

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



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

**DIVERSIDAD Y EVOLUCIÓN DE LAS
INFLORESCENCIAS EN LAS SUBTRIBUS
MÁS DERIVADAS DE CYNODONTEAE
(CHLORIDOIDEAE-POACEAE)**

Lic. Vanesa Pilatti

Director de Tesis: Dr. Abelardo Vegetti

Co-directora de Tesis: Dra. Renata Reinheimer

Morfología Vegetal - Facultad de Ciencias Agrarias
Universidad Nacional del Litoral

-2016-

A Gonzalo...
a mi querida familia...
y a mis abuelos...

AGRADEZCO...

...a la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas (FBCB-UNL) por permitirme realizar el “Doctorado en Ciencias Biológicas”; y especialmente a todo el grupo de personas, que siempre de manera amable y eficaz pudieron resolver todas mis inquietudes.

...a la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA-UNL), por haberme abierto sus puertas, y facilitado herramientas e infraestructura para la realización de esta tesis.

...al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por haberme otorgado las becas de posgrado (“Tipo I” y “Tipo II”) que me permitieron dedicarme exclusivamente a la tesis.

... a Abelardo Vegetti, por haberme dado la posibilidad de integrar su grupo de trabajo y poder trabajar con las plantas, por transmitirme todos su conocimiento sobre el mundo de las inflorescencias y la morfología vegetal, por confiar siempre en mí, por su buena predisposición siempre, por su apoyo y cariño.

... a Renata Reinheimer, por haber aceptado ser mi co-directora, por su actitud reflexiva y crítica, por todo el esfuerzo y dedicación que me brindo principalmente en este último tiempo, por sus consejos valiosos a lo largo del doctorado y de la escritura de la tesis.

... a Andrea Reutemann y Leandro Lucero, por la amabilidad que me ofrecieron desde el primer día que llegue a FCA, por enseñarme la mayoría de las metodologías que utilice en esta tesis, por aguantar mis infinitas preguntas y por su buena onda y predisposición hacia mí.

...a Juan Carlos Tivano, Juan Manuel Acosta, Sebastián Muchut, Ana González, Héctor Sato, Pablo Ortega y su equipo, porque sin su ayuda, predisposición y ganas no hubiese podido realizar los viajes de colección, que me permitieron llegar hasta los lugares más insólitos para encontrar las plantas para hacer los estudios de desarrollo... viajes que nunca voy a olvidar... simplemente gracias.

... a Vanina y Pablo, los técnicos del Instituto de Física del CCT Rosario (CONICET-UNR), por su gran paciencia y dedicación a la hora de tomar las fotografías con el microscopio electrónico de barrido.

... a toda la cátedra de Morfología Vegetal por permitirme ser uno más de ellos, por los hermosos recuerdos que me llevo y por la buena predisposición que siempre me brindaron.

...a mis compañeros del laboratorio, a Nora Uberti Manassero y Sebastián Muchut, por estar en todas, en las buenas y sobre todo en las malas, por los debates multidisciplinares, por aguantar mis altibajos, principalmente en este último tiempo, y gracias por la buena onda que le pusieron a cada día... eso es lo que da ganas de trabajar y seguir adelante... nunca pierdan el sentido del humor frente a nada.

...a mi querida familia por estar siempre apoyándome en todo lo que emprendo y por saber entender mi ausencia en estos últimos meses... los quiero mucho!!

...a mis amigas del alma y de toda la vida, a pesar de que la mayoría no entiende lo que hago siempre estuvieron presentes y se interesaron por saber cómo me iba, por darme aliento a seguir y por comprender mi ausencia en este último tiempo, sumado a la distancia que nos separa... gracias por estar siempre... las quiero muchísimo!!

...a una persona muy especial en mi vida, a Gonzalo, porque desde el primer día que me propusieron hacer el Doctorado me alentó a seguir adelante y sobre todo a crecer profesionalmente, por entender y respetar mis tiempos de trabajo y escritura de la tesis, por no reclamar mi ausencia, por darme aliento día a día para que nunca baje los brazos y la pelee hasta el final... vos más que nadie sabes el esfuerzo y el esmero que le dediqué a este Doctorado....Gracias de todo corazón!!... te amo!!.

ÍNDICE

ABREVIATURAS	VII
RESUMEN	VIII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 La familia Poaceae	2
1.2 La subfamilia Chloridoideae	4
1.3 La tribu Cynodonteae	5
1.4 Las subtribus más derivadas de Cynodonteae	5
1.4.1 Características generales de las subtribus a estudiar	6
1.4.2 Variación en las estructuras reproductivas entre las diferentes subtribus	10
1.5 Herramientas que permiten estudiar y comprender las variaciones de las inflorescencias	14
1.5.1 Estudios morfológicos comparativos de las inflorescencias adultas	14
1.5.2 Estudios comparativos de desarrollo en inflorescencias	16
1.5.3 Estudios evolutivos de las variaciones morfológicas presentes en las inflorescencias	16
1.6 Hipótesis de trabajo	17
2. OBJETIVOS	18
2.1 Objetivo general	19
2.2 Objetivos específicos	19
3. MATERIALES Y MÉTODOS	20
3.1 Estudio morfológico comparativo de las inflorescencias adultas	21
3.2 Estudio comparativo del desarrollo de las inflorescencias	21
3.3 Análisis filogenético	22
3.3.1 Taxones utilizados	22
3.3.2 Extracción, amplificación y secuenciación de ADN	22
3.3.3 Filogenia molecular del linaje estudiado	23
3.4 Reconstrucción ancestral de los caracteres de inflorescencia	24
4. RESULTADOS	26
4.1 Estudios de las inflorescencias adultas	27
4.1.1 Estructura general de la planta: la “sinflorescencia”	27
4.1.2 Variaciones tipológicas en la inflorescencia	35

4.2 Estudio comparativo del desarrollo de inflorescencia, espiguilla y flor	45
4.2.1 Desarrollo del sistema de ramificación de las inflorescencias	45
4.2.2 Desarrollo de las espiguillas	64
4.2.3 Desarrollo de las flores	67
4.3 Análisis filogenético	90
4.4 Reconstrucción ancestral de los caracteres de inflorescencia	92
5. DISCUSIÓN	99
5.1 La sinflorescencia	100
5.2 La estructura de la inflorescencia adulta	101
5.3 Desarrollo de las inflorescencias, espiguillas y flores	107
5.3.1 Cambios en el meristema apical relacionados con la transición a floración	107
5.3.2. Desarrollo del sistema de ramificación de la inflorescencia	108
5.3.3. Desarrollo de las espiguillas	112
5.3.4. Desarrollo de las flores	113
5.4 Análisis filogenético	119
5.5 Reconstrucción ancestral de los caracteres de inflorescencia	120
6. CONCLUSIONES	124
7. BIBLIOGRAFÍA	127
8. APÉNDICES	147
Apéndice 1.	148
Apéndice 2.	156
Apéndice 3	157
Apéndice 4	170
Apéndice 5.	171
Apéndice 6.	174
Apéndice 7.	177
Apéndice 8.	182
Apéndice 9.	186
Apéndice 10.	187
Apéndice 11.	188
Apéndice 12.	189

ABREVIATURAS

a: antera	ov: ovario
Ag: androginóforo	P: pálea
AT: antotagma	R ¹ : rama de primer orden
Br: bráctea	R ² : rama de segundo orden
c: carpelo	R ³ : rama de tercer orden
co: tejido conectivo	R ⁴ : rama de cuarto orden
Cof: coflorescencia	R ⁵ : rama de quinto orden
e: estambre	Ra: raquilla
eg: estigma	Rc ¹ : rama de primer orden corta
EP: eje principal	Rl ¹ : rama de primer orden larga
esp: espiguilla	R ^{TT} : rama del trofotagma
est: estaminodio	t: teca
et: estilo	TT: trofotagma
f: filamento	ZE: zona de enriquecimiento
Fl: flor	ZH: zona de inhibición
FP: florescencia principal	ZI: zona de innovación
g: gineceo	
Gi: gluma inferior	
Gs: gluma superior	
Hv: hoja vegetativa	
I: inflorescencia	
IN: ejes de innovación	
L: lemma	
L ₁ : lemma de la flor proximal	
L ₂ , L ₃ , L ₄ : lemma de flores estériles distales	
lo: lodícula	
MA: meristemas apical	
Mesp: meristema de espiguilla	
Mf: meristema floral	
Mfd: meristema de la floral distal	
Mfp: meristema de la floral proximal	
o: óvulo	

RESUMEN

El linaje más derivado de la tribu Cynodonteae está constituido por las subtribus Monanthochloinae, Hilariinae, Boutelouinae, Scleropogoninae y Muhlenbergiinae. Sus especies se caracterizan por presentar una gran diversidad morfológica en inflorescencias, espiguillas y flores. Sin embargo, no existen trabajos que describen las estructuras reproductivas y los procesos de desarrollo involucrados en la diversificación de las inflorescencias en un contexto evolutivo. Es por eso que se realizó un estudio morfológico comparativo de las inflorescencias adultas de 91 especies abarcando la mayoría de los géneros presentes en las subtribus. Considerando que las estructuras adultas son el resultado final de un programa de desarrollo, se realizó un estudio comparativo del desarrollo de inflorescencia, espiguilla y flor utilizando imágenes de microscopía electrónica de barrido (MEB) de 17 especies pertenecientes al linaje en estudio. Para entender la evolución de la morfología de las inflorescencias, se realizaron reconstrucciones ancestrales de los caracteres de inflorescencia mediante los métodos Máxima Parsimonia e Inferencia Bayesiana. Los resultados obtenidos demuestran que varios caracteres morfológicos y procesos tipológicos podrían explicar la diversidad aparente que presentan las inflorescencias adultas. Por otro lado, se identificaron diferentes patrones de desarrollo en el sistema de ramificación de la inflorescencia y en espiguilla. Además, se reconocieron diversos patrones de desarrollo floral que determinan la sexualidad de la flores. El estudio filogenético muestra que el linaje más derivado de Cynodonteae y las subtribus que lo conforman son monofiléticos. La reconstrucción ancestral del carácter presencia/ausencia de florescencia principal muestra una clara tendencia hacia inflorescencias que pierden la florescencia principal en grupos derivados. Sin embargo, los análisis de reconstrucción ancestral de los caracteres homogenización, grado de ramificación y tipo de inflorescencia mostraron varias tendencias evolutivas, debido a que son caracteres propensos a cambiar entre los diferentes estados. En conclusión, las inflorescencias del linaje más derivado de Cynodonteae resultaron ser un grupo de estudio muy interesante debido a la gran diversidad morfológica que presentan las estructuras adultas y a los diversos procesos de desarrollo que se encuentran involucrados en la formación de dichas estructuras reproductivas. Al analizar la morfología de las inflorescencia desde una perspectiva evolutiva, podemos concluir que varias tendencias evolutivas debieron ocurrir para originar la diversidad de inflorescencias presente en linaje estudiado.

ABSTRACT

The most derived lineage within Cynodonteae is constituted by Monanthochloinae, Hilariinae, Boutelouinae, Scleropogoninae and Muhlenbergiinae subtribus. Their species are characterized by having a large morphological diversity in inflorescence, spikelet and flower. However, there are not studies that describe the reproductive structures and development processes involved in the diversification of the inflorescence an evolutionary context. For this reason a comparative morphological study of 91 adult species inflorescences was performed covering most genres present in the subtribes. Whereas the adult structures are the final results of development programs, a comparative study of 17 species lineage was performed using scanning electron microscopy (SEM) images of inflorescence, spikelet and flower. To understand the evolution of the morphology of inflorescences, ancestral reconstructions of the inflorescence characters were performed using Maximum Parsimony and Bayesian inference methods. The results show that several morphological characters and typological processes could explain the apparent diversity in adult inflorescences. Using SEM images, different development patterns were identified in the inflorescence branching system and spikelet. In addition, were recognized different floral developmental patterns determining the sexuality of flowers. The phylogenetic study shows that the most derived lineage of Cynodonteae and the subtribes that comprise it are monophyletic. The reconstruction of the ancestral character presence/absence of main florescence shows a clear trend towards inflorescences that lose the main florescence in derivatives groups. However, analysis of ancestral reconstruction of characters homogenization, degree of branching and type of inflorescence showed several evolutionary trends, because they are characters likely to change between different states. In conclusion, the inflorescence the most derived lineage of Cynodonteae proved to be a very interesting study group due to the large morphological diversity of adult structures and different development processes that are involved in the formation of such reproductive structures. Analyzing the morphology of the inflorescence from an evolutionary perspective, we can suggest that several evolutionary trends must occur to originate the diversity of inflorescences present in lineage studied.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 La familia Poaceae

Las gramíneas (Poaceae o Gramineae) constituyen la cuarta familia de plantas con flores más numerosa, con aproximadamente 11000 especies y 800 géneros (Clayton y Renvoize, 1986; Watson y Dallwitz, 1992; GPWG I, 2001; GPWG II, 2012). La familia se caracteriza principalmente por tener una fuerte dominancia ecológica, cubriendo aproximadamente un 30 a 45% de la superficie de la Tierra (Gibson, 2009; Peterson, 2013; Still y col., 2014). Además, es considerada cosmopolita, ocupando una amplia gama de hábitats (Tzvelev, 1989), estando presente en bosques tropicales sombríos, a pleno sol en los desiertos, desde el círculo polar hasta el ecuador y desde las cumbres de las montañas hasta el mar (Clayton y Renvoize, 1986; Convey, 2001; Gibson, 2009).

Para el hombre las gramíneas son de gran importancia, principalmente porque entre sus especies se hallan plantas alimenticias, forrajeras, de uso industrial, ornamental y medicinal (Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987). A lo largo de los años, numerosas especies han sido domesticadas para la producción de alimentos como el arroz (*Oryza sativa* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.), maíz (*Zea mays* L.), cebada (*Hordeum vulgare* L.), centeno (*Secale cereale* L.), avena (*Avena sativa* L.), entre otras (Clayton y Renvoize, 1986). Actualmente, el uso de las especies perennes de *Panicum virgatum* L. y de *Miscanthus x giganteus* Greef and Deuter ex Hodkinson and Renvoize para la producción de biocombustibles está ganando popularidad en todo el mundo (Tilman y col., 2006; Somerville, 2007; Yuan y col., 2008).

Las Poaceae pueden ser distinguidas del resto de las Angiospermas por las particularidades que presentan el embrión, el fruto, el polen, las flores y las inflorescencias (GPWG I, 2001). El fruto (cariopse) es uniseriado indehisciente y presenta la pared del fruto (pericarpio) fusionado al tegumento de la semilla (Kellogg, 2000a; GPWG I, 2001). El embrión se encuentra en la porción basal del cariopse y es altamente diferenciado, presentando meristemas del ápice y de la radícula, hojas en desarrollo y un sistema vascular bien desarrollado (Kellogg y Linder, 1995; Kellogg, 2000a). El grano de polen se distingue por poseer sólo una apertura (uniaperturado) y por presentar canales internos en la cubierta de la exina (Linder y Ferguson, 1985). La flor típica de las gramíneas presenta un gineceo central compuesto por un ovario súpero con dos estilos y sus respectivos estigmas, de 1 a 6 estambres y 2 o 3 lodículas [interpretadas por Whipple y col., (2007) como piezas reducidas del perianto] (Fig. 1A). La flor rodeada por dos órganos similares a brácteas llamados lemma y pálea [interpretadas como un profilo por Arber (1934) o como parte del ciclo del perianto externo por Malcomber y col., (2006) y Preston y Kellogg (2007)] conforman un antecio (Fig. 1A). Uno o más antecios rodeados por dos brácteas estériles, denominadas gluma inferior y

gluma superior, constituyen la espiguilla (Fig. 1B). A su vez, las espiguillas se pueden agrupar de diferentes maneras formando estructuras más complejas denominadas inflorescencias (Fig. 1C). Dependiendo del sistema de ramificación de las inflorescencias se las puede clasificar como “panojas de espiguillas”, “racimos de espiguillas” o “espiga de espiguillas”. Cabe aclarar que se pueden encontrar numerosas variaciones dentro de cada uno de estos tipos generales de inflorescencias, especialmente dentro de las denominadas panojas de espiguillas. La estructura que presentan las inflorescencias en gramíneas es importante porque está directamente relacionado con la polinización, la producción y la dispersión de las semillas. Por lo tanto, la inflorescencia es una estructura blanco de la selección natural y artificial (Friedman y Harder, 2005; Malcomber y col., 2006). Es este un objetivo de la selección natural y humana.

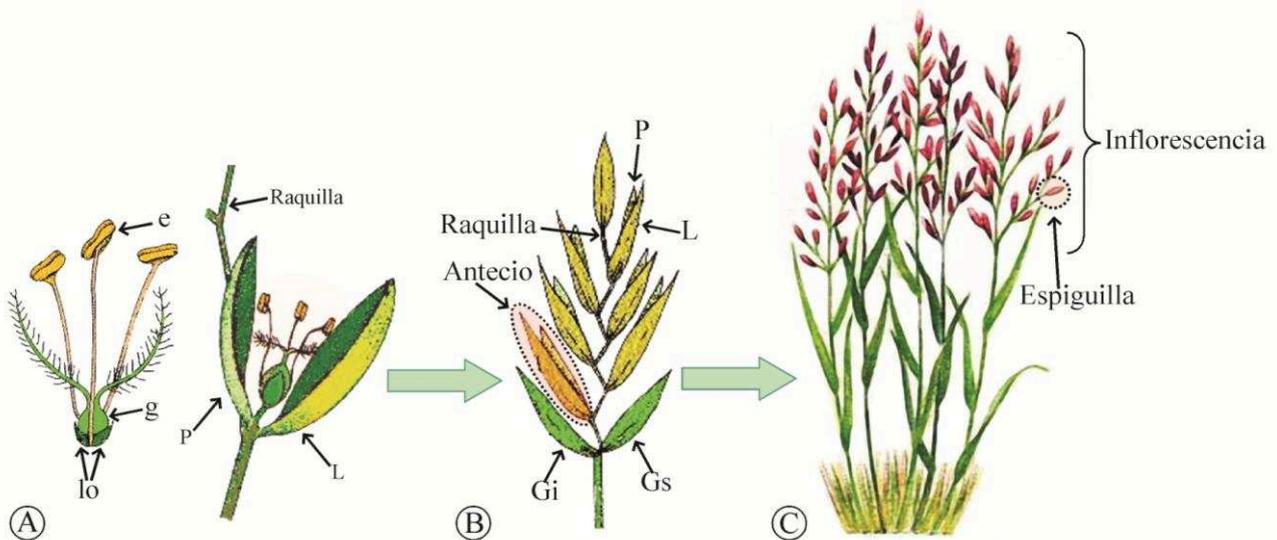


Figura 1. Esquema de la flor, espiguilla e inflorescencia de gramíneas. **A.** Dibujo esquemático de una flor (izquierda) y un antecio formado por la lemma, pálea y flor (derecha); **B.** Dibujo esquemático de una espiguilla pluriflora; **C.** Dibujo esquemático de una planta con inflorescencias formada por numerosas espiguillas. Referencias: e, estambre; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs gluma superior; L, lemma; lo, lodículas; P, pálea. (Figura modificada de García Breijo, s.f.).

Actualmente, las gramíneas son una de las pocas familias que presentan una clasificación filogenética completa generada a partir de datos moleculares que se sustenta con datos morfológicos (Kellogg, 2015). Numerosos análisis filogenéticos han demostrado la monofilia de esta familia (Bremer, 1988; Linder y Kellogg, 1995; GPWG I, 2001; Michelangeli y col., 2003; Davis y col., 2004; Graham y col., 2006; Duvall y col., 2007; Bouchenak-Khelladi y col., 2008; GPWG II, 2012; Soreng y col., 2015). En la actualidad se reconocen 12 subfamilias monofiléticas: Anomochlooideae, Pharoideae y Puelioideae son los

linajes que evolucionaron tempranamente; Bambusoideae, Ehrhartoideae, Pooideae forman el clado BEP, y Aristidoideae + Panicoideae son un grupo hermano al conjunto restante de Arundinoideae + Micraioideae, y Danthonioideae + Chloridoideae, formando el clado PACMAD (GPWG I, 2001; Sánchez-Ken y Clark, 2010; GPWG II, 2012; Soreng y col., 2015).

1.2 La subfamilia Chloridoideae

La subfamilia Chloridoideae es florística y agronómicamente importante a nivel mundial (Van den Borre y Watson, 1997). Comprende aproximadamente 131 géneros y 1601 especies de distribución subtropical y tropical con centro de radiación en África, Australia y Asia (Jacobs y col., 1999; Peterson y col., 2010a; Soreng y col., 2015). La adquisición de la vía fotosintética C₄ (NAD-ME y PCK) en la mayoría de sus representantes permitió su dispersión en los hábitats áridos, semiáridos y salinos (Clayton y Renvoize, 1986; Watson y Dallwitz, 1992; Van den Borre y Watson, 1997).

Las especies de esta subfamilia pueden ser plantas herbáceas, anuales o perennes. La forma de las inflorescencias varía entre panoja, racimo o espiga. Las espiguillas bisexuales o unisexuales (plantas monoicas o dioicas) llevan de 1 a muchas flores fértiles y generalmente están comprimidas lateralmente. Las flores se componen de una lemma de 1-15 nervios con o sin aristas, una pálea bien desarrollada, dos lodículas generalmente carnosas, un gineceo conformado por el ovario, dos estilos y estigmas, y tres estambres. El cariopse presenta un pericarpio a menudo libre y el endosperma es duro sin lípidos. El número cromosómico básico es de $x=10$ (Van den Borre y Watson, 1997; Columbus y col. 2007; Peterson y col., 2007, 2010a).

La historia taxonómica de las Chloridoideae muestra claramente las dificultades que existían en reconocer grupos supragenéricos “naturales” (monofiléticos) (GPWG, 2001; Hilu y Alice, 2001; Columbus y col., 2007; Peterson y col., 2007, 2010a). En los últimos años muchos esfuerzos se han realizado para establecer relaciones filogenéticas en las Chloridoideae, principalmente sobre la base de datos morfológicos, biogeográficos y moleculares. Actualmente, se pueden reconocer cinco tribus bien soportadas: Centropodieae, Triraphideae, Eragrostideae, Zoysieae y Cynodonteae (Hilu y Wright, 1982; Van den Borre y Watson, 1997; Hilu y Alice, 2001; Ingram y Doyle, 2004, 2007; Roodt-Wilding y Spies, 2006; Columbus y col., 2007; Liu y col., 2007, 2010; Bell y Columbus, 2008; Peterson y col., 2007, 2010a, 2011, 2012, 2014a; Bouchenak-Khelladi y col., 2008; Soreng y col., 2015).

1.3 La tribu Cynodonteae

Al presente, la tribu Cynodonteae incluye 839 especies agrupadas en 93 géneros (Soreng y col., 2015). Los miembros que constituyen esta tribu al parecer no presentan características (sinapomorfías) morfológicas que permitan distinguirlos de otros grupos taxonómicos dentro de la familia. Esto se debe a que la amplia variación estructural que exhiben las especies, es casi tan grande como la que presenta la subfamilia entera (Columbus y col., 2007; Peterson y col., 2007; Kellogg, 2015; Soreng y col., 2015). Sin embargo, Cynodonteae está soportada por datos moleculares como grupo monofilético (Columbus y col., 2007; Peterson y col., 2010a, 2012, 2014a; GPWG II, 2012). Internamente se subdivide en 18 subtribus: Aeluropodinae, Triodiinae, Orcuttiinae, Eleusininae, Tripogoninae, Pappophorinae, Traginae, Hilariinae, Monanthochloinae, Boutelouinae, Scleropogoninae, Muhlenbergiinae, Cteniinae, Farragininae, Gouiniinae, Gymnopogoninae, Perotidinae y Trichoneurinae. Hasta el momento, 15 géneros (*Allolepis* Soderstr. & H.F. Decker, *Brachychloa* S.M. Phillips, *Cleistogenes* Keng, *Dactyloctenium* Willd., *Halopyrum* Stapf, *Hubbardochloa* Auquier, *Jouvea* E. Fourn., *Kalinia* H.L. Bell & Columbus, *Kampochloa* Clayton, *Lepturidium* Hitchc. & Eckman, *Neobouteloua* Gould, *Orinus* Hitchc., *Pogononeura* Napper, *Sohnsia* Airy Shaw y *Vietnamochloa* Veldkamp & Nowack) no han podido ser reubicados en las subtribus delimitadas (Peterson y col., 2010a, 2011, 2014a; GPWG II, 2012; Soreng y col., 2015).

1.4 Las subtribus más derivadas de Cynodonteae

Este trabajo se centra en estudiar las especies que conforman el linaje más derivado de la subfamilia Chloridoideae y la tribu Cynodonteae según las recientes filogenias moleculares (Peterson y col., 2010a, 2010b, 2011, 2014a, 2014b; Soreng y col., 2015). El mismo está constituido por las subtribus Monanthochloinae, Hilariinae, Boutelouinae, Scleropogoninae y Muhlenbergiinae, y por los géneros *Allolepis* Soderstr. & H.F. Decker, *Jouvea* E. Fourn., *Lepturidium* Hitchc. & Eckman y *Sohnsia* Airy Shaw. Estos últimos géneros no presentan una posición clara en la filogenia (Peterson y col., 2010a, 2010b, 2011, 2014a, 2014b; Soreng y col., 2015).

En los últimos años, los estudios filogenéticos (Peterson y col., 2011, 2012, 2014a, 2015; Snow y col., 2013, Soreng y col., 2015) demostraron que las subtribus Monanthochloinae y Boutelouinae siempre se mantuvieron como grupos hermanos y que la ubicación del resto de las subtribus fue variando (Fig. 2 A-F). Estas variaciones en la relación entre las subtribus se debe principalmente al número de especies y marcadores moleculares

empleados en cada uno de los análisis filogenéticos. Sin embargo, la última filogenia molecular realizada por Peterson y colaboradores (2015) permitió esclarecer gran parte de las relaciones entre las subtribus del linaje a estudiar (esquema simplificado Fig. 2F). En ella se observa que las subtribus Monanthochloinae + Boutelouinae son hermanas del grupo formado por Scleropogoninae + Hilariinae. A su vez, estas cuatro subtribus son un clado hermano de la subtribu Muhlenbergiinae (Peterson y col., 2015).

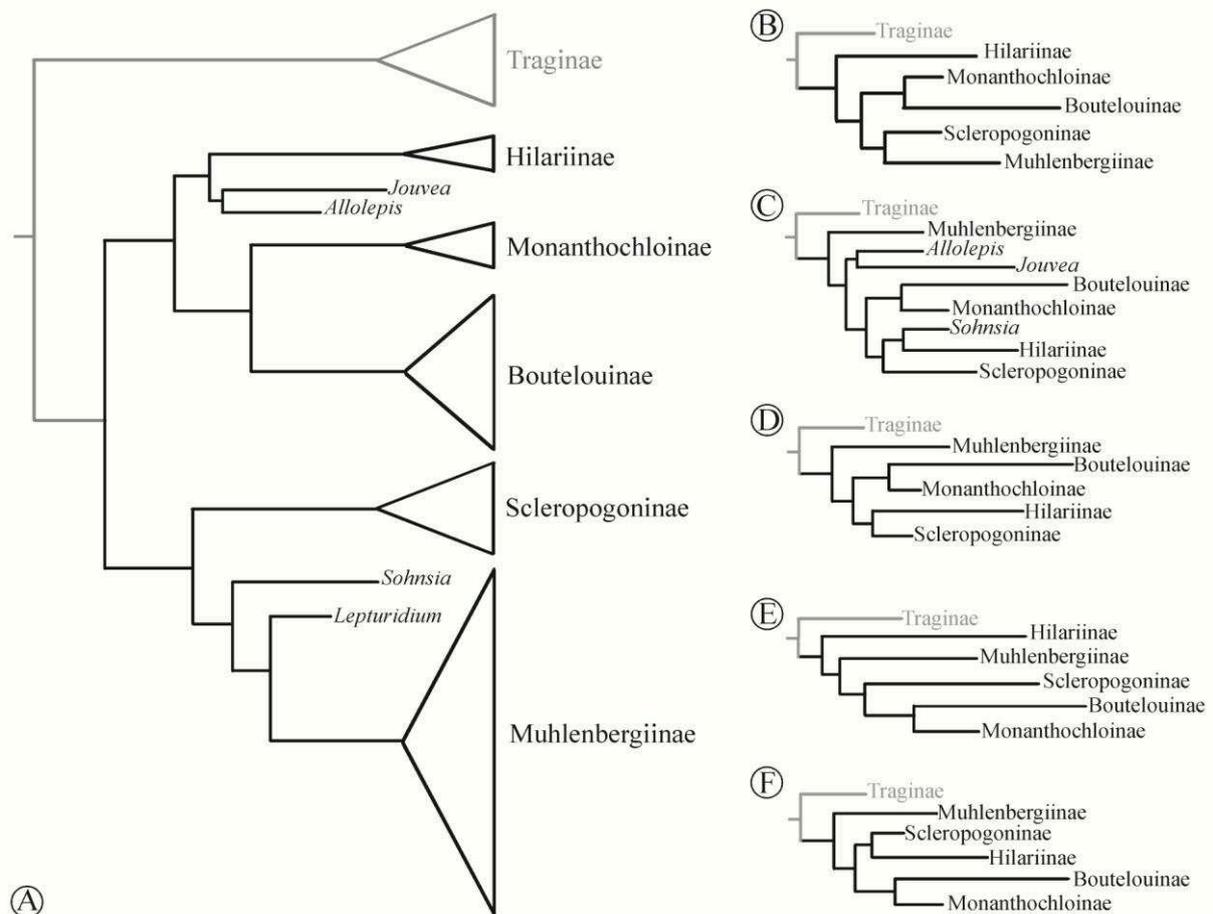


Figura 2. Esquemas de las relaciones filogenéticas del linaje en estudio basado en datos moleculares. **A.** Peterson y col., 2010a; **B.** Peterson y col., 2011; **C.** Peterson y col., 2012; **D.** Snow y col., 2013; **E.** Peterson y col., 2014a y Soreng y col., 2015; **F.** Peterson y col., 2015. El tamaño de los triángulos en cada subtribu es proporcional a la cantidad de especies utilizadas en los estudios moleculares de Peterson y colaboradores (2010a). En gris se remarca la subtribu hermana de todo el linaje estudiado.

1.4.1 Características generales de las subtribus a estudiar

Todas las subtribus que conforman el clado más derivado de Cynodonteae se diferencian entre sí por el número de géneros y especies, la distribución geográfica, los caracteres vegetativos, que les confieren la capacidad para adaptarse a diferentes ambientes, y la importancia ecológica que presentan algunas especies.

Subtribu Monanthochloinae. Inicialmente, según estudios filogenéticos empleando marcadores moleculares, la subtribu Monanthochloinae estaba constituida por los géneros *Distichlis* Raf (7sp.), *Monanthochloe* Engelm. (2 sp.) y *Reederochloa* Soderst. & H.F. Decker (1 sp.) (Hilu y Alice, 2001; Bell, 2007; Columbus y col., 2007; Peterson y col., 2007). Sin embargo, un estudio más completo y detallado, incorporando todas las especies de la subtribu, datos anatómicos, morfológicos y moleculares, demostró que el género *Distichlis* es parafilético (Bell y Columbus, 2008). En consecuencia, se amplió la circunscripción del género *Distichlis* incluyendo a *Monanthochloe littoralis* (= *Distichlis littoralis*), *Monanthochloe acerosa* (= *Distichlis acerosa*) y *Reederochloa eludens* (= *Distichlis eludens*) siendo *Distichlis* el único género de la subtribu Monanthochloinae (Bell y Columbus, 2008). Este género comprende 11 especies distribuidas a lo largo del continente Americano. *Distichlis spicata* presenta una extensa distribución del Norte al Sur de América, a diferencia de *D. australis*, *D. humilis*, *D. laxiflora*, *D. scoparia* y *D. acerosa* que se localizan únicamente en América del Sur, y *D. palmeri*, *D. bajaensis*, *D. littoralis* y *D. eludens* en América del Norte; en Australia habita *D. distichophylla* siendo endémica del lugar (Hitchcock, 1950; Beetle, 1955; Clayton y Renvoize, 1986; Connor y Jacobs, 1991; Watson y Dallwitz, 1992; Peterson y col., 1997; Bell y Columbus, 2008; Bell, 2010; Peterson y col., 2010a). Vulgarmente a *Distichlis* se lo conoce como “pasto salado”, porque caracteriza la flora de las áreas que presentan suelos naturalmente salitrosos o salinizados artificialmente (Hansen y col., 1976; Clayton y Renvoize, 1986; Conticello y col., 2002; Pelliza y col., 2005; Herrera Arrieta y col., 2012). Sus plantas se caracterizan por ser dioicas, herbáceas, perennes y presentar estructuras vegetativas (rizomas o estolones) con adaptaciones funcionales que le permiten sobrevivir en condiciones muy desfavorables. El enorme desarrollo vegetativo que presentan las especies de *Distichlis* les confiere la capacidad de ser buenas colonizadoras, siendo importantes en la conservación costera, restauración de humedales y recuperación de ambientes perturbados (Bertness y Ellison, 1987; Brewer y Bertness, 1996; Forbes y Dunton, 2008).

Subtribu Boutelouinae. Boutelouinae inicialmente incluía 16 géneros: *Chondrosum*, *Neobouteloua*, *Bouteloua*, *Melanocenchris*, *Pentarrhaphis*, *Buchlomimus*, *Cyclostachya*, *Pringleochloa*, *Opizia*, *Schaffnerella*, *Buchloe*, *Cathestecum*, *Griffithsochloa*, *Aegopogon*, *Hilaria* y *Soderstromia* (Clayton y Renvoize, 1986). Sin embargo, estudios filogenéticos moleculares posteriores (Columbus y col., 1998, 2000, 2007; Columbus, 1999) caracterizaron a *Bouteloua* como grupo parafilético y determinaron varios cambios en la conformación

dentro de *Boutelouinae*. *Neobouteloua*, *Melanocenchris*, *Schaffnerella*, *Aegopogon* e *Hilaria* fueron incorporados a otras subtribus dentro de *Cynodonteae* (Columbus y col., 1998; Hilu y Alice, 2001; Peterson y col., 2010a) y las especies de los géneros restantes fueron incluidas dentro de *Bouteloua* (Columbus y col., 1998). Actualmente, la subtribu *Boutelouinae* está integrada sólo por *Bouteloua*, género monofilético, con 60 especies (Columbus y col., 1998, 2000, 2007; Columbus, 1999; Soreng y col., 2015). Recientemente, Peterson y colaboradores (2015) realizaron un análisis molecular más robusto incorporando un mayor número de especies, lo que permitió corroborar la monofilia de la subtribu y realizar una clasificación subgenérica reconociendo 10 secciones y dos subsecciones dentro de *Bouteloua* s.l. El centro de origen de *Bouteloua* es al suroeste de Estados Unidos y México y desde ahí se distribuyó en forma natural por todo el Nuevo Mundo (Herrera Arrieta y De la Cerda Lemus, 1997; Herrera Arrieta y col., 2004, 2008). *Bouteloua* habita diferentes comunidades vegetales como selvas tropicales, matorrales, bosques templados, pastizales halófitos y gipsófilos, y áreas agrícolas formando parte de la vegetación nativa (Herrera Arrieta y col., 2004). Las especies de *Bouteloua* pueden ser anuales o perennes y son elementos significativos de los pastizales naturales siendo de gran importancia para el equilibrio ecológico. Algunas especies (e.j.: *B. curtipendula*, *B. gracilis*, *B. hirsuta* y *B. barbata*) son utilizadas como pastura por la alta calidad forrajera que presentan (Gould, 1979; Herrera Arrieta y Cerda Lemus, 1997; Herrera Arrieta y col., 2004; Morales Nieto y col., 2007; Peterson y col., 2007).

Subtribu *Muhlenbergiinae*. La subtribu *Muhlenbergiinae* originalmente estaba constituida por 10 géneros: *Aegopogon*, *Bealia*, *Blepharoneuron*, *Chaboissaea*, *Lycurus*, *Muhlenbergia*, *Pereilema*, *Redfieldia*, *Schaffnerella* y *Schedonnardus*. Nuevos estudios moleculares y filogenéticos proporcionaron una fuerte evidencia que el género *Muhlenbergia* era parafilético, con los nueve géneros restantes anidados dentro de él. Por la tanto, se propuso ampliar la circunscripción de *Muhlenbergia* (dado que era el género con el nombre más antiguo y con mayor número de especies) (Duvall y col., 1994; Hilu y Alice, 2001; Columbus y col., 2007; 2010; Peterson y col., 2010a, 2010b). Internamente, *Muhlenbergiinae* se divide en cinco clados bien soportados: *Muhlenbergia* secc. *Bealia*, *M.* subg. *Trichochloa*, *M.* subg. *Clomena*, *M.* secc. *Pseudosporobolus* y *M.* subg. *Muhlenbergia* (Peterson y col., 2010b). *Muhlenbergia*, con 182 especies, es uno de los géneros más numerosos de la familia *Poaceae* a nivel mundial. Las especies de esta subtribu son en su mayoría del Nuevo Mundo, especialmente distribuidas en el sudoeste de los Estados Unidos y México; sólo seis especies son del Viejo Mundo endémicas del sudeste asiático (Peterson y col., 2010b, 2011; Soreng y

col., 2015). Las especies ocupan hábitats como bosques, praderas, pastizales-pajonales y matorrales-arbustales, tanto de condiciones húmedas como secas o subxerofíticas y desde tierras bajas hasta ambientes alto andino (ca. 4900 m de altitud). Las plantas de *Muhlenbergia* pueden ser anuales o perennes, cespitosas, rizomatosas o a veces decumbentes y enraizadas en los nudos inferiores (Herrera y col., 2010; Peterson y col., 2010b, 2011). La mayoría de las especies son forrajeras y los tallos de *M. rigida* son utilizados para realizar artesanías (Mejía-Saúles y Dávila, 1992).

Subtribu Hilariinae. La subtribu Hilariinae está formada por el género *Hilaria* Kunth y comprende 10 especies que se distribuyen desde el suroeste de Estados Unidos hasta el norte de Guatemala. Los miembros de la subtribu predominan en montañas o llanuras xerofíticas, pastizales secos y zonas desérticas (Sohns, 1956; Peterson y col., 2007; Soreng y col., 2015). Las plantas de *Hilaria* se caracterizan por ser herbáceas, perennes, rizomatosas, estoloníferas o cespitosas (Sohns, 1956; Watson y Dallwitz, 1992). El crecimiento cespitoso de las plantas le permite formar grandes matas que resultan ventajosas para el control de la erosión del suelo en donde se desarrollan. La presencia de rizomas o estolones le confiere la capacidad de restablecer superficies degradadas (Sohns, 1956; Gould y Moran, 1981).

Subtribu Scleropogoninae. Inicialmente, Scleropogoninae incluía 6 géneros (*Blepharidachne*, *Dasyochloa*, *Erioneuron*, *Munroa*, *Scleropogon* y *Swallenia*) (Peterson y col., 2010a). Recientemente, Amarilla y colaboradores (2013) evaluaron la relación de *Dasyochloa* y *Munroa* basado en un análisis filogenético con caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos. Ambos géneros formaron un grupo monofilético, en consecuencia se transfirió *Dasyochloa* a *Munroa*. Por lo tanto, Scleropogoninae pasó a estar constituida por 5 géneros. El género *Munroa* presenta una distribución anfitropical con dos especies (*M. squarrosa* (Nutt.) Torr. y *M. pulchella* (Kunth) Amarilla) que se encuentran en los desiertos del sur de Canadá hasta el norte de México, y cuatro especies (*M. andina* Phil., *M. decumbens* Phil., *M. mendocina* Phil. y *M. argentina* Griseb.) que crecen en regiones áridas y semiáridas de América del Sur (Anton y Hunziker, 1978; Amarilla y col., 2013, 2015). *Erioneuron* consta de tres especies *E. nealleyi* (Vasey) Tateoka, *E. avenaceum* (Kunth) Tateoka (con cuatro variedades) y *E. pilosum* (Buckley) Nash (con tres variedades), que se distribuyen en las regiones semiáridas a lo largo del continente Americano (Peterson y col., 1997; Valdés-Reyna y Hatch, 1997; Negritto y col., 2003). *Scleropogon* es un género monotípico conformado por *S. brevifolius*, especie que crece en regiones áridas y semiáridas del Nuevo Mundo

particularmente en el sudoeste de los Estados Unidos, norte y centro de México, y en la Precordillera en la Argentina (Peterson y col., 1997; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003). *Blepharidachne* cuenta con dos especies, *B. bigelovii* (S. Watson) Hack. y *B. kingii* (S. Watson) Hack., que crecen en el oeste de los Estados Unidos y en Coahuila (México) y otras dos especies, *B. benthamiana* (Hack. ex Kuntze) Hitchc. y *B. hitchcockii* Lahitte, que habitan el centro oeste de la Argentina (Hunziker y Anton, 1979; Peterson y col., 1997; Negritto y col., 2003). Por último, *Swallenia* es un género monotípico representado por la especie *S. alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H.F. Decker endémica del Valle de Eureka (al sureste de California) donde se la encuentra únicamente en vertientes o laderas bajas de dunas arenosas (Henry, 1979). Las especies de *Scleropogoninae* pueden ser anuales (Munroa) o perennes (Munroa, *Erioneuron*, *S. brevifolius*, *Blepharidachne* y *S. alexandrae*), dioicas (*S. brevifolius*), monoicas (*Blepharidachne*, *S. brevifolius*), monoclinas (Munroa, *Erioneuron*, *Blepharidachne*, *S. alexandrae*) o ginomonoicas (Munroa) (Watson y Dallwitz, 1992; Peterson y col., 1997; Negritto y col., 2003). Las plantas de *Munroa* y *Blepharidachne* crecen en forma de rosetas muy ramificadas y los tallos presentan crecimiento heteroblástico (entrenudos largos sucedidos por entrenudos cortos en los que se insertan hojas pseudoverticiladas y en sus axilas desarrollan las inflorescencias) (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979). Por lo contrario, *Erioneuron* presenta crecimiento cespitoso, *S. brevifolius* forma amplias colonias con estolones rígidos y tallos de hasta 25 cm de alto y *S. alexandrae* desarrolla rizomas robustos y tallos erectos de 10-60 cm de altura permitiéndole crecer en extensas colonias arraigadas en arenas silíceas (Peterson y col., 1997; Negritto y col., 2003).

1.4.2 Variación en las estructuras reproductivas entre las diferentes subtribus

Las especies del grupo en estudio presentan una gran diversidad en las estructuras reproductivas (flores, espiguillas e inflorescencias).

A nivel floral, la lemma en la mayoría de los géneros (*Bouteloua*, *Hilaria*, *Muhlenbergia*, *Munroa*, *Erioneuron*, *Scleropogon* y *Blepharidachne*) presenta 3 nervios, aunque existen excepciones como por ejemplo en *S. alexandrae* (5-7 nervios) y *Distichlis* (7-13 nervios) (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Watson y Dallwitz, 1992; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004). La pálea es siempre binervada y de forma, ápice y consistencia variable entre los géneros (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Watson y Dallwitz, 1992; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004). Por lo general, las flores presentan

2 lodículas aunque pueden estar ausentes, como en *Blepharidachne*, *S. alexandrae*, algunas especies de *Munroa* y *Distichlis* y las flores femeninas de *S. brevifolius* (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Watson y Dallwitz, 1992; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004). La mayoría de los géneros presentan flores con 3 estambres; no obstante se observan reducciones en el número de estambres en algunas especies de *Munroa* (2 estambres), *Blepharidachne* (2 estambres) y *Erioneuron* (1 estambre) (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Negritto y col., 2003). La presencia de un ovario con dos estilos y estigmas es común en todos los géneros estudiados (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Watson y Dallwitz, 1992; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003, Herrera Arrieta y col., 2004).

Las espiguillas pueden ser unifloras (*Hilaria*, *Muhlenbergia* y *Bouteloua*), bifloras (*Hilaria* y algunas especies de *Muhlenbergia* y *Bouteloua*) o plurifloras (*Distichlis*, *Erioneuron*, *Blepharidachne*, *Scleropogon*, *Swallenia* y *Munroa*) (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987; Watson y Dallwitz, 1992; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004; Peterson y col., 1997, 2007). En relación al sexo de las flores, ciertos géneros se caracterizan por llevar flores unisexuales (*Distichlis*, *S. brevifolius* y algunas especies de *Bouteloua*), bisexuales (*Muhlenbergia*, *Erioneuron*, *S. alexandrae*, *S. brevifolius* y *Bouteloua*) o una combinación de ambas flores en la misma espiguilla (*Hilaria*, *Munroa*, *S. brevifolius* y *Blepharidachne*) (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987; Watson y Dallwitz, 1992; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004; Peterson y col., 1997, 2007). En general, la/s flor/es están rodeadas por 2 glumas; sin embargo existen espiguillas que desarrollan una sola (*M. schreberi* y *M. diversiglumis*) o ninguna (*D. acerosa* y *D. littoralis*). (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize, 1986; Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987; Watson y Dallwitz, 1992; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004; Peterson y col., 1997, 2007). Es común que las espiguillas se encuentren solitarias pero a veces se disponen en pares (*M. diversiglumis*, *M. brevis* y *M. alopecuroides*) o tríos (*Hilaria* y algunas especies de *Muhlenbergia*) que son persistentes o se desarticulan y caen enteros (Gould y Moran, 1981; Clayton y Renvoize, 1986; Peterson y col., 2011). En la mayoría de los géneros las espiguillas están comprimidas lateralmente pero en *S. brevifolius* y algunas especies de *Muhlenbergia* pueden ser cilíndricas o estar comprimidas dorsiventralmente (Anton y Hunziker, 1978; Hunziker y Anton, 1979; Clayton y Renvoize,

1986; Watson y Dallwitz, 1992; Anton y col., 1998; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004; Peterson y col., 1997, 2007).

Una característica importante para destacar es la gran diversidad de formas de inflorescencias que se observa entre y dentro de las subtribus (Fig. 3). Las especies del grupo pueden llevar panojas de espiguillas (*D. spicata*; *Erioneuron*, *Blepharidachne* y *Muhlenbergia*), inflorescencias con ramas primarias espigadas distribuidas a lo largo del eje principal (*Bouteloua*), racimos de espiguillas (*S. brevifolius*, *Munroa* y algunas especies de *Distichlis*) e inflorescencias formadas por una única espiguilla (algunas especies de *Distichlis*) (Anton y Hunziker, 1978; Clayton y Renvoize, 1986; Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987; Watson y Dallwitz, 1992; Negritto y col., 2003; Herrera Arrieta y col., 2004; Liu y col., 2005; Peterson y col., 1997, 2007, 2011; Kellogg, 2015).

Debido a la variedad mencionada anteriormente, se hace evidente la necesidad de profundizar en los estudios de las inflorescencias de las subtribus más derivadas de *Cynodonteae* para ampliar y corroborar el conocimiento existente de las mismas.

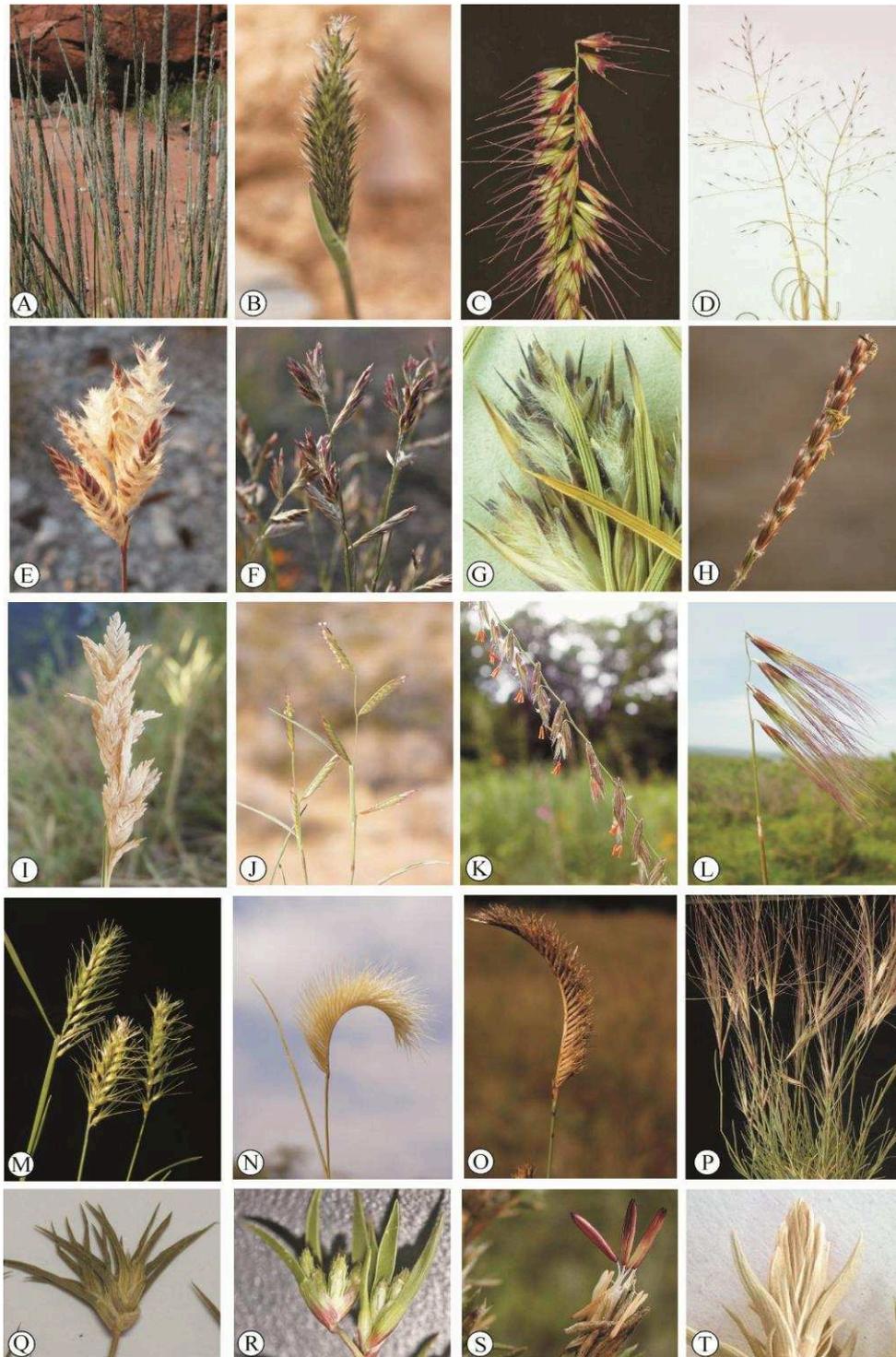


Figura 3. Diversidad de inflorescencias presentes en las subtribus más derivadas de Cynodonteae. Panojas de espiguillas: **A.** *M. rigens* (modificada de Licher, s.f. a); **B.** *M. phalaroides* (modificada de Zuloaga, 2014a); **C.** *M. bryophilus* (modificada de Zuloaga, 2014b); **D.** *M. torreyi*, **E.** *E. pilosum* (modificada de Licher, s.f. b); **F.** *E. avenaceum* (modificada de Zuloaga, 2014c); **G.** *B. kingii* (modificada de Matson, 2005); **H.** *H. rigida* (modificada de Matson, 2006); **I.** *D. spicata* (inflorescencia masculina) (modificada de Licher, s.f. c). Panojas de ramas espiciformes: **J.** *B. barbata* (modificada de James, 2004); **K.** *B. curtispindula* (modificada de Haines, 2015); **L.** *B. megapotamica* (modificada de Schneider, 2012); **M.** *B. dimorpha* (inflorescencia femenina) (modificada de Tenorio Lezama, 2005); **N.** *B. simplex* (modificada de Whaley, s.f.) y **O.** *B. gracilis* (modificada de Pelser, 2008). Racimo de espiguilla: **P.** *S. brevifolius* (modificada de Tenorio Lezama, 2006); **Q.** *M. mendocina* y **R.** *M. decumbens* (modificada de Zuloaga, 2014d). Una espiguilla: **S.** *D. littoralis* (inflorescencia masculina) (modificada de Valois, s.f.) y **T.** *D. acerosa* (inflorescencia masculina).

1.5 Herramientas que permiten estudiar y comprender las variaciones de las inflorescencias

Las Poaceae en general, y el clado más derivado de Cynodonteae en particular, presentan una gran diversidad morfológica a nivel de las inflorescencias como se mencionó en el apartado anterior (Clayton y Renvoize, 1986; Columbus y col., 2007; Peterson y col., 2007). Estas estructuras y la morfología de la espiguilla, entre otros caracteres, han sido utilizados por taxónomos y sistemáticos para definir y clasificar las distintas especies (Clayton y Renvoize, 1986; Perreta y col., 2009; Kellogg, 2015). La complejidad de las inflorescencias en la familia ha llevado muchas veces a interpretaciones morfológicas erróneas y como consecuencia de ello, a resultados taxonómicos y evolutivos confusos (Rickett, 1944; Allred, 1982; Gould y Shaw, 1983; Clayton y Renvoize, 1986). En consecuencia, numerosos estudios han demostrado que no basta con estudiar solo la estructura adulta de las ramas que llevan flores, sino que hace falta un abordaje más exhaustivo que incluya estudios de desarrollo y evolutivo (Doust y Kellogg, 2002a, b.; Kellogg y col., 2004; Bess y col., 2005; Liu y col., 2007; Reinheimer, 2007; Reinheimer y col., 2005a, 2009, 2010, 2013a, 2013b; Zanotti y col., 2010; Feng y col., 2011; Hodge y Kellogg, 2014).

1.5.1 Estudios morfológicos comparativos de las inflorescencias adultas

Tradicionalmente las inflorescencias han sido limitadas al agrupamiento terminal de flores de una planta, y caracterizadas según su forma de ramificación mediante la utilización de términos descriptivos, muchas veces imprecisos y mal empleados, tales como: racimo, espiga, umbela, capítulo, panícula, antela, tirso, entre otros. Si bien esta terminología resulta de cierta utilidad hoy en día, para reconocer y describir taxones individuales, se deben evitar emplearlos en estudios de inflorescencias con fines comparativos debido a que no permiten identificar estructuras homólogas entre las inflorescencias (Allred, 1982; Weberling, 1965, 1985, 1989). A los efectos comparativos, los estudios tipológicos son una herramienta de suma utilidad desarrollada para facilitar la identificación de homologías estructurales de posición entre las inflorescencias adultas de diversas especies. Estos estudios analizan la complejidad que presentan no sólo el sistema de ramificación de las inflorescencias sino el plan estructural de toda la planta (Troll, 1964; Weberling, 1965, 1985; Mora-Osejo, 1987; Rúa, 1999).

Desde una perspectiva tipológica, la inflorescencia corresponde a la región del “antotagma” (Mora-Osejo, 1987; Hagemann, 1990) o “unidad de inflorescencia” (Vegetti y Müller-Doblies, 2004), la cual forma parte de un sistema de vástagos reproductivos. En

numerosas ocasiones resulta dificultoso establecer límites precisos del antotagma (Weberling, 1985; 1989; Rúa, 1999; Buzgo y col., 2004). Como solución a este problema se propone el término “sinflorescencia” (Troll, 1964) que se define como el sistema de vástagos floríferos producidos a partir de la yema apical del eje embrionario o de yemas axilares (producción de innovaciones). A partir de esta definición, la sinflorescencia es la unidad de estudio en el análisis tipológico lo que conduce a analizar el plan estructural de toda la planta.

Actualmente, los estudios tipológicos han sido cuestionados principalmente por el incremento de términos descriptivos complejos y muy diferentes a los empleados tradicionalmente por la comunidad científica. Sin embargo, estos estudios continúan siendo la manera más adecuada para describir las inflorescencias maduras sobre una base comparativa como así lo demuestran numerosos trabajos en Panicoideae y Chloridoideae (Anton, 1983; Vegetti, 1986, 1987, 1992, 2000; Vegetti y Tivano, 1991; Frank, 1998; Rúa, 1993, 1996; Rúa y Boccaloni, 1996; Schneider y Vegetti, 1996; Gasser y Vegetti, 1997; Perreta y Vegetti, 1998; Rúa y Weberling, 1998; Vegetti y Pensiero, 1990, 1993, 1999; Cámara Hernández, 2001a, 2001b; Martínez y col., 2004; Reinheimer y Vegetti, 2004, 2008; Reinheimer y col., 2005b; Tivano y Vegetti, 2004; Reinheimer, 2007; Kern y col., 2008). El esfuerzo de aplicar descripciones tipológicas a múltiples especies de Gramíneas ha dado lugar a numerosas publicaciones, mencionadas más arriba, en las cuales la morfología de las inflorescencias adultas ha sido esquematizada y descrita con mucha precisión (Kellogg, 2015). Estos estudios proporcionan datos comparativos valiosos que pueden ser utilizados para mejorar los intentos de ampliar los términos tradicionales como por ejemplo "panoja" y "racimo" (Kellogg, 2015).

En la subfamilia Chloridoideae la sinflorescencia fue analizada tipológicamente en los siguientes géneros: Pappophorum (Tivano y Vegetti, 2004), Chloris, Cynodon (Vegetti, 1986), Eleusine (Gasser y Vegetti, 1997), Leptochloa (Perreta y Vegetti, 1998), Tetrachne (Martínez y col., 2004), Sporobolus (Reinheimer y col., 2005b), Spartina (Kern y col., 2008) y Diplachne, Leptochloa (Cámara-Hernández, 2001a). Sin embargo, no existen descripciones tipológicas en la mayoría de los géneros que integran el grupo en estudio. Por todo ello, planteamos estudiar desde el punto de vista tipológico la estructura de las inflorescencias adultas de las subtribus más derivadas de Cynodonteae como primera aproximación para comprender las estructuras reproductivas.

1.5.2 Estudios comparativos de desarrollo en inflorescencias

Al realizar un estudio tipológico de las inflorescencias maduras, se está tomando en consideración estructuras que constituyen el resultado final de un complejo proceso de desarrollo. Estos procesos pueden ser compartidos o no por especies con inflorescencias adultas similares, de la misma manera que pueden resultar muy diferentes, en inflorescencias con fenotipos contrastantes (Doust y Kellogg, 2002a, b; Kellogg y col., 2004; Kellogg, 2006). Para realizar comparaciones morfológicas adecuadas entre las inflorescencias se requiere investigar los meristemas, su actividad y sus productos (Kellogg, 2006).

Los estudios de desarrollo deben ser análisis comparados en los que se intente reconocer los diversos patrones ontogenéticos que determinan la formación de estructuras adultas, permitiéndonos identificar posibles homologías entre taxones relacionados (Liu y col., 2007). Asimismo, este tipo de estudio resulta importante para lograr un conocimiento más completo de la morfología de las diferentes estructuras y constituye una nueva fuente de caracteres útiles para ser empleados en análisis filogenéticos (Doust y Kellogg, 2002a, b; Friedman y col., 2004; Reinheimer, 2007).

Las investigaciones sobre desarrollo de inflorescencia, espiguilla y flor en Poaceae se han incrementado notablemente en los últimos años. La gran mayoría de dichos estudios se han realizado en la subfamilia Panicoideae (Stür, 1986; Frank, 1998; Le Roux y Kellogg, 1999; Orr y col., 2002; Doust y Kellogg, 2002a, b; Kellogg y col., 2004; Bess y col., 2005; Reinheimer y col., 2005a, 2009, 2010) y algunos pocos en la subfamilia Phalaroideae (Sajo y col., 2007), Anomochlooideae (Sajo y col., 2012) y Chloridoideae (Liu y col., 2007; Kinney y col., 2008). Sin embargo, en relación al grupo de estudio de esta tesis, sólo se estudió el desarrollo de la inflorescencia de *Bouteloua dimorpha* (Kinney y col., 2008). Por lo tanto, se hace evidente la necesidad de conocer los diversos patrones de desarrollo que están implicados en la formación de los diferentes tipos de inflorescencias presentes en el grupo de estudio.

1.5.3 Estudios evolutivos de las variaciones morfológicas presentes en las inflorescencias

Para comprender la evolución de la morfología y los procesos de desarrollo subyacentes, es necesario que exista una hipótesis sólida acerca de las relaciones filogenéticas de un determinado grupo de plantas (Friedman y col., 2004).

En los últimos años, los estudios morfológicos tradicionales de las inflorescencias se han complementado con análisis filogenéticos incorporándole una perspectiva evolutiva. Por ejemplo estudios realizados en *Setaria* y géneros relacionados (Doust y Kellogg, 2002a;

Doust y col., 2007) han demostrado que la morfología de la inflorescencia es altamente variable en el grupo, y que se encuentra sólo parcialmente correlacionada con las filogenias cloroplastidicas o nucleares. Similares conclusiones fueron obtenidas por Salariato y colaboradores (2010) cuando analizaron las tendencias evolutivas en el proceso de homogenización (proceso por el cual las ramas primarias dispuestas en nudos sucesivos a lo largo del eje principal de la inflorescencia, se vuelven similares entre sí, Rúa, 1999) de inflorescencias en Melinidinae. De lo contrario, Liu y colaboradores (2007) mencionan, para la subfamilia Chloridoideae, que la morfología de la inflorescencia es altamente congruente con la historia filogenética del grupo. Estudios evolutivos, basados en datos morfológicos, realizados en la subfamilia Panicoideae (Reinheimer y col., 2013a, b) han demostrado que las inflorescencias no han evolucionado aleatoriamente. Esto se determinó por las frecuencias específicas de transiciones entre los diversos estados que presentan los caracteres. El aspecto general de la inflorescencia, la homogeneización, y el grado de ramificación de las ramas primarias son los caracteres más propensos a cambiar entre los diferentes estados. Por el contrario la ausencia (truncamiento) de la espiguilla terminal del eje principal y la simetría de la inflorescencia parecen ser caracteres irreversibles en el grupo (Reinheimer y col., 2013a; b). Todos estos resultados llevan a pensar que las inflorescencias no evolucionan de forma aleatoria, sino que siguen algunas tendencias y patrones evolutivos generales.

Hasta el momento, no existen trabajos similares que analicen las inflorescencias desde una perspectiva evolutiva en Cynodonteae. Por esto proponemos en esta tesis estudiar las inflorescencias de las subtribus más derivadas de Cynodonteae considerando la información filogenética disponible para identificar los procesos evolutivos responsables de la diversificación de las estructuras reproductivas del grupo.

