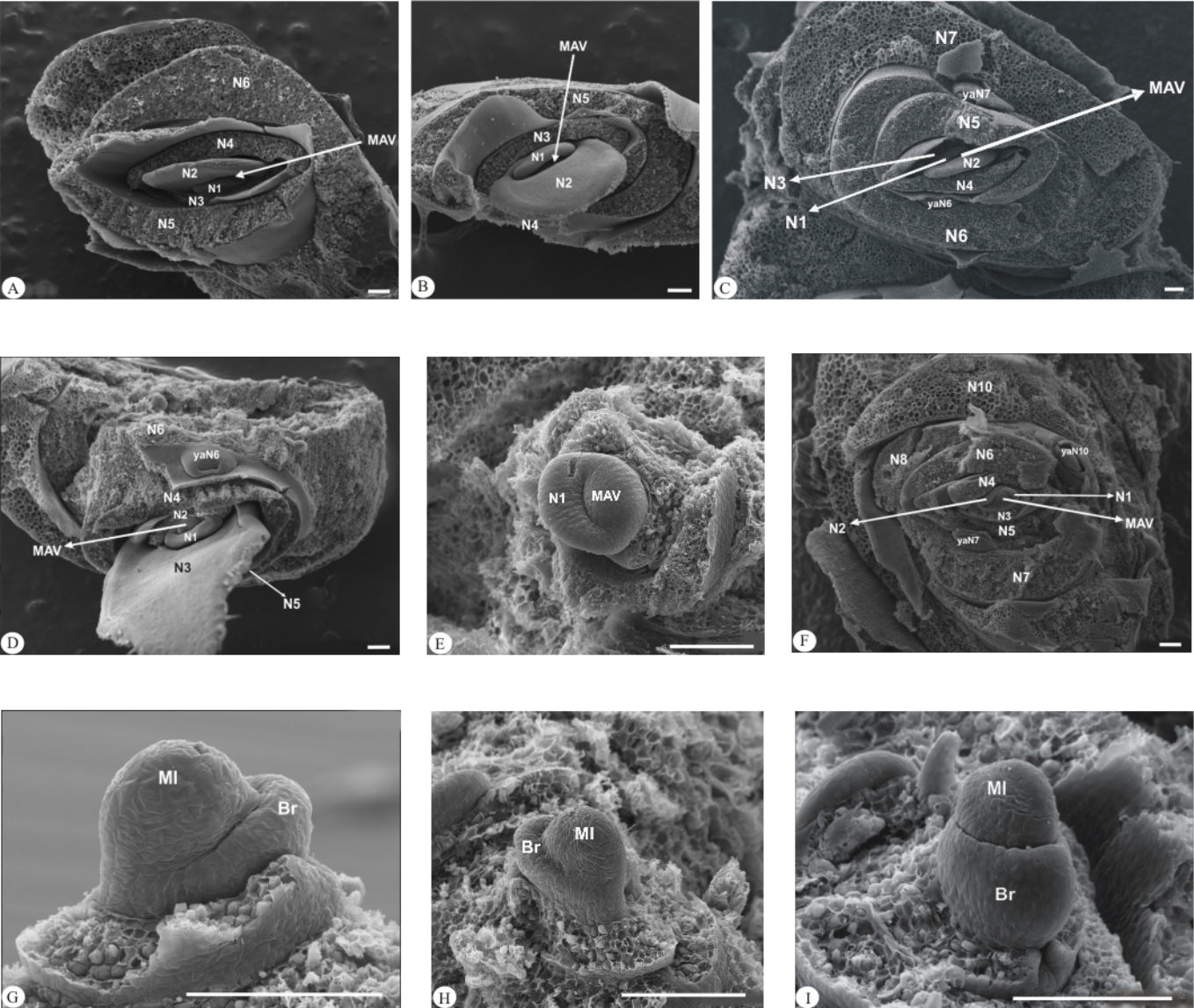


Figura 2.6. - Desarrollo de la inflorescencia en *Fimbristylis autumnalis*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A-F) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (G-J) inicio de la etapa reproductiva, formación del meristema de inflorescencia. (K-Ñ) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia, donde se observan primordios de paracladios primarios, y raramente primordios de paracladios secundarios. (O-S) estado posterior de diferenciación de la inflorescencia, en el cual ha avanzado la diferenciación de los paracladios primarios y secundarios. (T-W) estado avanzado de desarrollo de la inflorescencia, en el cual pueden distinguirse paracladios terciarios, y primordios florales. Referencias: Br, bráctea; fp, flor (primordio); G, gluma; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; MP''', meristema paracladial terciario; N, nomofilo; N1-10, nomofilo 1-10; Pc', paracladio primario; Pc'', paracladio secundario; Pc''', paracladio terciario; pf, perfilo; rPc', paracladio ramificado primario; yaN6, yema axilar del nomofilo 6; yaN7, yema axilar del nomofilo 7; yaN10, yema axilar del nomofilo 10. Las barras representan 100 μ m.

