

**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL**

**Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas**



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en  
Ciencias Biológicas

**EVOLUCIÓN, DESARROLLO Y  
ESTRUCTURA DE LAS  
INFLORESCENCIAS EN LA SUBTRIBU  
ELEUSININAE (CHLORIDOIDEAE-  
POACEAE)**

Sebastián E. Muchut

Director de Tesis: Abelardo C. Vegetti  
Co-director de Tesis: Renata Reinheimer

Cátedra de Morfología Vegetal  
Departamento de Biología Vegetal  
Facultad de Ciencias Agrarias – Universidad Nacional del Litoral

**-2017-**

# Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral (UNL) por permitirme realizar el “Doctorado en Ciencias Biológicas”, especialmente al personal de la oficina de posgrado por resolver siempre atentamente mis inquietudes.

A la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA-UNL) por brindarme todas las instalaciones y herramientas necesarias para la realización de esta tesis.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por haberme otorgado las becas de posgrado que me permitieron dedicarme exclusivamente a la tesis doctoral.

A mis directores de tesis, los Dres. Abelardo Vegetti y Renata Reinheimer por darme la oportunidad de iniciarme en la investigación científica, por enseñarme todo lo referido a la morfología, taxonomía, filogenia y evolución de gramíneas, por sus instrucciones con respecto a la escritura científica, por sus consejos, paciencia, y por todo el apoyo brindado durante estos años.

A Abelardo, por haberme dado la posibilidad de integrar su grupo de trabajo, transmitirme su pasión por la investigación, aconsejarme constantemente e instruirme sobre el mundo científico.

A la cátedra de Morfología Vegetal, por integrarme al grupo desde el primer día y hacerme sentir uno más de ellos, por los momentos académicos y recreativos compartidos.

A Juan Carlos Tivano, Vanesa Pilatti, Pablo Ortega y su equipo, por su predisposición y asistencia en los viajes de colección que me permitieron encontrar las plantas para hacer los estudios de desarrollo.

A Vanesa Pilatti, Nora Uberti-Manassero y Andrea Reutemann, por ser mi grupo de apoyo y guía durante toda la tesis, por enseñarme todas las técnicas, por los intensos debates científicos (y no tan científicos), consejos académicos (y no tan académicos) y, especialmente, por la buena onda y amistad que me brindaron estos años.

A mi familia, por apoyarme incondicionalmente y alentarme en todas mis decisiones.

A Andre, mi compañera en esta vida, por tu amor y aliento diario. Por entender mi pasión por este trabajo y empujarme siempre a ser mejor persona y profesional.

# Publicaciones

Muchut, S. E., Pilatti, V., Uberti-Manassero, N., Vegetti, A. C., & Reinheimer, R. (2017). Inflorescence diversity in subtribe Eleusininae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Flora*, 228: 50-59.

Muchut, S. E., Pilatti, V., Uberti-Manassero, N. G., Perreta, M., Vegetti, A. C. (2017). Trophotagma enrichment axes in Poaceae. *Botanical Review*, 1-13

Muchut, S. E., Reutemann, A. G., Uberti Manassero, N. G., Vegetti, A. C. (2017). Synflorescence morphology of grasses with reduced terminal inflorescences: a case study of *Jouvea* (Cynodonteae, Chloridoideae, Poaceae). *Phytotaxa*, 302: 241-250.

“...el ‘espectáculo’ de la evolución sería una serie de acontecimientos, asombrosamente improbable, suficientemente perceptible cuando es observado en retrospectiva, y sujeto a explicación rigurosa, pero absolutamente impredecible y relativamente irrepetible. Hagamos retroceder la cinta magnetofónica de la vida hasta los primeros días de Burgess Shale; hagámosla sonar de nuevo desde un punto de partida idéntico, y tendremos una posibilidad tan reducida que es casi inexistente de que algo parecido a la inteligencia humana adorne la melodía que se escuchará.”

Stephen Jay Gould, *La vida maravillosa*



# ÍNDICE

Abreviaturas y símbolos.....	3
Resumen .....	4
Abstract .....	5
INTRODUCCIÓN .....	6
La familia Poaceae (Gramíneas).....	7
Las espiguillas e inflorescencias de gramíneas.....	8
Evolución de la morfología .....	11
Estudios de desarrollo de inflorescencias.....	12
La subtribu Eleusininae (Cynodonteae-Chloridoideae).....	12
Hipótesis de trabajo.....	14
OBJETIVOS DEL TRABAJO .....	15
Objetivo general .....	16
Objetivos específicos .....	16
MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
Morfología adulta y diversidad de inflorescencias.....	18
Evolución de inflorescencias .....	18
Extracción de ADN, amplificación y secuenciación .....	19
Reconstrucción filogenética .....	19
Codificación de datos morfológicos.....	20
Estimación de estados ancestrales.....	20
Tasas de transición y Modelos de evolución.....	21
Coevolución de caracteres morfológicos .....	21
Evolución condicional– Orden de adquisición de estado de carácter.....	22
Análisis ontogénico .....	23
RESULTADOS .....	24
Morfología de inflorescencia.....	25

---

Tipos de inflorescencia .....	27
Análisis evolutivos .....	29
Reconstrucción ancestral.....	29
Tasas de transición y Modelos de evolución .....	37
Correlación evolutiva entre caracteres de inflorescencia .....	37
Desarrollo de inflorescencias y espiguillas .....	46
Transición de meristema vegetativo a meristema de inflorescencia.....	46
Sentido de iniciación de las ramas primarias sobre el eje principal.....	46
Interrupción del desarrollo del meristema de inflorescencia.....	46
Sentido de diferenciación de las ramas primarias sobre el eje principal.....	46
Sentido de iniciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias .....	47
Sentido de diferenciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias ...	47
Desarrollo de las espiguillas .....	55
Diferenciación de las espiguillas .....	55
Filotaxis de antecios .....	58
DISCUSIÓN DE RESULTADOS Y CONCLUSIONES .....	59
Inflorescencias de la subtribu Eleusininae.....	60
Evolución de las inflorescencias.....	61
Aportes de los estudios de desarrollo.....	65
Conclusiones.....	69
BIBLIOGRAFÍA.....	71
APÉNDICES .....	84

---

# Abreviaturas y símbolos

Br: bráctea

ca: carpelo

e: estambre

g: gineceo

Gi: gluma inferior

Gs: gluma superior

Hv: hoja vegetativa

L: lemma

L1: primer lemma

L2: segunda lemma

L3: tercer lemma

L4: cuarta lemma

L5: quinta lemma

L6: sexta lemma

L7: séptima lemma

lo: lodícula

MA: meristema apical

Me: meristema de espiguilla

Mf: meristema floral

Mf1: primer meristema floral

Mf2: segundo meristema floral

Mf3: tercer meristema floral

MI: meristema de inflorescencia

MR: meristema de rama

Ov: óvulo

Pa: pálea

R1: rama de primer orden (rama primaria)

R2: rama de segundo orden

R3: rama de tercer orden

R4: rama de cuarto orden

R5: rama de quinto orden

Ra: raquilla

te: teca

---

# Resumen

La subtribu Eleusininae es un clado de gramíneas perteneciente a la tribu Cynodonteae (Chloridoideae – Poaceae). Corresponde a un extenso grupo que, a pesar de su vasta dispersión geográfica y variedad taxonómica, aparenta poca diversidad morfológica de inflorescencias. Esta asunción, sin embargo, está basada en descripciones generales de un reducido número de especies. Es por eso que, en esta tesis, se estudió la diversidad morfológica de las inflorescencias de Eleusininae a través de la caracterización de las formas adultas y los procesos ontogénicos en un contexto evolutivo. Se analizaron las estructuras de las inflorescencias maduras de 112 especies desde una perspectiva comparativa para poder reconocer homologías y determinar los procesos responsables de las variaciones. Se reconstruyeron los estados ancestrales de caracteres de inflorescencia y espiguilla en un árbol filogenético de 102 especies. Esto permitió determinar los patrones y tendencias macroevolutivas que dieron lugar a la diversidad de inflorescencias. Todos los miembros de Eleusininae tienen panojas de espiguillas con tres diferentes apariencias: piramidal, digitada y uni-ramificada. Las espiguillas, todas con flores hermafroditas, pueden ser clasificadas como uni, bi o multi-floras, según el número de antecios que presenten. El ancestro de la subtribu Eleusininae probablemente presentó una inflorescencia completamente homogenizada, con una apariencia piramidal y numerosas ramas primarias. Asimismo, es probable que haya tenido espiguillas multi-floras con más de un antecio fértil. Los análisis evolutivos señalan que, en la subtribu Eleusininae, hubo una dirección evolutiva hacia la disminución en el número de estructuras reproductivas. Considerando que es importante no limitar los exámenes a caracteres que se encuentran en plantas adultas, se realizó un estudio del desarrollo de inflorescencia y espiguilla de 20 especies pertenecientes al clado. El aporte del estudio de desarrollo de inflorescencias y espiguillas fue significativo debido al descubrimiento de patrones que implican la presencia de homoplasias en la morfología adulta. Asimismo, este tipo de estudio permitió determinar nuevos caracteres relacionados a la morfología de los meristemas de espiguilla y la filotaxis de los antecios. En conclusión, el análisis evolutivo de los caracteres de inflorescencia madura indicó que la escasa diversidad de formas de inflorescencias pudo haber sido consecuencia de un camino evolutivo con dirección a la reducción de estructuras. La perspectiva del desarrollo permitió determinar que esta dirección evolutiva afectó del mismo modo a inflorescencias con procesos ontogénicos diferentes.

---

# Abstract

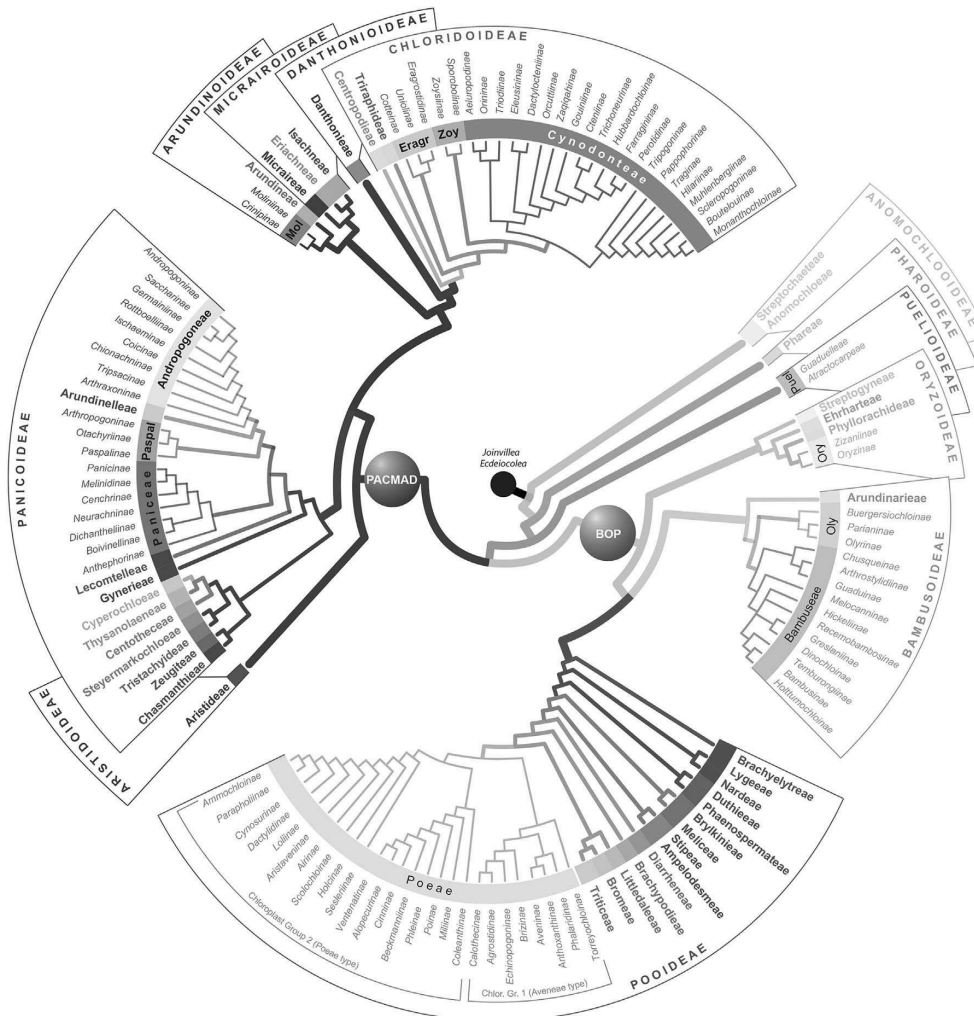
Subtribe Eleusininae is a grass clade that belongs to tribe Cynodonteae (Chloridoideae – Poaceae). Despite being widespread and taxonomically variable, the subtribe appears, at a glance, to have little morphological diversity in its inflorescences. However, this assumption is based on general descriptions of a reduced number of species. For this reason, this thesis studies the morphological diversity of inflorescences of Eleusininae through the characterization of adult forms and developmental processes in an evolutionary framework. Structures of mature inflorescences of 112 species were analyzed in a comparative manner to recognize homologies and determine the processes responsible for the variations. The ancestral states of inflorescence and spikelet characters were reconstructed with a phylogenetic tree of 102 species. This allowed the identification of macroevolutionary patterns and trends that shaped the inflorescences diversity. All members of Eleusininae have panicles of spikelets with three different appearances: pyramidal, digitate, and single-branched. The spikelets, all with hermaphrodite flowers, can be classified as uni, bi or multi-flowered, depending on the number of florets they substand. The ancestor of subtribe Eleusininae may have presented a fully homogenized inflorescence, with a pyramidal appearance and numerous primary branches. In addition, it also may have had multi-flowered spikelets enclosing more than one fertile floret. The evolutionary analyses indicate that, in Eleusininae, subtribe the direction of evolution was towards a decrease in the number of reproductive structures. Considering the importance of developmental processes in the understanding of morphological forms, we performed a developmental study of inflorescences and spikelets of 20 species belonging to the clade. The contribution of the developmental studies was significant due to the discovery of patterns that imply the presence of homoplasies in the adult morphology. Likewise, this kind of study allowed the determination of new characters related to differences on the morphology of spikelets meristem and the phyllotaxis of florets. Concluding, the evolutionary analyses of adult inflorescences indicated that the little diversity of inflorescence forms may have been consequence of an evolutionary course with a direction towards a decrease in number of structures. The developmental studies suggested that the course of evolution towards inflorescence with less complex structures affected equally inflorescences with different ontogenic processes.

---

# **INTRODUCCIÓN**

# La familia Poaceae (Gramíneas)

Las gramíneas son una familia de plantas monocotiledóneas con posible origen hace 70-50 millones de años atrás [1]. Se han encontrado numerosos fósiles de gramíneas en diferentes continentes que datan del Mioceno (23-5,3 millones de años atrás), lo que demuestra su amplia distribución y diversidad desde aquellos tiempos [2]. La familia pertenece al orden Poales y recientes estudios filogenómicos la sitúan como clado hermano de Joinvilleaceae y Ecteiocoleaceae [3, 4]. La monofilia de las gramíneas ha sido ya demostrada por numerosos análisis y en la actualidad se reconocen 12 subfamilias (Fig. 1): tres de ellas divergieron tempranamente (Anomochloideae, Pharioideae y Puelioideae) y el resto, que incluye el 90% de las especies de gramíneas, se agrupa en el clado BOP (Bambusoideae, Oryzoideae y Pooideae) y el clado PACMAD (Panicoidae, Aristidoideae, Chloridoideae, Micrairoideae, Arundinoideae y Danthonioideae) [5, 6, 7, 8].



**Figura 1.** Árbol filogenético de gramíneas que incluye 12 subfamilias, 53 tribus y 90 subtribus (Figura modificada de Soreng y col., 2017 [8]).

---

Con más de 12000 especies reconocidas, las gramíneas constituyen un grupo de plantas con destacado valor económico y ecológico [6, 7]. Debido a su distribución natural cosmopolita y semillas nutritivas, las gramíneas han sido objeto de domesticación desde los inicios de la agricultura [9]. Esto ha llevado a la aparición de variedades productivas de arroz (*Oryza sativa* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.), maíz (*Zea mays* L.), cebada (*Hordeum vulgare* L.), centeno (*Secale cereale* L.), avena (*Avena sativa* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench), mijo [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.], mijo africano [*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.], caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.), entre otras [10]. Además de cultivos con fines alimenticios y de forraje, las gramíneas presentan también especies con usos ornamentales, medicinales, de paisajismo y, últimamente, como posibles biocombustibles [11, 12]. De todas formas, su importancia económica global es, en mayor medida, debido a las particularidades nutricionales de sus frutos. Fueron el tamaño y forma de los mismos los primeros rasgos morfológicos afectados en la domesticación de las gramíneas [13].

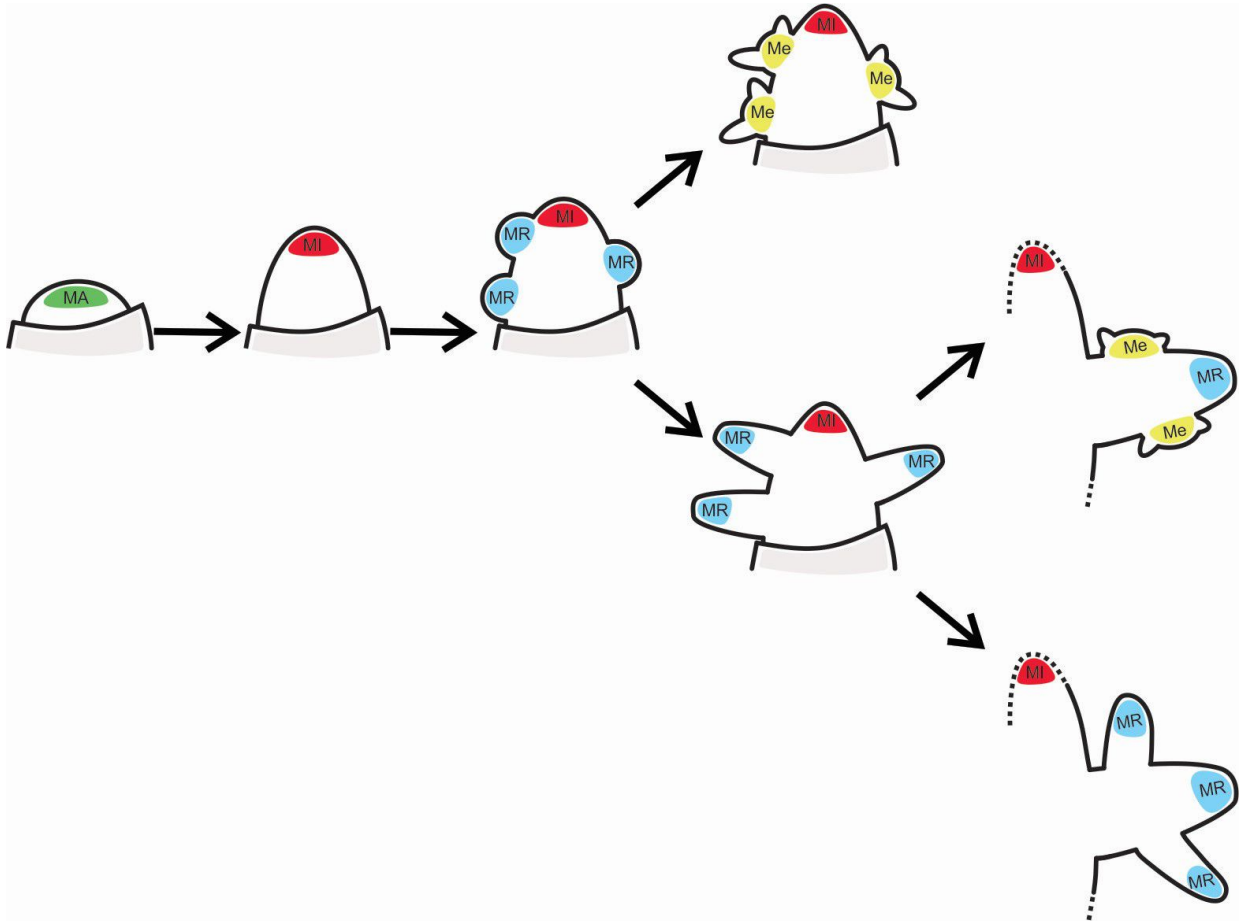
## Las espiguillas e inflorescencias de gramíneas

La flor típica de gramíneas no presenta tépalos convencionales, sino que en su lugar existen dos estructuras similares a brácteas que se denominan lemma y pálea. Éstas encierran a un gineceo central compuesto por un ovario súpero con dos estilos y estigmas, de 1 a 6 estambres y 2 o 3 lodículas (pétalos modificados; [14, 15]). Estos órganos delimitan una unidad funcional denominada antecio o casilla floral. Los antecios se encuentran protegidos, comúnmente, por dos brácteas que se denominan glumas. El conjunto formado por los antecios y las glumas conforman una espiguilla [16]. Las espiguillas pueden ser teretes, comprimidas lateral o dorsiventralmente, y su tamaño variar entre 1 mm y 10 cm [9]. El número de antecios por espiguilla varía de 1 a 60 dentro de la familia [17]. Básicamente, este número es controlado por el tiempo en que el meristema de espiguilla se mantiene activo produciendo órganos laterales [9]. La cantidad de antecios suele ser un carácter fijo dentro de cada linaje particular de gramíneas, lo que lo posiciona como un rasgo de importancia taxonómica y evolutiva.

En general, las inflorescencias de las plantas se definen como un sistema de ramificación que se resuelve en flores [18]. En gramíneas, este sistema de ramificación sostiene las espiguillas y define las diferentes formas que presentan las inflorescencias. En esta familia se pueden encontrar desde inflorescencias uni-espigadas hasta espigas de espiguillas, racimos de espiguillas o panojas de espiguillas [19]. La producción, distribución y morfología de las ramas de una inflorescencia está determinada por la actividad de meristemas específicos. En la transición a la fase reproductiva, el meristema apical de la planta, al convertirse en meristema de inflorescencia, forma el eje principal de la inflorescencia



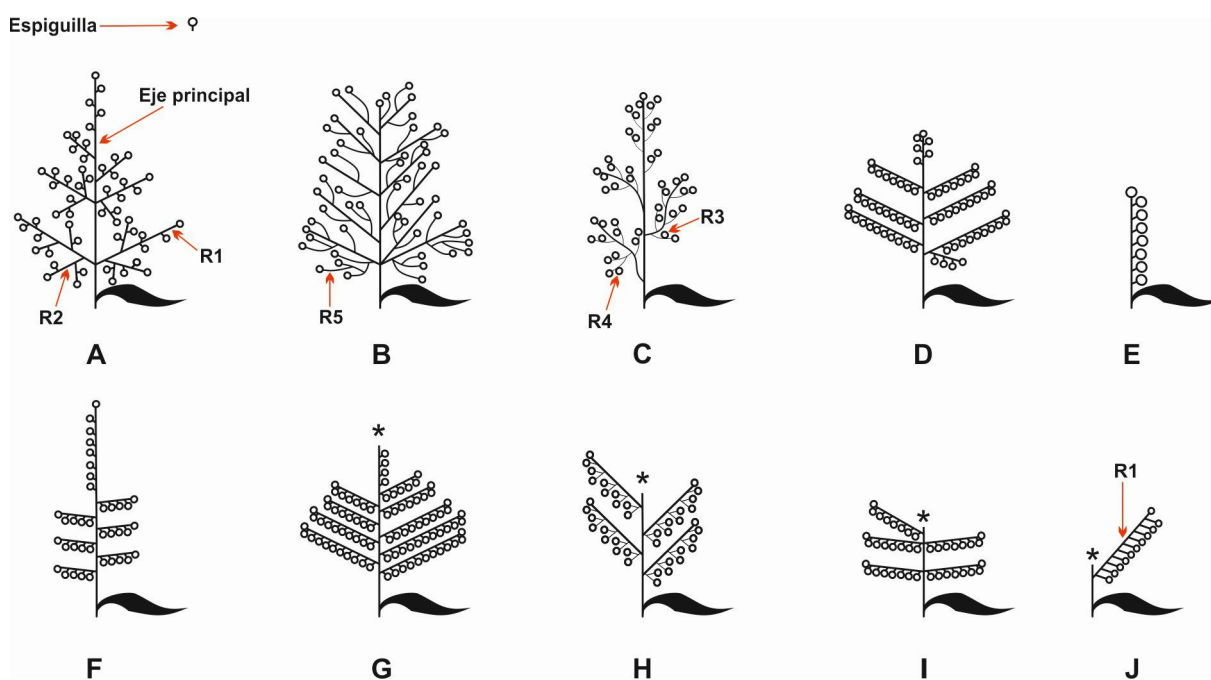
e inicia los meristemas de rama (meristemas indeterminados) [20, 21, 22]. Una vez iniciada la producción de las ramas, la arquitectura final de la inflorescencia va a depender del tiempo en que dichos meristemas se mantienen activos antes de pasar a meristema de espiguilla (meristemas determinados) [23]. Es decir, si esta conversión a meristema de espiguilla es tardía, la inflorescencia contará con ramas más largas y/o con ramas más ramificadas (Fig. 2) [9].



**Figura 2.** Esquema de la actividad de los principales meristemas responsables de la arquitectura de las inflorescencias de gramíneas. MA, meristema apical; Me, meristema de espiguilla; MI, meristema de inflorescencia; MR, meristema de rama.

Las ramas que se desarrollan directamente a partir del eje principal de la inflorescencia son de primer orden y se denominan ramas primarias. La comparación del orden de ramificación que presentan estas ramas determina el grado de homogenización de la inflorescencia [24]. Cuando el grado de ramificación es el mismo para todas las ramas primarias, la homogenización de la inflorescencia es completa (Fig. 3 E-J). Cuando algunas de las ramas basales presentan un grado mayor de ramificación en comparación a las distales y de la zona media, la homogenización es considerada parcial (Fig. 3 C-D). Cuando no es posible encontrar ninguno de estos dos patrones de similitud entre ramas, la inflorescencia es entonces considerada no-homogenizada (Fig. 3 A-B) [24]. Inflorescencias con homogenización

completa pueden presentar cierto grado de truncamiento del eje principal (Fig. 3 G-J) [19]. Esto implica el cese del crecimiento del mismo, con la resultante ausencia de estructuras como la espiguilla terminal y ramas primarias distales [25, 26]. En ciertos casos, cuando el truncamiento es acentuado, la inflorescencia puede resultar confusa debido al desarrollo de una única rama primaria que en ciertas ocasiones se dispone de forma vertical [19]. En general, la complejidad de las inflorescencias de gramíneas ha llevado muchas veces a interpretaciones morfológicas erróneas y como consecuencia de ello, a resultados taxonómicos confusos [16, 27, 28, 29].



**Figura 3.** Esquemas de inflorescencias de gramíneas que ilustran los diferentes grados de homogenización y el truncamiento del eje principal. A-B, inflorescencias no-homogenizadas y no-truncadas; C-D, inflorescencias parcialmente homogenizadas y no-truncadas; E-F, inflorescencias completamente homogenizadas y no-truncadas; G-J, inflorescencias completamente homogenizadas y truncadas. Referencias: R1, rama de primer orden; R2, rama de segundo orden; R3, rama de tercer orden; R4, rama de cuarto orden; R5, rama de quinto orden; \*, ausencia de estructuras distales (truncamiento).

En gramíneas, los procesos de homogenización y truncamiento han sido ya descritos en diferentes especies de las subfamilias Chloridoideae [30, 31, 32, 33], Oryzoideae [34, 35] y Panicoideae [24, 36, 37, 38, 39, 40]. Asimismo, ambos procesos son considerados los factores más determinantes de las variaciones de las inflorescencias [19, 41, 42]. La morfología adulta de las inflorescencias de gramíneas refleja adaptaciones aerodinámicas complejas que facilitan la recepción y expulsión de polen a través del viento [43]. En consecuencia, la extensa diversidad de las formas de inflorescencias de gramíneas podría comprender posibles soluciones evolutivas a las restricciones físicas impuestas por la anemofilia [43].

---

## Evolución de la morfología

La morfología de las inflorescencias y sus estructuras influyen en el éxito reproductivo de las plantas. A pesar del extenso rango de opciones arquitecturales que pueden presentar las inflorescencias, algunas configuraciones aparecen con mayor frecuencia mientras que otras son raras o están ausentes [44]. Estudios previos han demostrado que en Panicoideae se observa sólo una pequeña fracción de los tipos de inflorescencias teóricamente posibles [45]. Estos hallazgos revelan áreas de potencial espacio fenotípico que no han sido exploradas, sea por la existencia de ciertas restricciones o de selección positiva hacia determinadas configuraciones morfológicas en relación a otras. Esta limitación a experimentar determinados cambios evolutivos puede ser considerada intrínseca al organismo (por ejemplo, genética o de desarrollo) o extrínseca cuando es consecuencia de la selección natural o el ambiente [46].

Para llevar adelante estudios que tengan como finalidad inferir patrones de evolución biológica, es necesario contar con una hipótesis filogenética sólida [47]. Nuevos marcadores moleculares están siendo desarrollados continuamente y las filogenias de especies y géneros están convirtiéndose en metodologías de base en todo estudio evolutivo de plantas [48]. En gramíneas, los estudios evolutivos con enfoque en sus flores e inflorescencias han avanzado notablemente en los últimos años. Estudios en *Setaria* (Panicoideae) y géneros relacionados determinaron que la morfología de la inflorescencia es un carácter altamente variable en términos evolutivos debido a una baja correlación con los análisis filogenéticos [49]. Por el contrario, un estudio de la subfamilia Chloridoideae observó que la morfología de la inflorescencia fue claramente congruente con su historia filogenética [50]. En un trabajo realizado en la subtribu *Melinidinae* (Panicoideae) se determinó el estado ancestral del carácter homogenización y se evaluó su tasa de transición en la filogenia del grupo [51]. Dicho estudio concluyó que el proceso de homogenización resultó ser la tendencia evolutiva general de las inflorescencias. La existencia de tendencias morfológicas sugiere que las inflorescencias no han evolucionado de forma aleatoria. Se han identificado, en gramíneas panicoideas, tendencias evolutivas comunes que parecen haber impactado en la diversidad de formas de inflorescencias [52]. Una de estas tendencias es la que establece a la homogenización como un pre-requisito para la pérdida de estructuras terminales del eje principal (truncamiento). Claramente, las tendencias evolutivas podrán variar dependiendo de las restricciones prevalientes de cada linaje particular [52]. Un claro ejemplo de esto son los diversos patrones evolutivos determinados para el clado compuesto por las subtribus Monanthochloinae, Hilariinae, Boutelouinae, Scleropogoninae y Muhlenbergiinae (Cynodonteae). Mientras que la homogenización de las inflorescencias se mantuvo constante en las subtribus Monanthochloinae, Hilariinae, Boutelouinae y Scleropogoninae, los estudios

---

sugieren una reversión a inflorescencias no homogenizadas en Muhlenbergiinae [53]. Asimismo, la evolución del tipo de inflorescencia resultó ser de racimo de espiguillas hacia panoja de espiguillas (Muhlenbergiinae y algunas especies de Hilariinae, Scleropogoninae y Monanthochloinae) y hacia panojas de ramas primarias espiciformes (Boutelouinae) [53].

## **Estudios de desarrollo de inflorescencias**

Para entender la evolución de la morfología, las variaciones morfológicas necesitan ser descritas de forma precisa. Sin embargo, es importante no limitar los exámenes a caracteres que se encuentran en plantas adultas [48]. Las inflorescencias maduras constituyen el resultado final de un complejo proceso de desarrollo. Estructuras adultas semejantes pueden resultar de procesos de desarrollo similares o diferentes; del mismo modo, iguales patrones ontogénicos pueden derivar en inflorescencias maduras con fenotipos contrastantes [54, 55, 56]. Conclusiones que no tienen en cuenta este tipo de perspectiva pueden resultar sesgadas o confusas debido al encubrimiento no deseado de homoplasias. Las mismas pueden definirse como el paralelismo evolutivo que hace que dos especies (o clados) presenten un mismo carácter, pero adquirido independientemente [57]. La presencia de homoplasia en caracteres de inflorescencia de gramíneas oscurece los mecanismos subyacentes que dieron lugar a su diversidad [54]. Es por ello que, los estudios de desarrollo representan una herramienta útil para comprender las estructuras maduras y proporcionan información valiosa acerca de la diversidad en las inflorescencias al permitir identificar similitudes, diferencias, reducciones, ausencias, entre otros, de las estructuras a lo largo de la ontogénesis.

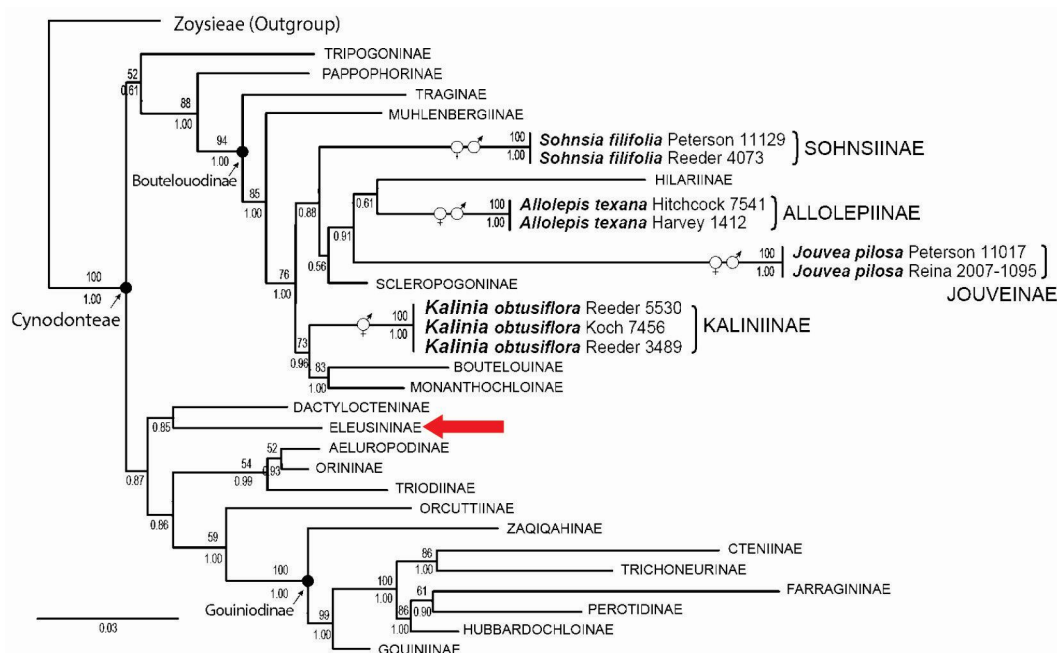
Las investigaciones sobre desarrollo de inflorescencia, espiguilla y flor en gramíneas se han incrementado notablemente en los últimos años. La gran mayoría de dichos estudios se han realizado en la subfamilia Panicoideae [54, 55, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65] y algunos pocos en la subfamilia Phalaroideae [66], Anomochlooideae [67] y Chloridoideae [50, 53, 68].

## **La subtribu Eleusininae (Cynodonteae-Chloridoideae)**

Las gramíneas presentes en la subfamilia Chloridoideae son plantas herbáceas, anuales o perennes, cuya adquisición de la vía fotosintética C<sub>4</sub> (NAD-ME y PCK) permitió a la mayoría de sus representantes la dispersión en hábitats áridos, semiáridos y salinos [69, 70]. Esta subfamilia presenta cinco tribus filogenéticamente soportadas: Centropodieae, Triraphideae, Eragrostideae, Zoysieae y Cynodonteae [7, 50, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84]. La tribu Cynodonteae está representada por especies de gramíneas tropicales y subtropicales con un posible centro de origen en el continente africano durante el Oligoceno [85]. Cynodonteae incluye 839 especies (96 géneros) distribuidos en 25 subtribus: Aleuropodinae, Allopepiinae, Boutelouinae, Cteniinae, Dactylocteniinae, Eleusininae,

Farragininae, Gouiniinae, Gymnopogoninae, Hilariinae, Jouveinae, Kaliniinae, Monanthochloinae, Muhlenbergiinae, Orcuttinae, Orininae, Pappophorinae, Perotidinae, Scleropogoninae, Sohnsiinae, Traginae, Trichoneuriinae, Tripogoninae, Triodiinae y Zaiqahinae [7, 86, 87]. La monofilia del grupo ha sido ya confirmada a través de numerosos estudios [6, 76, 79, 81, 82, 86].

Dentro de Cynodonteae, Eleusininae es clado hermano de la subtribu Dactylocteninae (Fig. 4) [86]. El soporte estadístico de la monofilia de Eleusininae ha ido creciendo en los últimos años con la realización de muestreos más exhaustivos y el uso de marcadores moleculares más informativos [72, 79, 81, 86, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94]. Eleusininae incluye 237 especies distribuidas en 30 géneros [86, 89]. La polifilia de *Chloris* fue resuelta con la enmendación del género *Stapfochloa* [89]. *Coelachyrum* y *Schoenefeldia* permanecen como géneros polifiléticos. *Acrachne racemosa* (B. Heyne ex Roem. & Schult.) Ohwi fue recientemente separada de la subtribu dado que datos moleculares adicionales sugirieron que la misma fuera especie hermana de *Dactyloctenium* [86].



**Figura 4.** Arbol filogenético de la tribu Cynodonteae obtenido mediante el método de *Maximum Likelihood* con secuencias plastídicas y nucleares combinadas. La flecha roja indica la posición de la subtribu Eleusininae (Figura modificada de Peterson y col., 2017 [87]).

La subtribu Eleusininae es un extenso grupo de gramíneas anuales y perennes que crecen en ambientes tropicales de África, Sudeste de Asia, América y Australia [79]. A pesar de su vasta dispersión y variedad taxonómica, el clado parece presentar poca diversidad morfológica de inflorescencias [9, 32, 72, 88, 89, 93, 95, 96]; sin embargo, esta asunción está basada en descripciones generales de un reducido número de especies.

---

A partir de lo expresado en la introducción, se destaca que un mejor entendimiento de la diversidad de tipos de inflorescencias puede lograrse cuando los datos morfológicos son analizados de una manera comparativa basada en la filogenia del grupo en estudio y datos sobre el desarrollo de las inflorescencias [32, 45, 53]. En particular, en Eleusininae, si bien es posible encontrar bibliografía sobre las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu [72, 79, 81, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94], no existen trabajos que estudien su evolución morfológica. Por otro lado, un solo trabajo ha abordado la perspectiva del desarrollo de inflorescencias, pero abarcando solamente ocho especies pertenecientes a Eleusininae y todas con similar morfología adulta [50]. Por lo tanto, el conocimiento de la morfología de las inflorescencias de este clado es fragmentado y sólo basado en unas pocas especies.