1.6 Hipótesis de trabajo

- Existen diferencias en los patrones estructurales y de desarrollo de las inflorescencias, espiguillas y flores en los representantes más derivados de Cynodonteae.
- El grado de homogenización y truncamiento sobre el eje principal y sobre las ramas primarias largas son procesos evolutivos determinantes de la diversidad de las inflorescencias en el grupo.
- La interrupción del desarrollo de ciertas brácteas y piezas florales (glumas, lodículas y verticilos fértiles) determina la gran diversidad presente en espiguillas y flores.
- Las inflorescencias del clado evolucionaron desde estructuras muy complejas a estructuras más simples a través de diferentes procesos reductivos.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

En esta tesis se pretende estudiar la diversidad y evolución de las inflorescencias en representantes de las subtribus más derivadas de Cynodonteae (Chloridoideae-Poaceae).

2.2 Objetivos específicos

- Estudio tipológico: Analizar las estructuras de las inflorescencias maduras en representantes de las subtribus derivadas de Cynodonteae desde una visión comparativa que permita reconocer y clarificar homologías. Determinar los procesos que posiblemente operaron en la determinación de las variaciones observadas en las inflorescencias. Ampliar el conocimiento actual sobre los aspectos morfológicos de las subtribus.
- Estudio de desarrollo: Estudiar el desarrollo de la inflorescencia, espiguilla y flor de representantes del grupo. Determinar patrones de desarrollo. Identificar similitudes y diferencias en los patrones de desarrollo entre las diferentes especies. Aportar nuevos conocimientos sobre los aspectos de desarrollo de los vástagos reproductivos del grupo.
- Estudio evolutivo: Estudiar la morfología de las inflorescencias del grupo desde una perspectiva evolutiva considerando la información filogenética disponible. Investigar el estado ancestral en cada subtribu y los cambios de estados más frecuentes de los principales caracteres de inflorescencias.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Estudio morfológico comparativo de las inflorescencias adultas

El material vegetal empleado para este estudio consistió en 91 especies que representan 8 géneros (de un total de 9) del grupo seleccionado. Se analizó la inflorescencia de especies de *Distichlis* (10/10), *Hilaria* (2/10), *Bouteloua* (23/60), *Munroa* (4/6), *Erioneuron* (3/3), *Scleropogon* (1/1), *Blepharidachne* (1/4) y *Muhlenbergia* (47/182) (Apéndice 1). Los ejemplares examinados se obtuvieron de diferentes herbarios nacionales e internacionales {BA, CTES, KEW, LIL, LP, MEXU, MSC, RSA, SF, SI, VMA y VMSL [acrónimo de los herbarios acorde a Thiers (2013)]} o fueron coleccionados a campo y depositados en el herbario 'Arturo Ragonese' de la Universidad Nacional del Litoral (SF) (Apéndice 1). El estudio morfológico consistió en describir los sistemas de ramificación de las estructuras vegetativas y reproductivas que conforman a una planta (sinflorescencia), empleando la terminología tipológica propuesta por Troll (1964), Weberling (1985, 1989) y contribuciones posteriores (Rúa, 1999). Para diseccionar y caracterizar las inflorescencias se empleó un microscopio estereoscópico Nikon SMZ-10 y se fotografiaron con una cámara digital Canon A640. Se realizaron esquemas de las sinflorescencias e inflorescencias para demostrar las principales diferencias que presentan, y posteriormente se confeccionaron tablas que posibilitaron una mejor comparación de los datos tipológicos obtenidos.

3.2 Estudio comparativo del desarrollo de las inflorescencias

Para la realización de los estudios de desarrollo de las inflorescencias, espiguillas y flores se trabajó con representantes de los géneros *Distichlis*, *Bouteloua*, *Munroa*, *Erioneuron* y *Muhlenbergia* (Apéndice 2). Los géneros *Hilaria*, *Blepharidachne*, *Swallenia* y *Scleropogon* fueron excluidos de los análisis por falta de material para realizar este tipo de estudios. 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) 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) utilizando CO₂ 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 y se visualizaron utilizando un microscopio electrónico de barrido FEI QUANTA 200 del servicio que ofrece el Instituto de Física del CCT Rosario (CONICET-UNR).

3.3 Análisis filogenético

A los efectos de analizar la evolución de la morfología de la inflorescencia en las subtribus más derivadas de Cynodonteae, se reconstruyó una filogenia molecular, sobre la cual se analizó la historia evolutiva de los caracteres más importantes obtenidos de los estudios morfológicos.

3.3.1 Taxones utilizados

La reconstrucción de la filogenia molecular se realizó en base a trabajos filogenéticos previos (Columbus y col., 2007; Bell y Columbus, 2008; Bell, 2010; Peterson y col., 2010a, 2010b, 2012; Siqueiros-Delgado y col., 2013). Noventa y una especies se incluyeron como grupo interno, que representan todos los géneros de la subtribu Monanthochloinae, Boutelouinae, Hilariinae y Muhlenbergiinae y la mayoría de los géneros de Scleropogoninae. Como grupo externo fueron utilizadas 16 especies pertenecientes a las subtribus Tripogoninae, Pappophorinae y Traginae (Peterson y col., 2010a; 2012) (Apéndice 3).

3.3.2 Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Para complementar las secuencias disponibles en las bases de datos online de trabajos previos (Columbus y col., 2007; Bell y Columbus, 2008; Bell, 2010; Peterson y col., 2010a, 2010b, 2012; Siqueiros-Delgado y col., 2013), se generaron 53 secuencias adicionales de 14 especies incluyendo una especie de *Erioneuron*, *Distichlis*, *Muhlenbergia* y *Tragus*, dos especies de *Munroa* y ocho especies de *Bouteloua* (Apéndice 3). Para ello, el ADN genómico total fue aislado de hojas secadas en silica-gel usando el método CTAB modificado por Doyle y Doyle (1987), o de material de herbario utilizando un kit DNeasy Plant Mini (Qiagen, Hilden, Alemania) siguiendo el protocolo del fabricante. Seis regiones plastídicas (*ndhA* intron, *ndhF*, *rps16-trnK*, *rps16* intron, *rps3* y *rpl32-trnL*) y una nuclear (ITS) fueron amplificadas a partir de ADN genómico mediante reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando los oligos diseñados por Peterson y colaboradores (2010a) (Apéndice 4). Las reacciones de PCR se realizaron en un volumen final de 25 μ L que contenía 2 μ L de ADN genómico, 0.15 μ L de Taq polymerase (Invitrogen Life Technologies), 2.5 μ L 10 x buffer, 2.5

μL 5 mM MgCl_2 , 1.5 μL 10 μM de cada primer, 1,25 μL 5 μM 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, 51-56 °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 oligos utilizados en la amplificación. Las secuencias obtenidas fueron ensambladas y editadas con el programa BioEdit, v. 7.1.3.0 (Hall, 1999).

3.3.3 Filogenia molecular del linaje estudiado

Todas las secuencias fueron alineadas utilizando Muscle v.3.8 (Edgar, 2004a, 2004b). Las regiones ambiguas fueron excluidas del análisis, mientras que todos los gaps fueron tratados como datos faltantes. Se realizó un análisis filogenético bajo Inferencia Bayesiana (IB) utilizando MrBayes v.3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). El mejor modelo de sustitución nucleotídica (GTR + G + I) fue seleccionando para el conjunto de datos combinado de las regiones cloroplastídicas + ITS, utilizando el Criterio de Información Akaike (AIC) implementado por el programa jModeltest v.2.1.4 (Darriba y col., 2012). Se corrieron cuatro cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC), por 2 millones de generaciones, y un árbol por cada 1000 generaciones fue muestreado en dos carreras independientes (nchains = 4, nruns = 2, la temperatura de la cadena = 0,2; frecuencia muestra = 1.000), hasta que el diagnóstico de convergencia (desviación estándar de secuencias) cayó por debajo de 0,01. La fracción de los valores muestreados descartados como burn-in se fijó en 0,25. Se estimó el 50% de consenso de mayoría de los árboles restantes (3002) y utilizamos la probabilidad posterior (PP) para evaluar el apoyo de los nodos.

3.4 Reconstrucción ancestral de los caracteres de inflorescencia

Para comprender la evolución de la morfología de la inflorescencia, se realizó la reconstrucción ancestral de los caracteres más importantes obtenidos del estudio morfológico, utilizando la filogenia generada anteriormente. Se optimizaron cuatro caracteres: (1) ausencia / presencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje central de la inflorescencia (0: ausencia, 1: presencia); (2) homogenización, entendida como la similitud en el grado de ramificación y la morfología de las ramas primarias de la inflorescencia (0: homogenizada, 1: no homogenizada); (3) grado de ramificación de las ramas primarias (0: primer orden, 1: segundo orden, 2: tercer o mayor orden de ramificación) y (4) tipo de inflorescencia (0: panoja de espiguillas, 1: panoja de ramas espiciformes, 2: racimo de espiguillas). Estos caracteres han sido utilizados para describir la morfología de las inflorescencia adultas en gramíneas (Kern y col., 2008; Reinheimer y Vegetti, 2008; Salariato y col., 2010; Reinheimer y col., 2013a, b). Los caracteres se codificaron como discretos de dos o más estados y los datos inaplicables se codificaron como datos faltantes. La mayoría de los caracteres fueron constantes entre las especies, sólo el tipo de inflorescencia y el grado de ramificación resultaron polimórfico en *Distichlis bajaensis*, el cual presentó panoja o racimo de espiguillas y ramificaciones de primer y segundo orden respectivamente. El conjunto de datos de los caracteres y sus estados para cada especie estudiada se presenta en el Apéndice 5.

Los estados ancestrales de los caracteres se estimaron para los nodos con una probabilidad posterior (PP) igual o mayor que 0,95. Se reconstruyó el estado ancestral de los caracteres empleando los métodos de IB y Máxima Parsimonia (MP).

Para los análisis IB se utilizó el método basado en cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) y el módulo multistate del programa BayesTraits v.2.0 (Pagel y col., 2004). Además, se utilizaron los 3002 árboles obtenidos previamente, y se seleccionó una distribución exponencial para las tasas de cambios. Se realizaron corridas preliminares bajo Maximum Likelihood (ML) para establecer el rango de los hyperprior (Pagel y col., 2004). Teniendo en cuenta estos resultados, los rangos de hyperprior variaron de 1-46 para ausencia/presencia de la espiguilla terminal, 1-28 para homogenización, 0-20 para el grado de ramificación y tipo de inflorescencia. Luego, se realizaron corridas de exploración hasta que se logró una tasa de aceptación aproximada entre 20-40%, utilizando el parámetro *ratedev* (Pagel y col., 2004). Los valores finales de *ratedev* fueron de 8 para ausencia/presencia de la espiguilla terminal y homogenización, y 6 para el grado de ramificación y tipo de inflorescencia. La proporción de la probabilidad asociada a cada uno de los estados alternativos ancestrales se estimó utilizando el comando MRCA (ancestro común más

reciente) para los nodos seleccionados. Una vez que se establecieron estos parámetros, dos análisis independientes se llevaron a cabo durante 10 millones de generaciones y se tomaron muestras cada 1.000 generaciones para garantizar la independencia. El primer millón de generaciones fue descartado como burn-in. Para comprobar si el tamaño efectivo de la muestra (ESS) era adecuado para todos los parámetros del modelo se utilizó el programa Tracer v.1.5 (Rambaut y Drummond, 2007). Para probar si un estado en particular era significativamente más probable que otro en un nodo determinado se utilizó el comando fossil en BayesTraits v.2.0 (Pagel y col., 2004) y el Factor de Bayes (FB). El FB se calculó en Tracer v1.5.0 (Rambaut y Drummond, 2007) aplicando el método de Newton y Raftery (1994) con modificaciones de Suchard y colaboradores (2001). Un valor de FB 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".

El método de Parsimonia se llevó a cabo con el programa Mesquite v.3.01 (Maddison y Maddison, 2015), utilizando la opción "trazar la historia del carácter" y el método de reconstrucción "estados ancestrales parsimonia" (Maddison y Maddison, 2015). La optimización de los caracteres se realizó sobre el árbol de consenso de mayoría generado anteriormente por el programa MrBayes v.3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Los estados de los caracteres fueron tratados como desordenados.

4. RESULTADOS

4.1 Estudios de las inflorescencias adultas

4.1.1 Estructura general de la planta: la “sinflorescencia”

En las especies estudiadas, pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae, el eje principal de la planta (desarrollado a partir de la plúmula del embrión) y cada una de las ramificaciones basales (innovaciones) terminan en una inflorescencia. Por lo tanto, se considera a cada uno de estos ejes como una sinflorescencia de diverso orden (Troll, 1964) (Figs. 4-9). Independientemente del orden de la sinflorescencia que se analice, desde una perspectiva tipológica, se puede diferenciar: una región distal, el antotagma que lleva exclusivamente los ejes florales, y una región proximal, el trofotagma que comúnmente cumple con la función vegetativa (Troll, 1964) (Figs.4-9).

En todos los ejemplares analizados, la región del antotagma se encuentra representada por la inflorescencia la cual se desarrolla por encima de la última hoja formada (“hoja bandera”). La inflorescencia se compone de un eje principal que lleva ramas floríferas laterales las que carecen de hojas bien desarrolladas y de estructuras foliosas, a excepción de las que conforman las espiguillas (glumas, lemma y pálea). El extremo terminal del eje principal y de las ramas floríferas puede o no culminar con una espiguilla terminal según la especie (Figs. 4-9).

La región del trofotagma abarca desde las hojas basales del vástago hasta la hoja más distal. Comúnmente, en esta región se puede diferenciar un área proximal formado por entrenudos cortos que corresponde a la zona de innovación (ZI) y un área distal con entrenudos largos que puede comportarse como una zona de inhibición (ZH) o parcialmente como una zona de enriquecimiento (ZE) (Figs. 4-9). En particular, la zona de innovación presenta catafilos cuyas yemas axilares dan origen a nuevos vástagos (innovaciones), con estructura similar al vástago madre. Estos vástagos aéreos generan plantas con aspecto cespitoso como en la mayoría de las especies de *Muhlenbergia*, *Bouteloua* y *Erioneuron* (Figs.4-5). En ocasiones, la zona de innovación puede desarrollar vástagos subterráneos (rizomas) como ocurre en *Hilaria rigida*, y en algunas especies de *Distichlis*, *Bouteloua* y *Muhlenbergia* (Figs. 6-7) o un sistema de vástagos aéreos plagiótropos (estolones) como se observa en *Hilaria cenchroides*, *Blepharidachne benthamiana*, *Scleropogon brevifolius*, *Distichlis acerosa*, *Distichlis littoralis*, en *Munroa* y en algunas especies de *Bouteloua* (Figs. 8-9; Apéndice 6). La zona de inhibición se sitúa por encima de la región de innovación, y presenta hojas con vaina y lámina desarrolladas cuyas yemas axilares pueden o no evidenciarse aunque nunca desarrollan un vástago lateral. Esta zona se observó en todas las especies estudiadas, abarcando uno a varios entrenudos largos del trofotagma (Figs. 4-9). Por

último, la zona de enriquecimiento comprende las hojas más distales del trofotagma (inmediatamente por debajo de la hoja bandera) que a partir de sus yemas axilares originan ramas laterales o ramas del trofotagma. Estas ramas desarrollan un perfil, un número variable de hojas verdaderas y generalmente terminan en una inflorescencia (Figs. 4, 6 y 9). En los géneros *Munroa* y *Blepharidachne* la zona de enriquecimiento siempre se desarrolla, a diferencia de *Erioneuron*, *H. cenchroides*, y *S. brevifolius* que no presentan esta zona en la sinflorescencia. En los géneros *Distichlis*, *Bouteloua* y *Muhlenbergia* la zona de enriquecimiento del trofotagma puede o no estar presente dependiendo de la especie y de los ejemplares observados (Apéndice 6).

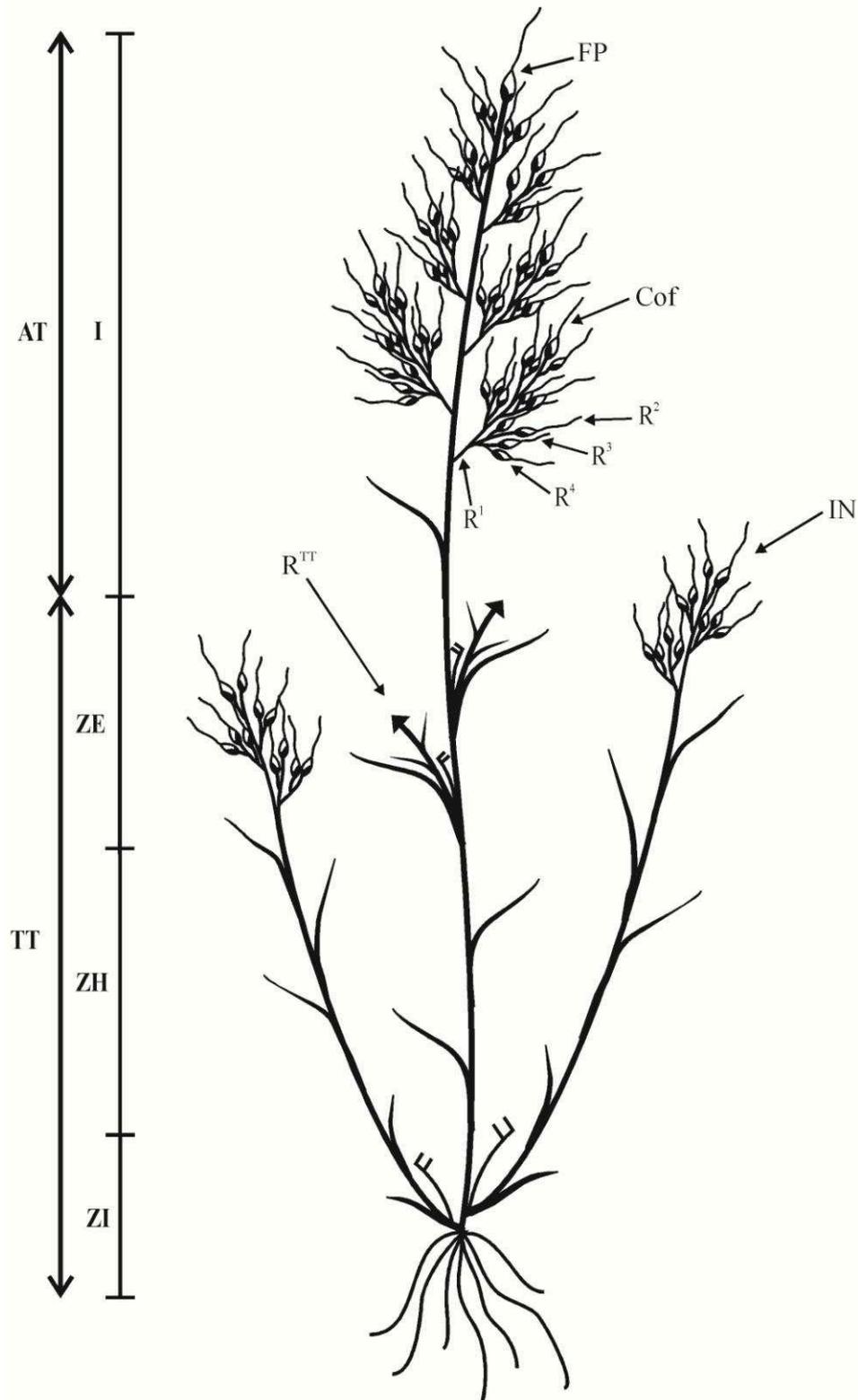


Figura 4. Esquema simplificado de la sinflorescencia de *Muhlenbergia microsperma*. Referencias: AT, antotagma; Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; I, inflorescencia; IN, innovación ; R^{TT}, rama del trofotagma; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden; R⁴, rama de cuarto orden; TT, trofotagma; ZE, zona de enriquecimiento; ZH, zona de inhibición; ZI, zona de innovación.

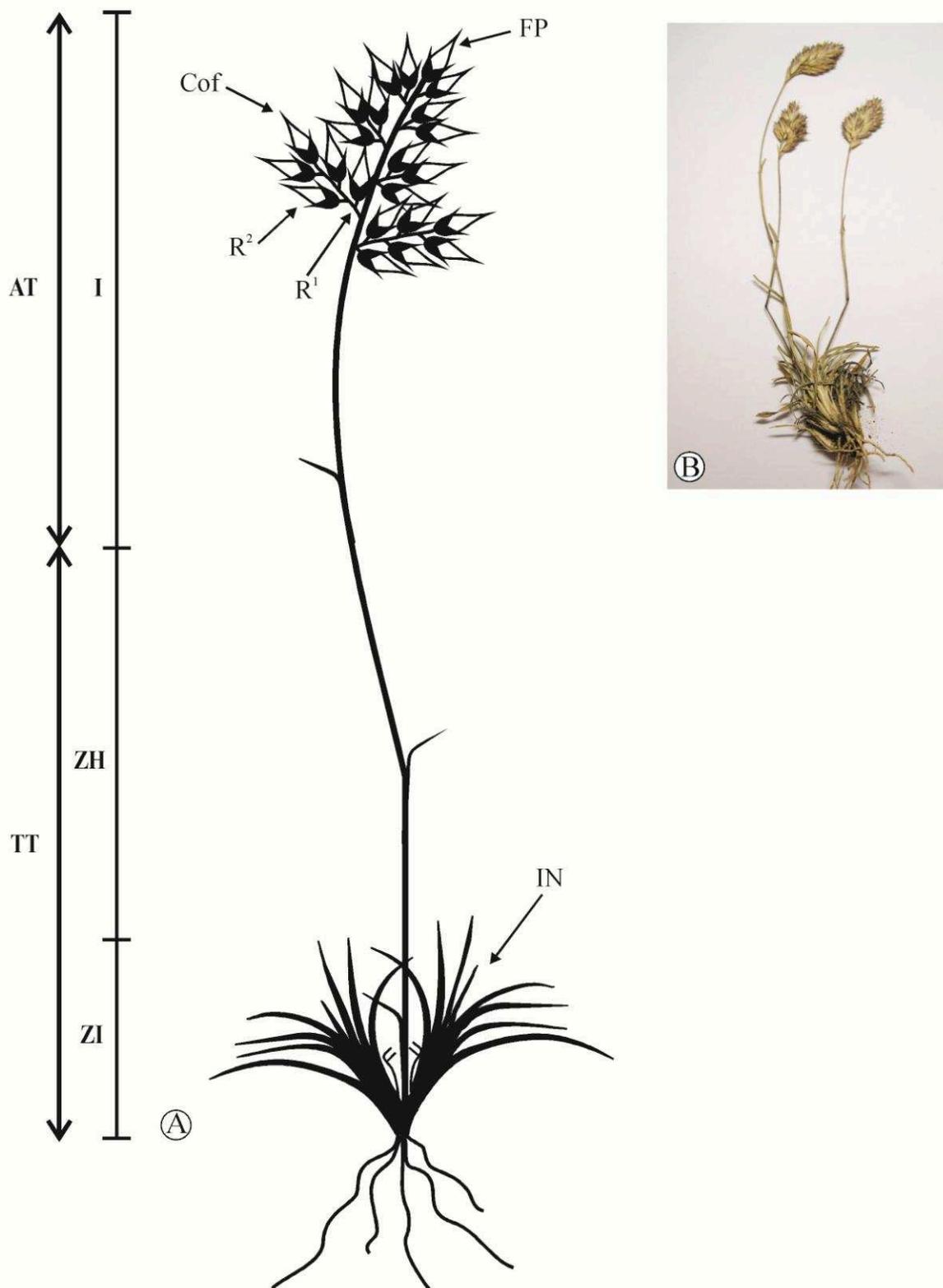


Figura 5. Sinflorescencia de *Erioneuron avenaceum*. A. esquema simplificado; B. fotografía de la sinflorescencia. Referencias: AT, antotagma; Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; I, inflorescencia; IN, innovación; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; TT, trofotagma; ZH, zona de inhibición; ZI, zona de innovación.

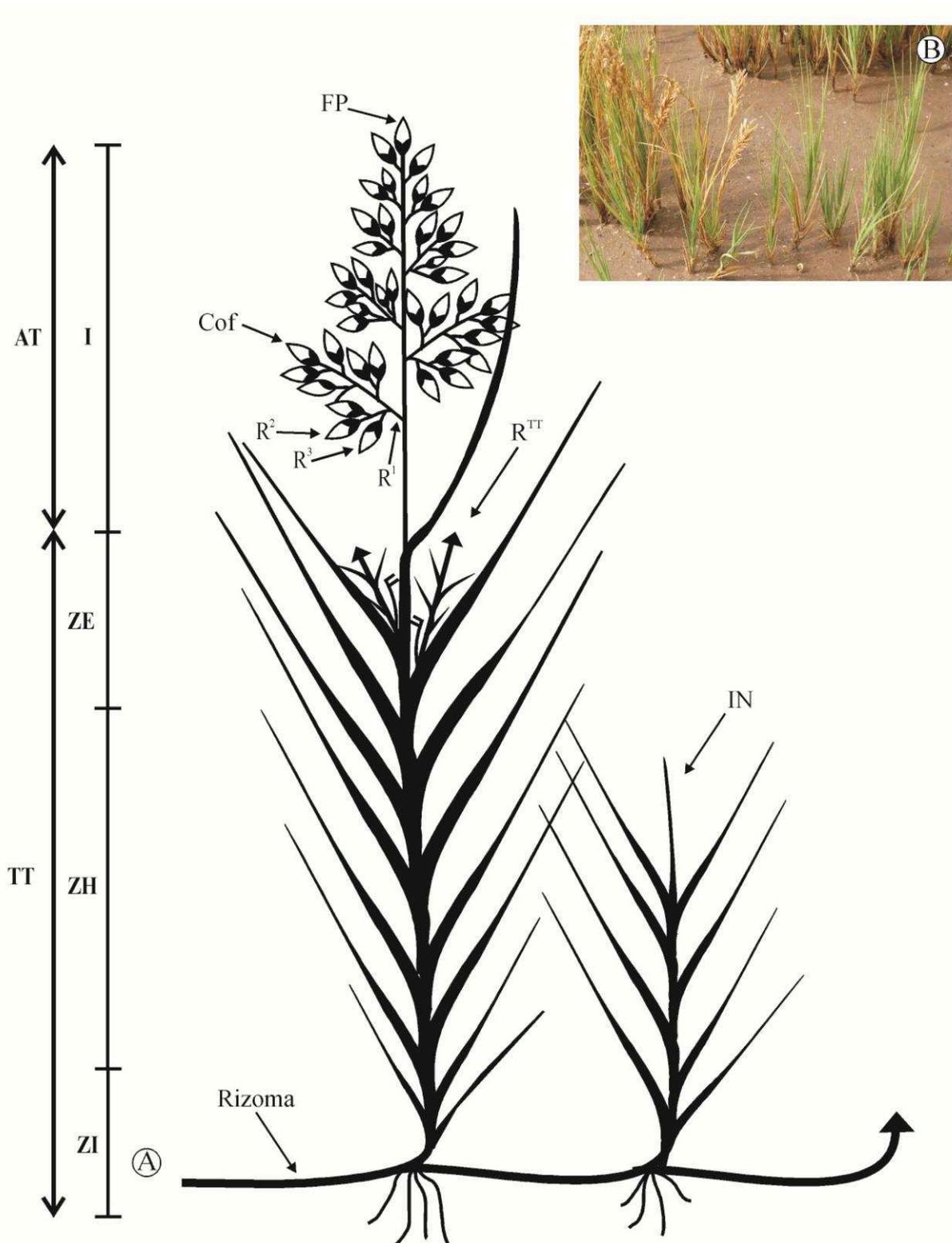


Figura 6. Sinflorescencia de *Distichlis spicata*. A. esquema simplificado; B. fotografía de la sinflorescencia. Referencias: AT, antotagma; Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; I, inflorescencia; IN, innovación; R^{TT} , rama del trofotagma; R^1 , rama de primer orden; R^2 , rama de segundo orden; R^3 , rama de tercer orden; TT, trofotagma; ZE, zona de enriquecimiento; ZH, zona de inhibición; ZI, zona de innovación.

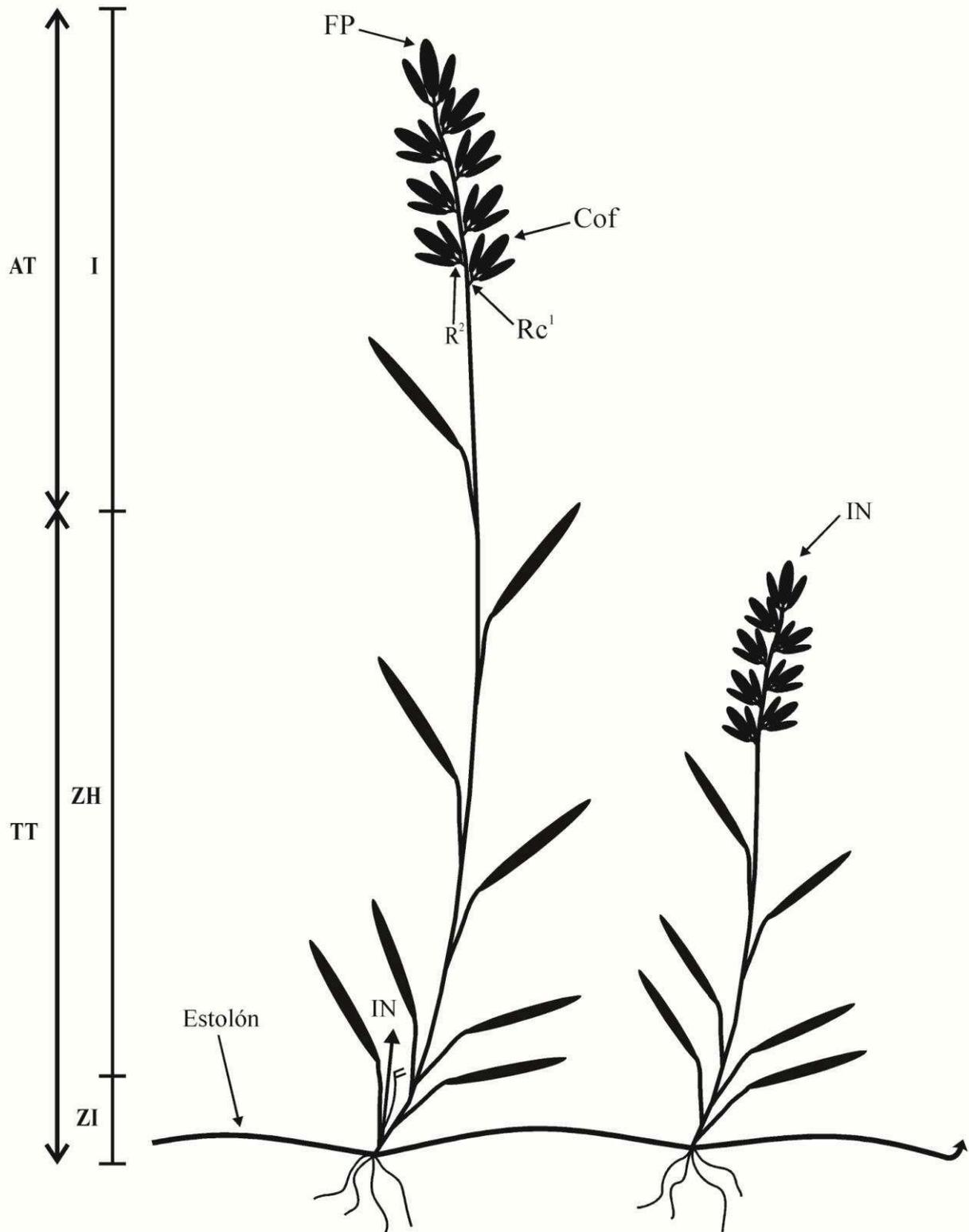


Figura 8. Esquema simplificado de la sinflorescencia de *Hilaria cenchroides*. Referencias: AT, antotagma; I, inflorescencia; Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; IN, innovación; R^2 , rama de segundo orden; Rc^1 , rama de primer orden corta; TT, trofotagma; ZH, zona de inhibición; ZI, zona de innovación.

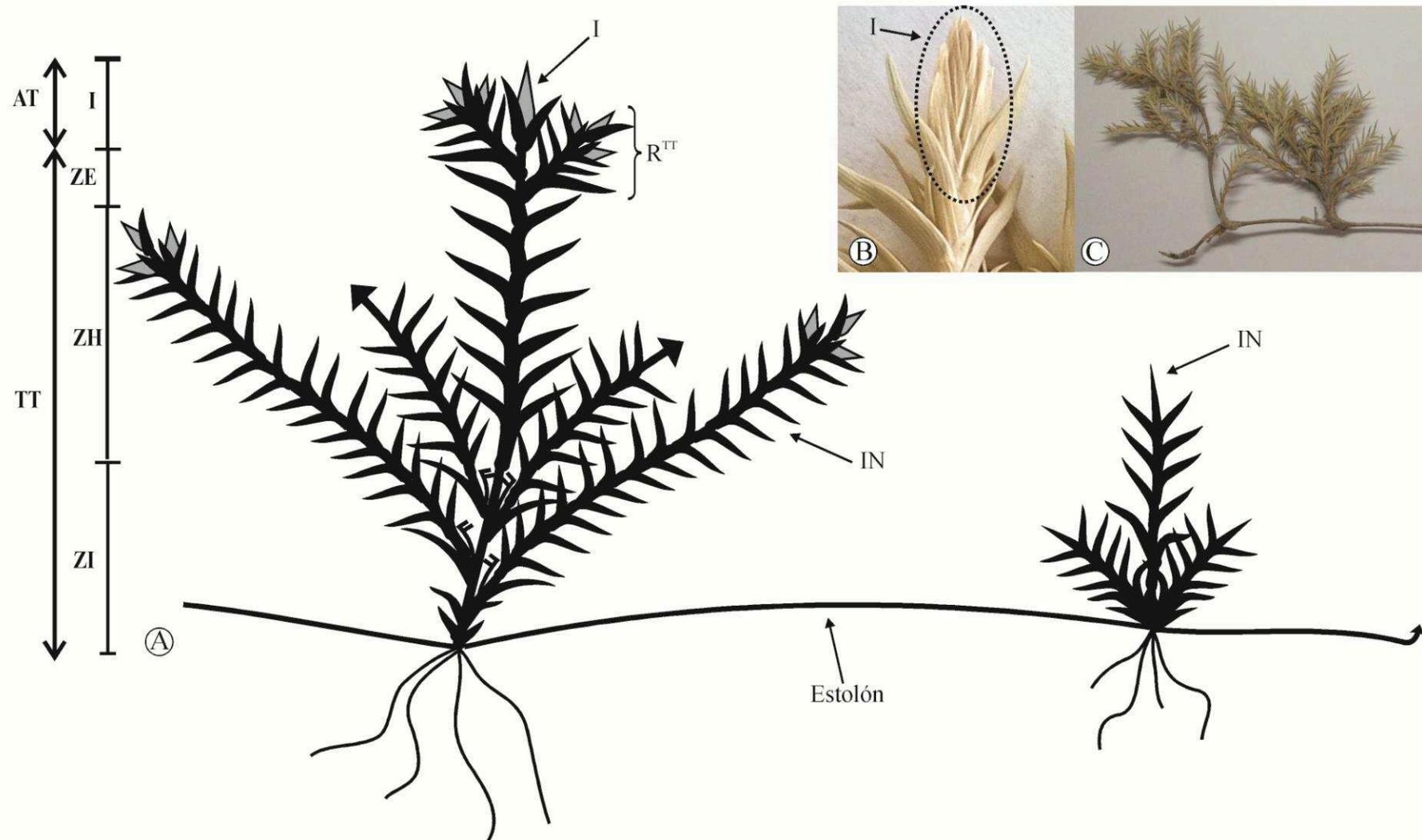


Figura 9. Sinflorescencia de *Distichlis acerosa*. A. esquema simplificado; B, detalle de la inflorescencia formada por una espiguilla; C, fotografía de dos sinflorescencias. Referencias: AT, antotagma; I, inflorescencia; IN, innovación; R^{TT}, rama del trofotagma; TT, trofotagma; ZE, zona de enriquecimiento; ZH, zona de inhibición; ZI, zona de innovación.

4.1.2 Variaciones tipológicas en la inflorescencia

A partir del estudio morfológico comparativo entre las especies estudiadas pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae, se estableció que la inflorescencia es la zona de la sinflorescencia que más variaciones morfológicas presenta. Las diferencias estructurales observadas en la inflorescencia están relacionadas con: (1) el tipo de inflorescencia, (2) la presencia de homogenización, (3) la pérdida (truncamiento) de partes distales del eje principal y de las ramas de primer orden y, (4) las variaciones en el número, disposición y grado máximo de ramificación de las ramas de primer orden.

Tipos de inflorescencias. En las especies estudiadas se reconocieron varios tipos de inflorescencias (Apéndice 7). La forma de inflorescencia panoja de espiguillas se compone de un eje principal que lleva ramificaciones laterales simples o ramificadas, en las cuales se insertan las espiguillas pediceladas. Este tipo de inflorescencia se observó en *B. benthamiana*, *D. spicata*, *D. laxiflora*, *D. palmeri* y en los géneros *Muhlenbergia*, *Erioneuron* e *Hilaria* (Figs. 4-6; 8; 10-13). El tipo de inflorescencia panoja de ramas primarias espiciformes presenta un eje principal que lleva ramificaciones laterales simples (ramas de primer orden), donde se insertan espiguillas brevemente pediceladas. Esta estructura se observó en todas las especies analizadas del género *Bouteloua* (Figs. 7; 14-15). Racimo de espiguillas es un tipo de inflorescencia que presenta un eje principal (no ramificado) en el que se disponen espiguillas que llevan pedicelos conspicuos. Como ejemplo de este modelo se pueden citar las inflorescencias de *S. brevifolius*, *D. humilis*, *D. scoparia*, *D. eludens* y las especies del género *Munroa* (Fig.16). Por último, una espiguilla es el tipo de inflorescencia más simple y reducido que se ha encontrado en todo el linaje estudiado. Esta estructura se identificó en las especies *D. acerosa*, *D. littoralis* y *D. australis* (Fig.9). Por lo general, la forma de la inflorescencia no varía en cada especie, pero en *D. bajaensis* encontramos que la inflorescencia podía ser una panoja o racimo de espiguillas dependiendo del ejemplar estudiado (Apéndice 7).

Homogenización de la inflorescencia. Las inflorescencias de las especies estudiadas se las pueden clasificar en no-homogenizadas u homogenizadas. En el primer caso, las inflorescencias presentan ramas primarias proximales que pueden alcanzar diversos grados de ramificación (de tercero hasta quinto orden R^3 - R^5). El grado de ramificación gradualmente va disminuyendo en las ramas situadas en las regiones media y distal de la inflorescencia. Esto se observó en la especie *D. spicata*, y en la mayoría de las especies de *Muhlenbergia* (Figs. 4; 6;

10-11; Apéndice 7). Cuando la inflorescencia es homogenizada todas las ramas primarias presentan el mismo grado de ramificación (por lo general, segundo orden, R^2) (Figs. 5; 7-8; 12-16). A su vez, las inflorescencias homogenizadas, pueden ser disyuntas o no disyuntas. En las primeras, se distinguen claramente dos subzonas una formada por ramas de primer orden largas ($R1^1$) y otra por ramas de primer orden cortas (Rc^1). En ciertas ocasiones, las inflorescencias pueden estar representadas únicamente por una de las dos subzonas, es decir, sólo por Rc^1 (por ejemplo: *S. brevifolius*, *H. cenchroides*, *D. eludens*, *D. humilis*, *D. scoparia*, las especies estudiadas de *Munroa* y en algunas especies de *Muhlenbergia*; Figs. 8; 13; 16; Apéndice 7) o sólo por $R1^1$ (por ejemplo: en las especies estudiadas de *Bouteloua*; Figs. 7, 14-15; Apéndice 7). Por el contrario, en las inflorescencias homogenizadas no disyuntas la diferencia entre ambas subzonas no es clara, como se observó en *B. benthamiana*, *D. laxiflora*, *D. palmeri* y las especies de *Erioneuron* (Figs. 5; 12; Apéndice 7).

Truncamiento de la florescencia principal del extremo distal del eje principal. En *Erioneuron*, *Munroa*, *Hilaria*, *S. brevifolius*, *B. benthamiana* y en la mayoría de las especies de *Distichlis* y *Muhlenbergia* el eje principal de la inflorescencia culmina con el desarrollo de una florescencia principal (Figs. 4-6; 8; 10-12; 13C-D; 16; Apéndice 7). Por el contrario, la inflorescencia de las especies *Muhlenbergia bryophilus*, *M. cenchroides*, *M. geminiflora*, *D. acerosa*, y todas las especies estudiadas de *Bouteloua* carecen de florescencia principal y su eje principal puede, en ciertas ocasiones, terminar en una prolongación estéril (Figs. 7; 13 A-B; 14-15; Apéndice 7).

Truncamiento de la coflorescencia en las ramas de primer orden. De la misma manera que el eje principal de la inflorescencia, las ramas de primer orden pueden rematar o no en una coflorescencia. En la mayoría de las especies estudiadas las ramas de primer orden terminan su extremo distal en una coflorescencia. Sin embargo, en las especies estudiadas del género *Bouteloua* se observó que la coflorescencia no se desarrolla, por lo tanto, la rama de primer orden puede terminar en una prolongación estéril o en unas glumas que rodean al meristema distal agotado (Figs.7;14-15; Apéndice 7).

Truncamiento de ramas de primer orden en la inflorescencia. En *Bouteloua*, la inflorescencia sólo presenta ramas de primer orden largas debido a que la parte distal se reduce en una secuencia que afecta a la florescencia principal y a las ramas de primer orden cortas (Figs. 7, 14-15). A su vez, esta reducción también puede incluir a las ramas de primer

orden largas más distales, y en casos extremos, la inflorescencia se reduce a una única rama de primer orden larga como ocurre en algunos ejemplares de *B. hirsuta* y *B. simplex* (Figs. 14 C-D). Las especies *D. acerosa*, *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora* presentan inflorescencias que carecen de florescencia terminal y sólo desarrollan ramas de primer orden cortas (Figs. 13 A-B).

Número total de ramas de primer orden en la inflorescencia. En la mayoría de los géneros estudiados, el número total de ramas de primer orden que constituye la inflorescencia es muy variable entre las especies y aún entre los diferentes especímenes analizados para cada una de ellas. Sin embargo, en todos los ejemplares examinados de *D. acerosa*, *M. argentina*, *M. mendocina* y *Bouteloua simplex* la inflorescencia siempre presentó una sola rama de primer orden, es decir, que esta característica es invariable para estas especies (Figs. 14 C-D; Apéndice 8).

Máximo grado de ramificación de las ramas de primer orden. En los géneros *Distichlis* y *Muhlenbergia* se observó que el máximo grado de ramificación de las ramas primarias resultó variable entre las especies estudiadas (Figs. 4; 6; 9; 10-11; 12 B-C; 16B; Apéndice 8). Por el contrario, todas las especies analizadas de los géneros *Bouteloua*, *Hilaria*, *Munroa*, *Erioneuron* y las especies *S. brevifolius* y *B. benthamiana* mostraron el mismo grado de ramificación (Figs. 5; 7-8; 12 A; 14-15; 16 A-B Apéndice 8). Las especies de *Muhlenbergia* presentaron ramas primarias con ramificación de cuarto y quinto orden (R^4 y R^5), siendo los máximos grados de ramificación encontrados en el linaje. En cambio, *S. brevifolius*, *Munroa* y algunas especies de *Distichlis* tuvieron el menor grado de ramificación (primer orden, R^1)(Apéndice 8).

Disposición de las ramas de primer orden sobre el eje principal de la inflorescencia. La disposición de las ramas de primer orden sobre el eje principal de la inflorescencia en la mayoría de los géneros es alterna, debido a que en cada nudo se inserta una rama (Figs. 4-8; 10; 12; 13A-B; 14-16). Sin embargo, en algunas inflorescencias se observó un alargamiento diferencial entre los entrenudos a lo largo del eje principal, por lo cual algunas ramas de primer orden quedan muy próximas entre sí formando seudoverticilos ocasionales (Fig. 11). Esta última disposición se ha observado en algunas especies del género *Muhlenbergia* (Fig. 11; Apéndice 8).



Figura 10. Región del antotagma de *Muhlenbergia schreberi*. A. esquema de la panoja de espiguillas; B, fotografía de la inflorescencia. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; 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. (Fotografía modificada de González, 2014).

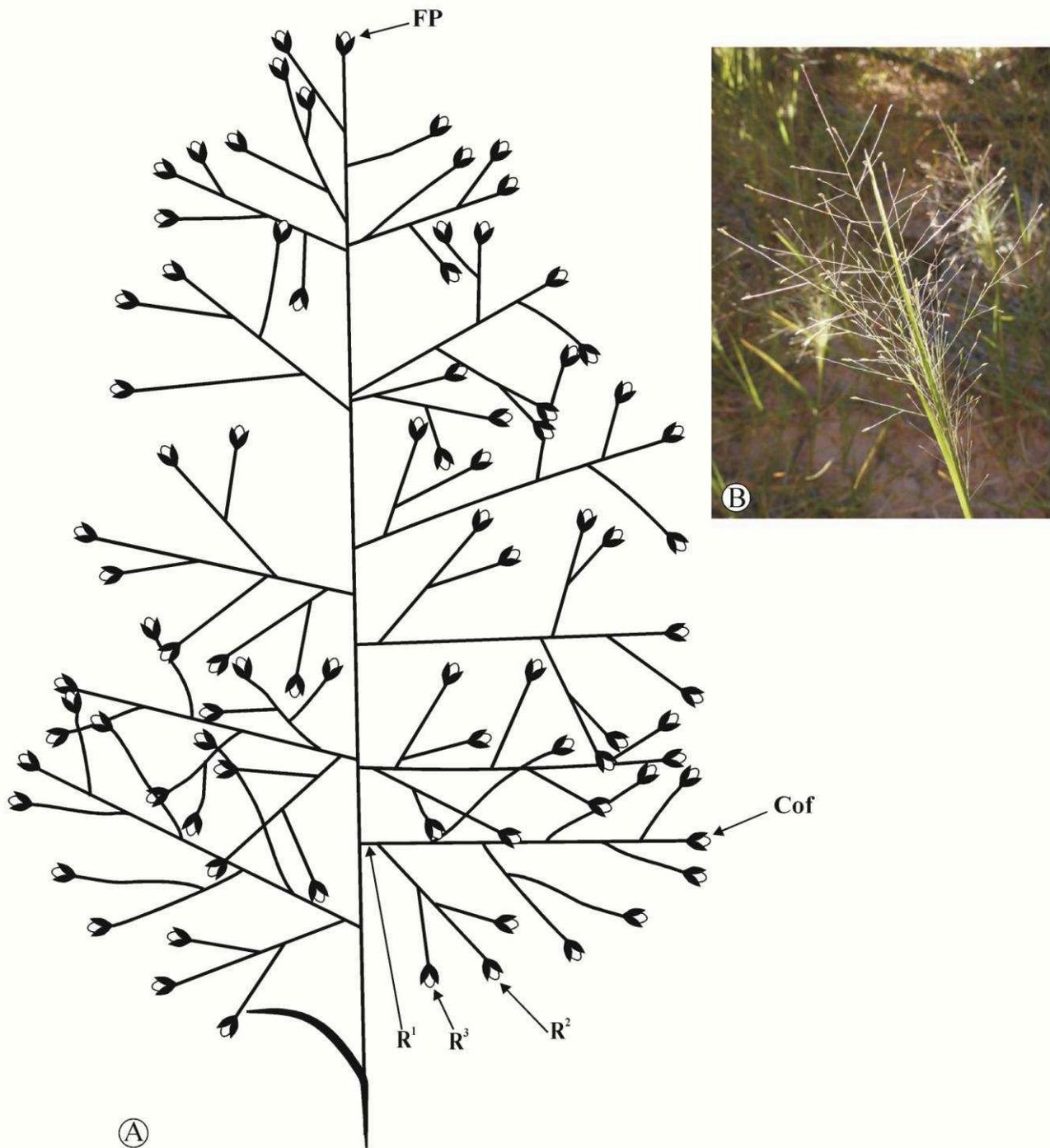


Figura 11. Región del antotagma de *Muhlenbergia asperifolia*. A. esquema de la panoja de espiguillas; B, fotografía de la inflorescencia. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden. (Fotografía modificada de Licher, s.f. d).

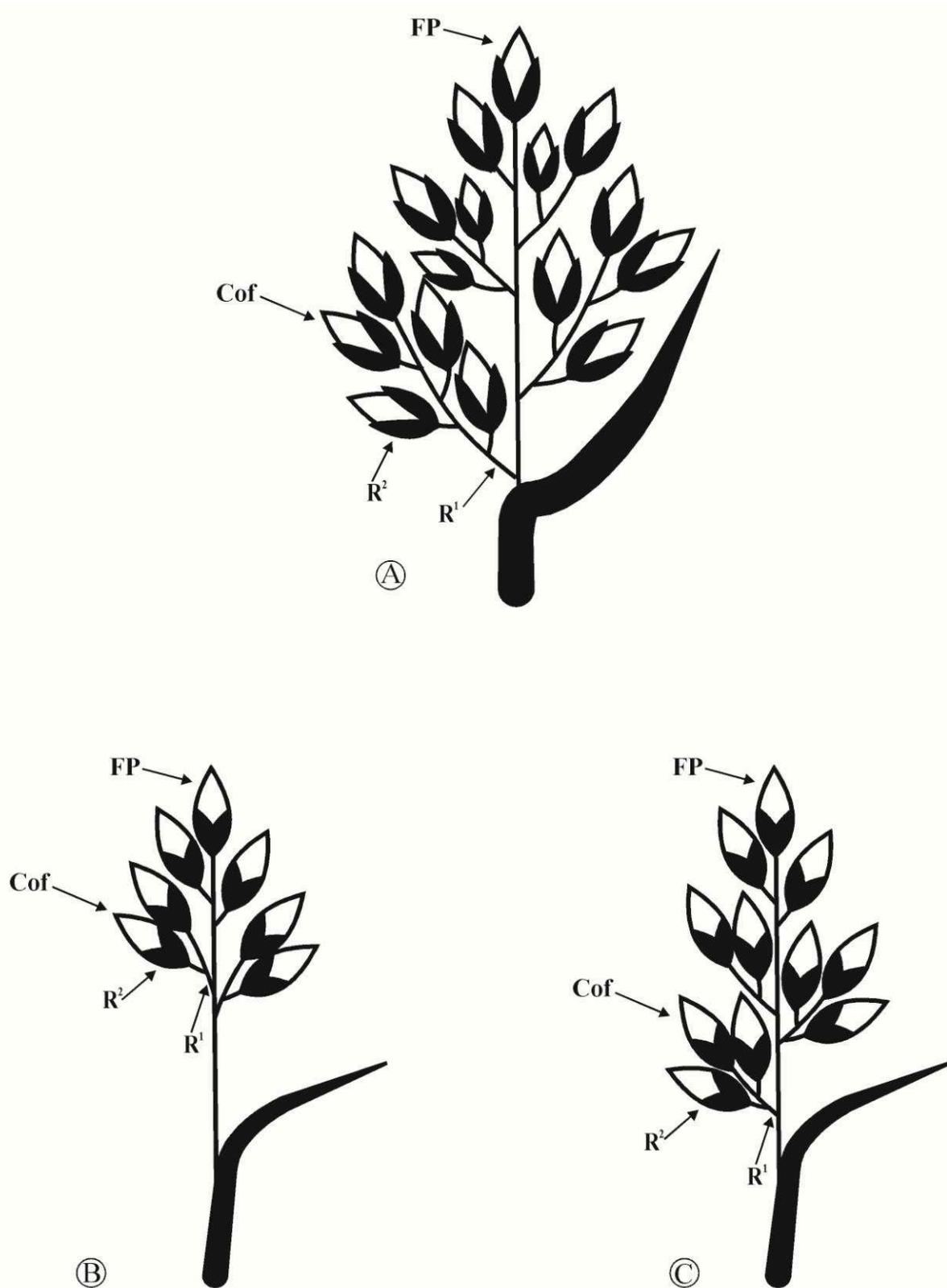


Figura 12. Región del antotagma de *Blepharidachne* y especies de *Distichlis*. A. esquema de la panoja de espiguillas de *B. benthamiana*; B. esquema de la panoja de espiguillas de *D. palmeri*; C. esquema de la panoja de espiguillas de *D. laxiflora*. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden.

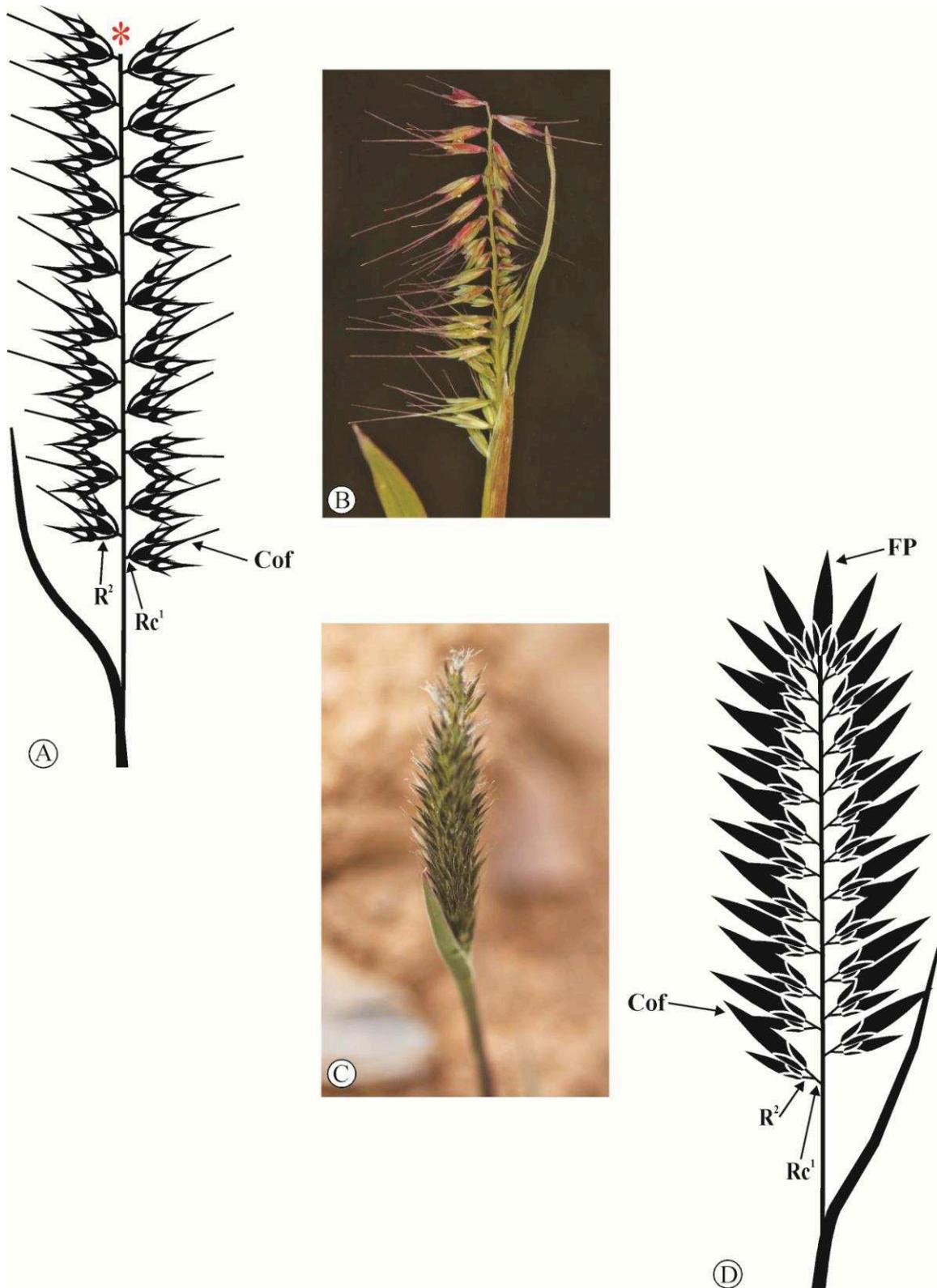


Figura 13. Región del antotagma de especies de *Muhlenbergia*. A y B, esquema y fotografía de la panoja de espiguillas de *M. bryophilus* (Fotografía modificada de Zuloaga, 2014b); C y D, fotografía y esquema de la panoja de espiguilla de *M. phalaroides* (Fotografía modificada de Zuloaga, 2014a). Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; Rc^1 , rama de primer orden corta; R^2 , rama de segundo orden. El asterisco rojo indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal.

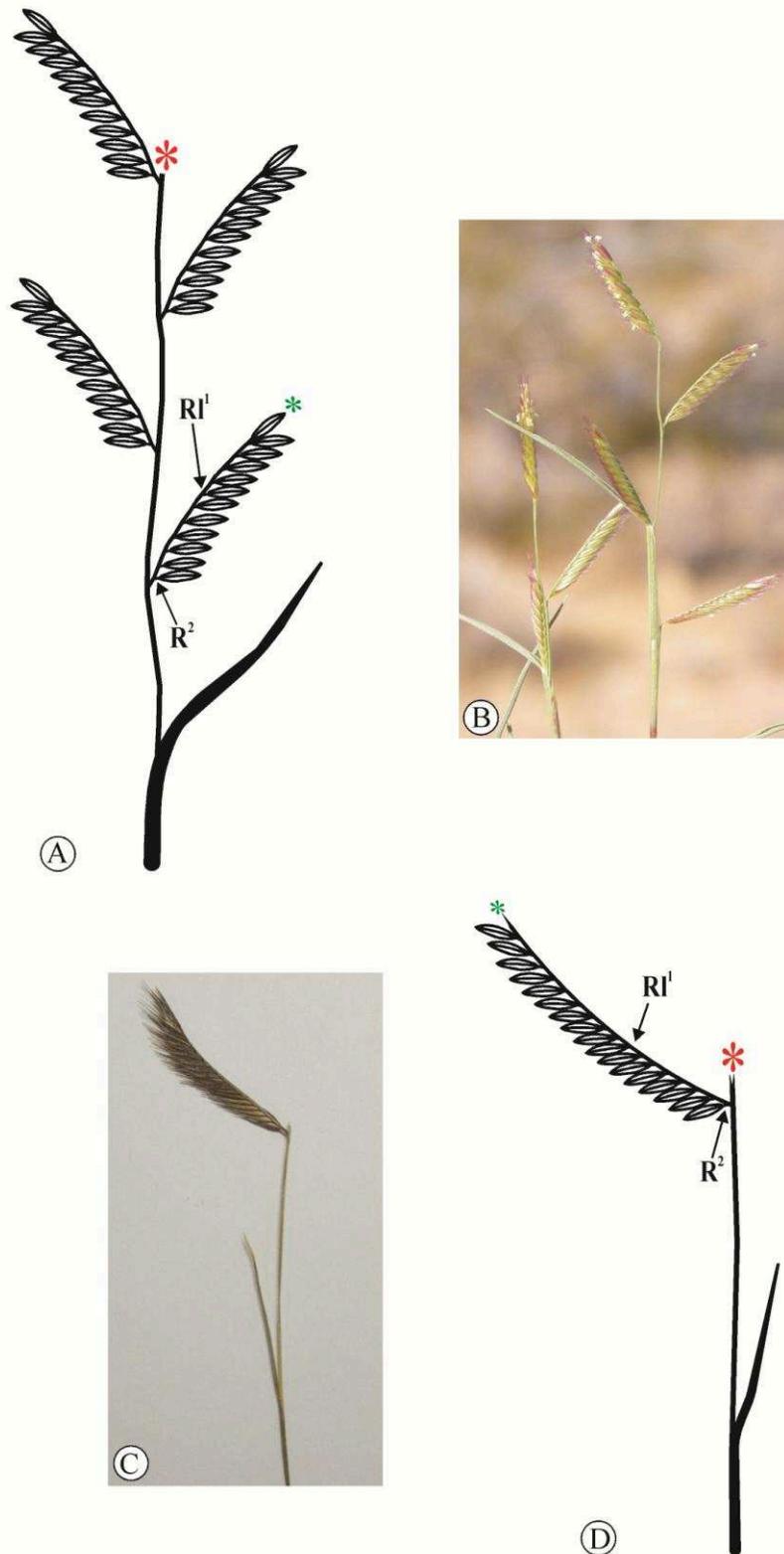


Figura 14. Región del antotagma de especies de *Bouteloua*. A y B, esquema y fotografía de la panoja de ramas primarias espiciformes de *B. barbata* (Fotografía modificada de James, 2004); C y D, fotografía y esquema de la panoja de ramas primarias espiciformes de *B. simplex*. Referencias: $R1^1$, rama de primer orden larga, $R2^2$, rama de segundo orden. El asterisco rojo indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. El asterisco verde indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de la rama de primer orden.