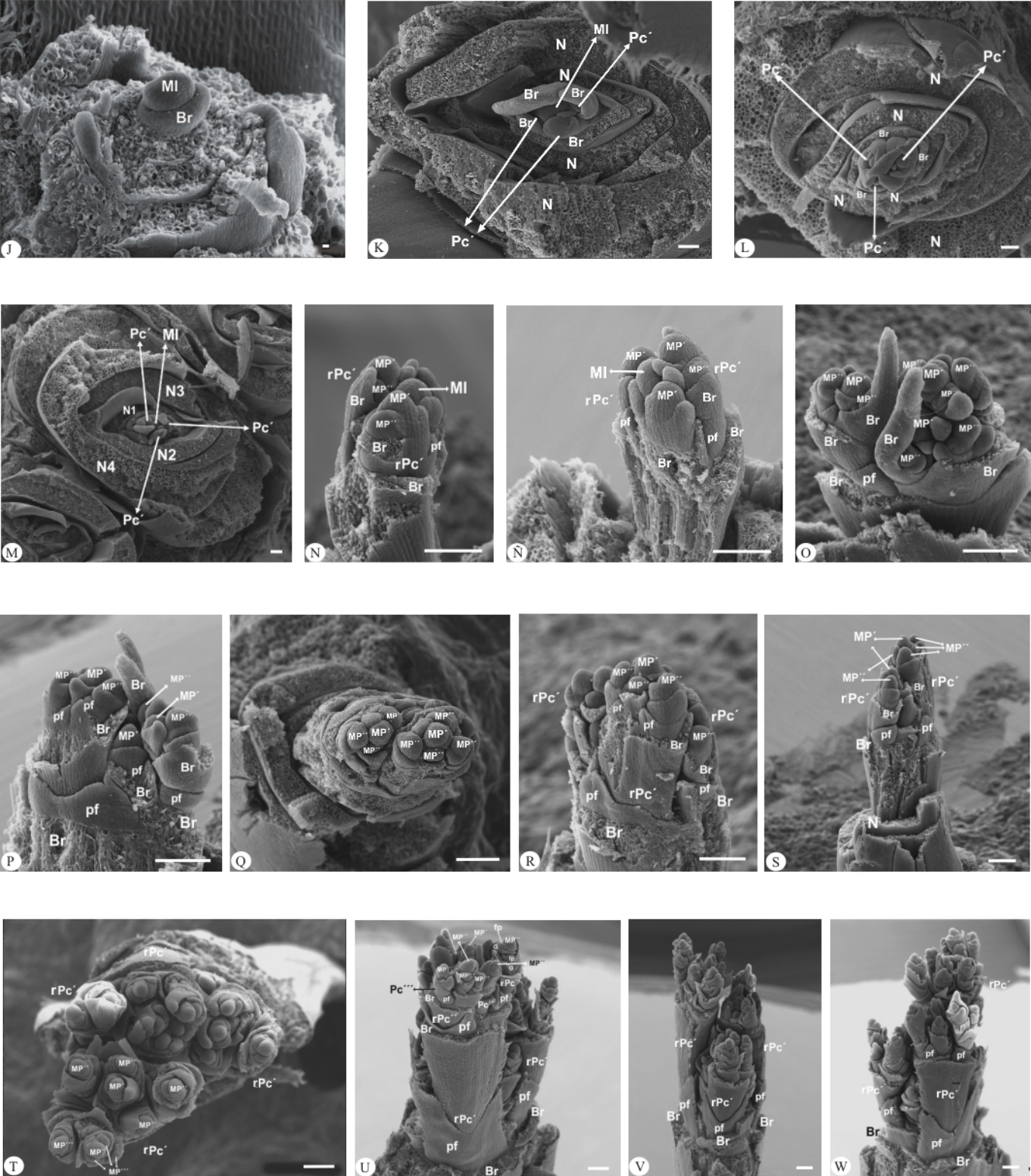


Figura 2.6. - (Continuación)

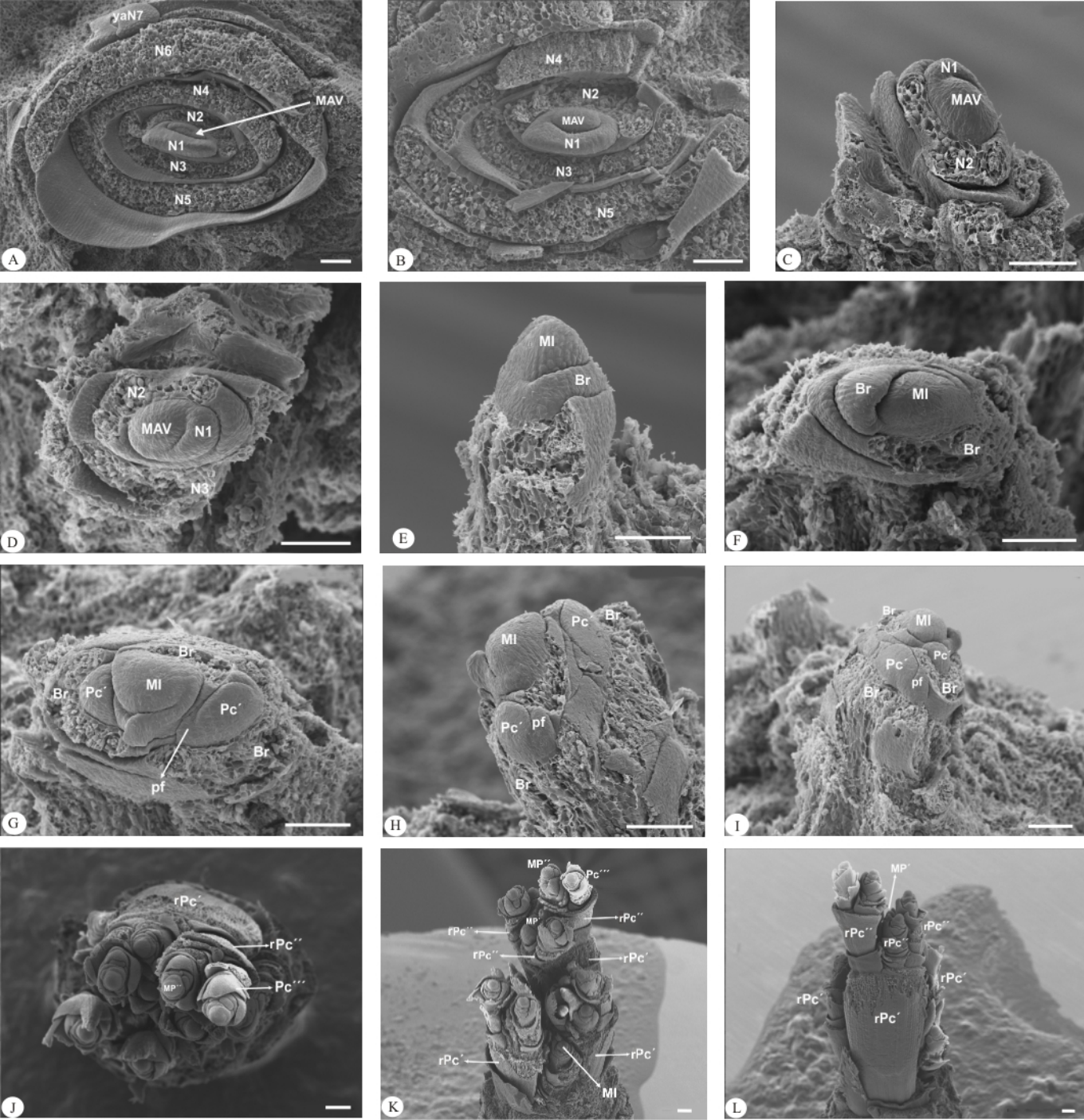


Figura 2.7. - Desarrollo de la inflorescencia en *Fimbristylis dichotoma*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A-D) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (E, F) inicio de la etapa reproductiva, formación del meristema de inflorescencia. (G-I) estado temprano de diferenciación de la inflorescencia, donde se observan primordios de paracladios primarios. (J-L: estado avanzado del desarrollo de la inflorescencia, donde se distinguen paracladios primarios, secundarios y terciarios. Referencias: Br, bráctea; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; N1-6: nomofilo 1-6; Pc' paracladio primario; Pc'', paracladio terciario; pf, perfilo; rPc', paracladio ramificado primario; rPc'', paracladio ramificado secundario; yaN7, yema axilar del nomofilo 7. Las barras representan 100 μ m.