Por todo lo dicho anteriormente, esta tesis se enfoca en el estudio de las inflorescencias de la subtribu Eleusininae desde tres enfoques distintos. En primer lugar, las inflorescencias adultas se estudiarán en forma comparativa. Esto permitirá determinar la diversidad morfológica actual del grupo. En segundo lugar, se reconstruirá la filogenia del grupo lo que posibilitará comprender la influencia de la historia evolutiva sobre la morfología. Usando el árbol filogenético de Eleusininae se podrá reconstruir la evolución de diferentes caracteres para, posteriormente, descifrar patrones y tendencias que siguieron las inflorescencias a lo largo de la especiación. En tercer lugar, es necesario realizar análisis de la ontogenia de las inflorescencias con el fin de identificar procesos de desarrollo comunes o divergentes entre las especies.

## **Hipótesis de trabajo**

-El grado de homogenización y truncamiento sobre el eje principal son procesos determinantes de la diversidad de las inflorescencias en el grupo.

-Dentro del rango de opciones arquitecturales para la subtribu Eleusininae, algunos tipos de inflorescencia aparecen con mayor frecuencia mientras que otros son raros o están ausentes.

-Las inflorescencias y espiguillas de la subtribu Eleusininae presentan, a pesar de tener morfologías adultas similares, diferentes patrones de desarrollo.

---

# **OBJETIVOS DEL TRABAJO**

---

## **Objetivo general**

El objetivo de esta tesis es estudiar la diversidad morfológica de las inflorescencias en representantes de la subtribu Eleusininae (Chloridoideae – Poaceae) a través de la caracterización de las formas adultas y los procesos ontogénicos en un contexto evolutivo.

## **Objetivos específicos**

-Analizar las estructuras de las inflorescencias maduras en representantes de la subtribu Eleusininae desde una perspectiva comparativa que permita reconocer y clarificar homologías. Definir los procesos determinantes de las variaciones observadas en las inflorescencias. Identificar los tipos de inflorescencias más frecuentes de la subtribu. Ampliar los conocimientos actuales sobre la morfología de la subtribu.

-Reconstruir los estados ancestrales de los diversos caracteres que describen a las inflorescencias del grupo. Determinar los patrones y tendencias macroevolutivas que dieron lugar a la diversidad de inflorescencias del grupo.

-Estudiar el desarrollo ontogénico de inflorescencias y espiguillas de representantes del grupo. Determinar patrones de desarrollo y ramificación. Identificar similitudes y diferencias en los patrones de diferentes especies y evaluar la existencia de homoplasias.



---

# **MATERIALES Y MÉTODOS**

---

## Morfología adulta y diversidad de inflorescencias

Se estudiaron las inflorescencias de un total de 112 taxones, representando 23 de 30 géneros de la subtribu Eleusininae [86, 89]. Se examinaron, empleando un microscopio estereoscópico Nikon SMZ-10 (Nikon Instruments Inc., Japón). Los ejemplares examinados se obtuvieron de diferentes herbarios nacionales e internacionales (CTES, LP, MO, NY, RSA, SF, SI y US [97]) o fueron coleccionados a campo y depositados en el herbario “Arturo Ragonese” de la Universidad Nacional del Litoral (SF). La lista completa de los especímenes estudiados se presenta en el Apéndice 1.

Las inflorescencias de Eleusininae fueron caracterizadas usando 6 caracteres morfológicos que fueron elegidos basados en observaciones personales y estudios previos [33, 40, 45, 53, 98, 99]: (1) apariencia general de la inflorescencia (piramidal/digitada/uni-ramificadas), (2) número de ramas primarias, (3) grado de homogenización (homogenización parcial/homogenización completa; [24]), (4) presencia/ausencia de espiguilla terminal en eje principal (inflorescencia no-truncada/truncada), (5) máximo grado de ramificación y (6) número de antecios (fértil y estériles) por espiguilla.

Para explorar la variabilidad morfológica del grupo e identificar los tipos de inflorescencia presentes en el estudio, se llevó a cabo un análisis de coordenadas principales (ACP) mediante el uso del software Infostat [100]. El ACP es un estudio estadístico multidimensional que analiza la interdependencia de variables categóricas y encuentra una representación gráfica de  $n$  individuos que reflejan la similitud entre ellos [100]. Para esto se construyó una matriz estandarizada a partir de los caracteres morfológicos (Apéndice 2). Los resultados de los cálculos de la Distancia Euclideana fueron presentados en un gráfico de dispersión bidimensional. En los casos de polimorfismos los taxones correspondientes tuvieron que ser duplicados. Luego de definir los tipos, se calculó la proporción de especies que se agrupan en cada uno.

## Evolución de inflorescencias

Para investigar la evolución de la morfología de inflorescencia se reconstruyó la filogenia de la subtribu Eleusininae. Para esto, se seleccionaron, en base a estudios previos, cuatro marcadores plastídicos (intrón *ndhA*, *rpl32-trnL*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*) y uno nuclear (*ITS*) [50, 75, 76, 79, 80, 81, 82, 86, 88, 89, 90, 92, 101]. Para complementar los datos disponibles en GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)) se generaron 38 secuencias adicionales. Los números de acceso de GenBank de las secuencias usadas en esta tesis son provistos en el Apéndice 3.

---

## Extracción de ADN, amplificación y secuenciación

El ADN genómico total fue aislado de hojas secadas en silica-gel usando el método CTAB modificado [102], o de material de herbario utilizando el DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Alemania) siguiendo el protocolo del fabricante. Los cinco marcadores moleculares fueron amplificados a partir de ADN genómico mediante reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando los *primers* diseñados por Peterson y colaboradores (2010) [79]. Las reacciones de PCR se realizaron en un volumen final de 25  $\mu$ L que contenía 2  $\mu$ L de ADN genómico, 0,15  $\mu$ L de Taq polimerasa (Invitrogen Life Technologies), 2,5  $\mu$ L 10 x *buffer*, 2,5  $\mu$ L 5 mM MgCl<sub>2</sub>, 1,5  $\mu$ L 10  $\mu$ M de cada *primer*, 1,25  $\mu$ L 5  $\mu$ M of dNTP y 0,75 mL de sulfóxido de dimetilo (DMSO 50%). Las amplificaciones se realizaron en un Termociclador TGradient (Biometra, Göttingen, Alemania), con los siguientes parámetros para todas las regiones plastídicas: ciclo inicial de desnaturalización de 95 °C durante 3 minutos, seguido por 35 ciclos de 94 °C durante 40 segundos, 52-56 °C durante 40 segundos, 72 °C durante 1 minutos 40 segundos y la temperatura de la extensión final se fijó a los 72 °C durante 10 minutos. Para la región nuclear (*ITS*) el ciclo inicial de desnaturalización fue de 4 minutos a 95 °C, seguido de 35 ciclos a 94 °C durante 30 segundos, 52 °C durante 30 segundos 72 °C durante 1 minuto 30 segundos y una extensión final de 10 minutos a 72 °C. Los productos de PCR fueron purificados y secuenciados por Macrogen, Inc. (Seoul, Korea), utilizando el secuenciador ABI PRISM 3730XL con AmpliTaq DNA polimerasa (Applied Biosystems, Seoul, Korea). Para la secuenciación se emplearon los mismos *primers* utilizados en la amplificación. Las secuencias obtenidas fueron ensambladas y editadas con el programa BioEdit, v. 7.1.3.0 [103] y luego alineadas usando MUSCLE [104].

## Reconstrucción filogenética

Un total de 103 de los 112 taxones examinados en morfología adulta fueron utilizados como grupo interno en la reconstrucción filogenética de Eleusininae. Las tres especies usadas como grupo externo fueron seleccionadas teniendo en cuenta el trabajo de Peterson y col. (2015) [89]: *Chasmanthium latifolium* (Michx.) H.O. Yates, *Aristida gypsophila* Beetle y *Danthonia compressa* Austin.

La filogenia molecular basada en los cinco marcadores fue estimada mediante análisis de cadenas Markov Monte Carlo (MCMC) de Inferencia Bayesiana (IB) implementados en MrBayes v3.1.2 [105] a través del portal *web* CIPRES Science Gateway [106]. El modelo de sustitución nucleotídica (GTR + G + I) fue seleccionado usando el Criterio de Información Akaike implementado en jModeltest v2.1.6 [107]. Cuatro cadenas MCMC fueron corridas simultáneamente con una temperatura de 0,2. Empezando por diferentes árboles al azar, dos análisis fueron corridos por 5 millones de generaciones muestreando un árbol cada 1000 para

---

asegurar la independencia de las muestras sucesivas. El diagnóstico de convergencia (desvío estándar de secuencias) y el tamaño efectivo de la muestra fueron chequeados usando Tracer v1.5.0 [108]. El 25% del total de las muestras obtenidas fue descartado como *burn-in*. Se estimó el 50% de consenso de mayoría de los árboles restantes (7502) y se utilizó la probabilidad posterior (PP) para evaluar el apoyo de los nodos.

## Codificación de datos morfológicos

La codificación de los caracteres de inflorescencias fue la siguiente: (a) apariencia general (0: piramidal; 1: digitada; 2: uni-ramificada); (b) número de ramas primarias (0: 1-6 ramas; 1: 7-13 ramas; 2: >13 ramas); (c) grado de homogenización (0: homogenización parcial; 1: homogenización completa); (d) truncamiento del eje principal (0: no truncado; 1: truncado); (e) número de antecios por espiguilla (0: multi-flora; 1: bi-flora; 2: uni-flora); (f) número de antecios fértiles por espiguilla (0: 1 antecio; 1: >1 antecio). Los datos del carácter “número de antecios fértiles por espiguilla” fueron obtenidos de la base de datos Kew GrassBase [109]. El resto de los estados de los caracteres fueron compilados de los análisis de estructura adulta. Para otorgar los estados del carácter “número de ramas primarias” fue necesario utilizar el método de agrupamiento jerárquico de Ward del software Infostat [100]. El diagrama de dispersión de dicho agrupamiento y el total de las especies codificadas para el estudio evolutivo se encuentran en los Apéndices 4 y 5, respectivamente.

## Estimación de estados ancestrales

Los estados ancestrales de los caracteres de inflorescencia fueron reconstruidos mediante métodos MCMC usando el módulo “multiestado” del software BayesTraits [110]. Para poder elegir un modelo para las corridas MCMC, se llevó a cabo una corrida inicial bajo *Maximum Likelihood* (ML) con los 7502 árboles para poder establecer el rango de *hyperprior* y seleccionar una distribución exponencial para las tasas de cambio [110]. Los rangos variaron 0-32 para apariencia general, 0-445 para número de ramas primarias, 5-1000 para homogenización, 2-47 para truncamiento, 0-34 para antecios por espiguillas y 3-10 para antecios fértiles por espiguilla. Para mantener las tasas de aceptación aproximada entre 20% y 40%, se estableció una tasa de desvío (función *ratedev* de BayesTraits [110]) de 85 para homogenización y 30 para truncamiento. Para el resto de los caracteres la tasa fue autodefinida por el software. Luego de adaptar todos estos parámetros, se procedió a estimar los estados ancestrales utilizando el comando Ancestro Común Más Reciente (MRCA) para los nodos con una probabilidad posterior (PP) igual o mayor a 0,95. Este comando encuentra la proporción de ML asociada a cada posible estado en el nodo. El análisis fue corrido dos veces por 10 millones de generaciones, descartando el primer millón como *burn-in* y obteniendo

---

muestras cada 1000 para asegurar independencia. Tanto convergencia como tamaño efectivo de muestra fueron nuevamente examinados con Tracer 1.5.0 [108]. El comando *fossil*, corrido tres veces para cada estado de carácter, fue utilizado para probar si un estado particular es significativamente más probable en cada nodo. Los resultados de estas corridas MCMC fueron testeadas estimando el Factor de Bayes (BF). El BF se calculó en Tracer v1.5.0 [108] aplicando el método de Newton y Raftery (1994) [111] con modificaciones de Suchard y colaboradores (2001) [112]. Un valor de BF entre 2 y 5 indica un soporte "positivo", entre 5 y 10 es un soporte "alto" y un valor mayor a 10 es un soporte "muy alto" [113].

## Tasas de transición y Modelos de evolución

Con los resultados de las corridas de ML y MCMC fue posible calcular las tasas de transición de cada carácter. Las diferencias estadísticas entre tasas fueron estudiadas usando un análisis de varianza (ANAVA), seguido por *test* de Tukey, mediante el software Infostat [100]. Las comparaciones entre tasas ayudaron a la formulación de modelos de evolución. Como BayesTraits permite la restricción entre parámetros, reduciendo de esta forma la cantidad de parámetros libres, fue posible evaluar dos tipos de modelos. El primero, sin restricciones, asume la posibilidad de transiciones directas entre todos los estados del carácter. El segundo tipo de modelo asume una transición ordenada de los estados: las transiciones entre apariencia piramidal y uni-ramificada son restringidas a pasar primero por la apariencia digitada; las transiciones entre >13 ramas y 1-6 ramas primarias son restringidas a pasar primero por 7-13 ramas; las transiciones de parcialmente a completamente homogenizada, y de truncado a no truncado son irreversibles; las transiciones entre multi-flora y uni-flora son restringidas a pasar por el estado bi-flora y la transición de >1 antecio a sólo 1 es irreversible. Todos los modelos fueron implementados usando el comando *restrict* en el software BayesTraits y fueron analizados a través de los métodos ML y MCMC. Los resultados de MCMC fueron evaluados por significancia como se describió anteriormente. En el caso de ML, la significancia de los resultados fue evaluada con la regla general de que dos unidades de *log-likelihood* (usando los *likelihoods* promedio de los 7502 árboles) constituyen una diferencia significativa [110].

## Coevolución de caracteres morfológicos

El módulo *discrete* implementado en BayesTraits fue usado para analizar la evolución correlativa entre pares de caracteres discretos [110]. En este análisis la significancia fue establecida al comparar los valores de *likelihood* de un modelo "independiente" versus uno "dependiente". Bajo el primer modelo, dos caracteres binarios evolucionan sin influenciarse entre sí, mientras que bajo el segundo modelo la tasa de cambio de un carácter puede ser

---

influenciada por el estado del otro carácter. Para explorar la evolución correlativa entre caracteres de inflorescencia, la codificación binaria fue la siguiente: piramidal (estado 0), digitada/uni-ramificada (estado 1); 1-6 ramas primarias (estado 0), >6 ramas primarias (estado 1); homogenización parcial (estado 0), homogenización completa (estado 1); no truncado (estado 0), truncado (estado 1); multi/bi-flora (estado 0), uni-flora (estado 1); 1 antecio fértil (estado 0), >1 antecio fértil (estado 1). Para ML, se utilizó el estadístico de *Likelihood ratios* (LR):

$$LR=2[\log likelihood(\text{mejor modelo}) - \log likelihood(\text{peor modelo})]$$

Se estima que el estadístico LR se aproxima a una distribución  $\chi^2$  con grados de libertad igual a la diferencia en número de parámetros entre los dos modelos. En este caso los grados de libertad fueron 4 (el modelo dependiente tiene 8 parámetros y el independiente tiene 4). Un  $P<0.05$  es tomado como evidencia “positiva” de que el modelo dependiente es favorecido,  $P<0.01$  significa que la evidencia tiene soporte “alto” y  $P<0.001$  es evidencia con soporte “muy alto” [113]. Cuando se implementaron los algoritmos MCMC, se usó un *prior* uniforme para el análisis del modelo independiente y un *hyperprior* exponencial para el dependiente [113]. Los análisis para ambos modelos fueron corridos en 1010000 iteraciones con un *burn-in* de 10000 y un muestreo cada 1000. Para este caso, la significancia de los resultados fue comparada usando BF, ya detallado anteriormente.

## Evolución condicional– Orden de adquisición de estado de carácter

Caracteres con estado ancestral confirmado ( $BF>2$ ) y evidencia positiva de evolución correlativa fueron utilizados para explorar la evolución condicional y el orden de adquisición de estado de carácter. Para el método ML, estas hipótesis fueron testeadas usando el módulo *discrete* de BayesTraits y restringiendo tasas de transición específicas [110]. Estas nuevas corridas restringidas fueron comparadas con las anteriores, en las cuales todas las tasas de transición podían variar. En este caso, el LR fue testeadado con una distribución  $\chi^2$  con un grado de libertad [113]. Para el método MCMC, la evaluación fue realizada sobre la distribución de las probabilidades posteriores de los parámetros de transición estimados bajo el modelo dependiente (*test* de evolución correlativa). Además, se determinaron los puntajes z calculando la proporción de modelos evolutivos para los cuales le fue asignado un valor cero a la transición del parámetro bajo estudio [114]. Las tasas de transición y los puntajes z fueron visualizados en la forma de diagramas de flujo con las medias de las tasas de cambio asociadas a cada flecha [52].

---

## Análisis ontogénico

Para la realización de los estudios de desarrollo de las inflorescencias, espiguillas y flores, se trabajó con 20 especies pertenecientes a los géneros *Chloris*, *Cynodon*, *Diplachne*, *Disakisperma*, *Eleusine*, *Eustachys*, *Leptochloa*, *Microchloa* y *Stapfochloa*. Estos géneros fueron elegidos para abarcar la mayor cantidad de tipos de inflorescencias. Las plantas utilizadas fueron recolectadas a campo, y se conservaron en cámaras de crecimiento y en el invernáculo de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNL).

Las muestras de inflorescencias, espiguillas y flores en diferentes etapas de desarrollo se fijaron en una solución de FAA (formaldehído-etanol-ácido acético-agua, 10: 50: 5: 35 v/v) por 24 horas y luego fueron transferidas a etanol al 70%. Las muestras se diseccionaron bajo un microscopio estereoscópico (Nikon SMZ-10, Nikon Instruments, Inc, Japón) para remover hojas, glumas y exponer los órganos florales. Luego se deshidrataron en una serie creciente de etanoles (70%, 80%, 96%, 100%) más dos cambios finales de acetona 100%. Las muestras deshidratadas fueron secadas por punto crítico (Emitech K850, Quorum Technologies, Reino Unido) utilizando CO<sub>2</sub> como fluido de transición, y montadas en placas de bronce, adheridas a platinas de aluminio, utilizando una mezcla de grafito con esmalte sintético transparente. Posteriormente, las muestras fueron metalizadas con oro-paladio empleando el equipo Sputter Coater Emitech SC7640 (Quorum Technologies, Reino Unido) y se visualizaron utilizando un microscopio electrónico de barrido FEI QUANTA 200 (ThermoFisher, Estados Unidos) del servicio que ofrece el Instituto de Física del CCT Rosario (CONICET-UNR).

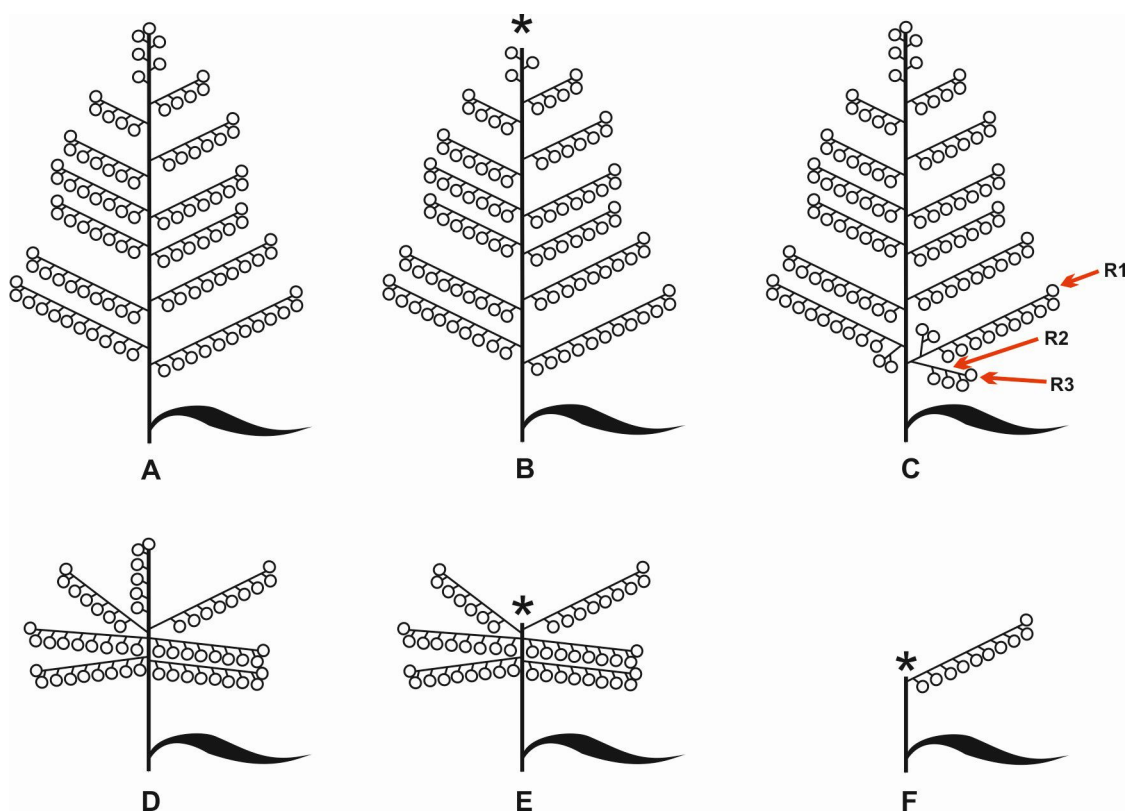
---

# RESULTADOS



## Morfología de inflorescencia

Todas las especies de Eleusininae examinadas en este estudio presentan panojas de espiguillas. Las espiguillas, corta o largamente pediceladas, se encuentran siempre sobre ramas primarias que nacen del eje principal. Se observaron tres tipos diferentes de formas generales de inflorescencia entre las especies estudiadas (Fig. 5; Apéndice 6): (1) piramidal, en la cual las ramas primarias, de longitud decreciente, nacen en nudos separados por entrenudos notorios [*Dinebra*, *Diplachne*, *Disakisperma* y *Leptochloa virgata* (L.) P. Beauv.], (2) digitada, en la cual las ramas primarias nacen de nudos cercanos unos a otros [*Austrochloris*, *Chloris*, *Chrysochloa*, *Coelachyrum*, *Cynodon*, *Eleusine*, *Enteropogon*, *Eustachys*, *Leptochloa*, *Oxychloris*, *Schoenefeldia*, *Sclerodactylon*, *Stapfochloa* y *Tetrapogon cenchriformis* (A. Rich.) Clayton] y (3) uni-ramificada, donde la inflorescencia está formada por una única rama primaria [*Astrebla*, *Lepturus*, *Microchloa* y *Enteropogon macrostachyus* Hochst ex A. Rich., *Harpochloa falx*, *Micrachne patentiflora*, *Rendlia cupricola*, *Tetrapogon fasciculata* (Hitchc. & Chase) P.M. Peterson y *T. villosus* Desf.].



**Figura 5 A-F.** Diagramas simplificados de las inflorescencias encontradas en la subtribu Eleusininae. A, inflorescencia piramidal, no-truncada y completamente homogenizada; B, inflorescencia piramidal, truncada y completamente homogenizada; C, inflorescencia piramidal, no-truncada y parcialmente homogenizada; D, inflorescencia digitada, no-truncada y completamente homogenizada; E, inflorescencia digitada, truncada y completamente homogenizada; F, inflorescencia uni-ramificada, truncada y completamente homogenizada. Referencias: R1, rama primaria; R2, rama secundaria; R3, rama terciaria; \*, truncamiento del eje principal.

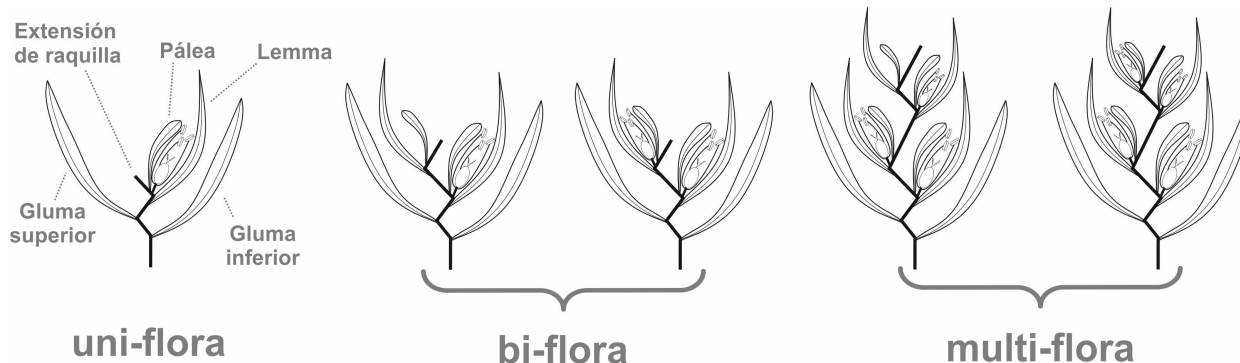
---

El número de ramas primarias por inflorescencia es un carácter variable entre especies e incluso entre especímenes de la misma especie (Apéndice 6). Las inflorescencias de los géneros *Dinebra*, *Diplachne* y *Leptochloa* registraron los números más elevados de ramas primarias. Las inflorescencias de *Astrebala*, *Harpochloa*, *Lepturus*, *Microchloa* y *Enteropogon macrostachyus* K. Schum. ex Engl., *Micrachne patentiflora* (Stent & J.M. Rattray) P.M. Peterson, *Rendlia cupricola* P. A. Duvign, *Tetrapogon fasciculata* y *T. villosus* están representadas por una única rama primaria.

Las inflorescencias de la mayoría de las especies de la subtribu tienen ausencia de espiguilla terminal (inflorescencias truncadas) (Fig. 5B, E, F; Apéndice 6). Se observaron inflorescencias con espiguilla terminal en *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg., las cuatro variedades de *Diplachne fusca* (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult. y diez especies de *Dinebra*. Ocho especies fueron registradas como polimórficas para este carácter.

La mayoría de las especies estudiadas tienen inflorescencias completamente homogenizadas con una ramificación de segundo grado (Fig. 5A, B, D-F; Apéndice 6). Se observaron inflorescencias parcialmente homogenizadas en *Dinebra marquisensis* (F. Br.) P.M. Peterson & N. Snow y *D. scabra* (Nees) P.M. Peterson & N. Snow. En estos casos el máximo grado de ramificación es de tercer orden (Fig. 5c). Para este carácter, se registraron polimorfismos en *Dinebra panicoides* (J. Presl.) P.M. Peterson & N. Snow, *D. viscida* (Scribn.) P.M. Peterson & N. Snow, *Diplachne fusca* (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult. var. *fascicularis* (Lam.) P.M. Peterson & N. Snow y *D. fusca* var. *fusca* (Apéndice 6).

Todas las especies pertenecientes a Eleusininae tienen espiguillas con flores hermafroditas (Fig. 6). La existencia de antecios estériles es común en el grupo. Cuando están presentes, los antecios estériles llevan rudimentos de lemma y/o pálea, y se desarrollan por encima de los fértiles. Espiguillas con un solo antecio (uni-floras) fueron registradas para *Lepturus radicans* (Steud.) A. Camus, *Micrachne patentiflora*, y para los géneros *Microchloa*, *Schoenefeldia* y *Cynodon*. Espiguillas bi-floras (dos antecios fértiles o uno estéril) fueron observadas en *Chrysochloa*, *Eustachys*, el género monotípico *Austrochloris*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers. var. *biflorus* Merino y en la mayoría de las especies de *Chloris* (12/17). Espiguillas multi-floras (antecios todos fértiles o algunos estériles) fueron registradas en *Astrebala*, *Coelachyrum*, *Dinebra* (excepto *D. retroflexa* (Vahl.) Panz.), *Diplachne*, *Disakisperma*, *Eleusine*, *Stapfochloa*, *Harpochloa*, *Oxychloris* y *Sclerodactylon* (Apéndice 6).



**Fig. 6.** Diagramas simplificados de las diferentes espiguillas en la subtribu Eleusininae.

## Tipos de inflorescencia

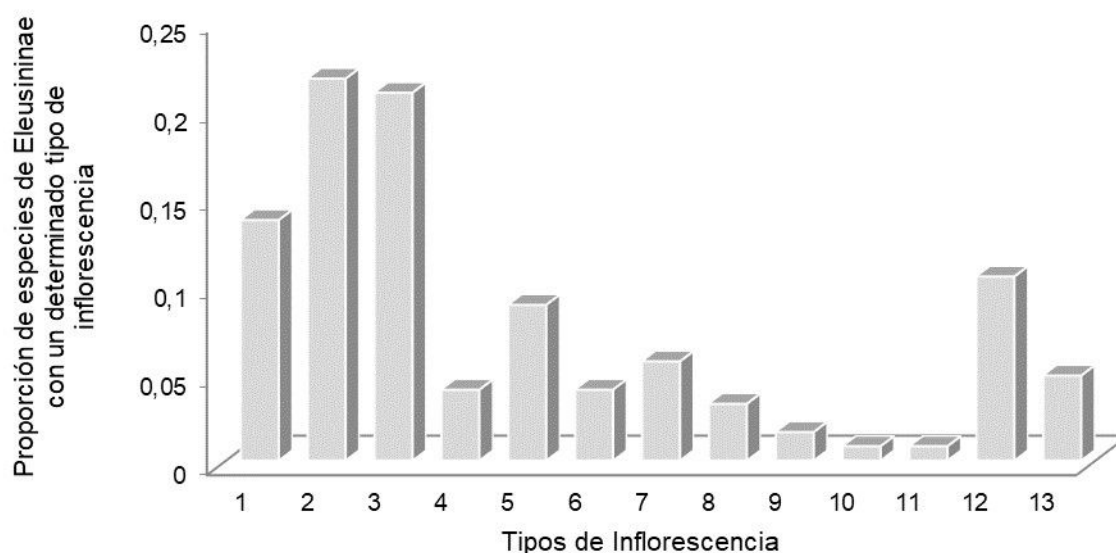
El análisis de coordenadas principales (ACP) agrupó todos los taxones en 13 tipos de inflorescencia entre las 72 posibilidades matemáticas (apariencia general x grado de homogenización x truncamiento x grado de ramificación x antecios por espiguilla [ $3 \times 2 \times 2 \times 2 \times 3 = 72$ ]). El 70% de la variación se muestra en el gráfico del ACP (Apéndice 7). Como el número de ramas primarias fue un carácter altamente variable para la mayoría de las especies y poco informativo para determinar grupos, se decidió excluir este carácter del análisis estadístico.

Entre los 13 tipos de inflorescencia encontrados por el ACP (Tabla 1; Fig. 7), el 56% de los taxones estudiados se agrupan en los tipos 1 (14%), 2 (22%) y 3 (21%). Las inflorescencias de los tipos 1, 2 y 3 son digitadas, truncadas, completamente homogenizadas y presentan una ramificación máxima de 2º orden. Las inflorescencias tipo 1 tienen espiguillas uni-floras, mientras que las tipo 2 tienen espiguillas bi-floras y las tipo 3 presentan espiguillas multi-floras. El tipo 12 (10%) corresponde a taxones con inflorescencias piramidales, no-truncadas, completamente homogenizadas, con una ramificación de 2º orden y espiguillas multi-floras. El tipo 5 (9%) representa inflorescencias piramidales, truncadas, completamente homogenizadas, con ramificación de 2º orden y espiguillas multi-floras. Los tipos 4, 6 y 7 caracterizan el 14% de las especies estudiadas. Estos tres tipos tienen inflorescencias uni-ramificadas que son truncadas y completamente homogenizadas, con una ramificación de 2º orden. Particularmente, las inflorescencias de tipo 7 presentan espiguillas multi-floras, mientras que las espiguillas del tipo 4 y 6 tienen espiguillas uni-floras y bi-floras, respectivamente. El tipo 13 (5%) representa inflorescencias no-truncadas con apariencia piramidal, parcialmente homogenizadas con una ramificación máxima de 3º orden, y con espiguillas multi-floras. Los tipos 8 (3%), 9 (2%) y 10 (1%) corresponden a inflorescencias digitadas, no-truncadas y completamente homogenizadas. En particular, las inflorescencias del tipo 8 tienen espiguillas uni-floras, mientras que las del tipo 9 y 3 tienen espiguillas bi-floras y multi-floras, respectivamente. El tipo 11 (1%) representa inflorescencias con apariencia piramidal,

truncadas, completamente homogenizadas, con 2º orden de ramificación y con espiguillas bi-floras.

**Tabla 1.** Tipos de inflorescencia encontrados por el ACP.

Tipo de inflorescencia	Apariencia General	Grado de homogenización	Truncamiento	Grado de ramificación	Antecios por espiguilla	Especie (ejemplo)
1	Digitada	Completa	Sí	2º	Uni-flora	<i>Schoenefeldia transiens</i>
2	Digitada	Completa	Sí	2º	Bi-flora	<i>Leptochloa crinita</i>
3	Digitada	Completa	Sí	2º	Multi-flora	<i>Tetrapogon cenchriformis</i>
4	Uni-ramificada	Completa	Sí	2º	Uni-flora	<i>Microchloa kunthii</i>
5	Piramidal	Completa	Sí	2º	Multi-flora	<i>Leptochloa virgata</i>
6	Uni-ramificada	Completa	Sí	2º	Bi-flora	<i>Tetrapogon fasciculata</i>
7	Uni-ramificada	Completa	Sí	2º	Multi-flora	<i>Tetrapogon villosus</i>
8	Digitada	Completa	No	2º	Uni-flora	<i>Cynodon plectostachyus</i>
9	Digitada	Completa	No	2º	Bi-flora	<i>Eustachys distichophylla</i>
10	Digitada	Completa	No	2º	Multi-flora	<i>Eleusine jaegeri</i>
11	Piramidal	Completa	No	2º	Bi-flora	<i>Dinebra retroflexa</i>
12	Piramidal	Completa	No	2º	Multi-flora	<i>Leptochloa virgata</i>
13	Piramidal	Parcial	No	3º	Multi-flora	<i>Diplachne fusca var fusca</i>



**Fig. 7.** Proporción de especies registradas para cada tipo de inflorescencia reconocido por el ACP.

---

## Análisis evolutivos

La topología del árbol de consenso de la mayoría (7502 árboles) es similar a aquel obtenido previamente en otro trabajo sobre la filogenia de Eleusininae [89]. La subtribu Eleusininae es monofilética con *Dinebra* como el grupo hermano del resto de los taxones (Apéndice 8). El análisis filogenético recuperó 14 géneros bien soportados (PP=1.00). Los géneros *Coelachyrum* (clado hermano de *Eleusine*) y *Schoenefeldia* (hermano del clado *Enteropogon*, *Chloris*, *Tetrapogon*, *Lepturus*, *Harporchloa*, *Rendlia*, *Microchloa*, *Eustachys*, *Oxychloris*, *Micrachne*, *Chrysochloa*, *Stapfochloa* + *Cynodon*) resultaron parafiléticos.

### Reconstrucción ancestral

*Apariencia general* (Fig. 8A). El análisis de reconstrucción bayesiano indicó que el ancestro de Eleusininae pudo haber tenido una inflorescencia piramidal o digitada (BF=2.09). A pesar de esta ambigüedad, hay un 64% de probabilidad de que el ancestro haya tenido una inflorescencia piramidal, mientras que la apariencia digitada presenta un 24% de probabilidad. Esto indica que tanto la apariencia digitada como uni-ramificada son estados derivados. La apariencia uni-ramificada evolucionó exclusivamente de inflorescencias digitadas al menos en tres oportunidades (en el ancestro de *Astrebla*, en *Enteropogon macrostachyus* y posiblemente en el ancestro de *Tetrapogon spp.* + clado hermano [si se considera uni-ramificado a ese ancestro]).

*Número de ramas primarias* (Fig. 8B). El ancestro de la subtribu pudo haber tenido una inflorescencia con más de 13 ramas primarias (probabilidad=81%; BF=2.56). Esto indica que la disminución de ramas fue un carácter derivado dentro del clado. A través de la reconstrucción de nodos internos no es posible establecer tendencias claras.

*Grado de homogenización* (Fig. 8C). La reconstrucción muestra un ancestro con una inflorescencia completamente homogenizada (probabilidad=60%; BF=3.52). La evolución a inflorescencias parcialmente homogenizadas fue observada solamente en *Diplachne fusca* y en algunas especies de *Dinebra*. Estos resultados indican que la homogenización parcial es un estado derivado.

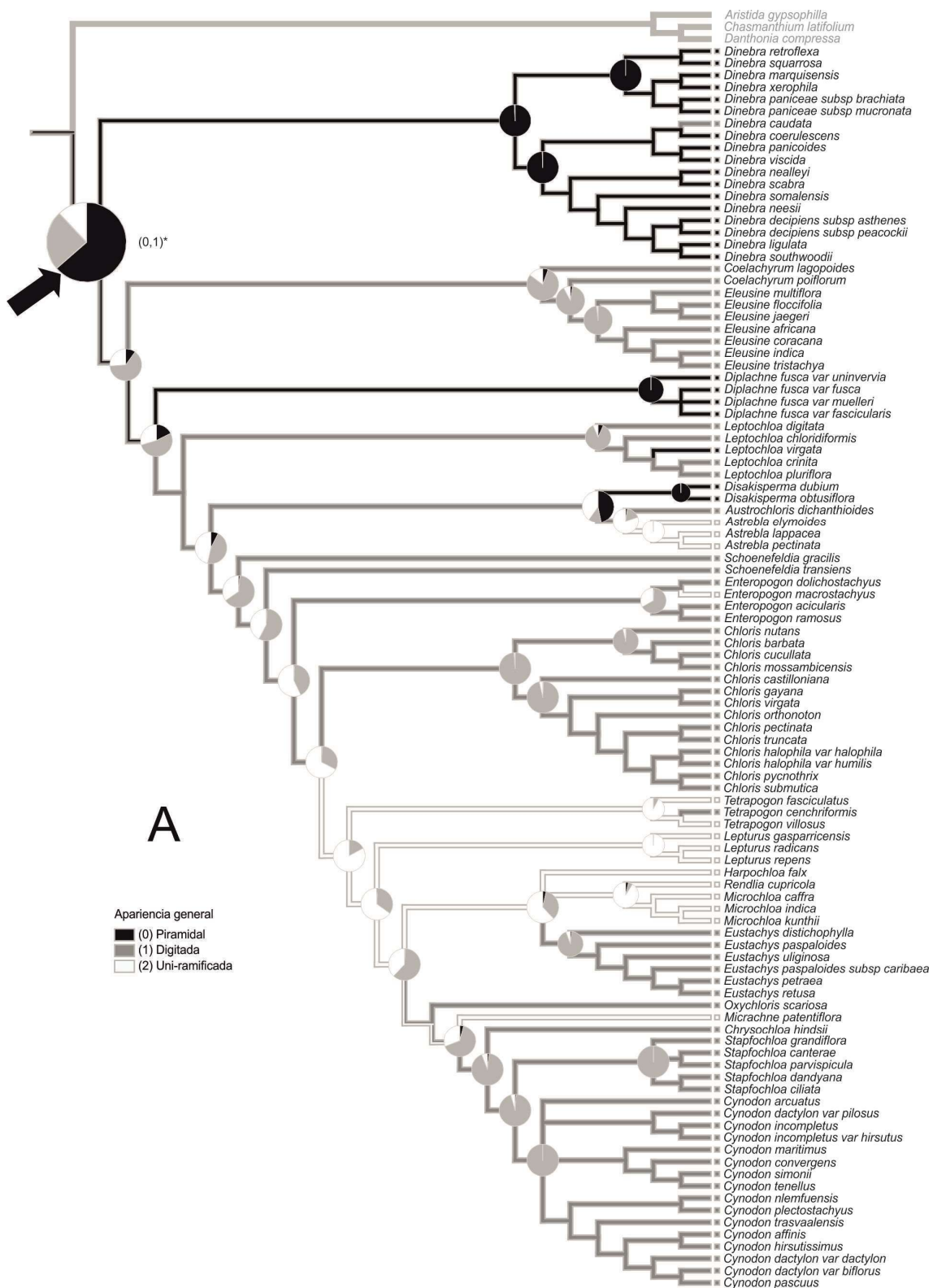
*Truncamiento* (Fig. 8D). El 88% de los árboles utilizados en la muestra indican que el ancestro de Eleusininae pudo haber tenido una inflorescencia no-truncada. Sin embargo, el análisis no registró diferencia significativa entre los dos posibles estados (BF = 0.90).