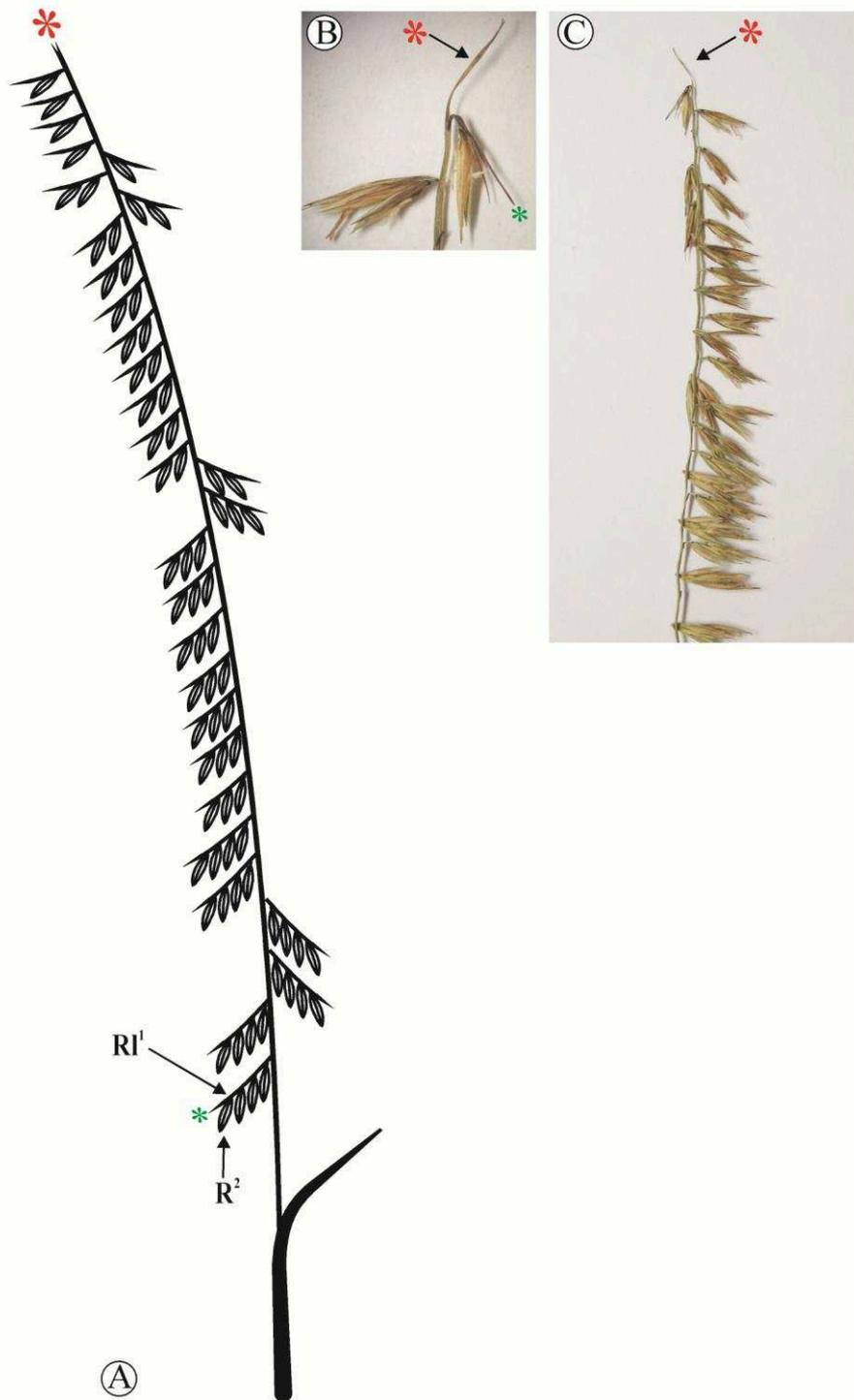


Figura 15. Región del antotagma de *Bouteloua curtipendula*. A, esquema de la panoja de ramas primarias espiciformes; B, fotografía del extremo apical del eje principal; C, fotografía de la inflorescencia. Referencias: $R1^1$, rama de primer orden larga, R^2 , rama de segundo orden. El asterisco rojo indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. El asterisco verde indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de la rama de primer orden.

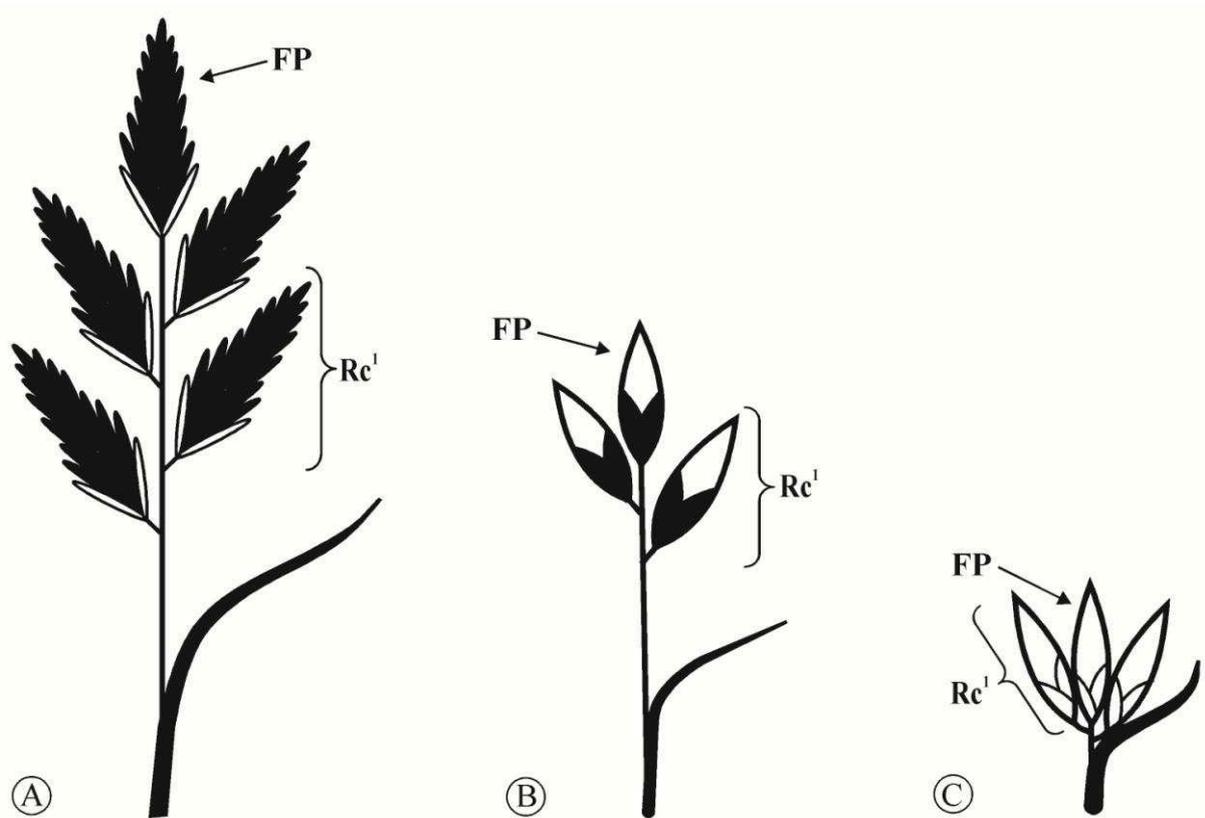


Figura 16. Región del antotagma de especies de *Scleropogon*, *Distichlis* y *Munroa*. A, esquema del racimo de espiguillas de *S. brevifolius*; B, esquema del racimo de espiguillas de *D. scoparia*; C, esquema del racimo de espiguillas de *M. andina*. Referencias: FP, florescencia principal; Rc¹, rama de primer orden corta.

4.2 Estudio comparativo del desarrollo de inflorescencia, espiguilla y flor

4.2.1 Desarrollo del sistema de ramificación de las inflorescencias

Numerosas variaciones se han identificado al realizar los estudios de desarrollo del sistema de ramificación de la inflorescencia entre las especies estudiadas. Las diferencias más importantes se resumen en el Apéndice 9.

Transición a floración. Durante el crecimiento vegetativo de todas las especies estudiadas se observó que el meristema apical de la planta produce primordios de hojas en dos ortósticos, es decir, de manera dística (Fig. 17A). El momento de la transición del estado vegetativo al estado de floración es evidente cuando el meristema apical se alarga por encima del último primordio de hoja formado, para comenzar a formar el eje principal de la inflorescencia (Figs. 18A; 19A; 20A; 21A; 22A; 23A; 24A).

Desarrollo del eje principal. Luego de la transición a floración, el eje principal de la inflorescencia continúa su desarrollo aumentando en longitud al mismo tiempo que se inician las ramas de primer orden a partir del meristema apical (Figs. 18A; 19A-B; 20B; 21A; 22A-B; 23A; 24A; 25A; 26A). El desarrollo del eje principal finaliza cuando el meristema apical cesa su actividad al desarrollar una florescencia terminal. Este patrón se observó en algunas especies de *Muhlenbergia* (*M. asperifolia*, *M. peruviana*, *M. phalaroides* y *M. tenuifolia*, Figs. 19C-E; 25A; 26B; 27A) y *Munroa* (Figs. 20C-E; 28A; 29B). Sin embargo, en ciertas ocasiones, el meristema apical cesa su actividad antes de iniciar la florescencia principal. Este último caso se ha observado en especies de *Bouteloua* (*B. aristidoides*, *B. barbata* y *B. curtispindula*, *B. simplex*, Figs. 21C-D; 22D; 23B-C; 30E) y en las especies *D. acerosa* (Figs. 17B-C) y *M. bryophilus* (Fig. 18B).

Simetría de la inflorescencia. Dependiendo de la especie estudiada, las ramas de primer orden adoptan diferentes disposiciones sobre el eje principal de acuerdo a cómo se van iniciando. De esta manera, la simetría de la inflorescencia queda establecida en estadios tempranos del desarrollo. Se observaron tres tipos diferentes de simetría en las inflorescencias estudiadas: 1) radiada, 2) dorsiventral, y 3) dística.

Una inflorescencia tiene simetría radiada cuando los primordios de las ramas de primer orden se van iniciando en forma espiralada sobre el eje principal (Ej.: *M. tenuifolia*, *M. phalaroides* y *M. asperifolia*, Figs. 19C; 25A; 27B). Una inflorescencia presenta una simetría dorsiventral cuando las ramas de primer orden se inician en dos ortósticos y hacia un solo

lado del eje principal. En estos casos, el eje principal es triquetro, donde una de las caras queda desprovista de ramificaciones. Este tipo de simetría se observó en *M. bryophilus*, *M. peruviana* y *B. aristidoides* (Figs. 18D-E; 21D; 26G-H). Cuando la simetría es dística, las ramas de primer orden se inician en dos ortósticos opuestos sobre el eje principal. Esta simetría ocurre en la inflorescencia de las especies *B. barbata*, *B. curtispindula* y *B. megapotamica* (Figs. 22D; 23B y F; 24B).

Las especies *D. acerosa*, *B. simplex*, *M. argentina*, *M. decumbens* y *M. mendocina* han sido excluidas de la clasificación por presentar inflorescencias con una sola rama de primer orden.

Estudio comparativo del desarrollo de las ramas de primer orden. Al estudiar el desarrollo de las ramas de primer orden se consideró el sentido de iniciación y diferenciación que siguen las mismas a lo largo del eje principal de la inflorescencia.

- Sentido de iniciación de las ramas de primer orden sobre el eje principal. Las ramas de primer orden siempre se inician en sentido acrópeto sobre el eje principal de la inflorescencia. Es decir, las ramas de primer orden proximales son las primeras en iniciarse y las ramas de primer orden distales son las últimas en formarse. El primer primordio de rama de primer orden se desarrolla en la axila de un primordio de bráctea que se ubica por encima y en posición opuesta a la última hoja formada. Este patrón de iniciación de las ramas de primer orden se observó en *M. bryophilus*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia*, *M. phalaroides*, *B. aristidoides*, *B. barbata* y *B. curtispindula* (Figs. 18A; 19B; 21A; 22B; 23A; 25A; 26A).

- Sentido de diferenciación de las ramas de primer orden sobre el eje principal. La diferenciación de una rama de primer orden consiste en su alargamiento y aplanamiento, lo cual está asociado a la iniciación de las ramas de segundo orden. En las especies estudiadas se observó que las ramas de primer orden se pueden diferenciar en sentido acrópeto, anfípeto o basípeto sobre la inflorescencia (Apéndice 9). La diferenciación acrópeta ocurre cuando las ramas de primer orden proximales son las primeras en diferenciarse. Luego continúan diferenciándose las ramas de primer orden que se encuentran por encima de las ramas de primer orden más proximales. Este desarrollo se observó en las inflorescencias de las especies *M. tenuifolia* y *M. peruviana* (Figs. 19C; 26B). En el caso de la diferenciación anfípeta, las primeras ramas de primer orden en diferenciarse son aquellas que se encuentran sobre la región media de la inflorescencia. Luego siguen su diferenciación las ramas de primer orden que se encuentran por arriba y por debajo de las primeras. Este patrón se observó únicamente en *B. curtispindula* (Fig. 23B). Por último, la diferenciación es basípeta cuando las primeras

ramas de primer orden en diferenciarse son las distales, y posteriormente se diferencian las ramas de primer orden que se encuentran debajo de ellas. Ejemplos de este caso se observó en las especies *M. bryophilus*, *M. phalaroides*, *B. aristidoides*, *B. barbata* y *B. megapotamica* (Figs. 18C-D; 21B; 22D; 25A).

Estudio comparativo del desarrollo de las ramas de segundo orden. Al estudiar el desarrollo de las ramas de segundo orden se consideró: 1) el sentido de iniciación de las ramas de segundo orden a lo largo de toda la inflorescencia, 2) el sentido de iniciación de las ramas de segundo orden sobre las ramas de primer orden, y 3) el sentido de diferenciación de las ramas de segundo orden sobre las ramas de primer orden.

- Sentido de iniciación de las ramas de segundo orden en la inflorescencia. La iniciación de las ramas de segundo orden a lo largo de la inflorescencia puede darse en tres sentidos: acrópeto, anfípeto y basípeto. Cuando el sentido de iniciación es acrópeto, las ramas de segundo orden se desarrollan primero sobre las ramas de primer orden proximales de la inflorescencia. Luego nuevas ramas de segundo orden se inician sobre las ramas de primer orden que se encuentran por encima de las proximales como se observó en *M. tenuifolia* y *M. peruviana* (Figs. 19C; 26B-C). El sentido de iniciación es anfípeto cuando las ramas de segundo orden se inician sobre las ramas de primer orden localizadas sobre la región media del eje principal. Posteriormente las ramas de segundo orden continúan iniciándose sobre las ramas de primer orden ubicadas por encima y por debajo de la región media, como ocurre en *B. curtipendula* (Fig. 23B). El sentido de iniciación basípeto se produce cuando las ramas de segundo orden se diferencian sobre las ramas de primer orden distales de la inflorescencia. Seguidamente, nuevas ramas de segundo orden se inician en las ramas de primer orden que se encuentran por debajo de las distales. Este patrón se observó en las especies *M. bryophilus*, *B. aristidoides* y *B. barbata* (Figs. 18C; 21C; 22D).

- Sentido de iniciación de las ramas de segundo orden en las ramas de primer orden. El sentido de iniciación de las ramas de segundo orden sobre las de primer orden es acrópeto. Es decir, las ramas de segundo orden se inician primero sobre la región proximal de las ramas de primer orden y luego siguen iniciándose nuevas ramas de segundo orden por encima de las primeras formadas (Figs. 18C; 21E; 22C; 23C; 26D; 30A-B).

- Sentido de diferenciación de las ramas de segundo orden en las ramas de primer orden. La diferenciación de una rama de segundo orden está determinada morfológicamente por la iniciación de ramas de tercer orden o con la iniciación de una espiguilla terminal. Siguiendo estos criterios, las ramas de segundo orden pueden diferenciarse en sentido acrópeto o

basípeto. En el primer caso las ramas de segundo orden se diferencian primero sobre la región proximal de la rama de primer orden que la sostiene y luego siguen diferenciándose nuevas ramas de segundo orden por arriba de las que primero se diferenciaron. Esto se observó en *M. tenuifolia* y *M. peruviana* (Figs. 19D; 26F). En el segundo caso las ramas de segundo orden que primero se diferencian son la que se ubican en la región distal de la rama de primer orden y luego se diferencian nuevas ramas de segundo orden debajo de las primeras. Este sentido de diferenciación se observó en *M. bryophilus*, *B. aristoides*, *B. barbata*, *B. curtispindula*, *B. megapotamica* y *B. simplex* (Figs. 18E; 21F-G; 22E; 23D; 24C; 30C).

Estudio comparativo del desarrollo de las ramas de tercer orden. En *M. peruviana* y *M. tenuifolia*, el sentido de iniciación de las ramas de tercer orden sobre la inflorescencia y sobre las ramas de primer orden es acrópeto. Es decir, las ramas de tercer orden siempre se desarrollaron primero en las ramas de primer orden proximales de la inflorescencia y sobre las ramas de segundo orden proximales de la rama de primer orden (Figs. 19D; 26F-G).

Elongación de los entrenudos. Durante el desarrollo de las inflorescencias estudiadas se observó que existen variaciones en los tipos de entrenudos que se alargan y en el estadio en el cual ocurre el alargamiento.

- Tiempos de elongación de los entrenudos

Elongación de los entrenudos del eje principal. El eje principal de la inflorescencia abarca: 1) un entrenudo basal, comprendido entre el nudo de inserción de la hoja bandera y el nudo de inserción de la rama de primer orden más proximal y 2) los entrenudos que se desarrollan entre las ramas de primer orden. La elongación de los entrenudos del eje principal (incluyendo el entrenudo basal) ocurre, tardíamente, cuando las espiguillas y las flores han desarrollado completamente sus órganos (Figs. 18F; 19F; 24B; 26H).

Elongación de los entrenudos de la rama. En la mayoría de las especies la elongación de los entrenudos de las ramas de primer orden y los entrenudos que sostienen a las espiguillas ocurre cuando las flores de las espiguillas ya están diferenciadas (Figs. 18F; 19F; 26H). En cambio, en *M. asperifolia*, la elongación de los entrenudos en las ramas sucede antes de que se inicien los órganos florales en las espiguillas (Figs. 27A-B).

- Desarrollo diferencial de los entrenudos de la inflorescencia

Entrenudos del eje principal. Las inflorescencias de la mayoría de las especies estudiadas emergen de la hoja bandera por elongación del entrenudo basal del eje principal (ver las inflorescencias adultas en la sección 4.1.2 “Variaciones tipológicas en la

inflorescencia”, Figs. 11; 13; 14A-B; 15). En ocasiones, el entrenudo basal del eje principal nunca se elonga, quedando la inflorescencia incluida parcialmente dentro de las hojas vegetativas como es el caso de *Munroa* y *D. acerosa* (ver las inflorescencias adultas en la sección 1.4.2 “Variación en las estructuras reproductivas entre las diferentes subtribus”, Figs. 3 Q-R; T).

Los entrenudos entre las ramas de primer orden sobre el eje principal generalmente se elongan a excepción de las especies de *Munroa* (Figs. 20E-F; 28A-B; 29D-F). Cuando los entrenudos se alargan lo pueden hacer en forma proporcional o diferencial entre ellos. En el primer caso, los entrenudos tendrán la misma longitud a la madurez como se observó en *M. bryophilus*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia*, *B. aristidoides*, *B. barbata*, *B. curtipendula* y *B. megapotamica* (Figs. 18F; 19F; 21H; 22D; 23E; 24B; 26H; ver las inflorescencias adultas en la sección 4.1.2 “Variaciones tipológicas en la inflorescencia”, Figs. 13A-B; 14A-B; 15). En el segundo caso, los entrenudos presentan longitudes variables, quedando algunas ramas de primer orden muy próximas entre sí formando seudoverticilos ocasionales como ocurre en la inflorescencia de *M. asperifolia*. (Fig. 27B, ver inflorescencia adulta en la sección 4.1.2 “Variaciones tipológicas en la inflorescencia”, Fig. 11).

Entrenudos de las ramas de primer orden. Se observó que los entrenudos que conforman las ramas de primer orden se pueden alargar de manera proporcional (Ej.: *M. bryophilus*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia* y todas las especies de *Bouteloua*; Figs. 19F; 24B-C; 30E) o diferencial (Ej.: *M. asperifolia*; Fig. 27B) entre ellos.

Entrenudo que sostiene la espiguilla. En la mayoría de las especies estudiadas se observó que el entrenudo que sostiene la espiguilla es de menor longitud en relación al largo de la espiguilla en desarrollo (Figs. 18F; 19F; 21H; 22F; 24B; 26H; 29C-D; 30E). Sin embargo, en *M. asperifolia* el entrenudo que sostiene a la espiguilla es de mayor longitud en relación al largo de la espiguilla en desarrollo (Figs. 27A-B).

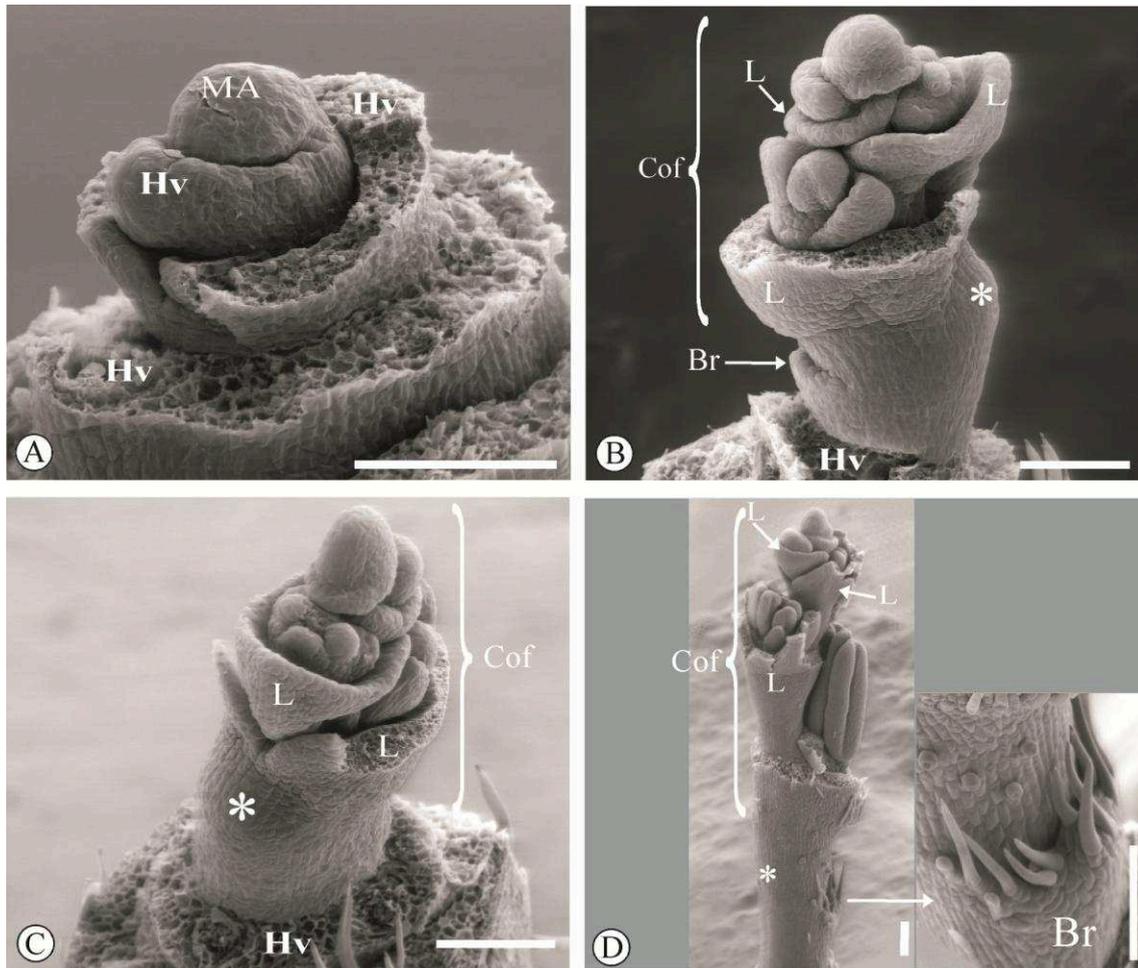


Figura 17. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Distichlis acerosa*. A, meristema apical vegetativo. B, inflorescencia formada por una coflorescencia que no desarrolla glumas; en esta imagen se muestra el truncamiento del eje principal y la presencia de una bráctea. C, vista lateral del extremo distal del eje principal. D, posición terminal de la coflorescencia, desarrollo de las flores; en la foto inserta se detallan los pelos que desarrolla la bráctea. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; Hv, hoja vegetativa; L, lemma; MA, meristema apical. El asterisco blanco indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. Barra= 100 μ m.

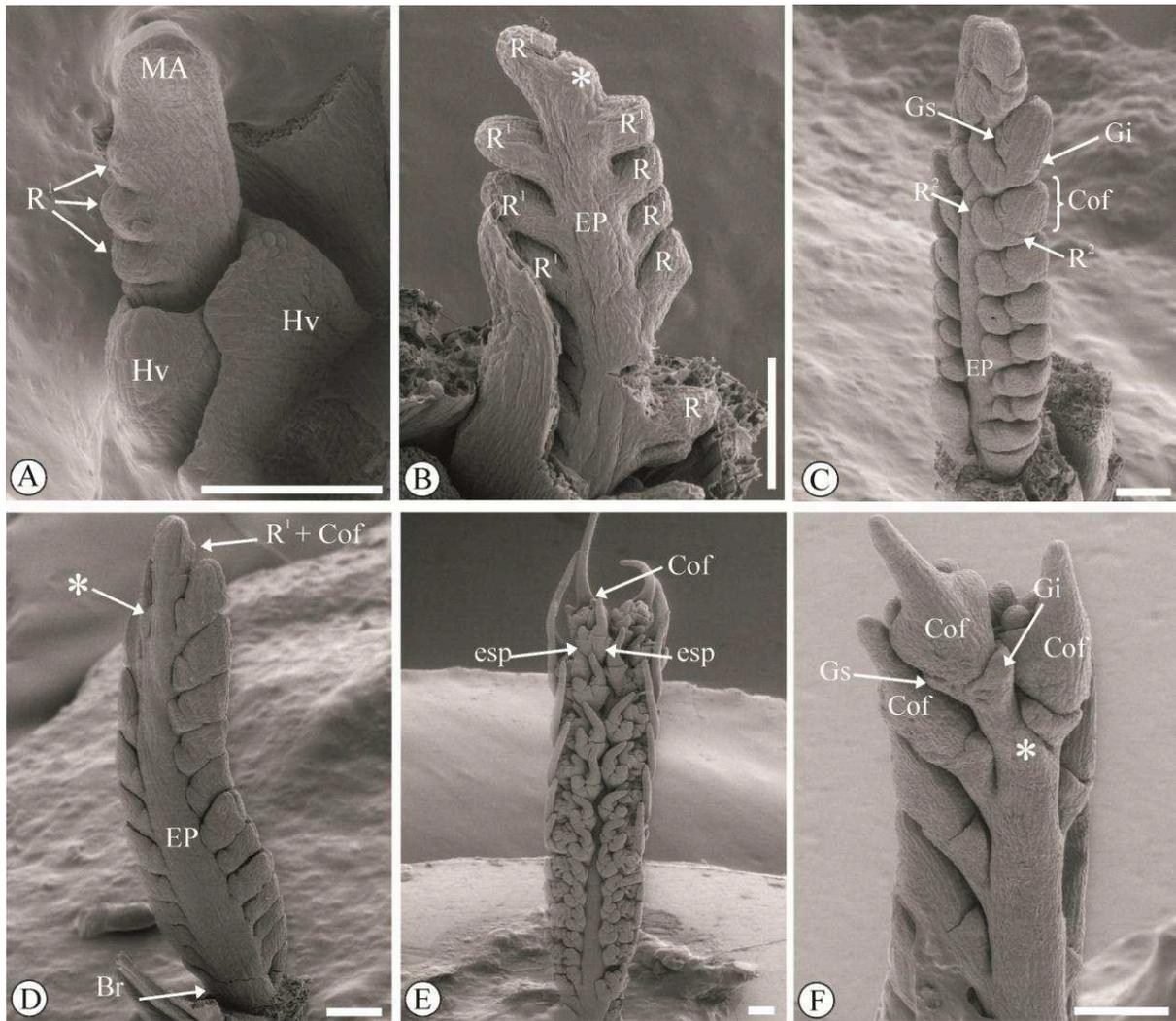


Figura 18. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Muhlenbergia bryophilus*. A, alargamiento del meristema apical por encima de la última hoja iniciado durante la transición a floración e iniciación de las primeras ramas de primer orden en sentido acrópeto. B, diferenciación de las ramas de primer orden y terminación estéril del eje principal. C, iniciación y diferenciación de las ramas de segundo orden en sentido acrópeto sobre las ramas de primer orden y en sentido basípeto a lo largo de la inflorescencia; desarrollo de las coflorescencias. D, lado dorsal del eje principal de la inflorescencia desprovisto de ramificaciones. E, vista ventral de la inflorescencia donde se observa la diferenciación de las espiguillas y flores en sentido basípeto a lo largo de la inflorescencia y en cada rama de primer orden. F, vista dorsal del extremo distal del eje principal donde se indica la ausencia de florescencia principal. Referencias: Cof, coflorescencia; EP, eje principal; esp, espiguilla; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa; MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; Hv, hoja vegetativa. El asterisco blanco indica la ausencia de la florescencia principal. Barra= 100 µm.

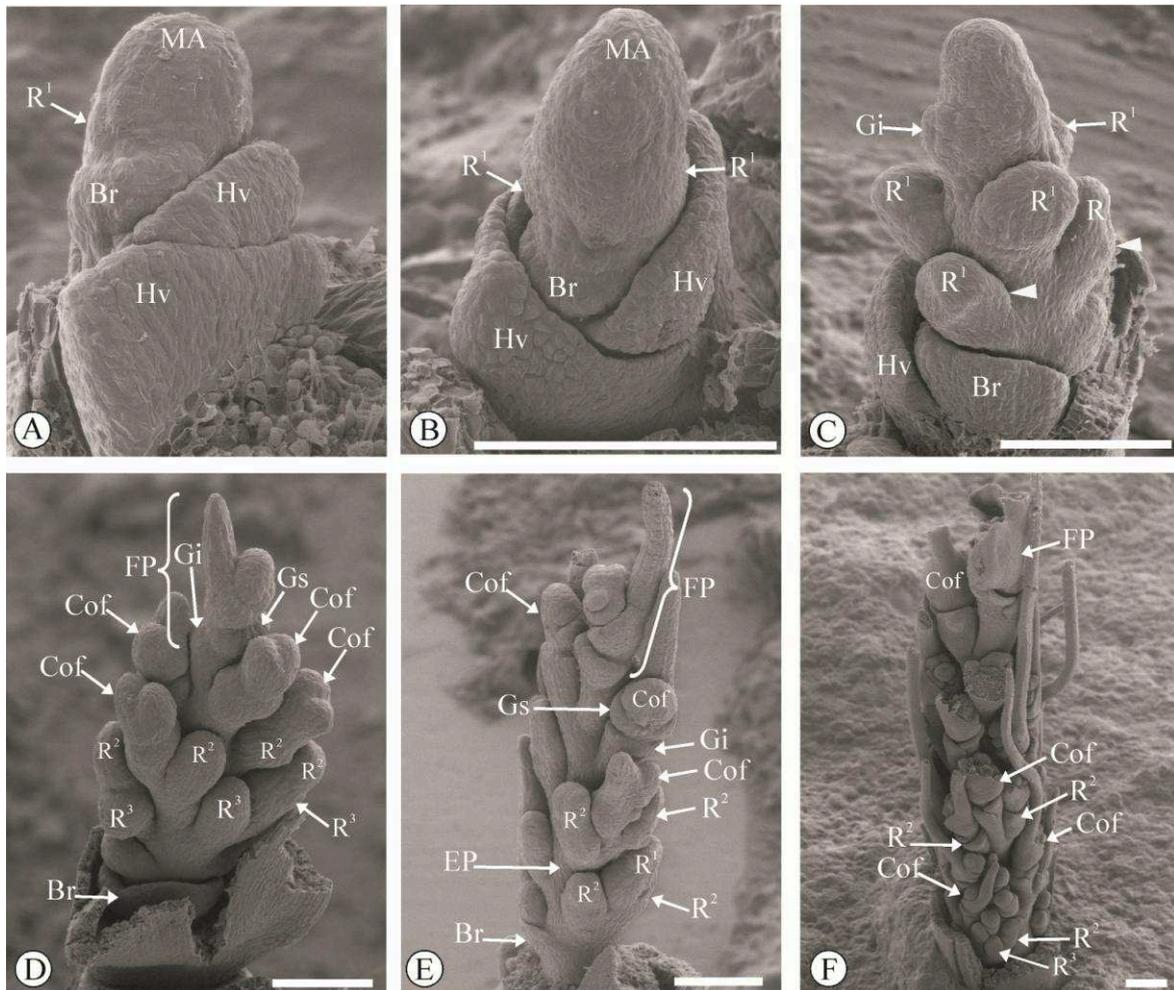


Figura 19. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Muhlenbergia tenuifolia*. A, alargamiento del meristemo apical por encima de la última hoja iniciada durante la transición a floración e iniciación de la primera rama de primer orden. B, iniciación de nuevas ramas de primer orden a partir del meristemo apical en sentido acrópeto. C, diferenciación de las ramas de primer orden, iniciación de las ramas de segundo orden (flecha blanca) en sentido acrópeto sobre la inflorescencia e iniciación de la florescencia principal. D, desarrollo de las ramas de tercer orden sobre las ramas de segundo orden, iniciación de las coflorescencias. E, desarrollo de las ramas de segundo orden sobre las ramas de primer orden en sentido acrópeto, desarrollo de la florescencia principal y diferenciación de las coflorescencias; iniciación de los órganos florales en la florescencia principal. F, iniciación y desarrollo de los órganos florales. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa, MA, meristemo apical; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden. La punta de flecha blanca indica la iniciación de las R². Barra= 100 µm.

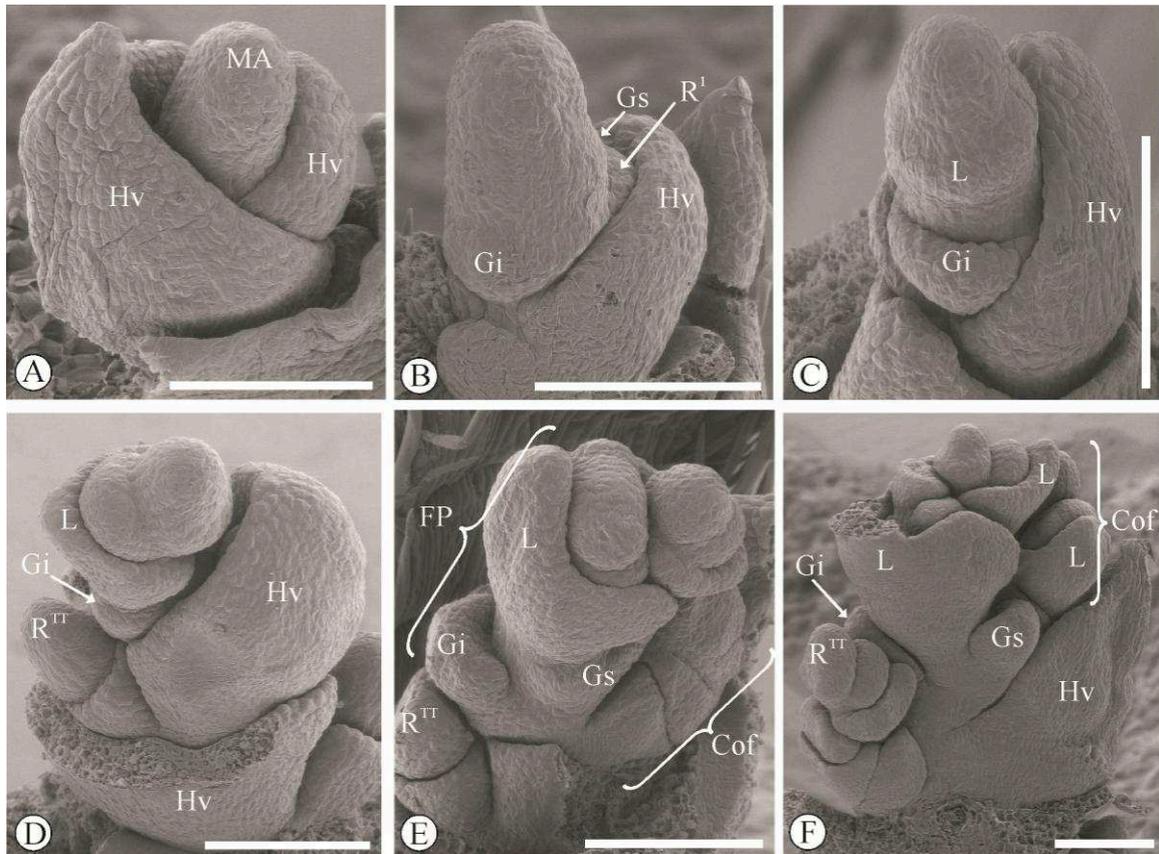


Figura 20. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Munroa argentina*. A, alargamiento del meristema apical por encima de la última hoja iniciada durante la transición a floración. B, iniciación de la única rama de primer orden e iniciación de las glumas de la florescencia principal. C, iniciación de la lemma de la florescencia principal. D, diferenciación de la lemma de la florescencia principal. E, iniciación y diferenciación de la lemma de nuevas flores en la florescencia principal e iniciación de la coflorescencia. F, diferenciación de la coflorescencia. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior, Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa; L, lemma; MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; R^{TT}, rama del trofotagma. Barra= 100 µm.

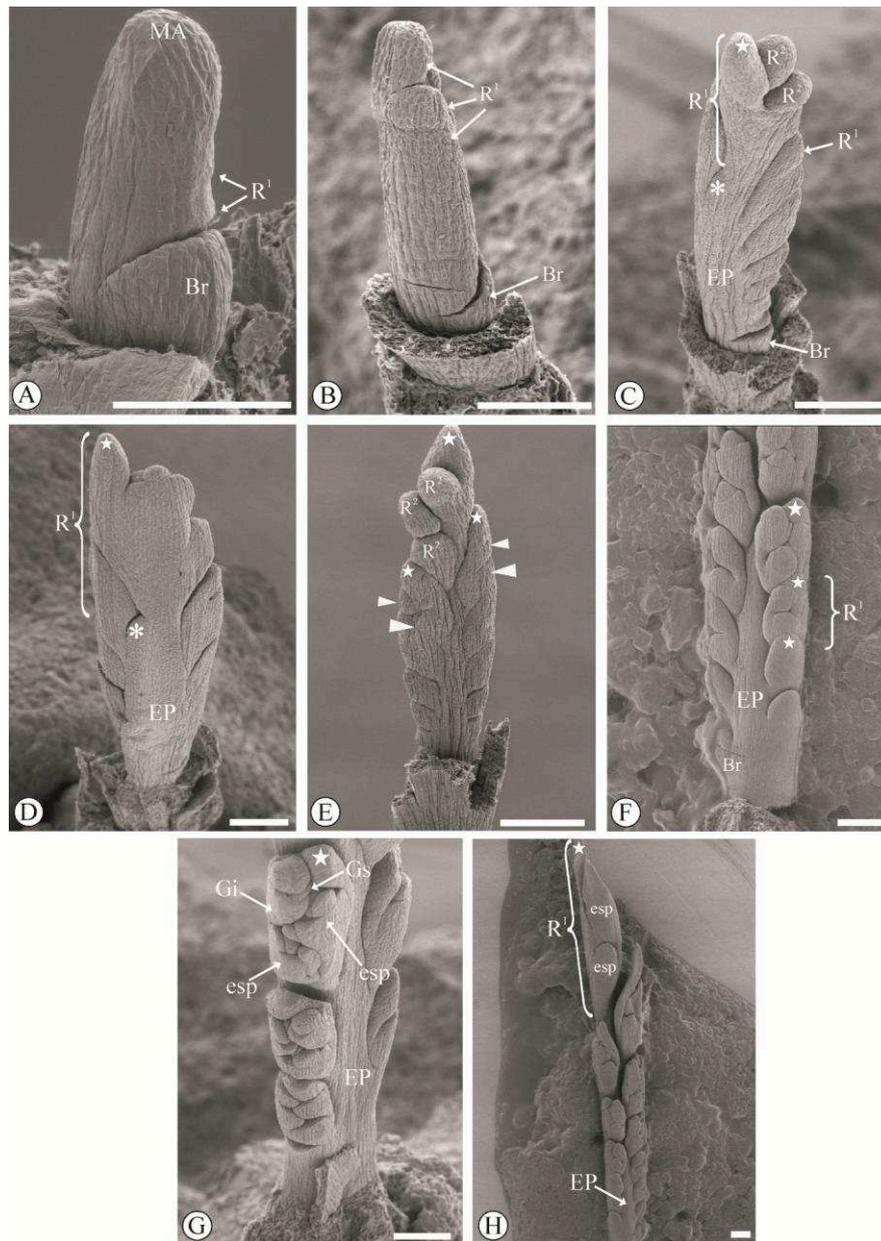


Figura 21. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Bouteloua aristoides*. A, alargamiento del eje principal durante la transición a floración e iniciación de las primeras ramas de primer orden en sentido acrópeto. B, diferenciación de las ramas de primer orden en sentido basípeto en la inflorescencia. C, iniciación de las ramas de segundo orden sobre las ramas de primer orden distales de la inflorescencia; en esta imagen se observa que la rama de primer orden más distal adopta la posición del eje principal que abortó tempranamente y las ramas de primer orden no desarrollan coflorescencia y terminan en una prolongación estéril. D, vista dorsal del eje principal desprovista de ramificaciones otorgándole a la inflorescencia una simetría dorsiventral. E, sentido acrópeto de iniciación de las ramas de segundo orden (flecha blanca) sobre las ramas de primer orden. F, iniciación de las espiguillas en sentido basípeto sobre las ramas de primer orden y a lo largo de la inflorescencia. G, diferenciación de las espiguillas en sentido basípeto sobre la rama de primer orden. H, vista ventral de la inflorescencia y diferenciación de las espiguillas en sentido basípeto a lo largo de la inflorescencia. Referencias: Br, bráctea; EP, eje principal; esp, espiguilla; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden. El asterisco blanco indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. La estrella blanca indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de las R¹. La punta de flecha blanca indica la iniciación de las R². Barra= 100 μ m.

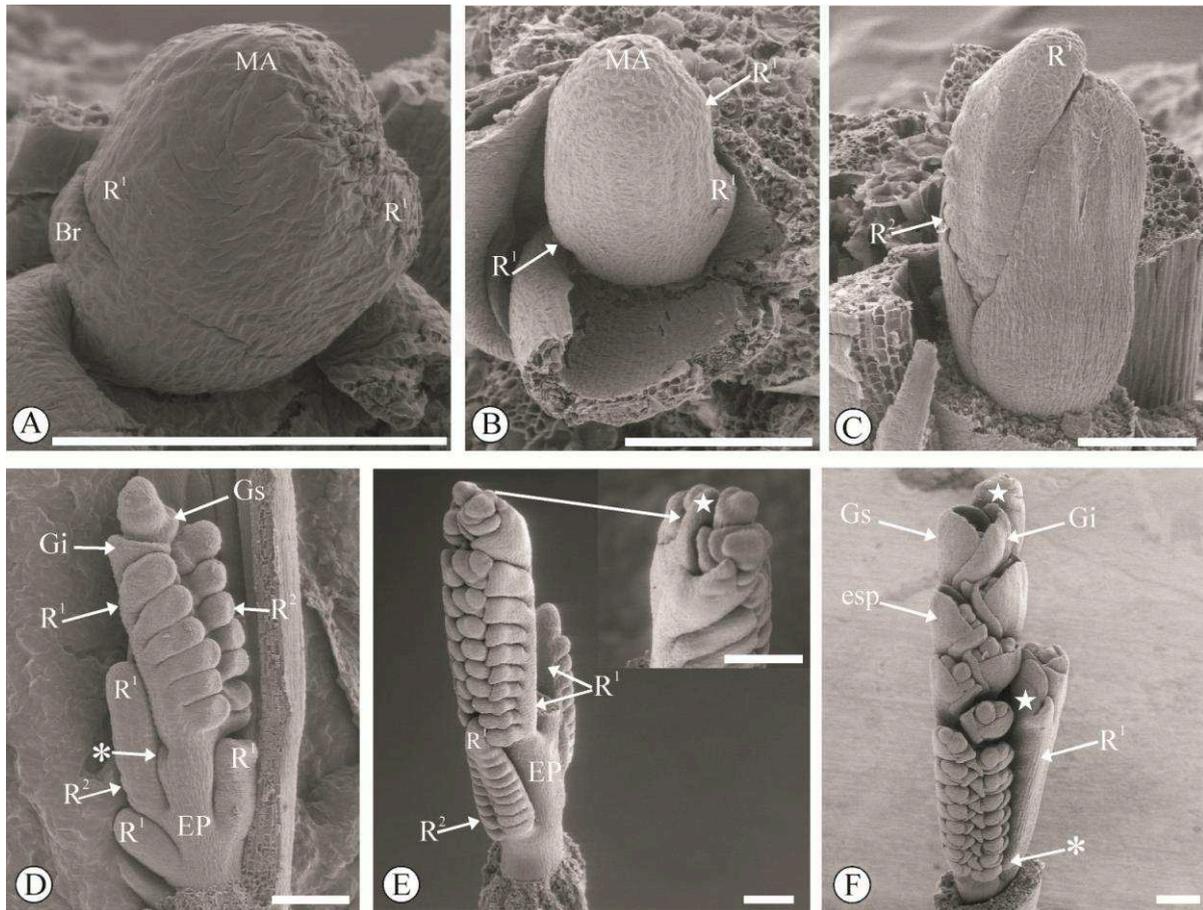


Figura 22. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Bouteloua barbata*. A, alargamiento del meristema apical e iniciación de las primeras ramas de primer orden. B, alargamiento del meristema apical e iniciación de nuevas ramas de primer orden en sentido acrópeto. C, iniciación de las ramas de segundo orden sobre las ramas de primer orden en sentido acrópeto. D, iniciación de la espiguilla sobre el extremo distal de las ramas de segundo orden en sentido acrópeto; asimismo en esta imagen se indica la ausencia de florescencia principal y se observa la disposición dística de las ramas de primer orden sobre el eje principal. E, diferenciación de las espiguillas en sentido basípeto sobre las ramas de primer orden y a lo largo de la inflorescencia; la foto inserta muestra en detalle de la terminación estéril de la rama de primer orden. F, estadio más avanzado de diferenciación de las espiguillas y se observan glumas que rodean el meristema terminal agotado en el extremo distal de la rama de primer orden. Referencias: Br, bráctea; EP, eje principal; esp, espiguilla; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden. El asterisco blanco indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. La estrella blanca indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de la R¹. Barra= 100 μ m.

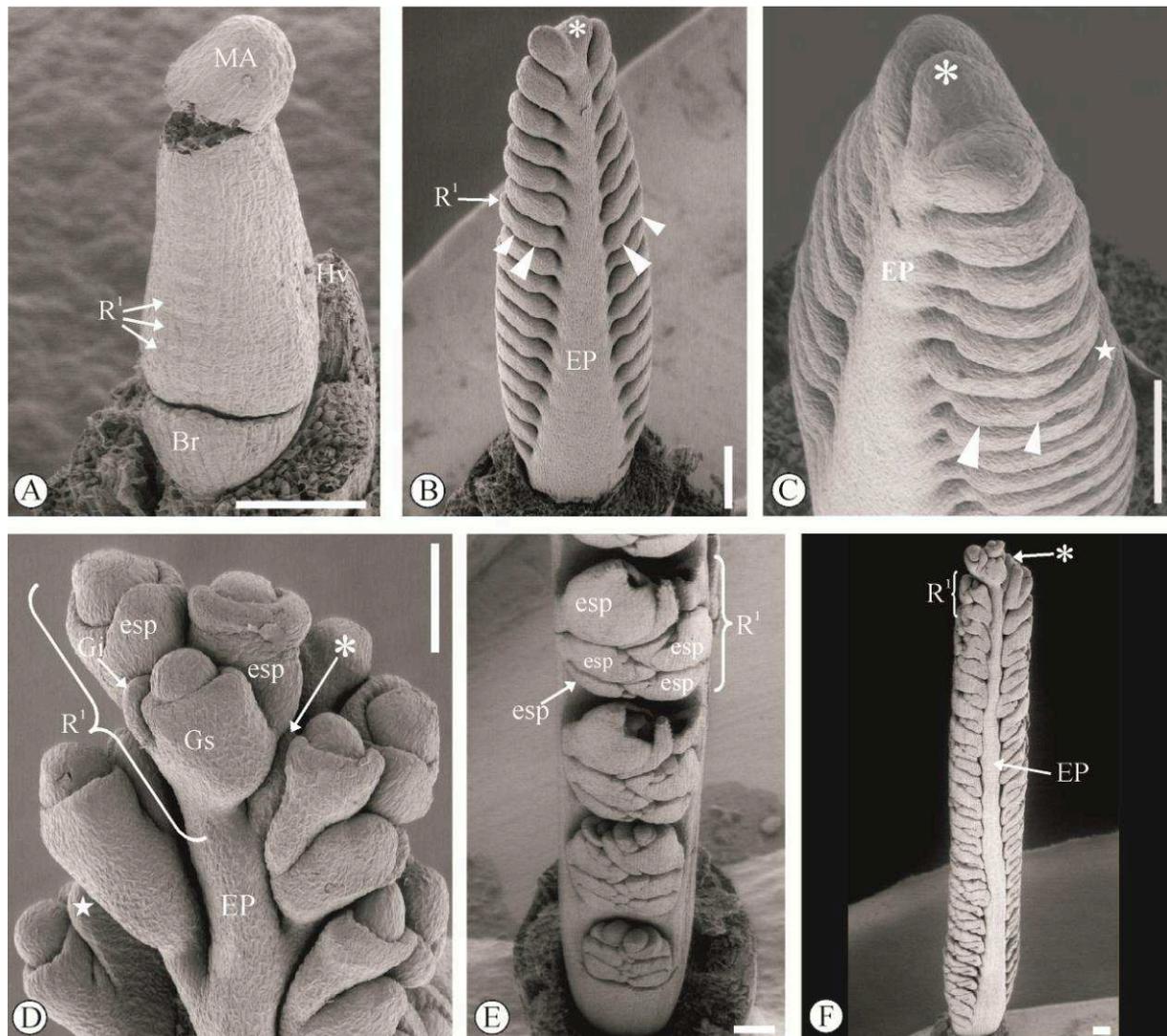


Figura 23. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Bouteloua curtipendula*. A, alargamiento del meristema apical e iniciación de las primeras ramas de primer orden en sentido acrópeto. B, comienzo de diferenciación de las ramas de primer orden ubicadas en la región media de la inflorescencia con la iniciación de las ramas de segundo orden (flecha blanca), terminación estéril del eje principal y simetría dística de la inflorescencia. C, iniciación de las ramas de segundo orden en sentido acrópeto (flecha blanca) sobre la rama de primer orden. D, iniciación de las espiguillas en sentido basípeto sobre las ramas de primer orden y terminación estéril del eje principal. E, estado más avanzado de la diferenciación de las espiguillas en sentido basípeto a lo largo de la inflorescencia y las ramas de primer orden. F, simetría dística de la inflorescencia y terminación estéril del eje principal. Referencias: Br, bráctea; EP, eje principal; esp, espiguilla; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; Hv, hoja vegetativa. El asterisco blanco indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. La estrella blanca indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de la R¹. La punta de flecha blanca indica la iniciación de las R². Barra= 100 μ m.

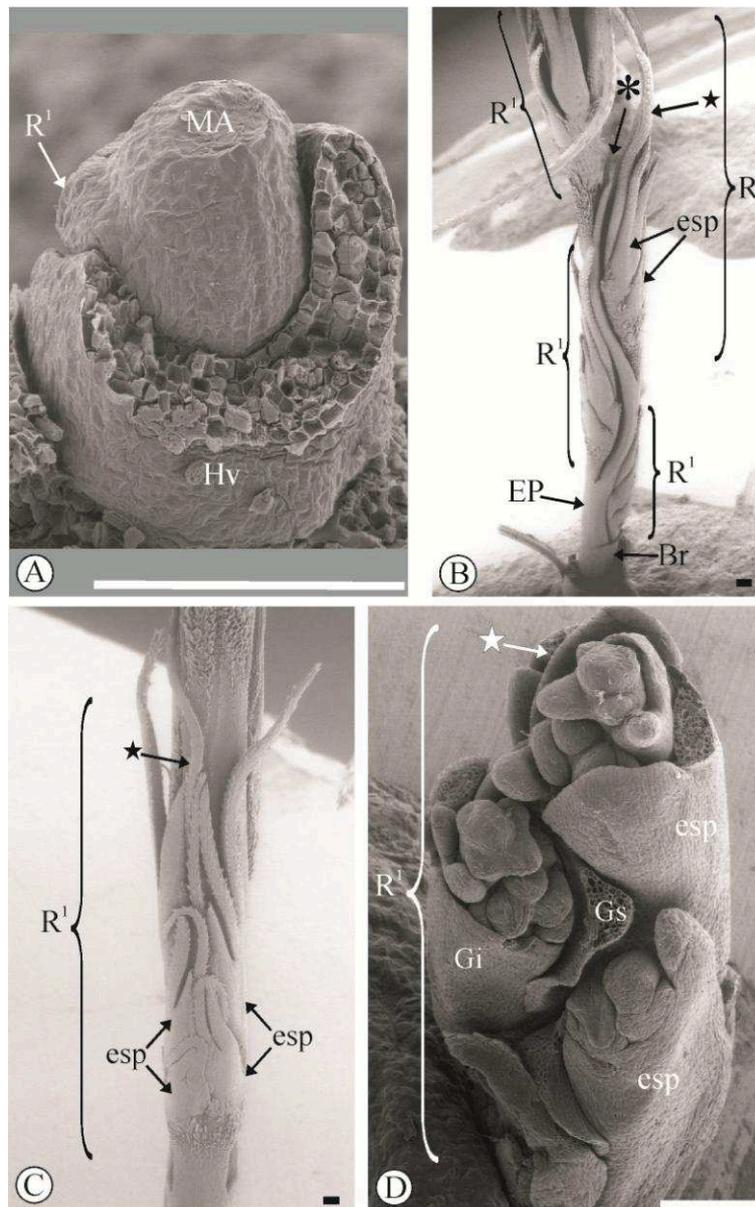


Figura 24. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Bouteloua megapotamica*. A, alargamiento del meristema apical e iniciación de la primera rama de primer orden. B, inflorescencia completamente desarrollada conformada por cuatro ramas de primer orden dispuestas en forma dística; en esta imagen se observa la terminación estéril del eje principal (asterisco negro). C, diferenciación basípeta de las espiguillas sobre la rama de primer orden; la estrella negra señala la terminación estéril del extremo apical de la rama de primer orden. D, iniciación de los órganos florales en sentido basípeta sobre la rama de primer orden; la estrella blanca señala la terminación estéril de la rama de primer orden. Referencias: Br, bráctea; EP, eje principal; esp, espiguilla; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa; MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; Hv, hoja vegetativa. El asterisco negro indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. La estrella blanca y negra indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de la R¹. Barra= 100 µm.

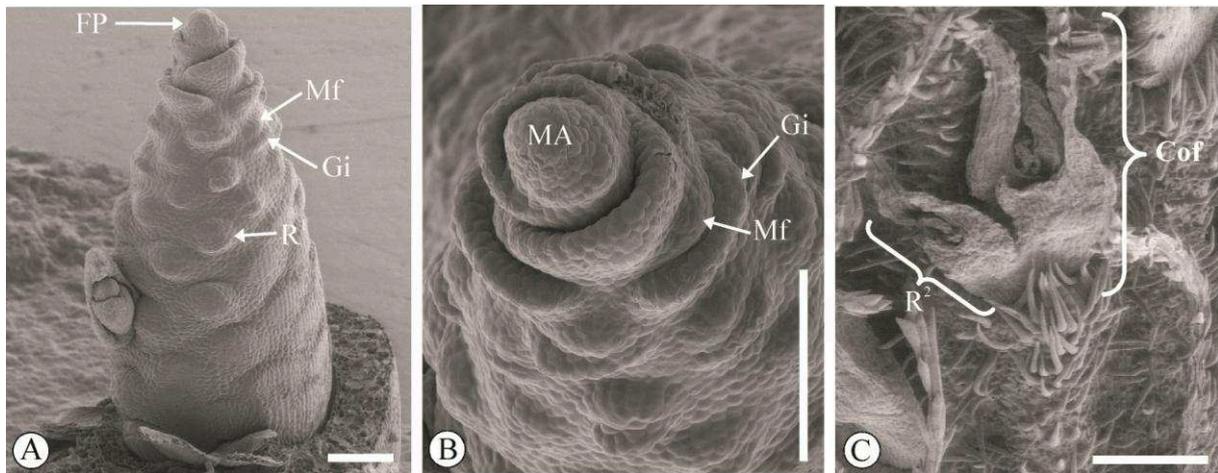


Figura 25. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Muhlenbergia phalaroides*. A, iniciación de las ramas de primer orden en sentido acrópeto y de manera espiralada; iniciación de la florescencia principal. B, vista superior de la inflorescencia donde se observa la iniciación de las espiguillas sobre las ramas primarias más distales. C, desarrollo de la coflorescencia y espiguilla en el extremo distal de una rama de segundo orden; el entrenudo basal de la rama de primer orden presenta una fusión parcial sobre el eje principal. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior; Mf, meristema floral; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden. Barra= 100 μm.

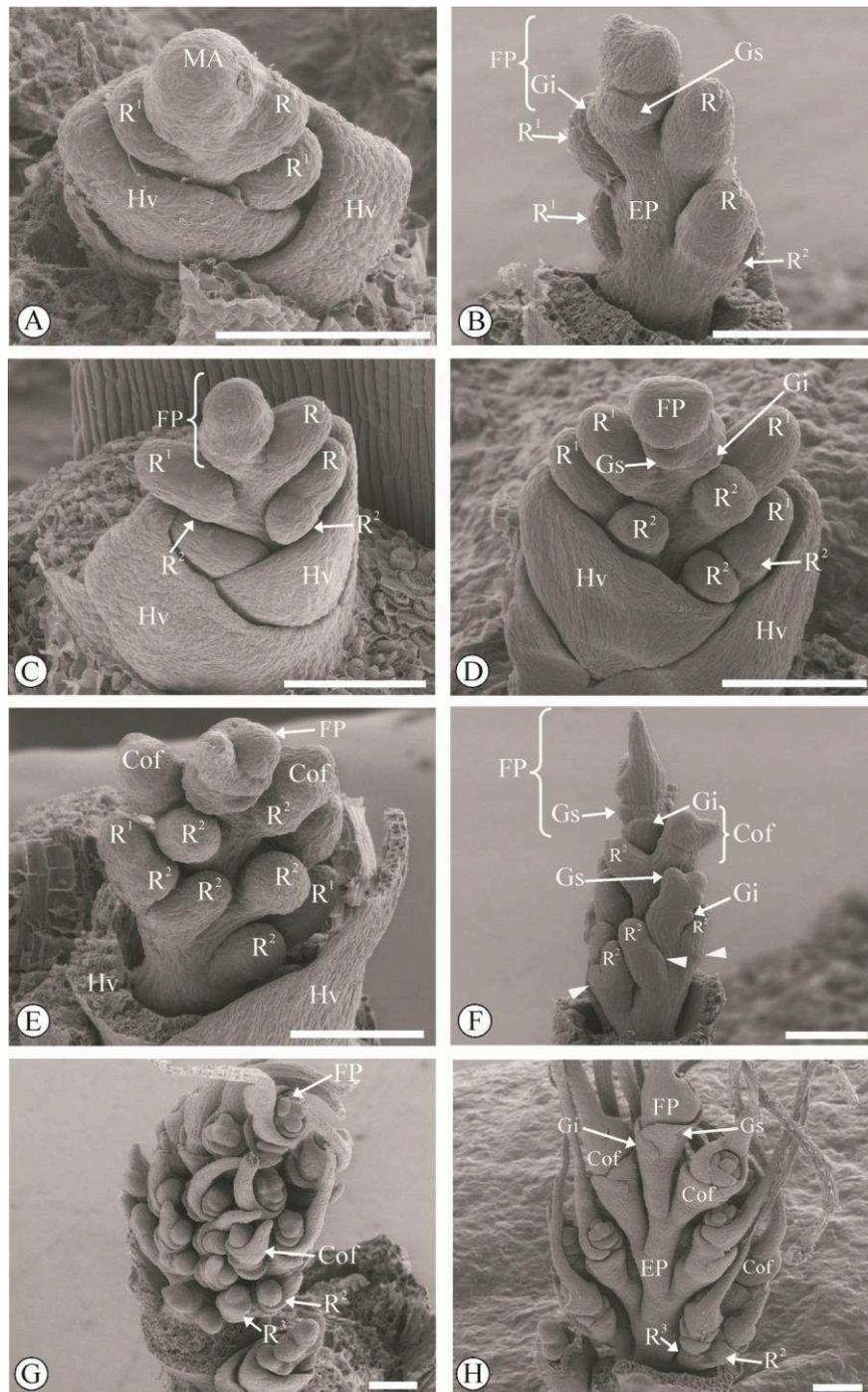


Figura 26. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Muhlenbergia peruviana*. A, iniciación de las ramas de primer orden a partir del meristema apical en sentido acrópeto. B, iniciación de las ramas de segundo orden a partir de las ramas de primer orden e iniciación de la florescencia principal. C, iniciación de las ramas de segundo orden en sentido acrópeto sobre la inflorescencia. D, iniciación de las ramas de segundo orden en sentido acrópeto sobre las ramas de primer orden. E, iniciación de las coflorescencias de las ramas de primer orden en sentido basípeto sobre la inflorescencia. F, iniciación de las ramas de tercer orden (flecha blanca) a partir de las ramas de segundo orden en sentido acrópeto. G, iniciación de los órganos florales en sentido basípeto a lo largo de la inflorescencia. H, vista dorsal del eje principal desprovista de ramificaciones otorgándole a la inflorescencia una simetría dorsiventral. Referencias: Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa, MA, meristema apical; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden. La punta de flecha blanca indica la iniciación de las ramas de tercer orden. Barra= 100 μ m.