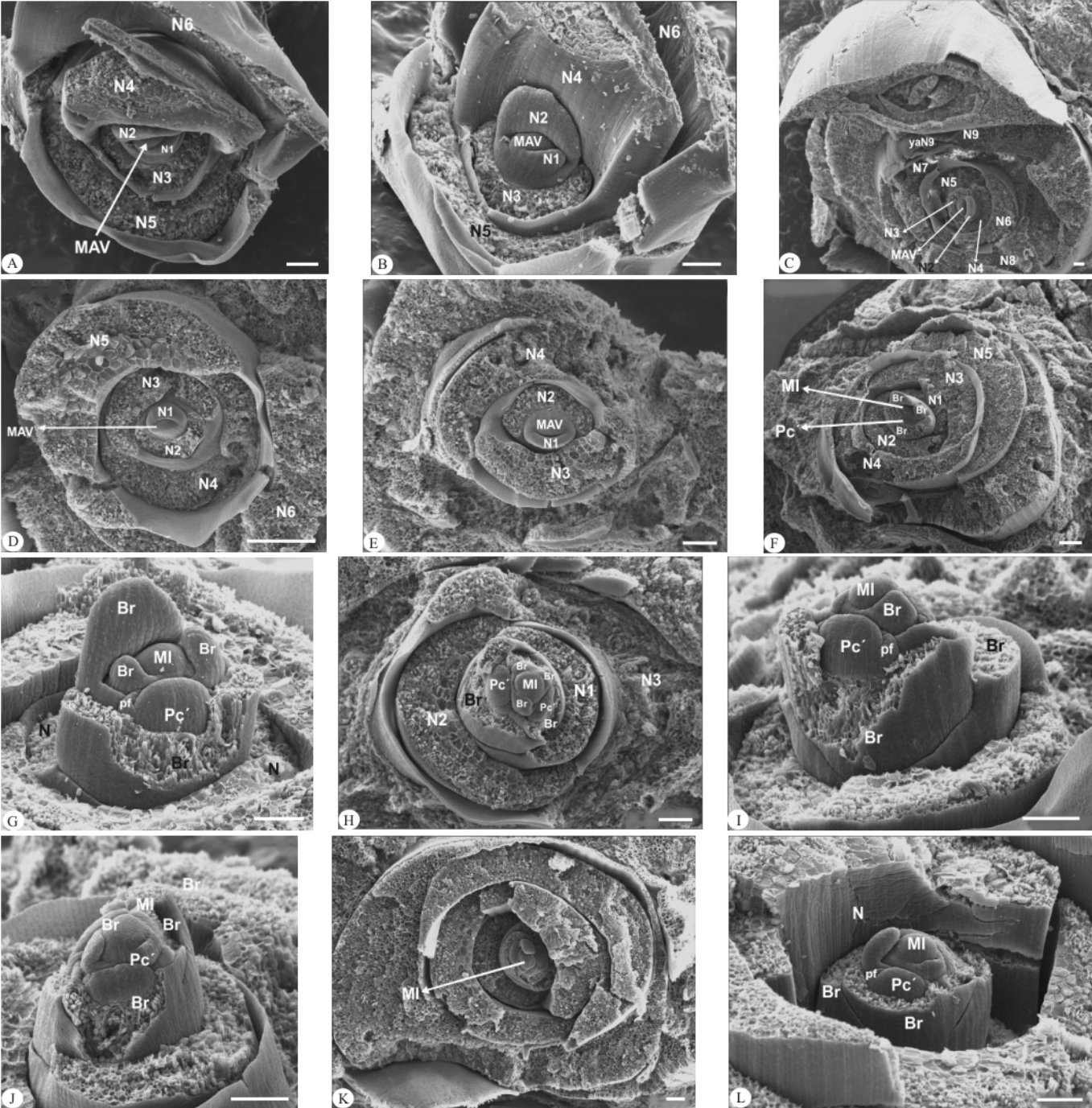


Figura 2.8. - Desarrollo de la inflorescencia en *Fimbristylis spadiccea*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A-E) meristema apical del vástago en estado vegetativo. (F-M) estado temprano de desarrollo de la inflorescencia, donde se observan primordios de paracladios primarios. (N-S) estado de diferenciación subsiguiente de la inflorescencia, con paracladios primarios portando primordios de paracladios secundarios. (T-W) estado avanzado del desarrollo de la inflorescencia, donde se distinguen paracladios primarios, secundarios y terciarios. (X) inflorescencia cercana a la madurez, en el centro se encuentra la florescencia principal, y a los lados los dos paracladios primarios más distales; nótese además la presencia de primordios florales. Referencias: Br, bráctea; fp, flor (primordio); G, gluma; MAV, meristema apical del vástago en estado vegetativo; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; MP''', meristema paracladial terciario; N: nomofilo; N1-9: nomofilo 1-9; Pc', paracladio primario; Pc'', paracladio secundario; Pc''', paracladio terciario; pf, profilo; rPc', paracladio ramificado primario; rPc'', paracladio ramificado secundario; yaN9, yema axilar del nomofilo 9. Las barras representan 100 μ m.