*Antecios por espiguilla* (Fig. 8E). La reconstrucción indica que la espiguilla multi-flora representa el estado basal más probable en Eleusininae (probabilidad=92%; BF=3.30). Espiguillas bi-floras y uni-floras son estados derivados que evolucionaron en varias ocasiones

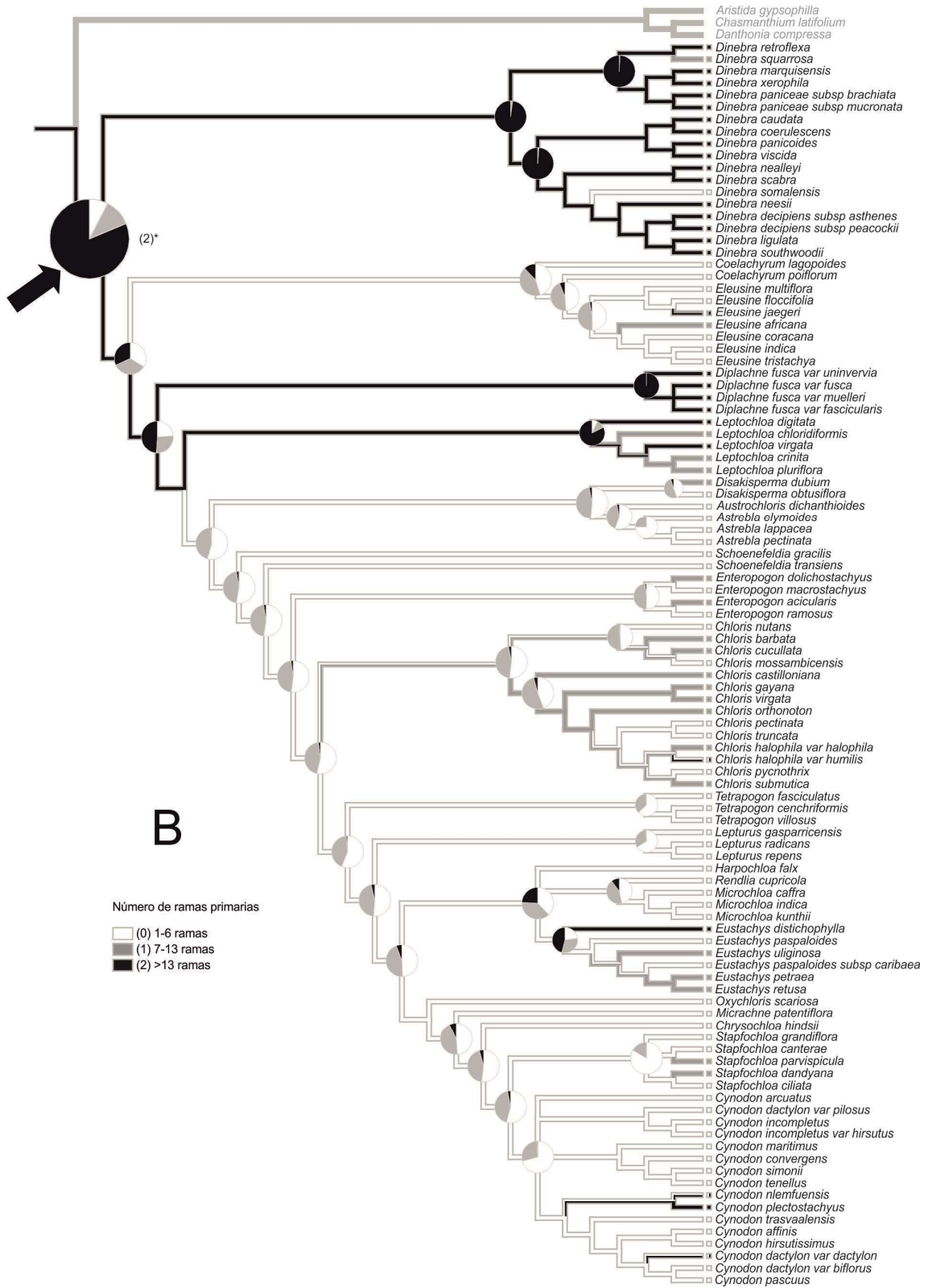
---

en la subtribu. Se registraron reversiones al estado ancestral en *Enteropogon macrostachyus*, *Chloris nutans* (Stapf) P.M. Peterson, *C. barbata* Sw., *C. gayana* Kunth, *Tetrapogon cenchrifomis*, *T. villosus*, *Harpochloa falx* (L. f.) Kuntze, *Oxychloris scariosa* (F. Muell.) Lazarides y en el género *Stapfochloa*.

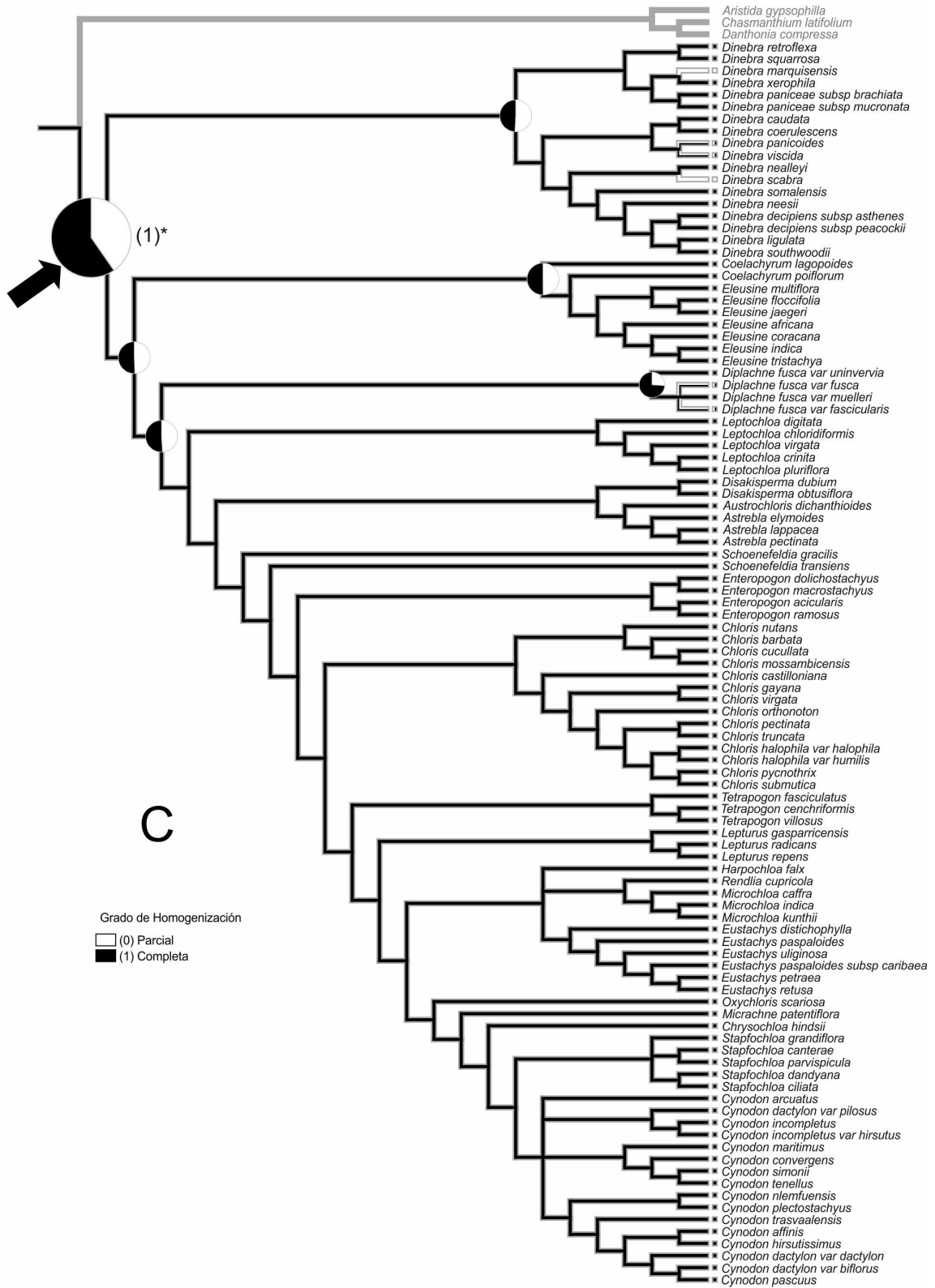
*Antecios fértiles por espiguilla* (Fig. 8F). El estado ancestral más probable corresponde a espiguillas con >1 antecio fértil por espiguilla (probabilidad=99%; BF=6.08). Las espiguillas con un solo antecio fértil corresponden a un estado derivado y habrían aparecido en *Dinebra retroflexa*, *D. neesii* (Lam.) P.M. Peterson & N. Snow, *Leptochloa crinita* (Lag.) P.M. Peterson & N. Snow, *L. pluriflora* (E. Fourn.) P.M. Peterson & N. Snow, *Austrochloris dichanthioides* (Everist) Lazarides, *Astrebla elymoides* F. Muell. ex F.M. Bailey y en el ancestro de *Schoenefeldia gracilis* Kunth + grupo hermano.

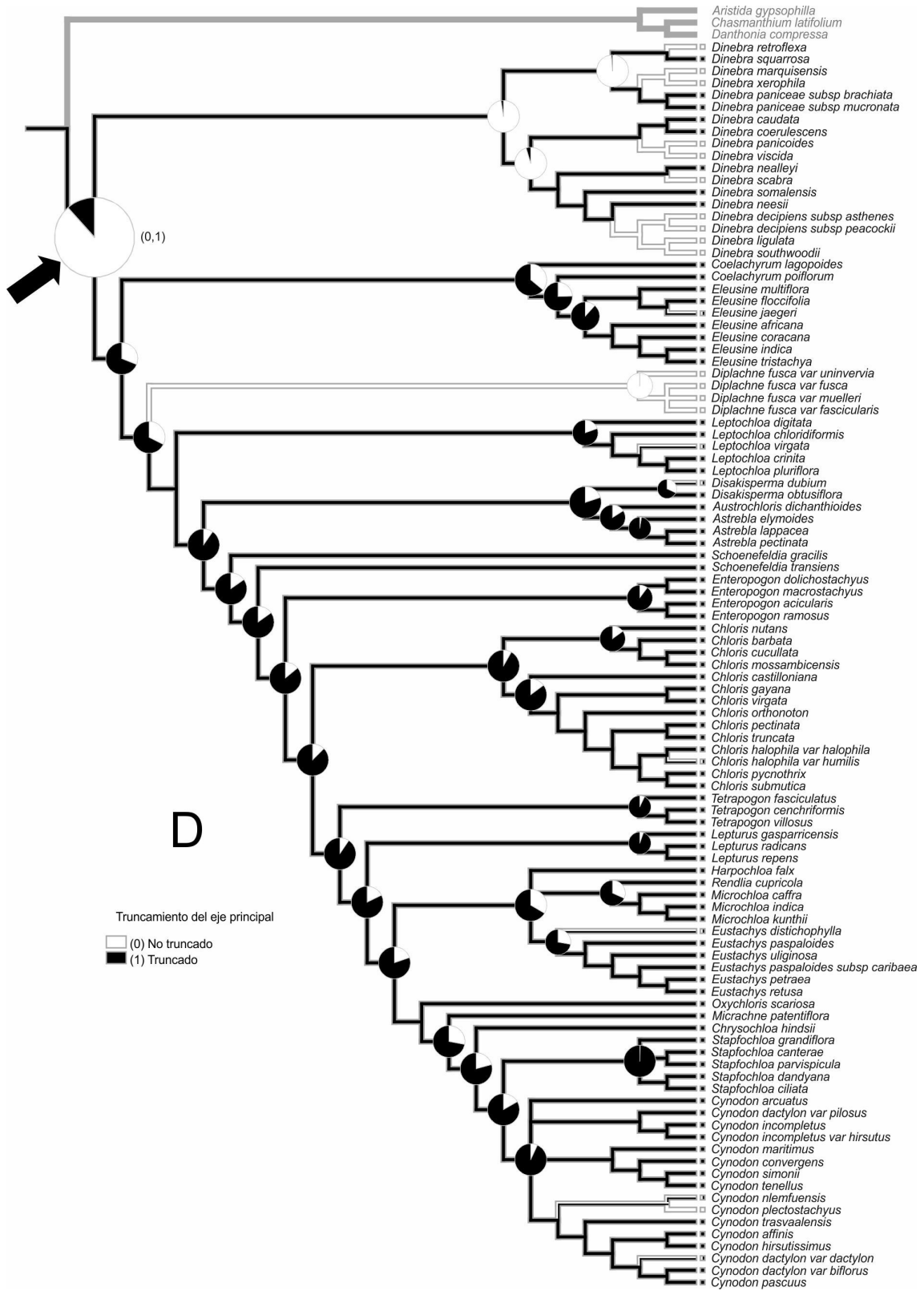


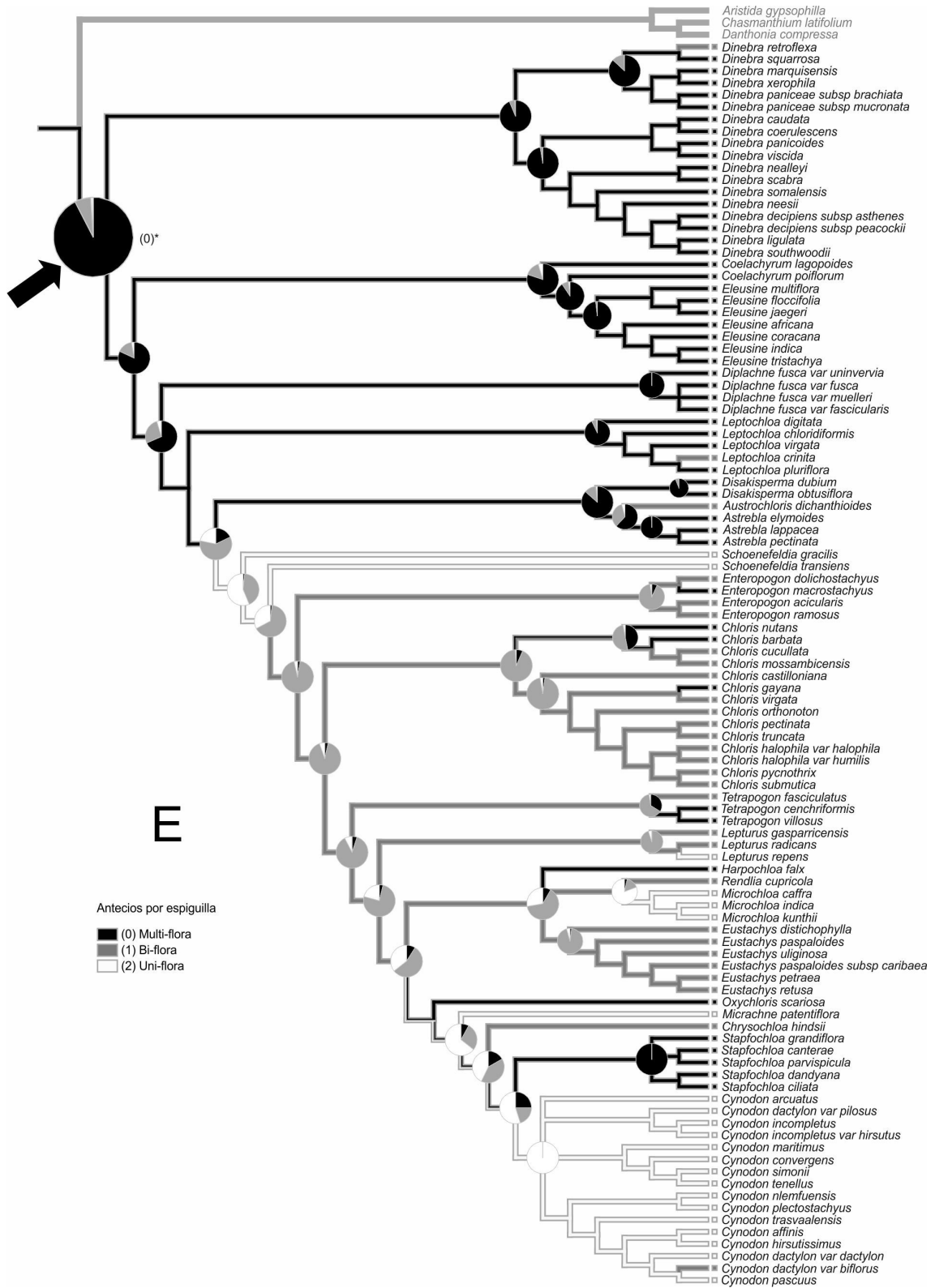
**Figura 8 A-F.** Reconstrucción de los estados ancestrales de los caracteres de inflorescencia sobre el árbol de mayoría de consenso (generado de los 7502 árboles muestreados) obtenido de la inferencia Bayesiana. El color de las ramas indica reconstrucción de Máxima Parsimonia usando Mesquite v.3.01. La flecha indica nodo ancestral de la subtribu Eleusininae. A, apariencia general; B, número de ramas primarias; C, grado de homogenización; D, truncamiento; E, antecios por espiguilla; F, antecios fértiles por espiguilla.

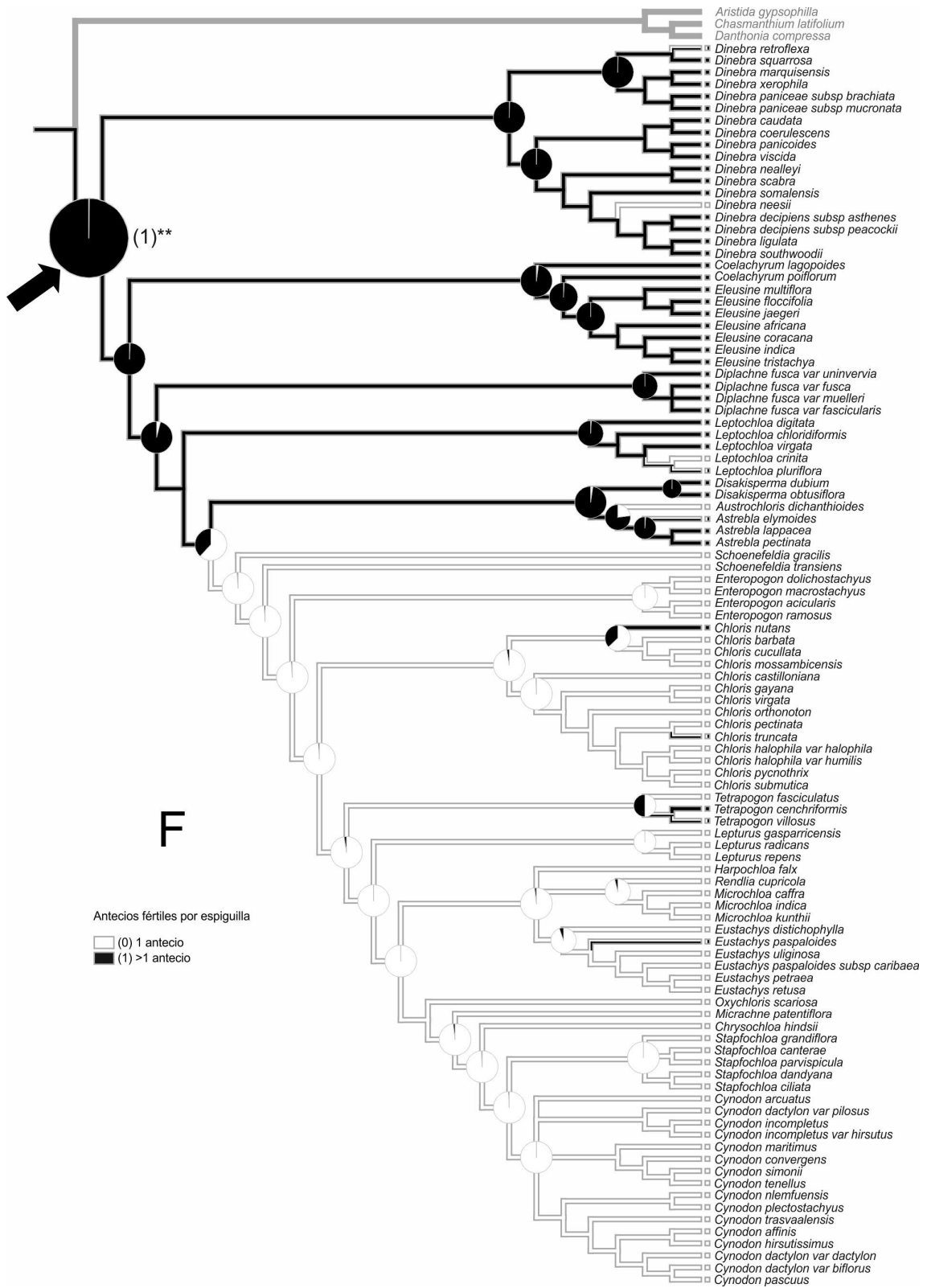












---

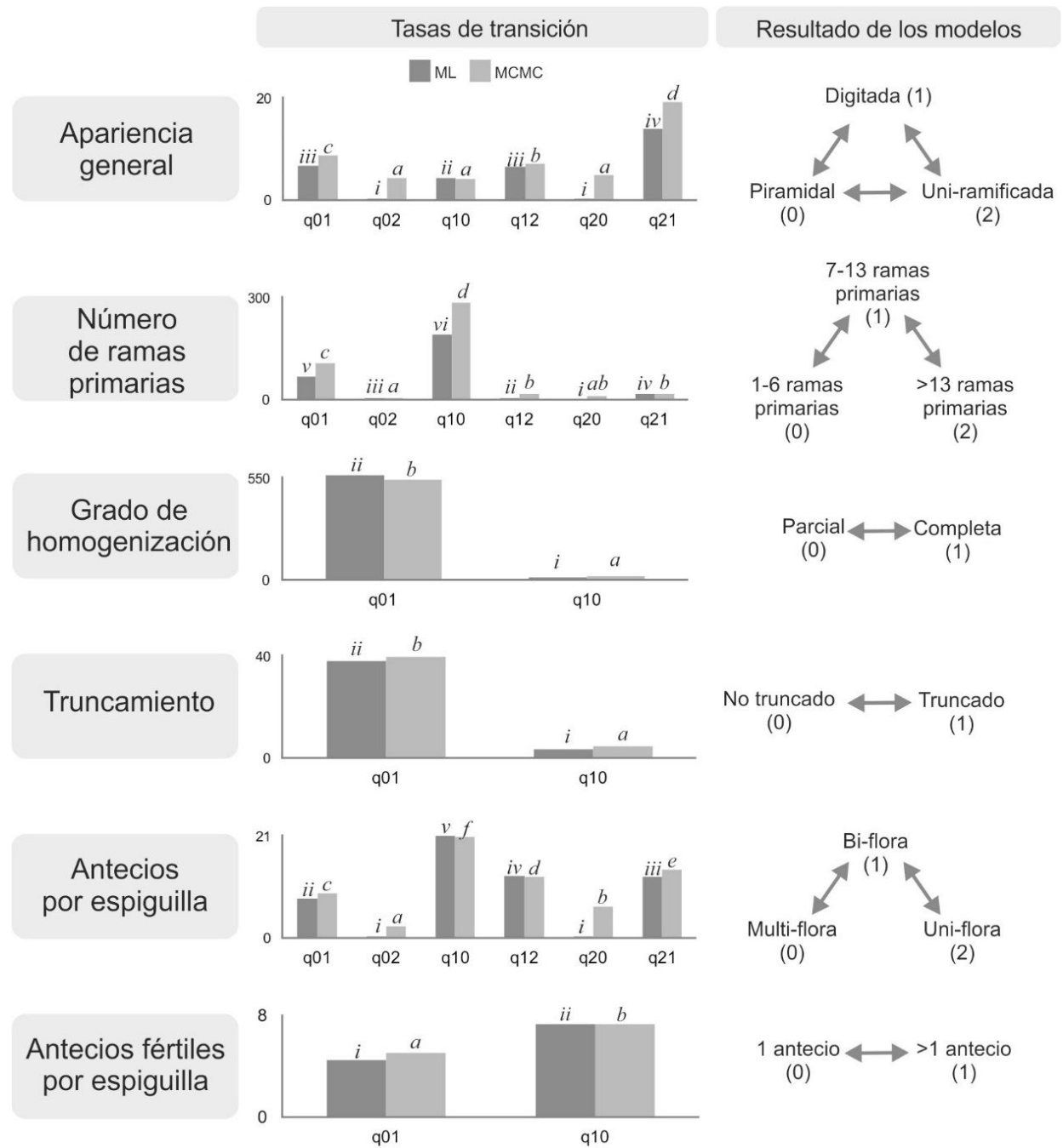
## Tasas de transición y Modelos de evolución

La tasa más alta para apariencia general (Fig. 9) correspondió a la transición de los estados uni-ramificada a digitada ( $MLq_{21}=13.9$ ;  $MCMCq_{21}=19.1$ ). Las tasas más bajas correspondieron a las transiciones de apariencia piramidal a uni-ramificada ( $MLq_{0,2}=0.0$ ;  $MCMCq_{0,2}=4.4$ ) y viceversa ( $MLq_{2,0}=0.0$ ;  $MCMCq_{2,0}=4.8$ ), y de digitada a piramidal ( $MLq_{1,0}=4.3$ ;  $MCMCq_{1,0}=4.1$ ). El modelo libre que permite todas las transiciones posibles entre los estados de apariencia general se ajustó mejor al conjunto de datos que el modelo restringido (diferencia *log-likelihood*=0.0;  $\ln BF=1.8$ ; Apéndice 9). La tasa más alta en la evolución del número de ramas primarias correspondió a la transición de 7-13 a 1-6 ramas ( $MLq_{1,0}=191.92$ ;  $MCMCq_{1,0}=283.64$ ) y la más baja a la transición de >13 a 1-6 ramas ( $MLq_{2,0}=0.00$ ;  $MCMCq_{2,0}=11.43$ ) y viceversa ( $MLq_{0,2}=3.96$ ;  $MCMCq_{0,2}=4.96$ ). El modelo restringido, en el cual la transición de >13 ramas a 1-6 fue establecida a cero, fue favorecido por sobre el modelo libre al implementar el método MCMC ( $\ln BF=2.2$ ; Apéndice 9). Se encontró que la transición de inflorescencias con homogenización parcial a completa ( $MLq_{0,1}=667.83$ ;  $MCMCq_{0,1}=538.29$ ) fue significativamente mayor a su transición opuesta ( $MLq_{1,0}=14.30$ ;  $MCMCq_{1,0}=18.49$ ). El modelo libre que permite a las inflorescencias evolucionar de homogenización parcial a completa y viceversa se ajustó mejor al conjunto de datos que el modelo restringido (diferencia *log-likelihood*=3.4;  $\ln BF=3.2$ ; Apéndice 9). La transición de inflorescencias no-truncadas a truncadas ( $MLq_{0,1}=37.86$ ;  $MCMCq_{0,1}=39.29$ ) fue significativamente mayor que su transición opuesta ( $MLq_{1,0}=3.30$ ;  $MCMCq_{1,0}=4.60$ ). Para truncamiento, el modelo libre se ajustó mejor al conjunto de datos que el modelo restringido (diferencia *log-likelihood*=12.2;  $\ln BF=10.0$ ; Apéndice 9). Para el número de antecios por espiguilla, la transición de espiguillas bi-floras a multi-floras fue significativamente la más alta ( $MLq_{1,0}=20.96$ ;  $MCMCq_{1,0}=20.72$ ). Las tasas más bajas para este carácter fueron la transición de espiguillas multi-floras a uni-floras ( $MLq_{0,2}=0.03$ ;  $MCMCq_{0,2}=2.45$ ) y su transición opuesta ( $MLq_{2,0}=0.01$ ;  $MCMCq_{2,0}=6.36$ ). El modelo ordenado, en el cual las transiciones  $q_{02}$  y  $q_{20}$  fueron fijadas a cero, resultó favorecido por sobre el modelo libre con el método MCMC ( $\ln BF=2.0$ ; Apéndice 9). Para antecios fértiles por espiguilla, la transición de >1 a 1 antecio fértil ( $MLq_{1,0}=7.33$ ;  $MCMCq_{1,0}=7.37$ ) fue significativamente mayor a su transición opuesta ( $MLq_{0,1}=4.52$ ;  $MCMCq_{0,1}=5.09$ ). El modelo desordenado para este carácter se ajustó mejor al conjunto de datos (diferencia *log-likelihood*=11.4;  $\ln BF=10.5$ ; Apéndice 9).

## Correlación evolutiva entre caracteres de inflorescencia

Los análisis bayesianos indicaron que 12 de las 15 combinaciones de caracteres mostraron evidencia significativa de evolución correlativa ( $LR>9.49$ ;  $\ln BF>2.00$ ). La Tabla 2

lista todas las posibles combinaciones y los respectivos resultados de las corridas ML y MCMC.



**Figure 9.** Análisis de tasas de transición y resultados de los modelos evaluados. Letras sobre las barras indican diferencias estadísticas significativas ( $P < 0.01$ ) entre transición de estados para métodos ML y MCMC. Las flechas denotan posibles cambios de estado de acuerdo a los *test* de los modelos.

**Table 2.** Resultados de los *Likelihood ratios* (LR) y Factor de Bayes (BF) de los análisis de correlación de BayesTraits usando métodos ML y MCMC.

Combinación de caracteres	Modelo	ML		MCMC		
		<i>-log likelihood</i>	LR	<i>ln P</i> (Modelo/datos)	s.e.	<i>lnBF</i>
Apariencia general – Antecios por espiguilla	Independiente	-48,065	5,35	-52,16	+/- 0,295	2,09
	Dependiente	-45,391		-50,066	+/- 0,174	
Apariencia general – Antecios fértiles por espiguilla	Independiente	-48,708	11,48*	-52,707	+/- 0,183	5,14
	Dependiente	-42,970		-47,563	+/- 0,134	
Apariencia general – Número de ramas primarias	Independiente	-84,097	14,89**	-86,895	+/- 0,187	2,65
	Dependiente	-76,654		-84,246	+/- 0,294	
Apariencia general – Truncamiento	Independiente	-50,181	19,48***	-53,687	+/- 0,186	8,93
	Dependiente	-40,440		-44,761	+/- 0,156	
Apariencia general - Grado de homogenización	Independiente	-40,695	15,71**	-44,753	+/- 0,27	7,07
	Dependiente	-32,842		-37,683	+/- 0,209	
Antecios por espiguilla - Antecios fértiles por espiguilla	Independiente	-55,405	10,07*	-58,924	+/- 0,212	3,82
	Dependiente	-50,370		-55,104	+/- 0,28	
Antecios por espiguilla - Grado de homogenización	Independiente	-47,390	2,55	-50,562	+/- 0,164	0,62
	Dependiente	-46,115		-51,184	+/- 0,274	
Antecios por espiguilla - Número de ramas primarias	Independiente	-87,957	12,15*	-90,648	+/- 0,213	4,35
	Dependiente	-81,882		-86,295	+/- 0,242	
Antecios por espiguilla - Truncamiento	Independiente	-56,881	3,65	-60,105	+/- 0,307	0,13
	Dependiente	-55,058		-60,238	+/- 0,25	
Grado de homogenización - Antecios fértiles por espiguilla	Independiente	-48,033	9,50*	-51,615	+/- 0,194	3,36
	Dependiente	-43,282		-48,251	+/- 0,406	
Grado de homogenización - Número de ramas primarias	Independiente	-80,584	10,10*	-83,475	+/- 0,234	3,50
	Dependiente	-75,537		-79,98	+/- 0,201	
Grado de homogenización - Truncamiento	Independiente	-49,509	21,89***	-52,927	+/- 0,212	8,90
	Dependiente	-38,562		-44,026	+/- 0,252	
Número de ramas primarias - Antecios fértiles por espiguilla	Independiente	-88,600	15,19**	-91,338	+/- 0,299	3,68
	Dependiente	-81,004		-87,663	+/- 0,228	

Número de ramas primarias - Truncamiento	Independiente	-90,076	21,07***	-92,665	+/- 0,285	8,33
	Dependiente	-79,540		-84,34	+/- 0,2	
Truncamiento - Antecios fértiles por espiguilla	Independiente	-57,524	7,01	-60,487	+/- 0,149	0,89
	Dependiente	-54,018		-59,6	+/- 0,333	

Los valores de likelihood fueron evaluados con una distribución  $\chi^2$  (4 grados de libertad). \* $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$ .

Luego de confirmar la correlación entre algunos de los rasgos de inflorescencia se evaluaron diferentes hipótesis de evolución condicional y orden temporal de adquisición de caracteres a través de métodos de ML y MCMC. El *test* condicional indica, con evidencia positiva, que la evolución de espiguillas con >1 antecio fértil a espiguillas con sólo 1 es más probable que ocurra cuando la inflorescencia presenta una apariencia digitada/uni-ramificada ( $q_{2,1} > q_{4,3}$ ; LR 6.51;  $P < 0.05$ ; Tabla3). Sin embargo, el análisis no pudo inferir si el cambio en apariencia general ocurrió antes o después del cambio en número de antecios fértiles (LR<3.84). Se encontró, con evidencia positiva, que la evolución de >6 a 1-6 ramas primarias ( $q_{2,1} = q_{4,3}$ ; LR=7.17;  $P < 0.01$ ) y viceversa ( $q_{1,2} = q_{3,4}$ ; LR=7.73;  $P < 0.01$ ), puede haber ocurrido en inflorescencias tanto con apariencia piramidal como digitada/uni-ramificada. Además, el cambio de piramidal a digitada/uni-ramificada, puede ocurrir en inflorescencias con 1-6 ramas primarias y en inflorescencias con >6 ( $q_{1,3} = q_{2,4}$ ; LR=7.47;  $P < 0.01$ ). La evolución a 1-6 ramas primarias y apariencia digitada/uni-ramificada pudo haber ocurrido simultáneamente ( $q_{3,1} = q_{3,4}$ ; LR=7.82;  $P < 0.01$ ). Los análisis de ML también indican que la evolución de homogenización completa a parcial ocurrió probablemente en inflorescencias con apariencia piramidal ( $q_{2,1} > q_{4,3}$ ; LR=7.19;  $P < 0.01$ ). Sin embargo, no hay evidencia de orden temporal para la ganancia entre estos caracteres (LR<3.84). El *test* condicional indica que la transición de 1 antecio fértil por espiguilla a >1 puede haber ocurrido en espiguillas multi/bi-floras ( $q_{1,2} > q_{3,4}$ ; LR=4.18;  $P < 0.05$ ), pero sin evidencia de orden de adquisición (LR<3.84). El *test* de orden de adquisición de caracteres indica que la evolución de 1-6 ramas primarias puede haber precedido la transición a espiguillas uni-floras ( $q_{3,1} > q_{3,4}$ ; LR=5.32;  $P < 0.05$ ). La evolución de >1 a sólo 1 antecio fértil por espiguilla puede haber ocurrido en inflorescencias completamente homogenizadas ( $q_{2,1} < q_{4,3}$ ; LR=6.69;  $P < 0.01$ ). Sin embargo, no se encontró evidencia positiva en el orden de adquisición entre estos caracteres (LR<3.84). La transición de >1 a sólo 1 antecio fértil por espiguilla y su reversión, ocurrió probablemente en inflorescencias con 1-6 ramas primarias ( $q_{2,1} > q_{4,3}$ ; LR=14.17;  $q_{1,2} > q_{3,4}$ ; LR=4.67). No fue registrado orden de adquisición para esta combinación de caracteres (LR<3.84).



**Tabla 3.** Valores de *Likelihood Ratio* (LR) de los *test* de evolución condicional y orden temporal de adquisición entre caracteres.