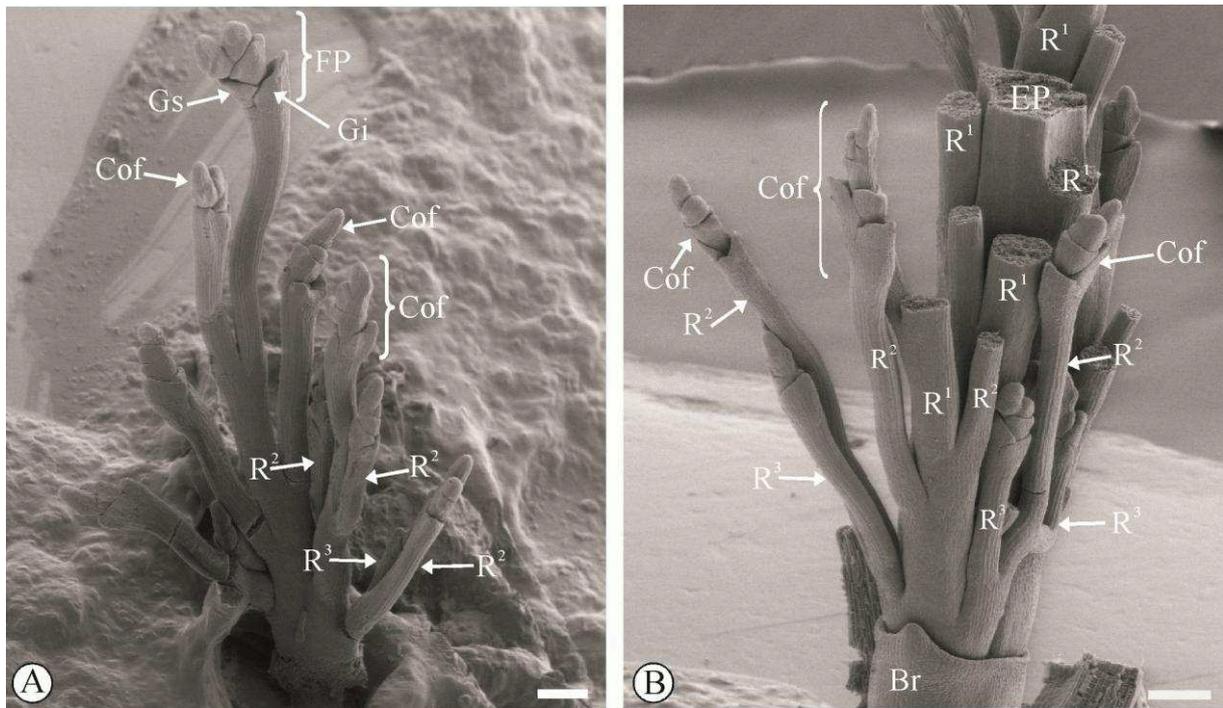


Figura 27. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Muhlenbergia asperifolia*. A, región distal de la inflorescencia donde se observa la diferenciación de la florescencia principal y las coflorescencias. B, región proximal de la inflorescencia donde se observa la diferenciación de las ramas de segundo y tercer orden. Referencias: Br, bráctea; Cof, coflorescencia; EP, eje principal; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; R³, rama de tercer orden. Barra= 100 μ m.

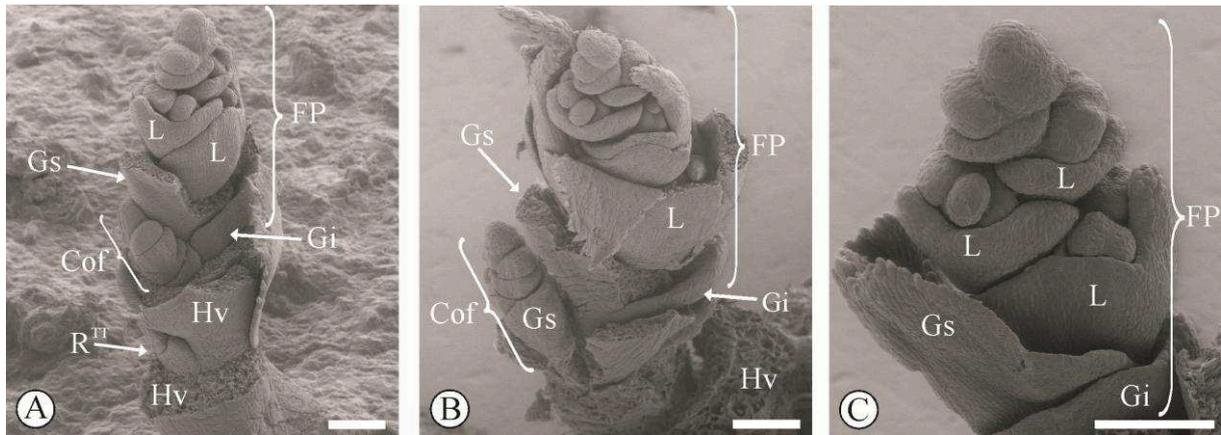


Figura 28. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Munroa decumbens*. A y B, florescencia principal de la inflorescencia y desarrollo de la coflorescencia sobre el extremo apical de la única rama de primer orden. C, diferenciación acrópeta de las flores de la florescencia principal. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior, Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa; L, lemma; R^{TT} , rama del trofotagma. Barra= 100 μm .

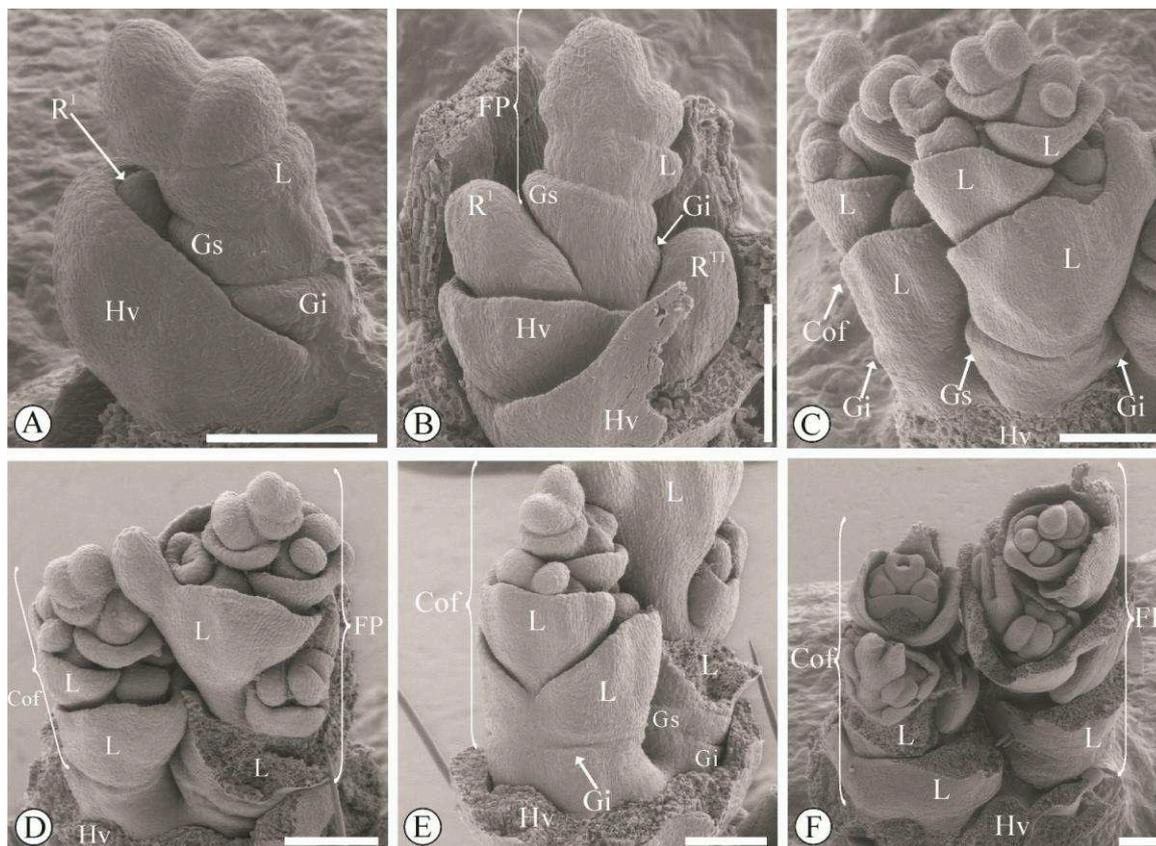


Figura 29. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Munroa mendocina*. A, iniciación de las glumas y órganos florales en la florescencia principal e iniciación de la única rama de primer orden. B, alargamiento de la rama de primer orden. C, glumas de la florescencia principal y coflorescencia detienen su crecimiento y crecimiento de los órganos florales. D, coflorescencia en el extremo distal de la única rama de primer orden. E, detalle de la coflorescencia donde se observa un vestigio de la gluma inferior. F, estadio avanzado de la inflorescencia, breve desarrollo del entrenudo entre la florescencia principal y la coflorescencia pareciendo estar ambas a la misma altura. Referencias: Cof, coflorescencia; FP, florescencia principal; Gi, gluma inferior, Gs, gluma superior; Hv, hoja vegetativa; L, lemma; R¹, rama de primer orden; R^{TT}, rama del trofotagma. Barra= 100 μm.

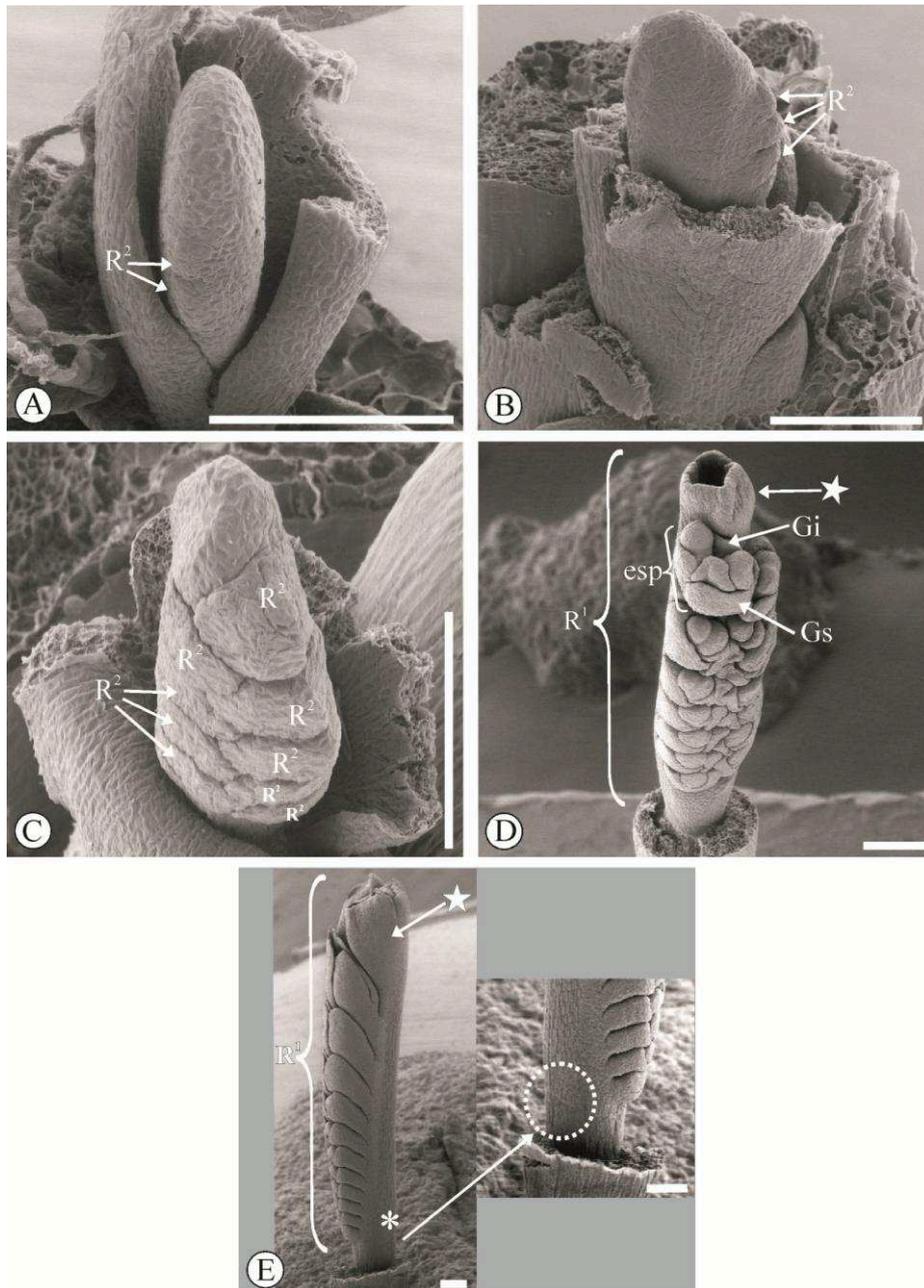


Figura 30. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la inflorescencia de *Bouteloua simplex*. A, iniciación de las primeras ramas de segundo orden en sentido acrópeto sobre de la única rama de primer orden que conforma la inflorescencia. B, iniciación de nuevas ramas de segundo orden sobre la única rama de primer orden en sentido acrópeto. C, diferenciación de las ramas de segundo orden en sentido basípeto a lo largo de la rama de primer orden. D, diferenciación de las espiguillas en sentido basípeto sobre la rama de primer orden y diferenciación de glumas que rodea el meristema terminal agotado en el extremo distal de la rama de primer orden. E, vista lateral de la inflorescencia, donde se observa la rama de primer orden en posición terminal y la terminación estéril del eje principal de la inflorescencia; la foto inserta muestra en detalle el truncamiento del eje principal. Referencias: esp, espiguilla; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden. El asterisco blanco indica ausencia de la florescencia principal en el extremo distal del eje principal. La estrella blanca indica ausencia de la coflorescencia en el extremo distal de la R¹. Barra= 100 μm.

4.2.2 Desarrollo de las espiguillas

La formación de las espiguillas comienza con un cambio en el extremo apical de las ramificaciones y/o del eje principal, relacionado generalmente con la iniciación de dos primordios de glumas alternas y cóncavas. La primera en iniciarse es la gluma inferior seguida de la gluma superior. Entre las especies estudiadas, se han observado numerosas diferencias durante la iniciación de las espiguillas relacionadas a la: 1) iniciación y diferenciación de las glumas, 2) iniciación de la florescencia principal, 3) iniciación de la coflorescencia, 4) secuencia de iniciación de las espiguillas en la inflorescencia, 5) sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de segundo orden y 6) sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de tercer orden. En el Apéndice 10 se resumen las principales diferencias encontradas durante el desarrollo de las espiguillas.

Iniciación y diferenciación de las glumas. En la mayoría de las especies estudiadas la espiguilla comienza su desarrollo con la iniciación de la gluma inferior seguida de la gluma superior, a excepción de *D. acerosa* donde las glumas nunca se inician (Fig. 17B). Por lo general, ambas glumas se diferencian normalmente y son notorias a la madurez (Figs. 18F; 22F; 24D; 26H; 27A; 28A-C). Sin embargo, en *M. mendocina* los primordios de las glumas se inician pero detienen su desarrollo en estadios tempranos, de manera tal que no son visibles en las espiguillas maduras (Figs. 29E-F).

Iniciación de la florescencia principal. El meristema apical del eje principal de la inflorescencia puede culminar con el desarrollo de una florescencia principal. En estos casos, es la primera espiguilla en iniciar los primordios de las glumas a lo largo de toda la inflorescencia. Esto se observó en algunas especies de *Muhlenbergia* (*M. peruviana*, *M. tenuifolia*, *M. phalaroides* y *M. asperifolia*) y en todas las especies estudiadas de *Munroa* (Figs. 19C; 20B-C; 25A; 26B; 29A-B; Apéndice 10). Por el contrario, el meristema apical del eje principal se puede agotar antes de desarrollar la florescencia principal como se observó en *D. acerosa*, *M. bryophilus* y en las especies estudiadas de *Bouteloua* (Figs. 17B-C; 18B; 21C-D; 22D y F; 23B-C; 24B; 30E; Apéndice 10). En estos casos, el meristema apical puede terminar en una prolongación estéril (Figs. 23F; 24B) o es desplazado lateralmente por la rama de primer orden más distal que adopta la posición del eje principal (Figs. 17B; 18B y F; 21C-D; 22D y F; 30E).

Iniciación de la coflorescencia en las ramas de primer orden. Al igual que en el eje principal, el meristema terminal de las ramas de primer orden puede finalizar con el desarrollo de una coflorescencia, como por ejemplo en la especie *D. acerosa* y las especies estudiadas de *Muhlenbergia* y *Munroa* (Figs. 17B-D; 18D-F; 19D-F; 20E-F; 25C; 26H; 27A-B; 28A-B; 29C-F; Apéndice 10). En contraste, el meristema terminal de la rama de primer orden se puede agotar antes de desarrollar la coflorescencia como ocurre en las especies de *Bouteloua*. En estos casos, la rama de primer orden puede culminar con una prolongación estéril (*B. aristoides*, *B. curtispindula* y *B. megapotamica*, Figs. 21H; 23D; 24B-C), o puede desarrollar glumas que rodean al meristema agotado (*B. barbata* y *B. simplex*; Figs. 22F; 30D-E).

Cuando las coflorescencias están presentes, el sentido de iniciación de las mismas a lo largo de la inflorescencia siempre es basípeto. Es decir, la rama de primer orden más distal de la inflorescencia es la primera en desarrollar la coflorescencia y luego se desarrollan sobre las ramas de primer orden que se encuentran por debajo (Figs. 18E; 19D-E; 26F; 27A).

Secuencia de iniciación de las espiguillas en la inflorescencia. En las especies estudiadas se han observado tres patrones diferentes de secuencia de iniciación de las espiguillas dependiendo la estructura de la inflorescencia: 1) en el patrón A la florescencia principal se inicia primero, 2) en el patrón B la coflorescencia de la rama de primer orden se inicia primero por la ausencia de la florescencia principal y 3) en el patrón C la espiguilla más distal de la rama de primer orden se inicia primero por la ausencia de la florescencia principal y la coflorescencia.

El primer patrón caracteriza a las especies que poseen una inflorescencia que desarrolla florescencia principal. En este tipo de inflorescencias la primera espiguilla en iniciarse es la florescencia principal, luego le siguen las coflorescencias de las ramas de primer orden, posteriormente aparecen las espiguillas sobre el extremo de las ramas de segundo orden y por último se inician las espiguillas de las ramas de tercer orden. Este patrón se puede desarrollar de manera parcial o completa dependiendo del grado máximo de ramificación que posea la inflorescencia. Las especies que presentan este patrón son *M. asperifolia*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia* y las especies estudiadas de *Munroa* (Figs. 19F; 26G; 27A; 29A-B; Apéndice 10).

El patrón B caracteriza a aquellas especies cuyas inflorescencias nunca desarrollan la florescencia principal. En este caso, la primera espiguilla en iniciarse es la coflorescencia sobre el extremo distal de las ramas de primer orden, y luego se inician las espiguillas sobre el

extremo de las ramas de segundo orden que se encuentran debajo de la coflorescencia. Este patrón se observó en la especie *M. bryophilus* (Figs. 18C-D; Apéndice 10).

Por último, el patrón C se correlaciona con las especies cuyas inflorescencias nunca desarrollan la florescencia principal y las coflorescencias de las ramas de primer orden. Por lo tanto, la primera espiguilla en iniciarse se ubica sobre las ramas de segundo orden inmediatamente por debajo de la terminación estéril del extremo distal de las ramas de primer orden. Posteriormente se inician las espiguillas sobre las ramas de segundo orden que están por debajo de la rama de segundo orden más distal. Este patrón se observó en las especies estudiadas de *Bouteloua* (Figs. 21F; 22D; 23D; 24D; 30D; Apéndice 10).

Sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de segundo orden. Al estudiar el desarrollo de las espiguillas sobre las ramas de segundo orden se consideró: 1) el sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de segundo orden a lo largo de inflorescencia y 2) el sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de segundo orden a lo largo de las ramas de primer orden.

- Sentido de iniciación en la inflorescencia. En todas las especies estudiadas que desarrollan inflorescencias con un grado máximo de ramificación de segundo o tercer orden, las espiguillas se inician en sentido basípeto. Es decir, la iniciación de las espiguillas sobre el extremo de las ramas de segundo orden comienza en la rama de primer orden más distal de la inflorescencia. Luego, la iniciación de las espiguillas continúa sobre las ramas de segundo orden que se encuentran sobre las ramas de primer orden por debajo de la más distal. Esto se observó en la mayoría de las especies de *Muhlenbergia* (*M. bryophilus*, *M. peruviana* y *M. tenuifolia*) y *Bouteloua* (*B. aristidoides*, *B. barbata*, *B. curtipendula* y *B. megapotamica*) (Figs. 18E; 21F; 22D; 23D; Apéndice 10).

- Sentido de iniciación en la rama de primer orden. Al considerar las ramas de primer orden, se observa que el sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de segundo orden es basípeto, independientemente si la rama de primer orden desarrolla o no la coflorescencia. En aquellas especies donde la coflorescencia se inicia primero, el resto de las espiguillas comienzan a desarrollarse sobre el extremo apical de las ramas de segundo orden que se encuentran inmediatamente por debajo de la coflorescencia (Ej.: *M. bryophilus*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia* y *M. asperifolia*, Figs. 18E; 19F; 26G; 27A; Apéndice 10). Asimismo, en aquellas especies que no desarrollan coflorescencia la primera espiguilla se desarrolla sobre el extremo de la rama de segundo orden más distal de la rama de primer

orden. Luego la iniciación prosigue sobre las ramas de segundo que se encuentran por debajo de la más distal (Ej. *Bouteloua*, Figs. 21G; 22D-E; 23D; 24C;30D; Apéndice 10).

Sentido de iniciación de las espiguillas sobre las ramas de tercer orden. Las especies *M. peruviana*, *M. tenuifolia* y *M. asperifolia* poseen inflorescencias con grados de ramificaciones mayores a segundo orden. En estos casos, las espiguillas se desarrollan sobre el extremo de las ramas de tercer orden siguiendo una secuencia de iniciación acrópeta sobre las ramas de segundo orden y en la totalidad de la inflorescencia (Figs.19D; 27B).

4.2.3 Desarrollo de las flores

La formación de las flores, dentro de las espiguillas, comienza generalmente después que se hayan iniciado las glumas. Numerosas variaciones se han identificado al analizar el desarrollo de las flores entre las diversas especies estudiadas. En los Apéndices 11 y 12 se resumen las variaciones más importantes observadas durante el desarrollo de los órganos florales.

Secuencia de iniciación de las flores en la inflorescencia. En las especies estudiadas se han observado tres patrones diferentes de secuencia de iniciación de las flores dependiendo de la estructura de la inflorescencia: 1) en el patrón A las flores de la florescencia principal se inician primero, 2) en el patrón B las flores de la coflorescencia de la rama de primer orden se inician primero por la ausencia de la florescencia principal y 3) en el patrón C las flores de la espiguilla más distal de la rama de primer orden se inician primero por la ausencia de la florescencia principal y la coflorescencia.

El primer patrón se observa en las inflorescencias que desarrollan florescencia principal. En este patrón las primeras flores se inician en la florescencia principal, luego se inician las flores de las coflorescencias de las ramas de primer orden, posteriormente se originan las flores de las espiguillas que están sobre el extremo de las ramas de segundo orden y por último se inician las flores de las espiguillas de las ramas de tercer orden. Dependiendo del grado de ramificación que presentan las inflorescencias este patrón se puede desarrollar de manera parcial o completa. Las especies que presentan este patrón son *M. asperifolia*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia* y las especies estudiadas de Munroa (Figs. 19F; 20C-E; 26G; 27A; 29A-B; Apéndice 11).

El patrón B caracteriza a aquellas inflorescencias que nunca desarrollan la florescencia principal. En este caso, las primeras flores se inician en las coflorescencias ubicadas en el

extremo distal de las ramas de primer orden, y luego continúan su iniciación en las espiguillas ubicadas sobre el extremo de las ramas de segundo orden que se encuentran debajo de la coflorescencia. Este patrón se observó en *M. bryophilus* (Fig. 18C; Apéndice 11).

Por último, el patrón C describe a las inflorescencias que nunca desarrollan la florescencia principal y las coflorescencias de las ramas de primer orden. Por lo tanto, las primeras flores se inician en las espiguillas ubicadas sobre las ramas de segundo orden inmediatamente por debajo de la terminación estéril del extremo distal de las ramas de primer orden. Posteriormente se inician las flores de las espiguillas ubicadas sobre las ramas de segundo orden que están por debajo de la rama de segundo orden más distal. Este patrón se observó en las especies estudiadas de *Bouteloua* (Figs. 21G; 22D-E; 23E; 24D; 30D; Apéndice 11).

Sentido de iniciación de las flores en la rama de primer orden. En las inflorescencias que presentan grados de ramificaciones mayores a segundo orden se observó que el sentido de iniciación de las flores en las espiguillas, al considerar las ramas de primer orden, es basípeto (independientemente si la rama de primer orden desarrolla o no la coflorescencia). Por lo general, las flores comienzan a iniciarse en la coflorescencia, posteriormente se inician en las espiguillas sobre el extremo de las ramas de segundo orden y por último se originan en las espiguillas de las ramas de tercer orden. Este patrón se puede desarrollar de manera parcial o completa dependiendo del grado máximo de ramificación que posea la inflorescencia (Ej.: *M. bryophilus*, *M. peruviana*, *M. tenuifolia* y *M. asperifolia*, Figs. 18E; 26G; 27A; Apéndice 11). De la misma manera, en aquellas especies que no desarrollan coflorescencia las primeras flores se inician en la espiguilla que se desarrolla sobre el extremo de la rama de segundo orden más distal de la rama de primer orden. Luego la iniciación de las flores prosigue en las espiguillas que están sobre las ramas de segundo orden que se encuentran por debajo de la más distal (Ej. *Bouteloua*, Figs. 21G; 22D-E; 23E; 30D; Apéndice 11).

Sentido de iniciación de las flores dentro de la espiguilla. En todas las especies estudiadas que presentan espiguillas plurifloras, (a excepción de las especies de *Muhlenbergia* debido a que las espiguillas son unifloras) las flores se inician en sentido acrópeto. Es decir, la iniciación de los órganos florales comienza en la flor proximal y luego continúan iniciándose en las flores que se ubican por encima de la primera (Figs. 17B; 20D-F; 28C; 29C; 31A-B; 32B; 33B; 34A-B; Apéndice 11). Por lo general, la especie *M. asperifolia* presenta espiguillas unifloras aunque esporádicamente puede desarrollar dos o tres flores. En este último caso la secuencia

de iniciación de los órganos florales coincide con el patrón descrito anteriormente (Figs. 27A; 36B-C; Apéndice 11).

Desarrollo de los órganos florales. La especie *E. avenaceum* y todas las especies estudiadas de *Bouteloua*, *Munroa* y *Muhlenbergia* presentan espiguillas con flores hermafroditas. Por el contrario, las especies estudiadas de *Distichlis* y la especie *M. mendocina* se caracterizan por presentar flores unisexuales. En particular, *Distichlis* es un género diclino dioico que presenta espiguillas que desarrollan sólo flores masculinas o sólo flores femeninas. Por otro lado, *M. mendocina* es una especie ginomonoica, es decir, que desarrolla flores pistiladas (antecios basales) y flores hermafroditas (antecios distales) en la misma espiguilla (Apéndice 12).

Secuencia de desarrollo de los órganos florales en la flor hermafrodita. Al realizar un estudio comparativo del desarrollo de las flores hermafroditas se observó que la iniciación de los órganos florales es similar en todas las especies estudiadas. Luego de iniciadas las glumas, la flor comienza su desarrollo con la iniciación del primordio de lemma (Figs. 31A-B; 32A; 34A; 35A; 36A; 37A; 38A; 39A; 40A). Posteriormente, la pálea se inicia en posición alterna y opuesta a la lemma. Ambas estructuras rodean al meristema floral remanente que originará el resto de los órganos florales (Figs. 34A; 36B; 40A; 41A). Luego los primordios de estambres se inician simultáneamente. El número de primordios de estambres que desarrollan las flores pueden ser: tres, dos laterales y uno abaxial, como en las especies de *Bouteloua* y *Muhlenbergia* (Figs. 32B; 33B; 34A-B; 36C; 37B; 38B; 42B), sólo dos laterales como en *Munroa* (Figs. 40B; 41B) o uno abaxial como presenta *E. avenaceum* (Fig. 39A). Posteriormente, se inician las dos lodículas formando un verticilo externo al de los primordios de estambres, y finalmente, el primordio de gineceo se inicia a partir del meristema floral remanente (Figs. 32C; 34B; 35B; 36C; 37B; 39B; 40B). La lemma y la pálea continúan su crecimiento rodeando a los órganos sexuales y lodículas. La lemma siempre presenta un desarrollo más avanzado en comparación a la pálea (Figs. 31C; 32D; 35B; 37B; 38B; 39B; 40B; 42C). Iniciados todos los órganos florales, el gineceo comienza su diferenciación con la iniciación de los carpelos delimitando al meristema que dará origen al único óvulo. Simultáneamente, los primordios de estambres se expanden para formar las tecas y desarrollar el tejido conectivo (Figs. 32E-F; 33C-D; 34C-D; 35C; 36D; 37C-D; 38C; 39B, 40C; 41C; 42D). La diferenciación de estambres, lodículas y gineceo prosigue dentro de la lemma y la pálea. En esta etapa, los estilos inician su desarrollo, las lodículas van adquiriendo gradualmente su forma definitiva y las tecas continúan su expansión y alargamiento (Figs.

31D; 32G-H; 33E; 34E; 36E; 39C; 40C; 41D). Al finalizar el desarrollo floral los carpelos cubren completamente al óvulo, los estilos comienzan su alargamiento y sobre sus extremos distales se inician las ramificaciones estigmáticas. Simultáneamente, los filamentos de los estambres se elongan, las lodículas completan su desarrollo y las glumas, lemmas y páleas se desarrollan hasta adquirir su forma, tamaño y ornamentación definitiva (Figs. 31E-F; 32I; 33F; 34F; 35D; 36F; 37E-F; 38D-F; 39D-F; 40D-F; 41E-F; 42E-F).

Desarrollo de flores unisexuales. A partir de la secuencia de desarrollo floral descrita anteriormente, se han identificado algunas diferencias en la iniciación y diferenciación de los órganos florales que determinan la formación de flores unisexuales.

- Desarrollo de los órganos florales en las flores masculinas. En *D. acerosa* el meristema floral aborta luego de iniciar los tres primordios de estambres y antes de iniciar los carpelos. (Fig. 43B). En *D. spicata* el gineceo detiene su desarrollo tardíamente luego de iniciar los estigmas sobre los extremos distales de los estilos (Fig. 44G). En ambas especies los estambres inician la formación de las tecas y el tejido conectivo y prosiguen su desarrollo normalmente (Figs. 43C-D; 44D-F). Finalmente, ambas especies presentan tres estambres desarrollados. En relación a las lodículas, en *D. acerosa* las lodículas detienen su desarrollo antes de la elongación de los filamentos y anteras, de manera tal que no son notorias en las espiguillas maduras (Figs. 43E-F). En *D. spicata* las lodículas prosiguen su desarrollo normal y son visibles a la madurez (Figs. 44F-G).

- Desarrollo de los órganos florales en las flores femeninas. En *D. acerosa* y *D. spicata* los dos primordios de estambres que se ubican a los costados del meristema floral se inician primero y luego lo hace el estambre abaxial (Figs. 45A-B; 46A-B). En *D. humilis* y *M. mendocina* los primordios de estambres se inician al mismo tiempo. En *D. humilis* se inician dos primordios laterales y uno abaxial, y en *M. mendocina* sólo dos primordios laterales (Figs. 47A; 48A). Posteriormente, sólo en *D. spicata* y *D. humilis* se inician las dos lodículas formando un verticilo externo al de los primordios de estambres (Fig. 47B). En todas las especies el gineceo inicia los carpelos y prosiguen su desarrollo normalmente (Figs. 45C-E; 46C-D; 47B-C; 48C-D). En *D. acerosa* los primordios de estambres permanecen indiferenciados y detienen su desarrollo en el momento que se inician los estilos en el gineceo (Fig. 45D). En cambio, en las especies de *D. humilis* y *D. spicata*, los estambres diferenciados detienen su desarrollo después de iniciar la formación de las tecas y el tejido conectivo y antes de la elongación de los filamentos (Figs. 46D; 47C-D). En *M. mendocina* los estambres detienen su desarrollo después de la elongación de los filamentos (Figs. 48E-F).

Finalmente, todas las especies presentan un gineceo desarrollado y tres o dos estaminodios (Figs. 45E-F; 46E-F; 47E; 48E). En *D. spicata* y *D. humilis* las lodículas prosiguen su crecimiento normal y son evidentes a la madurez (Figs. 46E; 47D).

Desarrollo de las flores estériles. Las espiguillas plurifloras de *Bouteloua* se encuentran conformadas por una flor proximal hermafrodita y una o varias flores estériles distales que no desarrollan órganos sexuales (Figs. 31-35). En las especies estudiadas de *Bouteloua* a medida que la flor hermafrodita inicia y desarrolla los órganos florales, la/s flor/es apicales inician sólo la lemma, la cual se diferencia en tres aristas que varían en longitud (Figs. 31-35). Generalmente las especies de *Bouteloua* desarrollan una única flor estéril, a excepción de *B. megapotamica* que presenta dos o tres flores rudimentarias (Fig. 34F).

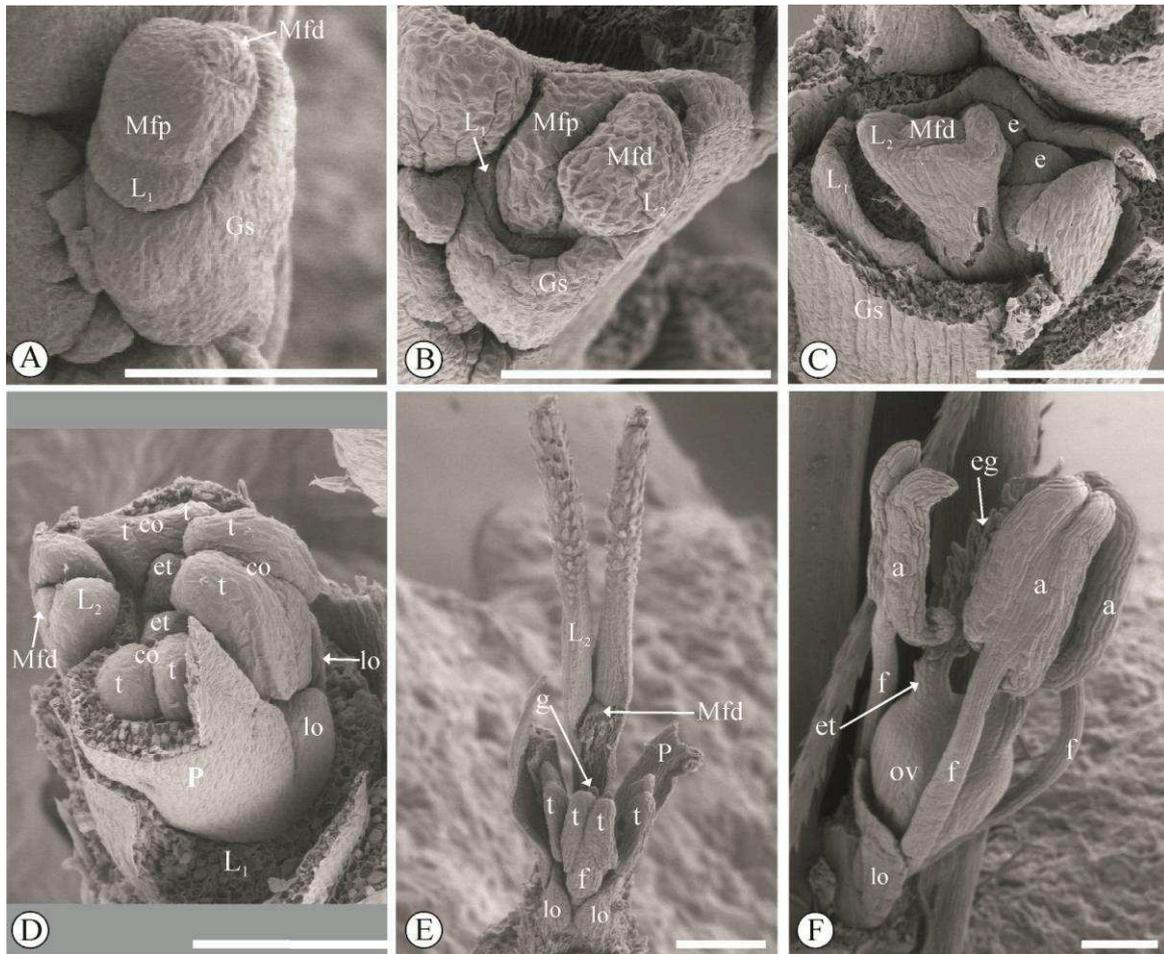


Figura 31. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Bouteloua aristidoides*. A, iniciación de la gluma inferior, lemma de la flor proximal y meristemas florales en sentido acrópeto. B, iniciación de la lemma de la flor distal. C, iniciación de los estambres de la flor proximal. D, diferenciación de tecas y tejido conectivo de los estambres, lodículas y estilos del gineceo de la flor proximal; el meristema floral de la flor distal aborta su crecimiento, mientras la lemma de la misma flor comienza su diferenciación. E, meristema de la flor distal detiene su desarrollo determinando una flor estéril y la lemma elonga las tres aristas (una de las aristas fue removida para permitir la observación del meristema floral distal). F, diferenciación tardía de la flor hermafrodita proximal. Referencias: a, antera; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; Gs, gluma superior; L₁, lemma de la flor proximal; L₂, lemma de la flor estéril distal; lo, lodícula; Mfd, meristema de la flor distal; Mfp, meristema de la flor proximal; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

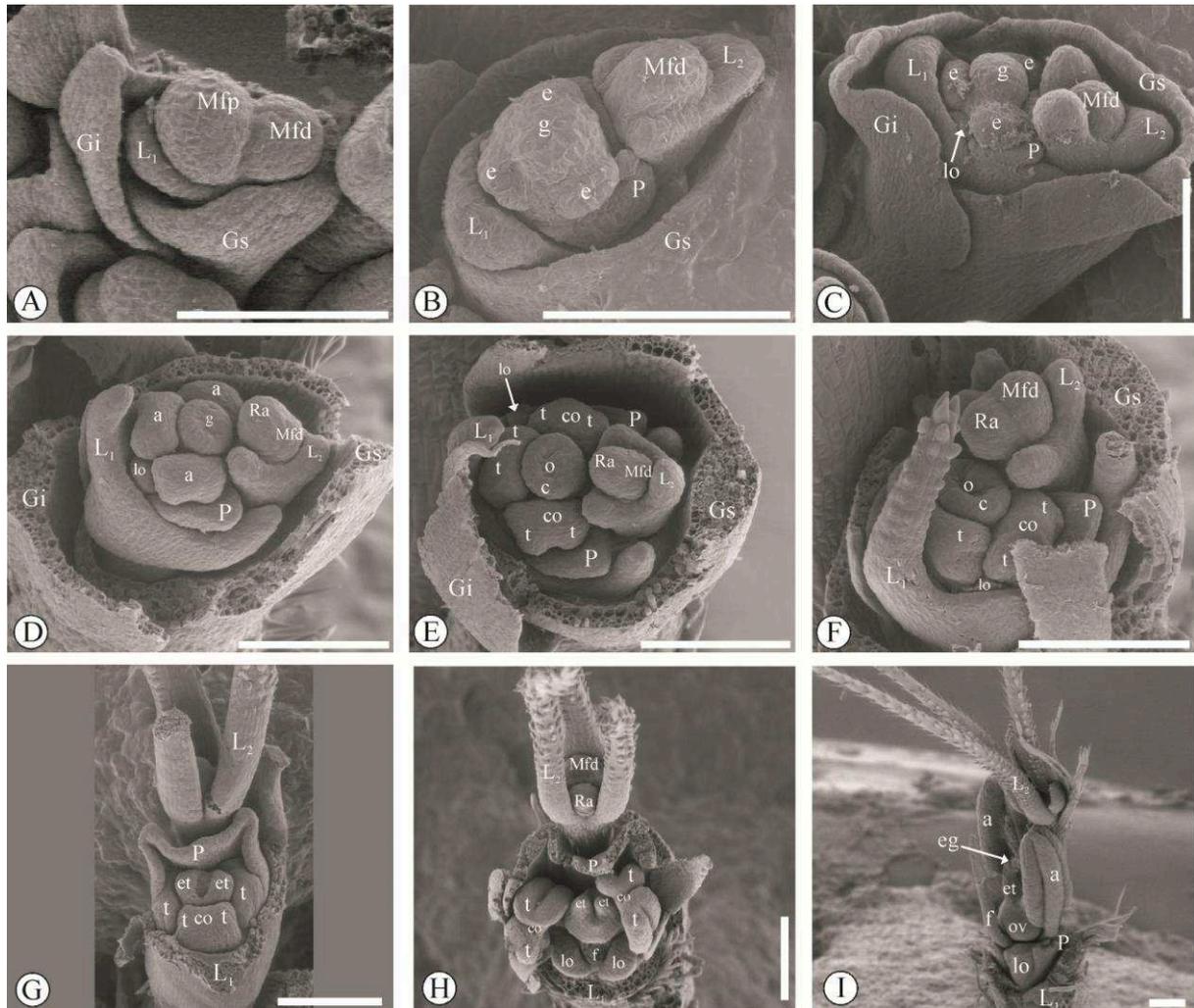


Figura 32. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Bouteloua barbata*. A, diferenciación de las glumas e iniciación de lemma en la flor proximal y meristemas florales en sentido acrópeto. B, iniciación de la pálea, primordios de estambres y gineceo de la flor proximal e iniciación de las tres aristas de la lemma de la flor distal. C, iniciación de las lodículas y del primordio de gineceo en la flor proximal, y diferenciación de la lemma de la flor distal. D, diferenciación de la lemma de la flor proximal. E y F, diferenciación de la lemma, los estambres y carpelos de la flor proximal; crecimiento retrasado de la flor distal. G, diferenciación de la pálea e iniciación de los primordios de estilos en la flor proximal y elongación de las aristas en la lemma de la flor distal. H, elongación de los estilos, elongación de los filamentos de estambres y diferenciación de lodículas de la flor proximal. I, estadio avanzado del desarrollo de la flor proximal hermafrodita y distal estéril. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L₁, lemma de la flor proximal; L₂, lemma de la flor estéril distal; lo, lodícula; Mfd, meristema de la flor distal; Mfp, meristema de la flor proximal; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; Ra, raquilla; t, teca. Barra= 100 μ m.

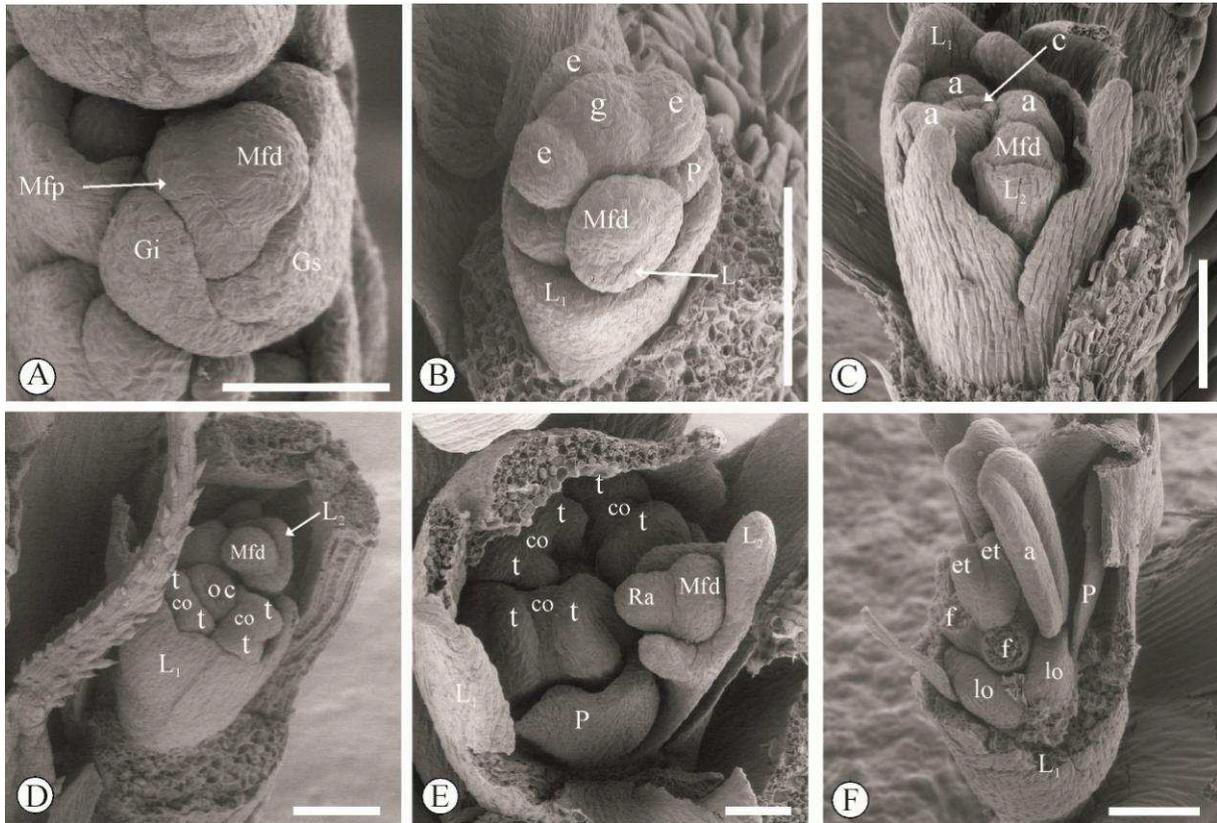


Figura 33. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Bouteloua curtipendula*. A, diferenciación de las glumas e iniciación de los meristemas florales en sentido acrópeto. B, iniciación de lemma, pálea y de los primordios de estambres de la flor proximal mientras se inicia la lemma en la flor distal. C, iniciación de las anteras y carpelos durante la diferenciación de la lemma de la flor proximal. D, iniciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres de la flor proximal durante el inicio de las tres aristas de la flor distal. E, desarrollo de los estambres cubriendo al gineceo en diferenciación de la flor proximal durante la elongación de las aristas de la lemma de la flor distal; no se observan primordios de estambres y gineceo de la flor distal. F, elongación de los estilos y diferenciación de las anteras y lodículas en la flor proximal. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L₁, lemma de la flor proximal; L₂, lemma de la flor estéril distal; lo, lodícula; Mfd; meristema de la flor distal; Mfp, meristema de la flor proximal; o, óvulo; P, pálea; Ra, raquilla; t, teca. Barra= 100 μ m.

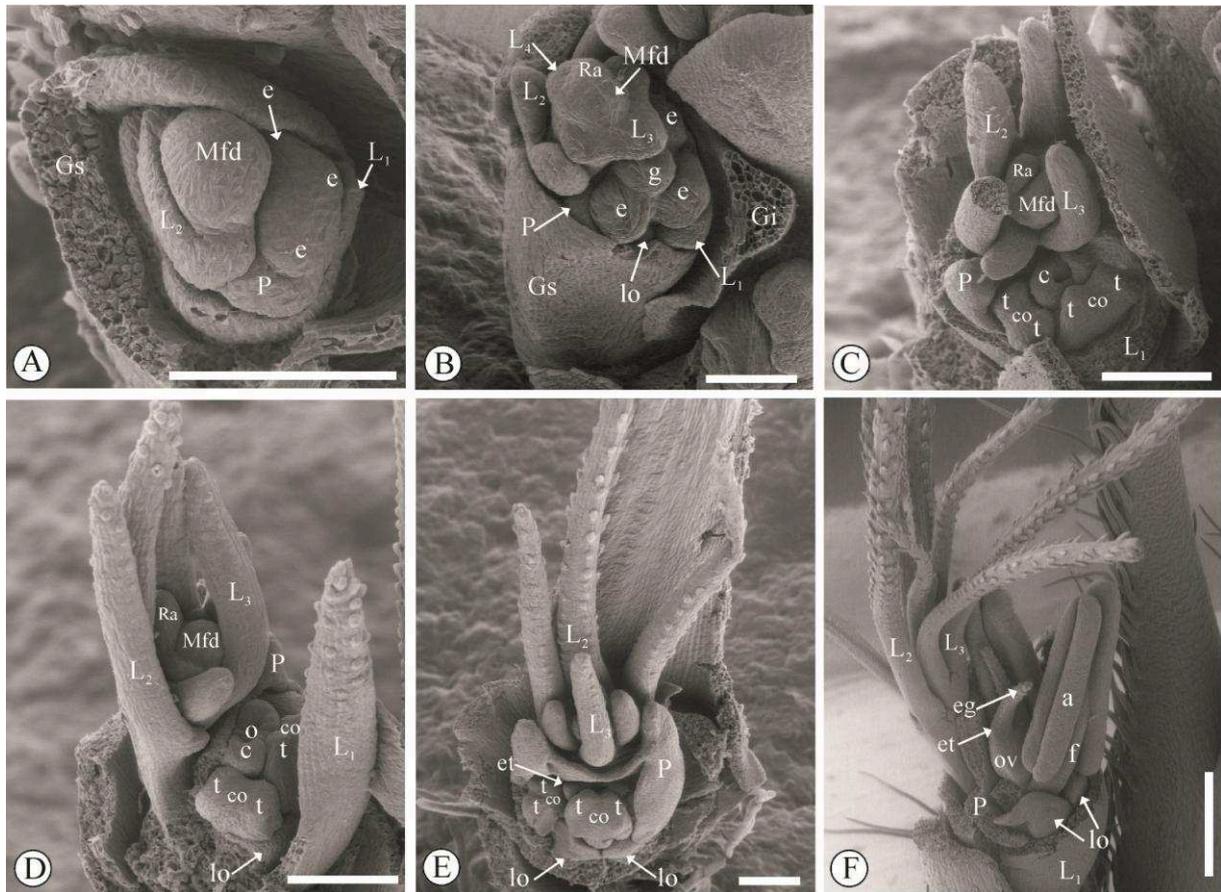


Figura 34. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Bouteloua megapotamica*. A, diferenciación de glumas e iniciación de lemma, pálea y primordio de estambres de la flor proximal, e iniciación de la lemma del meristema de la flor distal. B, iniciación de los primordios de estambres y lodículas, delimitación del meristema que dará origen al gineceo de la flor proximal; diferenciación de las tres aristas de las lemmas de las flores distales. C, iniciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres e iniciación de los carpelos de la flor proximal; elongación de las aristas de las lemmas de las flores estériles. D, diferenciación de las lodículas de la flor proximal mientras las aristas de las lemmas de las flores siguen su diferenciación; no se evidencian primordios de estambres y gineceo en las flores distales. E, iniciación de los primordios de estilos en la flor proximal. F, elongación de los estilos e iniciación de los estigmas en sus extremos distales, alargamiento de las anteras y crecimiento de las lodículas en la flor proximal mientras las aristas de las lemmas en las flores estériles se alargan. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L₁, lemma de la flor proximal; L₂, L₃ y L₄, lemmas de las flores estériles distales; lo, lodícula; Mfd, meristema de la flor distal; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; Ra, raquilla; t, teca. Barra= 100 µm.

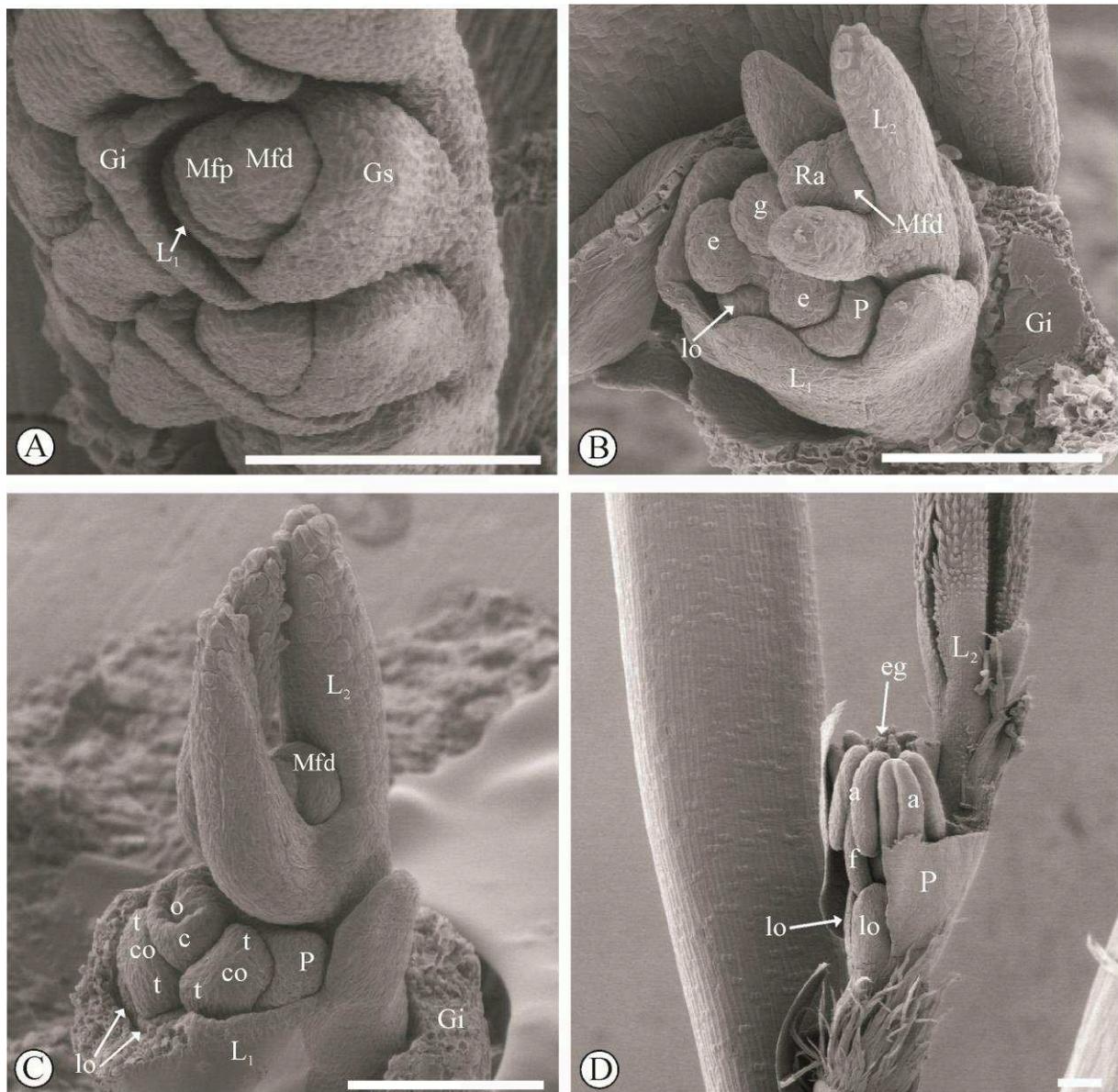


Figura 35. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Bouteloua simplex*. A, diferenciación de las glumas e iniciación de la lemma de la flor proximal en sentido acrópeto. B, iniciación de la pálea, de los primordios de estambres, lodículas y gineceo de la flor proximal durante la diferenciación de la lemma de la flor distal. C, iniciación de las tecas y el tejido conectivo en los estambres y carpelos de la flor proximal durante la elongación de las aristas de las lemmas; no se observan primordios de estambres y gineceo de la flor distal. D, alargamiento de los filamentos de los estambres cubriendo el gineceo y diferenciación de las lodículas en la flor proximal. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L₁, lemma de la flor proximal; L₂, lemma de la flor estéril distal; lo, lodícula; Mfd, meristema de la flor distal; Mfp, meristema de la flor proximal; o, óvulo; P, pálea; Ra, raquilla; t, teca. Barra= 100 μ m.

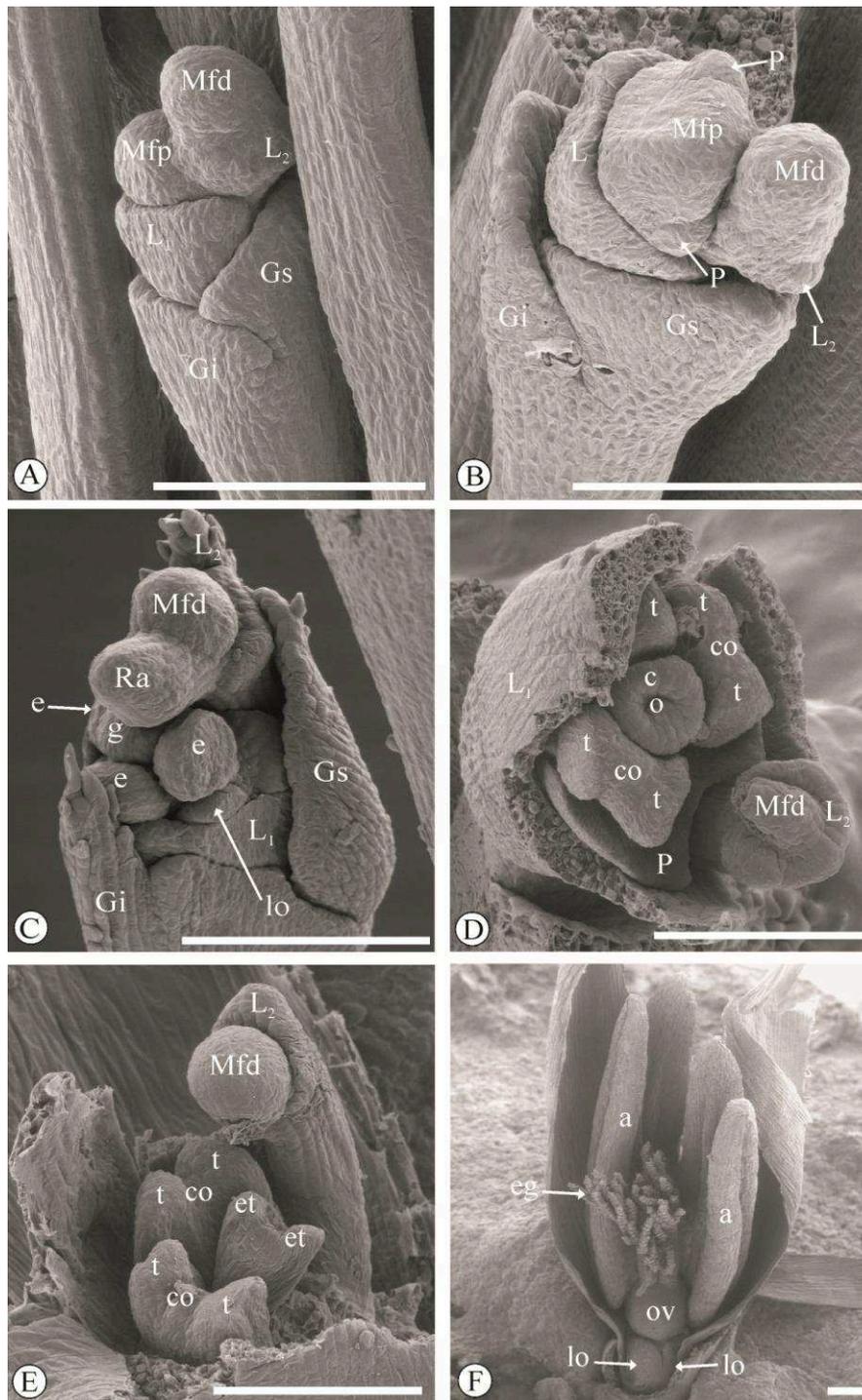


Figura 36. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flores de *Muhlenbergia asperifolia*. A, iniciación de las glumas y lemmas de la flor proximal y distal en sentido acrópeto. B, iniciación de la pálea de la flor proximal. C, iniciación de los primordios de estambres y lodículas de la flor proximal. D, iniciación de las tecas y tejido conectivo de los estambres y carpelos de la flor proximal; el meristema floral distal detiene su desarrollo poco después de iniciado los primordios de aristas de la lemma correspondiente. E, iniciación de los estilos en la flor proximal; no se observan primordios de estambres, lodículas y carpelos de las flor distal. F, diferenciación de lemma, pálea, lodículas y elongación de las anteras en la flor proximal. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L₁, lemma de la flor proximal; L₂, lemma de la flor estéril distal; lo, lodícula; Mfd, meristemo de la flor distal; Mfp, meristemo de la flor proximal; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; Ra, raquilla; t, teca. Barra= 100 µm.