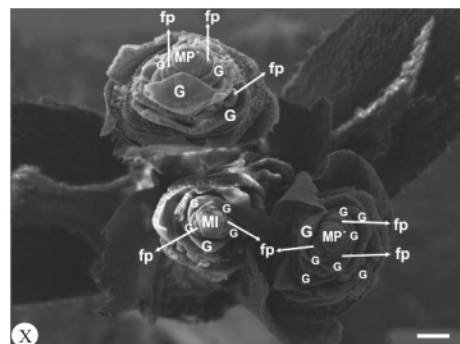
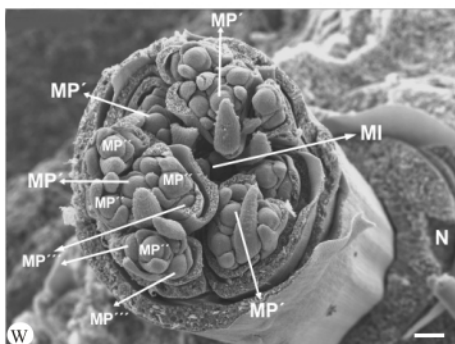
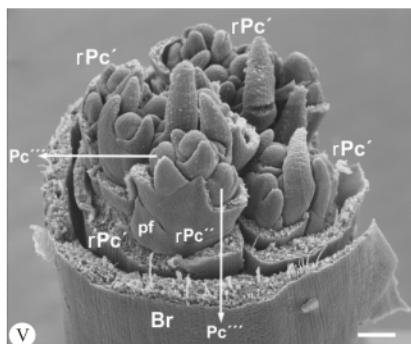
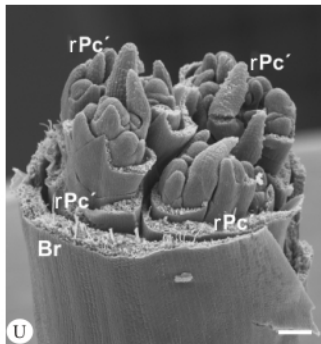
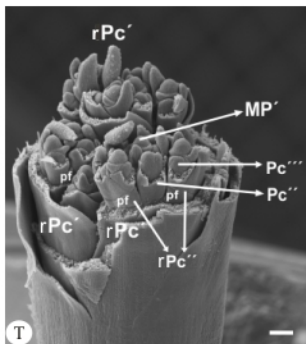
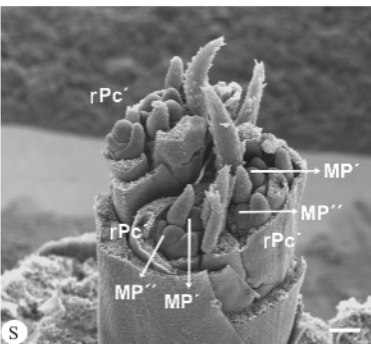
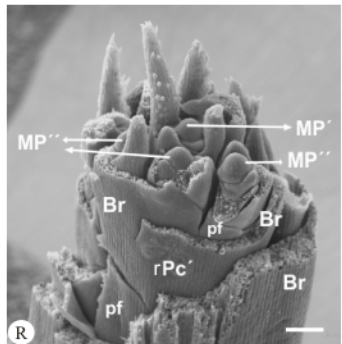
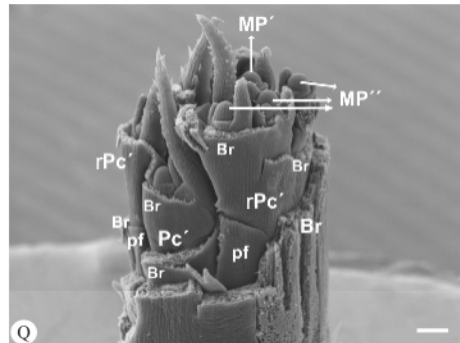
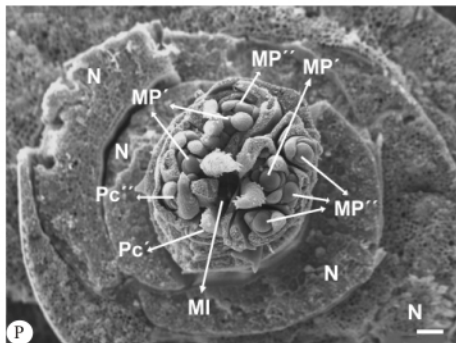
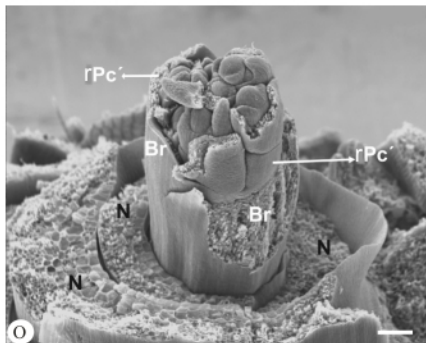
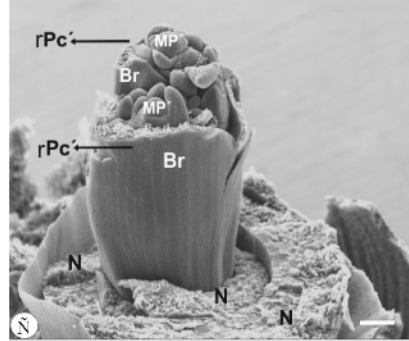
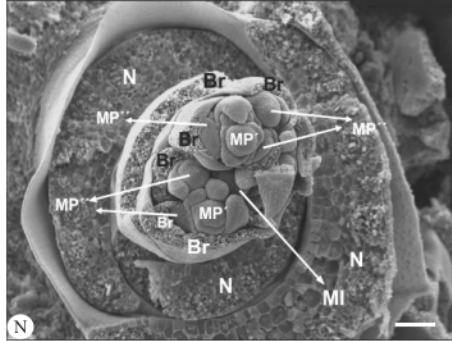
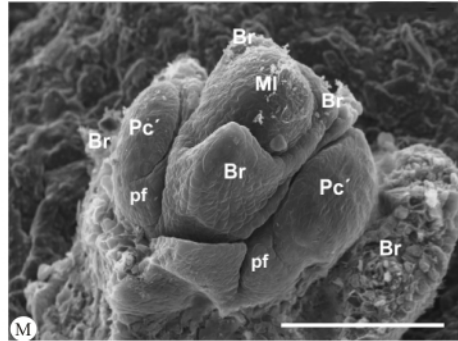


Figura 2.8. - (Continuación)