Apariencia general vs. Antecios por espiguilla						Apariencia general vs. Antecios fértiles por espiguilla					
Evolución condicional			Orden de adquisición			Evolución condicional			Orden de adquisición		
Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR
q12=q34	-46,66	2,55	q12=q13	-46,50	2,22	q21=q43	-46,22	6,51*	q21=q24	-43,00	0,07
q21=q43	-45,53	0,27	q42=q43	-46,69	2,61	q12=q34	-43,38	0,82	q31=q34	-44,27	2,60
q13=q24	-45,42	0,06				q13=q24	-43,02	0,10			
q31=q42	-45,91	1,05				q31=q42	-43,20	0,46			

Apariencia general vs. Número de ramas primarias						Apariencia general vs. Homogenización					
Evolución condicional			Orden de adquisición			Evolución condicional			Orden de adquisición		
Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR
q21=q43	-73,07	7,17**	q21=q24	-77,29	1,28	q21=q43	-36,43	7,19**	q21=q24	-34,07	2,46
q12=q34	-72,79	7,73**	q31=q34	-72,74	7,82**	q12=q34	-32,91	0,14	q31=q34	-32,91	0,14
q13=q24	-72,92	7,47**				q13=q24	-33,30	0,91			
q31=q42	-75,87	1,56				q31=q42	-33,00	0,33			

Antecios por espiguilla vs. Antecios fértiles por espiguilla						Antecios por espiguilla vs. Número de ramas primarias					
Evolución condicional			Orden de adquisición			Evolución condicional			Orden de adquisición		
Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR
q21=q43	-50,53	0,31	q21=q24	-51,73	2,72	q21=q43	-81,88	0,00	q21=q24	-81,98	0,21
q12=q34	-52,46	4,18*	q31=q34	-52,01	3,28	q12=q34	-82,84	1,93	q31=q34	-84,54	5,32*
q13=q24	-51,03	1,32				q13=q24	-82,18	0,60			
q31=q42	-50,41	0,07				q31=q42	-82,10	0,43			

Homogenización vs. Antecios fértiles por espiguilla						Homogenización vs. Número de ramas primarias					
Evolución condicional			Orden de adquisición			Evolución condicional			Orden de adquisición		
Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR
q21=q43	-46,63	6,69**	q42=q43	-43,41	0,25	q21=q43	-77,09	3,11	q42=q43	-75,54	0,02
q12=q34	-43,46	0,35	q12=q13	-44,20	1,83	q12=q34	-75,55	0,02	q12=q13	-75,65	0,22
q13=q24	-43,58	0,59				q13=q24	-75,55	0,02			
q31=q42	-43,77	0,97				q31=q42	-75,99	0,90			

Número de ramas primarias vs. Antecios fértiles por espiguilla					
Evolución condicional			Orden de adquisición		
Restricción	lh	LR	Restricción	lh	LR
q21=q43	-88,09	14,17***	q42=q43	-81,05	0,10
q12=q34	-83,34	4,67*	q12=q13	-81,93	1,85
q13=q24	-81,18	0,36			
q31=q42	-81,04	0,06			

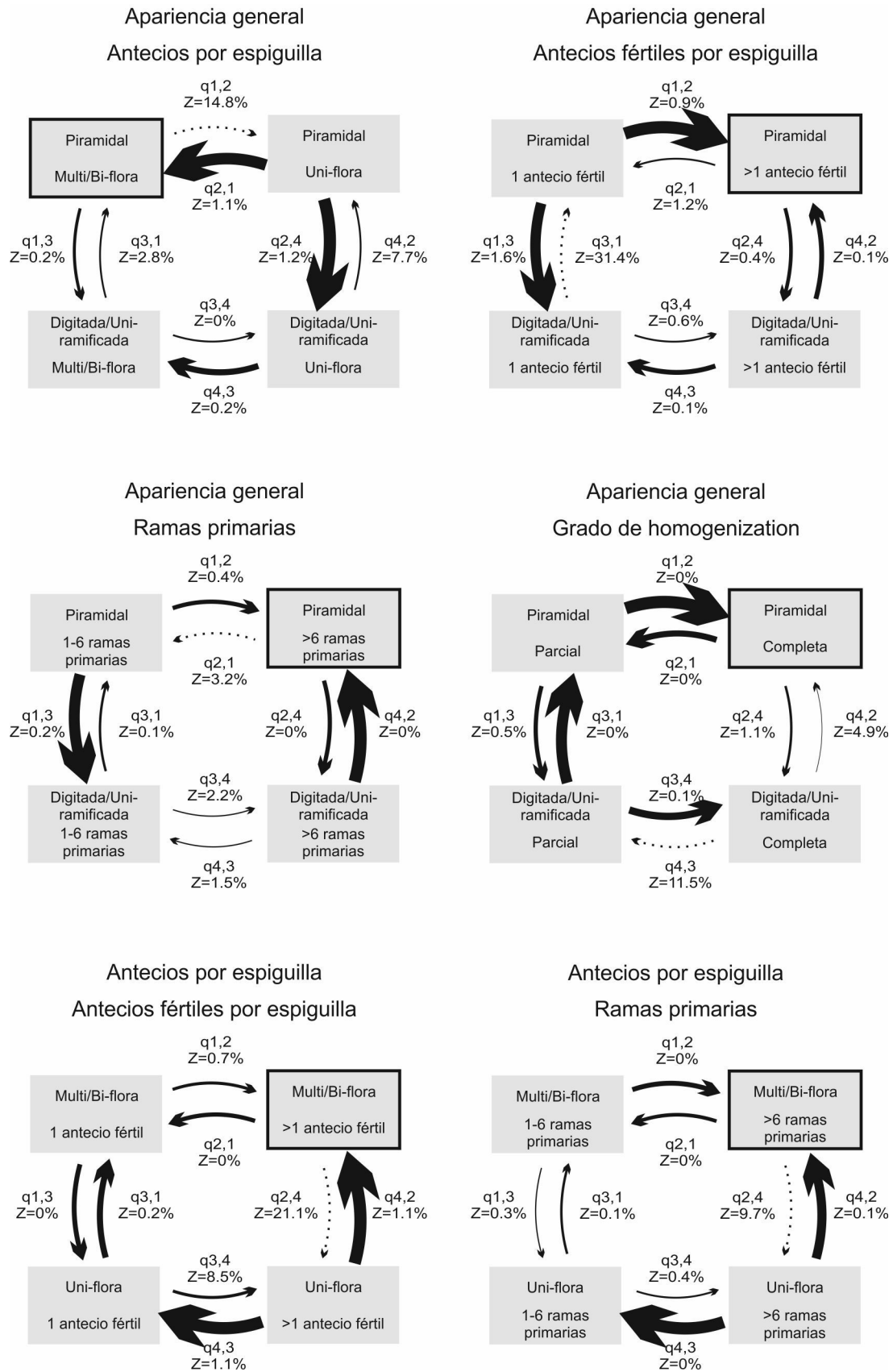
Los valores de likelihood fueron evaluados con una distribución  $\chi^2$ . \*  $P < 0.05$  ( $LR > 3.84$ ), \*\* $P < 0.01$  ( $LR > 6.63$ ), \*\*\* $P < 0.001$  ( $LR > 10.8$ ).

---

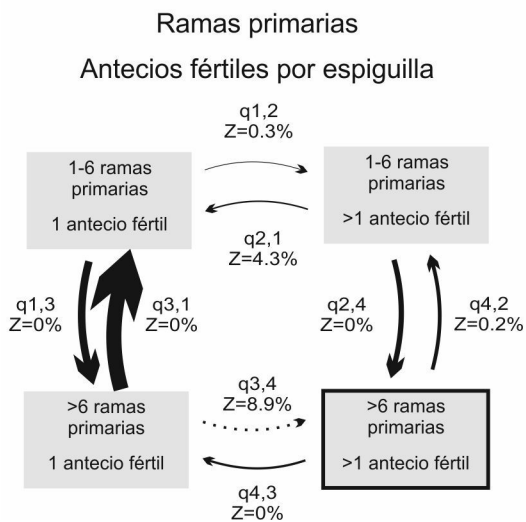
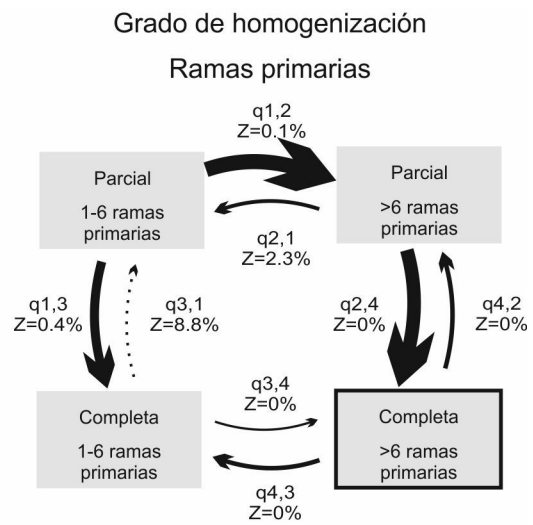
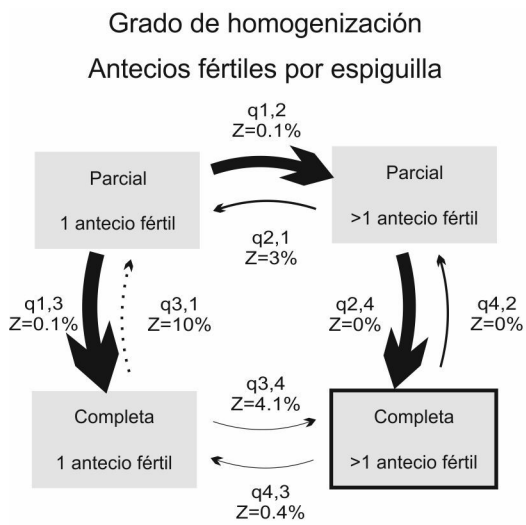
El análisis de reconstrucción ancestral mostró que el ancestro de la subtribu Eleusininae pudo haber tenido una inflorescencia piramidal completamente homogenizada, con más de 13 ramas primarias sosteniendo espiguillas multi-floras que encierran más de un antecio fértil. El camino evolutivo más probable desde el estado ancestral al derivado pudo ser deducido con las distribuciones de las probabilidades posteriores de los parámetros de transición estimados en MCMC bajo el modelo dependiente (Fig. 10). La distribución posterior muestra que el camino más probable desde los estados ancestrales de apariencia piramidal y espiguillas multi/bi-floras a los estados derivados digitada/uni-ramificada y uni-floras pudo haber requerido primero una transición hacia la apariencia digitada/uni-ramificada ( $q_{1,3} > q_{1,2}$ ), seguida por una transición a espiguillas uni-floras ( $q_{3,4}$ ). El camino inverso a los estados ancestrales es probable que haya ocurrido inicialmente con una transición a espiguillas multi/bi-floras ( $q_{4,3} > q_{4,2}$ ), y luego a apariencia piramidal ( $q_{3,1}$ ). La transición con la menor tasa y mayor puntaje  $z$  corresponde a la transición desde los estados ancestrales hacia un cambio inicial en el número de antecios por espiguilla ( $q_{1,2} = 3.97$ ;  $z = 14.8\%$ ; Apéndice 10). El curso desde los estados ancestrales de apariencia piramidal y  $>1$  antecio fértil por espiguilla a los derivados digitada/uni-ramificada y 1 antecio fértil pudo haber requerido primero un cambio en la apariencia ( $q_{2,4} > q_{2,1}$ ), seguido por la transición hacia 1 antecio fértil ( $q_{4,3}$ ). El camino inverso pudo haber requerido primero una ganancia en número de antecios fértiles ( $q_{3,4} > q_{3,1}$ ) y luego una transición hacia la apariencia piramidal ( $q_{4,2}$ ). La transición menos probable comprende un cambio de apariencia digitada/uni-ramificada hacia piramidal con 1 antecio fértil por espiguilla ( $q_{3,1} = 1.54$ ;  $z = 31.4\%$ ; Apéndice 10). La distribución posterior muestra que el camino más probable desde los estados ancestrales de apariencia piramidal y  $>6$  ramas primarias a digitada/uni-ramificada y 1-6 ramas pudo haber implicado primero un cambio en apariencia general ( $q_{2,4} > q_{2,1}$ ) y luego un decrecimiento en el número de ramas primarias ( $q_{4,3}$ ). El curso inverso pudo haber comprendido un cambio a piramidal ( $q_{3,1} > q_{3,4}$ ), seguido por una ganancia en ramas primarias ( $q_{1,2}$ ). La transición de los estados ancestrales hacia un decrecimiento en el número de ramas primarias presentó la tasa de transición más baja ( $q_{2,1} = 10.2$ ;  $z = 3.2\%$ ; Apéndice 10). El curso desde los estados ancestrales de apariencia piramidal y homogenización completa hacia los estados derivados de apariencia digitada/uni-ramificada y homogenización parcial, pudo haber requerido primero una des-homogenización ( $q_{2,1} > q_{2,4}$ ), seguida por un cambio en apariencia ( $q_{1,3}$ ). La reversión pudo haber seguido el cambio inverso de los estados ( $q_{3,1}$ ;  $q_{1,2}$ ). La transición con el mayor puntaje  $z$  corresponde a la des-homogenización de la inflorescencia digitada/uni-ramificada ( $q_{4,3} = 3.85$ ;  $z = 11.5\%$ ; Apéndice 10). El camino evolutivo más probable desde la espiguilla ancestral multi/bi-flora con  $>1$  antecio fértil hacia espiguillas uni-floras con sólo un antecio fértil, pudo haber requerido primero un decrecimiento en el número de antecios fértiles ( $q_{2,1} > q_{2,4}$ ), y luego una transición a espiguillas uni-floras ( $q_{1,3}$ ). La reversión a los estados ancestrales pudo haber seguido los

---

cambios inversos de estado ( $q_{3,1}$ ;  $q_{1,2}$ ). La transición menos probable corresponde al cambio desde la espiguilla ancestral hacia una espiguilla uni-flora con  $>1$  antecio fértil ( $q_{2,4}=2.47$ ;  $z=21.1\%$ ; Apéndice 10). La distribución posterior MCMC muestra que la transición desde espiguillas multi/bi-floras y  $>6$  ramas primarias a la inflorescencia derivada con espiguillas uni-floras y 1-6 ramas primarias, pudo haber requerido primero un decrecimiento en el número de ramas ( $q_{2,1}>q_{2,4}$ ) seguido por un decrecimiento en número de antecios ( $q_{1,3}$ ). La reversión al ancestro pudo haber seguido los cambios inversos de estado ( $q_{3,1}$ ;  $q_{1,2}$ ). La tasa de transición más baja corresponde a la evolución desde el estado ancestral hacia inflorescencias con  $>6$  ramas primarias que llevan espiguillas uni-floras y ( $q_{2,4}=5.49$ ;  $z=9.7\%$ ; Apéndice 10). El curso desde la inflorescencia completamente homogenizada con  $>1$  antecio fértil por espiguilla hacia sus estados derivados, pudo haber implicado primero una transición a homogenización parcial ( $q_{4,2}>q_{4,3}$ ), y luego un decrecimiento en el número de antecios fértiles ( $q_{2,1}$ ). El camino inverso probablemente involucró primero un aumento en el número de antecios fértiles ( $q_{1,2}\approx q_{1,3}$ ) y luego un proceso de homogenización ( $q_{2,4}>q_{3,4}$ ). El puntaje  $z$  con el valor más alto corresponde a la transición de inflorescencias completamente homogenizadas con 1 antecio fértil hacia inflorescencias parcialmente homogenizadas ( $q_{3,1}=5.42$ ;  $z=10\%$ ; Apéndice 10). La distribución posterior muestra que el camino más probable desde la inflorescencia ancestral con homogenización completa y  $>6$  ramas primarias hacia la inflorescencia derivada parcialmente homogenizada con 1-6 ramas primarias, probablemente involucró primero un proceso de des-homogenización ( $q_{4,2}>q_{4,3}$ ), seguido por una disminución en el número de ramas ( $q_{2,1}$ ). La reversión a los estados ancestrales pudo haber seguido el camino inverso ( $q_{1,2}$ ;  $q_{2,4}$ ). La tasa de transición más baja corresponde a la des-homogenización de la inflorescencia con 1-6 ramas primarias ( $q_{3,1}=6.04$ ;  $z=8.8\%$ ; Apéndice 10). La distribución MCMC muestra que la transición de  $>6$  ramas primarias y  $>1$  antecio fértil a la inflorescencia derivada con 1-6 ramas y 1 antecio fértil, pudo haber requerido primero una disminución en número de ramas primarias ( $q_{4,2}>q_{4,3}$ ) seguido por una disminución en el número de antecios fértiles por espiguilla ( $q_{2,1}$ ). La reversión al ancestro probablemente implicó primero un incremento en el número de antecios fértiles ( $q_{1,2}$ ) y luego un aumento en número de ramas ( $q_{2,4}$ ). La tasa de transición más baja corresponde al incremento en el número de antecios fértiles por espiguilla en inflorescencias con  $>6$  ramas primarias ( $q_{3,4}=6.39$ ;  $z=8.9\%$ ; Apéndice 10).



**Figura 10.** Diagramas de flujo que muestran el camino evolutivo más probable desde los estados ancestrales (estados de carácter con bordes negros) a los más derivados.  $q_{i,j}$  indica la transición desde el estado  $i$  al estado  $j$ . Tasas medias de cambio están asociadas al grosor de las flechas. Flechas con línea de puntos señalan la transición con la menor tasa media y el mayor puntaje  $z$ .



---

## Desarrollo de inflorescencias y espiguillas

El análisis del desarrollo de las inflorescencias permitió encontrar nuevos caracteres morfológicos y registrar patrones comunes y divergentes entre las especies analizadas:

### Transición de meristema vegetativo a meristema de inflorescencia

Se observó que, durante el crecimiento vegetativo, los meristemas axilares de las especies estudiadas desarrollan primordios de hojas de disposición dística (Fig. 11A-C). Durante la transición a floración se evidenció un alargamiento del meristema apical por sobre el último primordio de hoja formado (Fig. 11D-E).

### Sentido de iniciación de las ramas primarias sobre el eje principal

En las especies estudiadas, las ramas primarias se inician siempre en sentido acrópeto sobre el eje principal de la inflorescencia. Es decir, las primeras ramas en iniciar su desarrollo son las proximales, mientras que las últimas son las distales (Fig. 12). Esta iniciación puede darse de forma espiralada como en *Chloris gayana* y *Cynodon dactylon* var. *pilosus* (Fig. 12 A-D) o de forma dística como en *Diplachne fusca* var. *fascicularis* y *Eustachys distichophylla* (Fig. 12 E-I).

### Interrupción del desarrollo del meristema de inflorescencia

En ciertas especies el desarrollo del meristema de inflorescencia se detiene previo a la diferenciación de las ramas primarias generando un eje principal truncado. Morfológicamente, el truncamiento del eje principal de la inflorescencia se observa en cuatro formas posibles: protuberancia meristemática estéril (Fig. 13A), prolongación meristemática estéril (Fig. 13B), eje corto con espiguillas no desarrolladas completamente (Fig. 13C, D) o, para el caso de *Microchloa kunthii*, un surco producto del crecimiento vertical de la única rama primaria que desplazó al meristema apical abortado a una posición lateral (Fig. 13E, F). En varios casos, más de un tipo de indicio morfológico pudo ser registrado para una misma especie.

### Sentido de diferenciación de las ramas primarias sobre el eje principal

La diferenciación de las ramas primarias consiste en su alargamiento pronunciado seguido por la iniciación de las ramas secundarias. Para las especies estudiadas se registró diferenciación basípeta y anfípeta. La diferenciación basípeta implica que las primeras ramas en diferenciarse son las distales, y posteriormente las ramas primarias que se encuentran debajo de ellas (Fig. 14). Este tipo de diferenciación fue registrado para *Eleusine indica*, una especie con inflorescencia digitada, y para *Disakisperma dubium*, la cual presenta

---

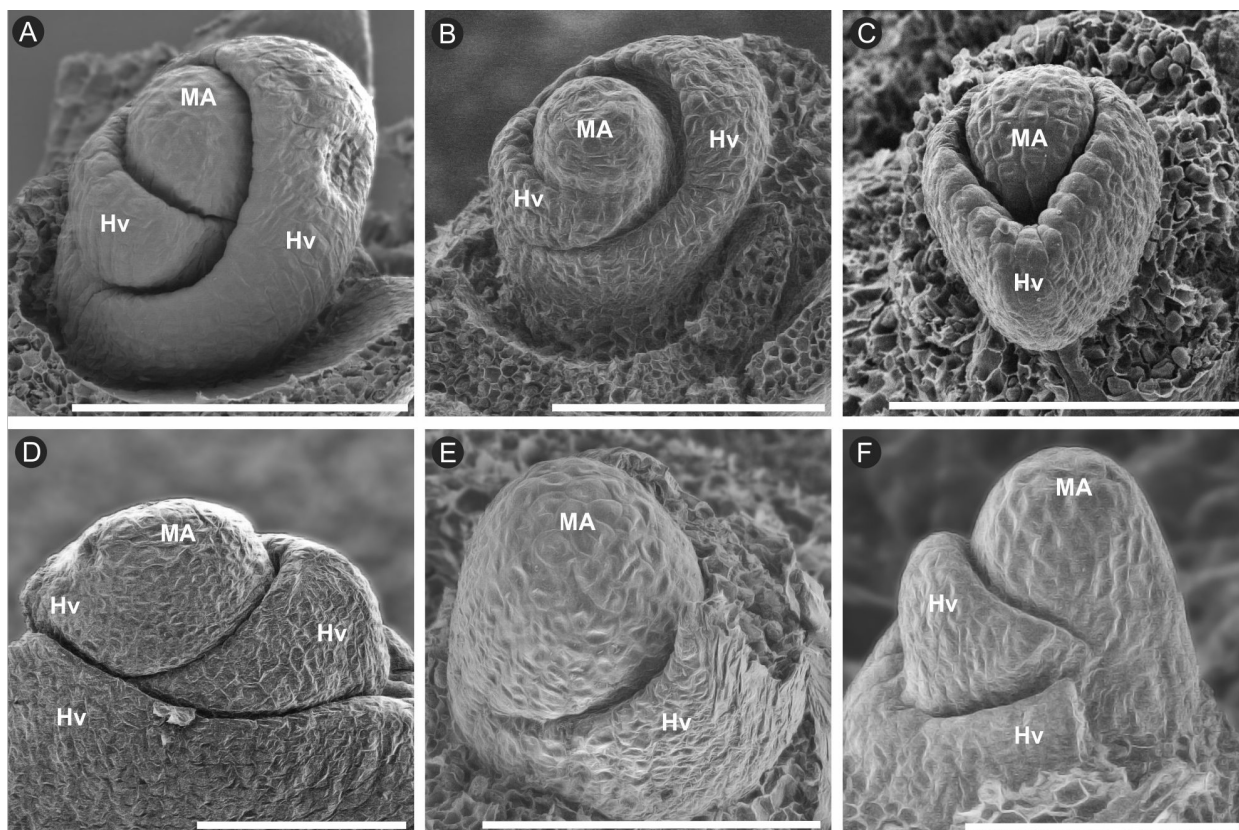
inflorescencia piramidal. La diferenciación anfípeta ocurre cuando las primeras ramas de primer orden en diferenciarse son aquellas que se encuentran en la región media de la inflorescencia (Fig. 15). Posteriormente, la diferenciación se da en las ramas primarias que se encuentran por arriba y por debajo de las primeras. Este tipo de diferenciación también fue registrado tanto para inflorescencias piramidales (*Dinebra fusca* var. *fascicularis*, *Dinebra fusca* var. *uninervia*), como para digitadas (*Cynodon dactylon* var. *pilosus*, *Stapfochloa parvispicula*).

### Sentido de iniciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias

Para las especies estudiadas, la iniciación de las ramas secundarias puede darse en sentido acrópeto o anfípeto. Para el primer caso, los primordios de ramas secundarias se inician primero en la parte proximal de la rama primaria y luego siguen iniciándose nuevas ramas secundarias por encima de las primeras formadas (Fig. 16). Para el sentido anfípeto la iniciación de las ramas secundarias se da primero en la región media de las ramas primarias, y luego en las regiones distales y proximales simultáneamente (Fig. 17).

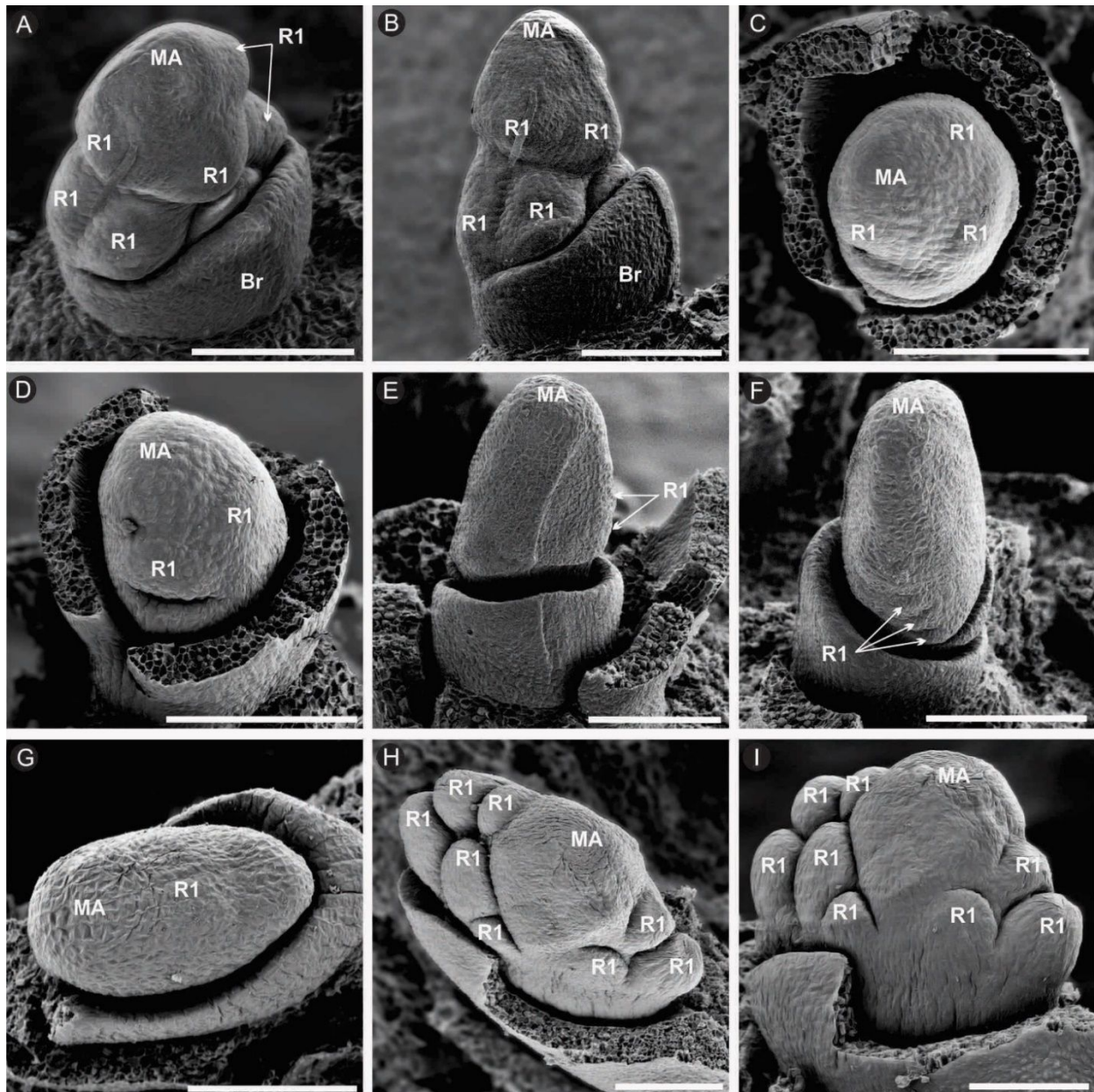
### Sentido de diferenciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias

Esta diferenciación está determinada morfológicamente por el sentido de iniciación de las espiguillas sobre la rama primaria. Para todas las especies estudiadas, esta diferenciación fue en sentido anfípeto (Fig. 18).

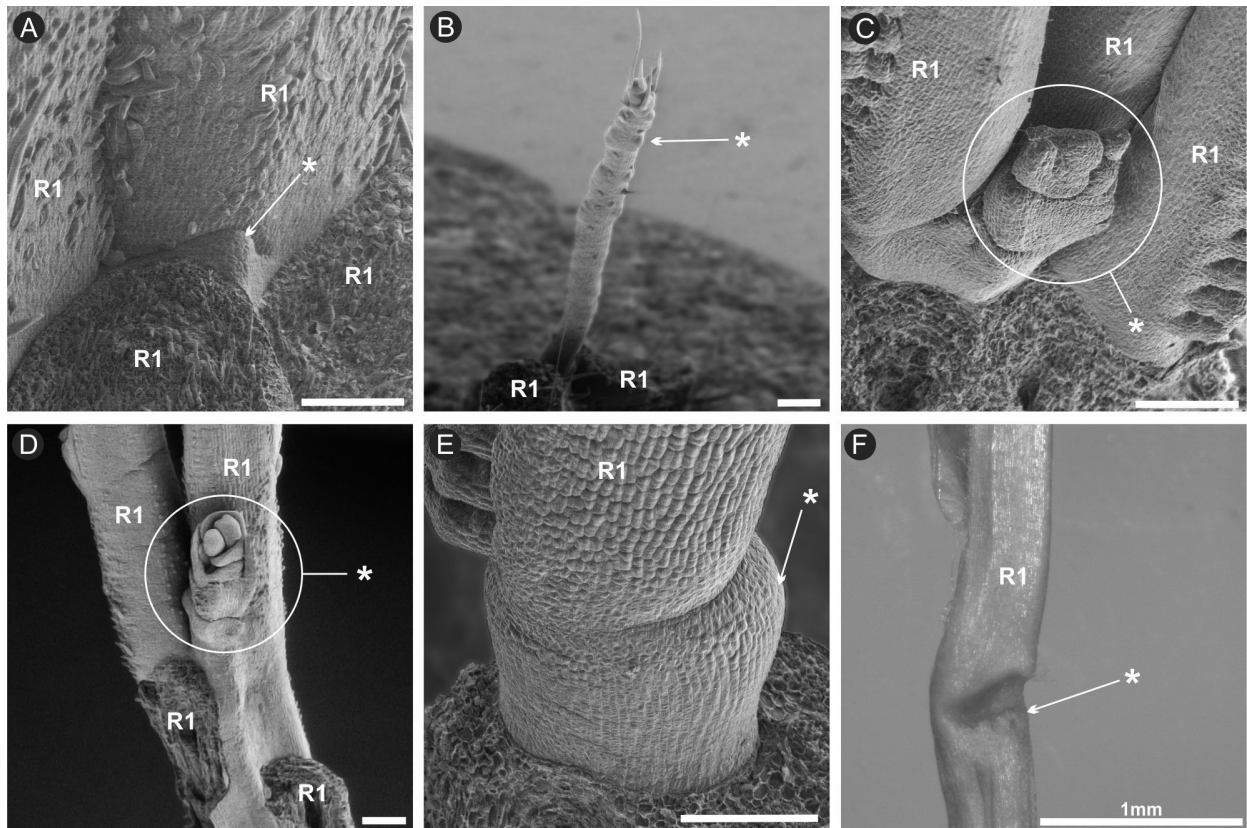


**Figura 11.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido de meristemas apicales en estado vegetativo (A-C) y reproductivo (D-F). A, *Cynodon dactylon* var. *biflorus*; B, *Cynodon incompletus* var. *hirsutus*; C, *Microchloa kunthii*; D, *Eustachys uliginosa*; E, *Leptochloa crinita*; F, *Diplachne fusca* var. *uninervia*. Referencias: Hv, hoja vegetativa; MA, meristema apical. Barra=100 µm.

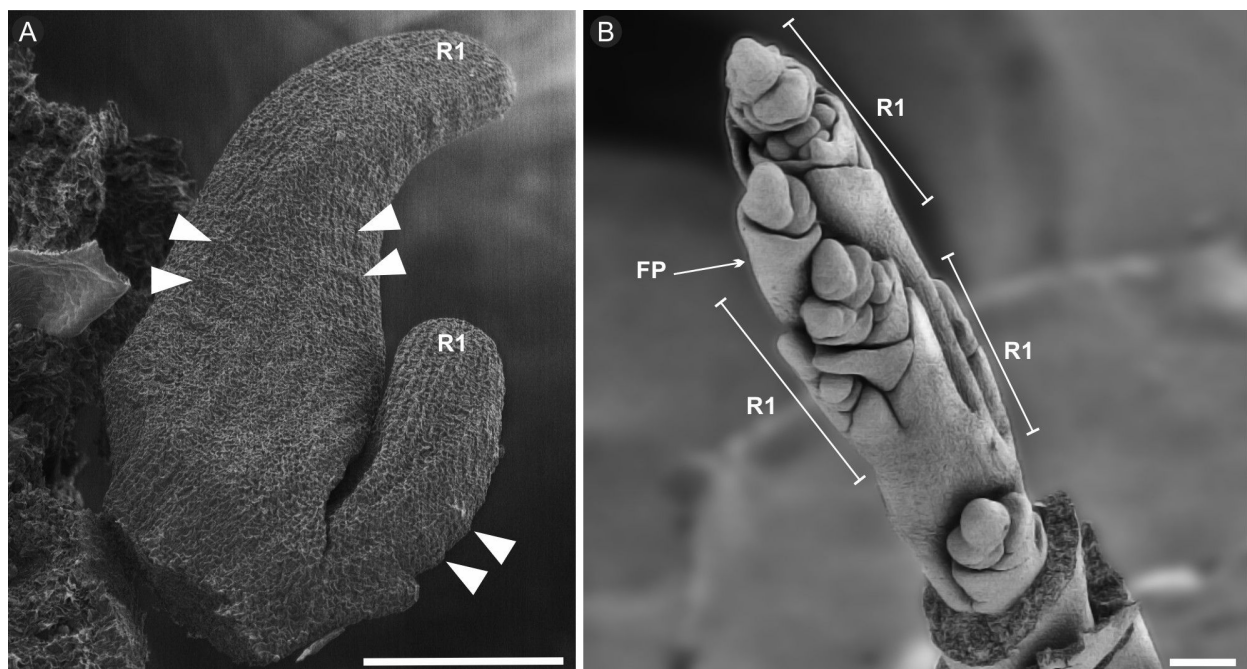




**Figura 12.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando iniciación acrópeta de ramas primarias sobre el eje principal. A-B, *Chloris gayana*; C-D, *Cynodon dactylon* var. *pilosus*; E-F, *Dinebra fusca* var. *fascicularis*; G-I, *Eustachys distichophylla*. Referencias: Br, bráctea; MA, meristema apical; R1, rama primaria. Barra=100  $\mu$ m.

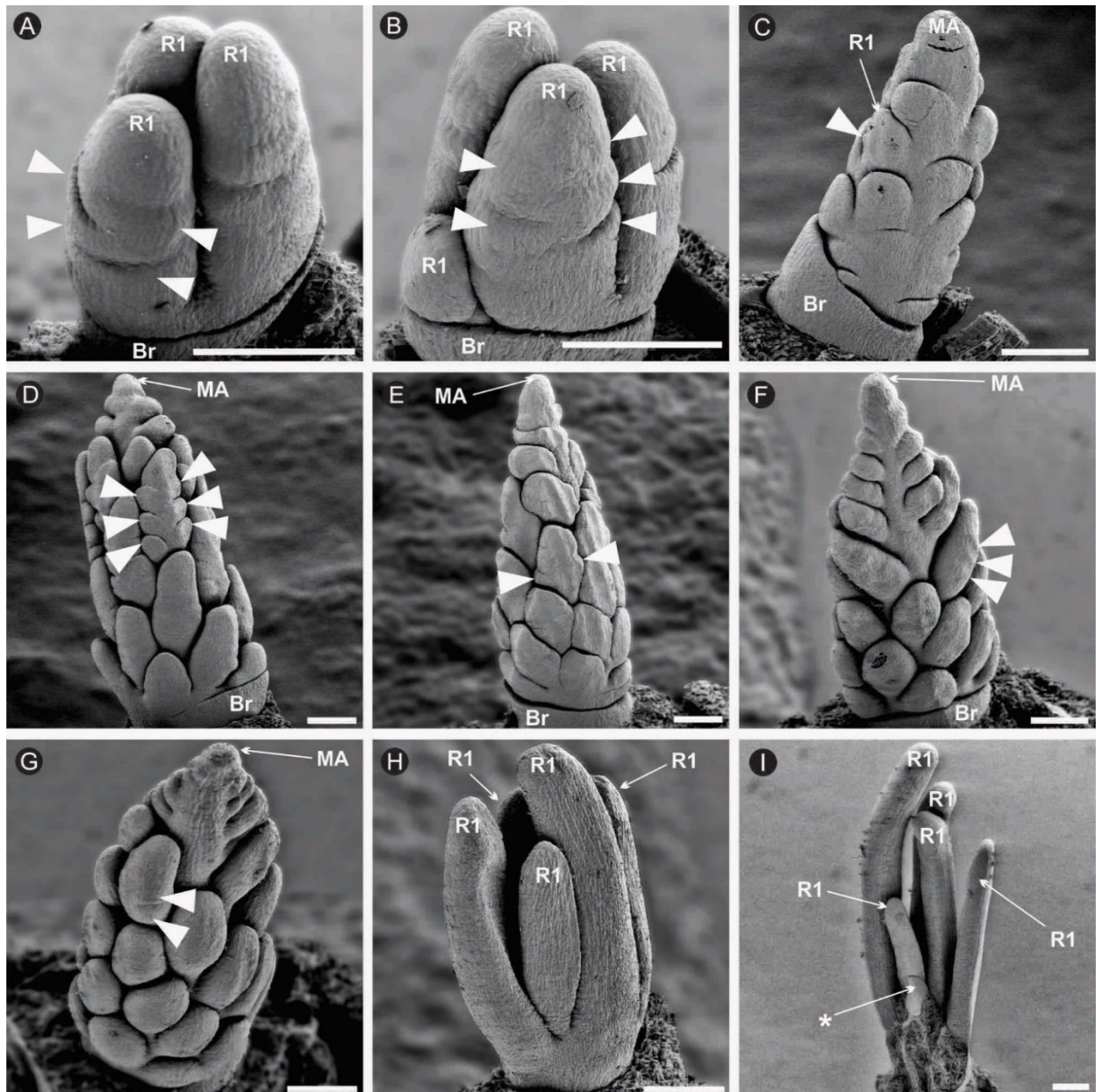


**Figura 13.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando vestigios de truncamiento del eje principal de la inflorescencia. A, *Cynodon dactylon* var. *pilosus*; B, *Chloris virgata*; C, *Chloris gayana*; D, *Eustachys distichophylla*; E, *Microchloa kunthii*; F, fotografía digital con microscopio estereoscópico de *Microchloa kunthii*. Referencias: R1, rama primaria; \*, truncamiento del eje principal. Barra=100  $\mu$ m.