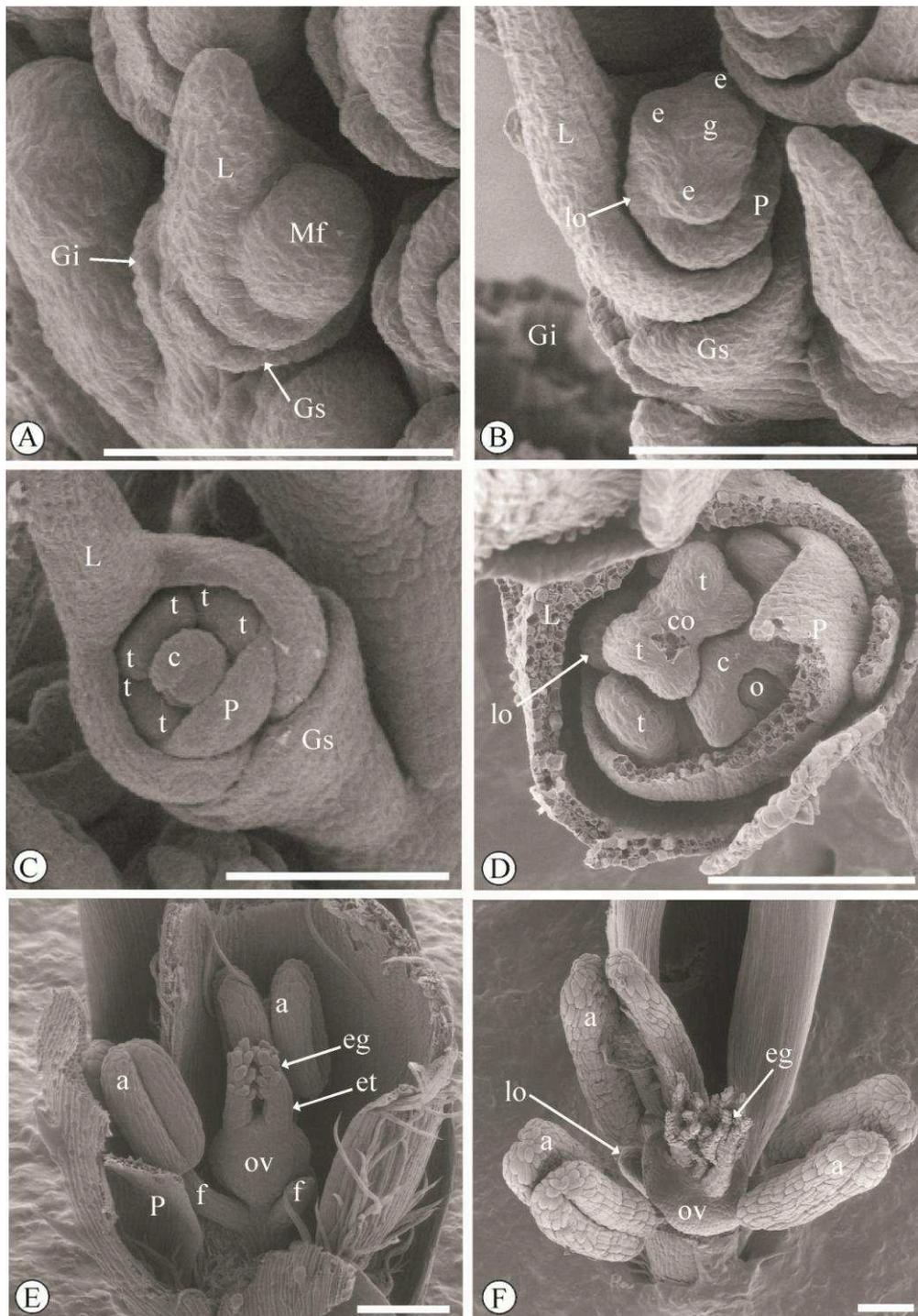


Figura 37. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flor de *Muhlenbergia peruviana*. A, iniciación de las glumas y lemma. B, iniciación de la pálea, primordios de estambres y lodículas delimitando el meristema que dará origen al gineceo, durante la diferenciación de la lemma. C, iniciación de las tecas de los estambres y carpelos durante la diferenciación de la lemma y la pálea. D, diferenciación de los estambres, lodículas y carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo. E, elongación de los estilos e iniciación de los estigmas en sus extremos distales y elongación de los estambres. F, estadio avanzado del desarrollo de la flor hermafrodita. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; lo, lodículas; L, lemma; Mf; meristema de flor; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

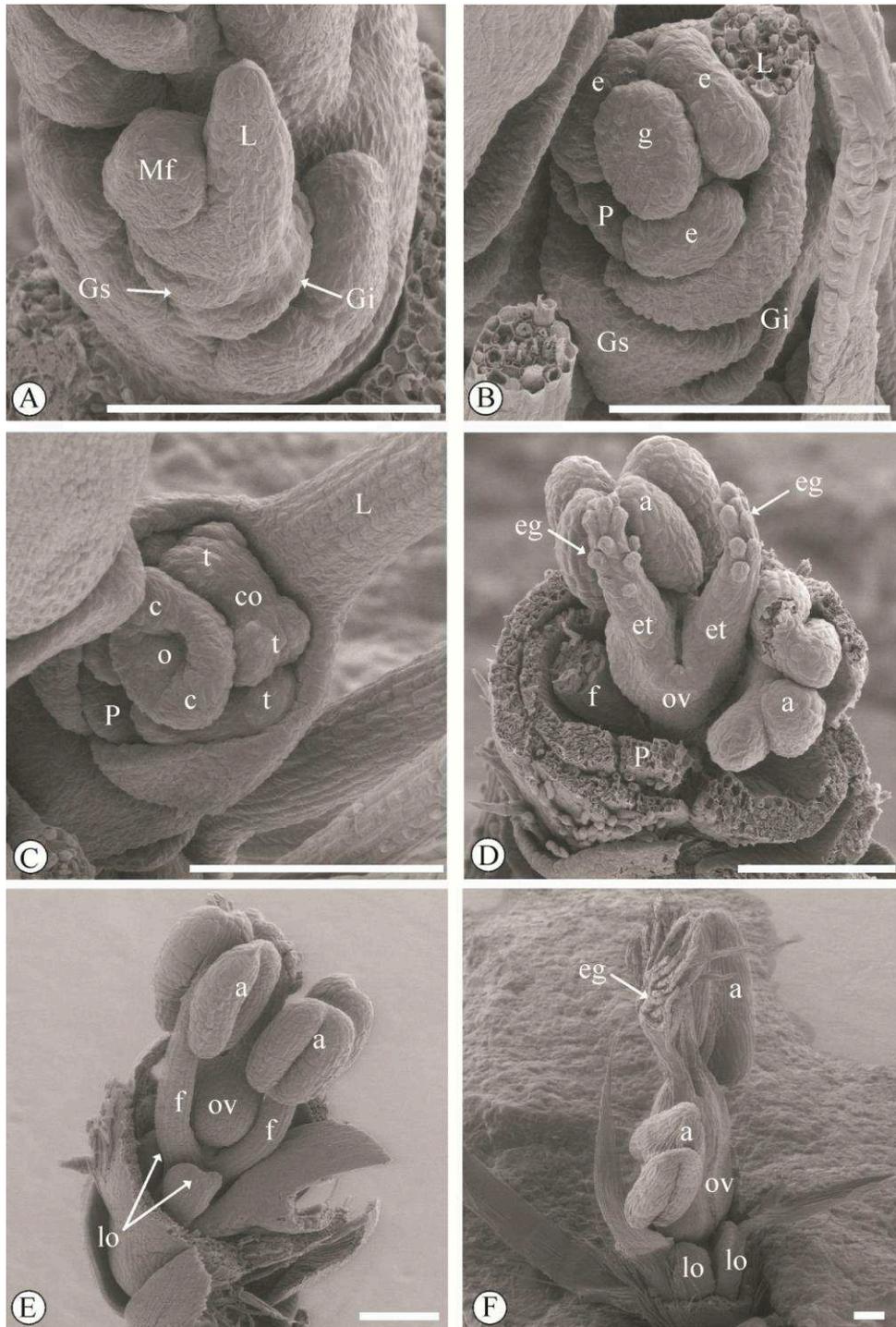


Figura 38. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flor de *Muhlenbergia tenuifolia*. A, iniciación de las glumas y lemma. B, iniciación de la pálea, primordios de estambres y gineceo, durante la diferenciación de la lemma. C, iniciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres y diferenciación de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo durante la diferenciación de la lemma. D, iniciación de los estigmas en el extremo distal de los estilos y diferenciación de los estambres. E, alargamiento de los filamentos cubriendo al gineceo y diferenciación de las lodículas. F, estadio avanzado del desarrollo de la flor hermafrodita. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; et, estilo; eg, estigma; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L, lemma; lo, lodículas; Mf; meristema de flor; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100

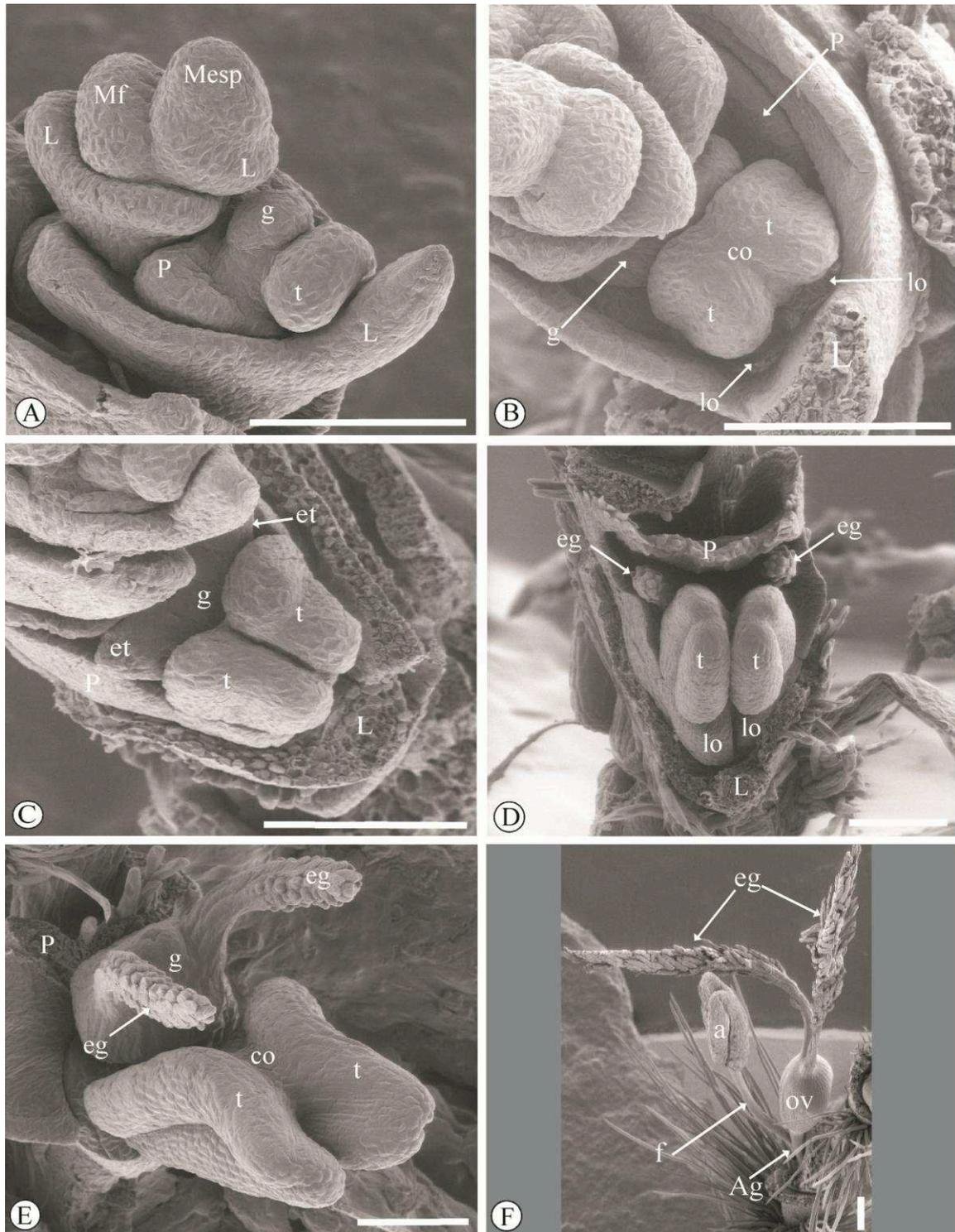


Figura 39. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor de *Erioneuron avenaceum*. A, iniciación de lemma, pálea y las tecas del único estambre abaxial en la flor proximal de la imagen. B, expansión de las tecas y el tejido conectivo del estambre y diferenciación de las lodículas. C, iniciación de los estilos durante el comienzo de la diferenciación del estambre. D, diferenciación del estambre y las lodículas, elongación de los estilos e iniciación de estigmas. E, elongación de los estilos y de la antera. F, estadio avanzado del desarrollo de la flor hermafrodita y elongación de un androginóforo. Referencias a, antera; Ag, androginóforo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema floral; Mesp, meristema de espiquilla; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

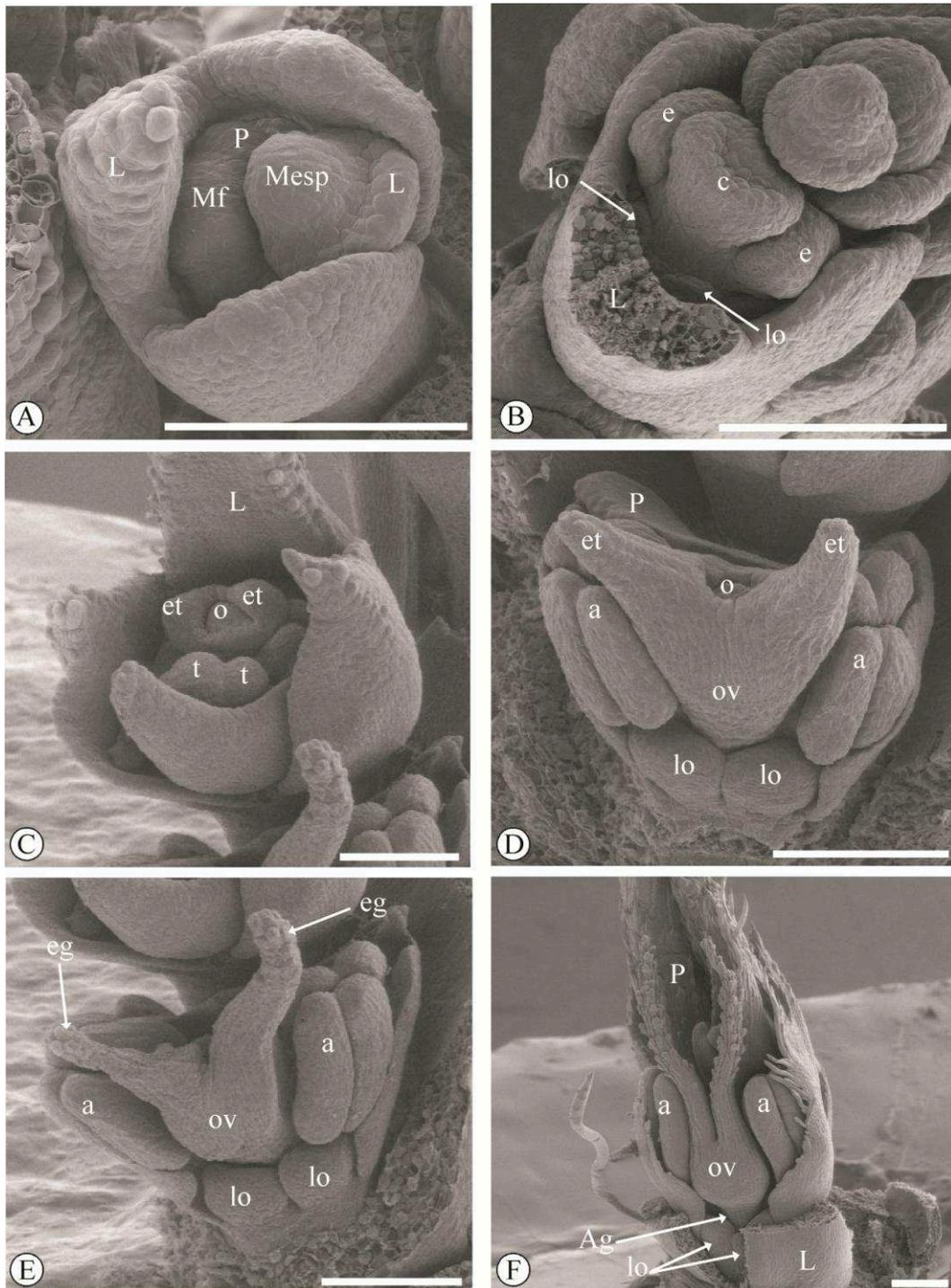


Figura 40. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor de *Munroa* argentina. A, iniciación de lemma y pálea delimitando el meristema floral en la flor proximal mientras se inicia la lemma de la flor distal. B, iniciación de los primordios de estambres, lodículas y carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo durante la diferenciación de la lemma. C, iniciación de los estilos e iniciación de las tecas de los estambres. D, diferenciación de las anteras y lodículas, y elongación de los estilos. E, iniciación de los estigmas en el extremo distal de los estilos. F, diferenciación del gineceo, estambres y lodículas y elongación de un androginóforo. Referencias a, antera; Ag, androginóforo; c, carpelo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema floral; Mesp, meristema de espiguilla; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

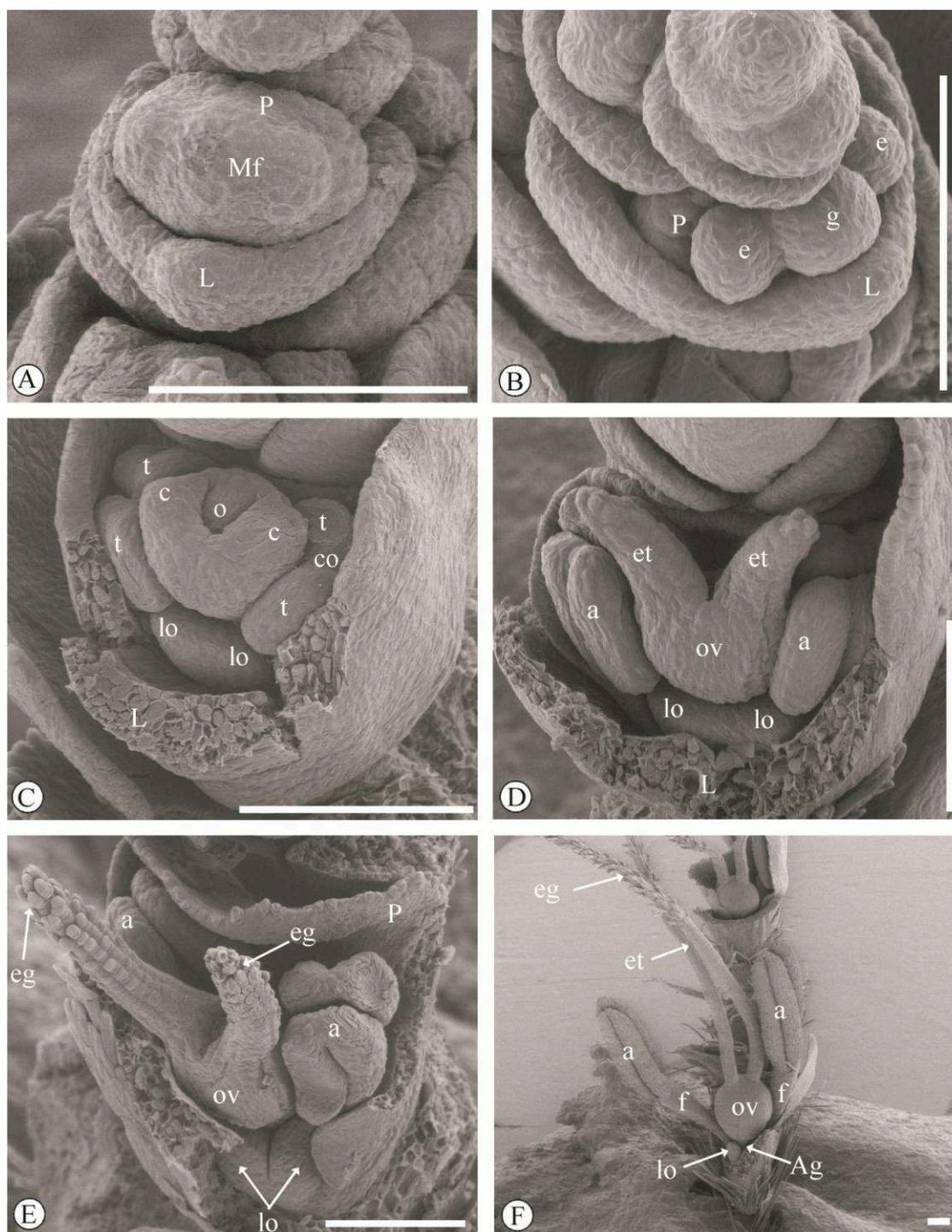


Figura 41. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor de *Munroa decumbens*. A, iniciación de lemma y pálea delimitando el meristema floral. B, expansión de la pálea e iniciación de los primordios de estambres delimitando el meristema que dará origen al gineceo. C, iniciación de las lodículas y de las tecas y el tejido conectivo de los estambres mientras se desarrollan los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo. D, alargamiento de las anteras y expansión de lodículas y elongación de los estilos. E, iniciación de los estigmas en el extremo distal de los estilos. F, diferenciación del gineceo, expansión de lodículas y elongación de los filamentos de los estambres y de un androginóforo. Referencias a, antera; Ag, androginóforo; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; f, filamento; g, gineceo; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema floral; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

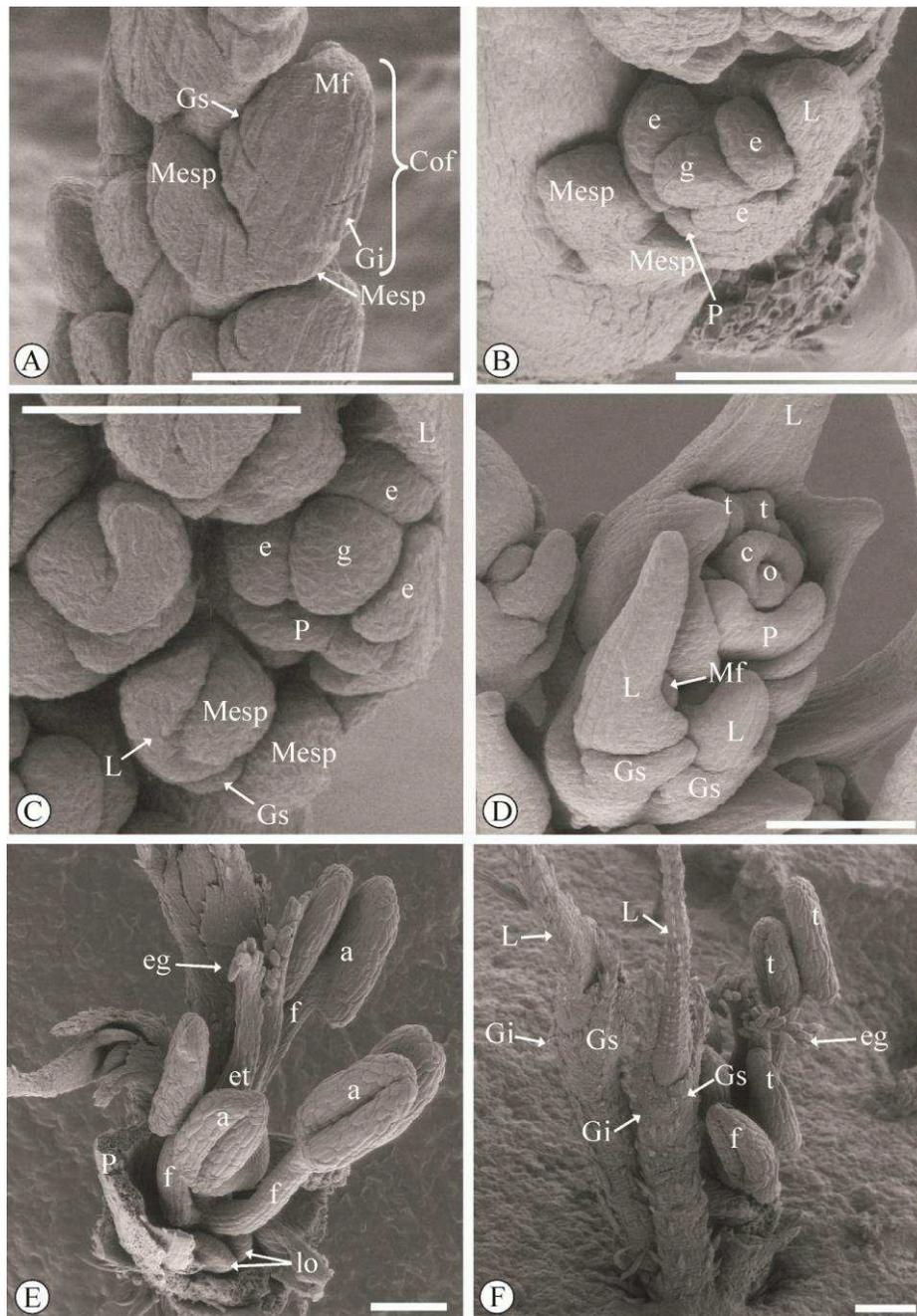


Figura 42. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la espiguilla y flor de *Muhlenbergia bryophilus*. A, iniciación de la gluma inferior y superior. B, iniciación de los primordios de pálea y estambres delimitando el meristema que dará origen al gineceo en la única flor de la coflorescencia. C, diferenciación temprana de la pálea, estambres y gineceo en la flor de la coflorescencia mientras se diferencia la gluma superior y la lemma de la espiguilla sostenida por ramas de segundo orden. D, expansión de la lemma, iniciación de las tecas de los estambres y diferenciación de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo en la flor de la coflorescencia, mientras se elonga la arista de las lemmas de las espiguillas sostenidas por ramas de segundo orden; no se observa iniciación de primordios de pálea, lodículas, estambres y gineceo en las espiguillas que se encuentran debajo de la coflorescencia. E, elongación de los estilos e iniciación de los estigmas en sus extremos distales, elongación de los filamentos de los estambres. F, desarrollo normal de la flor de la coflorescencia, mientras se expanden las lemmas de las espiguillas estériles. Referencias: a, antera; c, carpelo; Cof, coflorescencia; e, estambre; et, estilo; eg, estigma; f, filamento; g, gineceo; Gi, gluma inferior; Gs, gluma superior; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema de flor; Mesp, meristema de espiguilla; o, óvulo; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

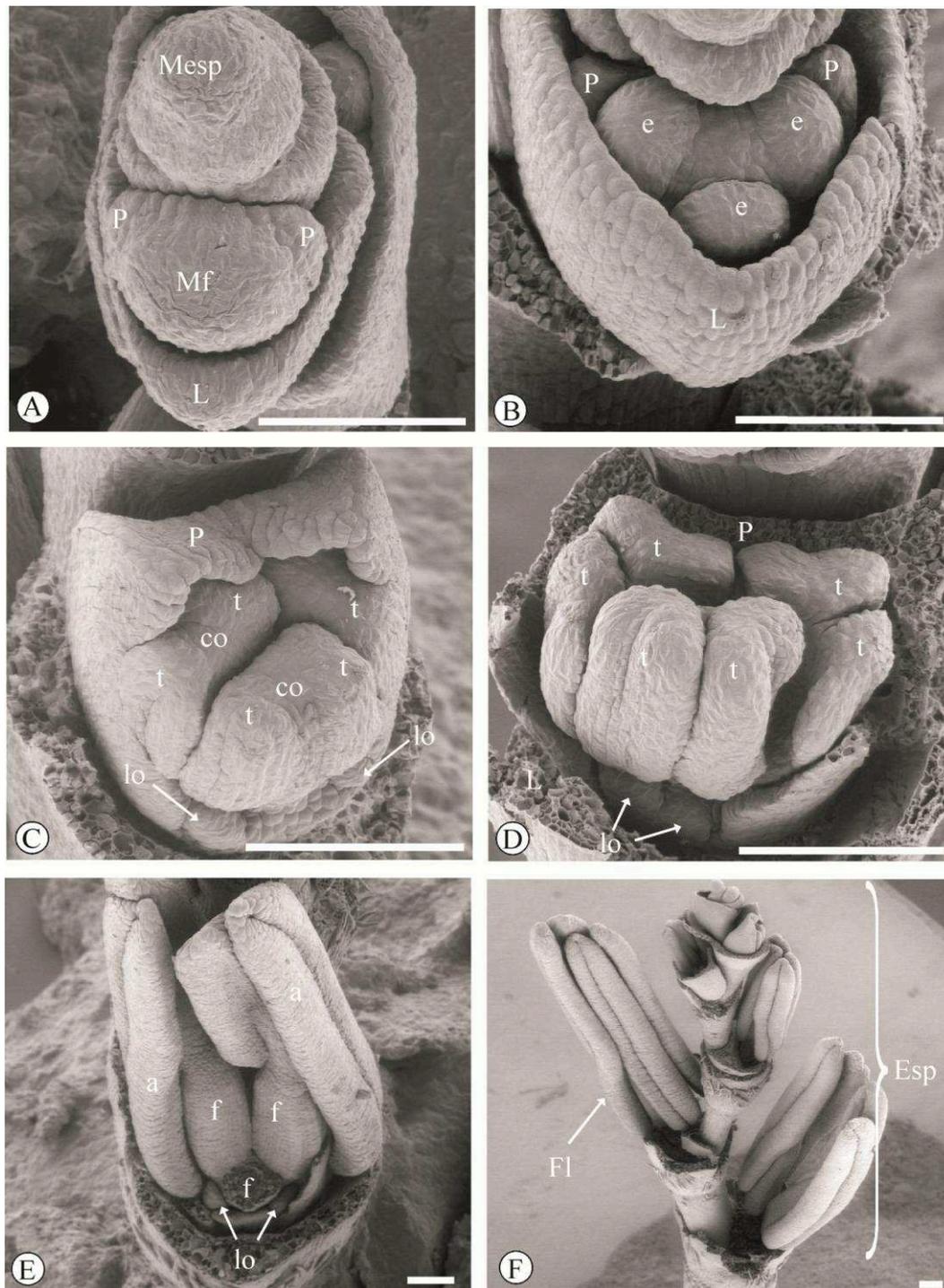


Figura 43. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor masculina de *Distichlis acerosa*. A, iniciación de lemma y pálea delimitando al meristema floral. B, iniciación de los primordios de estambres durante la diferenciación de la lemma y palea; no se observa iniciación de carpelos. C, diferenciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres, iniciación de las lodículas y expansión de la pálea por encima de los estambres. D, diferenciación de los estambres; las lodículas detienen su desarrollo. E, alargamiento de las anteras y los filamentos de los estambres; las lodículas permanecen reducidas y se destaca la ausencia de gineceo. F, espiguilla constituida por numerosas flores masculinas de diferenciación acrópeta. Referencias: a, antera; co, tejido conectivo; e, estambre; Esp, espiguilla; f, filamento; Fl, flor; L, lemma; lo, lodícula; Mf; meristema floral; Mesp, meristema de espiguilla; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

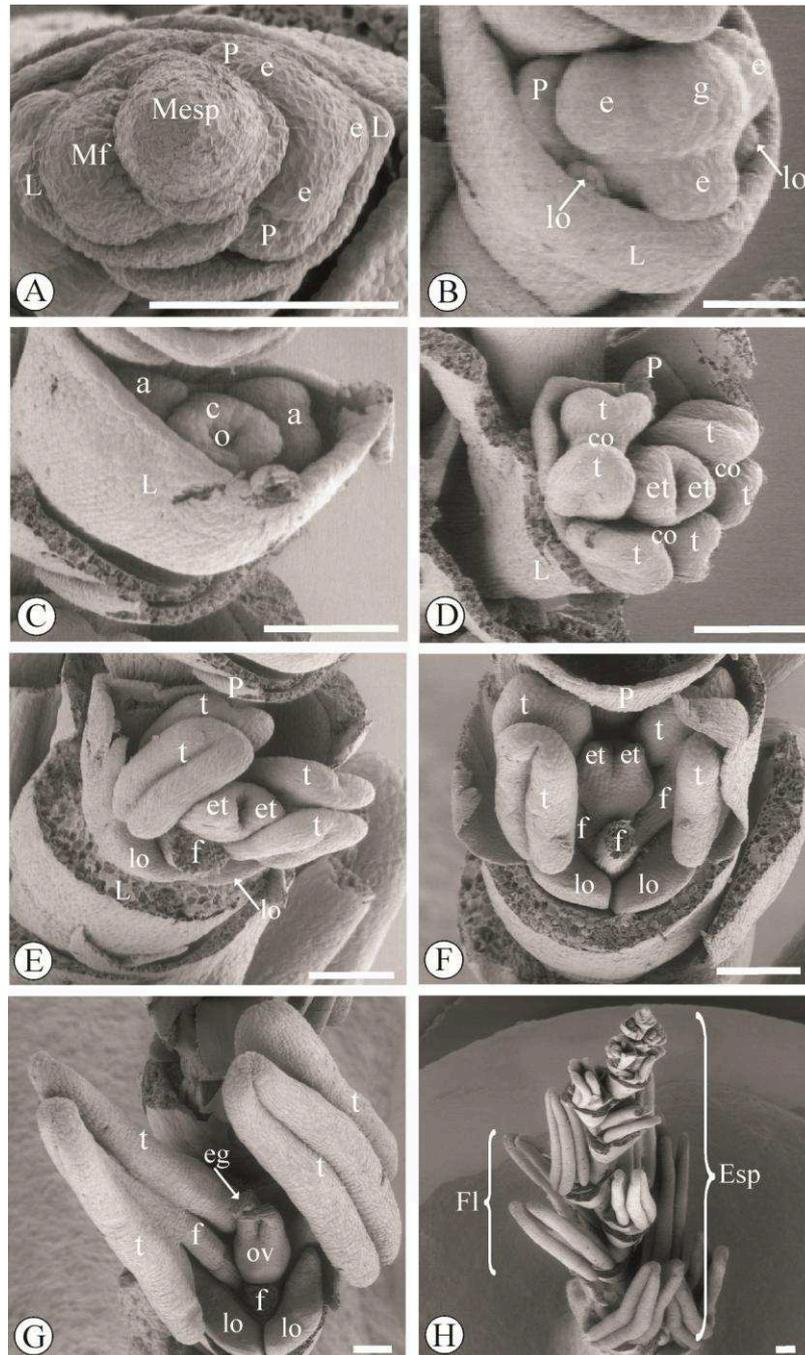


Figura 44. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor masculina de *Distichlis spicata*. A, iniciación de la lemma, la pálea y los tres primordios de estambres. B, iniciación de las lodículas. C, diferenciación de anteras de estambres y carpelos. D, iniciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres y los estilos del gineceo. E, alargamiento de las anteras y expansión de las lodículas. F, alargamiento de los estilos y filamentos, y expansión de la palea. G, iniciados los estigmas en los extremos distales de los estilos el gineceo detiene su desarrollo, mientras que los estambres alargan los filamentos y las anteras y las lodículas crecen en tamaño. H, espiguilla constituida por numerosas flores masculinas de diferenciación acrópeta. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; Esp, espiguilla; f, filamento; Fl, flor; g, gineceo; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema floral; Mesp, meristema de espiguilla; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

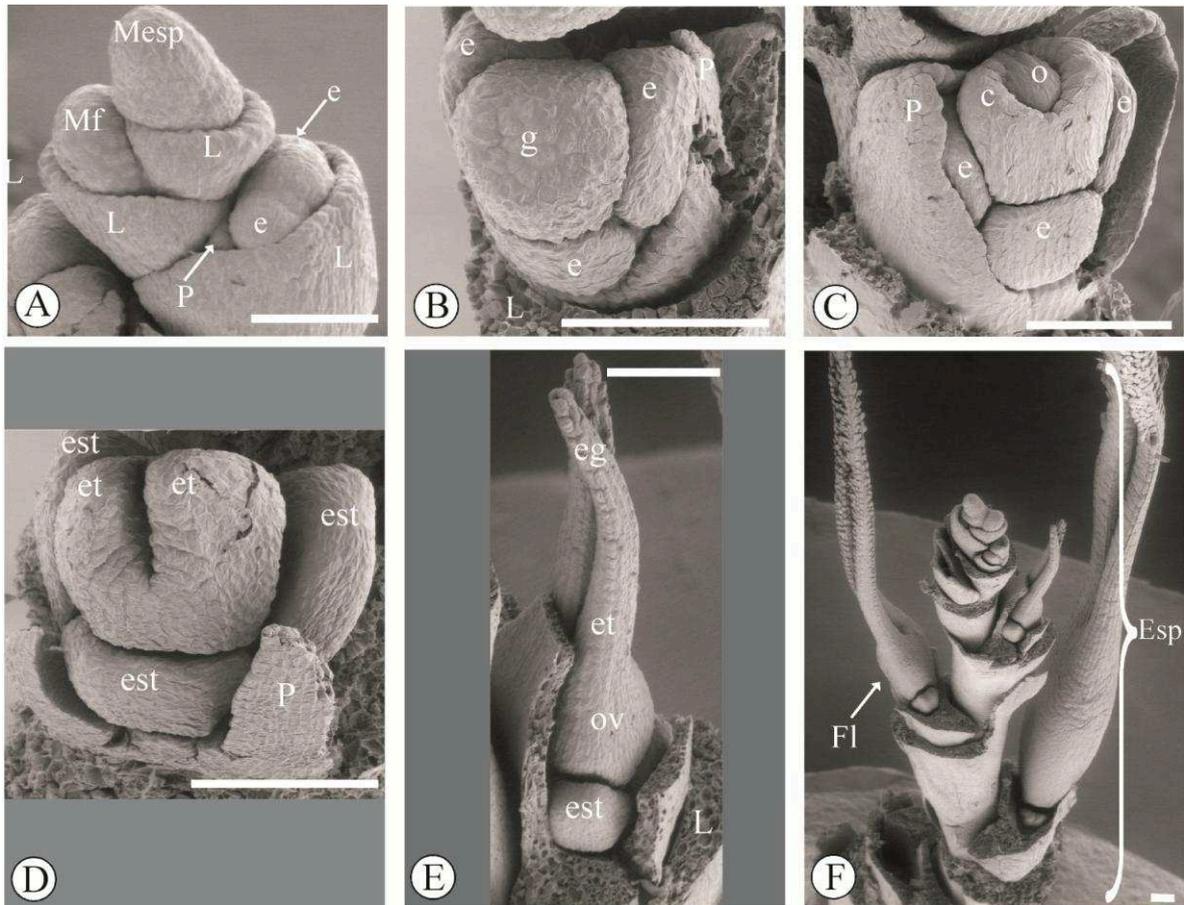


Figura 45. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor femenina de *Distichlis acerosa*. A, iniciación de la lemma, la pálea y los tres primordios de estambres. B, iniciación de los carpelos durante la diferenciación de los estambres; no se observan primordios de lodículas. C, desarrollo de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo y crecimiento de la pálea. D, iniciación de los dos estilos; los primordios de estambres permanecen indiferenciados. E, elongación de los estilos e iniciación de los estigmas en sus extremos distales. F, espiguilla constituida por numerosas flores femeninas de diferenciación acrópeta. Referencias: c, carpelo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; Esp, espiguilla; est, estaminodios; Fl, flor; g, gineceo; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema floral; Mesp, meristema de espiguilla; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea. Barra= 100 μ m.

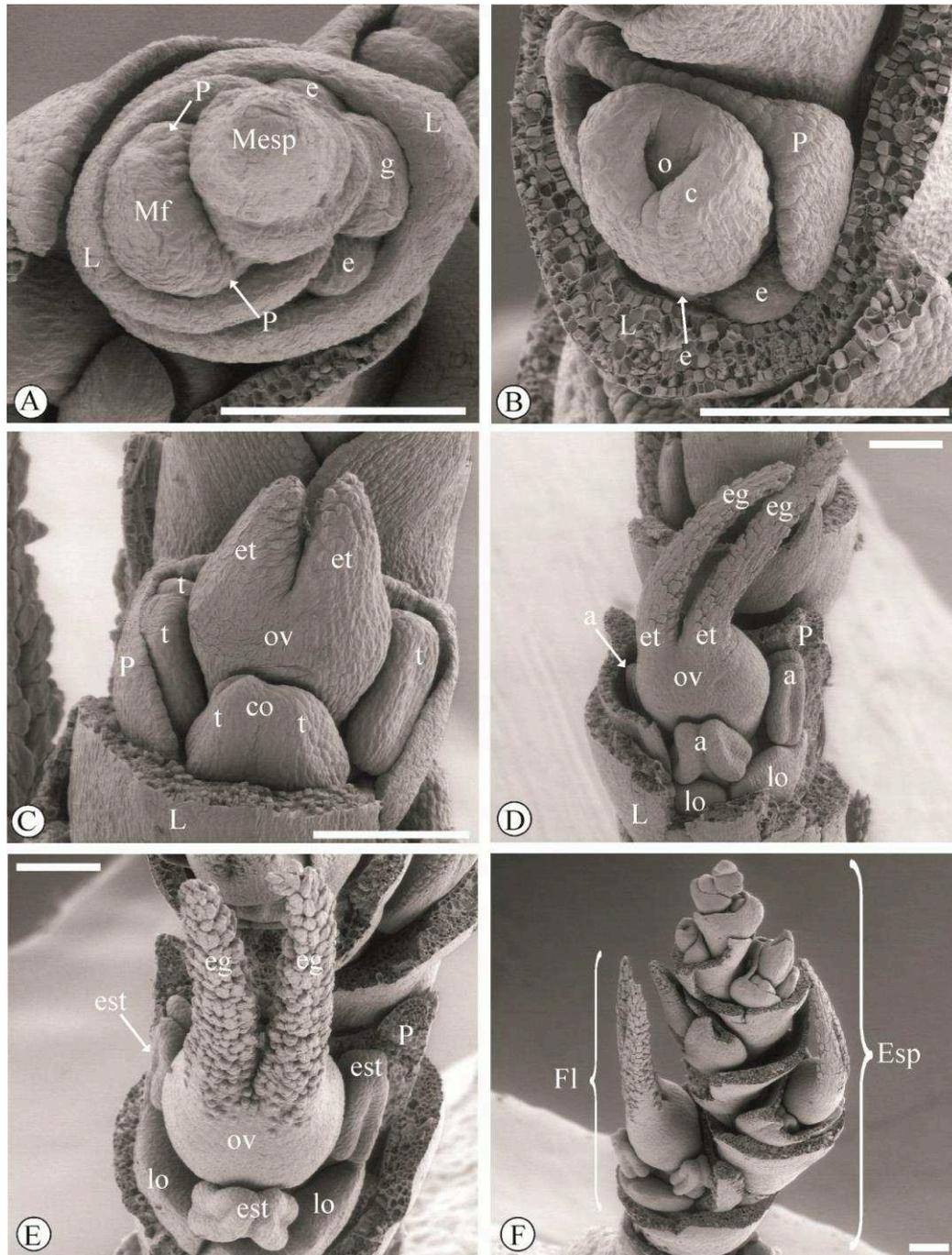


Figura 46. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor femenina de *Distichlis spicata*. A, iniciación de lemma y pálea delimitando el meristema floral; en un estadio más avanzado se inician dos primordios de estambre laterales como se observa en la flor basal. B, desarrollo de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo, iniciación del primordio de estambre abaxial y expansión de la pálea. C, iniciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres y alargamiento de los estilos. D, iniciación de los estigmas en los extremos distales de los estilos y diferenciación de lodículas. E, expansión del gineceo y las lodículas, mientras que los estambres detienen su desarrollo antes de la elongación de los filamentos formando estaminodios. F, espiguilla constituida por numerosas flores femeninas de diferenciación acrópeta. Referencias: a, antera; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; Esp, espiguilla; est, estaminodio; f, filamento; Fl, flor; g, gineceo; L, lemma; lo, lodícula; Mf; meristema floral; Mesp, meristema de espiguilla; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

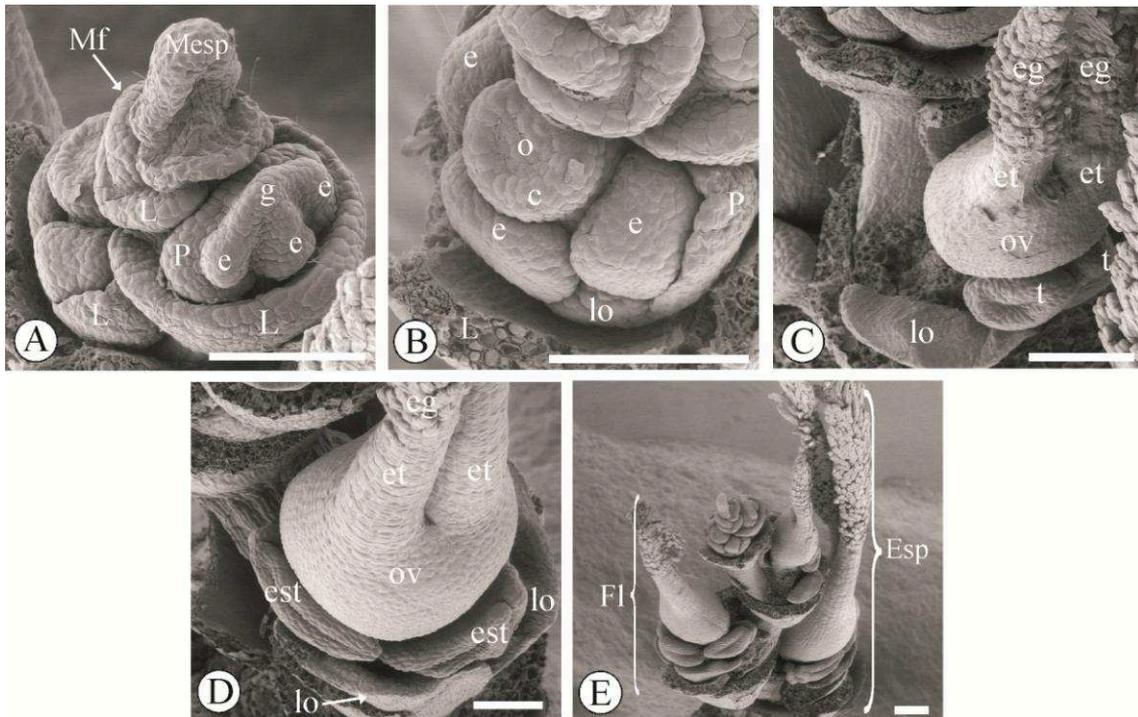


Figura 47. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor femenina de *Distichlis humilis*. A, iniciación de la lemma, la pálea y de los tres primordios de estambres. B, iniciación de las lodículas y carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo. C, diferenciación de ovario, estilos y estigmas, iniciación de tecas en estambres y expansión de las lodículas. D, los estambres detienen su desarrollo antes de la elongación de los filamentos formando estaminodios, mientras que, el gineceo y las lodículas continúan su expansión. E, espiguilla constituida por numerosas flores femeninas de diferenciación acrópeta. Referencias: c, carpelo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; Esp, espiguilla; est, estaminodios; Fl, flor; g, gineceo; L, lemma; lo, lodícula; Mf, meristema floral; Mesp, meristema de espiguilla; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m

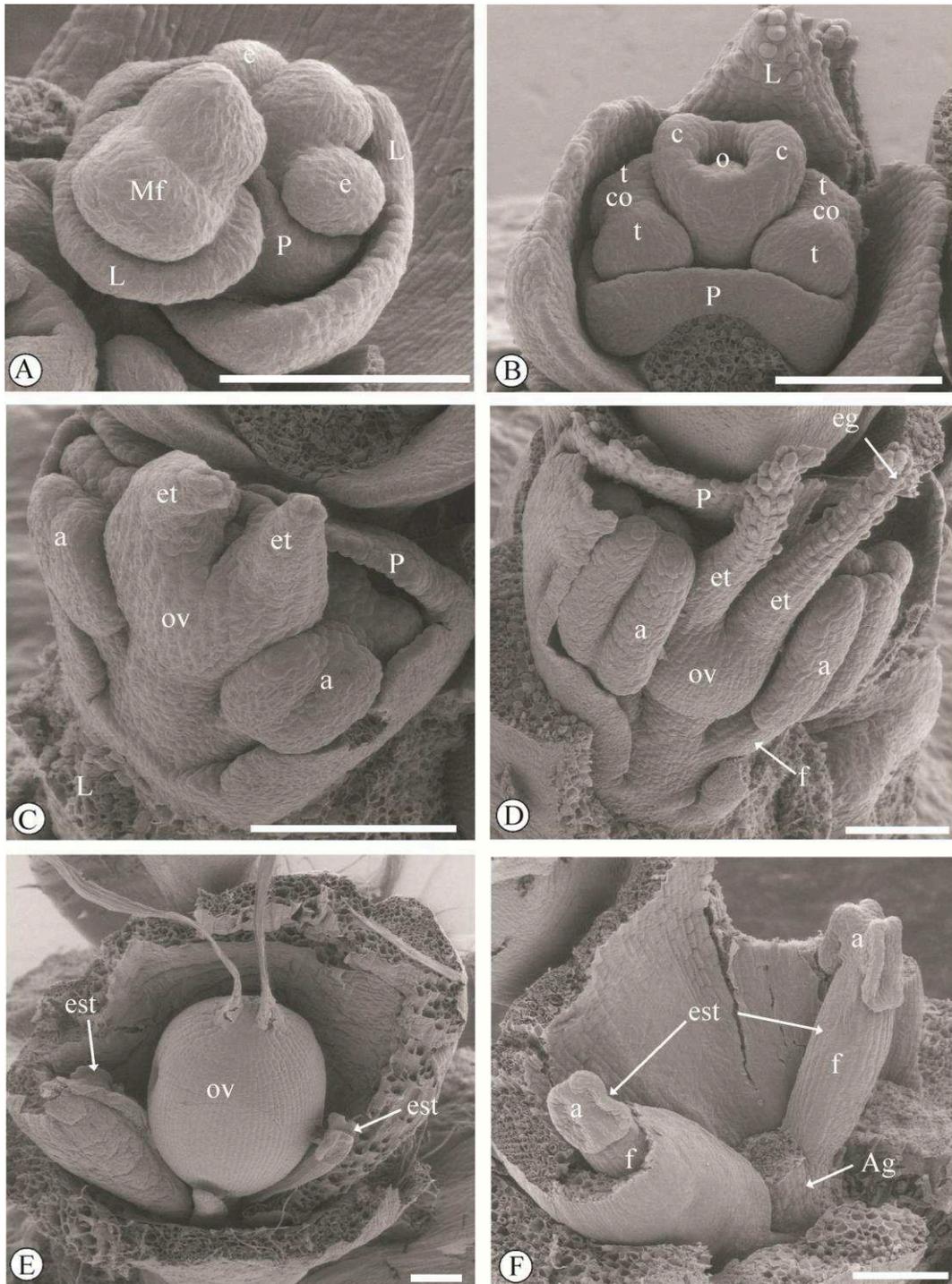


Figura 48. Imágenes de microscopía electrónica de barrido del desarrollo de la flor femenina de *Munroa mendocina*. A, iniciación de la lemma, la pálea y los dos primordios de estambres. B, iniciación de las tecas y el tejido conectivo de los estambres y diferenciación de los carpelos que delimitan al meristema que dará origen al único óvulo. C, iniciación de los estilos; no se observan primordios de lodículas. D, elongación de los estilos y filamentos e iniciación de los estigmas en su extremo distal. E, flor pistilada rodeada por dos estaminodios cuyas anteras no se han desarrollado normalmente. F, estaminodios con anteras reducidas y filamentos alargados y presencia de un androginóforo. Referencias a, antera; Ag, androginóforo; c, carpelo; co, tejido conectivo; e, estambre; eg, estigma; et, estilo; est, estaminodio; f, filamento; L, lemma; Mf, meristema floral; o, óvulo; ov, ovario; P, pálea; t, teca. Barra= 100 μ m.

4.3 Análisis filogenético

Los números de especies y las longitudes de las secuencias obtenidas en los alineamientos de las regiones plastídicas (ndhA intron, ndhF, rps16-trnK, rps16 intron, rps3 y rpl32-trnL) y la región nuclear (ITS), son presentados en la tabla 1. Las secuencias de las siete regiones se concatenaron para generar una matriz de 6462 caracteres y 107 taxones de los cuales 91 corresponden al grupo interno y 16 al grupo externo (la matriz se encuentra disponible por solicitud al autor).

Tabla 1. Número de taxones y longitud de las secuencias obtenidas en el alineamiento de los marcadores moleculares utilizados en este estudio

	Regiones plastídicas						Región nuclear	
	ndhA intron	ndhF	rps16-trnK	rps16 intron	Rps3	rpl32-trnL	ITS	Combinación Plastídicas + Nuclear
Número de taxones	75	78	88	74	85	85	102	107
Longitud de las secuencias alineadas (pb)	1255	781	1012	969	593	1159	693	6462

El consenso de mayoría obtenido del análisis Bayesiano, utilizando la matriz combinada de las regiones plastídicas y nuclear, exhibe un linaje monofilético con alto soporte (PP= 0.99) constituido por las subtribus Hilariinae, Monanthochloinae, Boutelouinae, Scleropogoninae y Muhlenbergiinae; coincidiendo con reportes previos (Peterson y col., 2012; 2015; Snow y col., 2013). Este linaje se divide en dos clados principales que divergen en forma temprana, los clado I y II (PP= 0.95 y PP= 0.99 respectivamente) (Fig. 49). Dentro del clado I se identifican dos grupos: el clado A (PP= 0.73), el cual incluye a las especies pertenecientes a las subtribus Hilariinae y Scleropogoninae, y clado B (PP= 0.99) integrado por las especies de las subtribus hermanas Monanthochloinae y Boutelouinae (Fig. 49). El Clado II, abarca a todas las especies del género *Muhlenbergia* (subtribu Muhlenbergiinae) (Fig. 49). Todas las subtribus que pertenecen al linaje más derivado de Cynodonteae, fueron recuperadas como grupos monofiléticos (PP= 0.99-1.00) (Fig. 49).

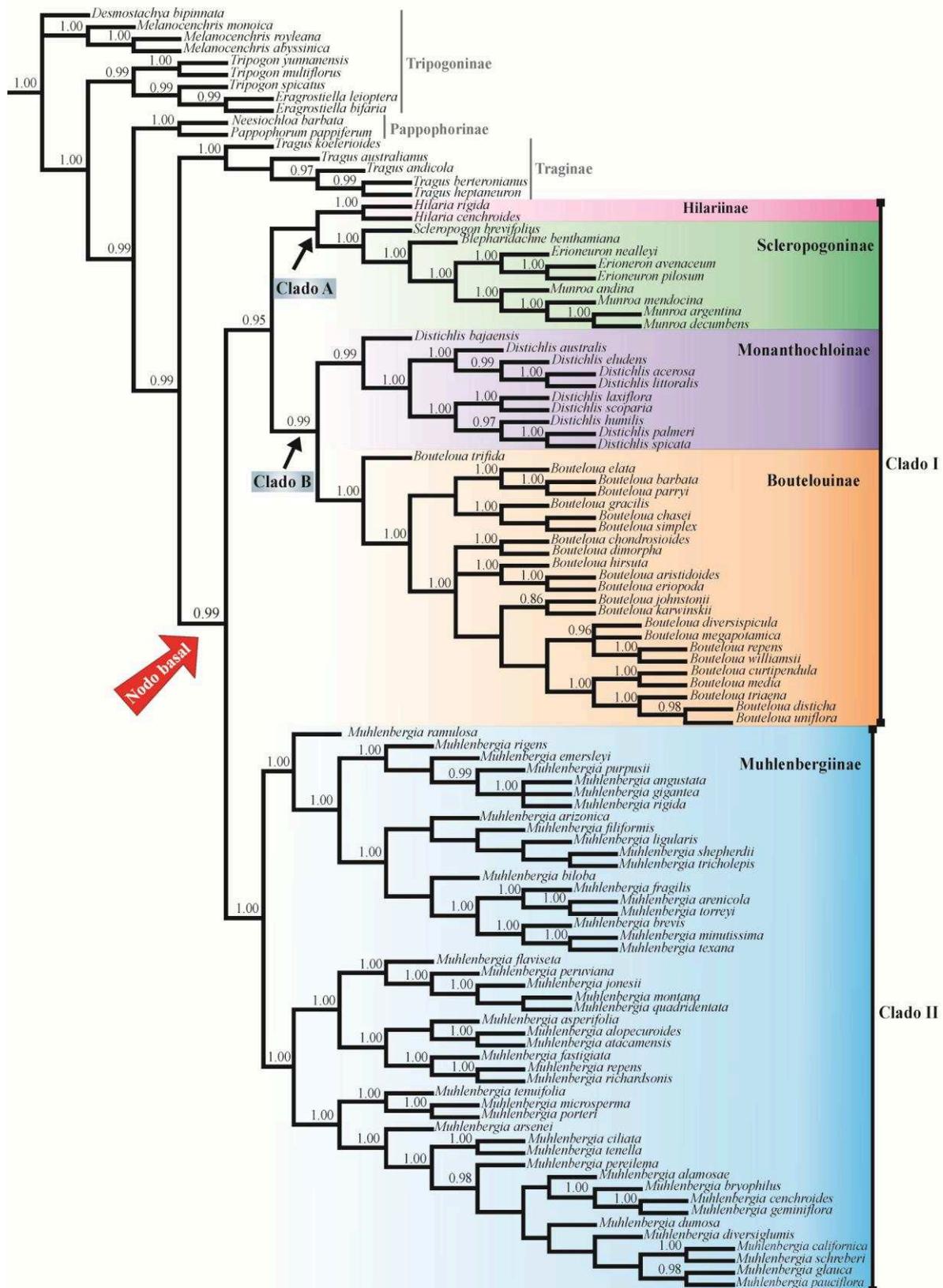


Figura 49. Árbol de consenso de mayoría de las subtribus más derivadas de Cynodonteae obtenido de los 3002 árboles generados con MrBayes. Probabilidades posteriores (> 95) obtenidas en el análisis bayesiano se indican por encima de las ramas. Los recuadros de colores indican las cinco subtribus estudiadas.

4.4 Reconstrucción ancestral de los caracteres de inflorescencia

Con el objetivo de entender la evolución morfológica de las inflorescencias se reconstruyeron los estados ancestrales para los nodos del árbol filogenético empleando los métodos de máxima parsimonia e inferencia bayesiana. Ambos métodos arrojaron resultados similares.

Los análisis de reconstrucción de los estados estiman que el ancestro del linaje más derivado de Cynodonteae (Clado I + II) presentaba una inflorescencia no truncada, con 100% probabilidad y $\ln\text{FB} \sim 4.5$ dependiendo de la estrategia aplicada (Fig. 50). Durante la diversificación de las especies, las inflorescencias han perdido su florescencia principal al menos en tres ocasiones diferentes: en la base de la subtribu Boutelouinae (PP= 0.99; $\ln\text{FB}= 2$), en la especie *D. acerosa* de la subtribu Monanthochloinae y en el clado integrado por *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora* (PP= 0.99; $\ln\text{BF} \sim 4.5$). Reversiones al estado ancestral no se han observado en este estudio.

En relación a la condición homogenizada de la inflorescencia (Fig. 51), los análisis bayesianos resultaron ambiguos en la reconstrucción del nodo basal ($\ln\text{FB}= 1,38$). El ancestro del clado I pudo haber tenido inflorescencias homogenizadas (PP= 98,5; $\ln\text{FB} \sim 3$). Esta condición se mantuvo en la mayoría de los representantes estudiados del clado I a excepción de *D. spicata* donde la inflorescencia es no homogenizada. Por otro lado, es altamente probable (PP= 1.00; $\ln\text{BF} > 5$) que el ancestro de Muhlenbergiinae haya llevado inflorescencias no homogenizadas las que posteriormente evolucionaron a homogenizadas al menos en cuatro instancias independientes: en las especies *M. brevis*, *M. alopecuroides*, *M. diversiglumis* y en el clado integrado por *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora* (PP= 0.99; $\ln\text{BF} \sim 2.3$). El método de máxima parsimonia sugiere que el ancestro del linaje estudiado pudo haber presentado una inflorescencia homogenizada. Las inflorescencias no homogenizadas evolucionaron al menos dos veces en *D. spicata* y *Muhlenbergia*. Este método sugiere al menos cuatro reversiones independientes al estado ancestral en: las especies *M. brevis*, *M. alopecuroides*, *M. diversiglumis* y en el clado integrado por *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora*.

La reconstrucción del grado máximo de ramificación de las ramas de la inflorescencia (Fig. 52) resultó diferente dependiendo del criterio empleado en el análisis. Las reconstrucciones realizadas empleando el método de inferencia bayesiana sugieren que la inflorescencia ancestral del grupo en estudio pudo haber llevado ramas de primer orden (PP= 0.92; $\ln\text{FB}= 3$). Es probable que inflorescencias que llevan ramas de hasta segundo hayan evolucionado al menos cinco veces independientes durante la diversificación específica del

clado I (en la base de la subtribu Hilariinae [PP= 0.90; lnFB= 2.9], en la especie *B. benthamiana* y el género *Erioneuron* [PP= 1.00; lnFB= 6.5] de la subtribu Scleropogoninae, en las especies *D. laxiflora* y *D. palmeri* en Monanthochloinae y en la base de la subtribu Boutelouinae [PP= 0.87; lnFB= 1] y cuatro veces independientes durante la diversificación específica de Muhlenbergiinae (en las especies *M. brevis*, *M. alopecuroides*, *M. diversiglumis* y en el clado integrado por *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora* [PP= 0.98; lnFB = 3.4]). Las inflorescencias con ramas de tercer o más orden evolucionaron al menos dos veces independientes: en la especie *D. spicata* de la subtribu Monanthochloinae y en la base de la subtribu Muhlenbergiinae (PP= 1.00, lnFB= 3.5). No se observan reversiones al estado ancestral. La reconstrucción de los estados ancestrales empleando el criterio de máxima parsimonia muestra una historia parcialmente diferente a la obtenida por el método de inferencia bayesiana. La reconstrucción del nodo basal del grupo en estudio sugiere que la inflorescencia pudo haber presentado ramas de segundo orden. Las inflorescencias con un grado de ramificación de primer orden evolucionaron al menos cinco veces dentro del clado I (en la especie *S. brevifolius*, en el género *Munroa*, el clado formado *D. eludens* y *D. acerosa* y en las especies *D. humilis* y *D. scoparia*), mientras que inflorescencias que llevan ramas de tercer o más orden se originaron dos veces en la especie *D. spicata* y *Muhlenbergia*. Este método sugiere al menos cuatro reversiones independientes al estado ancestral en: las especies *M. brevis*, *M. alopecuroides*, *M. diversiglumis* y en el clado integrado por *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora*.

La reconstrucción ancestral del tipo de inflorescencia para el nodo basal del linaje en estudio resultó contradictoria dependiendo el método empleado (Fig. 53). Acorde a los análisis de inferencia bayesiana el ancestro del grupo en estudio pudo haber llevado una inflorescencia de tipo racimo de espiguillas (PP= 0.95; lnFB= 2). Es probable que el tipo de inflorescencia panoja de espiguillas haya evolucionado al menos cuatro veces independientes durante la diversificación específica del clado I (en la base de la subtribu Hilariinae [PP= 0.92; lnFB= 2.85], en la especie *B. benthamiana* y el género *Erioneuron* [PP= 1.00; lnFB= 6.1] de la subtribu Scleropogoninae, en la especie *D. laxiflora* y en el clado formado por *D. spicata* y *D. palmeri* [PP= 0.99; lnFB= 3.2]) y en la base de Muhlenbergiinae (PP= 0.98; lnFB= 3). La inflorescencia de tipo panoja de ramas primarias espiciformes evolucionó independientemente sólo en el origen de la subtribu Boutelouinae (PP= 0.99; lnFB= 2.5). La reconstrucción de los estados ancestrales utilizando el criterio de máxima parsimonia muestra una historia parcialmente diferente a la obtenida por el método de inferencia bayesiana. Máxima parsimonia sugieren que la inflorescencia ancestral del grupo en estudio pudo haber

presentado una panoja de espiguillas. Durante la diversificación de las especies en el clado I, los tipos de inflorescencias han evolucionado a racimo de espiguillas al menos en cinco instancias independientes dentro del clado (en las especies *S. brevifolius*, *D. eludens*, *D. humilis*, *D. scoparia* y en el género *Munroa*, mientras que el tipo de inflorescencia panoja de ramas primarias espiciformes se originaron una vez en la subtribu *Boutelouinae*.