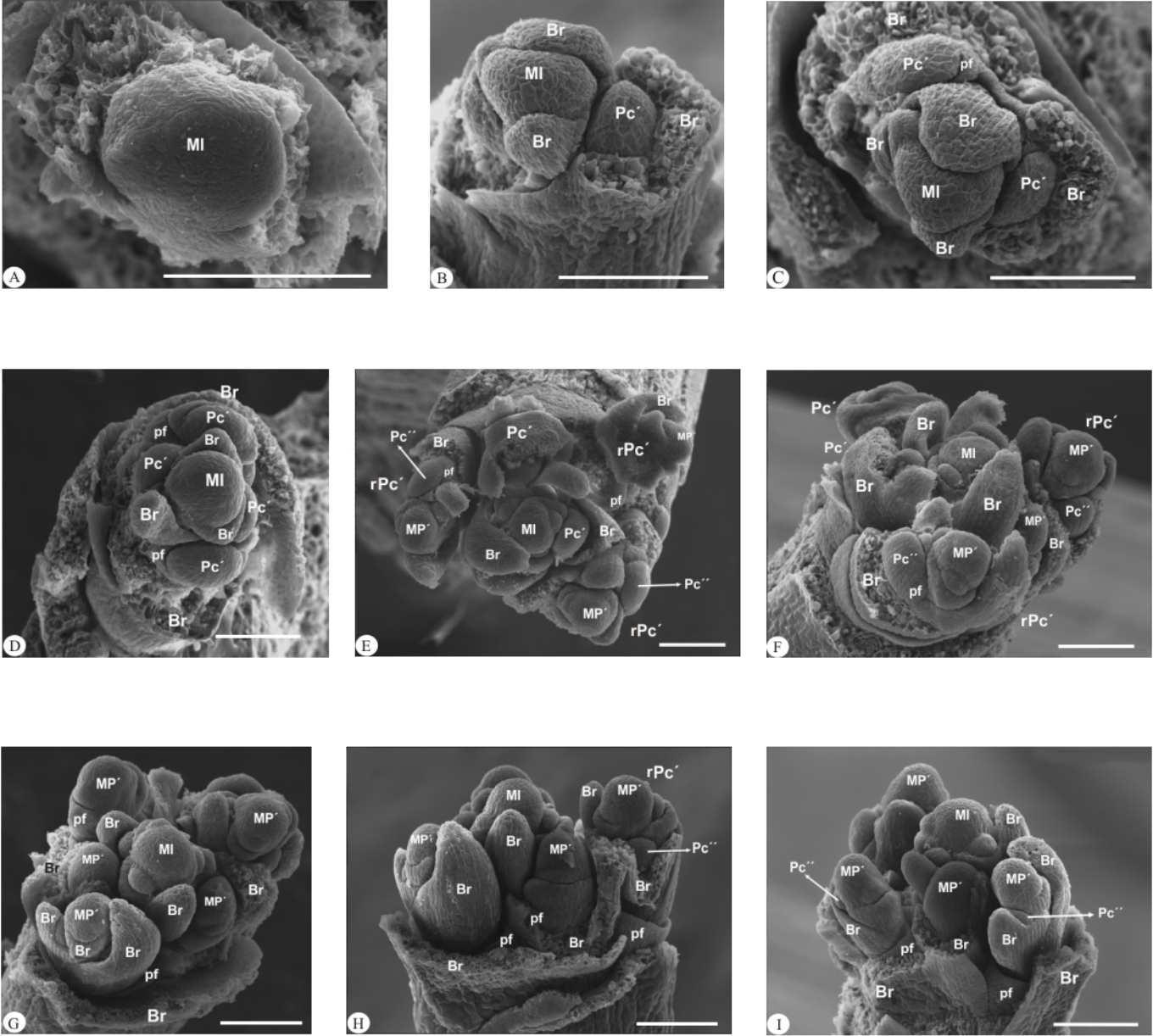


Figura 2.9. - Desarrollo de la inflorescencia en *Fimbristylis squarrosa*, analizado bajo microscopio electrónico de barrido. (A) meristema de inflorescencia. (B-D) estado temprano de desarrollo de la inflorescencia, donde se observan primordios de paracladios primarios. (E-L) estado posterior de desarrollo de la inflorescencia, donde se observan paracladios primarios y primordios de paracladios secundarios. (M) detalle del paracladio primario proximal, perteneciente a la inflorescencia presentada en "J", "K" y "L". (N-R) etapa del desarrollo de la inflorescencia donde se inician las flores. (S,T) detalle de un paracladio primario donde se observan dos paracladios secundarios, y primordios florales. (U, V) detalle del paracladio primario de una inflorescencia cercana a la madurez, donde se reconocen dos paracladios secundarios de avanzado desarrollo, y flores. Referencias: Br, bráctea; fl, flor; fp, flor (primordio); G, gluma; MI, meristema de inflorescencia; MP', meristema paracladial primario; MP'', meristema paracladial secundario; Pc', paracladio primario; Pc'', paracladio secundario; pf, profilo; rPc', paracladio ramificado primario. Las barras representan 100 μ m.