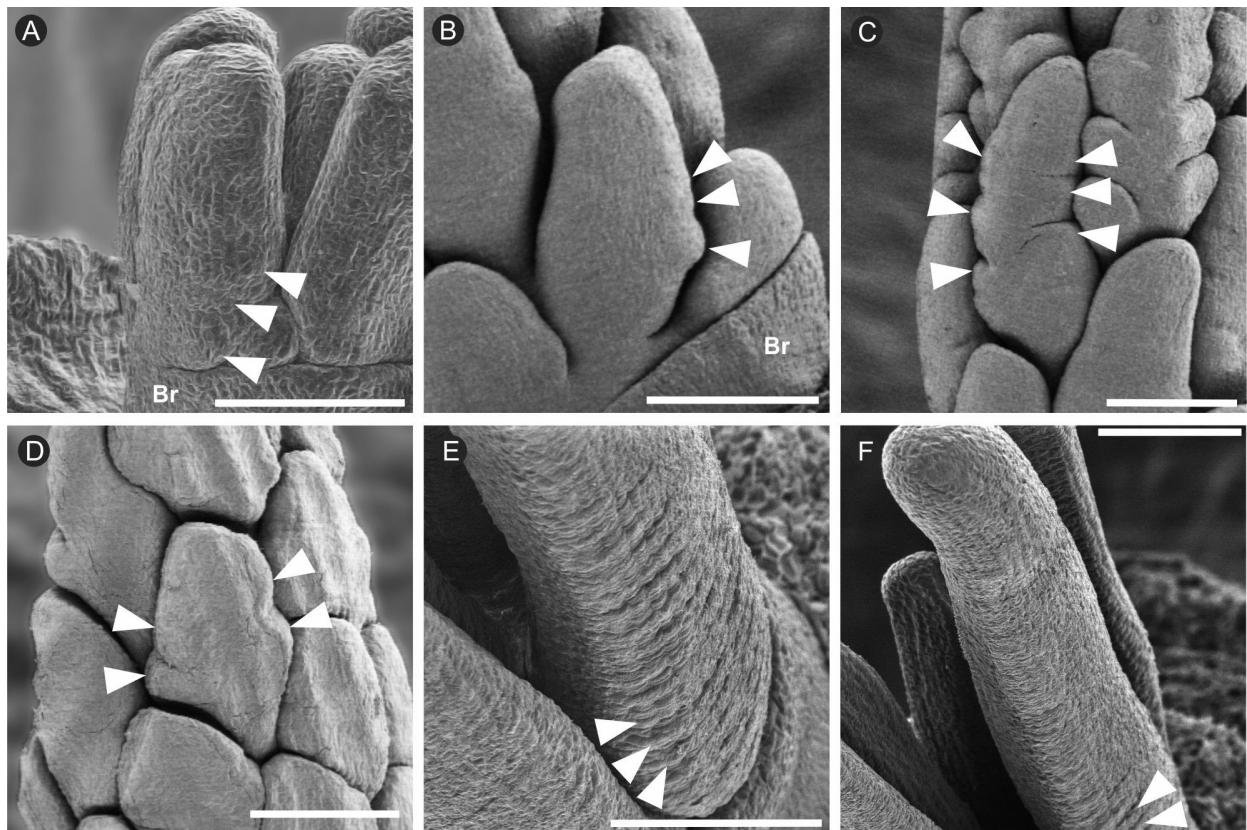


**Figura 14.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando diferenciación basípeta de R1 sobre el eje principal. A, *Eleusine tristachya*; B, *Disakisperma dubium*. Referencia: FP, florescencia principal; R1, rama primaria. La punta de flecha blanca indica iniciación de rama secundaria. Barra=100  $\mu$ m.

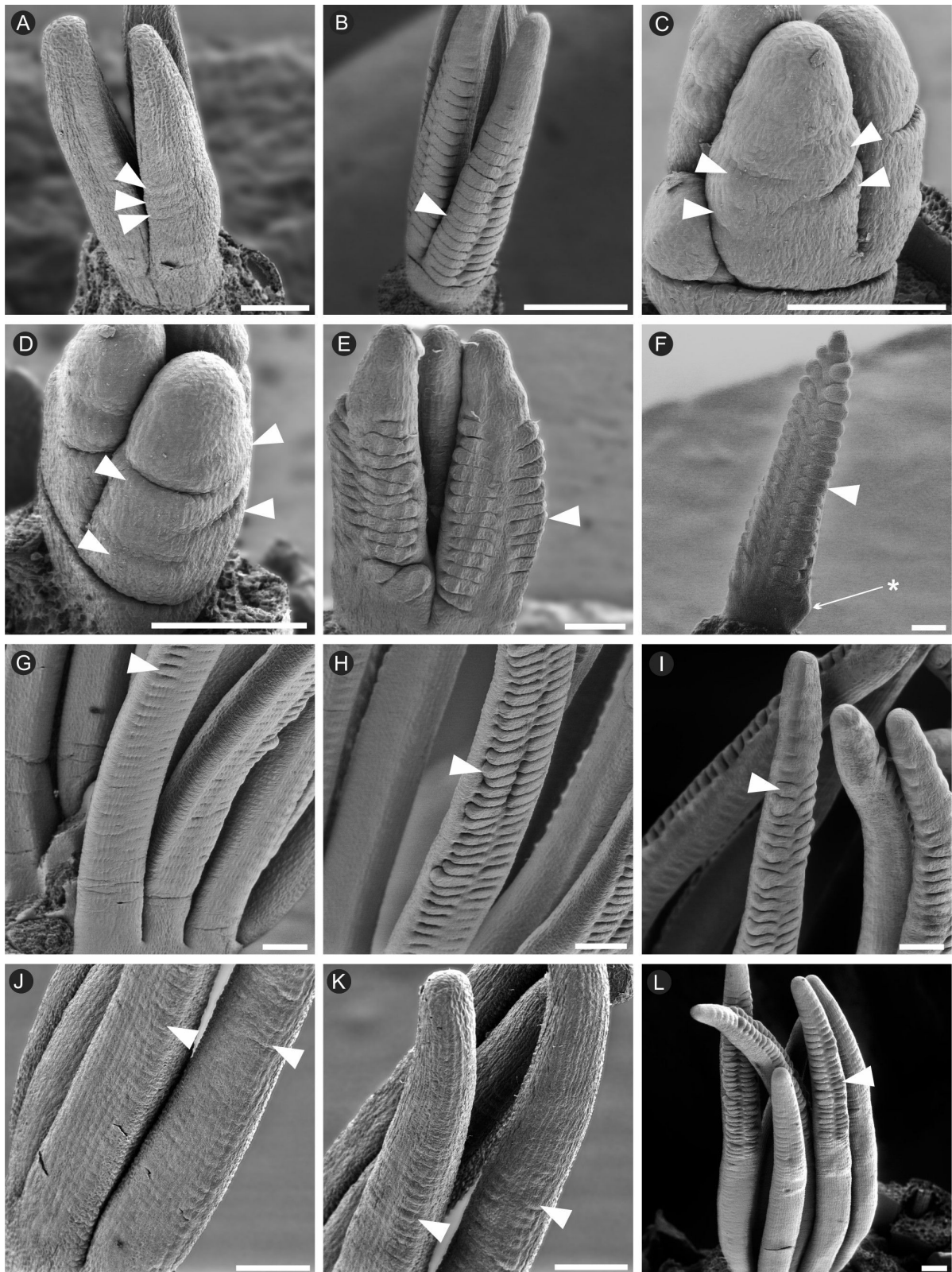




**Figura 15.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando diferenciación anfipeta de rama primaria sobre el eje principal. A-B, *Cynodon dactylon* var. *pilosus*; C-D, *Dinebra fusca* var. *fascicularis*; E-G, *Dinebra fusca* var. *uninervia*; H-I, *Stapfochloa parvispicula*. Referencias: Br, bráctea; MA, meristema apical; R1, rama primaria; \*, truncamiento del eje principal. La punta de flecha blanca indica iniciación de rama secundaria. Barra=100  $\mu$ m.

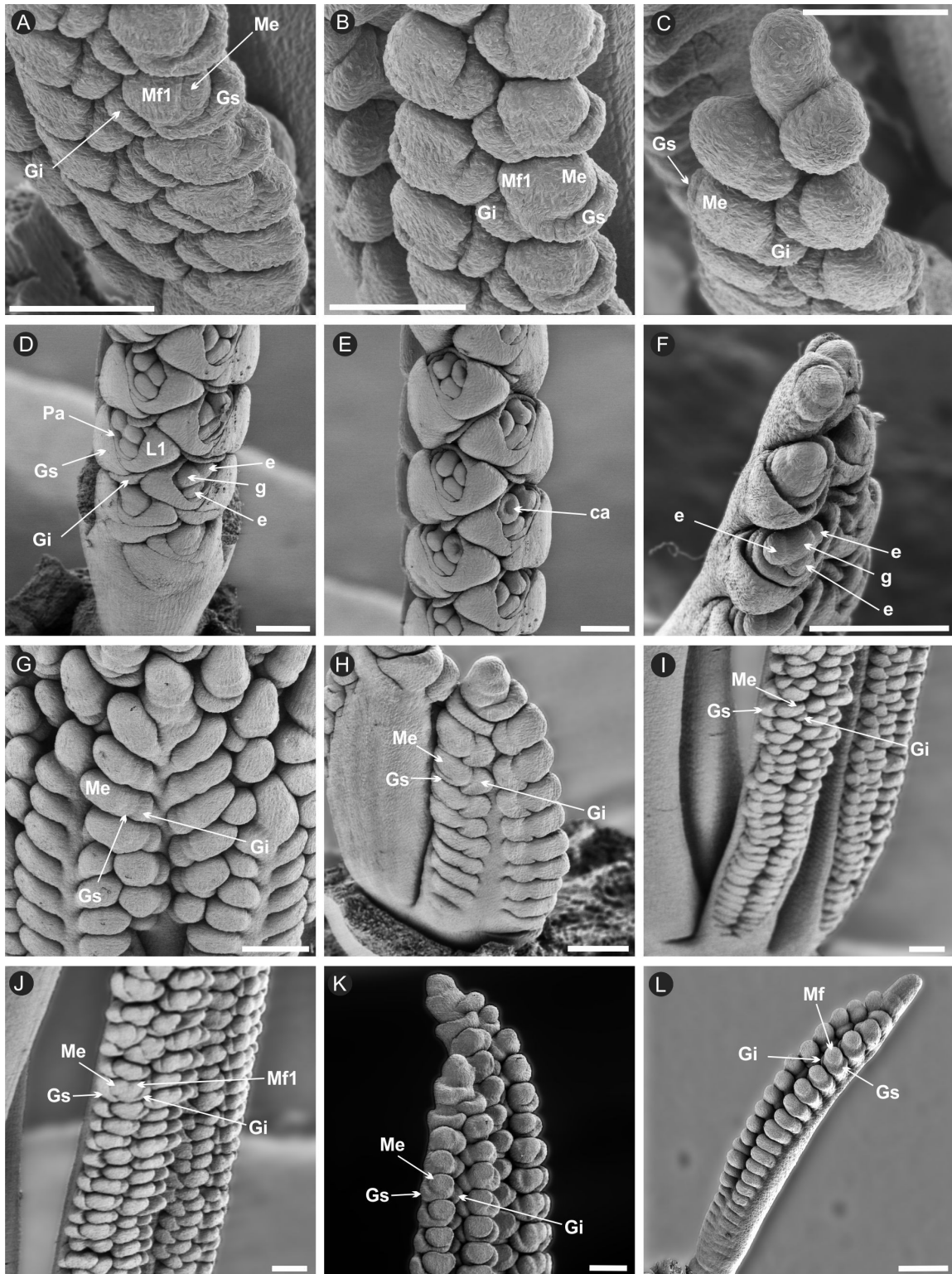


**Figura 16.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando iniciación acrópeta de ramas secundarias sobre ramas primarias. A, *Chloris gayana*; B-C, *Diplachne fusca* var. *fascicularis*; D, *Diplachne fusca* var. *uninervia*; E, región proximal de rama primaria de *Stapfochloa parvispicula*; F, región distal de rama primaria de *S. parvispicula*. Referencia: Br, bráctea. La punta de flecha blanca indica iniciación de rama secundaria. Barra=100  $\mu$ m.



**Figura 17.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando iniciación anfípeta de ramas secundarias sobre ramas primarias. A, *Chloris barbata*; B, *Cynodon dactylon* var. *biflorus*; C-D, *Cynodon dactylon* var. *pilosus*; E, *Eleusine indica*; F, *Eleusine tristachya*; G, región proximal de rama primaria de *Eustachys distichophylla*; H, región media de rama primaria de *E. distichophylla*; I, región distal de rama primaria de *E. distichophylla*; J, región proximal de rama primaria de *Eustachys paspaloides* subsp. *caribaea*; K, región distal de rama primaria de *E. paspaloides* subsp. *caribaea*; L, *Eustachys retusa*. Referencia: \*, truncamiento del eje principal. La punta de flecha blanca indica iniciación de rama secundaria. Barra=100  $\mu$ m.





**Figura 18.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando diferenciación anfipeta de ramas secundarias sobre rama primaria. A, región proximal de rama primaria de *Chloris virgata*; B, región media de rama primaria de *C. virgata*; C, región distal de rama primaria de *C. virgata*; D, región proximal de rama primaria de *Cynodon dactylon* var. *pilosus*; E, región media de rama primaria de *C. dactylon* var. *pilosus*; F, región distal de rama primaria de *C. dactylon* var. *pilosus*; G, *Dinebra fusca* var. *fascicularis*; H, *Eleusine tristachya*; I, región proximal de rama primaria de *Eustachys paspaloides* subsp. *caribaea*; J, región media de rama primaria de *E. paspaloides* subsp. *caribaea*; K, región distal de rama primaria de *E. paspaloides* subsp. *caribaea*; L, *Microchloa kunthii*. Referencias: ca, carpelo; e, estambre; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L1, primer lemma; Me, meristema de espiguilla; Mf1, primer meristema floral; Pa, pálea; Barra=100 μm.

## Desarrollo de las espiguillas

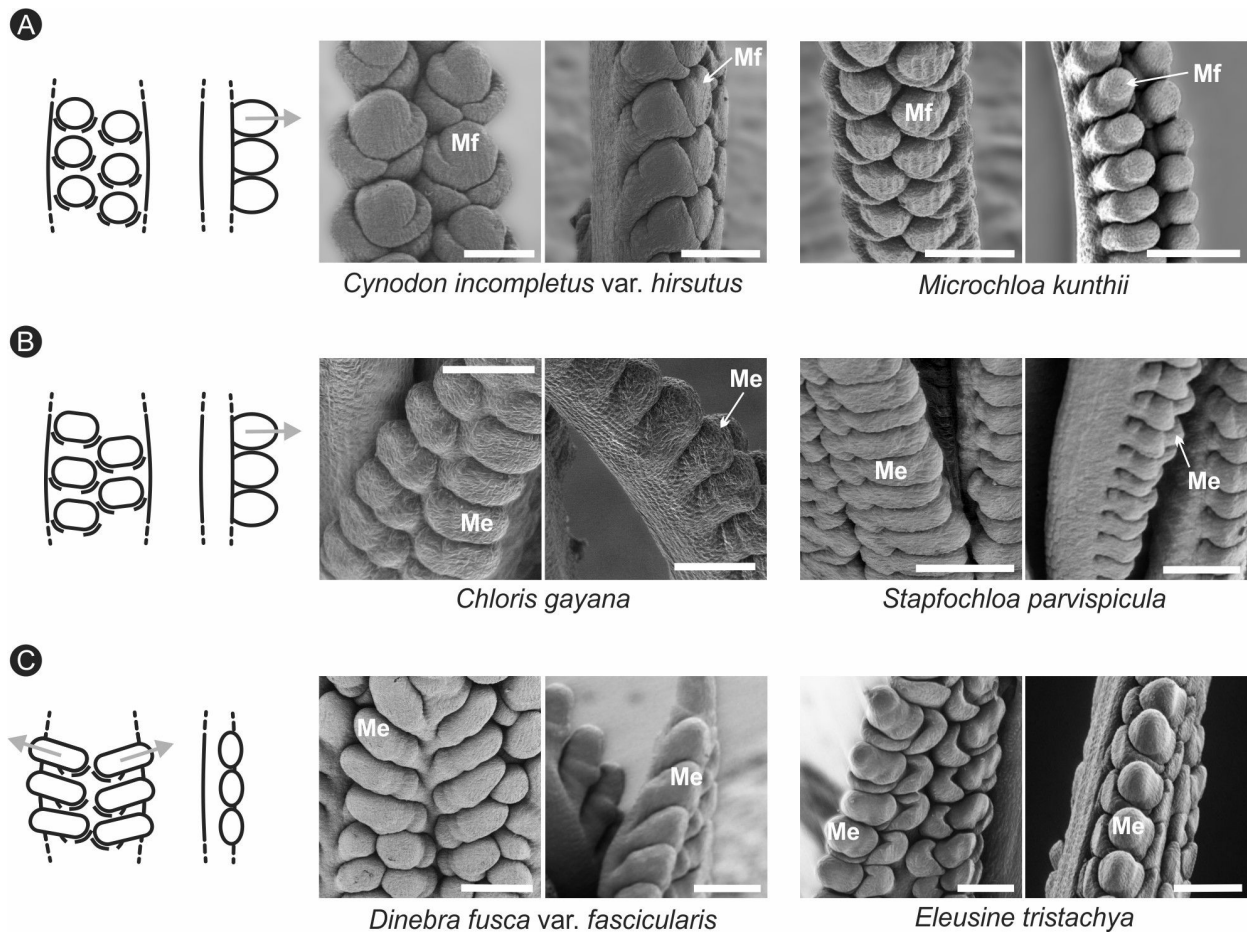
Todas las especies analizadas desarrollan las espiguillas dorsiventralmente con respecto a la rama primaria sobre la que nacen. Sin embargo, se pudieron registrar dos direcciones (perpendicular o divergente) de desarrollo del meristema de espiguilla con respecto a la rama primaria que la sostiene (Tabla 4; Fig. 19). Asimismo, estos meristemas presentaron tres morfologías diferentes, las cuales se correlacionaron con la cantidad de antecios que desarrollan. Los meristemas fueron esféricos en especies con espiguillas de 1 a 2 antecios, oblongos en especies con espiguillas de 2 a 6 antecios y tubulares en especies con espiguillas de 5 a 13 antecios (Tabla 4; Fig. 19).

## Diferenciación de las espiguillas

La diferenciación de las espiguillas comienza con la aparición del primordio de gluma inferior que se sitúa en la parte interna de la rama primaria, entre las dos carreras de espiguillas (Fig. 20). Luego se desarrolla la gluma superior en la parte externa de la rama. Los meristemas florales desarrollan primero la lemma, luego la pálea y finalmente estambres, lodículas y carpelos. El número de estambres que desarrollan pueden ser dos laterales y uno abaxial, o sólo dos laterales (*Leptochloa chloridiformis*). En todas las especies con más de un antecio por espiguilla, se pudo observar que el desarrollo de los mismos es en sentido acrópeto. Es por ello que los antecios van decreciendo en tamaño en ese sentido y, de presentar antecios estériles, éstos se encuentran siempre en el ápice de las espiguillas.

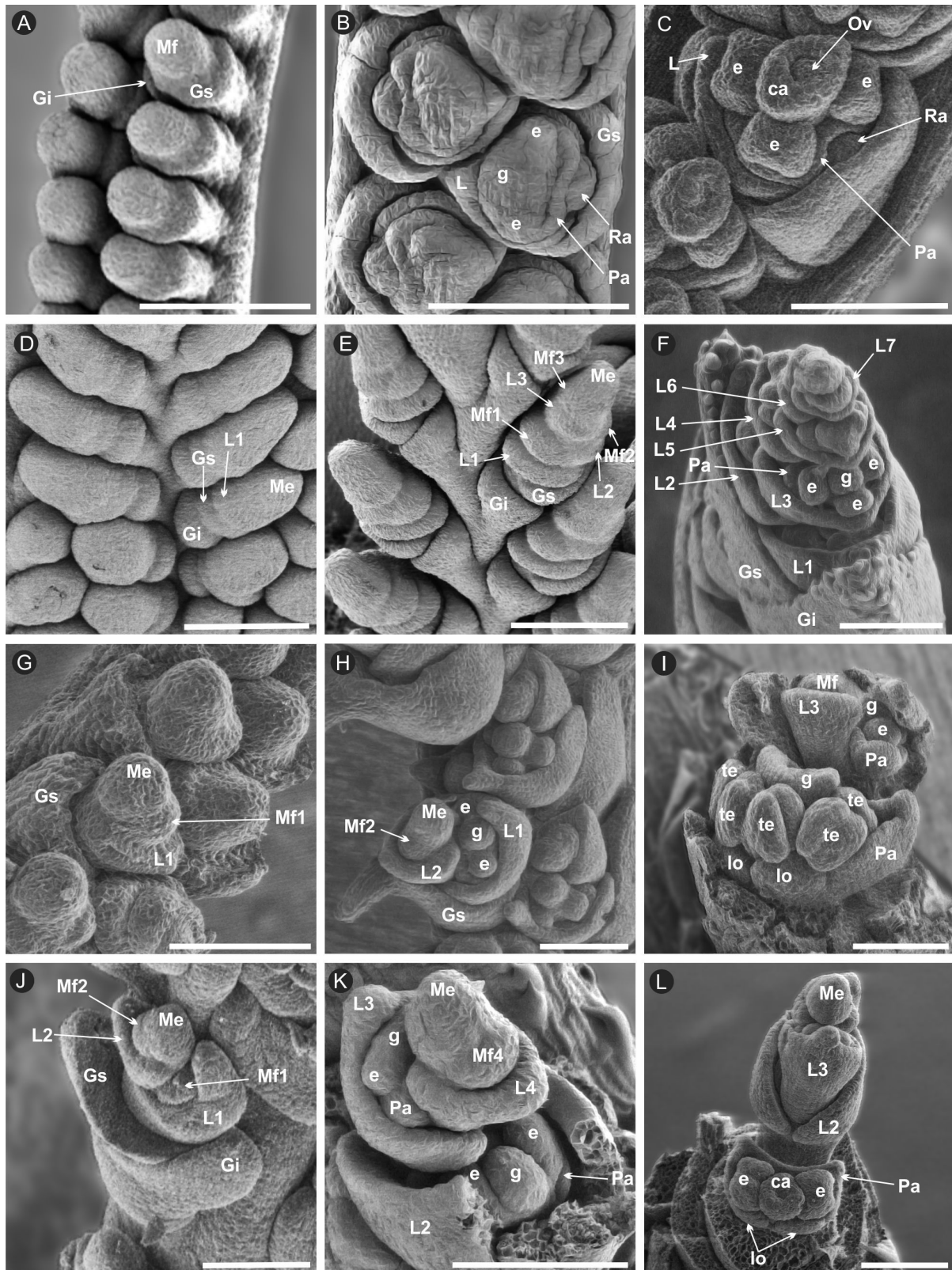
**Tabla 4.** Forma y dirección de crecimiento de meristema floral. La cantidad de antecios por espiguilla fue obtenida de Zuloaga y col. (2012) [17].

Especies	Forma de meristema de espiguilla	Dirección de crecimiento de meristema con respecto a R1	Número de antecios por espiguilla
<i>Chloris barbata</i>	Oblongo	Perpendicular	3-4
<i>Chloris gayana</i>	Oblongo	Perpendicular	2-6
<i>Chloris virgata</i>	Esférico	Perpendicular	2
<i>Cynodon dactylon</i> var. <i>biflorus</i>	Esférico	Perpendicular	2
<i>Cynodon dactylon</i> var. <i>pilosus</i>	Esférico	Perpendicular	1
<i>Cynodon incompletus</i> var. <i>hirsutus</i>	Esférico	Perpendicular	1
<i>Dinebra fusca</i> var. <i>fascicularis</i>	Tubular	Divergente	5-12
<i>Dinebra fusca</i> var. <i>uninervia</i>	Tubular	Divergente	5-12
<i>Eleusine indica</i>	Tubular	Divergente	5-10
<i>Eleusine tristachya</i>	Tubular	Divergente	5-13
<i>Eustachys distichophylla</i>	Esférico	Perpendicular	2
<i>Eustachys paspaloides</i> subsp. <i>caribaea</i>	Esférico	Perpendicular	2
<i>Microchloa kunthii</i>	Esférico	Perpendicular	1
<i>Stapfochloa parvispicula</i>	Oblongo	Perpendicular	3



**Figura 19.** Esquemas e imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando vista frontal y lateral de meristemas florales. A, meristema esférico con crecimiento perpendicular a la rama primaria; B, meristema oblongo con crecimiento perpendicular a la rama primaria; C, meristema tubular con crecimiento divergente. Referencias: Me, meristema de espiguilla; Mf, meristema floral. Flechas en diagramas indican dirección de crecimiento del meristema. Barra=100  $\mu$ m.

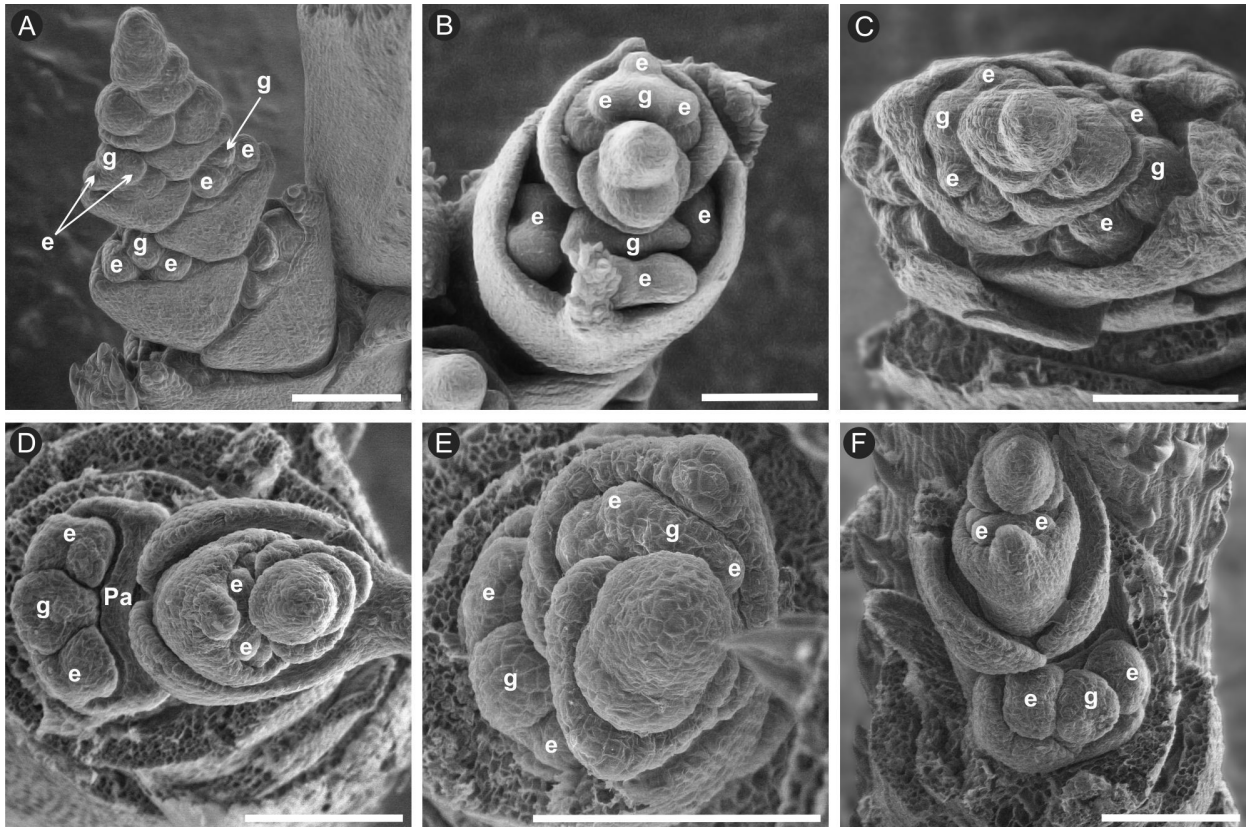




**Figura 20.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando desarrollo de espiguillas y flores. A-C, espiguilla uniflora de *Microchloa kunthii*; D-F, espiguilla multi-flora de *Diplachne fusca* var. *fascicularis*; G-I, espiguilla bi-flora de *Eustachys distichophylla*; J-L, espiguilla multi-flora de *Leptochloa chloridiformis*. Referencias: ca, carpelo; e, estambre; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; lo, lodícula; L1, primer lemma; L2, segunda lemma; L3, tercer lemma; L4, cuarta lemma; L5, quinta lemma; L6, sexta lemma; L7, séptima lemma; Me, meristema de espiguilla; Mf1, primer meristema floral; Mf2, segundo meristema floral; Mf3, tercer meristema floral; Mf4, cuarto meristema floral; Ov, óvulo; Pa, pálea; Ra, raquilla; te, teca; Barra=100 μm.

## Filotaxis de antecios

La filotaxis de antecios en todas las especies estudiadas es dística, con excepción de *Leptochloa chloridiformis* que presenta una filotaxis dispersa (Fig. 21). En la filotaxis dística, los antecios se van alternando individualmente sobre los nudos sucesivos de la raquilla. Los ángulos de divergencia entre los antecios de nudos contiguos son de  $180^\circ$ . En la filotaxis dispersa, los puntos de inserción de los antecios de los nudos sucesivos forman una línea helicoidal. En este tipo de filotaxis, los ángulos de divergencia son siempre menores a  $180^\circ$ .



**Figura 21.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido evidenciando disposición dística (A-C) y dispersa (D-F) de antecios en las espiguillas. A, *Diplachne fusca* var. *uninervia*; B, *Disakisperma dubium*; C, *Eleusine indica*; D-F, *Leptochloa chloridiformis*. Referencias: e, estambre; g, gineceo; Pa, pálea. Barra=100  $\mu$ m.

---

# **DISCUSIÓN DE RESULTADOS Y CONCLUSIONES**

---

## Inflorescencias de la subtribu Eleusininae

Las gramíneas se presentan como una de las familias más interesantes dentro de las Monocotiledóneas, particularmente por la gran diversidad de formas que exhiben sus inflorescencias [25]. En sentido amplio, las mismas pueden clasificarse como espigas, racimos o panojas, según la disposición y el agrupamiento de sus espiguillas. Sin embargo, la variación dentro de cada una de estas tres clasificaciones es notablemente alta [19, 41, 54, 115].

En especial, todos los miembros de Eleusininae tienen panojas de espiguillas que difieren en sus apariencias debido a la disposición, largo de entrenudos y/o número de ramas primarias. En las panojas piramidales (*Dinebra*, *Diplachne*, *Disakisperma* y *Leptochloa virgata*), las ramas primarias van decreciendo en longitud hacia el ápice del eje principal y están separadas por entrenudos largos. La inflorescencia digitada (*Austrochloris*, *Chloris*, *Chrysochloa*, *Coelachyrum*, *Cynodon*, *Eleusine*, *Enteropogon*, *Eustachys*, *Leptochloa*, *Oxychloris*, *Schoenefeldia*, *Sclerodactylon*, *Stapfochloa* y *Tetrapogon cenchrifomis*) es producto del acortamiento de los entrenudos del eje principal, como fue previamente reportado [41]. Por otro lado, la inflorescencia uni-ramificada (*Astrebla*, *Lepturus*, *Microchloa*, *Enteropogon macrostachyus*, *Harpochloa falx*, *Micrachne patentiflora*, *Rendlia cupricola*, *Tetrapogon fasciculatus* y *T. villosus*), comunmente malinterpretada como una espiga o racimo, corresponde a una inflorescencia que desarrolla una única rama primaria [19]. En el otro extremo, el mayor número de ramas primarias corresponde a inflorescencias piramidales pertenecientes a los géneros *Dinebra*, *Diplachne* y *Leptochloa*. La forma de una inflorescencia puede complejizarse aún más si se incorpora la diversidad observada en las espiguillas. En particular, en Eleusininae, las espiguillas pueden ser como uni, bi o multi-floras, en función del número de antecios que presenten.

El análisis de coordenadas principales llevado a cabo en esta tesis separó los 112 taxa estudiados en 13 tipos de inflorescencias con diferentes combinaciones de estados de carácter. Haber obtenido una pequeña fracción de formas dentro de un amplio rango teórico puede ser explicado no sólo por una interacción entre organismo y ambiente, sino también por restricciones de desarrollo a nivel genético [44]. Resultados similares fueron descritos para gramíneas de diferentes clados de la subfamilia Panicoideae [45]. Inflorescencias de la subfamilia Chloridoideae han sido ya estudiadas, describiendo 12 procesos responsables de su diversidad, y encontrando sólo 4 tipos básicos de inflorescencia [32]. No obstante, estos autores no reconocieron correctamente el truncamiento de ejes principales y tampoco registraron polimorfismos, al menos en las especies pertenecientes a Eleusininae.

---

## Evolución de las inflorescencias

La reconstrucción filogenética de la subtribu Eleusininae corrobora casi completamente el árbol obtenido previamente por Peterson y col. (2015) [89]. La posición de *Rendlia cupricola* J. Divgn. apoya su disposición sistemática sugerida ya en ese trabajo. Sin embargo, hay algunas diferencias con respecto a las relaciones filogenéticas entre *Harporchloa*, *Microchloa*, *Eustachys*, *Oxychloris* y *Micrachne*. Las discrepancias pueden ser debidas a las 13 especies y 43 secuencias nucleotídicas nuevas agregadas en el presente análisis.

La reconstrucción de los estados de cada carácter sugiere que el ancestro de Eleusininae probablemente presentó una inflorescencia completamente homogenizada, con una apariencia piramidal y más de 13 ramas primarias. Asimismo, es probable que haya tenido espiguillas multi-floras con más de un antecio fértil en cada una. Los métodos utilizados aquí no encontraron evidencia consistente para determinar el estado ancestral del carácter truncamiento.

El truncamiento implica la pérdida de partes distales de la inflorescencia como las espiguillas y ramas [26]. Dentro de la subtribu, el fenómeno de truncamiento había sido ya estudiado en 29 especies pertenecientes a los géneros *Chloris*, *Cynodon*, *Eleusine* y *Leptochloa* [30, 32, 116, 117]. En esta tesis se amplía el registro a 112 especies (23 géneros) pertenecientes al clado.

Aunque la evaluación del modelo planteado mediante los métodos MCMC no concluye que haya sido un proceso irreversible, el truncamiento del eje principal muestra una alta tasa de transición. Además, la correlación evolutiva entre truncamiento y apariencia general, grado de homogenización y número de ramas primarias otorga mayor soporte a la idea de su rol relevante en la morfología de inflorescencias. En gramíneas, el truncamiento es un fenómeno común frecuentemente asociado a la homogenización. Las inflorescencias truncadas descritas hasta la fecha en gramíneas son homogenizadas [19, 45, 53, 118]. Dicha correlación entre estos dos procesos fue registrada para los géneros *Setaria* [39], *Digitaria* [119], en la mayoría de las especies de *Paspalum* [37], en géneros de *Andropogoneae* [38] y en ciertas especies de *Bouteloua*, *Muhlenbergia*, *Brachiaria*, *Urochloa* y *Spartina* [40, 53, 99]. Concordantemente, tanto los análisis evolutivos como las observaciones de ejemplares de herbario apoyan la idea previamente concebida de que toda inflorescencia truncada es homogenizada [19, 118].

Al igual que el truncamiento, la homogenización corresponde también a un proceso que juega un rol importante en la modificación de la arquitectura de las inflorescencias de gramíneas [19]. En Eleusininae, la homogenización completa de las inflorescencias permaneció constante durante la evolución del clado. Solamente algunas de las

---

inflorescencias con apariencia piramidal sufrieron un proceso de de-homogenización con ramas alcanzando hasta un tercer orden de ramificación. Estas inflorescencias con homogenización parcial fueron registradas en los géneros *Dinebra* y *Diplachne*. Una situación similar de de-homogenización ha sido ya descrita para inflorescencias de la subfamilia Panicoideae [52]. Esta reversión sugiere un aumento del tiempo en que el meristema de rama se mantiene activo, retrasando el cambio a meristema de espiguilla.

El estudio de los diferentes modelos evolutivos planteados muestra que la evolución libre entre estados de carácter fue un evento frecuente en Eleusininae. Sin embargo, la comparación entre las tasas de transición y la evaluación de modelos ayudaron a revelar algunas tendencias morfológicas. Por ejemplo, las tasas de transición indicaron una baja probabilidad de la transición directa de apariencia piramidal a inflorescencia con una sola rama primaria. Esto situaría a la apariencia digitada como un estado intermedio y determinaría que la alta tasa de transición de uni-ramificada a apariencia digitada constituye en realidad un proceso de reversión. En el caso de las ramas primarias, la reconstrucción ancestral y la evaluación de modelos revelan que el número de ramas primarias puede haber disminuido gradualmente durante la evolución de la subtribu.

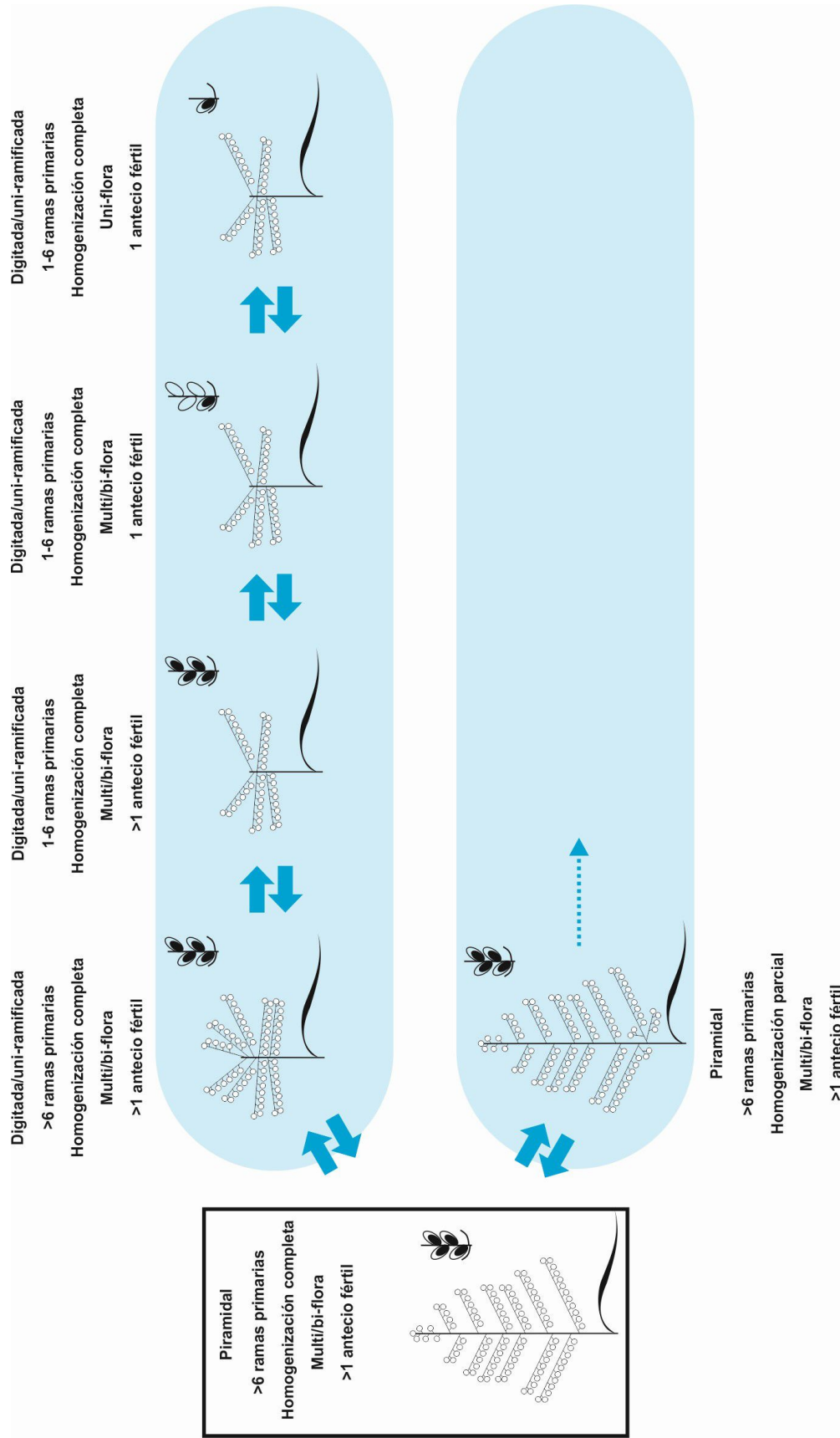
Al igual que lo registrado para ramas primarias, la evolución de las espiguillas también mostró una dirección hacia una declinación gradual del número de estructuras (antecios). Este camino terminaría con inflorescencias con espiguillas que tienen un único antecio como aquellas encontradas en los géneros *Cynodon* y *Microchloa*. Esta tendencia reductiva en número de antecios ha sido ya sugerida para espiguillas de gramíneas [16, 98]. Esta tesis confirma esta presunción con datos estadísticos y una filogenia molecular con buen soporte.