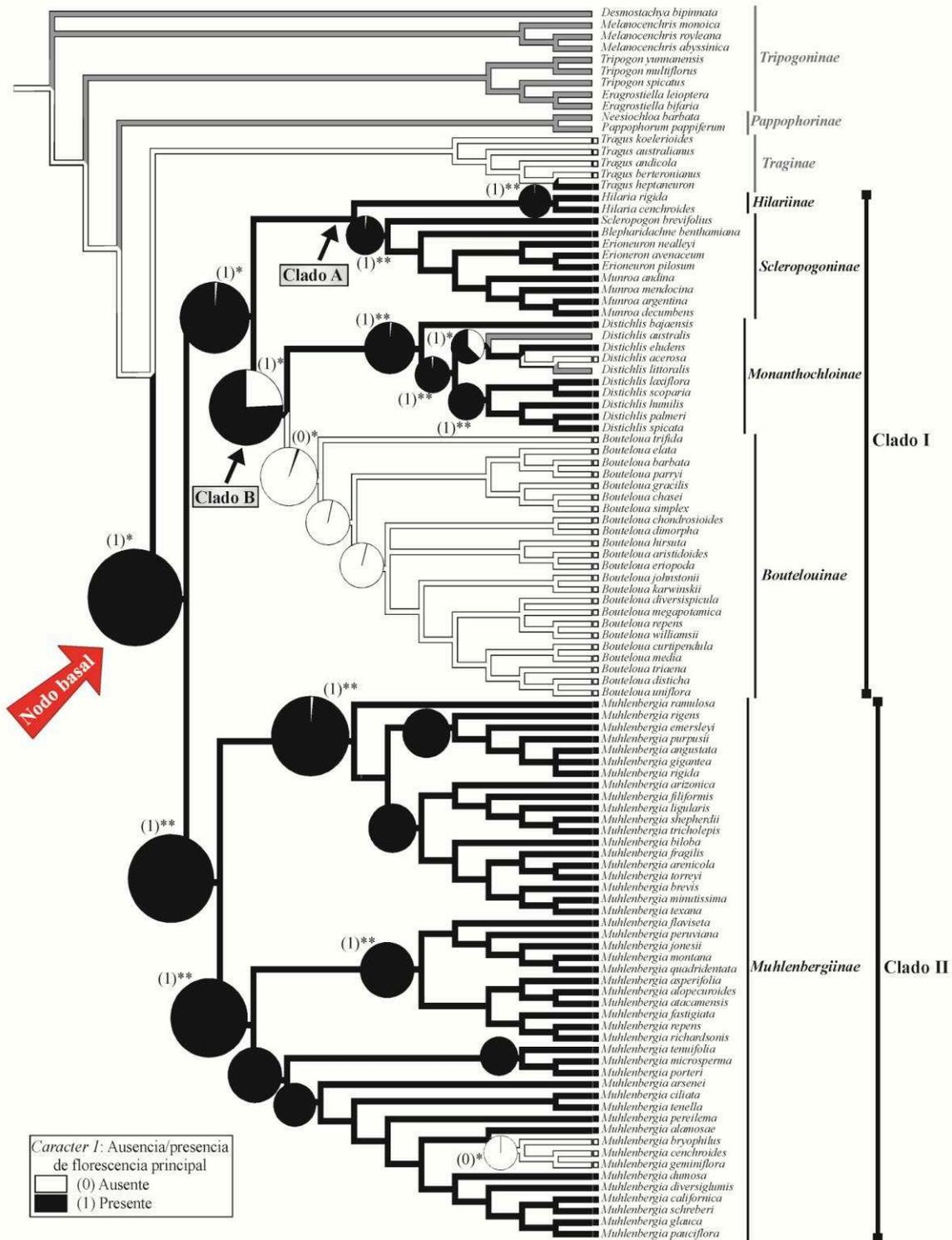


Figura 50. Reconstrucción de los estados ancestrales del carácter 1 sobre el árbol de consenso de mayoría obtenido de los análisis bayesianos. Ramas sombreadas indican la reconstrucción con máxima parsimonia. Ramas en color gris oscuro indica la falta de datos. Los gráficos circulares indican la probabilidad posterior de cada estado ancestral según inferencia bayesiana. Los números entre paréntesis indican el estado ancestral con mayor probabilidad basado en el Factor de Bayes (FB). *, FB entre 2 y 5, indica un soporte positivo y **, FB entre 5 y 10, indica un soporte alto.

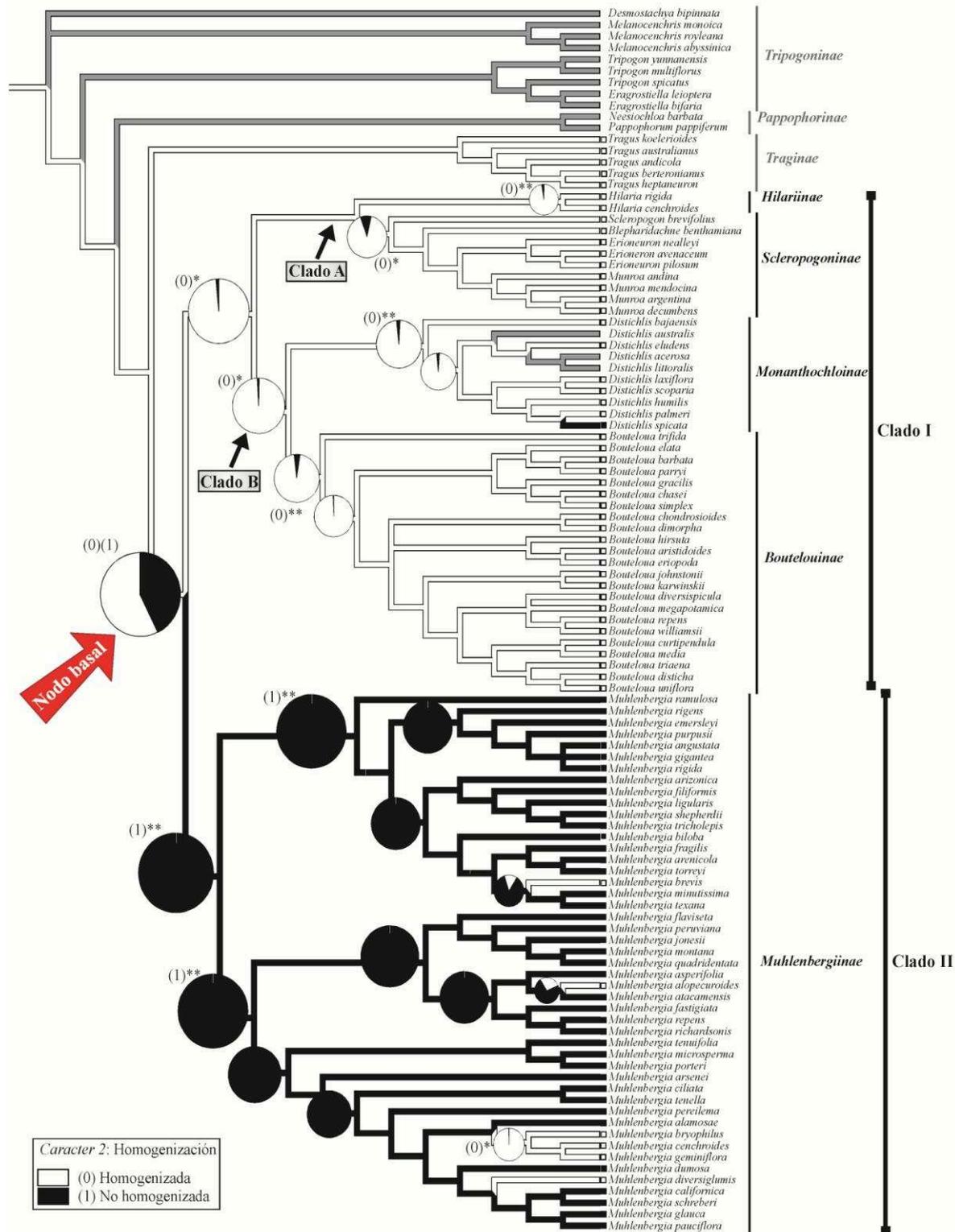


Figura 51. Reconstrucción de los estados ancestrales del carácter 2 sobre el árbol de consenso de mayoría obtenido de los análisis bayesianos. Ramas sombreadas indican la reconstrucción con máxima parsimonia. Ramas en color gris oscuro indica la falta de datos. Los gráficos circulares indican la probabilidad posterior de cada estado ancestral según inferencia bayesiana. Los números entre paréntesis indican el estado ancestral con mayor probabilidad basado en el Factor de Bayes (FB). *, FB entre 2 y 5, indica un soporte positivo y **, FB entre 5 y 10, indica un soporte alto.

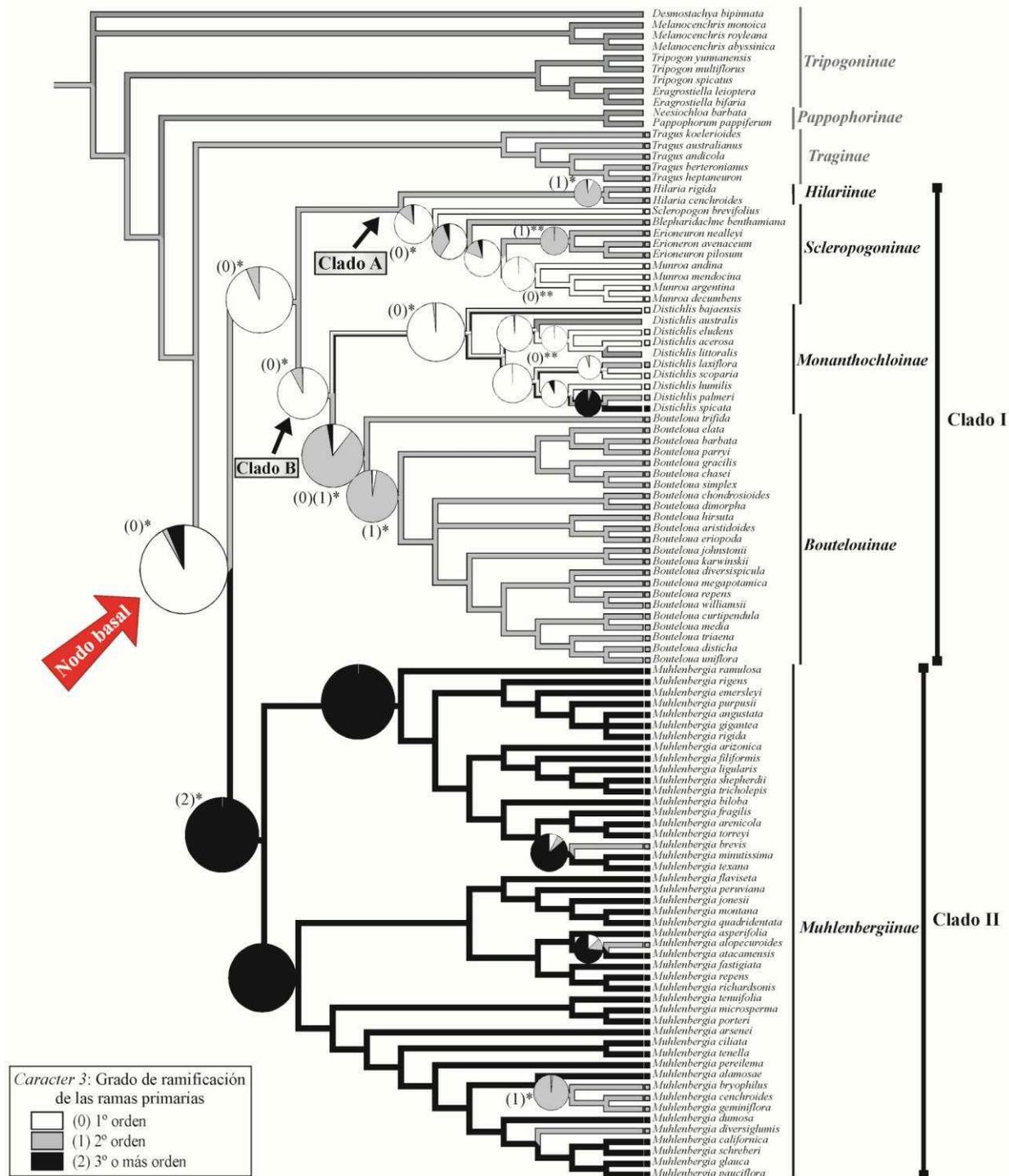


Figura 52. Reconstrucción de los estados ancestrales del carácter 3 sobre el árbol de consenso de mayoría obtenido de los análisis bayesianos. Ramas sombreadas indican la reconstrucción con máxima parsimonia. Ramas con dos colores indica ambigüedad entre los estados. Ramas en color gris oscuro indica la falta de datos. Los gráficos circulares indican la probabilidad posterior de cada estado ancestral según inferencia bayesiana. Los números entre paréntesis indican el estado ancestral con mayor probabilidad basado en el Factor de Bayes (FB). *, FB entre 2 y 5, indica un soporte positivo y **, FB entre 5 y 10, indica un soporte alto.

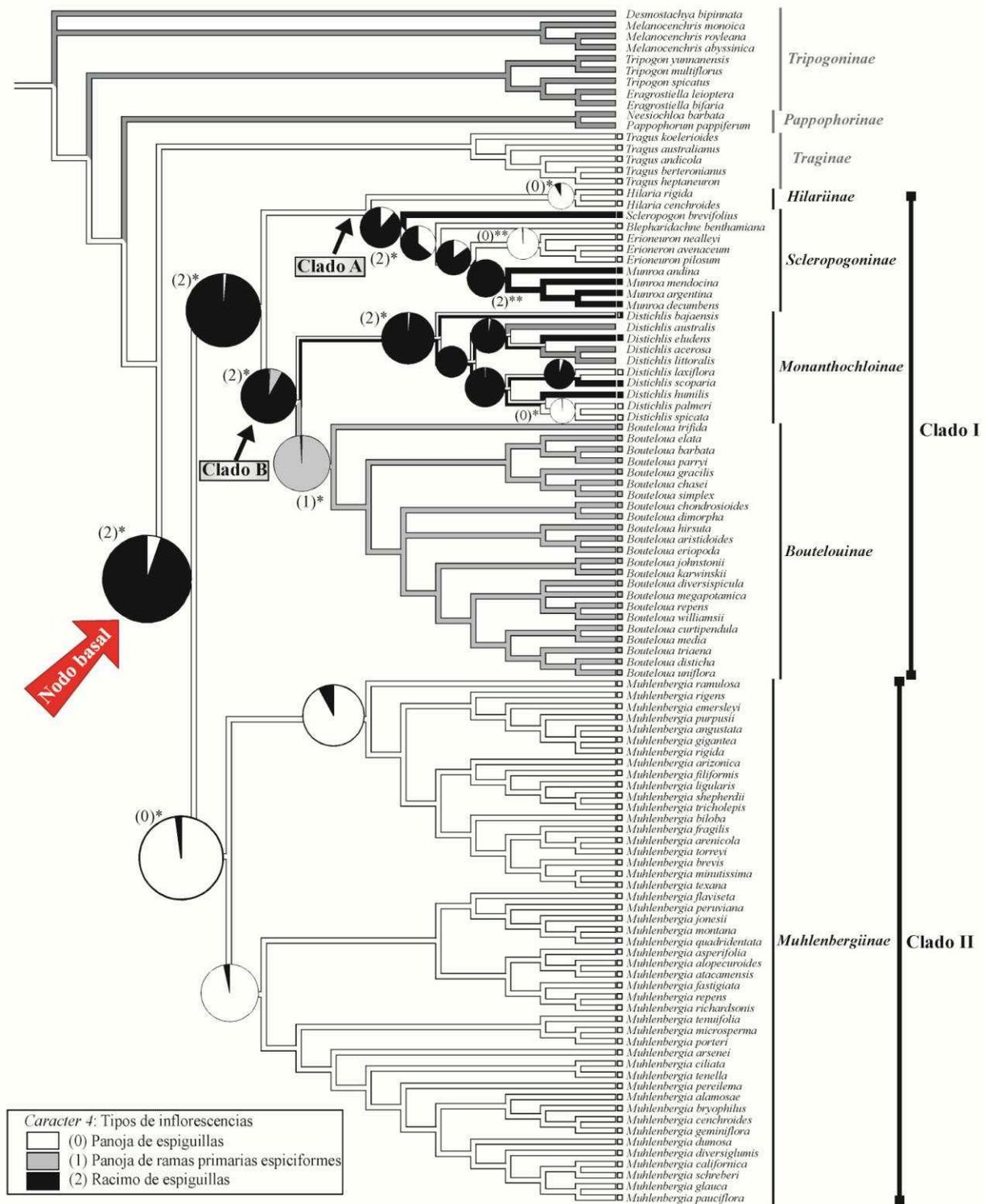


Figura 53. Reconstrucción de los estados ancestrales del carácter 4 sobre el árbol de consenso de mayoría obtenido de los análisis bayesianos. Ramas sombreadas indican la reconstrucción con máxima parsimonia. Ramas con dos colores indica ambigüedad entre los estados. Ramas en color gris oscuro indica la falta de datos. Los gráficos circulares indican la probabilidad posterior de cada estado ancestral según inferencia bayesiana. Los números entre paréntesis indican el estado ancestral con mayor probabilidad basado en el Factor de Bayes (FB). *, FB entre 2 y 5, indica un soporte positivo y **, FB entre 5 y 10, indica un soporte alto.

5. DISCUSIÓN

5.1 La sinflorescencia

En las especies estudiadas pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae, la estructura de las sinflorescencias se ajusta al modelo generalizado entre las Poaceae (Troll, 1966, 1969; Troll y Weberling, 1989; Cámara Hernández y Rúa, 1991; Vegetti y Anton, 1996; Weberling y col., 1997; Rúa, 1999; Perreta y col., 2009). En dichas sinflorescencias, se pueden reconocer las siguientes zonas: 1) zona de innovación, 2) zona de inhibición, 3) zona de enriquecimiento (no desarrollada en algunas especies) y 4) inflorescencia.

La zona de innovación se localiza en la base de la planta y presenta catafilos cuyas yemas axilares dan origen a nuevos vástagos, que se convertirán en vástagos floríferos, asegurando la perennidad y el crecimiento vegetativo de la planta (Rúa y Weberling, 1998). La mayoría de las especies estudiadas son densamente cespitosas y desarrollan innovaciones silépticas, es decir, ejes laterales que se desarrollan y florecen simultáneamente con el eje madre (Rúa, 1999). A su vez, en las especies perennes, a partir de las yemas axilares de las innovaciones silépticas se generarán, innovaciones catalépticas en el próximo año (Cámara Hernández y Rúa, 1991; Rúa, 1999). Este tipo de crecimiento cespitoso es muy frecuente en las gramíneas (Rúa y Weberling, 1998). Por otro lado, en el grupo estudiado algunas especies desarrollan estolones y rizomas en la zona de innovación, cuyas yemas originan vástagos silépticos y catalépticos. Estos rizomas y estolones aumentan la extensión de la zona de innovación favoreciendo la propagación vegetativa de las plantas e incrementando el número de inflorescencias (Cámara Hernández y Rúa, 1991).

En muchos miembros de Poaceae la zona de entrenudos largos se comporta como zona de inhibición, o parcialmente como zona de enriquecimiento. En este último caso las yemas axilares de los nudos más distales de la zona de entrenudos largos, pueden desarrollar ejes laterales. Estos ejes laterales constan de un profilo, un número variable de hojas y rematan en una inflorescencia (Vegetti y Weberling, 1996; Rúa y Weberling, 1998, Vegetti y Müller-Doblies, 2004; Perreta y col., 2011). Estas ramas del trofotagma permiten incrementar el número de ramas floríferas sobre todo en aquellas especies que presentan una inflorescencia terminal muy reducida (Vegetti, 1994, 1999; Rúa y Weberling, 1998; Vegetti y Müller-Doblies, 2004). La presencia de ramas del trofotagma varía entre los diversos géneros, entre las especies del mismo género, y a veces entre los ejemplares examinados de la misma especie. Por otro lado, en las especies estudiadas se observó que hay plantas perennes y anuales que pueden o no desarrollar ramas del trofotagma. En consecuencia, la presencia de ramas del trofotagma parece no estar correlacionada con el ciclo de vida. Conclusiones

similares se obtuvieron al analizar las sinflorescencias de la subtribu Melinidinae (Tribu Paniceae- Panicoideae) (Reinheimer, 2007; Reinheimer y Vegetti, 2008). La promoción o represión del desarrollo de las ramas del trofotagma en las sinflorescencias está regulado por hormonas, genes y principalmente por las condiciones ambientales en donde crecen las plantas (Rúa y Gróttola, 1997; Doust, 2007; McSteen, 2009).

5.2 La estructura de la inflorescencia adulta

En todas las especies estudiadas las inflorescencias son politélicas, como ha sido descrito para las Poaceae (Troll, 1966, 1969; Weberling, 1985; Cámara Hernández y Rúa, 1991; Vegetti, 1991a,b; Reinheimer y col., 2005b; Reinheimer y Vegetti, 2008 ; Reinheimer, 2007; Kern y col., 2008) y para muchas Monocotiledóneas (Weberling, 1965; Alves y col., 2000; Vrijdaghs, 2006; Lucero y Vegetti, 2012; Reutemann y col., 2012).

En la mayoría de las especies, el eje principal de la inflorescencia politélica culmina en una florescencia principal. Sin embargo, las especies del género *Bouteloua*, *D. acerosa* y algunas especies de *Muhlenbergia* no desarrollan florescencia principal, consecuentemente son inflorescencias politélicas truncadas (Troll, 1964, 1966; Weberling, 1983).

El hecho de que el eje principal y las ramas primarias terminen en una florescencia principal y coflorescencia respectivamente, podría llevar a dudas sobre una posible monotelia. Sin embargo, el análisis de la estructura de las flores de las espiguillas en Poaceae, determinó que todas las flores son laterales y que consecuentemente las inflorescencias en esta familia son politélicas (Cámara Hernández y Miente Alzogaray, 1994). Los estudios de desarrollo realizados en esta tesis, confirman que la espiguilla lleva flores laterales y presenta un remanente del meristema apical de la raquilla, confirmando el crecimiento indeterminado. Esto reafirma que las inflorescencias del grupo son politélicas, de la misma manera que se ha observado en géneros de la subfamilia Panicoideae (Kellogg, 2002a, b; Reinheimer y col., 2005b, 2010; Reinheimer, 2007).

Desde el punto de vista morfológico comparativo las inflorescencias adultas en las especies de las subtribus más derivadas de Cynodonteae presentan variaciones en: (1) el tipo de inflorescencia, (2) el número, disposición y grado máximo de ramificación de las ramas de primer orden, (3) la presencia o no de homogenización y, (4) la pérdida (truncamiento) o no de partes distales del eje principal y de las ramas de primer orden.

Las Poaceae representan una de las familias más interesantes dentro de las Monocotiledóneas, particularmente por la gran diversidad de formas que presentan las inflorescencias (Troll, 1968). Según la disposición y el agrupamiento de unas pocas o muchas

espiguillas en estructuras más complejas, derivan los términos: espiga, racimo o panoja de espiguillas (Vegetti y Anton, 1995; Vegetti y Weberling, 1996; Doust y Kellogg, 2002a; Perreta y col., 2009). La forma de la inflorescencia más frecuente entre las especies estudiadas es la panoja de espiguilla, al igual que en la mayoría de las gramíneas (Liu y col., 2005; Kellogg, 2015). Sin embargo, las inflorescencias de las especies de *Bouteloua* son panojas de ramas primarias espiciformes, debido al grado de ramificación y el aspecto de espiga que presentan sus ramas primarias (Allred, 1982; Gould, 1979). Varios autores han caracterizado de diferentes maneras a la inflorescencia de *Bouteloua* como: racimos unilaterales de espiguillas, inflorescencia de una a varias espigas racimosas unilaterales o como racimos de espiguillas (Griffiths, 1912, Herrera Arrieta y Cerda Lemus, 1997; Herrera Arrieta y col., 2004). Por otra parte, la inflorescencia de las especies *S. brevifolius*, *D. humilis*, *D. scoparia*, *D. eludens* y las especies del género *Munroa* es un racimo de espiguillas. Este tipo de inflorescencia se ha determinado para varios géneros como por ejemplo: *Brachypodium*, *Danthonia*, *Lepturus*, *Odyssea*, entre otros (Allred, 1982; Liu y col., 2005; Kellogg, 2015). Por último, la inflorescencia de *D. acerosa*, *D. littoralis* y *D. australis* está formada por una única espiguilla pluriflora, siendo ésta la máxima reducción en la conformación de las inflorescencias de las Poaceae. Una reducción extrema en la inflorescencia se observó también en el género *Aciachne* (Tribu Stipeae, Pooideae) (Vegetti y Tivano, 1991). Según Troll (1964) la extrema reducción de la inflorescencia ocurre generalmente en la zona de las ramas primarias y no afecta a la florescencia principal. Sin embargo, los estudios de desarrollo realizados en esta tesis, revelan que la única espiguilla que conforma la inflorescencia de *D. acerosa* es lateral siendo homóloga a la coflorescencia y no a la florescencia principal. De este modo, se reporta por primera vez la presencia de inflorescencias uniespigadas truncadas en gramíneas. Hasta el momento, se carece de información sobre el desarrollo de la inflorescencia uniespigada de *D. australis* y *D. littoralis* por falta de material disponible.

El tipo de inflorescencia siempre fue el mismo dentro de cada especie, pero en *D. bajaensis* encontramos que la inflorescencia podía ser una panoja o un racimo de espiguillas dependiendo del ejemplar estudiado, por lo tanto este carácter resulta polimórfico para esta especie

Al comparar la estructura adulta de la inflorescencia se observa que el eje principal de la inflorescencia lleva un número total de ramas de primer orden variable entre los géneros estudiados, entre las especies del mismo género y a su vez entre los ejemplares examinados de cada especie. El número de ramas de primer orden varió entre: 1-14 en *Distichlis*, 6-11 en

Hilaria, 1-55 en Bouteloua, 1-2 en Munroa, 3-10 en Erioneuron, 2-4 en *S. brevifolius*, 4-6 en *B. benthamiana* y 4-93 en *Muhlenbergia*. *Muhlenbergia* es el género que presenta el mayor rango de variación en el número total de ramas de primer orden, mientras que *Munroa* posee el menor rango de variación en el número de ramas de primer orden que constituye la inflorescencia. En la mayoría de las especies el carácter número total de ramas de primer orden es polimórfico. Sin embargo, en todos los ejemplares examinados de *D. acerosa*, *M. argentina*, *M. mendocina* y *B. simplex* la inflorescencia siempre presentó una sola rama de primer orden, es decir, que esta característica parece ser más estable para estas especies. Los estudios que registran datos comparativos sobre el número de ramas de primer orden demuestran que es un carácter que varía ampliamente entre las especies y los géneros (*Setaria*, Doust y Kellogg, 2002a; *Melica*, Perreta y Vegetti, 2004; *Pappophorum*, Tivano y Vegetti, 2004; *Sporobolus*, Reinheimer y col., 2005b; *Panicum*, Reinheimer y col., 2005a; *Spartina*, Kern y col., 2008 y *Brachiaria*, *Urochloa*, *Eriochloa*, *Chaetium*, *Megathytus*, *Melinis*, Reinheimer y Vegetti, 2008).

El máximo grado de ramificación de las ramas de primer orden varió entre primer hasta tercer orden en *Distichlis* y desde segundo al quinto orden en *Muhlenbergia*. Por el contrario, en el resto de los géneros estudiados todas las especies, presentaron el mismo grado de ramificación en las ramas de primer orden.

Generalmente en las especies estudiadas las ramas de primer orden se disponen en forma alterna sobre el eje principal de la inflorescencia. Sin embargo, algunas especies de *Muhlenbergia* muestran un alargamiento diferencial en los entrenudos del eje principal de la inflorescencia. En consecuencia, algunas ramas de primer orden quedan muy próximas entre sí formando seudoverticilos que aparecen en la misma inflorescencia intercalados con ramas de primer orden alternas. Este patrón de elongación diferencial de los entrenudos sobre eje principal de la inflorescencia también se ha observado en especies de *Leptochloa* (Perreta y Vegetti, 1998); *Eleusine* (Gasser y Vegetti, 1997); *Chloris* y *Cynodon* (Vegetti, 1986; Cámara Hernández y Rúa, 1991).

A partir de las variaciones encontradas en las inflorescencias adultas de las especies estudiadas se pudieron identificar al menos ocho procesos tipológicos, que ya han sido caracterizados para las Poaceae (Vegetti y Anton, 1995, 2000). Estos procesos, posiblemente, han operado a través de la historia de los géneros y son, en parte, los responsables de originar las diversas formas de inflorescencias observadas en el linaje más derivado de Cynodonteae. Ellos son:

1. Presencia de homogeneización.

2. Truncamiento de la florescencia principal.
3. Truncamiento de la coflorescencia en las ramas de primer orden.
4. Truncamiento de ramas de primer orden cortas.
5. Truncamiento de ramas de primer orden largas.
6. Cambio en el grado de ramificación en las ramas de primer orden largas y cortas.
7. Simplificación de las ramas de primer orden, que se reducen a una coflorescencia.
8. Cambio en el número de las ramas de primer orden largas.

Estos diferentes procesos pudieron haber actuado de manera independiente o combinados, más de una vez y de diversas maneras sobre los géneros pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae tal como ha sido planteado para las Poaceae en general (Vegetti y Anton, 1995, 2000).

La homogenización y el truncamiento han sido considerados como los principales procesos responsables, al menos en parte, de generar la diversidad morfológica en las inflorescencias de las Poaceae (Troll, 1964, 1969; Cámara Hernández y Rúa, 1991; Weberling, 1965, 1985; Kunze, 1989; Vegetti y Anton, 1995, 2000; Perreta y col., 2009).

Homogenización. La homogeneización es un proceso por el cual varias ramas de primer orden dispuestas en nudos sucesivos a lo largo del eje principal de la inflorescencia, presentan el mismo grado de ramificación (Rúa, 1999). Este proceso evolutivo que define generalmente la apariencia de la inflorescencia, ha sido descrito para diferentes grupos de Poaceae tanto en especies pertenecientes a la subfamilia Chloridoideae (Perreta y Vegetti, 1998; Cámara Hernández, 2001b; Liu y col., 2005) como en Ehrhartoideae (Vegetti y Pensiero, 1999; Vegetti, 2000) y Panicoideae (Rúa, 1993, 1996; Rúa y Weberling, 1998; Vegetti, 1999; Pensiero y Vegetti, 2001; Reinheimer y Vegetti, 2008).

En las especies que conforman el linaje más derivado de Cynodonteae encontramos inflorescencias no homogenizadas y homogenizadas. *Distichlis* y *Muhlenbergia* pueden o no presentar inflorescencias homogenizadas dependiendo de la especie en estudio. Por el contrario, las inflorescencias de *Bouteloua*, *Erioneuron*, *Munroa*, *Hilaria*, *S. brevifolius* y *B. benthamiana* siempre presentaron homogenización. Los taxones con inflorescencias homogenizadas, pueden presentar ramas de primer orden no ramificadas o pueden tener ramificación hasta segundo orden. En tanto que, las inflorescencias que son no homogenizada las ramas de primer orden proximales pueden presentar hasta quinto orden de ramificación.

Como consecuencia del proceso de homogenización, las inflorescencias homogenizadas suelen ser disyuntas (Rúa, 1999) Es decir, que en las inflorescencias se

pueden reconocer una zona distal constituida por ramas de primer orden cortas y una zona proximal formada por ramas de primer orden largas (Rúa, 1999). Esta clasificación se aplicó para varios géneros de Paniceae (Rúa y Weberling, 1998; Reinheimer, 2007). Sin embargo, dentro del grupo en estudio se observaron inflorescencias homogenizadas disyuntas formadas únicamente por ramas cortas (Ej.: *Scleropogon*, *Hilaria*, *Munroa* y algunas especies de *Distichlis* y *Muhlenbergia*), o exclusivamente conformadas por ramas largas (Ej.: *Bouteloua*). Por otro lado, se observó que existen inflorescencias homogenizadas que son no disyuntas (Ej.: *Blepharidachne*, *Erioneuron* y algunas especies de *Distichlis*) siendo excepciones a la generalidad. En consecuencia, las inflorescencias homogenizadas no siempre son disyuntas.

Es importante mencionar que entre las especies estudiadas no se han observado inflorescencias parcialmente homogenizadas, como ha sido citado para otros géneros de Paniceae (Rúa 1996; Rúa y Weberling 1998; Reinheimer y Vegetti 2004, 2008; Reinheimer, 2007; Salariato y col., 2010).

Truncamiento. El truncamiento significa pérdida de estructuras distales sobre el eje principal de la inflorescencia (florescencia principal y ramas de primer orden) o sobre las ramas de primer orden (coflorescencias) (Rúa, 1999). Este proceso ha sido descrito en numerosos estudios realizados en inflorescencias de otros géneros de Poaceae: *Chloris*, *Cynodon* (Vegetti, 1986; Liu y col., 2005), *Eleusine* (Gasser y Vegetti, 1997), *Leptochloa* (Perreta y Vegetti, 1998), *Paspalum* (Rúa y Weberling, 1998), *Digitaria* (Cámara Hernández, 2001b), *Setaria* (Vegetti y Pensiero, 1990; Pensiero y Vegetti, 2001), *Urochloa*, *Brachiara*, *Eriochloa* y *Thuarea* (Reinheimer, 2007; Reinheimer y Vegetti, 2008).

En las especies estudiadas de *Erioneuron*, *Munroa*, *Hilaria*, *Scleropogon*, *Blepharidachne* no se ha observado truncamiento de ninguna de las partes que conforman a la inflorescencia. *Distichlis* y *Muhlenbergia* pueden presentar o no inflorescencias truncadas dependiendo de la especie estudiada. Por el contrario, en todas las especies estudiadas de *Bouteloua* las inflorescencias siempre presentaron algún tipo de truncamiento. Entre las inflorescencias truncadas se observó que dicho proceso puede afectar a: (1) la florescencia principal, (2) las ramas de primer orden cortas y/o largas y (3) la coflorescencia de las ramas de primer orden.

Al comparar las inflorescencias, se observó que todas las especies de *Bouteloua* presentan sólo ramas de primer orden largas por el truncamiento de la florescencia principal y de las ramas de primer orden cortas. A su vez, la reducción también puede abarcar a las ramas de primer orden largas más distales como ocurre en *B. hirsuta* y *B. simplex*. Inflorescencias

formadas sólo por ramas de primer orden largas, como resultado del proceso de truncamiento, se ha observado en otras especies de la subfamilia Chloridoideae y Panicoideae (Vegetti, 1986, 1987; Perreta y Vegetti, 1998; Giraldo Cañas, 2000; Reinheimer, 2007; Reinheimer y Vegetti, 2008). Por otro lado, las inflorescencias de las especies *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora* también carecen de florescencia principal pero sólo presentan ramas de primer orden cortas. Estas ramas de primer orden cortas están formadas por tres espiguillas, es decir, por una coflorescencia terminal sésil y dos espiguillas laterales pediceladas. En Poaceae, las ramas de primer orden pueden estar compuestas de uno, dos o más espiguillas como se observó por ejemplo en *Hordeum* (Cámara Hernández y Rúa, 1991), *Paspalidium* (Rúa, 1993), *Paspalum haumanii* (Rúa, 1996), *Polytrias*, *Thaumastochloa* (Vegetti, 1999), en algunas especies de *Panicum* (Reinheimer y Vegetti, 2004), *Brachiaria*, *Urochloa* (Reinheimer, 2007; Reinheimer y Vegetti, 2008), entre otros.

Otro nivel de truncamiento que se observa en las especies de *Bouteloua*, es la ausencia de la coflorescencia en las ramas de primer orden largas que constituyen las inflorescencias. Generalmente, el extremo distal de las ramas de primer orden culmina con una prolongación del raquis que se extiende por sobre la inserción de la espiguilla más distal. Asimismo, las especies *B. barbata* y *B. simplex* desarrollan unas estructuras foliosas (similares a las glumas) que rodean al meristema agotado. Truncamiento de la coflorescencia se ha determinado para algunas especies de *Axonopus*, *Eriochloa*, *Urochloa*, *Microchloa*, *Dactyloctenium*, *Thrasya*, *Thrasypsis*, entre otros (Giraldo Cañas, 2000; Liu y col., 2007; Reinheimer, 2007). La ausencia de coflorescencia en las ramas de primer orden largas se podría considerar como una sinapomorfía de *Bouteloua*, debido a que sólo las especies de este género presentan dicho carácter.

El proceso de truncamiento ha sido asociado muchas veces con el proceso de homogenización (Vegetti, 1991a; Rúa y Weberling, 1998; Vegetti y Anton, 2000; Perreta y col., 2009). Las inflorescencias truncadas caracterizadas hasta la fecha en Poaceae son homogenizadas (revisado en Perreta y col., 2009), tal como se ha observado en las especies de *Bouteloua* y alguna especie de *Muhlenbergia*. Dicha correlación entre los procesos de homogenización y truncamiento ocurre también en los géneros *Setaria* (Pensiero y Vegetti, 2001), *Leptochloa* (Perreta y Vegetti, 1998), *Digitaria* (Cámara Hernández, 2001b), en la mayoría de las especies de *Paspalum* (Rúa, 1996), en géneros de Andropogoneae (Vegetti, 1999), *Eriochloa*, *Thuarea involuta*, en ciertas especies de *Brachiaria* y *Urochloa* (Reinheimer y Vegetti, 2008) y *Spartina* (Kern y col., 2008). Sin embargo, las especies estudiadas de *Hilaria*, *Munroa*, *Erioneuron*, *S. brevifolius*, *B. benthamiana* y algunas especies

de *Distichlis*, y *Muhlenbergia* presentan inflorescencias homogenizadas no truncadas como se observó en los géneros *Brachiaria*, *Urochloa* y *Chaetium* (Reinheimer y Vegetti, 2008) y en *Panicum phanopyrum* (Amsler y col., 2005). Por lo tanto, en el grupo en estudio se confirma esta tendencia.

A modo de conclusión, el estudio comparativo de la morfología de las inflorescencias adultas de las subtribus más derivadas de Cynodonteae, permitió identificar ocho procesos tipológicos que explican las variaciones observadas a nivel de la inflorescencia. Los procesos truncamiento de la coflorescencia en las ramas de primer orden, truncamiento de ramas de primer orden cortas y truncamiento de ramas de primer orden largas han operado sólo en las inflorescencias de las especies de Boutelouinae. Mientras que, el resto de los procesos han actuado en la mayoría de las subtribus, siendo los responsables de las diversas formas de inflorescencias que presentan el linaje estudiado.

5.3 Desarrollo de las inflorescencias, espiguillas y flores

Los estudios de desarrollo de inflorescencia, espiguilla y flor en especies pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae demostraron que las inflorescencias de gramíneas son aún más complejas de lo que se observó en etapas maduras. Del mismo modo que se ha observado para otras especies de gramíneas (Orr y Sundberg, 1994; Doust y Kellogg, 2002a,b; Bess y col., 2005; Reinheimer y col., 2005a, 2009; Liu y col., 2007; Zanotti y col., 2010; Kellogg, 2013; Hodge y Kellogg, 2014).

5.3.1 Cambios en el meristema apical relacionados con la transición a floración

La transición del estado vegetativo a reproductivo es un punto clave en el desarrollo de las plantas. Este cambio ocurre cuando el meristema apical recibe una señal endógena (Ej. hormonal) o exógena (Ej. luz, calor) y adquiere la capacidad de producir una inflorescencia (Colasanti y Coneva, 2009; Wellmer y Riechmann, 2010). Morfológicamente, en las especies estudiadas la transición a floración es evidente cuando el meristema apical se elonga sobre el último primordio de hoja formado, para comenzar a desarrollar el eje principal de la inflorescencia. De la misma manera que se ha observado para otros miembros de la familia Poaceae (Orr y Sundberg, 1994; Doust y Kellogg, 2002a,b; Reinheimer y col., 2005a, 2009; Liu y col., 2007; Zanotti y col., 2010; Kellogg, 2013; Hodge y Kellogg, 2014).

En la transición a la floración, el meristema apical comienza a producir ramas de primer orden laterales. En numerosas especies de gramíneas se observó que el meristema

apical modifica la filotaxis al comparar la disposición de las hojas vegetativas con las ramas reproductiva. En estos casos, en la etapa vegetativa el meristema apical produce primordios de hojas en forma dística y luego cambia a una disposición espiralada con la producción de ramas de primer orden. Este cambio de filotaxis se observó en algunas especies estudiadas de *Muhlenbergia* y es muy común en especies de Ehrhartoideae (Ikeda y col., 2005), Chloridoideae (Moncur, 1981; Liu y col., 2007) y Panicoideae (Doust y Kellogg, 2002a; Kellogg y col., 2004, Bess y col., 2005; Reinheimer y col., 2005a, 2009). Sin embargo, algunas gramíneas no experimentan cambios en la filotaxis durante la floración como se observó en las especies estudiadas de *Bouteloua*, en todos los miembros de la subfamilia Pooideae excepto en *Brachyelytrum* (Evans, 1940; Fraser y Kokko, 1993; Moncur, 1981; Kellogg y col., 2013) y en algunas Panicoideae (Le Roux y Kellogg, 1999; Reinheimer y col., 2005a, 2009). La presencia de filotaxis espiralada en los linajes más basales de las Poaceae hace suponer que probablemente se trate de un carácter plesiomórfico y la producción de ramas de primer orden dísticas parece derivarse evolutivamente (Malcomber y col., 2006; Kellogg y col., 2013).

5.3.2. Desarrollo del sistema de ramificación de la inflorescencia

El desarrollo del sistema de ramificación difiere en numerosas características entre las especies pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae. Se han observado diferencias en el crecimiento del eje principal, en el sentido de iniciación, disposición y diferenciación de los primordios de las ramas de primer orden, en el sentido de iniciación y diferenciación de los primordios de las ramas de segundo orden y en la elongación de los entrenudos que conforman a la inflorescencia.

Desarrollo del eje principal e iniciación de las ramas de primer orden. En todas las especies estudiadas se observó que a medida que el meristema apical de la inflorescencia se elonga se van iniciando las ramas de primer orden en sentido acrópeto. El primer primordio de la rama de primer orden se origina en la yema axilar del primordio de bráctea más proximal. Los primordios de bráctea sobre el eje principal, a veces, no llegan a desarrollarse completamente y son prácticamente imperceptibles cuando la inflorescencia es adulta (Bonnett, 1948; Long y Barton, 2000; McSteen y col., 2007). El sentido de iniciación acrópeto de las ramas de primer orden que presentan las especies estudiadas, coincide con el patrón más común entre las gramíneas (Ej.: Moncur, 1981; Fraser y Kokko, 1993; Sundberg y Orr, 1996; Doust y

Kellogg, 2002a; Kellogg y col., 2004; Bess y col., 2005; Ikeda y col., 2005; Reinheimer y col., 2005a, 2010; Hodge y Kellogg, 2014).

Luego de la iniciación de las ramas de primer orden el meristema apical de la inflorescencia puede terminar con el desarrollo de una florescencia principal como se observó en algunas especies de *Muhlenbergia* y *Munroa*, al igual que en otras gramíneas (Ej.: *Avena sativa*, *Brachypodium distachyon*, *Hyparrhenia hirta*, *Melinis* spp., *Phalaris arundinacea*, *Sorghum bicolor*, *Triticum aestivum*, entre otros, Moncur, 1981; Le Roux y Kellogg, 1999; Reinheimer y col., 2005b, 2009; Kellogg y col., 2013). Por el contrario, el meristema apical puede culminar su actividad antes de iniciar la florescencia principal como ocurre en todas las especies de *Bouteloua*, en *M. bryophilus* y en *D. acerosa*. La carencia de florescencia principal también se ha observado en las especies *Cenchrus* spp., *Chloris barbata*, *Eleusine coracana*, *Eriochloa* spp., *Hordeum vulgare*, *Oryza sativa*, *Setaria* spp., *Zea mays*, entre otras (Bonnett, 1940; Doust y Kellogg, 2002a; Ikeda y col., 2004; Liu y col., 2007; Reinheimer y col., 2005b; 2009; Kellogg y col., 2013). El destino del meristema apical de la inflorescencia a menudo varía entre especies, géneros y subtribus estrechamente relacionadas. Esto sugiere que puede ser un carácter relativamente fácil de cambiar en el tiempo evolutivo (Kellogg y col., 2013; Kellogg, 2015).

Simetría de la inflorescencia. Tres tipos diferentes de simetría han sido caracterizado para las especies estudiadas: 1) simetría radiada (= espiralada; las ramas de primer orden se inician rodeando el eje principal), 2) simetría dorsiventral (=unilateral; las ramas de primer orden se inician en dos columnas y hacia un lado del eje principal), y 3) dística (=bilateral; las ramas de primer orden se inician en dos lados opuestos del eje principal). La simetría de la inflorescencia es un carácter constante dentro de cada especie estudiada. Sin embargo, en cada género las especies pueden presentar diferentes tipos de simetría. Por ejemplo, las especies estudiadas de *Bouteloua* pueden exhibir inflorescencias con simetría dorsiventral o dística. Por el contrario, en *Muhlenbergia* las especies pueden mostrar inflorescencias con simetría radiada o dorsiventral.

Por otro lado, se observó que independientemente de la disposición que pueden presentar las ramas de primer orden en las especies estudiadas, el sentido de la iniciación de las mismas siempre es acrópeto. Por el contrario, en los géneros que conforman la subtribu *Melinidinae* dentro de *Paniceae* se observó que las inflorescencias que presentan un sentido de iniciación de las ramas de primer orden acrópeto, sólo exhibieron simetría espiralada o dorsiventral (Reinheimer y col., 2009).

Por otra parte, la simetría no siempre puede ser determinada en todos los casos, porque el término sólo tiene sentido si el meristemo apical produce al menos dos ramas de primer orden laterales. Por lo tanto, en las especies *D. acerosa*, *B. simplex*, *M. argentina*, *M. decumbens* y *M. mendocina* que sólo presentan una rama de primer orden, el tipo de simetría es incierto. Una simetría incierta también se observó en las inflorescencias de los géneros *Hyparrhenia*, *Microchloa* y en algunas especies de *Urochloa* (Le Roux y Kellogg, 1999; Liu y col., 2007; Reinheimer y col., 2009).

Sentido de diferenciación de las ramas de primer orden. La diferenciación de las ramas de primer orden está correlacionada con la iniciación de las ramas de segundo orden. En las especies estudiadas se observó que las ramas de primer orden se pueden diferenciar en sentido acrópeto, anfípeto y basípeto sobre la inflorescencia. Al combinar el único patrón de iniciación y los tres sentidos de diferenciación es posible distinguir tres vías de desarrollo de las ramas de primer orden: 1) iniciación y diferenciación acrópeta, 2) iniciación acrópeta y diferenciación anfípeto y 3) iniciación acrópeta y diferenciación basípeto. El primer caso, se observó en algunas especies de *Muhlenbergia*. Del mismo modo que en *Panicum maximum* y en algunas especies de los géneros *Melinis* y *Urochloa* (Reinheimer y col., 2005a; 2009). El segundo patrón se observó únicamente en la especie *B. curtipendula*. Sin embargo, también fue descrito para las especies *Cynodon arcuatus*, *Cynodon dactylon*, *Bothriochloa bladhii*, *Dactyloctenium aegyptium* y *Hyparrhenia hirta* (Le Roux y Kellogg, 1999; Liu y col., 2007). Por último, el tercer patrón ocurre en las inflorescencias de las especies *M. bryophilus*, *M. phalaroides* y en algunas especies de *Bouteloua*. A su vez, este patrón se ha observado en algunas especies de *Eriochloa* y *Urochloa* (Reinheimer y col., 2009).

Sentido de iniciación de las ramas de segundo orden en la inflorescencia. La iniciación de las ramas de segundo orden a lo largo de la inflorescencia puede darse en tres sentidos: acrópeto, anfípeto y basípeto. El primer caso, se observó en las especies *M. tenuifolia* y *M. peruviana*. Del mismo modo que en algunas especies de la subtribu Paniceae (Panicoideae) (Bess y col., 2005; Doust y Kellogg, 2002a; Reinheimer y col., 2005a, 2009). El segundo patrón sólo se observó en la especie *B. curtipendula* y no se han observado registros en otras especies de gramíneas. Por último, el sentido de iniciación basípeto ocurre en las especies *M. bryophilus*, *B. aristidoides* y *B. barbata*. Este patrón se registró en especies de *Eriochloa*, *Brachiaria*, *Ixophorus* y *Urochloa* (Kellogg, 2004; Reinheimer y col., 2005a, 2009)

Sentido de iniciación y diferenciación de las ramas de segundo orden en las ramas de primer orden. En todas las especies estudiadas el sentido de iniciación de las ramas de segundo orden a los largo de las ramas de primer orden es acrópeto. Este patrón es el más común entre las especies que integran la subtribu Melinidinae (Tribu Paniceae, Panicoideae) (Reinheimer y col., 2009). Sin embargo, existen especies de la subtribu Melinidinae donde el sentido de iniciación de las ramas de segundo orden puede ser anfípeto (Ej.: *U. plantaginea*) o basípeto (Ej.: *U. panicoides*) (Reinheimer y col., 2005a, 2009). Estos últimos dos patrones, no se han observado entre las especies estudiadas. Por otro lado, la dirección en la que las ramas de segundo orden sobre las ramas de primer orden se diferencian no se correlaciona con el sentido de iniciación acrópeto de iniciación. Las ramas de segundo orden pueden presentar una diferenciación acrópeta o basípeta en función de la especie estudiada. La diferenciación acrópeta se observó en las inflorescencias que presentan ramificaciones de tercer orden (Ej.: *M. peruviana* y *M. tenuifolia*). En estos casos, la diferenciación de la rama de segundo orden está determinada morfológicamente por la iniciación de ramas de tercer orden. Por el contrario, el sentido de diferenciación basípeta se observó en las especies estudiadas de *Bouteloua* y *M. bryophilus*. En estas especies, la diferenciación consiste en la iniciación de la espiguilla terminal en el extremo distal de la rama de segundo orden. Del mismo modo, esta correlación se observó en algunas especies de la subtribu Eleusininae (Tribu Cynodonteae, Chloridoideae) (Liu y col., 2007). A raíz de estos resultados, se puede inferir que la dirección de diferenciación de las ramas de segundo orden en las ramas de primer orden estaría relacionada con el destino final del meristema de las ramas de segundo orden. Es decir, si el meristema va a terminar en una espiguilla la diferenciación es basípeta, y si el meristema sigue produciendo nuevas ramificaciones la diferenciación es acrópeta. Sin embargo, futuras investigaciones deberían realizarse sobre nuevas especies para corroborar dicha conclusión.

Elongación de los entrenudos. En las especies estudiadas se observó que la elongación de los entrenudos del eje principal y de las ramas de primer orden puede darse en forma proporcional o diferencial entre ellos. El primer tipo de elongación es el más común entre las especies estudiadas. Por el contrario, el segundo tipo de elongación se observó sólo en la inflorescencia de *M. asperifolia*, en la cual algunas ramas de primer orden quedan muy próximas entre sí formando seudoverticilos ocasionales sobre el eje principal de la inflorescencia. Generalmente, en la mayoría de las especies estudiadas la elongación de los entrenudos del eje principal, de las ramas de primer orden y del entrenudo que sostiene a la espiguilla, ocurre cuando las espiguillas y las flores han desarrollado completamente sus

órganos. La elongación de los entrenudos en estadios tardíos del desarrollo de la inflorescencia ha sido corroborada en numerosas especies de gramíneas (Doust y Kellogg, 2002a, b; Kellogg y col., 2004; Bess y col., 2005; Reinheimer y col., 2005a; 2009; Malcomber y col., 2006).

Sin embargo, hemos observado que en la inflorescencia de *M. asperifolia* la elongación de los entrenudos de la rama de primer orden y el entrenudo que sostiene a la espiguilla, ocurre antes de que se inicien los órganos florales en la espiguilla. Esta observación constituye el primer registro para las Chloridoideae y para las Poaceae en general. A partir de ello, se plantea la necesidad de realizar nuevos estudios en las especies de *Muhlenbergia* que no han sido incluidas en esta tesis como en especies pertenecientes a subtribus hermanas al linaje estudiado, para determinar si este patrón es exclusivo de la especie *M. asperifolia* o si es compartido por otras especies.

5.3.3. Desarrollo de las espiguillas

Desarrollo de las glumas. En base a los estudios de desarrollo de las espiguillas realizados en esta tesis, se observó que en la mayoría de las especies las glumas se desarrollan en sentido acrópeto. Es decir, que la gluma inferior se inicia primero seguida de la gluma superior. Los estudios de desarrollo permitieron corroborar la ausencia de glumas en *D. acerosa*, debido a que no se ha observado la iniciación de los primordios de glumas. Esto permite reafirmar las descripciones realizadas por Villamil (1969). Por otro lado, se observó que en la especie *M. mendocina* los primordios de glumas se inician pero detienen su desarrollo en estadios tempranos, de manera tal que las glumas no son notorias en las espiguillas maduras. Esta observación es en gran medida congruente con las descripciones de espiguillas adultas realizadas por Anton y Hunziker (1978).

Secuencia y sentido de iniciación de las espiguillas en la inflorescencia. En las especies estudiadas, la secuencia y sentido de iniciación de las espiguillas está directamente relacionada a la presencia/ausencia de la florescencia principal y/o coflorescencia. A raíz de estas diferencias, hemos identificado tres patrones. El primer patrón, denominado arbitrariamente patrón A, se observó en las inflorescencias de algunas especies de *Muhlenbergia* y *Munroa* donde la florescencia principal se inicia primero, seguida de las coflorescencias y luego se inician las espiguillas de las de las ramas de segundo y tercer orden. Esta secuencia de iniciación se observó en especies de *Urochloa*, *Melinis*, *Panicum* y *Setaria* (Bess y col., 2005; Doust y Kellogg, 2002a; Reinheimer, 2007; Reinheimer y col.,

2005a). El denominado patrón B, caracteriza a la especie *M. bryophilus* cuya inflorescencia nunca desarrollan la florescencia principal y la primera espiguilla en iniciarse es la coflorescencia y luego continúan iniciándose las espiguillas de las ramas de segundo orden. Este patrón se registro para la especie *Eleusine indica* y para algunas especies del género *Eriochloa* y *Urochloa* (Reinheimer, 2007; Liu y col., 2007). Por último el patrón C, se designo a las especies de *Bouteloua* cuyas inflorescencias nunca desarrollan la florescencia principal y la coflorescencia. En este caso, la primera espiguilla se inicia sobre las ramas de segundo orden inmediatamente por debajo de la terminación estéril de las ramas de primer orden. Este patrón se observó para algunas especies del género *Chloris* (Liu y col., 2007). A partir de estos resultados, se puede concluir que: 1) independientemente de la secuencia en la que se inicien las espiguillas (patrón A, B o C), el sentido de iniciación a lo largo de la inflorescencia siempre es basípeto, y 2) indistintamente si la iniciación de las espiguillas persigue el patrón A o B, el sentido de iniciación de las coflorescencias a lo largo de la inflorescencia siempre es basípeto. Sin embargo, en algunas especies de la subtribu Melinidinae se ha observado que en las inflorescencias que desarrollan la florescencia principal la iniciación de las coflorescencias de las ramas de primer orden puede darse en sentido anfípeto (Reinheimer, 2007).

Sentido de iniciación de las espiguillas en las ramas de primer orden. Al considerar las ramas de primer orden, se observó que en todas las especies estudiadas el sentido de iniciación de las espiguillas es basípeto, independientemente si la rama de primer orden desarrolla o no la coflorescencia. El sentido de iniciación basípeto de las espiguillas sobre las ramas de primer orden es el patrón más común entre las gramíneas (Le Roux y Kellogg, 1999; Reinheimer y col., 2005a; Liu y col., 2007; Reinheimer, 2007; Hodge y Kellogg, 2014). Sin embargo, en gramíneas también se han registrado espiguillas que se inician en sentido acrópeto (Ej.: *Heteropogon contortus* y *Zea mays*, Sundberg y Orr 1990; Le Roux y Kellogg, 1999) o anfípeto sobre las ramas de primer orden (Ej.: en especies de *Cynodon*, *Dactyloctenium* y *Urochloa*, Liu y col., 2007; Reinheimer, 2007).

5.3.4. Desarrollo de las flores

Secuencia y sentido de iniciación de las flores en la inflorescencia y en las ramas de primer orden. En todas las especies estudiadas se ha observado que la iniciación de las flores está íntimamente relacionada con la iniciación de las espiguillas. Por lo tanto, la secuencia de iniciación de las flores, al considerar la totalidad de la inflorescencia, se correlaciona con los

tres patrones de secuencia de iniciación de las espiguillas descritos en la sección anterior. Por esta razón, la secuencia de iniciación de las flores, al igual que en las espiguillas, está directamente relacionada con la presencia/ausencia de la florescencia principal y/o coflorescencia en la inflorescencia. Por otro lado, el sentido de iniciación de las flores a lo largo de la inflorescencia es basípeto, al igual que el sentido de iniciación de las espiguillas. Este sentido de iniciación de las flores para ser el más común entre las gramíneas (Bess y col., 2005; Doust y Kellogg, 2002a; Reinheimer, 2007; Reinheimer y col., 2005a).

Por otra parte, si consideramos las ramas de primer orden de la inflorescencia, el sentido de iniciación de las flores coincide con el sentido de iniciación basípeto que presentan las espiguillas en todas las especies estudiadas. Sin embargo, se han registrado especies donde las flores se inician en sentido acrópeto (Ej.: especies de la tribu Andropogoneae, Sundberg y Orr 1990; Le Roux y Kellogg, 1999) o anfípeto sobre las ramas de primer orden (Ej.: especies de las tribus Paniceae y Cynodonteae, Liu y col., 2007; Reinheimer, 2007).

Sentido de iniciación de las flores en la espiguilla. En todas las inflorescencias estudiadas que presentan espiguillas plurifloras el sentido de iniciación de las flores es acrópeto. En las gramíneas en general, el sentido de iniciación de las flores dentro de las espiguillas puede ser acrópeto, como en especies de Pooideae, Bambusoideae y Chloridoideae o basípeto como en especies de Ehrhartoideae y Panicoideae s.s. (Kellogg, 2015). Los distintos sentidos de iniciación que pueden presentar las flores en la espiguilla están correlacionado con los diferentes patrones de expresión de LHS1. Este factor de transcripción, es el más estudiado entre los genes SEPALLATA de gramíneas, y los datos muestran que tiene múltiples funciones en la planta. Dicho gen se expresa en el meristema de espiguilla de todas las gramíneas (Chung y col., 1994; Schmitz y col., 2000; Malcomber y Kellogg 2004; Malcomber y col., 2006; Reinheimer y col., 2006). Se ha observado que en las espiguillas que presentan una iniciación basípeta de las flores, LHS1 se expresa sólo en la flor superior de la espiguilla como se registró en *Urochloa maxima*, *Pennisetum glaucum* y *Sorghum bicolor* (Malcomber y Kellogg 2004; Reinheimer y col., 2006). Por el contrario, cuando el sentido de iniciación de las flores es acrópeto, LHS1 se expresa en todas las flores de la espiguilla. Esto último se observó en *Avena sativa*, *Chasmanthium latifolium* y *Eleusine indica* (Malcomber y Kellogg, 2004; Reinheimer y col., 2006). Estudios de este tipo no se han realizado en las especies pertenecientes al linaje más derivado de Cynodonteae pero los datos en *Eleusine* podrían reflejar un patrón similar en las especies de la tribu.

Secuencia de iniciación de los órganos florales. Todas las especies estudiadas pertenecientes a las subtribus más derivadas de Cynodonteae 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 los órganos florales coincide con la observada para otras especies de gramíneas, como por ejemplo en *Brachiaria*, *Eleusine*, *Eriochloa*, *Melinis*, *Oryzopsis*, *Panicum*, *Pennisetum*, *Setaria*, y *Urochloa* (Clifford, 1987, Reinheimer y col., 2005a, 2010). Sin embargo, se han encontrado otros seis patrones de iniciación de los órganos florales en diversos géneros de Poaceae, diferentes al observado en las especies aquí estudiadas (Clifford, 1987). El trabajo realizado por Clifford (1987) presenta las diferentes secuencias de iniciación de los órganos florales, pero sin considerar a la lemma como parte de las flores de gramíneas. Dicho autor, observó que en *Avena*, *Bambusa*, *Hordeum*, *Lolium*, *Zea* y *Zinania* las flores inician primero la pálea, seguido de las lodículas, estambres y gineceo. En las flores de *Triticum* y *Oryza* se inicia primero la pálea, luego los estambres, el gineceo y por último las lodículas. En las flores de *Bromus* se inician primero los estambres, las lodículas seguido de la pálea y el gineceo, o viceversa. Mientras que en *Dactylis* y *Phalaris* las flores inician primero los estambres, la pálea y luego las lodículas y el gineceo, o viceversa.