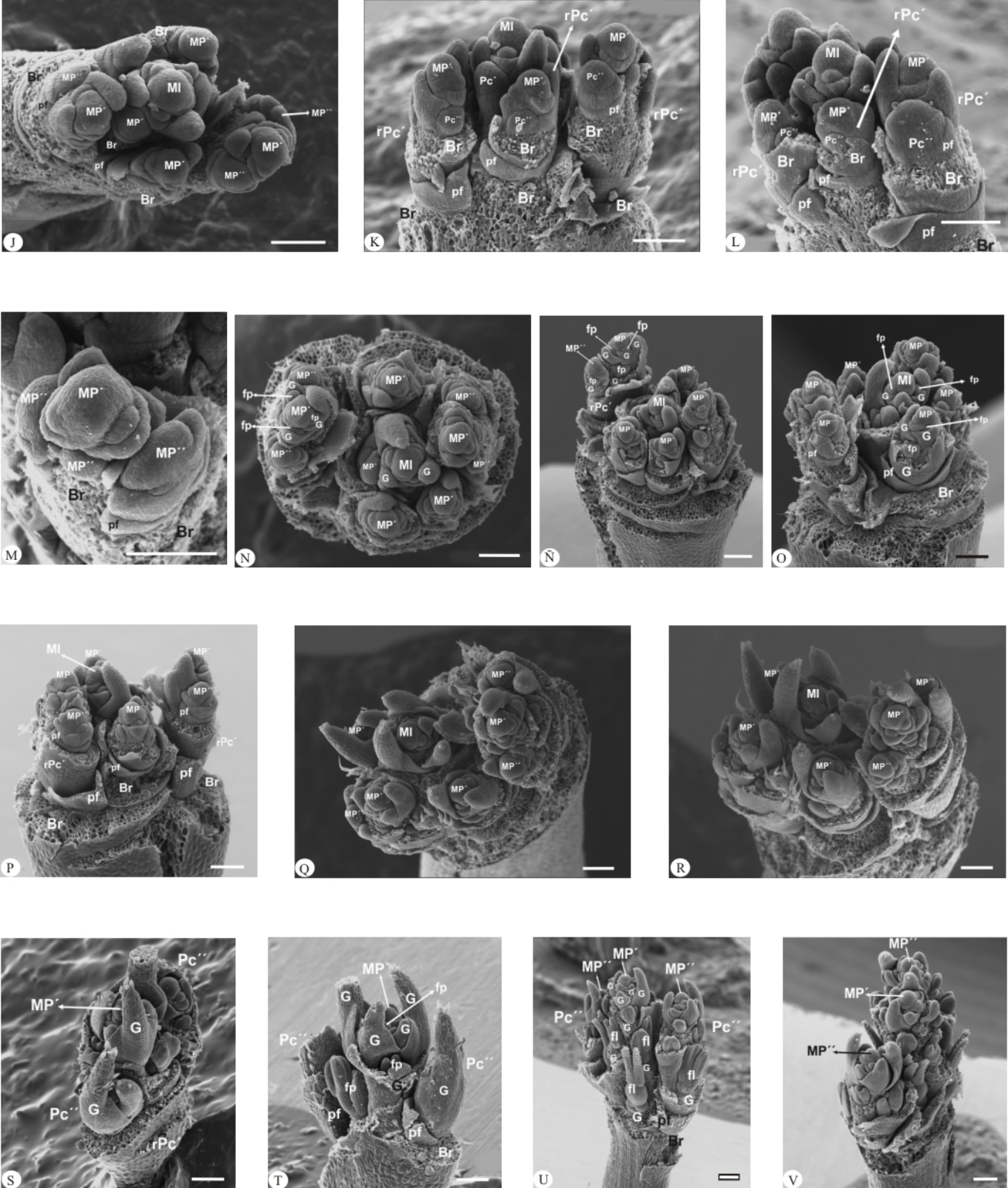


Figura 2.9. - (Continuación)

Discusión

En etapas tempranas de la ontogenia de las especies estudiadas, la disposición en que se inician los órganos foliares (= nomofilos) se encuentra relacionada con la forma que presenta el MAV, la cual puede determinarse en función del número de caras aplanadas que esta estructura exhiba. Similitudes en la forma del MAV entre *A. ovata* y las especies estudiadas de *Fimbristylis*, en contraste con lo observado para *Bulbostylis*, parecen ser la causa de la filotaxis semejante que estas especies presentan en la región del trofotagma. El momento de transición al estado reproductivo en todos los casos se acompaña de cambios en el meristema, entre los que resultan evidentes: a) su elongación, como ocurre en las pocas especies de la familia Cyperaceae hasta ahora estudiadas (Guarise et al, en prensa; Mora-Osejo, 1960), y en otras monocotiledóneas como las Gramíneas (Reinheimer et al. 2005; Reinheimer 2007; Doust & Kellogg, 2002; Liu et al., 2007), donde estudios de desarrollo de inflorescencias son más frecuentes; y b) la modificación de su conformación, quedando esta carente de caras aplanadas, y adoptando forma de domo; excepto en *A. ovata*, especie en la cual este hecho ocurre particularmente retrasado. La nueva forma que adquiere el MI, determina que la filotaxis comience a ser espiralada en todos los casos (independientemente de si el MI surge de modificaciones de un MAV aplanado o cónico, responsable de la disposición de los nomofilos en dos o tres planos respectivamente), y se mantenga estable hasta el final de la ontogenia, causando por lo tanto que las hojas y sus productos axilares generados a partir de dicho cambio (ya sean brácteas, filomas de transición o glumas), se ajusten a una misma espiral. Filotaxis variables en diferentes fases del desarrollo de la planta, son comunes en muchas especies (Carpenter et al. 1995; Cámara-Hernández 2001a, b; Reinheimer et al. 2005; Kellogg, 2006; Reinheimer, 2007, Guarise & Vegetti, 2007), lo que refleja la variación en las propiedades del

meristema que ocurren durante la ontogenia (Carpenter et al. 1995). Algunos autores han mencionado ya la forma del ápice como uno de los factores que influyen en la posición de inicio de nuevos primordios foliares (Dengler, 1999; Kirchoff, 2000). El lugar de formación de una nueva hoja depende tanto de la ubicación de los primordios precedentes, como de la disponibilidad de un espacio o volumen mínimo para que el nuevo primordio se organice (Sachs, 1991); recientemente se ha propuesto que existen picos de concentración de auxina en el ápice de la planta, determinados por las proteínas transportadoras PIN, que determinan los sitios donde se formarán los nuevos órganos (Reinhardt 2005). Parámetros que afecten el espacio disponible para la formación de una nueva hoja, tales como el tamaño del meristema y su crecimiento en extensión, pueden influir en la filotaxis, posiblemente debido a que de manera indirecta afectan el transporte de auxinas y el tamaño del campo en el que éstas operan (Reinhardt 2005); en las especies aquí estudiadas, algún efecto similar sobre la filotaxis podría tener la variación de la forma del meristema apical. En las especies pluriespigadas analizadas, los MP de todos los órdenes (incluso los MPp) también presentan forma de domo y generan órganos foliares, y sus productos axilares, de manera espiralada; de este modo, tanto brácteas (con paracladios en sus axilas), como filomas de transición (con o sin MP axilares) y glumas (con sus MF, formando las Cof) se generan a partir de MP que mantienen constante su forma, y por ende determinan que la filotaxis sea invariable hasta el último orden de ramificación que se observe. No siempre este hecho ocurre en Cyperaceae, donde muchas especies si bien presentan brácteas espiraladas en la PZ (Haines & Lye, 1983), constan de espiguillas con glumas dísticas; un ejemplo de esto se observa en el género *Cyperus*, donde se producen dos cambios en la filotaxis a través de toda la sinflorescencia, lo que determina que luego del desarrollo de nomofilos trísticos o espirotrísticos, las brácteas se generen espiraladamente, y finalmente las glumas se

inicien de manera dística (Guarise & Vegetti, 2007; Guarise et al, en prensa). Casos raros de especies con UIF pluriespigadas llevando glumas arregladas dísticamente, se han registrado en *Fimbristylis* y *Bulbostylis* (ej. *B. pilosa* (Willd.) Cherm, *B. laniceps* C. B. Clarke ex T. Durand & Schinz, *F. adenolepis* J. Kern, *F. cinnamometorum* (Vahl) Kunth, *F. fulvescens* (Thwaites) Thwaites, entre otras; Kern, 1974; Haines & Lye 1983; Goetghebeur & Coudijzer, 1985), especies en las cuales resultaría interesante evaluar que ocurre con la forma del meristema, y la disposición de los filomas que de éste se derivan; suponiendo que la filotaxis de los nomofilos y de las brácteas en la PZ responde al patrón característico aquí observado para cada género, probablemente ocurran entonces dos cambios de la filotaxis en ambos casos (de espirodístiquia a espiral y luego a distiquia, en *Fimbristylis*; y de espirotristiquia a espiral y posteriormente a distiquia, en *Bulbostylis*), posiblemente acompañados de dos cambios en la forma del meristema. Ahora bien, formas empobrecidas de algunas de estas especies (ej. *F. adenolepis*, *F. intonsa* S. T. Blake, *F. vanoverberghii* Kük, etc.), representadas por una sola espiguilla, han sido registradas ¿Qué podría ocurrir respecto al arreglo de los órganos foliares en estos casos? Para aproximar una respuesta habría que observar si existen filomas basales espiralados y distales dísticos, o bien si se presentan sólo filomas dísticos. Si el primero de estos supuestos fuese correcto, podría sugerirse la ocurrencia de dos cambios en la filotaxis a través de toda la sinflorescencia; mientras que si el segundo aconteciera, sólo se daría un cambio en la filotaxis en las UIF de *Bulbostylis*, y ninguno en las de *Fimbristylis*. En el género *Abildgaardia*, por otra parte, la bibliografía detalla que al menos las “glumas” basales siempre son dísticas o espirodísticas (Goetghebeur & Coudijzer, 1984; Haines & Lye, 1983), incluso las pertenecientes a Cof en especies pluriespigadas¹. En UIF uniespigadas de *A. ovata*, se