La Figura 23 resume toda la información obtenida de los diferentes análisis evolutivos llevados a cabo en esta tesis. La reconstrucción ancestral sirve como punto de partida para delinear los posibles caminos evolutivos tomados por las inflorescencias de acuerdo a las tasas de transición y las restricciones. La figura explica que la diversidad encontrada en la subtribu Eleusininae es posible debido a la existencia de dos caminos evolutivos. Como no hubo cambios abruptos de una forma a otra y todas las inflorescencias intermedias pueden ser encontradas en la actualidad, es posible también asumir una evolución de a pequeños pasos y no por cambios repentinos a gran escala. El único cambio evolutivo que pudo experimentar una inflorescencia con homogenización parcial fue su reversión al estado ancestral. En dichas inflorescencias, el alto costo morfo-genético de otras transiciones podría estar restringiendo un nuevo curso de las formas de inflorescencias [52]. Los resultados señalan, claramente, que la homogenización de la inflorescencia fue un escenario fundamental que permitió los cambios posteriores en ramas primarias y espiguillas. Asimismo, esta hipótesis sugiere que las

---

inflorescencias parcialmente homogenizadas podrían estar representando una reversión a un estado de inflorescencia pre-Eleusininae.

En la subtribu Eleusininae hubo una aparente dirección evolutiva hacia un decrecimiento en número de estructuras reproductivas. Esta tendencia explicaría la diversidad de tamaño de panojas y la complejidad entre las diferentes especies. Los caracteres morfológicos estudiados en esta tesis han sido ya sugeridos de ser responsables de la diversidad entre gramíneas [25, 26, 33, 45, 52, 53, 120]. Asimismo, la implicancia de la homogenización y el truncamiento en instalar un camino reductivo ha sido propuesto previamente [41]. Esta tesis representa el primer intento en evaluar este postulado con una metodología apropiada y en un determinado clado.



**Figura 23.** Diagrama de inflorescencias y espiguillas que resume todo el análisis sobre los patrones evolutivos de la subtribu Eleusininae. La inflorescencia con recuadro negro representa el ancestro del grupo. Flecha con línea de puntos implica transición poco probable de inflorescencias parcialmente homogenizadas de acuerdo a los métodos MCMC.



---

## Aportes de los estudios de desarrollo

Los estudios de la ontogenia de las inflorescencias en especies pertenecientes a la subtribu Eleusininae aportaron información valiosa que enriquecieron los datos morfológicos y las hipótesis evolutivas. Esta valoración de los análisis de desarrollo de estructuras reproductivas ha sido reconocida para otros grupos de gramíneas [54, 60, 62, 63, 64, 65, 121, 122, 123, 124].

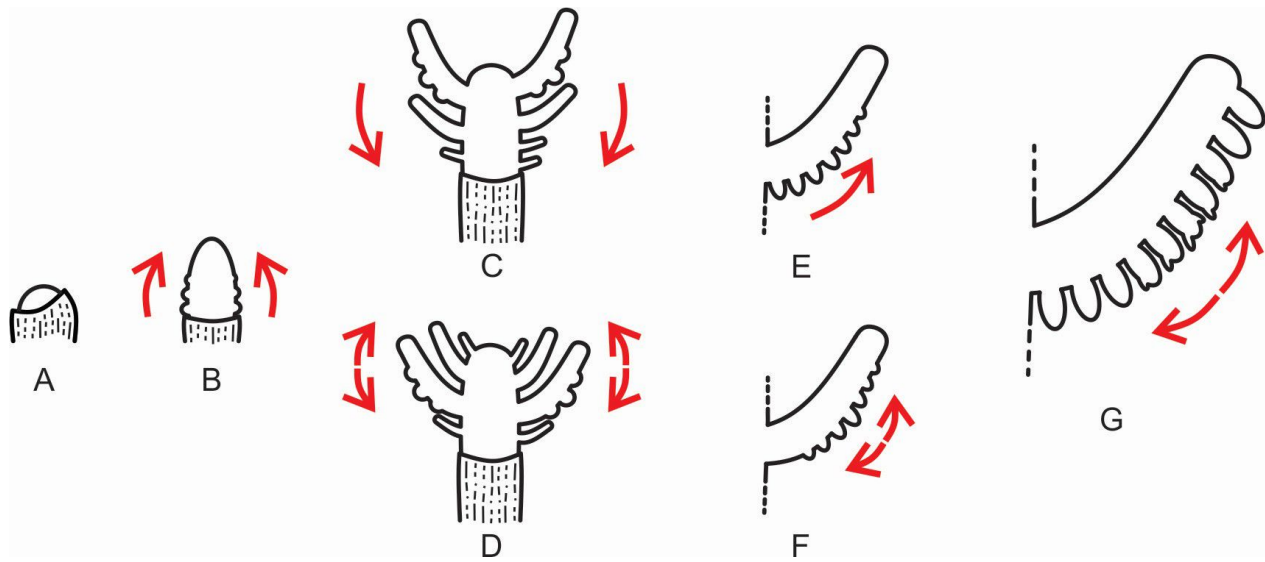
Los distintos patrones de desarrollo de inflorescencia encontrados para la subtribu Eleusininae pueden verse resumidos en la Figura 24. En el inicio de la transición a floración de las especies estudiadas, el meristema de inflorescencia se va elongando iniciando las ramas primarias en sentido acrópeta. Este sentido de iniciación coincide con el patrón más común entre las gramíneas [54, 55, 62, 63, 65, 124, 125, 126, 127, 128].

Para el caso de las especies que presentan truncamiento, el alargamiento del meristema de inflorescencia se detiene previo a la diferenciación de las ramas primarias. En estas especies el eje principal presentará generalmente una elevación más o menos pronunciada o podrá desarrollar una espiguilla estéril. Más allá de los diferentes vestigios que se puedan encontrar, el truncamiento resultó polimórfico para varias especies de la subtribu Eleusininae. Es decir, hubo especies con inflorescencias truncadas y no-truncadas. En Panicoideae, el truncamiento caracteriza ciertos linajes y, al mismo tiempo, es variable en otros [45]. Al ser éste un carácter tan lábil morfológicamente, se necesitan un muestreo amplio de especies para poder determinar su comportamiento evolutivo en las gramíneas [123].

En la subtribu Eleusininae la diferenciación de las ramas primarias puede ser basípeta o anfípeta (Fig. 24). Más allá de que la iniciación de las mismas sea acrópeta, la diferenciación sigue patrones diferentes a la misma. Este mismo fenómeno fue registrado para otras especies de la tribu Cynodonteae [53]. Iniciación acrópeta y diferenciación basípeta de las ramas de primer orden fue registrado para *Muhlenbergia bryophilus* (Döll) P.M. Peterson, *M. phalaroides* (Kunth) P.M. Peterson y para algunas especies de *Bouteloua* Lag. [53]. La diferenciación anfípeta luego de una iniciación acrópeta fue observado en *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr. [53]. Hasta el momento, la diferenciación en sentido anfípeta de las ramas primarias sobre la inflorescencia fue registrada para representantes de Cynodonteae, pero no para Panicoideae [53, 64].

La iniciación de las ramas secundarias sobre las ramas primarias puede ser acrópeta o anfípeta en la subtribu estudiada (Fig. 24). Estos dos sentidos de iniciación, junto con la iniciación basípeta, fueron ya observados en especies integrantes de la subtribu Melinidinae (Panicoideae) [64]. En Eleusininae, la diferenciación de las ramas secundarias sobre las ramas

primarias fue siempre de sentido anfípeta. Estos resultados concuerdan sólo parcialmente con otros obtenidos previamente [50]. En dicho trabajo se definieron incorrectamente como basípetas las iniciaciones y diferenciaciones de las espiguillas sobre las ramas primarias de *Chloris barbata*, *C. virgata*, *Eleusine indica* y *Microchloa kunthii*. Interesantemente, los resultados indican que, a pesar de que la iniciación de las espiguillas pueda tener un sentido acrópeta, la diferenciación va a ser indefectiblemente anfípeta. Esto puede explicarse debido a que la iniciación debe su desarrollo a la activación de los meristemas de rama, mientras que la diferenciación implica, para este tipo de inflorescencias, la activación de los meristemas de espiguilla.



**Figura 24.** Diagrama de los patrones de desarrollo encontrados en inflorescencias de la subtribu Eleusininae. A, estado vegetativo; B, iniciación acrópeta de R1 sobre el eje principal; C, diferenciación basípeta de R1 sobre el eje principal; D, diferenciación anfípeta de R1 sobre el eje principal; E, iniciación acrópeta de R2 sobre R1; F, iniciación anfípeta de R2 sobre R1; G, diferenciación anfípeta de R2 sobre R1.

Con respecto a los meristemas de espiguilla, se encontraron tres morfologías distintas y dos direcciones de crecimiento de dichos meristemas. Interesantemente, estas diferencias parecen estar relacionadas con el número de estructuras florales que dichos meristemas van a producir. La hipótesis de que el tamaño inicial de un meristema está correlacionado con el número de flores que va a producir, ha sido ya propuesta para meristemas de inflorescencia [42]. Del estudio llevado a cabo en esta tesis se desprende una hipótesis similar, pero para meristema de espiguilla y teniendo en cuenta la morfología y no el tamaño del mismo.

---

Todas las especies estudiadas mostraron la misma secuencia de iniciación de los órganos florales. En todas las flores el primer órgano en iniciarse es la lemma, seguido por la pálea, los estambres, las lodículas y, por último, los carpelos. Esta secuencia de iniciación de órganos florales coincide con la observada para otras especies de gramíneas, como por ejemplo *Bouteloua*, *Brachiaria*, *Distichlis*, *Eriochloa*, *Erioneuron*, *Melinis*, *Muhlenbergia*, *Munroa*, *Oryzopsis*, *Panicum*, *Pennisetum*, *Setaria* y *Urochloa* [53, 63, 65, 129]. La mayoría de las especies estudiadas presenta tres estambres, dos laterales al gineceo y uno abaxial, ubicándose entre el gineceo y las lodículas. *Leptochloa chloridiformis* desarrolla sólo los dos estambres laterales, y el tejido entre el gineceo y las lodículas no sufre modificación alguna en ningún momento del desarrollo. Esto último indica que la aparición de sólo dos estambres en estado adulto no se debe a una interrupción de la iniciación del tercero, sino por una fijación genética de desarrollar sólo los laterales. Interesantemente, de las siete especies pertenecientes al género *Leptochloa*, cuatro presentan esta reducción en número de estambres [17, 89, 130, 131]. Un estudio comparativo del desarrollo de estambres en estas siete especies podrá aportar información valiosa para entender esta reducción desde un punto de vista morfológico.

En todas las inflorescencias estudiadas que presentan más de un antecio por espiguilla, el sentido de iniciación de los mismos es acrópeto. En las gramíneas en general, el sentido de iniciación de los antecios dentro de las espiguillas puede ser acrópeto, como en especies de Pooideae, Bambusoideae y Chloridoideae, o basípeta como en especies de Oryzoideae y Panicoideae [9]. Los distintos sentidos de iniciación están relacionados con los diferentes patrones de expresión de *LEAFY HULL STERILE1 (LHS1)* [132]. *LHS1* es un factor de transcripción de la clase *SEPALLATA* que juega un rol esencial en desarrollo floral al interactuar y mediar la expresión de diversos genes de identidad floral [133]. Se ha observado que en las espiguillas que presentan una iniciación basípeta de los antecios, *LHS1* se expresa sólo en el antecio superior de la espiguilla. En espiguillas con iniciación acrópeta, el gen se expresa en todos los antecios de la misma. Estos resultados han sido registrados en especies de las subfamilias Aristidoideae, Bambusoideae, Centothecoideae, Chloridoideae, Danthonioideae, Oryzoideae, Panicoideae y Pooideae [132, 134]. *Eleusine coracana* y *E. indica*, especies pertenecientes a la subtribu Eleusininae, fueron las representantes estudiadas de la subfamilia Chloridoideae. En ambas especies, las cuales presentan iniciación acrópeta, *LHS1* se expresa en lemma y pálea de todos los antecios en desarrollo [134].

Dentro de los datos obtenidos del estudio de desarrollo de las espiguillas en representantes de la subtribu Eleusininae, es necesario destacar el cambio en la filotaxis de los antecios en *Leptochloa chloridiformis*. Esta especie, a diferencia del resto, presentó una filotaxis dispersa de los antecios sobre la raquilla que los sostiene. En este tipo de filotaxis no

---

hay ortósticos ya que los puntos de inserción de nudos sucesivos forman más bien una línea helicoidal [135]. Éste constituye el primer reporte de una disposición no dística de los antecios de una espiguilla en una especie de gramínea. Estudios similares en las restantes especies del género brindarán información sobre su posible importancia taxonómica o si en verdad es un carácter propio de la especie.

---

## Conclusiones

En esta tesis se realizaron estudios morfológicos y evolutivos de las inflorescencias de la subtribu Eleusininae. Éstos permitieron reconocer caracteres y procesos responsables de la diversidad actual de inflorescencias entre las especies que conforman el clado.

Los estudios comparativos de las estructuras adultas permitieron realizar una descripción detallada como un primer paso en la evaluación de la diversidad de inflorescencias. A pesar de que todas las especies de la subtribu presentan panojas de espiguillas, este primer enfoque pudo determinar los caracteres morfológicos más relevantes que describen las inflorescencias del grupo: la apariencia general alterada por la disposición, largo de entrenudos y número de ramas primarias, el truncamiento de estructuras distales en el eje principal y el grado de homogenización de las inflorescencias. Asimismo, se adicionaron caracteres de espiguillas (número de antecios y número de antecios fértiles por espiguilla) que ampliaron la exploración morfológica. A través del tratamiento estadístico del conjunto de caracteres se logró validar, en primera instancia, la escasa variabilidad de tipos de inflorescencia registrada en la bibliografía.

El tratamiento de los datos de inflorescencia, a través de las relaciones filogenéticas de las especies, permitió avanzar el estudio de la diversidad desde un enfoque evolutivo. El ancestro de la subtribu Eleusininae probablemente presentó una inflorescencia completamente homogenizada, con una apariencia piramidal y numerosas ramas primarias. Asimismo, es probable que haya tenido espiguillas multi-floras con más de un antecio fértil. La diversidad actual de inflorescencias encontrada en la subtribu puede ser explicada por la existencia de dos caminos evolutivos. Los mismos demuestran que la homogenización de las inflorescencias fue el escenario fundamental que permitió los cambios posteriores en ramas primarias y espiguillas.

Los análisis realizados en esta tesis también señalan que en la subtribu Eleusininae hubo una marcada dirección evolutiva hacia la disminución en el número de estructuras reproductivas. Interesantemente, esta dirección sugiere que los cambios inicialmente sufridos por el sistema de ramas primarias, afectó posteriormente la morfología de las espiguillas. Esta conclusión infiere la existencia de redes génicas que coordinan armoniosamente las formas de inflorescencias en ambos niveles. De todas formas, es necesario continuar con estudios en otros grupos de gramíneas donde se examinen caracteres morfológicos y se puedan delinear sus respectivas tendencias evolutivas.

Los estudios comparativos de desarrollo fueron útiles porque permitieron analizar las estructuras reproductivas desde otra perspectiva, teniendo en cuenta los cambios que se

---

producen a lo largo de la ontogenia de las inflorescencias y espiguillas. El aporte de este enfoque fue significativo debido, en primera instancia, al descubrimiento de patrones de desarrollo de las inflorescencias que implican la presencia de homoplasias en la morfología adulta. Es decir, los resultados indican la presencia de procesos ontogénicos diferentes que concluyen en estructuras maduras similares. Esto amplía la diversidad de inflorescencias de la subtribu generando una nueva perspectiva de análisis.

En segunda instancia, el análisis ontogénico permitió encontrar novedades morfológicas que enriquecen el conocimiento actual de las inflorescencias de la subtribu Eleusininae. Las diferencias encontradas en las formas de los meristemas de espiguillas y la filotaxis dispersa de los antecios de *L. chloridiformis* constituyen un claro ejemplo de ello. De esta forma, se identificaron nuevos caracteres morfológicos, no reconocidos mediante el estudio de inflorescencias maduras, que incrementan las diferencias entre las inflorescencias de las especies. Aún así, se necesitarán nuevos estudios en mayor cantidad de especies de la subtribu para ampliar y certificar los datos preliminares encontrados mediante esta metodología.

La existencia de diferentes patrones de desarrollo de inflorescencias y espiguillas en especies con morfologías adultas similares, advierte la presencia de una posible presión de selección común. Es decir, la evolución reductiva que afectó la subtribu Eleusininae, podría haber actuado sobre inflorescencias que presentaron inicialmente morfologías diferentes. Consecuentemente, el camino evolutivo planteado podría ser el responsable principal de la escasa diversidad de inflorescencias presentes actualmente en la subtribu.

Esta tesis resalta la importancia de combinar estudios morfológicos y evolutivos al abordar análisis de la diversidad de inflorescencias de un determinado clado. La variedad de formas de inflorescencia en la subtribu Eleusininae fue explicada mediante análisis evolutivos y, la morfología de las mismas, explorada con mayor precisión gracias a los estudios de desarrollo.

---

# **BIBLIOGRAFÍA**

- 
- [1] EA Kellogg (2001) Evolutionary history of the grasses. *Plant physiology* 125 (3): 1198-1205.
- [2] V Prasad, CAE Strömberg, AD Leaché, B Samant, R Patnaik, L Tang, DM Mohabey, S Ge, A Sahni (2011) Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nat. Commun* 2: 1-9.
- [3] PF Stevens (2012) Angiosperm phylogeny website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. 2001 onward. <http://www.mobot.org>. (accessed 01.11.16).
- [4] MR McKain, H Tang, JR McNeal, S Ayyampalayam, JI Davis, CW dePamphilis, JH Leebens-Mack (2016) A phylogenomic assessment of ancient polyploidy and genome evolution across the Poales. *Genome Biol Evol.* 8 (4): 1150-1164.
- [5] JG Sánchez-Ken, LG Clark (2010) Phylogeny and a new tribal classification of the Panicoideae s.l. (Poaceae) based on plastid and nuclear sequence data and structural data. *Amer. J. Bot.* 97(10): 1732-1748.
- [6] GPWG II (Grass Phylogeny Working Group II) (2012) New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytol* 193: 304–312.
- [7] RJ Soreng, PM Peterson, K Romaschenko, G Davidse, FO Zuloaga, EJ Judziewicz (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J. Syst. Evol.* 53: 117-137.
- [8] RJ Soreng, PM Peterson, K Romaschenko, G Davidse, JK Teisher, LG Clark, P Barbera, LJ Gillespie, FO Zuloaga (2017) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and comparison of two 2015 classifications. *J. Syst. Evol.* 55: 259-290.
- [9] EA Kellogg (2015) *Flowering Plants. Monocots*. Springer International Publishing, Switzerland, p. 416.
- [10] PM Peterson (2013) Poaceae (Gramineae). eLS 1-4.
- [11] EG Nicora, ZE Rúgolo de Agrasar (1987) *Los géneros de gramíneas de América Austral*. Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina. p. 611.



- 
- [12] C Somerville (2007) Biofuels. *Curr. Biol.* 17(4): 115-119.
- [13] DQ Fuller (2007) Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Ann. Bot* 100 (5): 903-924.
- [14] BA Ambrose, DR Lerner, P Ciceri, CM Padilla, MF Yanofsky, RJ Schmidt (2000) Molecular and genetic analyses of the *silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Mol. Cell* 5: 569-579.
- [15] CJ Whipple, MJ Zanis, EA Kellogg, RJ Schmidt (2007) Conservation of B class gene expression in the second whorl of a basal grass and outgroups links the origin of lodicules and petals. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104 (3): 1081-1086.
- [16] W Clayton, SA Renvoize (1986) Genera Graminum Grasses of the World. *Kew Bulletin Add. Ser.*13: 1-389.
- [17] FO Zuloaga, ZR De Agrasar, AM Anton (2012) *Flora vascular de la República Argentina*, Vol. 3, Tomo 1. Córdoba, Argentina, p. 588.
- [18] P Font Quer (1953) *Diccionario de botánica* (Labor), Barcelona, p. 1244.
- [19] M Perreta, J Ramos, AC Vegetti (2009) Development and structure of the grass inflorescence. *Bot. Rev.* 75: 377-396.
- [20] EA Kellogg (2000) The grasses: a case study in macroevolution. *Annu Rev Ecol Syst* 31 (1): 217-238.
- [21] BE Thompson, S Hake (2009) Translational biology: from *Arabidopsis* flowers to grass inflorescence architecture. *Plant Physiol* 149: 38-45.
- [22] W Tanaka, M Pautler, D Jackson, HY Hirano (2013) Grass meristems II: inflorescence architecture, flower development and meristem fate. *Plant Cell Physiol.* 54 (3): 313-324.
- [23] K Ikeda-Kawakatsu, N Yasuno, T Oikawa, S Iida, Y Nagato, M Maekawa, J Kyojuka (2009) Expression level of ABERRANT PANICLE ORGANIZATION1 determines rice inflorescence form through control of cell proliferation in the meristem. *Plant physiol* 150 (2): 736-747.

- 
- [24] GH Rua, F Weberling (1998) Growth form and inflorescence structure of *Paspalum* L. (Poaceae, Paniceae): a comparative morphological approach. *Beitr. Biol. Pfl*, 69 (3): 363-431.
- [25] W Troll (1964) *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*, 1. G. Fischer, Jena. p.615.
- [26] F Weberling (1989) The architecture of inflorescences in the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 226-310.
- [27] HW Rickett (1944) The classification of inflorescences. *Botanical Review* 10: 187-231.
- [28] KW Allred (1982) Describing the grass inflorescence. *J. Range Manage* 35: 672–675.
- [29] FW Gould, RB Shaw (1983) *Grass Systematics*, Texas A & M University Press: College Station, p. 397.
- [30] M Perreta, AC Vegetti (1998) Tipología de la inflorescencia en *Leptochloa chloridiformis*, *Leptochloa virgata* y *Leptochloa mucronata* (Poaceae). *Kurtziana* 26: 135-144.
- [31] J Cámara Hernández (2001) Morfología de las inflorescencias de *Diplachne* y *Leptochloa* (Poaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 36 (3-4): 267-278.
- [32] Q Liu, NX Zhao, G Hao (2005) Inflorescence structures and evolution in subfamily Chloridoideae (Gramineae). *Pl. Syst. Evol.* 251 (2-4): 183-198.
- [33] V Pilatti, AC Vegetti (2014) Diversity of inflorescences in the Boutelouinae subtribe (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Flora* 209 (8): 426-434.
- [34] AC Vegetti, JF Pensiero (1999) Tipología de la inflorescencia en *Zizaniopsis* (Poaceae, Oryzeae). *Darwiniana* 37: 345-349.
- [35] AC Vegetti (2000) Typology of synflorescence in Oryzeae (Poaceae). *Phyton* 40: 71-88.
- [36] GH Rua (1993) The synflorescence of *Paspalidium rarum* (Poaceae) and an alternative hypothesis about the evolution of some poaceous inflorescences. *Australian systematic botany* 6 (3): 261-267.

- 
- [37] GH Rua (1996) The inflorescences of *Paspalum* (Poaceae, Paniceae): The Quadrifaria group and the evolutionary pathway towards the fully homogenized, truncated common type. *Plant Syst. Evol.* 201: 199-209.
- [38] AC Vegetti (1999) Typology of the synflorescence of Andropogoneae (Poaceae), additional comments. *Feddes Repert.* 110 (1-2): 111-126.
- [39] JF Pensiero, AC Vegetti (2001) Inflorescence typology in *Setaria* p. beauv. (Poaceae, Paniceae). *Feddes Repert.* 112 (5-6): 371-385.
- [40] R Reinheimer, AC Vegetti (2008) Inflorescence diversity and evolution in the PCK clade (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Plant Syst and Evol.* 275 (3-4): 133-167.
- [41] AC Vegetti, AM Anton (1995) Some evolution trends in the inflorescence of Poaceae. *Flora*, 190: 225-228.
- [42] K Bull-Hereñu, R Claßen-Bockhoff (2013) Testing the ontogenetic base for the transient model of inflorescence development. *Ann. Bot.* 112 (8): 1543-1551.
- [43] J Friedman, LD Harder (2004) Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. *Funct. Ecol* 18 (6): 851-860.
- [44] P Prusinkiewicz, Y Erasmus, B Lane, LD Harder, E Coen (2007) Evolution and development of inflorescence architectures. *Science* 316: 1452-1456.
- [45] R Reinheimer, A Amsler, AC Vegetti (2013) Insights into panicoid inflorescence evolution. *Org Divers Evol* 13: 97-110.
- [46] JB Losos (2013) *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, New Jersey, p. 848.
- [47] M Pagel (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884.
- [48] EA Kellogg (2006) Progress and challenges in studies of the evolution of development. *J. Exp. Bot.* 57 (13): 3505-3516.

- 
- [49] AN Doust, AM Penly, SWL Jacobs, EA Kellogg (2007) Congruence, conflict, and polyploidization shown by nuclear and chloroplast markers in the monophyletic “bristle clade” (Paniceae, Panicoideae, Poaceae). *Syst. Botany*. 32: 531-544.
- [50] Q Liu, PM Peterson, JT Columbus, N Zhao, G Hao, D Zhang (2007) Inflorescence diversification in the “finger millet clade” (Chloridoideae, Poaceae): A comparison of molecular phylogeny and developmental morphology. *Am. J. Bot.* 94 (7): 1230-1247.
- [51] DL Salaricato, FO Zuloaga, LM Giussani, O Morrone (2010) Molecular phylogeny of the subtribe Melinidinae (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) and evolutionary trends in the homogenization of inflorescences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 56 (1): 355-369.
- [52] R Reinheimer, AC Vegetti, GH Rua (2013) Macroevolution of panicoid inflorescences: a history of contingency and order of trait acquisition. *Annals of Botany* 112: 1613-1628.
- [53] V Pilatti (2016) Diversidad y evolución de las inflorescencias en las subtribus más derivadas de Cynodonteae (Chloridoideae-Poaceae). Tesis Doctoral, Facultad de Bioquímicas y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral, 1-189.
- [54] AN Doust, EA Kellogg (2002) Inflorescence diversification in the panicoid “bristle grass” clade (Paniceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology. *Am. J. Bot.* 89: 1203-1222.
- [55] EA Kellogg, KM Hiser, AN Doust (2004) Taxonomy, phylogeny and inflorescence development of the genus *Ixophorus* (Panicoideae: Poaceae). *Int. J. Plant. Sci.* 165: 1089-1105.
- [56] EA Kellogg (2006) Beyond taxonomy: prospects for understanding morphological diversity in the grasses (Poaceae). *Darwiniana* 44 (1): 7-17.
- [57] DJ Futuyma (1998) *Evolutionary biology*, (Sinauer Associates), Sunderland, p. 763.
- [58] WW Stür (1986) Reproductive development of the apex of *Brachiaria decumbens* Stapf. *Ann. Bot.* 58: 569-575.
- [59] L Frank (1998) Análisis del sistema de ramificación del complejo *Brachiaria–Urochloa* (Poaceae–Paniceae). Tesis. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

- 
- [60] LG Le Roux, EA Kellogg (1999) Floral development and the formation of unisexual spikelets in the Andropogoneae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 86: 354-366.
- [61] AR Orr, K Mullen, D Klaahsen, MD Sundberg (2002) Inflorescence development in a high-altitude annual Mexican teosinte (Poaceae). *Am. J. Bot.* 89 (11): 1730- 1740.
- [62] EC Bess, AN Doust, EA Kellogg (2005) A naked grass in the “bristle clade”: a phylogenetic and developmental study of *Panicum* section *Bulbosa* (Paniceae: Poaceae). *Int. J. Plant Sci.* 166: 371-381.
- [63] R Reinheimer, R Pozner, AC Vegetti (2005) Inflorescence, spikelet, and floral development in *Panicum maximum* and *Urochloa plantaginea* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 92: 565-575.
- [64] R Reinheimer, FO Zuloaga, AC Vegetti, R Pozner (2009) Diversification of inflorescence development in the PCK Clade (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Am. J. Bot.* 96: 549-564.
- [65] R Reinheimer, FO Zuloaga, AC Vegetti, R Pozner (2010) Changes in floret development patterns that may correlate with sex determination in the PCK clade (Poaceae). *Int. J. Plant Sci.* 171 (1): 24-33.
- [66] MG Sajo, H Longhi-Wagner, PJ Rudall (2007) Floral development and embryology in the early-divergent grass *Pharus*. *Int. J. Plant Sci.* 168: 181-191.
- [67] MG Sajo, N Pabón-Mora, J Jardim, DW Stevenson, PJ Rudall (2012) Homologies of the flower and inflorescence in the early-divergent grass *Anomochloa* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 99: 614-628.
- [68] MS Kinney, JT Columbus, EA Friar (2008) Unisexual flower, spikelet, and inflorescence development in monoecious/dioecious *Bouteloua dimorpha* (Poaceae, Chloridoideae). *Am. J. Bot.* 95 (2): 123-132.
- [69] L Watson, MJ Dallwitz (1992) The grass genera of the World. Wallingford, United Kingdom, p. 1024.
- [70] A van den Borre, L Watson (1997) On the classification of the Chloridoideae (Poaceae). *Aust. Syst. Bot.* 10: 491-531.

- 
- [71] KW Hilu, K Wright (1982) Systematics of Graminae: A Cluster Analysis Study. *Taxon* 9-36.
- [72] KW Hilu, LA Alice (2001) A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on matK sequences. *Syst. Bot.* 26: 386-405.
- [73] AL Ingram, JJ Doyle (2004) Is *Eragrostis* (Poaceae) monophyletic? Insights from nuclear and plastid sequence data. *Syst. Bot.* 29: 545-552.
- [74] AL Ingram, JJ Doyle (2007) *Eragrostis* (Poaceae) monophyly and infrageneric classification. *Aliso* 23: 595-604.
- [75] R Roodt-Wilding, JJ Spies (2006) Phylogenetic relationships in southern African chloridoid grasses (Poaceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Syst. Biodivers.* 4: 401-415.
- [76] JT Columbus, R Cerros-Tlatilpa, MS Kinney, ME Siqueiros-Delgado, HL Bell, MP Griffith, NF Refulio-Rodriguez (2007) Phylogenetics of Chloridoideae (Gramineae): a preliminary study based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast trnL–F sequences. *Aliso* 23 (1): 565-579.
- [77] Q Liu, DX Zhang, PM Peterson (2010) Lemma micromorphological characters in the Chloridoideae (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny. *S. Afr. J. Bot.* 76 (2): 196-209.
- [78] PM Peterson, JT Columbus, SJ Pennington (2007) Classification and biogeography of new world grasses: Chloridoideae. *Aliso* 580– 594.
- [79] PM Peterson, K Romaschenko, G Johnson (2010) A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetics trees. *Molec. Phylogenet. Evol.* 55: 580-598.
- [80] PM Peterson, K Romaschenko, NP Barker, HP Linder (2011) Centropodieae and *Ellisochloa*, a new tribe and genus in Chloridoideae (Poaceae). *Taxon* 60: 1113-1122.
- [81] PM Peterson, K Romaschenko, N Snow, G Johnson (2012) A molecular phylogeny and classification of *Leptochloa* (Poaceae: Chloridoideae: Chlorideae) sensu lato and related genera. *Ann. Bot.* 109: 1317-1329.

- 
- [82] PM Peterson, K Romaschenko, Y Herrera Arrieta (2014a) A molecular phylogeny and classification of the Cteniinae, Farragininae, Gouiniinae, Gymnopogoninae, Perotidinae, and Trichoneurinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Taxon* 63: 275-286.
- [83] HL Bell, JT Columbus (2008) Proposal for an expanded *Distichlis* (Poaceae, Chloridoideae): support from molecular, morphological, and anatomical characters. *Syst. Bot* 33 (3): 536-551.
- [84] Y Bouchenak-khelladi, N Salamin, V Savolainen, F Forest, M van der Bank, MW Chase, TR Hodkinson (2008) Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): progress towards complete tribal and generic level sampling. *Mol. Phylogenet. Evol.* 47: 488-505.
- [85] W Hartley, C Slater (1960) Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. III. The tribes of the subfamily Eragrostoideae. *Austral. J. Bot.* 8 (3): 256-276.
- [86] PM Peterson, K Romaschenko, Y Herrera Arrieta (2016) A molecular phylogeny and classification of the Cynodonteae (Poaceae: Chloridoideae) with four new genera: *Orthacanthus*, *Triplasiella*, *Tripogonella*, and *Zaiqah*; three new subtribes: Dactylocteniinae, Orininae, and Zaiqahinae; and a subgeneric classification of *Distichlis*. *Taxon* 65 (6): 1263-1287.
- [87] PM Peterson, K Romaschenko, Y Herrera Arrieta (2017) Four new subtribes: Allolepiinae, Jouveinae, Kaliniinae, and Sohnsiinae in the Cynodonteae (Poaceae: Chloridoideae). *Phytoneuron* 44: 1-9.
- [88] SS Neves, G Swire-Clark, KW Hilu, WV Baird (2005) Phylogeny of *Eleusine* (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear ITS and plastid trnT-trnF sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 35: 395-419.
- [89] PM Peterson, K Romaschenko, Y Herrera Arrieta (2015) A molecular phylogeny and classification of the Eleusininae with a new genus, *Micrachne* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Taxon* 64 (3): 445-467.
- [90] Q Liu, JK Triplett, J Wen, PM Peterson (2011) Allotetraploid origin and divergence in *Eleusine* (Chloridoideae, Poaceae): evidence from low-copy nuclear gene phylogenies and a plastid gene chronogram. *Ann. bot* 108 (7): 1287-1298.

- 
- [91] Q Liu, B Jiang, J Wen, PM Peterson (2014) Low-copy nuclear gene and McGISH resolves polyploid history of *Eleusine coracana* and morphological character evolution in *Eleusine*. *Turk. J. Bot.* 38: 1-12.
- [92] M Jewell, CH Frere, K Harris-Shultz, WF Anderson, ID Godwin, CJ Lambrides (2012a) Phylogenetic analysis reveals multiple introductions of *Cynodon* species in Australia. *Mol. Phylogenet. Evol* 65 (2): 390-396.
- [93] N Snow, PM Peterson, K Romaschenko (2013) Systematics of *Disakisperma* (Poaceae, Chloridoideae, Chlorideae). *PhytoKeys* (26): 21-70.
- [94] R Agrawal, N Agrawal, R Tandon, SN Raina (2014) Chloroplast genes as genetic markers for inferring patterns of change, maternal ancestry and phylogenetic relationships among *Eleusine* species. *AoB plants* 6: 1-17.
- [95] JMJ De Wet, JR Harlan (1970) Biosystematics of *Cynodon* LC Rich. (Gramineae). *Taxon*, 19: 565-569.
- [96] M Jewell, Y Zhou, DS Loch, ID Godwin, CJ Lambrides (2012b) Maximizing genetic, morphological, and geographic diversity in a core collection of Australian bermudagrass. *Crop sci.* 52 (2): 879-889.
- [97] B Thiers (2013) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. Accessed May 2015.
- [98] GH Rua (2003) Centothecoid grasses and the evolution of panicoid spikelets. *Plant Syst and Evol.* 240: 83-89.
- [99] VG Kern, NJ Guarise, AC Vegetti (2008) Inflorescence structure in species of *Spartina* Schreb. (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Pl. Syst. Evol.* 273 (1-2): 51-61.
- [100] JA Di Rienzo, F Casanoves, MG Balzarini, L Gonzalez, M Tablada, CW Robledo (2014) InfoStat versión 2014. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- [101] PM Peterson, K Romaschenko, RJ Soreng (2014b) A laboratory guide for generating DNA barcodes in grasses: a case study of *Leptochloa* (Poaceae: Chloridoideae). *Webbia* 69 (1): 1-12.



- 
- [102] JJ Doyle (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem bull* 19, 11-15.
- [103] TA Hall (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In *Nucleic acids symposium series*, p. 95-98.
- [104] RC Edgar (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res* 32 (5): 1792-1797.
- [105] JP Huelsenbeck, F Ronquist (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17 (8): 754-755.
- [106] MA Miller, W Pfeiffer, T Schwartz (2010) "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees" in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, LA, 1 - 8.
- [107] D Darriba, GL Taboada, R Doallo, D Posada (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9: 772-772.
- [108] A Rambaut, AJ Drummond (2007) Tracer v1.5. <http://beast.bio.ed.ac.uk/tracer>.
- [109] WD Clayton, MS Vorontsova, KT Harman, H Williamson (2006 onwards). GrassBase - The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> (accessed 01.11.16)
- [110] M Pagel, A Meade, D Barker (2004) Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology* 53: 673-684.
- [111] MA Newton, AE Raftery (1994) Approximate Bayesian inference with the weighted likelihood bootstrap. *J. Royal Stat. Soc: Series B* 56:3-48.
- [112] MA Suchard, RE Weiss, JS Sinsheimer (2001) Bayesian selection of continuous-time Markov chain evolutionary models. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1001-1013.
- [113] M Pagel, A Meade (2006) Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo. *The American Naturalist* 167: 808-825.