Secuencia de iniciación y cantidad de estambres en la flor. En las especies estudiadas los primordios de estambre se inician entre las lodículas y el gineceo. El número de primordios de estambres que desarrollan las flores pueden ser: dos laterales y uno abaxial (*Distichlis*, *Bouteloua* y *Muhlenbergia*), sólo dos laterales (*Munroa*) o uno abaxial (*E. avenaceum*). La mayoría de las gramíneas presentan un androceo formado por tres estambres (Kellogg, 2015). Sin embargo, las gramíneas más ancestrales presentan seis estambres, condición que se mantiene en especies de las subfamilias *Anomochlooideae*, *Oryzoideae*, *Pharoideae*, *Puelioideae* y en algunas *Bambusoideae* (Zaitchik y col., 200; Sajo y col., 2007; Kellogg, 2015). Reducción del número de estambre a cuatro tiene ha ocurrido independientemente en *Anomochloa* y en algunas especies de *Ehrharta*, géneros pertenecientes a la subfamilia *Anomochlooideae* (Kellogg, 2015). En algunos géneros existe una mayor reducción en el número de estambres pudiendo presentar dos (Ej.: especies del género *Steirachne*, Peterson y col., 1997) o uno (Ej.: algunas especies del género *Bothriochloa*, Watson y Dallwitz, 1992). Por otra parte, se han observado diferencias en el sentido de iniciación de los primordios de estambres. En la mayoría de las especies estudiadas los primordios de estambres siempre se inician simultáneamente. Al igual que en otras especies de la subfamilia *Chloridoideae* (Liu y

col., 2007). Sin embargo, en las flores femeninas de *D. acerosa* y *D. spicata* los dos primordios de estambres que se ubican a los laterales del meristema floral se inician primero en relación al estambre abaxial. Este patrón también se observó en *Eriochloa*, *Brachiaria eruciformis* y en algunas especies de *Urochloa* (Reinheimer, 2007)

Desarrollo de los órganos florales en las flores unisexuales. La mayoría de las gramíneas presentan flores hermafroditas, aunque un 20-30% de las especies exhiben flores unisexuales en las que sólo los estambres o carpelos son funcionales (Yamplosky y Yamplosky, 1922). La transición entre flores hermafroditas y unisexuales (estaminadas o pistiladas) ha ocurrido numerosas veces durante la diversificación de las gramíneas, y actualmente se desconoce en estado ancestral de las Poaceae (Malcomber y Kellogg, 2006). Generalmente, se cree que las flores unisexuales han evolucionado como un mecanismo para promover la fecundación cruzada (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Thomson y Barrett, 1981), y/o permitir la retribución de los recursos sexual y la especialización (Charlesworth y Charlesworth, 1981; Brunet y Charlesworth, 1995). Estudios que vinculan los cambios en los patrones de desarrollo de las flores con la determinación del sexo son abundantes en la subfamilia Panicoideae (Cheng y col., 1983; Sundberg y Orr, 1990, 1996; Orr y col., 1994; Bess y col., 2005; Le Roux y Kellogg 1999; Kellogg y col, 2004; Reinheimer y col., 2005a, 2010; Hodge y Kellogg, 2014). Sin embargo, unos pocos se han realizado en las subfamilias Oryzoideae (Zaitchik y col., 2000), Chloridoideae (Kinney y col, 2008; Liu y col., 2007) y Pharoideae (Sajo y col., 2007).

- Desarrollo de las flores masculinas. En aquellas especies estudiadas que son destinadas a ser masculinas se observó que existen dos vías por las cuales llegan a ser unisexuales.

En primer lugar, en la flor masculina de *D. spicata* el gineceo detiene su desarrollo tardíamente luego de iniciar los estigmas sobre los extremos distales de los estilos. En estas flores, se inician los estambres y el gineceo, pero sólo uno alcanza la madurez funcional dado que el otro detiene su crecimiento. En estadio adulto, la flor presenta un rudimento del gineceo no funcional. En las angiospermas se han identificado dos tipos de desarrollo que determinan flores unisexuales (Mitchell y Diggle, 2005; Diggle y col., 2011). El patrón de desarrollo que presenta *D. spicata* coincide con el “tipo I” de desarrollo de las flores unisexuales, el cual postula que las flores son bisexuales en la iniciación y se convierten en unisexuales por la terminación del desarrollo del androceo (los órganos reproductores masculinos) o gineceo (los órganos reproductivos femeninos). Este tipo de desarrollo ha sido descrito en numerosa especies de gramíneas como también en *Asparagus officinalis* y *Silene*

latifolia (Cheng y col., 1983; Bracale y col., 1991; Caporali y col., 1994; Grant y col., 1994; Le Roux y Kellogg, 1999; Zaitchik y col., 2000; Reinheimer y col., 2005a, 2009; Sajo y col., 2007, Kinney y col., 2008). En todas las flores masculinas de Panicoideae y Pharoideae investigadas hasta la fecha, el gineceo desarrolla hasta que la nucela es visible y las paredes de los carpelos forman una cresta que la rodea; en esta etapa se detiene el desarrollo del gineceo. En estas especies, la detención del gineceo puede implicar un proceso de vacuolización celular y/o muerte celular, o simplemente la detención se produce sin evidencia de alguna ruptura celular (Cheng y col., 1983; Le Roux y Kellogg, 1999; Reinheimer y col., 2005a; Sajo y col., 2007). Por otro lado, el desarrollo de la flor masculina en *Bouteloua dimorpha* (Chloridoideae) es histológicamente similar a la de las especies de Panicoideae y Pharoideae, pero el aborto del gineceo se produce cuando se inician los estilos (Kinney y col., 2008). En cambio, en la flor masculina de *Zizania aquatica* (Ehrhartoideae) el gineceo se detiene en una etapa más avanzada cuando se han iniciado los estigmas, y no se han registrado evidencias de vacuolización o muerte celular (Zaitchik y col., 2000). A partir de estos registros, el momento en que se detiene el desarrollo del gineceo en *D. spicata* sería similar al observado en la especie *Z. aquatica*. En estas especies, la retención de las estructuras reproductivas estériles podría deberse a factores intrínsecos, tales como correlaciones genéticas subyacentes entre ambos sexos (Diggle y col., 2011).

Por otra parte, en la especie *D. acerosa* el meristema floral aborta luego de iniciar los tres primordios de estambres y antes de iniciar los carpelos. Por lo tanto, las flores parecen ser unisexuales desde el inicio y sólo inician el desarrollo de los estambres. En las flores maduras no se observa un gineceo rudimentario. Este patrón de desarrollo coincide con el “tipo II” de desarrollo de las flores unisexuales, el cual postula que la diferenciación sexual en las flores se produce antes de la iniciación de los carpelos y estambres (Mitchell y Diggle, 2005; Diggle y col., 2011). El tipo II de desarrollo ha sido documentado en Dicotiledóneas como por ejemplo: *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae, Durand y Durand, 1991), *Spinacia oleracea* L. (Amaranthaceae; Sherry y col., 1.993) y *Thalictrum dioicum* L. (Ranunculaceae, Di Stilio y col., 2005). Sin embargo, en gramíneas no se han observado registros hasta el momento. La iniciación de los órganos de un sólo sexo en las flores, estaría relacionado a la optimización de los recursos. Es decir, los recursos se destinan exclusivamente a la producción de gametos masculinos (Diggle y col., 2011).

Es importante mencionar que los patrones de desarrollo de las flores masculinas de *D. acerosa* y *D. spicata* descritos en esta tesis son el primer registro para las Chloridoideae. A su vez, el patrón de desarrollo de *D. acerosa* es el único de la categoría “Tipo II” de las flores

unisexuales descrito para Poaceae. Sin embargo, los resultados de desarrollo obtenidos deberían complementarse con estudios anatómicos que determinen los procesos histológicos implicados en la interrupción del desarrollo del gineceo en *D. acerosa* y *D. spicata*. Esto permitiría determinar si los mecanismos son diferentes o semejantes a los encontrados en las especies estudiadas de Panicoideae, Pharoideae, Chloridoideae y Ehrhartoideae.

- Desarrollo de las flores femeninas. Las especies estudiadas que presentan flores femeninas exhiben un patrón de desarrollo “tipo I” donde se inician los órganos de ambos sexos pero sólo el gineceo desarrolla completamente y los estambres quedan reducidos a estaminodios. En la especie *D. acerosa* los estambres detienen su desarrollo antes de diferenciar las anteras y al mismo tiempo que en el gineceo se inician los estilos. En este estadio de desarrollo del gineceo, se registró que los estambres de las flores femeninas de *Zea mays*, *Bouteloua dimorpha* y *Heteropogon contortus* también detienen su desarrollo pero las anteras están diferenciadas (Cheng y col., 1983; Kinney y col., 2008). En *Z. mays* los estambres detienen su desarrollo por una vacuolización celular y pérdida de los orgánulos citoplasmáticos a partir de los lóbulos de la antera (Cheng y col., 1983). Sin embargo, en los estambres de *B. dimorpha* y *H. contortus* no hay evidencias de pérdida del contenido celular o desglose de los núcleos, es decir, los núcleos se mantienen intactos en las anteras abortadas (Le Roux y Kellogg, 1999; Kinney y col., 2008). Por otro lado, en las flores pistiladas de *D. humilis* y *D. spicata* los estambres detienen su desarrollo después de iniciar la formación de las tecas y el tejido conectivo y antes de la elongación de los filamentos, mientras que el gineceo comienza a desarrollar las ramas estigmáticas. Sin embargo, en *M. mendocina* los estambres detienen su desarrollo después de la elongación de los filamentos, presentando unas anteras muy reducidas. Los estudios de desarrollo permitieron identificar los diferentes momentos en los cuales los estambres detienen su crecimiento en las flores femeninas de las especies de *Distichlis* y *M. mendocina*. Sin embargo, estos deben complementarse con estudios anatómicos o de microscopia electrónica de transmisión que permitan determinar los posibles mecanismos implicados en la detención del desarrollo de los estambres.

Por otra parte, las flores pistiladas de *D. acerosa* y *M. mendocina* carecen de lodículas. Generalmente se piensa que las lodículas en las gramíneas tienen la función de facilitar la apertura del antecio, que permite la salida de los estambre al exterior (Soreng y Davis, 1998). Por lo tanto, las grandes lodículas en las flores masculinas facilitarían la dispersión del polen, mientras que las lodículas diminutas en las flores femeninas no tendrían ninguna función específica. Esta teoría podría explicar la ausencia de lodículas en las flores de *D. acerosa*, *M. mendocina*, *Pharus*, *Anomochloa* y el tamaño reducido de las lodículas de las flores pistiladas

de *B. dimorpha* (Rudall y col., 2005; Kinney y col., 2008). Sin embargo, esta explicación no sería válida para las especies *D. spicata* y *D. humilis* debido a que las flores pistiladas maduras presentan lodículas grandes y carnosas.

A partir de las diferencias que observamos en los patrones de desarrollo que determinan la sexualidad de las flores, es de esperar que los mecanismos implicados en la producción de una flor unisexual estaminada o de una flor unisexual pistilada sean totalmente distintos y estén bajo controles genéticos diferentes (Malcomber y Kellogg, 2006).

5.4 Análisis filogenético

La filogenia que se obtuvo a partir del método de inferencia bayesiana, presenta resultados consistentes con los publicados por Peterson y colaboradores (2012, 2015) y Snow y colaboradores (2013). La topología del árbol aquí propuesta sugiere que el linaje más derivado de Cynodonteae es monofilético. Dentro del mismo se distinguen dos clados que divergen en forma temprana denominados en esta tesis como clado I y clado II. Dentro del clado I, se encuentra el clado A, con un débil soporte, constituido por las subtribus Hilariinae y Scleropogoninae, y el clado B, con alto soporte, constituido por las subtribus Monanthochloinae y Boutelouinae. Por otro lado, el clado II, con alto soporte, incluye sólo a la subtribu Muhlenbergiinae.

Los estudios filogenéticos moleculares que se han realizado para la subfamilia Chloridoideae y la tribu Cynodonteae particularmente, evidencian que Hilariinae y Scleropogoninae no siempre han sido subtribus hermanas. Por ejemplo, en el trabajo realizado por Peterson y colaboradores (2010a) Hilariinae es hermana a Monanthochloinae + Boutelouinae y Scleropogon hermanas de Muhlenbergiinae. Mientras que en el trabajo realizado por Peterson y colaboradores (2011), Hilariinae es hermana al clado formado por Monanthochloinae, Boutelouinae, Scleropogoninae y Muhlenbergiinae. Estas discrepancias explican porque existe un bajo soporte entre ambas subtribus. Por el contrario, las subtribus Monanthochloinae y Boutelouinae siempre resultaron ser grupos hermanos en todas las filogenias moleculares realizadas hasta la fecha (Peterson y col., 2010a, 2011, 2012, 2014a, 2015; Snow y col., 2013; Soreng y col., 2015).

Por otra parte, todas las subtribus que conforman el linaje más derivado de Cynodonteae fueron recuperadas como grupos monofiléticos. Por lo tanto, no se han observado grupos parafiléticos. Esto reafirma la incorporación de nuevas especies a las subtribus Monanthochloinae, Boutelouinae y Muhlenbergiinae (Columbus, 1999; Bell y Columbus, 2008; Bell, 2010; Peterson y col., 2010b; 2015).

5.5 Reconstrucción ancestral de los caracteres de inflorescencia

La reconstrucción ancestral con máxima parsimonia indica que el ancestro del linaje más derivado de Cynodonteae tenía una inflorescencia de tipo panoja de espiguillas, con ramificaciones de segundo orden, no truncada y homogenizada. Mientras que, el método inferencia bayesiana sugiere que el ancestro tenía una inflorescencia de tipo racimo de espiguillas, con ramificaciones de primer orden y no truncada. Las diferencias que se observan entre los ancestros se deben principalmente a que los métodos empleados utilizan algoritmos y teorías diferentes (Goloboff y col., 2003; Pagel y col., 2004):

La homogeneización de las inflorescencias es una tendencia evolutiva común dentro de las angiospermas (Troll, 1964, 1969; Weberling, 1992; Vegetti y Anton, 2000). El proceso de homogeneización se ha informado en diferentes grupos de la subfamilia Panicoideae (Rua, 1993, 1996; Pensiero y Vegetti, 2001) y de la familia Poaceae (Vegetti, 2000; Liu y col., 2005). En nuestro linaje la reconstrucción de la homogeneización muestra que las inflorescencia homogenizadas evolucionarían a inflorescencias no homogenizadas en la especie *D. spicata* y en la subtribu Muhlenbergiinae. Esta transición, también se ha observado varias veces en los linajes Arundinelleae s.s. + Andropogoneae y Paspaleae de la subfamilia Panicoideae (Reinheimer y col., 2013a). Cuatro reversiones hacia inflorescencias homogenizadas ancestrales ocurrieron en la subtribu Muhlenbergiinae. La tendencia evolutiva de inflorescencias no homogenizadas a inflorescencias homogenizadas también ha ocurrido en la subfamilia Panicoideae en las subtribus Arthropogoninae, Otachyriinae y Melinidinae, y posiblemente en las subtribus Cenchrinae y Boivinellinae (Salariato y col., 2010; Reinheimer y col., 2013a, b).

En el linaje estudiado, la pérdida de la florescencia principal en las inflorescencias parece ser un carácter derivado, debido a que ha evolucionado independientemente en especies y clados terminales. La tendencia evolutiva hacia inflorescencias truncadas también se observó a lo largo del linaje de las Panicoideae, en la base de las tribus Arundinelleae s.s. + Andropogoneae, y después de la divergencia de Paspaleae y Paniceae s.s. (Reinheimer y col., 2013a, b). Por otro lado, los estudios realizados hasta el momento sugieren que este carácter no es fácil de revertir dado que no se han observado hasta el momento reversiones al estado ancestral (Reinheimer y col., 2013a, b; esta tesis).

La homogeneización y el truncamiento han sido descritos como los procesos que han jugado un papel importante en la modificación de la arquitectura de la inflorescencia de las gramíneas, así como en otras angiospermas, durante la evolución (revisado en Perreta y col., 2009). En varios trabajos se ha mencionado que existe una correlación entre los procesos de

homogenización y truncamiento, donde la mayoría de las especies que son truncadas son homogenizadas (Vegetti 1991; Rúa y Weberling 1998; Vegetti y Anton 2000; Perreta y col., 2009). Dicha correlación se puede observar en la subtribu Boutelouinae y un el clado formado por las especies *M. bryophilus*, *M. cenchroides* y *M. geminiflora*. Del mismo modo que se ha observado en otras especies de gramíneas (Rúa, 1996; Perreta y Vegetti, 1998; Vegetti, 1999; Cámara Hernández, 2001b; Pensiero y Vegetti, 2001; Kern y col., 2008; Reinheimer, 2007; Reinheimer y Vegetti, 2008). Un estudio realizado en la subfamilia Panicoideae afirma que el proceso de homogenización en las inflorescencias es un requisito previo que permite la pérdida posterior de la florescencia principal de la inflorescencia (Reinheimer y col., 2013b). Asimismo, hemos encontrado que la correlación entre homogenización y truncamiento es asimétrico en las subtribus Hilariinae, Scleropogoninae, Monanthochloinae y en algunas especies de *Muhlenbergia*. Es decir, las inflorescencias son homogenizadas y carecen de truncamiento de la florescencia principal. Esta correlación asimétrica también se ha registrado en especies de la subfamilia Panicoideae (Amsler y col., 2005; Reinheimer, 2007; Reinheimer y Vegetti, 2008; Reinheimer y col., 2013a, b).

En este trabajo, se encontraron dos historias parcialmente distintas acerca de la evolución del grado de ramificación de las inflorescencias, dependiendo del método de reconstrucción empleado. El método de máxima parsimonia sugiere que la inflorescencia ancestral pudo haber presentado ramas de segundo orden. Partiendo de estas inflorescencias se observan dos tendencias: una en dirección a la reducción del grado de ramificación en las inflorescencias como en algunas especies de Monanthochloinae y Scleropogoninae, y otra al incremento en el grado máximo de ramificación como se observa en *D. spicata* y *Muhlenbergia*. Por otro lado, el método de inferencia bayesiana determinó una inflorescencia ancestral con ramas de primer orden, a partir de la cual han evolucionado las inflorescencias con ramificaciones de mayor grado durante la diversificación de las especies del linaje en estudio. En la subfamilia Panicoideae la transición más común ha sucedido de inflorescencias con cuarto (o más) orden de ramificación hacia inflorescencias de tercer orden de ramificación como ocurre por ejemplo en la tribu Paniceae. Además, los cambios de inflorescencias con tercer orden de ramificación hacia inflorescencias con cuarto (o más) o de segundo orden de ramificación también son frecuentes en las subtribus Arundinelleae s.s. + Andropogoneae y Paspaleae. Sin embargo, en el linaje no se observa transiciones de inflorescencias con ramas de primer orden a mayores ordenes de ramificaciones (Reinheimer y col., 2013a). Por otro lado, los estudios realizados aquí como en el subfamilia Panicoideae sugieren que este carácter es fácil de revertir dado que se han observado reversiones al estado

ancestral (Reinheimer y col, 2013a; esta tesis). Todos estos resultados, no lleva a pensar que este carácter es muy lábil y puede cambiar fácilmente de un estado a otro a lo largo de la evolución de las inflorescencias.

La reconstrucción ancestral del tipo de inflorescencias según el método de máxima parsimonia sugiere que la inflorescencia ancestral presentaba una panoja de espiguillas. A partir de las cuales evolucionaron los racimos de espiguillas y las panojas de ramas primarias espiciforme. Esta observación coincide con otros autores que sostienen que el tipo de inflorescencia basal de las Poaceae es la “panoja de espiguilla”, de la cual derivan todos los otros tipos de inflorescencias (Troll, 1969; Vegetti, 1991b; Cámara Hernández y Rúa, 1991; Vegetti y Anton, 1995, 2000). Sin embargo, la reconstrucción por el método de inferencia bayesiana sugiere que el ancestro tenía una inflorescencia de tipo racimo de espiguilla. A partir de este tipo de inflorescencia han evolucionado las panojas de espiguillas y las panojas de ramas primarias espiciformes. Independientemente del método, el tipo de panoja de ramas primarias espiciformes es un estado derivado en el linaje estudiado. Este tipo de inflorescencia sólo ha evolucionado en la subtribu Boutelouinae y es, por lo tanto, una sinapomorfía del grupo. Resulta interesante mencionar, que el tipo de inflorescencia no varía en cada especie, pero en *Distichlis bajaensis* encontramos que la inflorescencia podía ser una panoja o racimo de espiguillas dependiendo del ejemplar estudiado.

Este presente trabajo revela que el carácter presencia/ausencia de la florescencia principal de la inflorescencia persigue una sola tendencia evolutiva en todo el linaje hacia inflorescencias truncadas. Sin embargo, la reconstrucción ancestral de los caracteres homogenización, tipo de inflorescencia y grado de ramificación demuestran que existe varias tendencias evolutivas en el linaje. Esto se debe a que la transición entre los diferentes estados de algunos caracteres pueden ser más frecuentes que otros. No obstante, hay transiciones entre estados que no se han observado en el linaje como por ejemplo, inflorescencias de tipo panoja de ramas primarias espiciformes hacia panoja o racimos de espiguillas o inflorescencias truncadas hacia no truncadas. En consecuencia, no todos los cambios posibles entre estados se han producido a lo largo de la evolución del linaje. Asimismo, en la subfamilia Panicoideae se observó que algunas transición entre los estados de los caracteres presencia/ausencia de florescencias principal, simetría de la inflorescencia y homogenización, podrían ocurrir con frecuencia, algunas son raros, y otras son poco probable que suceda (Reinheimer y col., 2013b).

Por otra parte, la reconstrucción ancestral de los cuatro caracteres, obtenidos del estudio de la inflorescencia adulta, permite realizar hipótesis acerca de cómo pudieron haber

sido las inflorescencias ancestrales en cada una de las subtribus que conforman el clado más derivado de Cynodonteae. Según las reconstrucciones, el ancestro de la subtribu Hilariinae pudo haber presentado una inflorescencia con forma de panoja de espiguilla con ramificaciones de segundo orden, no truncada y homogenizada. Por otro lado, la inflorescencia ancestral hipotética de la subtribu Scleropogoninae y de Monanthochloinae pudo haber sido no truncada y homogenizada, pero los caracteres forma de la inflorescencias y grado de ramificación resultaron ambiguos para el ancestro de ambas subtribus. La inflorescencia ancestral hipotética de la subtribu Boutelouinae pudo haber llevado una panoja con ramas primarias espiciforme con ramificaciones de segundo orden, truncada y homogenizada. Por último, en la subtribu Muhlenbergiinae la inflorescencia ancestral pudo haber presentando una de panoja de espiguillas con ramificaciones de tercer o más orden, no truncadas y no homogenizadas. Las diferentes inflorescencias hipotéticas ancestrales de cada subtribu nos permiten evidenciar cómo han evolucionado los caracteres durante la diversificación de las especies en el linaje más derivado de Cynodonteae.

Este trabajo representa el primer intento en explorar la diversidad de las inflorescencias de las subtribus más derivadas de Cynodonteae en un contexto evolutivo. Por lo tanto, las incongruencias entre los métodos y las ambigüedades observadas en la reconstrucción de las caracteres podrían mejorarse al incorporar más especies y mejorar la resolución de las ramas derivadas. Estos aportes ayudarían a entender con más exactitud la evolución de las inflorescencias en el linaje estudiado.

6. CONCLUSIONES

En esta tesis se realizó un estudio estructural de la inflorescencia, que permitió reconocer cuales son los caracteres y los procesos responsables de la diversidad de formas encontradas en las especies que conforman el linaje más derivado de la tribu Cynodonteae.

Los estudios comparativos de las estructuras adultas de las inflorescencias nos permitieron realizar una descripción detallada y completa de la sinflorescencia en general y de la inflorescencias en particular. A partir éstos se obtuvieron las siguientes conclusiones:

- Se determinaron los siguientes caracteres morfológicos que explican la diversidad que existe entre las inflorescencias del linaje: tipo de inflorescencia, presencia de homogenización, truncamiento de partes distales del eje principal y de las ramas de primer orden y variaciones en el número, disposición y grado máximo de ramificación de las ramas de primer orden.
- Se identificaron ocho procesos tipológicos que son, en parte, los responsables de originar las diversas formas de inflorescencias. Entre ellos la homogenización y el truncamiento resultaron ser los más relevantes, al igual que en otros grupos de gramíneas.

Los estudios comparativos de desarrollo han sido 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 la inflorescencia, espiguilla y flor. A partir de estos estudios se obtuvieron las siguientes conclusiones:

- Se pudo determinar que inflorescencias adultas que presentan el mismo patrón tipológico estructural se originan por procesos de desarrollo distintos.
- Se identificaron nuevos caracteres morfológicos de inflorescencia, no reconocidos mediante el estudio de las inflorescencias maduras, lo cual incrementa las diferencias entre las inflorescencias de las diferentes especies.
- Se determinaron variaciones en los patrones de desarrollo de las inflorescencias, espiguillas y flores (como por ejemplo los sentidos de iniciación y diferenciación de las ramas de diferente orden de ramificaciones).
- Se reconocieron dos patrones diferentes de elongación de los entrenudos de la rama de primer orden y el entrenudo que sostienen a la espiguilla. Uno de ellos ocurre cuando las flores están diferenciadas y coincide con la generalidad de las gramíneas, mientras que la elongación de los entrenudos a priori del desarrollo floral es una novedad para las gramíneas.
- Se muestra por primera vez el desarrollo de una inflorescencia uniespigada truncada para el linaje estudiado y gramíneas en general.

- Se describió el desarrollo de las flores hermafroditas y unisexuales. Las flores masculinas presentaron dos patrones de desarrollo que se evidencian por primera vez en las Chloridoideae y gramíneas en general.
- Se corroboró la ausencia de órganos flores (como por ejemplo: la ausencia de glumas en *D. acerosa*).
- Se evidenció la iniciación de órganos florales como glumas (en *M. mendocina*) y lodículas (en *M. decumbens*) que no se observan en estadios adultos.

Al analizar los caracteres de inflorescencias en un contexto evolutivo se obtuvieron las siguientes conclusiones:

- El ancestro del grupo podría haber llevado una inflorescencia no truncada que perdió la florescencia principal en grupos derivados.
- La reconstrucción del carácter homogenización muestra que la transición entre los estados inflorescencias homogenizadas e inflorescencias no homogenizados puede darse en ambos sentidos en el linaje estudiado.
- La reconstrucción del carácter grado de ramificación permitió determinar que este carácter es muy lábil y puede cambiar fácilmente de un estado a otro a lo largo de la evolución de las inflorescencias del linaje.
- La reconstrucción del carácter tipo de inflorescencia muestra una tendencia hacia inflorescencias simples (racimo de espiguillas) o hacia inflorescencias más complejas (panoja de espiguillas y panojas de ramas primarias espiciformes). El tipo de inflorescencia panoja de ramas primarias espiciforme es una sinapomorfía de la subtribu Boutelouinae.

En conclusión, esta tesis pone en valor la importancia de realizar estudios que incluyan la morfología y el desarrollo en un marco filogenético apropiado. Esto permite comprender la evolución de la diversidad de inflorescencias no solo del linaje más derivado de Cynodonteae, sino también de otras subtribus de la subfamilia Chloridoideae.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Allred, K.W. (1982) Describing the grass inflorescence. *J. Range Manage.* 35: 672–675.
- Alves, M.V.; Wanderley, M. y Thomas, W. W. (2000) Typology of the inflorescence in species of *Hypolytrum* Rich., (Cyperaceae) from Brazil. *Beitr. Biol. Pflanzen.* 72: 59-73.
- Amarilla, L. D.; Anton, A. M.; Chiapella, J. O.; Manifesto, M. M.; Angulo, D. F.; y Sosa, V. (2015) *Munroa* argentina, a Grass of the South American Transition Zone, Survived the Andean Uplift, Aridification and Glaciations of the Quaternary. *PloS one.* 10: 1-21.
- Amarilla, L. D.; Chiapella, J. O.; Nagahama, N. y Anton, A. M. (2013) Inclusión de *Dasyochloa* en el género anfrotropical *Munroa* (Poaceae, Chloridoideae) sobre la base de evidencia morfológica. *Darwiniana, nueva serie.* 1(2): 241-252.
- Amsler, A.; Reinheimer, R. y Vegetti, A. C. (2005) Tipología de la inflorescencia de *Panicum* L. Subg. *Phanopyrum* (Raf.) Pilg. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). XXX Jornadas Argentinas de Botánica. Rosario, Santa Fe, Argentina, 6 al 10 de octubre de 2011. vol. 40, p. 171.
- Anton, A. (1983) Estudios sobre la biología reproductiva de *Axonopus fissifolius* (Poaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 1: 81-130.
- Anton, A. M.; Connor, H. E. y Astegian, M. E. (1998) Taxonomy and floral biology of *Scleropogon* (Eragrostideae: Gramineae). *Plant Spec. Biol.* 13(1): 35-50.
- Anton, A.M. y Hunziker, A.T. (1978) El género *Munroa* (Poaceae): sinopsis morfológica y taxonómica. *Bol. Acad. Nac. Cienc., Córdoba.* 52: 229–252.
- Arber, A. (1934) *The gramineae: a study of cereal, bamboo, and grass.* Cambridge, England, p.480.
- Beetle, A. A. (1955) The grass genus *Distichlis*. *Rev. Arg. de Agro.* 22: 86–94.
- Bell, H. L. (2007) Phylogenetic relationships within Chloridoideae (Poaceae) with emphasis on subtribe Monanthochloinae. Ph.D. dissertation. Claremont Graduate University, Claremont, CA.
- Bell, H. L. (2010). A new species of *Distichlis* (Poaceae, Chloridoideae) from Baja California, Mexico. *Madroño.* 57(1): 54-63.
- Bell, H. L. y Columbus J. T. (2008) Proposal for an Expanded *Distichlis* (Poaceae, Chloridoideae): Support from Molecular, Morphological, and Anatomical Characters. *Syst. Bot.* 33(3): 536–551.
- Bertness, M. D. y Ellison, A. M. (1987) Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecol. Monograph.* 129-147.

Bess, E.C.; Doust, A.N. y Kellogg, E.A. (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.

Bonnett, O. T. (1940) Development of the staminate and pistillate inflorescences of sweet corn. J. Agric. Res. 60: 25-37.

Bonnett, O. T. (1948) Ear and tassel development in maize. Ann. Missouri Bot. Gard. 35: 269–287.

Bouchenak-khelladi, Y.; Salamin, N.; Savolainen, V.; Forest, F.; van der Bank, M.; Chase, M. W. y Hodkinson, T. R. (2008) Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): progress towards complete tribal and generic level sampling. Mol. Phylo. and Evo. 47: 488–505.

Bracale, M.; Caporali, E.; Galli, M. G.; Longo, C.; Marziani-Longo, G.; Rossi, G.; Spada, A.; Soave, C.; Falavigna, A.; Raffaldi, F.; Maestri, E.; Restivo, F.M. y Tassi, F. (1991) Sex determination and differentiation in *Asparagus officinalis* L. Plant Sci. 80(1): 67-77.

Bremer, K. (1988) The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. Evolution. 42: 795–803.

Brewer, J. S. y Bertness, M. D. (1996) Disturbance and intraspecific variation in the clonal morphology of salt marsh perennials. Oikos. 77:107-116.

Brunet, J. y Charlesworth, D. (1995) Floral sex allocation in sequentially blooming plants. Evolution; Int. J. Org. Evolution. 49: 70 – 79 .

Buzgo, M.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S. y Ma, H. (2004) Towards a comprehensive integration of morphological and genetic studies of floral development. Trends Plant Sci. 9(4): 164-173.

Cámara Hernández, J. (2001a) Morfología de las inflorescencias de *Diplachne* y *Leptochloa* (Poaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 36(3-4): 267-278.

Cámara Hernández, J. (2001b) Morfología de la inflorescencia de *Digitaria sanguinalis* (Poaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 36: 87–95.

Cámara Hernández, J. y Miente – Alzogaray, A. (1994) Polytyly: a general character in Poaceae. Beitr. Biol. Pflanzen. 68: 249-261.

Cámara Hernández, J. y Rúa, G. H. (1991) The synflorescence of Poaceae. Beitr. Biol. Pflanzen. 66: 297-311.

Caporali, E.; Carboni, A.; Galli, M. G.; Rossi, G.; Spada, A. y Longo, G. M. (1994) Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. Search for point of

transition from hermaphroditic to unisexual developmental pathway. *Sex. Plant Reprod.* 7(4): 239-249.

Charlesworth, D. y Charlesworth, B. (1981) Allocation of resources to male and female function in hermaphrodites. *Biol. J. Linnean Soc.* 15 : 57 – 74.

Charlesworth, D. y Charlesworth, B. (1978) Population genetics of partial male-sterility and evolution of monoecy and dioecy. *Heredity.* 41 : 137 – 153 .

Cheng, P. C.; Greyson, R. I. y Walden, D. B. (1983) Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays*. *Am. J. Bot.* 70: 450-462.

Chung, Y. Y.; Kim, S. R.M.; Finkel, D.; Yanofsky, M. F.; y An, G. (1994) Early flowering and reduced apical dominance result from ectopic expression of a rice MADS box gene. *Plant Mol. Biol.* 26: 657–665.

Clayton, W. y Renvoize, S. A. (1986) *Genera Graminum Grasses of the World*. Kew Bulletin Add. Ser.13: 1-389.

Clifford, H.T. (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, D.C. p. 21-30.

Colasanti, J. y Coneva, V. (2009) Mechanisms of floral induction in grasses: something borrowed, something new. *Plant Physiol.* 149(1): 56-62.

Columbus, J. T.; Cerros-Tlatilpa, R.; Kinney, M. S.; Siqueiros-Delgado, M. E.; Bell, H. L.; Griffith, M. P. y Refulio-Rodriguez, N. (2007) Phylogenetics of Chloridoideae (Gramineae): A preliminary study based on nuclear ribosomal internal transcribed and chloroplast trnL-F sequences. En: *Monocots: comparative biology and evolution-Poales*. (Eds.: Columbus, J. T.; Friar, E. A.; Porter, J. M.; Prince, L. M. y Simpson, M.G.) Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, California, USA. *Aliso* 23: 565-579.

Columbus, J.T. (1999) An expanded circumscription of *Bouteloua* (Gramineae: Chloridoideae): new combinations and names. *Aliso.* 18: 61–65.

Columbus, J.T.; Kinney, M.S.; Pant, R. y Siqueiros-Delgado, M.E. (1998) Cladistic parsimony analysis of internal transcribed spacer region (nrDNA) sequences of *Bouteloua* and relatives (Gramineae: Chloridoideae). *Aliso* 17: 99–130.

Columbus, J.T.; Kinney, M.S.; Siqueiros-Delgado, M.E. y Porter, J.M. (2000) Phylogenetics of *Bouteloua* and relatives (Gramineae: Chloridoideae): cladistic parsimony analysis of internal transcribed spacer (nrDNA) and trnL-F (cpDNA) sequences. En: *Grasses: Systematics and Evolution* (Eds.: Jacobs, S.W.L. y Everett, J.) CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, p. 189–194.

Columbus, J.T.; Peterson, P.M.; Refulio Rodríguez, N.F.; Cerros-Tlatilpa, R. y Kinney, M.S. (2010) Phylogenetics of Muhlenbergiinae (Poaceae, Chloridoideae, Cynodonteae) based on ITS and trnL-F DNA sequences. En: Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons. (Eds.: Seberg, O.; Petersen, G.; Barfod, A.S. y Davis, J.I.) Aarhus, Denmark: Aarhus University Press. p. 477–495.

Connor, H. E. y Jacobs, S. W. L. (1991) Sex ratios in dioecious Australian grasses: a preliminary assessment. *Cunninghamia*. 2: 385–390.

Conticello, L.; Cerazo, B. y Bustamante, A. (2002). Dinámica de comunidades hidrófilas asociadas a canales de riego en el Alto Valle de Río Negro (Argentina). *Gayana Bot.* 59(1): 13-20.

Convey, P. (2001) Antarctic ecosystems. En: *Encyclopedia of biodiversity* (Eds.: Levin, S.A.) San Diego: Academic. Press. p. 171–184.

Darriba, D.; Taboada, G. L.; Doallo, R. y Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*. 9(8): 772-772.

Davis, H.G.; Taylor, C.M.; Lambrinos, J.G. y Strong, D.R. (2004) Pollen limitation causes an Allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 13804–13807.

Di Stilio, V. S.; Kramer, E. M., y Baum, D. A. (2005) Floral MADS box genes and homeotic gender dimorphism in *Thalictrum dioicum* (Ranunculaceae)—a new model for the study of dioecy. *Plant J.* 41(5): 755-766.

Diggle, P. K.; Di Stilio, V. S.; Gschwend, A. R.; Golenberg, E. M.; Moore, R. C.; Russell, J. R. y Sinclair, J. P. (2011) Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms. *Trends Genet.* 27(9): 368-376.

Doust, A. N.; Penly, A. M.; Jacobs, S. W. L. y E. A. 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.

Doust, A.N. (2007). Grass architecture: genetic and environmental control of branching. *Curr. Opinion Pl. Biol.* 10: 21–25.

Doust, A.N. y Kellogg, E.A. (2002a) Inflorescence diversification in the panicoid “*bristle grass*” clade (*Paniceae*, *Poaceae*): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology. *Am. J. Bot.* 89: 1203–1222.

Doust, A.N. y Kellogg, E.A. (2002b) Integrating phylogeny, developmental morphology and genetics: a case study of inflorescence evolution in the “*bristle grass*” clade

(Panicoidae: Poaceae). En: *Developmental Genetics and Plant Evolution*. (Eds.: Cronk, Q.C.B.; Bateman, R.M. y Hawkins, J.A.) Taylor and Francis, London, UK, p. 298–314.

Doyle, J. J. y Doyle, J. L. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf material. *Phytochem. Bull.* 19: 11–15.

Durand, B. y Durand, R. (1991) Sex determination and reproductive organ differentiation in *Mercurialis*. *Plant Sci.* 80(1): 49-65.

Duvall, M. R.; Peterson, P. M. y Christensen, A. H. (1994) Alliances of *Muhlenbergia* (Poaceae) within New World Eragrostideae are identified by phylogenetic analysis of mapped restriction sites from plastid DNAs. *Am. J. Bot.* 81: 622 – 629.

Duvall, M.R.; Davis, J. I.; Clark, L. G.; Noll, J. D.; Goldman, D. H. y Sánchez-Ken, J. G. (2007) Phylogeny of the grasses (Poaceae) revisited. *Aliso* 23: 237–247.

Edgar, R.C. (2004a) MUSCLE: A multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics* 5: 113.

Edgar, R.C. (2004b) MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32: 1792–1797.

Evans, M. W. (1940) Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses. *J. Agric. Res.* 61: 481–520.

Feng, C. M.; Xiang, Q. Y. J. y Franks, R. G. (2011) Phylogeny-based developmental analyses illuminate evolution of inflorescence architectures in dogwoods (*Cornus* s.l., Cornaceae). *New Phytol.* 191(3): 850-869.

Forbes, M. G.; Alexander, H. D. y Dunton, K. H. (2008) Effects of pulsed riverine versus non-pulsed wastewater inputs of freshwater on plant community structure in a semi-arid salt marsh. *Wetlands.* 28(4): 984-994.

Frank, L. (1998) Análisis del sistema de ramificación del complejo *Brachiaria–Urochloa* (Poaceae–Paniceae), Tesis. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Fraser, J. y Kokko, E. G. (1993) Panicle, spikelet, and floret development in orchardgrass (*Dactylis glomerata*). *Can. J. Bot.* 71(4): 523-532.

Friedman, J. y Harder, L. D. (2005) Functional associations of floret and inflorescence traits among grass species. *Amer. J. Bot.* 92: 1862–1870.

Friedman, W. E.; Moore, R. C. y Purugganan, M. D. (2004) The evolution of plant development. *Am. J. Bot.* 91 (10): 1726-1741.

García Breijo, F. J. (s.f.) Estructura general de las gramíneas. Disponible en: http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema_21/Commel%C3%ADnidas/Gramineas/Gramineas%206.jpg.

Gasser, M. y Vegetti, A.C. (1997) Inflorescence typology in *Eleusine indica* and *Eleusine tristachya* (Poaceae). *Flora* 192: 17–20.

Gibson, D. J. (2009) *Grasses and grassland ecology*. New York: Oxford University Press.

Giraldo Cañas, D. (2000) Estudios sobre la variación estructural de la sinflorescencia en el género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): Tipología y Tendencias evolutivas. *Darwiniana*. 38: 209-218.

Goloboff, P. A.; Farris, J. S.; Källersjö, M.; Oxelman, B. y Szumik, C. A. (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*. 19(4): 324-332.

González, A. (2014) *Muhlenbergia schreberi*. Poaceae. Disponible en: <http://floranativadeuruguay.blogspot.com.ar/search/label/Poaceae>

Gould, F. W. y Moran, R. (1981) The grasses of Baja California, Mexico. *Mem. San Diego Soc. Nat. Hist.* 12: 5-140.

Gould, F.W. (1979) The genus *Bouteloua* (Poaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 348– 416.

Graham, S. W.; Zgurski, J. M.; McPherson, M. A.; Cherniawsky, D. M.; Saarela, J. M.; Horne, E. F.; Smith, S. Y.; Wong, W. A.; O'brien, H. E.; Biron, V. L.; Chrispires, J.; Olmstead, R. G.; Chase, M. W y Rai, H. S. (2006) Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set. *Aliso*. 22(1): 3-20.

Grant, S.; Hunkirchen, B. y Saedler, H. (1994) Developmental differences between male and female flowers in the dioecious plant *Silene latifolia*. *The Plant Journal*. 6(4): 471-480.

Grass Phylogeny Working Group (GPWG I) (2001) Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 373–457.

Grass Phylogeny Working Group (GPWG II) (2012) New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytologist* 193: 304–312.

Griffiths, D. (1912). The grama grasses: *Bouteloua* and related genera. *Contributions from the United State National Herbarium*. 14: 343-428.

Hagemann, W. (1990) Comparative morphology of acrogenous branch systems and phylogenetic considerations. II. Angiosperms. *Acta Biotheor.* 38: 207-242.

Haines, A. (2015) Inflorescences: *Bouteloua curtipendula*. Disponible en: <http://newfs.s3.amazonaws.com/taxon-images-1000s1000/Poaceae/bouteloua-curtipendula-in-ahaines-b.jpg>

- Hall, T. A. (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic. Acids Symp. Ser.* 41: 95 – 98.
- Hansen, D. J.; Dayanandan, P.; Kaufman, P. B. y Brotherson, J. D. (1976) Ecological adaptations of salt marsh grass, *Distichlis spicata* (Gramineae), and environmental factors affecting its growth and distribution. *Am. J. Bot.* 63: 635–650.
- Henry, M. A. (1979) A rare grass on the Eureka Dunes. *Fremontia.* 7(2): 3-6.
- Herrera Arrieta, Y. y De la Cerda-Lemus, M. (1997) Morfometría del Género *Bouteloua* Lag. (Poaceae) de México. *Phytologia.* 83: 113–124.
- Herrera Arrieta, Y.; Peterson, P. M. y de la Cerda Lemus, M. (2004) Revisión de *Bouteloua* Lag.(Poaceae). Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango. p. 187.
- Herrera Arrieta, Y.; Peterson, P. M. y Reyna, J. V. (2008) *Bouteloua* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae: Boutelouinae) del noreste de México. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 2: 917–981.
- Herrera Arrieta, Y.; Salas, C. A.; González, L. R. y Carrillo, O. R. (2012) Nuevos registros de Poáceas para el norte de México. *J. Bot. Res. Inst. Tex.* 6(2): 583-586.
- Herrera, A.; Peterson, P. y Cortés, A. (2010) Gramíneas de Zacatecas, México. *Sida, Bot. Misc.* 32: 1-239.
- Hilu K. W. y Wright, K. (1982) Systematics of Graminae: A Cluster Analysis Study. *Taxon* 31: 9-36.
- Hilu, K. W. y Alice, L. A. (2001) A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on matK sequences. *Syst. Bot.* 26: 386-405.
- Hitchcock, A. S. (1950) *Manual of the grasses of the United States.* Washington, DC: U.S. Government Printing Office. p. 1051.
- Hodge, J. G. y Kellogg, E. A. (2014) Patterns of inflorescence development of three prairie grasses (Andropogoneae, Poaceae). *Int. J. Plant Sci.* 175(9): 963-974.
- Hunziker, A. T. y Anton, A. M. (1979) A synoptical revision of *Blepharidachne* (Poaceae). *Brittonia.* 31(4): 446-453.
- Ikeda, K., N. Nagasawa & Y. Nagato. (2005) ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1 temporally regulates meristem identity in rice. *Dev. Biol.* 282: 349-360.
- Ikeda, K., Sunohara, H. y Nagato. Y. (2004) Developmental course of inflorescence and spikelet in rice. *Breeding Sci.* 54: 147-156.
- Ingram, A. L. y Doyle, J. J. (2004) Is *Eragrostis* (Poaceae) monophyletic? Insights from nuclear and plastid sequence data. *Syst. Bot.* 29: 545-552.

Ingram, A. L. y Doyle, J. J. (2007) *Eragrostis* (Poaceae) monophyly and infrageneric classification. En: *Monocots: comparative biology and evolution-Poales*. (Eds.: Columbus, J. T.; Friar, E. A.; Porter, J. M.; Prince, L. M. y Simpson, M.G.) Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, California, USA. *Aliso* 23: 595-604.

Jacobs, B.F.; Kingston, J. D. y Jacobs, I. I. (1999) The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 590-643.

James M. A. (2004) *Bouteloua barbata*. Disponible en: <http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/graminoid/boubar/all.html>

Kellogg, E. A. (2000a) A model of inflorescence development. En: *Monocots: Systematics and Evolution (K)*, (Eds.: Wilson, L. y Morrison, D.A.), CSIRO, Melbourne. p. 84-88.

Kellogg, E. A. (2006) Progress and challenges in studies of the evolution of development. *J. Exp. Bot.* 57(13): 3505–3516.

Kellogg, E. A. (2015) Flowering Plants. Monocots: Poaceae. En: *The families and genera of vascular plants* (Eds.: Kubitzki, K.), Springer. p. 1-409.

Kellogg, E. A. y Linder, H. P. (1995) Phylogeny of Poales. *Monocotyledons: systematics and evolution*. 2: 511-542.

Kellogg, E. A.; Camara, P. E.; Rudall, P. J.; Ladd, P.; Malcomber, S. T.; Whipple, C. J. y Doust, A. N. (2013) Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). *Front Plant Sci.* 4: 1-16

Kellogg, E. A.; Hiser, K. M. y Doust, A. N. (2004) Taxonomy, phylogeny and inflorescence development of the genus *Ixophorus* (Panicoideae: Poaceae). *Int. J. Plant. Sci.* 165: 1089 – 1105.

Kern, V., Guarise, N. y Vegetti, A. (2008) Typology of the inflorescence in *Spartina* (Poaceae: Eragrostoideae). *Plant Syst. Evol.* 273: 51–61.

Kinney, M. S.; Columbus, J. T. y Friar, E. A. (2008) Unisexual flower, spikelet, and inflorescence development in monoecious/dioecious *Bouteloua dimorpha* (Poaceae, Chloridoideae). *Am. J. Bot.* 95(2): 123-132.

Le Roux, L. G. y Kellogg, E. A. (1999) Floral development and the formation of unisexual spikelets in the Andropogoneae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 86: 354–366.

Licher, M. (s.f. a) *Muhlenbergia rigens* (Benth.) A.S. Hitchc. Disponible en: <http://intermountainbiota.org/portal/imagelib/imgdetails.php?imgid=233231>

Licher, M. (s.f. b) *Erioneuron pilosum* (Buckl.) Nash. Disponible en: <http://swbiodiversity.org/seinet/imagelib/imgdetails.php?imgid=508597>

- Licher, M. (s.f. c) *Distichlis spicata* (L.) Greene. Disponible en: <http://symbiota.org/imglib/seinet/Poaceae/Distichlis-spicata-F-web-.jpg>
- Licher, M. (s.f. d) *Muhlenbergia asperifolia* (Nees & Meyen ex Trin.) Parodi. Disponible en: <http://symbiota.org/imglib/seinet/Poaceae/Muhlenbergia-asperifolia-.jpg>
- Linder, H. P. y Ferguson, I. K. (1985) On the pollen morphology and phylogeny of the Restionales and Poales. *Grana*. 24: 65–76.
- Linder, H. P. y Kellogg, E. A. (1995) Phylogenetic patterns in the commelinid clade. En: *Monocotyledons: systematics and evolution*. (Eds.: Rudall, P. J.; Cribb, P. J.; Cutler, D.F. y Humphries, C.J.). Kew: Royal Botanic Gardens. p. 473–496.
- Liu, Q.; Peterson, P. M.; Columbus, J. T.; Zhao, N.; Hao, G. y Zhang, D. (2007) *Inflorescence diversification in the “Finger Millet Clade” (Chloridoideae, Poaceae): a comparison of molecular phylogeny and developmental morphology*. *Amer. J. Bot.* 94: 1230-1247.
- Liu, Q.; Zhang, D. X. y Peterson, P. M. (2010) Lemma micromorphological characters in the Chloridoideae (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny. *S. Afr. J. Bot.* 76(2): 196-209.
- Liu, Q.; Zhao, N. X. y Hao, G. (2005) Inflorescence structures and evolution in subfamily Chloridoideae (Gramineae). *Plant Syst. Evol.* 251: 183-198.
- Long, J. y M. K. Barton (2000) Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis*. *Dev. Biol.* 218: 341–353.
- Lucero, L. E. y Vegetti, A. C. (2012) Inflorescence structure in *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). *Flora*. 207(1): 47-56.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. (2015) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. <http://mesquiteproject.org>
- Malcomber, S. T. y Kellogg, E. A. (2004) Heterogeneous expression patterns and separate roles of the SEPALLATA gene LEAFY HULL STERILE1 in grasses. *The Plant Cell*. 16(7): 1692-1706.
- Malcomber, S. T. y Kellogg, E. A. (2006) Evolution of unisexual flowers in grasses (Poaceae) and the putative sex-determination gene, TASSELSEED2 (TS2). *New Phytol.* 170(4): 885-899.
- Malcomber, S.T.; Preston, J.C.; Reinheimer, R.; Kossuth, J. y Kellogg, E.A. (2006) Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity. *Adv. Bot. Res.* 44: 425–481.

- Martinez, O.; Ruiz, M. de los A. y Vegetti, A. (2004) Typology of the inflorescence in *Tetrachne dregei* (Eragrostideae-Chloridoideae-Poaceae). *Beitr. Biol. Pfl.* 73(1): 175-183.
- Matson, S. (2005) *Blepharidachne kingii*. King's Eyelash Grass. Disponible en: http://calscape.com/900/Blepharidachne_kingii_900_3.jpg
- Matson, S. (2006) Big Galleta. *Hilaria rigida*. Disponible en: http://calscape.com/900/Pleuraphis_rigida_900_4.jpg
- McSteen, P. (2009) Hormonal regulation of branching in grasses. *Plant Physiol.* 149(1): 46-55.
- McSteen, P.; Malcomber, S.; Skirpan, A.; Lunde, Ch.; Wu, X.; Kellogg, E. y Hake. S. (2007) *Barren inflorescence2* encodes a Co-Ortholog of the PINOID serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize. *Plant Physiol.* 144: 1000–1011.
- Mejía-Saulés, M. T. y Dávila, P. (1992) Gramíneas útiles de México. Gramíneas utiles de México. Cuaderno N° 16. Instituto de Biología, UNAM. p. 298.
- Michelangeli, F. A.; Davis, J. I. y Stevenson, D.W. (2003) Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversions in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes. *Am. J. Bot.* 90: 93–106.
- Mitchell, C. H. y Diggle, P. K. (2005) The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *Am. J. Bot.* 92(7): 1068-1076.
- Moncur, M. W. (1981) *Floral Initiation in Field Crops*. CSIRO, Melbourne. p. 135.
- Morales Nieto, C. R.; Quero Carrillo, A.; Pérez Pérez, J.; Hernández Garay, A. y Le Blanc, O. (2007) Caracterización morfológica de poblaciones nativas de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] en México. *Agrociencia.* 42(7): 767-775.
- Mora-Osejo, L. E. (1987) Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Ser. J. Alvarez Lleras 1, Bogotá. p. 195.
- Negritto, M. A.; Scrivantii, L. R. y Anton, A. M. (2003) Poaceae, parte 5: tribu 16. Eragrostideae: subtribu a. Monanthochloinae. *Flora Fanerogámica Argentina* 86: 1–68.
- Newton, M. A. y Raftery, A. E. (1994) Approximate Bayesian inference with the Weighted Likelihood Bootstrap. *J. Roy. Stat. Soc.* 56: 3–48.
- Nicora, E. G. y Rúgolo de Agrasar, Z. E. (1987) Los géneros de gramíneas de América Austral. Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina. p. 611.

Orr, A. R. y Sundberg, M. D. (1994) Inflorescence development in a perennial Teosinte: *Zea perennis* (Poaceae). *Am. J. Bot.* 81: 598-608.

Orr, A. R., Mullen, K., Klahsen, D., y Sundberg, M. D. (2002) Inflorescence development in a high-altitude annual Mexican teosinte (Poaceae). *Am. J. Bot.* 89(11): 1730-1740.

Pagel, M.; Meade, A. y Barker, D. (2004) Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Syst. Biol.* 53: 673–684.

Pelliza, A., Borrelli, L. y Bonvasuto, G. (2005) El pasto Salado (*Distichlis* spp.) en la Patagonia: una forrajera adaptada a la aridez y a la salinidad. Facultad de Ciencias Agropecuarias. *Rev. Ci. Agropecuaria.* 9(2):119–131.

Pelser, P. B. (2008). Poaceae: *Bouteloua gracilis*. Disponible en: http://www.phytoimages.siu.edu/users/pelserpb/9_9_08/9Sept2008/BoutelouaGracilis2.jpg

Pensiero, J. F. y Vegetti, A. C. (2001) Inflorescence typology in *Setaria p. beauv.* (Poaceae, Paniceae). *Feddes Repert.* 112(5-6): 371-385.

Perreta, M. G. y Vegetti, A. C. (2004) Estructura de las inflorescencias en especies de *Melica* (Meliceae, Pooideae, Poaceae). *Darwiniana, nueva serie.* 42(1-4): 37-49.

Perreta, M. y Vegetti, A. C. (1998) Tipología de la inflorescencia en *Leptochloa chloridiformis*, *Leptochloa virgata* y *Leptochloa mucronata* (Poaceae). *Kurtziana.* 26: 135-144.

Perreta, M., Ramos, J. y Vegetti, A.C. (2009) Development and structure of the grass inflorescence. *Bot. Rev.* 75: 377–396.

Perreta, M.; Ramos, J.; Tivano, J. C. y Vegetti, A. (2011) Descriptive characters of growth form in Poaceae - An overview. *Flora.* 206(4): 283-293.

Peterson, P. M. (2013) Poaceae (Gramineae). eLS. p. 1- 4.

Peterson, P. M.; Columbus, J. T. y Pennington, S. J. (2007) Classification and biogeography of new world grasses: Chloridoideae. En: *Monocots: Comparative Biology and Evolution – Poales*, 23, (Eds.: Columbus, J.T.; Friar, E.A.; Porter, J. M.; Prince, L.M. y Simpson, M.G.). Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, California, Aliso. p. 580–594.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K. y Herrera Arrieta, Y. (2014a) A molecular phylogeny and classification of the Cteniinae, Farragininae, Gouiniinae, Gymnopogoninae, Perotidinae, and Trichoneurinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Taxon.* 63: 275–286.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K. y Herrera Arrieta, Y. (2015). Phylogeny and subgeneric classification of *Bouteloua* with a new species, *B. herrera-arrietae* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae: Boutelouinae). *J. Syst. Evol.* 53(4):351–366.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K. y Johnson G. (2010a) A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 55: 580–598.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K. y Johnson G. (2010b) A phylogeny and classification of the Muhlenbergiinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Am. J. Bot.* 97: 1532–1554.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K.; Barker, N. P. y Linder, H. P. (2011) Centropodieae and *Ellisochloa*, a new tribe and genus in Chloridoideae (Poaceae). *Taxon* 60: 1113–1122.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K.; Herrera Arrieta, Y. y Saarela J. (2014b) A molecular phylogeny and new subgeneric classification of *Sporobolus* (Poaceae: Chloridoideae: Sporobolinae). *Taxon* 63: 1212–1243.

Peterson, P. M.; Romaschenko, K.; Snow, N. y Johnson, G. (2012) A molecular phylogeny and classification of *Leptochloa* (Poaceae: Chloridoideae: Chlorideae) sensu lato and related genera. *Ann. Bot.* 109: 1317–1329.

Peterson, P. M.; Webster, R. D. y Valdes-Reyna, J. (1997) Genera of New World Eragrostideae (Poaceae: Chloridoideae). *Smithsonian Contr. Bot.* 87: 1–50.

Preston, J. C. y Kellogg, E. A. (2007) Conservation and divergence of APETALA1/FRUITFULL-like gene function in grasses: evidence from gene expression analyses. *Plant J.* 52: 69–81.

Rambaut, A. y Drummond, A. J. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by amplifying trees. *BMC evolutionary biology.* 7(1): 214.

Reinheimer, R. (2007) Desarrollo y estructura de la inflorescencia de *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y sus implicancias sistemáticas. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Litoral. Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Santa Fe, Argentina. p. 415.

Reinheimer, R. y Vegetti, A. C. (2004) The inflorescence of South American species of *Panicum* subg. *Phanopyrum* sect. *Laxa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Beitr. Biol. Pflanzen.* 73: 185-199.

Reinheimer, R. y Vegetti, A.C. (2008) Inflorescence diversity and evolution in the PCK clade (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Plant Syst. Evol.* 275: 133–167.

Reinheimer, R.; Amsler, A. y Vegetti, A. C. (2013a). Insights into panicoid inflorescence evolution. *Org. Divers. Evol.* 13(2): 97-110.

Reinheimer, R.; Astegiano, M. E. y Vegetti, A. C. (2005b) Typology of the inflorescence in species of *Sporobolus* (Sporobolinae-Eragrostideae-Poaceae). *Kurtziana* 31: 7-19.

Reinheimer, R.; Malcomber, S. T. y Kellogg, E. A. (2006) Evidence for distinct roles of the *SEPALLATA* gene *LEAFY HULL STERILE1* in *Eleusine indica* and *Megathyrsus maximus* (Poaceae). *Evol. Dev.* 8(3): 293-303.

Reinheimer, R.; Pozner, R. y Vegetti, A. C. (2005a) Inflorescence, spikelet, and floral development in *Panicum maximum* and *Urochloa plantaginea* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 92: 565–575.

Reinheimer, R.; Vegetti, A. C. y Rúa, G. H. (2013b) Macroevolution of Panicoid inflorescences: a history of contingency and order of trait acquisition. *Ann. Bot.* 112(8): 1613-1628.

Reinheimer, R.; Zuloaga, F. O.; Vegetti, A. C. y Pozner, R. (2009) Diversification of inflorescence development in the PCK Clade (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Am. J. Bot.* 96: 549-564.

Reinheimer, R.; Zuloaga, F. O.; Vegetti, A. C. y Pozner, R. (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.

Reutemann, A.; Lucero, L.; Guarise, N. y Vegetti, A. C. (2012) Structure of the Cyperaceae inflorescence. *Bot. Rev.* 78(2): 184-204.

Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics.* 19(12): 1572-1574.

Roodt-Wilding, R. y Spies, J. J. (2006) Phylogenetic relationships in southern African chloridoid grasses (Poaceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Syst. Biodivers.* 4: 401-415.

Rúa, G. H. (1993) The synflorescence of *Paspalidium rarum* (Poaceae) and an alternative hypothesis about the evolution of some Poaceous inflorescences. *Aust. Syst. Bot.* 6: 261–267.

Rúa, G. H. (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.

Rúa, G. H. (1999) Inflorescencias: bases teóricas para su análisis. Buenos Aires: Soc.Arg.Bot. p.100.

Rúa, G. H. y Boccaloni, I. B. (1996) The inflorescence of *Digitaria phaeotrix*: morphological and developmental aspects. *Flora* 191: 117-119.

Rúa, G. H. y Gróttola, M. C. (1997) Growth form models within the genus *Paspalum* L.(Poaceae, Paniceae). *Flora*. 192(1): 65-80.

Rúa, G. H. y Weberling, F. (1998) Growth form and inflorescence structure of *Paspalum* L. (Poaceae: Paniceae): a comparative morphological approach. *Beitr. Biol. Pflanzen*. 69: 363–431.

Rudall, P. J.; Stuppy, W.; Cunniff, J.; Kellogg, E. A. y Briggs, B. G. (2005). Evolution of reproductive structures in grasses (Poaceae) inferred by sister-group comparison with their putative closest living relatives, *Ecdeiocoleaceae*. *Am. J. Bot.* 92(9): 1432-1443.

Sajo, M. G.; Longhi-Wagner, H. y Rudall, P.J. (2007) Floral development and embryology in the early-divergent grass *Pharus*. *Int. J. Plant Sci.* 168: 181–191.

Sajo, M.G.; Pabón-Mora, N.; Jardim, J.; Stevenson, D.W. y Rudall, P.J. (2012) Homologies of the flower and inflorescence in the early-divergent grass *Anomochloa* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 99: 614–628.

Salariato, D. L., Zuloaga, F. O., Giussani, L. M. y Morrone, O. (2010) Molecular phylogeny of the subtribe *Melinidinae* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) and evolutionary trends in the homogenization of inflorescences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 56: 355– 369.

Sánchez-ken, J. G. y Clark, L. G. (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.* 97:1732-1748.

Schmitz, J.; Franzen, R.; Ngyuen, T. H.; Garcia-Maroto, F.; Pozzi, C.; Salamini, F. y Rohde, W. (2000) Cloning, mapping and expression analysis of barley MADS-box genes. *Plant molecular biology*. 42(6): 899-913.

Schneider, A. A. (2012) *Bouteloua megapotamica* (Spreng.) O. Kuntze. Disponible en:

<http://www.ufrgs.br/fitoecologia/florars/imagens/345433ee4dfae2eb9f36ca34ed9a8250f8ee.jpg>

Schneider, M. D. P. y Vegetti, A. (1996). Typology of the inflorescence in *Bromus catharticus* Vahl. and *Bromus auleticus* Trin. ex Nees (Poaceae). *Parodiana*. 9(1-2): 159-163.

Sherry, R. A.; Eckard, K. J. y Lord, E. M. (1993) Flower development in dioecious *Spinacia oleracea* (Chenopodiaceae). *Am. J. Bot.* 80: 283-291.

Siqueiros-Delgado, M. E.; Ainouche, M.; Columbus, J.T. y Ainouche, A. (2013) Phylogeny of the *Bouteloua curtipendula* complex (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences from diploid taxa. *Syst. Bot.* 38: 379–389.

Snow, N.; Peterson, P. M. y Romaschenko, K. (2013) Systematics of *Disakisperma* (Poaceae, Chloridoideae, Chlorideae). *PhytoKeys* 26: 21–70.