¹ Este hecho yo también lo he observado en las Cof de las escasa UIF con dos espiguillas, encontradas en *A. ovata*.

ha visto en este estudio que solo se presenta un cambio en la forma del meristema apical, y de la filotaxis, durante toda la ontogenia; no obstante, queda sin contestar si (de suceder algo similar) en las especies pluriespigadas del género, ocurre uno o tres cambios en toda la sinflorescencia. Responder a esta pregunta implicaría analizar la forma del meristema al comienzo de la etapa reproductiva, y la filotaxis de las brácteas que éste genere. Si estas últimas estarían dispuestas de manera espirodística, solo un cambio en la forma del meristema (y en la filotaxis) podría acontecer a lo largo de la ontogenia de la planta; mientras que si las brácteas estarían arregladas espiraladamente, tres cambios posiblemente tendrían lugar.

Respecto al desarrollo comparado de inflorescencias con formas adultas similares, se observan cuestiones particulares según sea el caso. Las inflorescencias anteliformes de las especies aquí estudiadas atraviesan diferentes caminos ontogenéticos en función de los géneros, por lo que resulta válido decir que no es lo mismo un antelodio en *Fimbristylis* que en *Bulbostylis*. Tanto de los estudios tipológicos realizados en el Capítulo 1, como de las observaciones de Guaglianone (1970), es sabido que a la madurez los antelodios de ambos géneros, si bien presentan formas muy similares, pueden distinguirse en muchos casos (aunque sólo luego de una inspección muy minuciosa), por la presencia o no de producciones profilares; no obstante, a partir de los datos presentados en este capítulo, se sabe además que éstos difieren en otras características, que sólo pueden ser observadas a partir de estudios comparados de su desarrollo. Dichas diferencias tienen que ver con la presencia o no de elongación temprana de los entrenudos del eje principal, y con el momento de elongación de los epipodios de los Pc'. Así, en función de los datos aquí registrados, un antelodio en *Bulbostylis* experimentará en su desarrollo una elongación temprana de los entrenudos del eje principal, y una elongación tardía de los epipodios de sus Pc'; en contraste, un

antelodio en *Fimbristylis* carecerá de elongación de los entrenudos del eje principal, y la elongación de los epipodios de los Pc' se encontrará más adelantada. En relación a este último carácter los antelodios dentro de *Fimbristylis*, podrían adicionalmente diferir entre sí, lo que permitiría reconocer dos grupos de especies: a) grupo 1, sólo con *F. autumnalis*, caracterizado por presentar elongación bien temprana del epipodio de los Pc'; y b) grupo 2, con *F. dichotoma*, *F. spadicea* y *F. squarrosa*, con elongación un tanto más retrasada del epipodio de los Pc'. Esta distinción dentro de *Fimbristylis* resulta interesante ya que coincide con diferencias observadas entre estas especies en caracteres relacionados con el número de carpelos, como son la presencia de tres ramas estigmáticas y aquenios trígonos en el caso de *F. autumnalis*, y sólo de dos ramas estigmáticas y aquenios lenticulares en *F. dichotoma*, *F. spadicea* y *F. squarrosa*, lo que ha llevado a algunos autores (Barros, 1947; Clarke, 1908; Kern, 1974; Kral, 1971) a considerarlas menos afines. No obstante, tal vez esta elongación heterocrónica de epipodios, sea un tanto plástica, debido a que si bien aquí los antelodios de *B. sp2* sólo presentaron Pc' con epipodio elongado, en otros ejemplares de la especie pueden observarse antelodios con paracladios de hasta tercer orden con epipodio extendido. ¿Qué ocurrirá entonces en la ontogenia de esas UIF? ¿La extensión de los epipodios de Pc' se dará más tempranamente, acercándose entonces a lo observado en *Fimbristylis*? Tal vez este fenómeno sea función del tiempo de desarrollo de cada UIF en particular, pero con determinados límites genéticos dentro de cada especie.

Las inflorescencias capitadas de las especies estudiadas, presentan en ambos casos elongación temprana de los entrenudos del eje principal, y ausencia (o ínfima) elongación de epipodios. El primero de estos fenómenos resulta compartido con las inflorescencias anteliformes de *B. sp2*, apoyando por tanto el valor de este carácter a nivel genérico. No obstante, aunque estas especies se parezcan en características

relacionadas a la elongación de entrenudos (tanto del eje principal como de los paraclados), no resultan homólogas entre sí debido a que distintos factores (además de la presencia de epipodios contraídos) estarían contribuyendo en la determinación de su apariencia capitada: en *B. sphaerocephala* tendría alta relevancia el número de Pc'; mientras que en *B. juncooides*, el desarrollo de producciones profilares complejas. Al analizar detenidamente la Tabla 1.2 (Capítulo 1), se deduce que existe una tendencia en UIF congestionadas con pocos Pc', de generar ramificaciones profilares complejas; mientras que en aquellas con mayor número de Pc', de presentar ramificaciones profilares reducidas, o no presentarlas. Si bien estos caracteres diferenciales pueden reconocerse en inflorescencias al estado adulto, los estudios de desarrollo resultan muy importantes para corroborar la correcta interpretación del sistema de ramificación reproductivo, el cual resulta particularmente difícil de interpretar en inflorescencias tan densas como son las formas capitadas.