- 
- [114] A Gonzalez-Voyer, JL Fitzpatrick, N Kolm (2008) Sexual selection determines parental care patterns in cichlid fishes. *Evolution* 62: 2015–2026.
- [115] AC Vegetti, F Weberling (1996) The structure of the paracladial zone in Poaceae. *Taxon* 45: 453-460.
- [116] AC Vegetti (1986) Contribución al conocimiento de las inflorescencias en *Chloris* y *Cynodon* (Poaceae). *Kurtziana* 18: 109-120.
- [117] M Gasser, AC Vegetti (1997) Inflorescence typology in *Eleusine indica* and *Eleusine tristachya* (Poaceae). *Flora* 192: 17–20.
- [118] AC Vegetti, AM Anton (2000) The grass inflorescence. En: *Grasses: Systematics and evolution*. (Eds.: Jacobs, S.W.L. y Everett, J.) CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, p. 416.
- [119] J Cámara Hernández (2001) Morfología de la inflorescencia de *Digitaria sanguinalis* (Poaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 36: 87-95.
- [120] F Weberling (1965) Typology of inflorescences. *Bot. J. Linn. Soc.* 59 (378): 215-221.
- [121] AR Orr, MD Sundberg (1994) Inflorescence development in a perennial Teosinte: *Zea perennis* (Poaceae). *Am. J. Bot.* 81: 598-608.
- [122] CA Zanotti, R Pozner, O Morrone (2010) Understanding spikelet orientation in Paniceae (Poaceae). *Am. J. Bot.* 97 (5): 717-729.
- [123] EA Kellogg, PE Camara, PJ Rudall, P Ladd, ST Malcomber, CJ Whipple, AN Doust (2013) Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). *Front Plant Sci* 4: 1-16.
- [124] JG Hodge, EA Kellogg (2014) Patterns of inflorescence development of three prairie grasses (Andropogoneae, Poaceae). *Int. J. Plant Sci.* 175 (9): 963-974.
- [125] MW Moncur (1981) *Floral Initiation in Field Crops*. CSIRO, Melbourne. p. 135.
- [126] J Fraser, EG Kokko (1993) Panicle, spikelet, and floret development in orchardgrass (*Dactylis glomerata*). *Can. J. Bot.* 71 (4): 523-532.

- 
- [127] MD Sundberg, AR Orr (1996) Early inflorescence and floral development in *Zea mays* land race Chapalote (Poaceae). *Am. J. Bot.* 1255-1265.
- [128] K Ikeda, N Nagasawa, Y Nagato. (2005) ABERRANT PANICLE ORGANIZATION1 temporally regulates meristem identity in rice. *Dev. Biol.* 282: 349-360.
- [129] HT Clifford (1987) Spikelet and floral morphology, En: *Grass Systematics and Evolution* (Eds.: Soderstrom, T.R.; Hilu, K.W.; Campbell, C.S. y Barkworth, M.E.), Smithsonian Institution Press, Washington, p. 473.
- [130] JP Jessop, GRM Dashorst, FM James (2006) *Grasses of South Australia: an illustrated guide to the native and 83aturalized species*. Wakefield Press, p. 554.
- [131] JR Maciel, WCD Silva (2013) The genus *Chloris* (Poaceae) in Pernambuco, Brazil. *Rodriguésia* 64 (1): 169-177.
- [132] ST Malcomber, EA Kellogg (2004) Heterogeneous expression patterns and separate roles of the SEPALLATA gene LEAFY HULL STERILE1 in grasses. *The Plant Cell* 16 (7): 1692-1706.
- [133] JS Jeon, S Jang, S Lee, J Nam, C Kim, SH Lee, S. H., J Nam, C Kim, S Lee, Y Chung, S Kim, Y Hee Lee, Y Cho, G An (2000) leafy hull sterile1 is a homeotic mutation in a rice MADS box gene affecting rice flower development. *The Plant Cell*, 12(6): 871-884.
- [134] R Reinheimer, ST Malcomber, EA Kellogg (2006) Evidence for distinct roles of the SEPALLATA gene LEAFY HULL STERILE1 in *Eleusine indica* and *Megathyrus maximus* (Poaceae). *Evol. Dev.* 8 (3): 293-303.
- [135] E Strasburger, F Noll, H Schenck, AFW Schimper (1997) *Tratado de Botánica*, (Omega), Barcelona, p. 1152.

---

# APÉNDICES

**Apéndice 1.** Información de voucher de los taxones estudiados. Referencias: (US) Smithsonian Institution; (SF) Herbario E. A. Ragonese; (CTES) Instituto de Botánica del Nordeste; (SI) Herbario del Instituto de Botánica Darwinian; (RSA) Rancho Santa Ana Botanic Garden; (NY) The New York Botanical Garden; (LP) Museo de La Plata; (MO) Missouri Botanical Garden.

*Astrelba elymoides* F. Muell. ex F.M. Bailey

Hubbard 7976 (US); Hubbard 7218 (US);  
Hubbard 7926 (US).

*Astrelba lappacea* (Lindl.) Domin

Hubbard 7761 (US); McKinlay s.n. (US);  
Hubbard 6370 (US).

*Astrelba pectinata* (Lindl.) F. Muell. ex Benth.

Roe 855 (US); Hubbard 7035 (US); Chalmers  
5 (US).

*Astrelba squarrosa* C.E. Hubb.

Hubbard 7221 (US); Pollock 2200 (US);  
Hubbard 7940 (US).

*Austrochloris dichanthioides* (Everist) Lazarides

Anson s.n. (US)

*Cynodon convergens* (F. Muell.) Stapf

Lazarides 4283 (US); Chippendale 1004 (US);  
Adams 851 (US).

*Cynodon tenellus* (R. Br.) C.E. Hubb.

Blake 17689 (US); Kearney s.n. (US);  
Lazarides 4281 (US).

*Chloris barbata* Sw.

Múlgura 2498 (CTES); Arena 809 (CTES);  
Cabrera 12762 (LP); Parodi 14086 (LP);  
Muchut 60 (SF); Muchut 46 (SF); Pensiero  
821 (SF); Vegetti 428 (SF); Subieta 16 (SI);  
Beck 23472 (SI).

*Chloris castilloniana* Lillo & Parodi

Rossi 1011 (CTES); Vanni 2166 (CTES);  
Saravia Toledo 1543 (CTES); Schulz 17517  
(CTES); Rossi 1011 (LP); Guíñazú 21 (LP);  
Ruiz Leal 37619 (SI); Peterson 19356 (SI);  
Birrium 4088 (SI); Saravia Toledo 1231 (SI).

*Chloris cucullata* Bisch.

Jones 28346 (RSA); Ferris & Duncan 2896  
(RSA); Webster 3411 (RSA).

*Chloris formosana* (Honda) Keng ex B.S. Sun & Z.H.  
Hu

Guandong 2770 (MO); Wei Zhaofen 121511  
(MO); Maoxian 110236 (MO).

*Chloris gayana* Kunth

Tressens 1838 (CTES); Schulz 11008  
(CTES); Quarín 333 (CTES); Novara 11408  
(CTES); Lewis 626 (CTES); Abbiatti 653 (LP);  
Muchut 61 (SF); Muchut 57 (SF); Pensiero  
1246 (SF); Pensiero 2366 (SF); Vegetti 106  
(SF); Tivano 224 (SF); C.F. 605 (SF); Boelcke  
6784 (SF).

*Chloris grandiflora* Roseng. & Izag.

Covas 1026 (LP); Muchut 59 (SF); Izaguirre 1  
(SI); Montoro 379 (SI).

*Chloris halophila* Parodi var. *halophila*

Parodi 14971 (LP); Muchut 52 (SF); Muchut  
50 (SF); Muchut 49 (SF); Muchut 48 (SF);  
Pensiero 1422 (SF); Saravia Toledo 2048 (SI).

*Chloris halophila* Parodi var. *humilis* Chr. Müller

Abbiatti y Claps 3 (LP); Fabris 1495 (LP);  
Fabris 3801 (LP); Muchut 13 (SF); Muchut 19  
(SF); Muchut 36 (SF); Muchut 17 (SF); Burkart  
13931 (SI); Cabrera 30496 (SI).

*Chloris mossambicensis* K. Schum.

Kabuye 570 (US); Kabuye 45 (US); Oakes  
1211 (US).

*Chloris nutans* Stapf.

Mwasumbi 14374 (US); Stewart 489 (US);  
Davies 1367 (US).

*Chloris orthonoton* Döll.

Pickel 81 (SI).

- Chloris pectinata* Benth.  
Weber 8911 (RSA); Hubbard & Winders 6260 (RSA).
- Chloris pycnothrix* Trin.  
Schulz 18793 (CTES); Mroginski 287 (CTES); Carnevali 353 (CTES); Parodi 8302 (LP); Montes 3882 (LP); Pedersen 3053 (LP); Marino 994 (SF); Laegaard 21606 (SI); Burkart 6919 (SI).
- Chloris radiata* (L.) Sw.  
Peterson 13899 (US).
- Chloris submutica* Kunth.  
Breedlove 6759 (US); Gómez 503 (US); Peterson 18804 (US).
- Chloris truncata* R. Br.  
Job 1115 (SI); s.n. 2838 (SI).
- Chloris virgata* Sw.  
Cabrera 22272 (LP); Cabrera 13342 (LP); Rodrigo 2073 (LP); Muchut 54 (SF); Muchut 47 (SF); Muchut 8 (SF); Muchut 14 (SF); Muchut 18 (SF); Muchut 26 (SF); Muchut 7 (SF); Pensiero 2406 (SF); Tivano 400 (SF); Pensiero 4752 (SF); Muñoz 4688 (SI); Muñoz 3684 (SI).
- Chrysochloa hindsii* C.E. Hubb.  
de Leeuw 1573 (US).
- Chrysochloa hubbardiana* Germain & Risopoulos  
Reekmans 3252 (MO); Lambinon 75-58 (MO); Reekmans 2554 (MO).
- Coelachyrum lagopoides* (Burm. F.) Senaratna  
Saldanha 15334 (US); Stahl s.n. (US).
- Coelachyrum poiflorum* Chiov.  
Burger 2915 (US).
- Cynodon affinis* Caro & E.A. Sánchez  
Cabrera 7535 (LP); Sánchez 1406 (SI); Arenas 1 (SI).
- Cynodon arcuatus* J. Presl  
Fosberg 50913 (US); Clayton 5836 (US); Davidse 7320 (US).
- Cynodon dactylon* (L.) Pers.  
Muchut 44 (SF); Vegetti 467 (SF); Vegetti 236 (SF); Vegetti 463 (SF); Sorarú 1 (SI); Burkart 15618 (SI).
- Cynodon dactylon* (L.) Pers. var. *biflorus* Merino  
Muchut 58 (SF).
- Cynodon dactylon* (L.) Pers. Var. *longiglumis* Caro & E.A. Sánchez  
Shinners 8544 (SI); Lanfranchi 18 (SI).
- Cynodon dactylon* (L.) Pers. var. *pilosus* Caro & E.A. Sánchez  
Muchut 21 (SF); Tivano 512 (SF); Vegetti 145 (SF); Zuloaga 12048 (SI).
- Cynodon hirsutissimus* (Litard. & Maire) Caro & E.A. Sánchez  
Arriaga 7 (LP).
- Cynodon incompletus* Nees  
Smook 10152 (US).
- Cynodon incompletus* var. *hirsutus* (Stent) de Wet & J.R. Harlan  
Muchut 24 (SF); Muchut 35 (SF); Cabrera 7103 (SI); Cabrera 8008 (SI).
- Cynodon maritimus* Kunth.  
Pedersen 14065 (CTES); LPS 16164 (LP); Venturi 4355 (LP); Pedersen 4816 (SI); Stuckert 17070 (SI); Job 841 (LP); Ahumada 4711 (SI).
- Cynodon nlemfuensis* Vanderys  
Steinmann 2543 (RSA); Laegaard 18624 (SI); Laegaard 19845 (SI).
- Cynodon pascuus* Nees  
Little 16715 (US); Kuyper s.n. (US); Hassler 11574 (US).
- Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg.

- Carnevali 1178 (CTES); Leiboff 22 (SI).
- Cynodon simonii* P.M. Peterson  
Jackson 5205 (RSA); Bates 56309 (RSA).
- Cynodon trasvaalensis* Burt Davy  
Hitchcock 24158 (US); Smook 6710 (US).
- Dinebra caudata* (K. Schum.) P.M. Peterson & N. Snow  
Kuchar 24265 (MO).
- Dinebra coerulescens* (Steud.) P.M. Peterson & N. Snow  
Harris 289 (MO).
- Dinebra decipiens subsp asthenes* Peterson & N. Snow  
Snow 7328 (MO).
- Dinebra decipiens subsp peacockii* (Maiden & Betcher) N. Snow  
Tracy 9291 (NY).
- Dinebra ligulata* (Lazarides) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 7402 (MO).
- Dinebra marquisensis* (F. Br.) P.M. Peterson & N. Snow  
Wood 4625 (MO); Perlman 10169 (MO).
- Dinebra nealleyi* (Vasey) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 5806 (MO); Hill 10520 (NY); Bush 1363 (NY).
- Dinebra neesii* (Thwaites) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 7380 (MO).
- Dinebra paniceae subsp brachiata* P.M. Peterson & N. Snow  
Martínez 12501 (SI).
- Dinebra paniceae subsp mucronata* P.M. Peterson & N. Snow  
Bush 403 (NY); Stevens 2129 (NY).
- Dinebra panicoides* (J. Presl) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 5810-A (MO); Kral 54161 (NY); Simmons s.n. (NY); Hill 34248 (NY).
- Dinebra retroflexa* (Vahl) Panz  
Ndegwa 610 (US); Reekmans 31980 (US).
- Dinebra scabra* (Nees) P.M. Peterson & N. Snow  
Moraes 533 (SI); Dik 1394 (SI); Arenas 2680 (SI).
- Dinebra somalensis* (Stapf) P.M. Peterson & N. Snow  
Faden 74/991 (MO).
- Dinebra southwoodii* (N. Snow & B.K. Simon) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 7362 (MO).
- Dinebra squarrosa* (Pilg.) P.M. Peterson & N. Snow  
Kayombo 5196 (MO).
- Dinebra viscida* (Scribn.) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 9528A (MO); Griffiths 1988 (NY); Thonber 43 (NY); Toolin 2273 (US); Goodin 139-45 (US); Silveus 3464 (US).
- Dinebra xerophila* (P.M. Peterson & Judz.) P.M. Peterson & N. Snow  
Perlman 15864 (MO).
- Diplachne fusca* var. *muelleri* (Benth.) P.M. Peterson & N. Snow  
Snow 7311 (MO).
- Diplachne fusca* var. *fascicularis* (Lam.) P.M. Peterson & N. Snow  
Muchut 30 (SF); Muchut 66 (SF); Hunziker 21023 (SF); Hunziker 14541 (SI).
- Diplachne fusca* var. *fusca* (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult.  
Snow 7176d (SI); Snow 7196f (SI).
- Diplachne fusca* var. *uninervia* (J. Presl) P.M. Peterson & N. Snow

- Muchut 43 (SF); s.n. 6912 (SF); Pensiero 2444 (SF); Marino 536 (SF); s.n. 6945 (SF); Muchut 70; Subils 1736 (SI); Hunziker 9444 (SI).
- Disakisperma dubium* (Kunth) P.M. Peterson & N. Snow  
Cabrera 22441 (LP); Cabrera 24723 (LP); Bridarolli 1260 (LP); Muchut 3 (SF); Muchut 6 (SF); Muchut 9 (SF); s.n. 698 (SF); Peterson 19279 (SI); Zuloaga 9262 (SI).
- Disakisperma obtusiflora* (Hochst.) P.M. Peterson & N. Snow  
Belsky 527 (MO).
- Eleusine africana* Kenn-O'Byrne  
Drummond 1734 (US); Schlieben 3638 (US); Schlieben 4643 (US); Liu 90 (US).
- Eleusine coracana* (L.) Gaertn.  
Kwangsi 24096 (US); Metcalf 3229 (US).
- Eleusine floccifolia* (Forssk.) Spreng.  
Tribe 17 (US); Ash 2082 (US); Archer 10096 (US).
- Eleusine indica* (L.) Gaertn.  
Venturi 4322 (LP); Abbiatti 399 (LP); Venturi 4325 (LP); Muchut 53 (SF); Muchut 45 (SF); Parodi 399 (SF); Pensiero 2017 (SF); Anton 2 (SI); Ulibarri 449 (SI).
- Eleusine jaegeri* Pilg.  
Napper s.n. (US); Greenway 7612 (US).
- Eleusine multiflora* Hochst. ex A. Rich.  
Barclay 16619 (US); Hitchcock 24777 (US); Gillet 14758 (US).
- Eleusine tristachya* (Lam.) Lam.  
Abbiatti 36 (LP); Spegazzini s.n. (LP); Torres Robles 531 (LP); Tur 678 (LP); Hilgert 834 (SF); Pensiero 2405 (SF); Hunziker 9727 (SI); Subils 2094 (SI).
- Enteropogon acicularis* (Lindl.) Lazarides  
Donner 9892 (RSA).
- Enteropogon dolichostachyus* (Lag.) Keng ex Lazarides  
Kondo & Edaño s.n. (RSA).
- Enteropogon macrostachyus* (Hochst. ex A. Rich.) Munro ex Benth.  
Laegaard 15902 (US); Kabuye 295 (US).
- Enteropogon ramosus* B.K. Simon  
Peterson 14367 (US).
- Eustachys brevipila* (Roseng. & Izag.) Caro & E.A. Sánchez  
Burkart 17967 (SI).
- Eustachys distichophylla* (Lag.) Nees  
Montes 2510 (LP); Morel 4743 (LP); Cabrera 14326 (LP); Muchut 56 (SF); Muchut 52 (SF); Pensiero 1500 (SF); Molina 4518 (SI); Zuloaga 9952 (SI).
- Eustachys paspaloides* (Vahl) Lanza & Mattei  
Smook 2356 (US); Smook 2437 (US); Smook 2938 (US).
- Eustachys paspaloides subsp. caribaea* (Spreng.) Nowack  
Muchut 81 (SF); Muchut 78 (SF); Caballero Pardo 78 (SI); Rùgolo 1697 (SI).
- Eustachys petraea* (Sw.) Desv.  
Nash 925 (NY); Mejía 8507 (NY).
- Eustachys retusa* (Lag.) Kunth  
Cabrera 155 (LP); Job 41 (LP); Genesio 3 (LP); Marino 2621 (SF); Pensiero 4770 (SF); Zardini 24338 (SI); Biurrun 8507 (SI).
- Eustachys uliginosa* (Hack.) Herter  
Pedersen 2989 (LP); Biraben 5394 (LP); Muchut 79 (SF); Zuloaga 520 (SI); Montes 15242 (SI).
- Harpochloa falx* (L.F.) Kuntze  
Liebenberg 8438 (MO); Smook 7119 (MO); Furness 58 (MO).
- Leptochloa chloridiformis* (Hack.) Parodi



- Job 1228 (LP); Alboff s.n. (LP); s.n. 5100 (LP); Pensiero 1937 (SF); Pensiero 1505 (SF); Pensiero 3401 (SF); s.n. 54 (SF); s.n. 10 (SF); Meyer 372 (SI); Pensiero 2752 (SI).
- Leptochloa crinita* (Lag.) P.M. Peterson & N. Snow  
Cabrera 12032 (LP); Morello 5401 (LP); Muchut 27 (SF); Muchut 41 (SF); s.n. 296 (SF); Marino 2193 (SF); Peterson 19325 (SI); Pagliari 416 (SI).
- Leptochloa digitata* (R. Br.) Domin  
Risler 476 (MO).
- Leptochloa pluriflora* (E. Fourn.) P.M. Peterson & N. Snow  
Cabrera 14605 (LP); Cabrera 13034 (LP); Rosa 2501 (SI); Zuloaga 10290 (SI).
- Leptochloa virgata* Beauv.  
Cabrera 4224 (LP); Cabrera 14408 (LP); Scott de Birabén 1221 (LP); s.n. 309 (SF); D'Angelo 184 (SF); Pensiero 4751 (SF); Saravia Toledo 12374 (SI).
- Lepturus acutiglumis* Steud.  
Whistler 5756 (US).
- Lepturus gasparricensis* Fosberg.  
Herbst 9687 (US); Fosberg 43533 (US).
- Lepturus radicans* (Steud) A. Camus  
Gould 13635 (US); Davidse 8133 (US); Davidse 7409 (US).
- Lepturus repens* R. Br.  
Long 3140 (US); Long 1901 (US); Brass 27627 (US); A.C.S. 16899 (US).
- Micrachne patentiflora* (Stent & J.M. Rattray) P.M. Peterson  
Laegaard 16170 (US); Point 16277 (US); Laegaard 16162 (US).
- Microchloa caffra* Nees  
Genspec 11781 (US); Smook 6329 (US); Smook 10441 (US).
- Microchloa indica* (L.f.) P. Beauv.  
Quarín 2354 (CTES); Zuloaga 12855 (SI); Zuloaga 9269 (SI).
- Microchloa kunthii* Desv.  
Muchut 32 (SF); Muchut 37 (SF); Muchut 23 (SF); Kiesling 3995 (SI); Novara 9420 (SI).
- Oxychloris scariosa* (F. Muell.) Lazarides  
Hubbard & Winders 7610 (RSA); Vasek s.n. (RSA).
- Rendlia cupricola* J. Divign.  
Brooks 48 (MO); Lisowski s.n. (MO); Malaisse 2108 (MO).
- Schoenefeldia gracilis* Kunth  
Hitchcock 25178 (US); Laegaard 17893 (US); Laegaard 17916 (US).
- Schoenefeldia transiens* (Pilg.) Chiov.  
Robertson 6145 (US).
- Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A. Camus  
Stoddart 741 (US); Fosberg 49545 (US); Fosberg 48898 (US).
- Stapfochloa berroi* (Arechav.) P.M. Peterson  
Fabris 595 (LP); Schwabe 742 (LP); Fabris 595 (SI); Rùgolo 1021 (SI).
- Stapfochloa canterae* (Arechav.) P.M. Peterson  
Arbo 9169 (CTES); Krapovickas 19846 (CTES); Schulz 17500 (CTES); Bordón 5764 (CTES); Martínez Crovetto 10120 (CTES); Parodi 811 (LP); Muchut 55 (SF); Vegetti 529 (SF); Burkart 25679 (SI).
- Stapfochloa ciliata* (Sw.) P.M. Peterson  
Schulz 15311 (CTES); Schulz 17318 (CTES); Quarín 904 (CTES); Parodi 14197 (LP); Guiñazú 1944 (LP); Insfrán 1292 (SI); Ricardi 201 (SI); Guiñazú 50 (LP); Sánchez y Arriaga 1270 (SI); Burkart 13991 (SI).
- Stapfochloa elata* (Desv.) P.M. Peterson  
Burkart 20118 (SI); Zardini 35388 (SI); Marino 953 (SF); Hilgert 828 (SF); Vegetti 529 (SF);

---

Vegetti 68 (SF); Pensiero 356 (SF); Pensiero  
2431 (SF).

*Stapfochloa parvispicula* (Caro & E.A. Sánchez) P.M.  
Peterson

Muchut 42 (SF).

*Tetrapogon cenchriformis* (A. Rich.) Clayton

B.N. 7701 (US); Hagerup 441c (US);  
Schweinfurth 582 (US).

*Tetrapogon fasciculatus* (Hitc. & Chase) P.M.  
Peterson

Hioram 2 (US); Ekman s.n. (US).

*Tetrapogon villosus* Desf.

Lid s.n. (US); Burger 622 (US); McKinnon 257  
(US).

**Apéndice 2.** Dataset de estados de carácter para análisis de ACP. Apariencia general, (1) piramidal, (2) digitada, (3) uni-ramificada; Truncamiento, (1) ausencia, (2) presencia; Grado de homogenización, (1) parcial, (2) completa; Grado de ramificación, (1) tercer grado, (2) segundo grado; Antecios por espiguilla, (1) uni-flora, (2) bi-flora, (3) multi-flora.

Especie	Apariencia general	Truncamiento	Homogenización	Grado de ramificación	Antecios por espiguilla
<i>Astrebla elymoides</i>	3	2	2	2	3
<i>Astrebla lappacea</i>	3	2	2	2	3
<i>Astrebla pectinata</i>	3	2	2	2	3
<i>Astrebla squarrosa</i>	3	2	2	2	3
<i>Austrochloris dichanthioides</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris barbata</i>	2	2	2	2	3
<i>Chloris castilloniana</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris cucullata</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris formosana</i>	2	2	2	2	3
<i>Chloris gayana</i>	2	2	2	2	3
<i>Chloris grandiflora</i>	2	2	2	2	3
<i>Chloris halophila</i> var <i>halophila</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris humilis</i> 1 var <i>halophila</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris humilis</i> 2 var <i>halophila</i>	2	1	2	2	2
<i>Chloris mossambicensis</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris nutans</i>	2	2	2	2	3
<i>Chloris orthonoton</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris pectinata</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris pycnothrix</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris radiata</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris submutica</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris truncata</i>	2	2	2	2	2
<i>Chloris virgata</i>	2	2	2	2	2
<i>Chrysochloa hindsii</i>	2	2	2	2	2
<i>Chrysochloa hubbardiana</i>	2	2	2	2	2
<i>Coelachyrum lagopoides</i>	2	2	2	2	3
<i>Coelachyrum poiflorum</i>	2	2	2	2	3
<i>Cynodon affinis</i>	2	2	2	2	1
<i>Cynodon arcuatus</i>	2	2	2	2	1
<i>Cynodon convergens</i>	2	2	2	2	1
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>biflorus</i>	2	2	2	2	2

<i>Cynodon dactylon</i>	<i>dactylon</i>	var	2	1	2	2	1
<i>Cynodon dactylon</i>	<i>dactylon</i>	var	2	2	2	2	1
<i>Cynodon longiglumis</i>	<i>dactylon</i>	var	2	1	2	2	1
<i>Cynodon longiglumis</i>	<i>dactylon</i>	var	2	2	2	2	1
<i>Cynodon pilosus</i>	<i>dactylon</i>	var	2	2	2	2	1
<i>Cynodon hirsutissimus</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon incompletus</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon incompletus</i>	<i>hirsutus</i>	var	2	2	2	2	1
<i>Cynodon maritimus</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon nlemfuensis</i>			2	1	2	2	1
<i>Cynodon nlemfuensis</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon pascuus</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon plectostachyus</i>			2	1	2	2	1
<i>Cynodon simonii</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon tenellus</i>			2	2	2	2	1
<i>Cynodon trasvaalensis</i>			2	2	2	2	1
<i>Dinebra caudata</i>			1	2	2	2	3
<i>Dinebra coerulescens</i>			1	2	2	2	3
<i>Dinebra decipiens</i>	<i>asthenes</i>	subsp	1	1	2	2	3
<i>Dinebra decipiens</i>	<i>peacockii</i>	subsp	1	1	2	2	3
<i>Dinebra ligulata</i>			1	1	2	2	3
<i>Dinebra marquisensis</i>			1	1	1	1	3
<i>Dinebra nealleyi</i>			1	2	2	2	3
<i>Dinebra neesii</i>			1	2	2	2	3
<i>Dinebra paniceae</i>	<i>brachiata</i>	subsp	1	2	2	2	3
<i>Dinebra paniceae</i>	<i>mucronata</i>	subsp	1	2	2	2	3
<i>Dinebra panicoides</i>	<i>1</i>		1	1	1	1	3
<i>Dinebra panicoides</i>	<i>2</i>		1	1	2	2	3
<i>Dinebra retroflexa</i>			1	1	2	2	2
<i>Dinebra scabra</i>			1	1	1	1	3
<i>Dinebra somalensis</i>			1	2	2	2	3
<i>Dinebra southwoodii</i>			1	1	2	2	3
<i>Dinebra squarrosa</i>			1	2	2	2	3
<i>Dinebra viscida</i>	<i>1</i>		1	1	1	1	3
<i>Dinebra viscida</i>	<i>2</i>		1	1	2	2	3
<i>Dinebra xerophila</i>			1	1	2	2	3

<i>Diplachne fusca</i> subsp <i>muelleri</i>	1	1	2	2	3
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fascicularis1</i>	1	1	1	1	3
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fascicularis2</i>	1	1	2	2	3
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fusca1</i>	1	1	1	1	3
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fusca2</i>	1	1	2	2	3
<i>Diplachne fusca</i> var <i>uninervia</i>	1	1	2	2	3
<i>Disakisperma dubium1</i>	1	1	2	2	3
<i>Disakisperma dubium2</i>	1	2	2	2	3
<i>Disakisperma obtusiflora</i>	1	2	2	2	3
<i>Eleusine africana</i>	2	2	2	2	3
<i>Eleusine coracana</i>	2	2	2	2	3
<i>Eleusine floccifolia</i>	2	2	2	2	3
<i>Eleusine indica</i>	2	2	2	2	3
<i>Eleusine jaegeri1</i>	2	1	2	2	3
<i>Eleusine jaegeri2</i>	2	2	2	2	3
<i>Eleusine multiflora</i>	2	2	2	2	3
<i>Eleusine tristachya</i>	2	2	2	2	3
<i>Enteropogon acicularis</i>	2	2	2	2	2
<i>Enteropogon</i> <i>dolichostachyus</i>	2	2	2	2	2
<i>Enteropogon macrostachyus</i>	3	2	2	2	3
<i>Enteropogon ramosus</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys brevipila</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys distichophylla1</i>	2	1	2	2	2
<i>Eustachys distichophylla2</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys paspaloides</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys paspaloides</i> subsp <i>caribaea</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys petraea</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys retusa</i>	2	2	2	2	2
<i>Eustachys uliginosa</i>	2	2	2	2	2
<i>Harpochloa falx</i>	3	2	2	2	3
<i>Leptochloa chloridiformis</i>	2	2	2	2	3
<i>Leptochloa crinita</i>	2	2	2	2	2
<i>Leptochloa digitata</i>	2	2	2	2	3
<i>Leptochloa pluriflora</i>	2	2	2	2	3
<i>Leptochloa virgata1</i>	1	1	2	2	3
<i>Leptochloa virgata2</i>	1	2	2	2	3
<i>Lepturus acutiglumis</i>	3	2	2	2	2
<i>Lepturus gasparricensis</i>	3	2	2	2	2

---

<i>Lepturus radicans</i>	3	2	2	2	1
<i>Lepturus repens</i>	3	2	2	2	2
<i>Micrachne patentiflora</i>	3	2	2	2	1
<i>Microchloa caffra</i>	3	2	2	2	1
<i>Microchloa indica</i>	3	2	2	2	1
<i>Microchloa kunthii</i>	3	2	2	2	1
<i>Oxychloris scariosa</i>	2	2	2	2	3
<i>Rendlia cupricola</i>	3	2	2	2	2
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	2	2	2	2	1
<i>Schoenefeldia transiens</i>	2	2	2	2	1
<i>Sclerodactylon macrostachyum</i>	2	2	2	2	3
<i>Stapfochloa berroi</i>	2	2	2	2	3
<i>Stapfochloa canterae</i>	2	2	2	2	3
<i>Stapfochloa ciliata</i>	2	2	2	2	3
<i>Stapfochloa dandyana</i>	2	2	2	2	3
<i>Stapfochloa parvispicula</i>	2	2	2	2	3
<i>Tetrapogon cenchriformis</i>	2	2	2	2	3
<i>Tetrapogon fasciculata</i>	3	2	2	2	2
<i>Tetrapogon villosus</i>	3	2	2	2	3

---

**Apéndice 3.** Lista de números de acceso a GenBank de las secuencias utilizadas para la reconstrucción filogenética. (1) Peterson y col., 2010; (2) Peterson y col., 2015; (3) Columbus y col., 2007; (4) Peterson y col., 2012; (5) Neves y col., 2005; (6) Liu y col., 2011; (7) Liu y col., 2007; (8) Peterson y col., 2014. Los asteriscos (\*) indican secuencias generadas por este estudio.

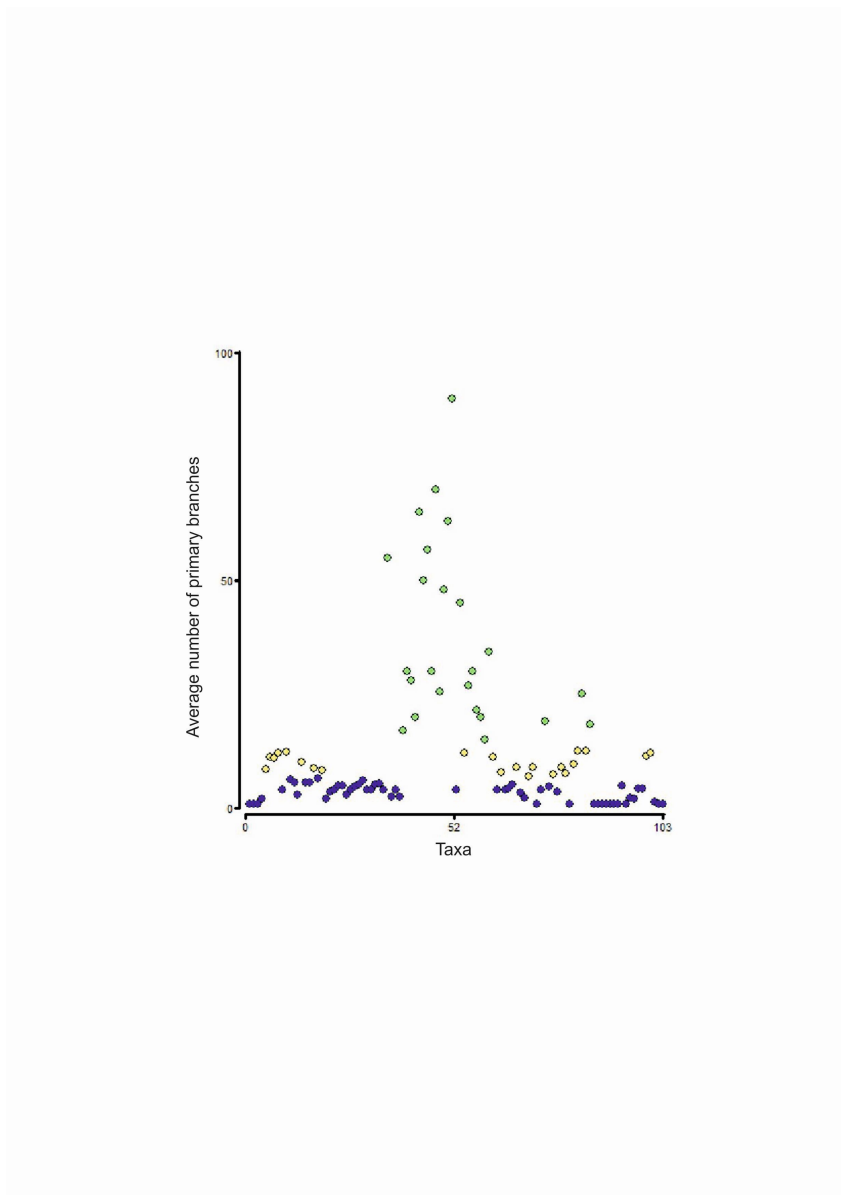
Taxon	ITS	ndhA intron	rpl32-trnL	rps 16 intron	rps 16-trnK
<b>GRUPO EXTERNO</b>					
<i>Aristida gypsophila</i> Beetle	GU359267(1)	GU359386(1)	GU359977(1)	GU360286(1)	GU360570(1)
<i>Chasmathium latifolium</i> (Michx.) H.O. Yates	GU359319(1)	GU359379(1)	GU359891(1)	GU360438(1)	GU360517(1)
<i>Danthonia compressa</i> Austin	GU359345(1)	GU359370(1)	GU359865(1)	GU360483(1)	GU360521(1)
<b>ELEUSININAE</b>					
<i>Astrebula elymoides</i> F. Muell. ex F.M. Bailey	GU359269(1)	GU359414(1)		GU360313(1)	
<i>Astrebula lappacea</i> (Lindl.) Domin	GU359270(1)	GU359395(1)	GU360009(1)	GU360312(1)	GU360568(1)
<i>Astrebula pectinata</i> (Lindl.) F. Muell. ex Benth.	GU359286(1)	GU359421(1)	GU359861(1)	GU360311(1)	GU360567(1)
<i>Austrochloris dichanthioides</i> (Everist) Lazarides	GU359272(1)	GU359420(1)	GU359860(1)	GU360310(1)	GU360566(1)
<i>Cynodon convergens</i> (F. Muell.) Stapf	GU359252(1)	GU359349(1)	GU359885(1)		GU360586(1)
<i>Cynodon tenellus</i> (R. Br.) C.E. Hubb.	GU359255(1)	GU359376(1)	GU359882(1)	GU360442(1)	GU360583(1)
<i>Chloris barbata</i> Sw.	GU359320(1)	GU359377(1)	GU359873(1)	GU360435(1)	GU360514(1)
<i>Chloris canterae</i> Arechav.	KY302296*	KY302308*	KY302317*	KP873978(2)	KY302333*
<i>Chloris castilloniana</i> Lillo & Parodi	KP873232(2)		KP873446(2)	KP873981(2)	KP873663(2)
<i>Chloris ciliata</i> Sw.	KP873233(2)	KP873842(2)	KP873447(2)	KP873982(2)	KP873664(2)
<i>Chloris cucullata</i> Bisch.	KP873240(2)	KP873844(2)	KP873454(2)		KP873667(2)
<i>Chloris dandyana</i> C.D. Adams	KP873246(2)	KP873847(2)	KP873460(2)		KP873672(2)
<i>Chloris gayana</i> Kunth	KP873255(2)	KP873851(2)	KP873469(2)	KP873985(2)	KP873681(2)
<i>Chloris grandiflora</i> Roseng. & Izag.	KY302297*	KY302309*		KY302325*	
<i>Chloris halophila</i> Parodi var. <i>halophila</i>	KY302298*	KY302310*	KY302318*	KY302326*	
<i>Chloris halophila</i> Parodi var. <i>humilis</i> Chr. Müller	KY302299*	KY302311*	KY302319*		
<i>Chloris mossambicensis</i> K. Schum	KP873261(2)	KP873857(2)	KP873476(2)	KP873987(2)	KP873687(2)
<i>Chloris nutans</i> Stapf.	GU359151(1)	GU359426(1)	GU359980(1)	GU360427(1)	GU360690(1)
<i>Chloris orthonoton</i> Döll	KP873263(2)		KP873478(2)		KP873689(2)
<i>Chloris parvispicula</i> Caro & E.A. Sánchez	KY302300*		KY302320*	KY302327*	KY302334*
<i>Chloris pectinata</i> Benth	KP873265(2)	KP873859(2)	KP873480(2)	KP873989(2)	KP873691(2)
<i>Chloris pycnothrix</i> Trin.	GU359321(1)	GU359366(1)	GU359872(1)	GU360434(1)	GU360513(1)
<i>Chloris submutica</i> Kunth.	GU359322(1)	GU359375(1)	GU359871(1)	GU360471(1)	GU360512(1)
<i>Chloris truncata</i> R.Br.	EF153032(3)				
<i>Chloris virgata</i> Sw.	GU359323(1)	GU359384(1)	GU359870(1)	GU360443(1)	GU360511(1)
<i>Chrysochloa hindsii</i> C.E. Hubb.	GU359325(1)		GU359868(1)	GU360485(1)	GU360509(1)
<i>Coelachyrum lagopoides</i> (Burm. f.) Senaratna		GU359364(1)	GU359844(1)		GU360602(1)
<i>Coelachyrum poiflorum</i> Chiov.	GU359236(1)		GU359843(1)	GU360457(1)	GU360601(1)
<i>Cynodon affinis</i> Caro & E.A. Sánchez	KP873305(2)	KP873884(2)	KP873521(2)	KP874007(2)	KP873723(2)
<i>Cynodon arcuatus</i> J. Presl	GU359257(1)	GU359360(1)	GU359837(1)	GU360454(1)	GU360596(1)
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	GU359243(1)	GU359359(1)	GU359836(1)	GU360453(1)	GU360580(1)
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. var. <i>biflorus</i> Merino	KY302301*	KY302312*	KY302321*	KY302328*	KY302335*
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. var. <i>pilosus</i> Caro & E.A. Sánchez		KY302313*		KY302329*	
<i>Cynodon hirsutissimus</i> (Litard. & Maire) Caro & E.A. Sánchez	KP873316(2)				