Las inflorescencias uniespiguadas en las especies estudiadas, si bien resultan similares a la madurez, pueden distinguirse al estado adulto por variaciones en la filotaxis de sus órganos foliares, y en consecuencia de su simetría. Gracias a los estudios de desarrollo se observa que estas diferencias en *A. ovata* y *B. conifera*, se correlacionan con la presencia de MI con distinta forma en etapas tempranas del desarrollo de las UIF. Esto último es consecuencia de diferencias en el tiempo en que el meristema apical cambia su conformación durante la ontogenia de ambas especies, coincidiendo con el comienzo de la etapa reproductiva en *B. conifera*, pero resultando más tardío en *A. ovata*. A partir de este cambio heterocrónico en la conformación del meristema apical (y de la filotaxis asociada al mismo) entre ambas especies, podría considerarse que no todos los filomas de sus inflorescencias son homólogos; así *A. ovata* presentará filomas basales de naturaleza más similar a hojas vegetativas, y

filomas distales más similares a hipsofilos; mientras que *B. conifera* por su parte presentará sólo filomas similares a hipsofilos, los cuales serán homólogos únicamente con los filomas distales observados en *A. ovata*.

Ahora bien, al analizar comparativamente el desarrollo de inflorescencias con formas adultas diferentes, las inflorescencias uniespigadas en contraste con las pluriespigadas, carecen de la capacidad de generar MP (o lo hacen raramente, ej. *A. ovata*; véase capítulo 1), y desarrollan mayor cantidad de filomas estériles bajo la HF. En relación a esto último, ¿Existirá alguna relación con la ausencia de una PZ (es decir, de brácteas y paracladios) interponiéndose entre la generación de nomófilos y filomas transicionales? ¿Será que siempre antes de que el meristema comience a iniciar hojas diferentes a las que venía generando, debe formar algunas estructuras foliares de “aviso” con formas transicionales y sin producciones axilares (o con producciones reducidas), como son los filomas de transición bajo las glumas¹, cuyo número en las UIF uniespigadas posiblemente sea mayor debido a la ausencia de brácteas y paracladios? Este fenómeno pareciera relacionarse con un cambio gradual de la actividad del meristema, pero ¿por qué en algunas especies ocurre y en otras no, o ocurre menos marcadamente? ¿Por qué incluso dentro de una misma UIF, puede darse en diferentes grados bajo distintas espiguillas?

Por otra parte, las inflorescencias anteliformes vs. las capitadas, como se ha detallado, difieren básicamente en la elongación o no de los epipodios de los paracladios, diferencia que comienza a evidenciarse más o menos tempranamente en el desarrollo, según en que momento comience la elongación de los epipodios de los Pc' en la especie; como se ha mencionado, este fenómeno podría estar relacionado con el máximo orden de paracladio con epipodio extendido que alcance la especie (o lo que es

¹ hecho que también podría aplicarse a las hojas en la zona de inhibición

lo mismo, con la formación de antelodios “simples”, “compuestos”, “decompuestos”, o “supradecompuestos”). En relación a esto, cabe aquí formularse una nueva pregunta ¿las inflorescencias capitadas carecen de la posibilidad de elongar entrenudos, o este hecho en realidad tiene lugar pero debido a su inicio excesivamente retrasado en el desarrollo resulta casi imperceptible? Entre las inflorescencias capitadas aquí estudiadas, *B. juncooides* tardíamente parece experimentar una leve extensión en los epipodios de sus Pc', hecho que resulta coherente con la posibilidad que presenta esta especie de formar en algunos casos antelodios simples (Tabla 1.2, capítulo 1). Por esto último ¿Resultará plástico entonces el inicio de la elongación de los epipodios de Pc'? Pareciera que en algunos casos si, y que en otros no; en *B. sphaerocephala* no parece serlo, ya que nunca se elongan epipodios, y las UIF son invariablemente capitadas (Tabla 1.2, capítulo 1). En cuanto a la elongación temprana de los entrenudos del eje principal, las especies estudiadas con UIF anteliformes pueden o no presentarla, mientras que las especies con UIF capitadas siempre la presentan; no obstante, como se ha señalado más arriba, este carácter pareciera tener más relación con los géneros que con las formas de UIF, lo cual se podría corroborar mediante el estudio del desarrollo de una inflorescencia capitada de *Fimbristylis*.

En cuanto al desarrollo del perfil, las diferencias observadas también se relacionan principalmente con los géneros; dichas diferencias se hacen visibles en el lado abaxial de los paracladios en los que éstos se generan. Diferencias observadas en la variación acrópeta de la forma y longitud del perfil dentro de una misma UIF, parecen deberse al tiempo de desarrollo de los mismos, al igual que ha observado Guarise et al. (en prensa) en especies de *Cyperus*.

Por otra parte, las producciones profilares desarrolladas en *B. juncooides* y *B. sp2*, surgen más o menos en el mismo momento y de manera similar en ambas especies, por

lo que sería correcto considerarlas como entidades taxonómicas equivalentes. En el caso de tratarse de espiguillas, o de estructuras profilares complejas, su inicio retrasado en relación a las espiguillas normales tal vez resulte importante ecológicamente; en relación a esto, sería interesante analizar si estas últimas presentan semillas de origen asexual o sexual, y si se generan a partir de flores autógamias o alógamas, es decir, si presentan o no alta variabilidad genética.

El estudio de desarrollo presentado aquí demuestra que la “forma de las inflorescencias”, debe ser utilizada con cuidado al realizar estudios taxonómicos únicamente basados en UIF adultas. Así, en lugar de hablar de “antelodios” e inflorescencias “capitadas”, resultaría más adecuado hablar de los caracteres que determinan esas formas (ej. orden máximo de Pc con epipodio extendido, número de ramificaciones, desarrollo de producciones profilares de diferente complejidad, heterocronía en la extensión de entrenudos). Además de lo anterior, este estudio nos permite contar con nuevos caracteres morfológicos, que no podrían haber sido identificados sólo mediante el estudio de UIF maduras, potencialmente útiles en análisis filogenéticos del grupo; estos son: 1) elongación temprana de los entrenudos del eje principal; 2) momento de elongación de los epipodios de los Pc’; 3) presencia o no de cambio de la forma del meristema apical; como así también 4) el sentido de dicho cambio, y 5) el momento de la ontogenia en que este se produce.

Estos caracteres podrían ser usados tanto en la construcción de una filogenia del grupo, como utilizados para entender la evolución del desarrollo mediante su optimización sobre una filogenia ya existente. Si bien en el Capítulo 4 se realizará una filogenia en base a datos morfológicos, los caracteres aquí propuestos no serán utilizados debido a que los mismos no han podido ser evaluados en muchas de las especies incluidas en el análisis. No obstante, el reconocimiento de los caracteres previamente detallados,

constituye un antecedente ineludible a ser tenido en cuenta al momento de ampliar los estudios de desarrollo de inflorescencias dentro de *Abildgaardieae*, luego de lo cual podrán formar parte entonces de análisis filogenéticos del grupo.