<i>Cynodon incompletus</i> Nees	GU359245(1)	GU359347(1)	GU359847(1)	GU360451(1)	GU360609(1)
<i>Cynodon incompletus</i> var. <i>hirsutus</i> (Stent) de Wet & J.R. Harlan	GU359229(1)	GU359358(1)	GU359876(1)	GU360452(1)	GU360594(1)
<i>Cynodon maritimus</i> Kunth	GU359248(1)	GU359365(1)	GU359889(1)	GU360448(1)	GU360591(1)
<i>Cynodon nlemfuensis</i> Vanderyst	KP873320(2)	KP873896(2)	KP873538(2)	KP874020(2)	KP873737(2)
<i>Cynodon pascuus</i> Nees	GU359249(1)	GU359354(1)	GU359888(1)	GU360447(1)	GU360590(1)
<i>Cynodon plectostachyus</i> (K. Schum.) Pilg.	GU359247(1)	GU359356(1)	GU359890(1)	GU360449(1)	GU360592(1)
<i>Cynodon simonii</i> P.M. Peterson	KP873216(2)	KP873830(2)	KP873432(2)	KP873965(2)	KP873648(2)
<i>Cynodon transvaalensis</i> Burt Davy	GU359250(1)	GU359352(1)	GU359887(1)	GU360446(1)	GU360588(1)
<i>Dinebra caudata</i> (K. Schum.) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345170(4)	JQ345210(4)	JQ345324(4)	JQ345282(4)	JQ345239(4)
<i>Dinebra coerulescens</i> (Steud.) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345172(4)			JQ345283(4)	
<i>Dinebra decipiens</i> subsp. <i>asthenes</i> . Peterson & N. Snow	JQ345175(4)	JQ345212(4)	JQ345328(4)	JQ345286(4)	JQ345243(4)
<i>Dinebra decipiens</i> subsp. <i>peacockii</i> Peterson & N. Snow	JQ345176(4)		JQ345329(4)	JQ345287(4)	JQ345244(4)
<i>Dinebra ligulata</i> (Lazarides) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345183(4)	JQ345218(4)	JQ345336(4)	JQ345294(4)	JQ345251(4)
<i>Dinebramarquisensis</i> (F. Br.) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345184(4)	JQ345219(4)	JQ345337(4)	JQ345295(4)	JQ345252(4)
<i>Dinebra nealleyi</i> (Vasey) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345185(4)	JQ345220(4)	JQ345338(4)	JQ345296(4)	JQ345253(4)
<i>Dinebra neesii</i> (Thwaites) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345186(4)	JQ345221(4)	JQ345339(4)	JQ345297(4)	JQ345254(4)
<i>Dinebra panicea</i> subsp. <i>brachiata</i> P. M. Peterson & N. Snow	GU359146(1)	GU359431(1)	GU359810(1)	GU360389(1)	
<i>Dinebra panicea</i> subsp. <i>mucronata</i> P.M. Peterson & N. Snow	JQ345188(4)	JQ345222(4)	JQ345342(4)	JQ345299(4)	JQ345256(4)
<i>Dinebra panicoides</i> (J. Presl) P. M. Peterson & N. Snow			JQ345343(4)	JQ345300(4)	JQ345257(4)
<i>Dinebra retroflexa</i> (Vahl) Panz	GU359332(1)	GU359355(1)	GU359778(1)	GU360479(1)	GU360503(1)
<i>Dinebra scabra</i> (Nees) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345189(4)	JQ345223(4)	JQ345344(4)	JQ345301(4)	JQ345258(4)
<i>Dinebra somalensis</i> (Stapf) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345166(4)		JQ345321(4)	JQ345278(4)	JQ345236(4)
<i>Dinebra southwoodii</i> (N. Snow & B.K. Simon) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345190(4)	JQ345224(4)	JQ345345(4)	JQ345302(4)	JQ345259(4)
<i>Dinebra squarrosa</i> (Pilg.) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345191(4)	JQ345225(4)	JQ345346(4)	JQ345303(4)	JQ345260(4)
<i>Dinebra viscida</i> (Scribn.) P. M. Peterson & N. Snow	GU359148(1)	GU359429(1)	GU359808(1)	GU360430(1)	GU360693(1)
<i>Dinebra xerophila</i> (P. M. Peterson & Judz.) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345196(4)	JQ345227(4)	JQ345353(4)	JQ345308(4)	JQ345266(4)
<i>Diplachne fusca</i> subsp. <i>muelleri</i> (J. Presl)	JQ345181(4)	JQ345216(4)	JQ345334(4)	JQ345292(4)	JQ345249(4)
<i>Diplachne fusca</i> subsp. <i>uninervia</i> (J. Presl)	GU359147(1)	GU359461(1)	GU359809(1)	GU360391(1)	GU360694(1)
<i>Diplachne fusca</i> var. <i>fascicularis</i> (Lam.) P.M. Peterson & N. Snow	KY302302*	KY302314*	KY302322*	KY302330*	
<i>Diplachne fusca</i> var. <i>fusca</i> (L.) P.Beauv. ex Roem. & Schult	KP873337(2)	KP873911(2)	KP873553(2)	KP874035(2)	KP873754(2)
<i>Disakisperma dubium</i> (Kunth) P. M. Peterson & N. Snow	GU359145(1)	GU359442(1)	GU359811(1)	GU360416(1)	GU360695(1)
<i>Disakisperma obtusiflora</i> (Hochst.) P. M. Peterson & N. Snow	JQ345187(4)		JQ345340(4)	JQ345298(4)	JQ345255(4)
<i>Eleusine africana</i> Kenn.-O'Byrne	AY515199(5)	HQ202648(6)	HQ202625(6)	HQ202640(6)	HQ202632(6)
<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.	AY515204(5)	HQ202649(6)	HQ202626(6)	HQ202641(6)	HQ202633(6)
<i>Eleusine floccifolia</i> (Forssk.) Spreng.	AY515208(5)	HQ202650(6)	HQ202627(6)	HQ202642(6)	HQ202634(6)
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn	GU359338(1)	GU359473(1)	GU359797(1)	GU360472(1)	GU360496(1)
<i>Eleusine jaegeri</i> Pilg.	AY515213(5)	HQ202651(6)		HQ202644(6)	HQ202636(6)
<i>Eleusine multiflora</i> Hochst. ex A. Rich.	AY515221(5)	HQ202653(6)	HQ202630(6)	HQ202646(6)	HQ202638(6)
<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.	AY515224(5)	HQ202654(6)		HQ202647(6)	HQ202639(6)
<i>Enteropogon acicularis</i> (Lindl.) Lazarides	KP873363(2)	KP873921(2)	KP873579(2)	KP874046(2)	KP873765(2)



<i>Enteropogon dolichostachyus</i> (Lag.)	KP873371(2)		KP873587(2)	KP874052(2)	KP873771(2)
<i>Enteropogon macrostachyus</i> (Hochst. ex A. Rich.) Munro ex Benth.	GU359340(1)	GU359472(1)	GU359795(1)	GU360470(1)	GU360494(1)
<i>Enteropogon ramosus</i> B.K. Simon	GU359341(1)	GU359470(1)	GU359794(1)	GU360469(1)	GU360493(1)
<i>Eustachys distichophylla</i> (Lag.) Nees	EF153051(3)	GU359440(1)	GU359805(1)	GU360387(1)	GU360523(1)
<i>Eustachys paspaloides</i> (Vahl) Lanza & Mattei	GU359312(1)	GU359439(1)	GU359819(1)	GU360386(1)	GU360522(1)
<i>Eustachys paspaloides subsp caribaea</i> (Spreng.) Nowack	KY302303*		KY302323*		KY302336*
<i>Eustachys petraea</i> (Sw.) Desv.	GU359313(1)	GU359438(1)	GU359833(1)	GU360385(1)	GU360637(1)
<i>Eustachys retusa</i> (Lag.) Kunth	KY302305*	KY302315*	KY302324*	KY302331*	KY302337*
<i>Eustachys uliginosa</i> (Hack.) Herter	KY302304*				
<i>Harpochloa falx</i> (L.f.) Kuntze	KP873400(2)		KP873613(2)	KP874072(2)	KP873799(2)
<i>Leptochloa chloridiformis</i> (Hack.) Parodi	KY302306*	KY302316*		KY302332*	KY302338*
<i>Leptochloa crinita</i> (Lag.) P. M. Peterson & N. Snow	GU359171(1)	GU359555(1)	GU359907(1)	GU360363(1)	GU360625(1)
<i>Leptochloa digitata</i> (R. Br.) Domin	JQ345178(4)	JQ345213(4)	JQ345331(4)	JQ345289(4)	JQ345246(4)
<i>Leptochloa pluriflora</i> (E. Fourn.) P. M. Peterson & N. Snow	GU359214(1)	GU359553(1)	GU359934(1)	GU360374(1)	GU360653(1)
<i>Leptochloa virgata</i> Beauv.	JQ345195(4)	JQ345226(4)	JQ345351(4)	JQ345306(4)	JQ345264(4)
<i>Lepturus gasparricensis</i> Fosberg	GU359149(1)	GU359477(1)	GU359807(1)	GU360429(1)	GU360692(1)
<i>Lepturus radicans</i> (Steud.) A. Camus			GU359806(1)		
<i>Lepturus repens</i> R. Br.	GU359150(1)	GU359427(1)	GU359893(1)	GU360428(1)	GU360691(1)
<i>Micrachne patentiflora</i> (Stent & J.M.Ratray) P.M.Peterson	GU359254(1)	GU359374(1)	GU359883(1)	GU360458(1)	GU360584(1)
<i>Microchloa caffra</i> Nees	GU359155(1)	GU359453(1)	GU359972(1)	GU360424(1)	GU360670(1)
<i>Microchloa indica</i> (L.f.) P.Beauv.	EF153064(3)			DQ242046(7)	
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	GU359141(1)	GU359434(1)	GU359971(1)	GU360423(1)	GU360684(1)
<i>Oxychloris scariosa</i> (F. Muell.) Lazarides	KP873414(2)	KP873952(2)	KP873631(2)	KP874086(2)	KP873813(2)
<i>Rendlia cupricola</i> J. Divign.	KY302307*				
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	KJ768886(8)		KJ768981(8)	KP874087(2)	KP873814(2)
<i>Schoenefeldia transiens</i> (Pilg.) Chiov	JQ345201(4)	JQ345230(4)	JQ345357(4)	JQ345312(4)	JQ345270(4)
<i>Tetrapogon cenchrifomis</i> (A. Rich.) Clayton	GU359220(1)		GU359902(1)	GU360366(1)	GU360620(1)
<i>Tetrapogon fasciculata</i> Hitchc. & Chase	GU359156(1)	GU359528(1)	GU359982(1)	GU360317(1)	GU360638(1)
<i>Tetrapogon villosus</i> Desf.	GU359221(1)	GU359514(1)	GU359901(1)	GU360367(1)	GU360619(1)

**Apéndice 4.** Gráfico de dispersión del método de agrupamiento jerárquico de Ward para el carácter “número de ramas primarias”. Los agrupamientos fueron obtenidos usando la media de cada rango de ramas. Referencia de colores: azul para agrupamiento “1-6 ramas primarias”, amarillo para agrupamiento “7-13 ramas primarias”, y verde para agrupamiento “>13 ramas primarias”.



**Apéndice 5.** Lista de especies y codificación de los estados de carácter.

Especie	Apariencia general	Número de ramas primarias	Grado de homogenización	Truncamiento	Número de antecios por espiguilla	Número de antecios fértiles por espiguilla
<i>Astrebala elymoides</i>	2	0	1	1	0	0-1
<i>Astrebala lappacea</i>	2	0	1	1	0	1
<i>Astrebala pectinata</i>	2	0	1	1	0	1
<i>Austrochloris dichanthioides</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Chloris barbata</i>	1	1	1	1	0	0
<i>Chloris castilloniana</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Chloris cucullata</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Chloris gayana</i>	1	1	1	1	0	0
<i>Chloris grandiflora</i>	1	0	1	1	0	0
<i>Chloris halophila</i> var <i>halophila</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Chloris halophila</i> var <i>humilis</i>	1	0-2	1	0-1	1	0
<i>Chloris mossambicensis</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Chloris nutans</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Chloris orthonoton</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Chloris pectinata</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Chloris pycnothrix</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Chloris submutica</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Chloris truncata</i>	1	0	1	1	1	0-1
<i>Chloris virgata</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Chrysochloa hindsii</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Coelachyrum lagopoides</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Coelachyrum poiflorum</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Cynodon affinis</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon arcuatus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon convergens</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>biflorus</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>dactylon</i>	1	0-2	1	0-1	2	0
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>pilosus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon hirsutissimus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon incompletus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon incompletus</i> var <i>hirsutus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon maritimus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon nlemfuensis</i>	1	0-2	1	0-1	2	0
<i>Cynodon pascuus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon plectostachyus</i>	1	2	1	0	2	0
<i>Cynodon simonii</i>	1	0	1	1	2	0

<i>Cynodon tenellus</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Cynodon trasvaalensis</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Dinebra caudata</i>	0	2	1	1	0	1
<i>Dinebra coerulescens</i>	0	2	1	1	0	1
<i>Dinebra decipiens</i> subsp <i>asthenes</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Dinebra decipiens</i> subsp <i>peacockii</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Dinebra ligulata</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Dinebra marquisensis</i>	0	2	0	0	0	1
<i>Dinebra nealleyi</i>	0	2	1	1	0	1
<i>Dinebra neesii</i>	0	2	1	1	0	0
<i>Dinebra paniceae</i> subsp <i>brachiata</i>	0	2	1	1	0	1
<i>Dinebra paniceae</i> subsp <i>mucronata</i>	0	2	1	1	0	1
<i>Dinebra panicoides</i>	0	2	0-1	0	0	1
<i>Dinebra retroflexa</i>	0	2	1	0	1	0-1
<i>Dinebra scabra</i>	0	2	0	0	0	1
<i>Dinebra somalensis</i>	0	0	1	1	0	1
<i>Dinebra southwoodii</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Dinebra squarrosa</i>	0	1	1	1	0	1
<i>Dinebra viscida</i>	0	2	0-1	0	0	1
<i>Dinebra xerophila</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fascicularis</i>	0	2	0-1	0	0	1
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fusca</i>	0	2	0-1	0	0	1
<i>Diplachne fusca</i> var <i>muelleri</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Diplachne fusca</i> var <i>uninervia</i>	0	2	1	0	0	1
<i>Disakisperma dubium</i>	0	1	1	0-1	0	1
<i>Disakisperma obtusiflora</i>	0	0	1	1	0	1
<i>Eleusine africana</i>	1	1	1	1	0	1
<i>Eleusine coracana</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Eleusine floccifolia</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Eleusine indica</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Eleusine jaegeri</i>	1	1-2	1	0-1	0	1
<i>Eleusine multiflora</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Eleusine tristachya</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Enteropogon acicularis</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Enteropogon dolichostachyus</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Enteropogon macrostachyus</i>	2	0	1	1	0	0
<i>Enteropogon ramosus</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Eustachys distichophylla</i>	1	2	1	0-1	1	0

<i>Eustachys paspaloides</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Eustachys paspaloides</i> subsp <i>caribaea</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Eustachys petraea</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Eustachys retusa</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Eustachys uliginosa</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Harpochoa falx</i>	2	0	1	1	0	0
<i>Leptochloa chloridiformis</i>	1	1	1	1	0	1
<i>Leptochloa crinita</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Leptochloa digitata</i>	1	2	1	1	0	1
<i>Leptochloa pluriflora</i>	1	1	1	1	0	0-1
<i>Leptochloa virgata</i>	0	2	1	0-1	0	1
<i>Lepturus gasparricensis</i>	2	0	1	1	1	0
<i>Lepturus radicans</i>	2	0	1	1	2	0
<i>Lepturus repens</i>	2	0	1	1	1	0
<i>Micrachne patentiflora</i>	2	0	1	1	2	0
<i>Microchloa caffra</i>	2	0	1	1	2	0
<i>Microchloa indica</i>	2	0	1	1	2	0
<i>Microchloa kunthii</i>	2	0	1	1	2	0
<i>Oxychloris scariosa</i>	1	0	1	1	0	0
<i>Rendlia cupricola</i>	2	0	1	1	1	0
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Schoenefeldia transiens</i>	1	0	1	1	2	0
<i>Stapfochloa canterae</i>	1	0	1	1	0	0
<i>Stapfochloa ciliata</i>	1	0	1	1	0	0
<i>Stapfochloa dandyana</i>	1	1	1	1	0	0
<i>Stapfochloa parvispicula</i>	1	1	1	1	0	0
<i>Tetrapogon cenchriformis</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Tetrapogon fasciculatus</i>	2	0	1	1	1	0
<i>Tetrapogon villosus</i>	2	0	1	1	0	0-1

**Apéndice 6.** Estados de carácter de los 112 taxones de Eleusininae. En paréntesis se indican los estados menos comunes.

Especies	Apariencia general	Nº ramas primarias	Promedio o nº ramas primarias	Truncamiento	Grado de homogenización	Máximo grado de ramificación	Nº antecios por espiguilla
<i>Astrebla elymoides</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Astrebla lappacea</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Astrebla pectinata</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Astrebla squarrosa</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Austrochloris dichanthioides</i>	Digitada	2	2	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris barbata</i>	Digitada	4-18	8,5	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Chloris castilloniana</i>	Digitada	8-16	11,1	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris cucullata</i>	Digitada	8-15	11	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris formosana</i>	Digitada	6-7	6,67	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Chloris gayana</i>	Digitada	7-19	12,14	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Chloris grandiflora</i>	Digitada	3-5	4	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Chloris halophila</i> var <i>halophila</i>	Digitada	9-20	12,22	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris halophila</i> var <i>humilis</i>	Digitada	5-10 (47)	6,33 (47)	Si (No)	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris mossambicensis</i>	Digitada	4-8	5,66	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris nutans</i>	Digitada	2-4	3	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Chloris orthonoton</i>	Digitada	10	10	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris pectinata</i>	Digitada	5-7	5,66	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris pycnothrix</i>	Digitada	5-7	5,55	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris radiata</i>	Digitada	6	6	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris submutica</i>	Digitada	5-11	8,66	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris truncata</i>	Digitada	6-7	6,5	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chloris virgata</i>	Digitada	5-15	8,2	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chrysochloa hindsii</i>	Digitada	2	2	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Chrysochloa hubbardiana</i>	Digitada	2-4	3,33	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Coelachyrum lagopoides</i>	Digitada	3-4	3,5	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Coelachyrum poiflorum</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Multi-flora

<i>Cynodon affinis</i>	Digitada	4-6	5	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon arcuatus</i>	Digitada	4-6	5	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon convergens</i>	Digitada	3	3	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>biflorus</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>dactylon</i>	Digitada	4-6 (31)	5,14 (31)	Si (No)	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>longiglumis</i>	Digitada	4-5 (30)	4,5 (30)	Si (No)	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon dactylon</i> var <i>pilosus</i>	Digitada	4-5	4,8	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon hirsutissimus</i>	Digitada	6	6	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon incompletus</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon incompletus</i> var <i>hirsutus</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon maritimus</i>	Digitada	4-7	5,14	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon nlemfuensis</i>	Digitada	5-6 (90)	5,33 (90)	Si (No)	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon pascuus</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon plectostachyus</i>	Digitada	50-60	55	No	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon simonii</i>	Digitada	2-3	2,5	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon tenellus</i>	Digitada	2-6	4	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Cynodon trasvaalensis</i>	Digitada	2-3	2,5	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Dinebra caudata</i>	Piramidal	17	17	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra coerulescens</i>	Piramidal	30	30	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra decipiens</i> subsp. <i>asthenes</i>	Piramidal	28	28	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra decipiens</i> subsp. <i>peacockii</i>	Piramidal	20	20	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra ligulata</i>	Piramidal	65	65	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra marquisensis</i>	Piramidal	30-60	50	No	Parcial	3	Multi-flora
<i>Dinebra nealleyi</i>	Piramidal	50-60	56,67	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra neesii</i>	Piramidal	30	30	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra paniceae</i> subsp. <i>brachiata</i>	Piramidal	70	70	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra paniceae</i> subsp. <i>mucronata</i>	Piramidal	25-26	25,5	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra panicoides</i>	Piramidal	30-78	48	No	Parcial (Completa)	2-3	Multi-flora
<i>Dinebra retroflexa</i>	Piramidal	58-68	63	No	Completa	2	Bi-flora
<i>Dinebra scabra</i>	Piramidal	80-130	90	No	Parcial	3	Multi-flora

<i>Dinebra somalensis</i>	Piramidal	4	4	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra southwoodii</i>	Piramidal	45	45	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra squarrosa</i>	Piramidal	12	12	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Dinebra viscida</i>	Piramidal	12-47	27	No	Parcial (Completa)	2-3	Multi-flora
<i>Dinebra xerophila</i>	Piramidal	30	30	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fascicularis</i>	Piramidal	12-31	21,5	No	Parcial (Completa)	2-3	Multi-flora
<i>Diplachne fusca</i> var <i>fusca</i>	Piramidal	17-23	20	No	Parcial (Completa)	2-3	Multi-flora
<i>Diplachne fusca</i> var <i>muelleri</i>	Piramidal	15	15	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Diplachne fusca</i> var <i>uninervia</i>	Piramidal	20-65	34,37	No	Completa	2	Multi-flora
<i>Disakisperma dubium</i>	Piramidal	5-17 (5-10)	11,14 (7,5)	No (Si)	Completa	2	Multi-flora
<i>Disakisperma obtusiflora</i>	Piramidal	4	4	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine africana</i>	Digitada	6-11	7,75	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine coracana</i>	Digitada	2-6	4	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine floccifolia</i>	Digitada	3-6	4,33	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine indica</i>	Digitada	2-10	5,22	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine jaegeri</i>	Digitada	9 (46)	9 (46)	Si (No)	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine multiflora</i>	Digitada	3-4	3,33	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Eleusine tristachya</i>	Digitada	2-3	2,25	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Enteropogon acicularis</i>	Digitada	7	7	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Enteropogon dolichostachyus</i>	Digitada	9	9	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Enteropogon macrostachyus</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Enteropogon ramosus</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Eustachys brevipila</i>	Digitada	4	4	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Eustachys distichophylla</i>	Digitada	8-25 (79-113)	19 (96)	Si (No)	Completa	2	Bi-flora
<i>Eustachys paspaloides</i>	Digitada	4-6	4,66	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Eustachys paspaloides</i> subsp. <i>caribaea</i>	Digitada	4-14	7,5	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Eustachys petraea</i>	Digitada	3-4	3,5	Si	Completa	2	Bi-flora

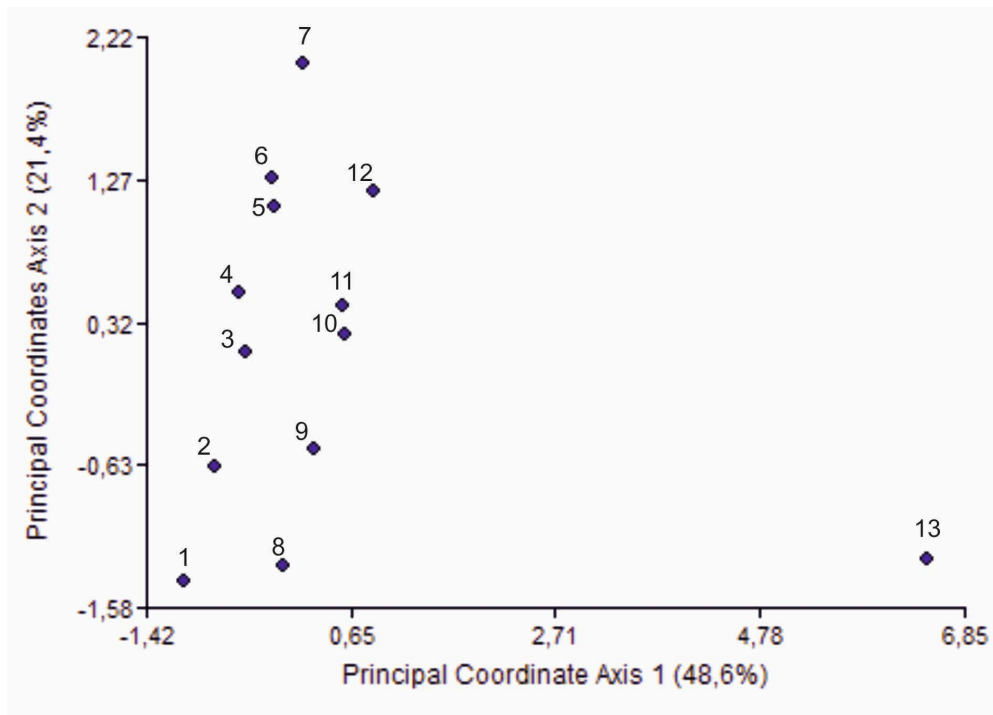


<i>Eustachys retusa</i>	Digitada	6-15	8,86	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Eustachys uliginosa</i>	Digitada	6-10	7,6	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Harpochloa falx</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Leptochloa chloridiformis</i>	Digitada	6-15	9,7	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Leptochloa crinita</i>	Digitada	8-15	12,5	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Leptochloa digitata</i>	Digitada	25	25	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Leptochloa pluriflora</i>	Digitada	8-22	12,5	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Leptochloa virgata</i>	Piramidal	11-28 (34-72)	18,4 (51)	Si (No)	Completa	2	Multi-flora
<i>Lepturus acutiglumis</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Lepturus gasparricensis</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Lepturus radicans</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Lepturus repens</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Micrachne patentiflora</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Microchloa caffra</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Microchloa indica</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Microchloa kunthii</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Oxychloris scariosa</i>	Digitada	4-6	5	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Rendlia cupricola</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	Digitada	2-3	2,33	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Schoenefeldia transiens</i>	Digitada	2	2	Si	Completa	2	Uni-flora
<i>Sclerodactylon macrostachyum</i>	Digitada	2-4	2,66	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Stapfochloa berroi</i>	Digitada	3-4	3,5	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Stapfochloa canterae</i>	Digitada	3-5	4,2	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Stapfochloa ciliata</i>	Digitada	3-6	4,3	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Stapfochloa dandyana (elata)</i>	Digitada	5-24	11,4	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Stapfochloa parvispicula</i>	Digitada	12	12	Si	Completa	2	Multi-flora
<i>Tetrapogon cenchriformis</i>	Digitada	1-2	1,33	Si	Completa	2	Multi-flora

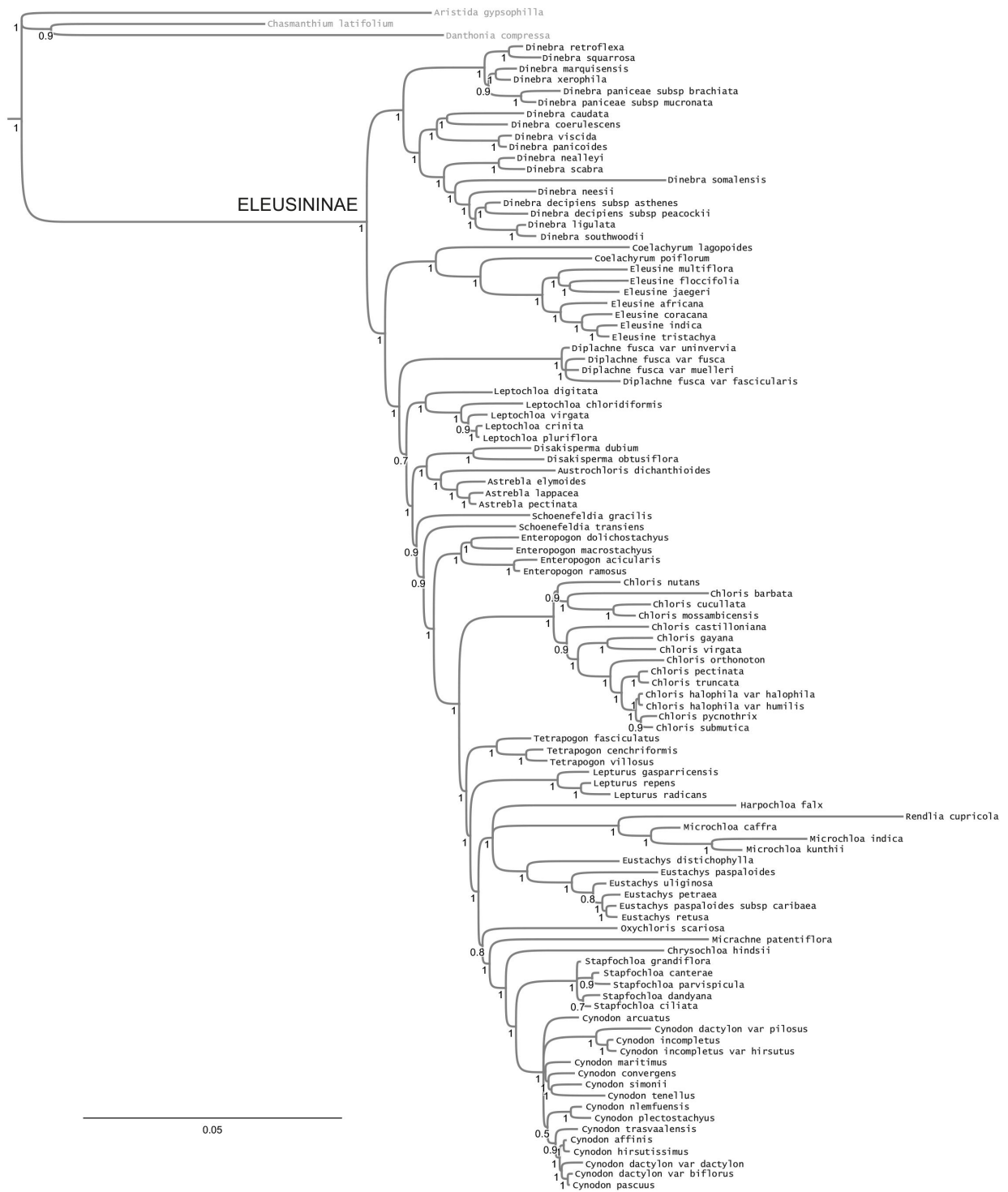
---

<i>Tetrapogon fasciculatus</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Bi-flora
<i>Tetrapogon villosus</i>	Uni-ramificada	1	1	Si	Completa	2	Multi-flora

**Apéndice 7.** Gráfico del análisis de coordenadas principales (ACP). El porcentaje de variación explicado por el análisis está indicado en los ejes. Los números indican los diferentes tipos de inflorescencia descritos en la Tabla 1.



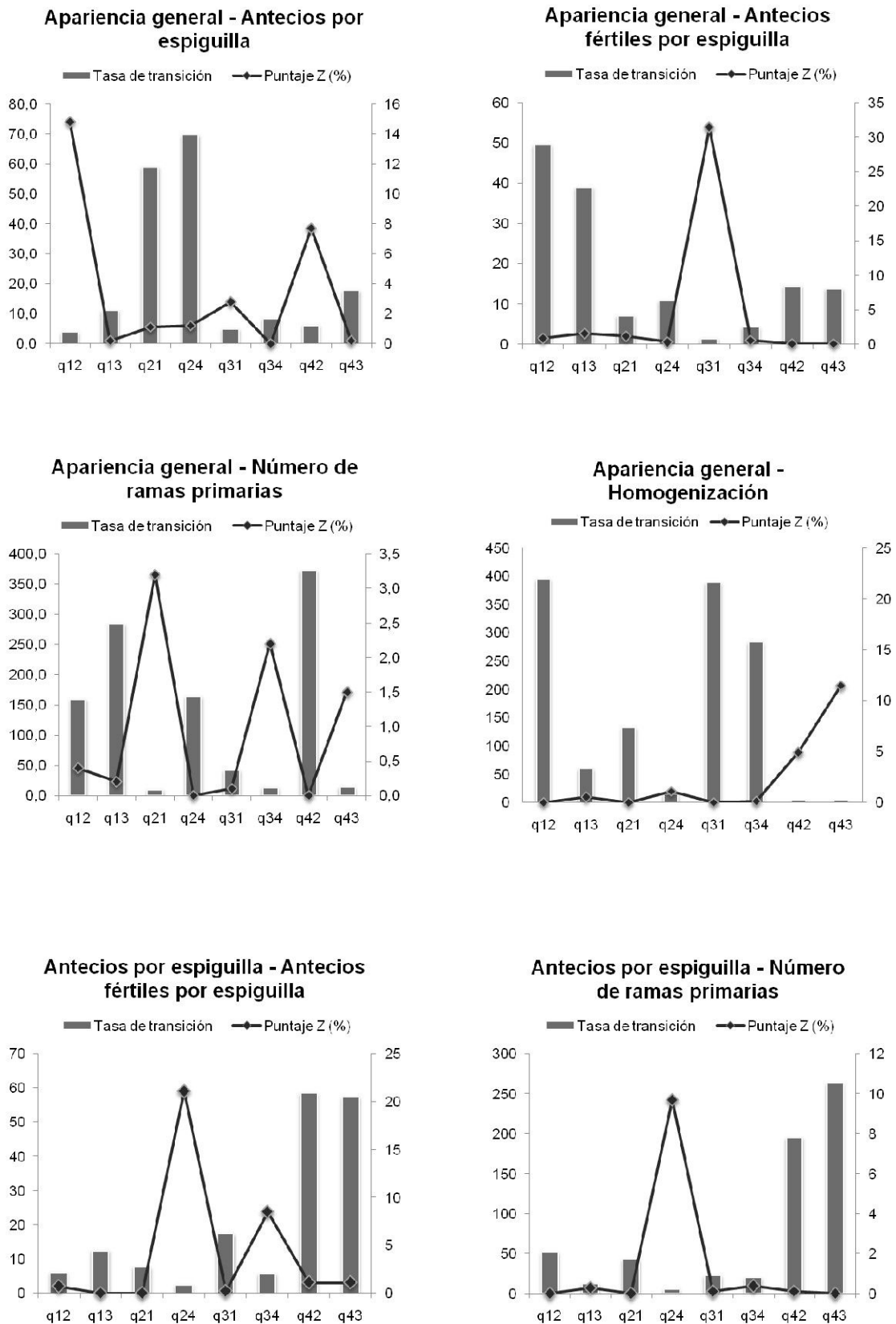
**Apéndice 8.** Árbol de mayoría de consenso del método Bayesiano MCMC de la subtribu Eleusininae. Los números debajo de las ramas corresponden a probabilidades posteriores (PP).



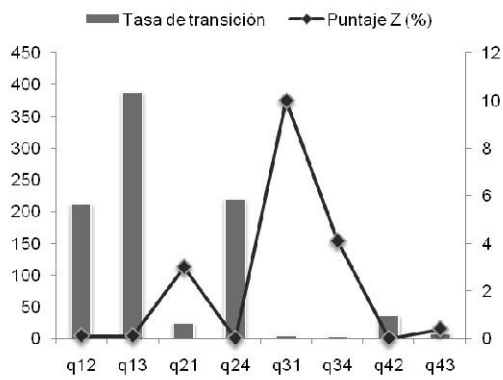
**Apéndice 9.** Resultados de los modelos ordenados y desordenados de evolución de caracteres con métodos ML y MCMC.

Carácter	Modelo	ML		MCMC		
		-log likelihood	Diferencia	ln <i>P</i> (modelo/datos)	s.e.	lnBF
Apariencia general	Libre	-44,838	0,0	-48,921	+/- 0,161	1,8
	Restringido	-44,845		-47,264	+/- 0,198	
Número de ramas primarias	Libre	-70,488	0,3	-75,844	+/- 0,238	2,2
	Restringido	-70,796		-73,649	+/- 0,16	
Grado de homogenización	Libre	-9,036	3,4	-10,241	+/- 0,108	3,2
	Restringido	-12,390		-13,458	+/- 0,108	
Truncamiento	Libre	-24,597	12,2	-26,322	+/- 0,209	10,0
	Restringido	-36,829		-36,361	+/- 0,156	
Número de antecios por espiguilla	Libre	-61,402	0,0	-65,096	+/- 0,295	2,0
	Restringido	-61,404		-63,143	+/- 0,108	
Número de antecios fértiles por espiguilla	Libre	-28,824	11,4	-29,905	+/- 0,094	10,5
	Restringido	-40,261		-40,380	+/- 0,154	

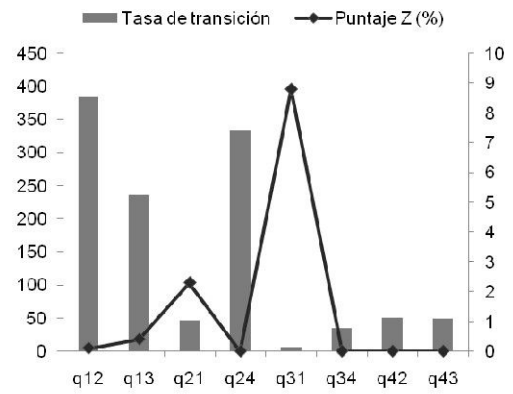
**Apéndice 10.** Tasas de transición MCMC y puntajes z de los pares de caracteres que mostraron evidencia positiva de evolución correlativa.



**Homogenización - Antecios fértiles por espiguilla**



**Homogenización - Número de ramas primarias**



**Apariencia general - Número de ramas primarias**