Sohns, E. R. (1956) The genus *Hilaria* (Gramineae). *Journ. Wash. Acad. Sci.* 46: 311-321.

Somerville, C. (2007). *Biofuels*. *Curr. Biol.* 17(4): 115-119.

Soreng, R. J. y Davis, J. I. (1998) Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *Bot. Rev.* 64: 1–85.

Soreng, R. J.; Peterson, P. M.; Romaschenko, K.; Davidse, G.; Zuloaga, F. O.; Judziewicz, E. J.; Filgueiras, T. S.; Davis, J. I. & Morrone, O. (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J. Syst. Evol.* 53(2): 117-137.

Still, C. J., Pau, S. y Edwards, E. J. (2014). Land surface skin temperature captures thermal environments of C3 and C4 grasses. *Global Ecol. Biogeogr.* 23(3): 286-296.

Stür, W.W. (1986) Reproductive development of the apex of *Brachiaria decumbens* Stapf. *Ann. Bot.* 58: 569–575.

Suchard, M. A.; Weiss, R. E. y Sinsheimer, J. S. (2001) Bayesian selection of continuous time Markov chain evolutionary models. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1001–1013.

Sundberg, M. D. y Orr, A. R. (1990) Inflorescence development in two annual teosintes: *Zea mays* subsp. *mexicana* and *Z. mays* subsp. *parviglumis*. *Am. J. Bot.* 77: 141-152.

Sundberg, M. D. y Orr, A. R. (1996) Early inflorescence and floral development in *Zea mays* Land Race Chapalote (Poaceae). *Am. J. Bot.* 83: 1255-1265.

Tenorio Lezama, P. (2005) *Opizia stolonifera* J. Presl (= *Bouteloua dimorpha* J. T. Columbus). Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/poaceae/opizia_stolonifera/imagenes/espigas.jpg

Tenorio Lezama, P. (2006) *Scleropogon brevifolius* Phil. Zacate de burro. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/poaceae/scleropogon_brevifolius/imagenes/habito-parcial.jpg

- Thiers, B. (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.
- Thomson, J. D. y Barrett, S. C. H. (1981) Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *Amer. Nat.* 118 : 443 – 449
- Tilman, D.; Hill, J. Y Lehman, C. (2006) Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science*. 314(5805): 1598-1600.
- Tivano, J. C. y Vegetti, A. (2004) Synflorescence typology in Pappophoreae (Eragros- toideae – Poaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen*. 7: 157–174.
- Troll, W. (1969) Botanischer Teil. In: Kommission für biologische Forschung, 88-105, Bericht. Jb. 1968. Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz.
- Troll, W. (1964) Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers, 1. G. Fischer, Jena. p.615.
- Troll, W. (1966) Botanischer Teil. In: Kommission für biologische Forschung, 110-131, Bericht. Jb. 1965. Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz.
- Troll, W. (1968) Botanischer Teil. *Ibid.* Jahrbuch 1968: 105-106.
- Troll, W. y Weberling, F. (1989) Infloreszenzuntersuchungen an monotelen Familien: Materialien zur Infloreszenzmorphologie. G. Fischer, Stuttgart. p. 490.
- Tzvelev, N. (1989) The system of grasses (Poaceae) and their evolution. *Bot. Rev.* 55: 141–204.
- Valdés-Reyna, J. y Hatch, S. L. (1997). A revision of *Erioneuron* and *Dasyochloa* (Poaceae: Eragrostidae). *SIDA, Contributions to Botany*. 17: 645-666.
- Valois A. J. (s.f.) Shoregrass. *Distichlis littoralis*. Disponible en: http://www.smmflowers.org/mobile/species/Distichlis_littoralis.htm
- Van den Borre, A. y Watson, L. (1997) On the classification of the Chloridoideae (Poaceae). *Aust. Syst. Bot.* 10: 491–531.
- Vegetti, A. C. (1986) Contribución al conocimiento de las inflorescencias en *Chloris* y *Cynodon* (Poaceae). *Kurtziana*. 18: 109–120.
- Vegetti, A. C. (1987) Análisis tipológico de las inflorescencia en *Paspalum* (Poaceae). *Kurtziana* 19: 155-160.
- Vegetti, A. C. (1991a) Notes on monotely in Poaceae inflorescences *Beitr. Biol. Pflanzen*. 66: 347 – 350.
- Vegetti, A. C. (1991b) Sobre la politelia en las inflorescencias de Poaceae. *Kurtziana*. 21: 275-278.

Vegetti, A. C. (1992). La sinflorescencia en *Schizachyrium tenerum* y *S. salzmannii* (Andropogoneae-Poaceae). *Darwiniana*. 31(1-4): 341-344.

Vegetti, A. C. (1994) Typology of the inflorescence in species of *Isolepis*. *Beitr. Biol. Pflanzen*. 68: 21-26.

Vegetti, A. C. (1999) Typology of the synflorescence of Andropogoneae (Poaceae), additional comments. *Feddes Repert.* 110(1-2): 111-126.

Vegetti, A. C. (2000) Typology of synflorescence in Oryzeae (Poaceae). *Phyton (Austria)* 40: 71–88.

Vegetti, A. C. y Anton, A. M. (1995) Some evolution trends in the inflorescence of Poaceae. *Flora*. 190: 225-228.

Vegetti, A. C. y Anton, A. M. (1996). The synflorescence concept in Poaceae. *Flora*. 191: 231-234.

Vegetti, A. C. y Anton, A. M. (2000) The grass inflorescence. *Grasses: Systematics and evolution*. (Eds.: Jacobs, S.W.L. y Everett, J.) CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, p. 29-31.

Vegetti, A. C. y Muller-Doblies, D. (2004) The inhibition areas within the synflorescence of Poaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen*. 73: 51–74.

Vegetti, A. C. y Pensiero, J. F. (1990) Typology of the inflorescence in *Setaria poiretiana* (Poaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen*. 65: 313–318.

Vegetti, A. C. y Pensiero, J. F. (1993) Tipología de la inflorescencia en *Panicum* sect. *Panicum*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 29: 7-10.

Vegetti, A. C. y Pensiero, J. F. (1999) Tipología de la inflorescencia en Zizaniopsis (Poaceae, Oryzeae). *Darwiniana*. 37: 345–349.

Vegetti, A. C. y Tivano, J. C. (1991) The inflorescence of *Aciachne* (Poaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 27(1-2): 91-96.

Vegetti, A. C. y Weberling, F. (1996) The structure of the paracladial zone in Poaceae. *Taxon*. 45: 453-460.

Villamil, C. B. (1969) El género *Monanthochloe* (Gramineae). Estudios morfológicos y taxonómicos con especial referencia a la especie argentina. *Kurtziana*. 5: 369-91.

Vrijdaghs A. (2006) A floral ontogenetic approach to homology questions in nonmapanioid Cyperaceae. PhD thesis, Laboratory of Plant Systematics, K.U. Leuven, Belgium. p.472.

- Watson, L. y Dallwitz, M. J. (1992) *The Grass Genera of the World*. C.A.B. International, Wallingford, UK. p. 1081.
- Weberling, F. (1965) Typology of inflorescences. *Bot. J. Linn. Soc.* 59(378): 215-221.
- Weberling, F. (1983) Fundamental features of modern inflorescence morphology. *Bothalia*. 14(3 - 4): 917-922.
- Weberling, F. (1985) Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 1–28.
- Weberling, F. (1989) The architecture of inflorescences in the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 226–310.
- Weberling, F. (1992) Morphology of flowers and inflorescences. CUP Archive.
- Weberling, F.; Muller Doblies, U.; Muller Doblies, D. y Rúa, G. H. (1997) Towards a descriptive and a comparative morphological terminology for complex inflorescences). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32(3-4): 171-184.
- Wellmer, F. y Riechmann, J. L. (2010). Gene networks controlling the initiation of flower development. *Trends in Genetics*. 26(12): 519-527.
- Whaley, O. (s.f.). *Bouteloua simplex* – Poaceae. Disponible en: http://www.kew.org/science/tropamerica/imagetdatabase/large1/cat_single1-520.htm
- Whipple, C. J.; Zanis, M. J.; Kellogg, E. A. y Schmidt, R. J. (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. USA* 104: 1081–1086.
- Yampolsky, C. y Yampolsky, H. (1922). Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genética*. 3: 1- 62.
- Yuan, J. S.; Tiller, K. H.; Al-Ahmad, H.; Stewart, N. R. y Stewart, C. N. (2008) Plants to power: bioenergy to fuel the future. *Trends Plant Sci.* 13(8): 421-429.
- Zaitchik, B. F.; LeRoux, L. G. y Kellogg, E. A. (2000) Development of male flowers in *Zizania aquatica* (North American wild-rice; Gramineae). *Int. J. Biol. Sci.* 161(3): 345-351.
- Zanotti, C. A.; Pozner, R. y Morrone, O. (2010) Understanding spikelet orientation in Paniceae (Poaceae). *Am. J. Bot.* 97(5): 717-729.
- Zuloaga, F. O. (2014a). *Muhlenbergia phalaroides* (Kunth) P.M. Peterson. Disponible en: [http://www2.darwin.edu.ar/ImagenesIris/Lycurus%20phalaroides-FOZ-13126%20\(5\).JPG](http://www2.darwin.edu.ar/ImagenesIris/Lycurus%20phalaroides-FOZ-13126%20(5).JPG)

Zuloaga, F. O. (2014b). *Muhlenbergia bryophilus* (Döll) P.M. Peterson. Disponible en: [http://www2.darwin.edu.ar/ImágenesIris/Muhlenbergia%20bryophilus-FOZ-14383%20\(3\).JPG](http://www2.darwin.edu.ar/ImágenesIris/Muhlenbergia%20bryophilus-FOZ-14383%20(3).JPG)

Zuloaga, F. O. (2014c). *Erioneuron avenaceum* (Kunth) Tateoka var. *longiglume* (Parodi) Anton. Disponible en: [http://www2.darwin.edu.ar/ImágenesIris/Erioneuron%20avenaceum%20var.%20longiglume-FOZ-12797%20\(1\).JPG](http://www2.darwin.edu.ar/ImágenesIris/Erioneuron%20avenaceum%20var.%20longiglume-FOZ-12797%20(1).JPG)

Zuloaga, F. O. (2014d). *Munroa decumbens* Phil. Disponible en: [http://www2.darwin.edu.ar/ImágenesIris/Munroa%20decumbens-FOZ-13048%20\(1\).JPG](http://www2.darwin.edu.ar/ImágenesIris/Munroa%20decumbens-FOZ-13048%20(1).JPG)

8. APÉNDICES

Apéndice 1. Información de voucher de los taxa analizados en el estudio morfológico de las inflorescencias adultas. Referencias: (ASU) Arizona State University; (BA) Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia; (CTES) Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste; (K) Royal Botanic Gardens; (LIL) Herbario Fanerogámico de la Fundación Miguel Lillo; (LP) Herbario del Museo La Plata; (MEXU) Herbario Nacional de México; (RSA) Rancho Santa Ana Botanic Garden Herbarium; (SF) Herbario A. Ragonese; (SI) Herbario del Instituto de Botánica Darwinion; (UNSL) Herbario de la Universidad Nacional de San Luis.

Espece	Voucher
Subtribu Monanthochloinae	
<i>Distichlis acerosa</i> (Griseb.) H. L. Bell & Columbus	Pilatti, V. y col., 146 (SF); 147 (SF); Burkart, A. 27146 (SI); 12920 (SI); Biurrun, F. 2752 (CTES); 2181 (SI); Botta S.M. y Guoglionone E. R. 825 (CTES); Soriano A. 795 (SI)
<i>Distichlis australis</i> (Speg.) Villamil	Cabrera, A. L. 33053 (SI); Bell H. L. y Bell L. E. 334 (SI)
<i>Distichlis bajaensis</i> H.L.Bell sp.nov.	Stephenson S.N. 68-304a (MSC)
<i>Distichlis eludens</i> (Soderstr. & H. F. Decker) H. L. Bell & Columbus	Sohns E.R. 1539 a (K)
<i>Distichlis humilis</i> Phil.	Pilatti, V. y col., 91 (SF); Hunziker, J. H. 2106 (SI); Krapovick, A. 3145 (SI); Peterson P. M. y col., 12833 (SI); 12741 (SI); 15679 (SI); 15584(SI); 15577 (SI); Gomez- Kapla 90 (SI); Barros E. 963 (SI); Morrone O. y col., 2596 (SI); 2706 (SI); Herrera S. y Jiménez H. 81(SI); Renvoize S. A. 3522 (SI); Ceballos E. y col., 208 (SI); 200(SI); Cabezas V. 28 (SI); Michel R. y col., 2791(SI); Ruthsatz 8372 (SI); Hueck 415 (BA); Castellanos 27/728 (BA)
<i>Distichlis laxiflora</i> Hack.	Rodrigues, F. M. 190 (SI); Piergentili, D. 768 (SI); Nicora E. G. 6839 (SI); Villamil C.B. 4445 (SI); Lewis 617 (SI)
<i>Distichlis littoralis</i> (Engelm.) H. L. Bell & Columbus	Spellenberg R. 13406 (MEXU); Equihua M. y col., 12 (MEXU); Thorne R. F. y col., 53094 (RSA); 44715 (RSA); Beauchamp R. M. 2135 (RSA); Herndon A. 1756 (RSA)
<i>Distichlis palmeri</i> (Vasey) Fassett	Gould F. W. y Moran R. 11928 (K); Bariqalupi R. 2873 (K)
<i>Distichlis scoparia</i> (Nees ex Kunth) Arechav.	Biurrun F. y col., 5179 (CTES); 4909 (CTES); Seigo G. 1486 (CTES); Krapovickas A. y Cristobal C. L. 20632 (CTES); Parodi L. P. 13872 (CTES); Ragonese 311 (CTES); Catellamnos 20554 (LIL); Bell H. L. y Bell L. E. 363 (SI); 360 (SI); 361 (SI); 338 (SI); 342 (SI); 354 (SI); 359 (SI); 358 (SI); 353 (SI); 351(SI); 341 (SI); 339 (SI); 343 (SI); Villamil C. B. y Caceres J. E. 2256 (SI); Villamil C. B. y col., 1894 (SI); Soriano A. 2444 (SI); Peterson P.M. y col., 17479 (SI); 17526 (SI); Seijo G. 1906 (SI); Nicora E. G. 3792 (SI)

Apéndice 1. (continuación).

Espece	Voucher
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Pilatti, V. y col., 1 (SF); 3 (SF); 104 (SF); Vegetti 1290 (SF); Pensiero J. 1321 (SF); 7938 (SF); 1084 (SF); Pensiero et Exener 5787 (SF); 5832 (SF); Biurrun, F. 8166 (SI); Soriano, A. 1423(SI); Tur N. M. 1548 (SI); Burkart, A. 22902 (SI); Zuloaga, A. 11867 (SI); Rosa E., Scapinni E. 1050 (UNSL); Kiener W. 2968 (LIL); Hayward H y Legname P.R. 3180 (LIL); 3222 (LIL); Castellanos 30/343 (BA); Schinini A. y col., 19153 (CTES); Schulz A. G. 5664 (CTES); 10877 (CTES); 1797 (CTES); 17215 (CTES); S.C. 3588 (CTES); Saravia Toledo C. 1276 (CTES); Aguirre E. 557(CTES); Haene E. 1984 (CTES); Kiesling R.4864 (CTES); 7005 (CTES); Rosa E. B. 144 (CTES); Biurrun F. y col., 5178 (CTES); 5109 (CTES); Fosatti 703 (CTES); Insfrán P. s/n (CTES); Seigo G. 1487 (CTES); 1453 (CTES); Unamuno 92 (CTES); Zuloaga, F. O. 11166 (CTES); Villamil C. B., Cazzaniga M. 4338 (CTES); 4625 (CTES); Prina A. y col., 2367 (CTES); Bordón A. O. 2525 (CTES); Del Castillo A. 464 (CTES)
Subtribu Hilarinae	
<i>Hilaria cenchroides</i> Kunth	Peterson P. M. 15963 (K); Gould F. W. 9608 (K)
<i>Hilaria rigida</i> (Thurb.) Benth. ex Scribn.	Reeder J. R. & Reeder C. G. 7736 (ASU); Lehto y col., 11357 (ASU)
Subtribu Boutelouinae	
<i>Bouteloua aristidoides</i> (Kunth) Griseb.	Pilatti, V. y col., 26 (SF); 54 (SF); Morello J. y Cuezzo A.R. 129 (SI); Kiesling R. 4509 (SI); Zuloaga, F. y col., 12702 (SI); 10082 (SI); Peterson P.M. y col., 19322 (SI); 19473 (SI); 19313 (SI); Donadio S. y col., 59 (SI); Philip Cantino 652 (SI); Scarpa G.F. 613 (SI); Sanchez E. y Arriaga H. 1281 (SI); Rosa E. y Bianco C. 1614 (VMA); Sánchez E. 510 (BA); Isler 3 (BA); Ledda M s/n (LIL); Morello s/n (LIL); Warnock B.H. 21021 (LIL); Hitchcock A.S. 381 (LIL); Krapovickas A. y Cristóbal C.L. 20674 (CTES); Cabrera A. L. y col., 23311 (CTES); 15572 (CTES); Esteban E. 10679 (CTES); Speazzini C. s.n. (CTES); Pedersen T.M. 15212 (CTES); Brizuela J. 1109 (CTES); Cabrera A.L. y Marchionni J. 13094 (CTES); Zuloaga F.O. 6395 (CTES); 9462 (CTES); 9427 (CTES); Keller, H.A. 7029 (CTES); Meza Torres E.L. y col., 225 (CTES); Insfrán 754 (CTES); Krapovickas A. y Schinini A. 30450 (CTES); 30529 (CTES); Maranta A. 283 (CTES)

Apéndice 1. (continuación).

Espece	Voucher
<i>Bouteloua barbata</i> Lag.	Pilatti, V. y col., 72 (SF); Ambrosetti J.A. y Cavagnaro J.B. 34854 (CTES); Huelk 1011 (LIL); Cuezso A. 2155 (LIL); Till W. 10315 (LIL); Strother J.L. 1259 (LIL); Ruiz Leal 8751 (LIL); Zuloaga F.O.y col., 12747 (SI); 11866 (SI); Nee M. 57051 (SI); Donadio S. 61(SI); Ulibarri E.A. 357 (SI); Philip Cantino 666 (SI); Reeder J.R. y Reeder C.G. 8604 (SI); 8407(SI); Burkart A. 12255 (SI); 12269 (SI); Hunzinker J.H. y col., 13160 (SI); Covas G. 3583 (SI); 1390 (SI); Gentry H.S.14338 (SI)
<i>Bouteloua chasei</i> Swallen	Jauregui P. y Castillo M. 208 (MEXU); Blanco 2135 (MEXU); Clarkn P. Cowan 3621 (MEXU)
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S. Watson	J. Balleza C. 1550 (MEXU); Pringle C.G. 9018 (MEXU); Navarro A.M. 993; Benitez A. 2731 (MEXU)
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	Pilatti, V. y col., 7 (SF); 50 (SF); S/N s/n (LIL); Vervoorst F. 8497 (LIL); Castellanos 3167 (LIL); Vliblasvi E.A. 635 (LIL); Leuenberger B. 4969 (BA); Rosa E., Scapinni E., Ocampo 228 (VMA); Kiesling, R. y col., 5104 (SI); Zuloaga, F.O. y col., 10719 (SI); 6205 (SI); Prina A. y col., 29978 (CTES); Roig E. 8591 (CTES); Kiesling, R. y col., 10152 (CTES); Morrone O. y col., 2347 (CTES); Saravia Toledo C. 1910 (CTES); 12878 (CTES); 12722 (CTES); Cialdella A.M. y col., 355 (CTES); 331 (CTES); Carnaval R. 307 (CTES); Schulz A.G. 6560 (CTES)
<i>Bouteloua dimorpha</i> Columbus	Ekman E.L. 13257 (KEW); Hinton G.B. 133304 (KEW); Iltis H.H. y Lasseige A. 842 (KEW); Hitckcock A.S. 681 (KEW).
<i>Bouteloua disticha</i> (Kunth) Benth.	Llatas Quiroz S. 1082 (SI); Laegaard S. 19854 (SI).
<i>Bouteloua diversispicula</i> Columbus	Zuñiga Díaz D. s/nº (MEXU); S/N 126 (MEXU); Navarro Macias A. 1385 (MEXU).
<i>Bouteloua elata</i> Reeder & C. Reeder	Navarrete de la Paz M. 50 (MEXU).
<i>Bouteloua eriopoda</i> (Torr.) Torr.	Bernal M.A. s/n (MEXU); Felger R.S. y Wilson M.F. 93-614 (MEXU); Quiñones Fermán 127 (MEXU).
<i>Bouteloua gracilis</i> (Kunth) Lag. ex Griffiths	Díaz V. I. 272 (MEXU); Flores G. C. 11-76a (MEXU); Reeder J.R. y Reeder C.R. 4295 (MEXU); Artega Saucedo M.C. 771 (MEXU); Chas H.Q. 40 (RSA)
<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.	Palmer E.J. 10991 (SI); Chase V.H. 5143 (SI); Alcantar A.A. s/nº (MEXU); P. Tenorio L. y col., 7415 (MEXU); Arteaga Saucedo M.C. 773 (MEXU).
<i>Bouteloua johnstonii</i> Swallen	Johnston M.C. y col., 12114 (MEXU).
<i>Bouteloua karwinskii</i> (E. Fourn.) Griffiths	Alcalá F. 015 México (MEXU); Reeder J.R. y Reeder C.G. 4077 (MEXU); Fuentes R.G. 327 (MEXU); Garza C.J. y Castillo B.M. (MEXU); Henrickson J. 6714 (MEXU).

Apéndice 1. (continuación).

Especie	Voucher
Bouteloua media (E. Fourn.) Gould & Kapadia	Carrillo Soberón A. 963 (SI).
Bouteloua megapotamica (Spreng.) Kuntze	Pilatti, V. y col.,. 13 (SF); 48 (SF); 89 (SF); Carletti 9 (SF); Pensiero J. 929 (SF); Pire Nisensohn 5572 (SF); Rosa E. y Scapinni E. 971 (VMA); Marino 2156 (SI); Burkart, A. 10193 (SI); Ulibarri, E.A. 855 (SI); Hunziker J.H. 1689 (BA); Hunziker A. T. 400 d (BA); Buchinger 29265 (BA); Pozzo D. s/n (LIL); Castellanos s/n (LIL); Meyer T. 10050 (LIL); Krapovickas A. 6418 (LIL); Morello, J. y Cuezco A.R. 1075 (LIL); Ruiz Huidobro 1250 (LIL); Royo O. 11 (CTES); Martínez Crovetto 4837 (CTES); Pedersen T.M. 5840 (CTES); Saravia Toledo C. y col.,. 13438(CTES); Krapovickas A. y Seijo G. 47528 (CTES); Ragonese A. y Paccinini B. 9415 (CTES); 6490 (CTES); Pertusi L. 169 (CTES); Villamil C. 3263 (CTES); Biurrun F. y Pagliari E. 2704 (CTES); Schinini A. y col.,. 23710 (CTES); Carnevali R. 3859 (CTES); Ahumada O. 1418 (CTES); Quarín C. 3339 (CTES); 1642 (CTES); Krapovickas A. y col.,. 25918 (CTES); 22121(CTES); Schulz A.G. 18672 (CTES); 16013 (CTES); Mussart P.A s.n. (CTES); Meyer T. 10050 (CTES); Krapovickas A. Y Cristobal C. L. 14684 (CTES); Pire E.F. 551 (CTES).
Bouteloua parryi (E. Fourn.) Griffiths	Zamudio S. y Ocampo G. s/n° (MEXU); Francisco J. y Santana M. 8333 (MEXU); Calzada J.I. 20440 (MEXU).
Bouteloua repens (Kunth) Scribn.	Díaz Vilchis I. 613 (SI); 152 (SI); Zúñiga D. s/n° (SI); Gould F.W. 12624 (KEW); 10020b (KEW); Sohns E.R. 740 (KEW); Duane Isely 10863 (KEW); Hubert Kruse 87 ^a (MEXU); Lizama M.J. 1203 (MEXU).
Bouteloua simplex Lag.	Pilatti, V. y col.,. 64 (SF); 65 (SF); 82 (SF); Peterson P.M. y col.,. 19555 (SI); Candia, D. 11 (SI); Beck, S.G. 342 (SI); Arriaga M. y Aliscioni A. 340 (BA); Castellanos 20001 (BA); Otto Bunchtien 171 (LIL); Schreiter 10271 (LIL); Lillo 3723 (LIL); Infantes Vera J. 4070 (LIL); Zuloaga F.O. y col.,. 10911 (CTES); Saravia Toledo C. y col.,. 13015 (CTES); Parodi L.R. 9730 (CTES); Ruiz Leal 21 693 (CTES); Krapovickas A. y Schinini A. 35763 (CTES); 35757 (CTES); Murňak A. y col.,. 223 (CTES); Reales A. 1936 (CTES); Negritto M. y col.,. 384 (CTES); Jorgensen 1657 (CTES); Meyer T. y col.,. 21379 (CTES); Reales A. 1727 (CTES); Nicora E. y col.,. 8954 (CTES).
Bouteloua triaena (Trin. ex Spreng.) Scribn.	Miranda S.A. 1234 (MEXU); Ernest Lyonnet 1176 (MEXU); Reeder J.R. y Reeder C.G. 4368 (MEXU); Calzada J.I. 20345 (MEXU); Pringle C.G. 4782 (MEXU).

Apéndice 1. (continuación).

Espece	Voucher
<i>Bouteloua trifida</i> Thurb.	Tharp B.C. 43A61 (SI); Miller J.S. y col., 5658 (SI); Gálvan G. 480 (MEXU); Encina J.A. 2435 (MEXU); Iribe F. 518 (MEXU); Thorne R.F. y col., 55569 (RSA); 51427 (RSA).
<i>Bouteloua uniflora</i> Vasey.	Waller F.R. 2153 (KEW); Peterson P.M. y col., 15965 (KEW); 10588 (KEW); Hiriart P. y col., 284 (MEXU); Hinton y col., 19588 (MEXU); Villalpando J.L. 1543 (MEXU).
<i>Bouteloua williamsii</i> Swallen	Benitez A.M. 261 (MEXU); Miranda F. 2982 (MEXU); Aragón L. 127 (MEXU).
Subtribu Scleropogoninae	
<i>Munroa andina</i> Phil.	Castellanos s.n. (BA); Peterson P. M. 15504 (SI)
<i>Munroa argentina</i> Griseb.	Pilatti, V. y col., 128 (SF); 88 (SF); 71 (SF); 74 (SF); 62 (SF); Reales A. 1946 (LIL); Peterson P. M. 19267 (SI); Zuloaga F. O. y col., 9461 (SI); Castellanos s.n (BA)
<i>Munroa decumbens</i> Phil.	Pilatti, V. y col., 93 (SF); 81 (SF); Zuloaga F. O. y col., 11189 (SI)
<i>Munroa mendocina</i> Phil.	Pilatti V. y col., 36 (SF); Castillon L. 1643 (LIL); Biurrun, R. y col., 4228 (SI); H. A. L. H. D. 1850 (SI)
<i>Erioneuron avenaceum</i> (Kunth) Tateoka	Pilatti, V. y col., 73 (SF); 84 (SF); 108 (SF); Nicora E. y col., 9186 (SF); 8995 (SF); 8896 (SF); 8878 (SF); Cabrera A. L. 27050 (SI); Beck ST. G. y Paniagua N. 26958 (SI); Hunziker A. T. 2636 (SI); Kiesling R. y col., 5966 (SI); 3499 (SI); Apochian C. y col., 239 (SI); Zuloaga F. O. y col., 6411 (SI); 9212 (SI); 9347 (SI); 10647 (SI); Hunziker J. y Palacios R. A. 8453 (SI); Peterson P. M. 19477 (SI); Ciadella A. M. y col., 414 (SI); Veturi S. 4879 (SI); Meyer T. y col., 3151 (SI); Cabrera A. L. 31560 (SI); Pedersen T. M. 15248 (CTES); Cialdella A. M. y col., 187 (CTES); Paula-Souza J. y col., 7650 (CTES); Meyer T. y col., 21385 (LIL); Armando Reales 1784 (LIL); Cabrera A. L. y col., 24372 (LP); Cabrera A. L. 8822 (LP); 17025 (LP); Castellanos s.n. (BA)
<i>Erioneuron nealleyi</i> (Vasey) Tateoka	Gonzalez-Medrano F. y col., 6941 (MEXU); Ernerst Lyonnet(MEXU); Espinosa A. J. (MEXU)
<i>Erioneuron pilosum</i> (Buckley) Nash	Pilatti, V. y col., 39 (SF); Castellanos s.n. (BA); Perez Morean s.n. (BA); Boelcke O. y col., s.n. (CTES); Ruiz Leal 945 (CTES); Balegno B. 1511 (CTES); Prina A. y col., 1332 (CTES); Melis L. O. 343 (LIL); Ruiz Leal 11893 (LIL); Kiesling R. y col., 10153 (SI); Covas G. 15082 (SI); Bruch Carette 283 (SI); Prina A. y col., 1945 (SI); Boelcke O. y col., 9909 (SI); Kiesling R. 1059 (SI); Covas G. 1001 (SI); Lee Anderson D. 1673 (SI); Boelcke O. y col., 15488 (SI); Lagiglia H. A. 1490 (LP); Cabrera A. L. y col., 18069 (LP)

Apéndice 1. (continuación).

Espece	Voucher
<i>Scleropogon brevifolius</i> Phil.	Reeder J. R. y Reeder C. G. 7929 (SI); 8611 (SI); 8583 (SI); 7930 (SI); 8601 (SI); 7933 (SI); Bro G. Arséne 16418 (SI); Peterson P. M. y col., 19280 (SI); Pedersen T. M. 15231 (CTES); kiesling R. y col., 10190 (CTES); Novara L. y Neuman R. 0721 (CTES); Hitchcock A. S. 683 (LIL); Spegazzini C s.n. (LP)
<i>Blepharidachne benthamiana</i> (Hack.) Hitchc.	Spegazzini 310 (LP); Guiñazu J. R. 17 (LP); Sayago M. 1462 (BA); Covas G. 3540 (SI)
Subtribu Muhlenbergiinae	
<i>Muhlenbergia alamosae</i> Vasey	Vega R. 10573 (MEXU); Beetle A. A. y col., 3722 (MEXU); Van Devender T.R. 97-406 (MEXU)
<i>Muhlenbergia angustata</i> (J. Presl) Kunth	Peñafiel M. y col., 71 (SI); Beck St.G. 27446 (SI); Rodriguez 390 (BA)
<i>Muhlenbergia alopecuroides</i> (Griseb.) P. M. Peterson & Columbus	Jorgensen P. 1358 (SI); Castellanos A. 45 (SI); Kiesling R. y col., 74439 (BA); Reeder J. R. y Reeder C. G. 3229 (BA); Parada A. 696 (BA); Saravia Toledo J. 13756 (CTES); Hunzinker A. T. 5261 (LP)
<i>Muhlenbergia arenicola</i> Buckley	Tharp B. C. 43A33 (SI)
<i>Muhlenbergia arizonica</i> Scribn.	Aguirre S. 226 (MEXU); Martínez J. L. 541 (MEXU); Palmer E. 536 (MEXU)
<i>Muhlenbergia arsenei</i> Hitchc.	Roos J.C. y Roos A. R. 4896 (RSA); Thorne R. F. y col., 47991 (RSA); Wiggins I.L. y Demaree D. 4946 (RSA); Thorne R.F. y col., 61495 (RSA); Gooding L.N- y Gooding B. 329 (RSA)
<i>Muhlenbergia asperifolia</i> (Nees & Meyen ex Trin.) Parodi	Pilatti, V. y col., 58 (SF); Morrone O. y col., 5951 (SI); Gephardt H. B. 1080 (BA); Cuello S. 125 (LIL); Schulz A.g. 6113 (CTES); Kiesling R. y col., 9137 (CTES); Leon R. 3615 (CTES); Cabrera A. L. 8933 (LP)
<i>Muhlenbergia atacamensis</i> Parodi	Peterson P. M. y col., 19626 (SI); Beck S. G. 19971 (SI); Cabrera A. L. 15355 (LP)
<i>Muhlenbergia biloba</i> Hitchc.	Pringle C. G. 10147 (MEXU)
<i>Muhlenbergia brevis</i> C. O. Goodd	Peterson P. M. y Annable C. R. 5778 (MEXU); 4512 (MEXU); 4061 (MEXU); Vergara B. M. A. 179 (MEXU)
<i>Muhlenbergia bryophilus</i> (Döll) P. M. Peterson	Pilatti, V. y col., 143 (SF); Peterson P. M. y col., 19621 (SI); Deginani N. y col., 736 (SI); Venturi S. 2998 (BA); Venturi S. 3744 (BA); Novara L. J. 776 (BA); Krapovickas A. y Schinini A. 35855 (CTES); Maruñak V. y col., 289 (CTES)
<i>Muhlenbergia californica</i> Vasey	Fraga N. y col., 1256 (RSA); Swinney D. 3277 (RSA)
<i>Muhlenbergia cenchroides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P. M. Peterson	Egrain Morales Martinez J. 321 (MEXU); Lizama M. J. 708 (MEXU); López Montoya J. 161 (MEXU); L. Luna. M. s/n (MEXU); Avalos M. A. 247 (MEXU)

Apéndice 1. (continuación).

Espece	Voucher
Muhlenbergia ciliata (Kunth) Trin.	Peterson P. M. y col., 19438 (SI); Saravia Toledo C. y col., 11723 (SI); Pringle C. G. 13245 (SI); Legname P. R. y A. R. Cuezso 7936 (LIL); Cabrera A. L. 13516 (LP)
Muhlenbergia diversiglumis Trin.	Leagaard Simon 20324A (SI)
Muhlenbergia dumosa Scribn. ex Vasey	Palmer E. 406 (MEXU); González E. 1381 (MEXU); Rogers Mcvaugh 25595 (MEXU); Gonzalez Ledesma M. y Perez de la Rosa J. A. 497 (MEXU)
Muhlenbergia emersleyi Vasey	Carranza M. A. y col., C4076 (MEXU); Fierros R. 130 (MEXU); Figueroa Brito S. y Guzman Rivera F. Y. 887 (MEXU)
Muhlenbergia fastigiata (J. Presl) Henrard	Peterson P. M. y col., 19628 (SI); Deginani N. y col., 551 (SI); Meyer 4897 (LIL); Cabrera A. L. 15391 (LP); Cabrera A. L. 17712 (LP)
Muhlenbergia filiformis (Thurb. ex S. Watson) Rydb.	Nobs M.A. y Smith S.G. 1367 (RSA); Gross L. y col., 5260 (RSA); Wood J.M. 2170 (RSA); Reed F.M. 6091 (RSA); Gross L. y col., 3522 (RSA)
Muhlenbergia flaviseta Scribn.	González S. y Rzedowsli J. 2365 (MEXU); Herrera Y. 17 (MEXU); Jimenes R. y Acevedo S. 75 (MEXU)
Muhlenbergia fragilis Swallen	Peterson P. M. y col., 4150 (MEXU); Peterson P. M. y col., 8055 (MEXU); Reeder J. R y Reeder C. G. 3819 (RSA); Beetle, A. A. 7874 (RSA); Steinmann V. W. y Zamudio S. 2770 (RSA)
Muhlenbergia geminiflora (Kunth) P. M. Peterson	Herrera A. 273 (MEXU); Gonzales Quinteros U. 1237 (MEXU); Carrillo Soberón A. 1316 (MEXU)
Muhlenbergia gigantea (E. Fourn.) Hitc.	Hinton G. B. 2386 (K)
Muhlenbergia glauca (Nees) B. D. Jacks.	Blanco E. S. 1552 (MEXU); Cano M. G. 112 (MEXU)
Muhlenbergia jonesii (Vasey) Hitc.	Reeder J. R. y Reeder C. G. 5809 (RSA); 6170 (RSA); 5808 (RSA)
Muhlenbergia ligularis (Hack.) Hitc.	Renvoiza S.A. y Leagaard S. 5080 (SI); Rodriguez F.M. 452 (SI); Rodriguez F.M. 452 (BA); Asplund E. 7525 (LP)
Muhlenbergia microsperma (DC.) Kunth	Porter D. M. 285 (MEXU); Thorne R. F. y col., 62213 (MEXU); Ancona H. L. s/n (MEXU)
Muhlenbergia minutissima (Steud.) Swallen	Noyes, R. y col., 675 (RSA); Reeder J. R. y Reeder C. G. 4592 (RSA); Peterson P. M. y Annable C. R. 4744 (RSA); 4627 (RSA); 4742 (RSA)
Muhlenbergia montana (Nutt.) Hitc.	Peterson P. M. y Catalan P. 17770 (K); Sonhs E. R. 576 (K); Reeder J. R. y Reeder C. G. 5577 (K)
Muhlenbergia pauciflora Buckley	Fishbein M. y col., 710 (MEXU); Acosta P. R. 2515 (MEXU); Allred K. W. y Valdes J. 5754 (RSA)

Apéndice 1. (continuación).

Espece	Voucher
Muhlenbergia pereilema P. M. Peterson	Cellez O. 3881 (MEXU); Calónico Soto, C. 11556 (MEXU); Iltis H. H. y Solheim S. 3071 (MEXU)
Muhlenbergia peruviana (P. Beauv.) Steud.	Pilatti, V. y col., 78 (SF); 138 (SF); 139 (SF); Hensen I. 744 (SI); Venturi S. 3745 (SI); Jörgensen P. 1722 (BA); Fernández J. 79851 (BA); Hunzinjer A. T. 1842 (LIL); Saravia Toledo C. y col., 13008 (CTES); Schinini A. y col., 34641 (CTES); Negritto M. A. y col., 386 (CTES); Cabrera A. L. 15423 (LP); Hurrell J. A. 43 (LP); Fabris H. A. 3968 (LP)
Muhlenbergia porteri Scribn. Ex Beal	Gonzalez M. y Gonzalez S. 1625 (MEXU); Swearingen T. A. 1214 (RSA); Barkworth M. E. y col., 1581 (RSA); Sanders A. C. y col., 34341 (RSA)
Muhlenbergia purpusii Mez	Medrano F. G. y col., 4986 (MEXU); Reeder J. R. y Redeer C. G. 4810 (MEXU)
Muhlenbergia quadridentata (Kunth) Trin.	Hitchcock A. S. 5981 (SI)
Muhlenbergia ramulosa (Kunth) Swallen	Ventura A. 2850 (SI); Venturi S. 3024 (SI); Vera Santos J. 3581 (LIL)
Muhlenbergia repens (J. Presl) Hitchc.	Reeder J. R. y Redeer C. G. 3772 (MEXU); Villapando P. J. L. 1539 (MEXU); Zamudio S. 3386 (MEXU)
Muhlenbergia richardsonis (Trin.) Rydb.	Steve Boyd y col., 2632 (MEXU); Lowel Ahart 14, 201 (RSA); Philip A. M. 15347 (RSA); Wolf C. B. s/n° (RSA); Schlegel W. y col., 14 (RSA); Halse R. R. 6551 (RSA)
Muhlenbergia rigens (Benth.) Hitchc.	Santiesteban J. 83 (MEXU); Hoover, R. F. 4620 (K); Howar Scott Gentry 1931 (K)
Muhlenbergia rigida (Kunth) Kunth	Pilatti V. y col., 86 (SF); Saravia Toledo S. 12450 (SI); Zuloaga F. y col., 5961 (SI); G. B. H. 4720 (BA); Arias y Perea 23 (LIL); Saravis Toledo C. y col., 13013 (CTES); Fabris H. A. 4226 (LP)
Muhlenbergia shepherdii (Vasey) Swallen	Hitchcock A. S. 1316 (K)
Muhlenbergia schreberi J.F. Gmel.	Montes J. E. 15340 (SI); Peterson P. M. y col., 19443 (SI); Perez Morean s/n (BA); Ahumada O. y col., 3648 (CTES); Saravia Toledo C. y col., 13170 (CTES); Lanfranchi A.E. 1506 (LP)
Muhlenbergia tenella (Kunth) Trin.	Kruse H. 1321 (MEXU)
Muhlenbergia tenuifolia (Kunth) Kunth	Pilatti, V. y col., 112 (SF); Cárdenas M. E. 60 (SI)
Muhlenbergia texana Buckley	Reeder J. R. y Redeer C. G. 4229 (MEXU); 3217 (MEXU); Peterson P. M. y col., 8015 (MEXU)
Muhlenbergia torreyi (Kunth) Hitchc. ex Bush	Prina, A. y col., 1669 (SI); Covas, G. 2068 (SI); Castillos L. 40170 (LIL); Bottino O. 82 (LP)
Muhlenbergia tricholepis (Torr.) Columbus	Vera Santos J. 1967 (K); Hinton G. B. 4922 (K)

Apéndice 2. Información de las especies utilizadas para el estudio de desarrollo de las inflorescencias. Referencias: (SF) Herbario ‘Arturo Ragonese’ de la Universidad Nacional del Litoral.

Espece	Provincia de origen	Voucher
<i>Distichlis acerosa</i> (Griseb.) H. L. Bell & Columbus	Córdoba, La Rioja, Catamarca (Argentina)	Pilatti, V. y col., 30, 34, 35, 147 (SF)
<i>Distichlis humilis</i> Phil.	Salta (Argentina)	Pilatti, V. y col., 91, 100 (SF)
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Santa Fe (Argentina)	Vegetti, A.C. 1290 (SF)
<i>Bouteloua aristidoides</i> (Kunth) Griseb.	Córdoba (Argentina)	Pilatti, V. y col., 26 (SF)
<i>Bouteloua barbata</i> Lag.	Jujuy (Argentina)	Pilatti, V. y col., 72 (SF)
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	Córdoba (Argentina)	Pilatti, V. y col., 7 (SF)
<i>Bouteloua megapotamica</i> (Spreng.) Kuntze	Córdoba, Santa Fe (Argentina)	Pilatti, V. y col., 13,89,160 (SF)
<i>Bouteloua simplex</i> Lag.	Jujuy (Argentina)	Pilatti, V. y col., 64, 82 (SF)
<i>Erioneuron avenaceum</i> (Kunth) Tateoka	Jujuy (Argentina)	Pilatti, V. y col., 73, 84 (SF)
<i>Muhlenbergia asperifolia</i> (Nees & Meyen ex Trin.) Parodi	Jujuy (Argentina)	Pilatti, V. y col., 58 (SF)
<i>Muhlenbergia bryophilus</i> (Döll) P. M. Peterson	Tucuman (Argentina)	Pilatti, V. y col., 143 (SF)
<i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud.	Tucuman (Argentina)	Pilatti, V. y col., 139 (SF)
<i>Muhlenbergia phalaroides</i> (Kunth) P.M. Peterson	Jujuy (Argentina)	Pilatti, V. y col., 85 (SF)
<i>Muhlenbergia tenuifolia</i> (Kunth) Kunth	Salta (Argentina)	Pilatti, V. y col., 112 (SF)
<i>Munroa argentina</i> Griseb.	Jujuy (Argentina)	Pilatti, V. y col., 74 (SF)
<i>Munroa decumbens</i> Phil.	Salta (Argentina)	Pilatti, V. y col., 93 (SF)
<i>Munroa mendocina</i> Phil.	La Rioja (Argentina)	Pilatti, V. y col., 36 (SF)

Apéndice 3. Información de los taxa utilizados en los estudios moleculares y sus correspondientes números de acceso a GenBank. Las secuencias generadas por este estudio se presentan con X en letra negra y el resto son de: ⁽¹⁾ Peterson y col., 2010a; ⁽²⁾ Peterson y col., 2012; ⁽³⁾ Bell y Columbus, 2008; ⁽⁴⁾ Bell, 2010; ⁽⁵⁾ Siqueiros – Delgado y col., 2013; ⁽⁶⁾ Columbus y col., 2007 y ⁽⁷⁾ Peterson y col., 2010b.

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank							
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk	
GRUPO INTERNO										
Subtribu Monanthochloinae										
Distichlis acerosa (Griseb.) H. L. Bell & Columbus	Argentina	Bell 389	EF196897 ³		EF561671 ³					
	Argentina	Pilatti 17 -30		XXXXXX		XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX
Distichlis australis (Speg.) Villamil	Argentina	Bell 330	EF196875 ³		EF561650 ³					
Distichlis bajaensis H. L. Bell	Mexico	Bell 458	GU562862 ⁴		GU562866 ⁴					
Distichlis eludens (Soderstr. & H. F. Decker) H. L. Bell & Columbus	México	Reed 6430	GU359139 ¹			JQ345320 ²	GU360158 ¹	GU360290 ¹		
	México	Bell 250			EF561675 ³					
Distichlis humilis Phil.	Argentina	Peterson, Soreng, Salariato & Panizza 19362	GU359333 ¹	GU359430 ¹	GU359693 ¹	GU359835 ¹	GU360035 ¹	GU360478 ¹	GU360502 ¹	
Distichlis laxiflora Hack.	Argentina	Bell 367	EF196881 ³		EF561656 ³					
Distichlis littoralis (Engelm.) H. L. Bell & Columbus	México	Moran 10570	GU359157 ¹	GU359460 ¹	GU359748 ¹	GU359970 ¹	GU360235 ¹	GU360422 ¹	GU360699 ¹	

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank							
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk	
Distichlis palmeri (Vasey) Fasset	México	Columbus 3586	EF196883 ³		EF561658 ³					
Distichlis scoparia (Nees ex Kunth) Arechav.	Argentina	Peterson, Soreng & Refulio-Rodriguez 17475	GU359334 ¹	GU359480 ¹	GU359694 ¹	GU359803 ¹	GU360034 ¹	GU360477 ¹	GU360501 ¹	
Distichlis spicata (L.) Greene	Argentina	Peterson, Soreng & Refulio-Rodriguez 17484	GU359335 ¹	GU359479 ¹	GU359706 ¹	GU359802 ¹	GU360033 ¹	GU360476 ¹	GU360500 ¹	
Subtribu Hilarinaea										
Hilaria cenchroides Kunth	México	Peterson & Saarela 22339	GU359143 ¹	GU359424 ¹	GU359736 ¹	GU359813 ¹	GU360055 ¹	GU360380 ¹	GU360697 ¹	
Hilaria rigida (Thurb.) Benth. ex Scribn	United States	Boyd 11566	JQ345200 ²	JQ345229 ²		JQ34356 ²		JQ345311 ²	JQ345269 ²	
Subtribu Boutelouinae										
Bouteloua aristidoides (Kunth) Griseb.	México	Peterson & Saarela 21994	GU359279 ¹	GU359417 ¹	GU359570 ¹	GU359852 ¹	GU360104 ¹	GU360304 ¹	GU360558 ¹	
Bouteloua barbata Lag.	México	Peterson & Saarela 22002	GU359280 ¹	GU359416 ¹			GU360105 ¹	GU360303 ¹	GU360557 ¹	
	Argentina	Nagahama N. 5			XXXXXX	XXXXXX				
Bouteloua chasei Swallen	México	Jauregui & Castillo 208	XXXXXX		XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX			

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank							
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk	
Bouteloua chondrosioides (Kunth) Benth. ex S. Watson	México	Columbus 2422	JF791628 ⁵							
Bouteloua curtispicula (Michx.) Torr.	México	Peterson & Saarela 22005	GU359281 ¹	GU359415 ¹				GU360106 ¹	GU360556 ¹	
	Argentina	Pilatti 7			XXXXXX	XXXXXX		XXXXXX		
Bouteloua dimorpha Columbus	México	Peterson & Saarela 22281	GU359283 ¹	GU359413 ¹				GU360108 ¹	GU360301 ¹	GU360554 ¹
Bouteloua disticha (Kunth) Benth.	México	Siqueiros 4539	EF060141 ⁵							
Bouteloua diversispicula Columbus	México	Peterson & Saarela 22254	GU359284 ¹	GU359423 ¹				GU360109 ¹	GU360553 ¹	
Bouteloua elata Reeder & C. Reeder	México	Navarrete de la Paz 50			XXXXXX			XXXXXX		
Bouteloua eriopoda (Torr.) Torr.	México	González 87			XXXXXX			XXXXXX		
Bouteloua gracilis (Kunth) Lag. ex Griffiths	México	Peterson & Saarela 22015	GU359285 ¹	GU359411 ¹				GU360110 ¹	GU360552 ¹	
Bouteloua hirsuta Lag.	México	Peterson & Saarela 22203		GU359410 ¹				GU360111 ¹	GU360593 ¹	
Bouteloua johnstonii Swallen	México	Columbus 2851	JF791630 ⁵							

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank							
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk	
Bouteloua karwinskii (E. Fourn.) Griffiths	México	Columbus 2208	JF791631 ⁵							
	México	Garza & Castillo 208								XXXXXX
Bouteloua media (E. Fourn.) Gould & Kapadia	México	Siqueiros 4594	EF060159 ⁵							
Bouteloua megapotamica (Spreng.) Kuntze	Argentina	Pilatti 89 y 13	XXXXXX							
Bouteloua parryi (E. Fourn.) Griffiths	México	Peterson & Saarela 22252	GU359244 ¹	GU359409 ¹				GU360112 ¹	GU360300 ¹	GU360563 ¹
Bouteloua repens (Kunth) Scribn.	México	Peterson, González Elizondo, Rosen & Reid 21232	GU359271 ¹	GU359407 ¹	GU359568 ¹	GU359850 ¹	GU360131 ¹	GU360298 ¹	GU360608 ¹	
Bouteloua simplex Lag.	México	Peterson, Saarela & Flores Villegas 21289	GU359231 ¹	GU359406 ¹	GU359571 ¹	GU359834 ¹	GU360132 ¹	GU360297 ¹	GU360607 ¹	
Bouteloua triaena (Trin. ex Spreng.) Scribn.	México	Columbus 2338	EF060175 ⁵							
	MEXU	Miranda 1234								XXXXXX

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank							
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk	
<i>Bouteloua trifida</i> Thurb.	USA. Texas	Columbus 2126	EF153027 ⁶							
<i>Bouteloua uniflora</i> Vasey.	México	Peterson, Saarela & Stančik 21423	GU359232 ¹	GU359383 ¹	GU359567 ¹	GU359848 ¹	GU360133 ¹	GU360296 ¹	GU360606 ¹	
<i>Bouteloua williamsii</i> Swallen	México	Columbus 2353	EF060189 ⁵							
Subtribu Scleropogoninae										
<i>Blepharidachne benthamiana</i> (Hack.) Hitchc.	Argentina	Melix & Cherobini 570	GU359275 ¹		GU359582 ¹	GU359857 ¹	GU360100 ¹			GU360579 ¹
<i>Erioneuron avenaceum</i> (Kunth) Tateoka	Argentina	Peterson, Soreng, Salariato & Panizza 19329	GU359310 ¹	GU359441 ¹	GU359773 ¹	GU359822 ¹	GU360063 ¹	GU360403 ¹	GU360525 ¹	
<i>Erioneuron nealleyi</i> (Vasey) Tateoka	México	Peterson & Lara Contreras 19964	GU359311 ¹		GU359774 ¹	GU359821 ¹	GU360062 ¹	GU360388 ¹	GU360524 ¹	
<i>Erioneuron pilosum</i> (Buckley) Nash	Argentina	Pilatti 39	XXXXXX			XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX
<i>Munroa andina</i> Phil.	Argentina	Peterson, Soreng, Salariato & Panizza 19552	GU359120 ¹	GU359394 ¹	GU359632 ¹	GU359965 ¹	GU360251 ¹			GU360722 ¹

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Munroa argentina Griseb.	Chile	Peterson, Soreng & Judziewicz 15505	GU359121 ¹	GU359385 ¹	GU359633 ¹	GU360006 ¹	GU360260 ¹		GU360723 ¹
Munroa decumbens Phil.	Argentina	Pilatti 81	XXXXXX		XXXXXX		XXXXXX		XXXXXX
Munroa mendocina Phil.	Argentina	Pilatti 36	XXXXXX		XXXXXX		XXXXXX		XXXXXX
Scleropogon brevifolius Phil.	Argentina	Peterson, Soreng, Salariado & Panizza 19280	GU359203 ¹	GU359530 ¹	GU359611 ¹	GU359919 ¹	GU360167 ¹		GU360635 ¹
Subtribu Muhlenbergiinae									
Muhlenbergia alamosae Vasey	México	Peterson & Saarela 22104	HM143039 ⁷	HM143347 ⁷	HM143436 ⁷	HM143140 ⁷	HM143243 ⁷	HM143530 ⁷	HM143626 ⁷
Muhlenbergia angustata (J. Presl) Kunth	Perú	Peterson, Soreng & Montoya Quino 21958	HM143042 ⁷	HM143350 ⁷	HM143439 ⁷	HM143143 ⁷	HM143246 ⁷	HM143533 ⁷	HM143628 ⁷
Muhlenbergia alopecuroides (Griseb.) P. M. Peterson & Columbus	México	Peterson 22008	GU359153 ¹	GU359451 ¹	GU359745 ¹	GU359975 ¹	GU360223 ¹	GU360425 ¹	GU360687 ¹
Muhlenbergia arenicola Buckley	México	Peterson & Lara Contreras 19947	GU359166 ¹	GU359462 ¹	GU359620 ¹	GU359960 ¹	GU360209 ¹	GU360413 ¹	GU360674 ¹
Muhlenbergia arizonica Scribn.	México	Peterson & Saarela 22173	HM143045 ⁷	HM143353 ⁷	HM143442 ⁷	HM143146 ⁷	HM143249 ⁷	HM143536 ⁷	HM143631 ⁷

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Muhlenbergia arsenei Hitc.	México	Peterson & Cayouette 15208	HM143046 ⁷	HM143354 ⁷	HM143443 ⁷	HM143147 ⁷	HM143250 ⁷	HM143537 ⁷	HM143632 ⁷
Muhlenbergia asperifolia (Nees & Meyen ex Trin.) Parodi	Chile	Peterson, Soreng, Finot & Judziewicz 15452	HM143048 ⁷	HM143356 ⁷	HM143444 ⁷	HM143149 ⁷	HM143252 ⁷	HM143539 ⁷	HM143634 ⁷
Muhlenbergia atacamensis Parodi	Argentina	Peterson, Soreng, Salariato, & Panizza 19626	GU359344 ¹	GU359382 ¹	GU359729 ¹	GU359879 ¹	GU360115 ¹	GU360489 ¹	GU360595 ¹
Muhlenbergia biloba Hitc.	México	Peterson, Annable & Herrera 7946	GU359258 ¹			GU359859 ¹	GU360098 ¹	GU360309 ¹	GU360550 ¹
Muhlenbergia brevis C. O. Goodd.	México	Peterson & Saarela 22023	HM143049 ⁷	HM143357 ⁷	HM143445 ⁷	HM143150 ⁷	HM143253 ⁷	HM143540 ⁷	HM143635 ⁷
Muhlenbergia bryophilus (Döll) P. M. Peterson	México	Columbus 3565	GQ397862						
	Argentina	Pilatti 143		XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX
Muhlenbergia californica Vasey	USA	Peterson & Barron 5013	HM143050 ⁷	HM143358 ⁷	HM143446 ⁷	HM143151 ⁷	HM143254 ⁷	HM143541 ⁷	HM143637 ⁷
Muhlenbergia cenchroides (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P. M. Peterson	México	Peterson & Saarela 22045	GU359259 ¹	GU359403 ¹	GU359613 ¹	GU360011 ¹	GU360143 ¹	GU360274 ¹	GU360578 ¹

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Muhlenbergia ciliata (Kunth) Trin.	México	Peterson & Saarela 22193	HM143053 ⁷	HM143361 ⁷	HM143449 ⁷	HM143154 ⁷	HM143257 ⁷	HM143544 ⁷	HM143640 ⁷
Muhlenbergia diversiglumis Trin.	México	Columbus 3614	GQ397876						
Muhlenbergia dumosa Scribn. ex Vasey	México	Peterson, Knowles, Dietrich & Braxton 13438	HM143059 ⁷	HM143367 ⁷	HM143455 ⁷	HM143161 ⁷	HM143265 ⁷	HM143551 ⁷	HM143646 ⁷
Muhlenbergia emersleyi Vasey	México	Peterson & Saarela 22096	GU359168 ¹	GU359449 ¹	GU359622 ¹	GU359958 ¹	GU360207 ¹	GU360411 ¹	GU360672 ¹
Muhlenbergia fastigiata (J. Presl) Henrard	Perú	Peterson, Soreng, LaTorre & Rojas Fox 21512	HM143064 ⁷	HM143372 ⁷	HM143460 ⁷	HM143166 ⁷	HM143270 ⁷	HM143556 ⁷	HM143651 ⁷
Muhlenbergia filiformis (Thurb. ex S. Watson) Rydb.	USA	Peterson, Annable & Weinpahl 10433	HM143066 ⁷	HM143374 ⁷		HM143168 ⁷	HM143272 ⁷	HM143558 ⁷	HM143653 ⁷
Muhlenbergia flavisetata Scribn.	México	Peterson & Saarela 22409	GU359127 ¹	GU359448 ¹	GU359623 ¹	GU359957 ¹	GU360250 ¹	GU360410 ¹	GU360685 ¹
Muhlenbergia fragilis Swallen	México	Peterson & Saarela 22194	HM143069 ⁷	HM143377 ⁷	HM143464 ⁷	HM143171 ⁷	HM143275 ⁷	HM143561 ⁷	HM143656 ⁷
Muhlenbergia geminiflora (Kunth) P. M. Peterson	México	Peterson & Saarela 22044	GU359260 ¹	GU359392 ¹	GU359592 ¹	GU360012 ¹	GU360128 ¹	GU360278 ¹	GU360577 ¹

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Muhlenbergia gigantea (E. Fourn.) Hitchc.	México	Peterson & Saarela 22260	GU359160	GU359457 ¹	GU359663 ¹	GU359966 ¹	GU360215 ¹	GU360419 ¹	GU360680 ¹
Muhlenbergia glauca (Nees) B. D. Jacks.	México	Peterson, Saarela, Lara Contreras & Reyna Alvarez 21023	HM143072	HM143379 ⁷	HM143467 ⁷	HM143173 ⁷	HM143278 ⁷	HM143563 ⁷	HM143658 ⁷
Muhlenbergia jonesii (Vasey) Hitchc.	USA	Peterson & Annable 4861	HM143083 ⁷	HM143390 ⁷	HM143478 ⁷	HM143185 ⁷	HM143289 ⁷		HM143669 ⁷
Muhlenbergia ligularis (Hack.) Hitchc.	USA	Peterson & King 11182	GQ397887						
Muhlenbergia microsperma (D. C.) Kunth	Perú	Peterson & Soreng 21855	HM143092 ⁷	HM143397 ⁷	HM143487 ⁷	HM143194 ⁷	HM143299 ⁷	HM143581 ⁷	HM143679 ⁷
Muhlenbergia minutissima (Steud.) Swallen	México	Peterson & Saarela 22012	HM143093 ⁷			HM143195 ⁷	HM143300 ⁷		HM143680 ⁷
Muhlenbergia montana (Nutt.) Hitchc.	México	Peterson & Saarela 22234	GU359162 ¹	GU359455 ¹	GU359705 ¹	GU359964 ¹	GU360213 ¹	GU360417 ¹	GU360678 ¹
Muhlenbergia pauciflora Buckley	México	Peterson & Saarela 22048	HM143099 ⁷	HM143403 ⁷	HM143492 ⁷	HM143201 ⁷		HM143587 ⁷	HM143686 ⁷
Muhlenbergia pereilema P. M. Peterson	México	Peterson & Saarela 22191	GU359131 ¹	GU359519 ¹	GU359599 ¹	GU359993 ¹	GU360245 ¹	GU360282 ¹	GU360710 ¹
Muhlenbergia peruviana (P. Beauv.) Steud.	México	Peterson & Saarela 22440	GU359154 ¹	GU359446 ¹	GU359625 ¹	GU359955 ¹	GU360221 ¹	GU360408 ¹	GU360713 ¹

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Muhlenbergia porteri Scribn. ex Beal	México	Peterson & Lara Contreras 19846	HM143102 ⁷	HM143405 ⁷	HM143495 ⁷	HM143204 ⁷	HM143308 ⁷	HM143590 ⁷	HM143689 ⁷
Muhlenbergia purpusii Mez	México	Peterson & Annable 6227	HM143106 ⁷	HM143409 ⁷	HM143499 ⁷	HM143208 ⁷	HM143312 ⁷	HM143594 ⁷	HM143693 ⁷
Muhlenbergia quadridentata (Kunth) Trin.	México	Peterson & Rosales 16103	HM143107 ⁷	HM143410 ⁷	HM143500 ⁷	HM143209 ⁷	HM143313 ⁷		HM143694 ⁷
Muhlenbergia ramulosa (Kunth) Swallen	México	Peterson & Saarela 22447	GU359115 ¹	GU359444 ¹	GU359627 ¹	GU359953 ¹	GU360254 ¹	GU360406 ¹	GU360717 ¹
Muhlenbergia repens (J. Presl) Hitc.	USA	Peterson & Annable 7900	HM143110 ⁷	HM143413 ⁷	HM143503 ⁷	HM143212 ⁷	HM143316 ⁷	HM143596 ⁷	HM143697 ⁷
Muhlenbergia richardsonis (Trin.) Rydb.	USA	Peterson, Saarela & Sears 19817	GU359163 ¹	GU359454 ¹	GU359617 ¹	GU359978 ¹	GU360212 ¹	GU360431 ¹	GU360677 ¹
Muhlenbergia rigens (Benth.) Hitc.	México	Peterson & Saarela 22129	GU359117 ¹	GU359481 ¹	GU359629 ¹	GU359951 ¹	GU360256 ¹	GU360357 ¹	GU360729 ¹
Muhlenbergia rigida (Kunth) Kunth	Perú	Peterson, Soreng, LaTorre & Rojas Fox 21637	GU359116 ¹	GU359380 ¹	GU359616 ¹	GU359952 ¹	GU360255 ¹	GU360405 ¹	GU360718 ¹
Muhlenbergia shepherdii (Vasey) Swallen	México	Peterson & Saarela 22452	GU359277 ¹	GU359419 ¹	GU359580 ¹	GU359854 ¹	GU360102 ¹	GU360320 ¹	GU360560 ¹

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Muhlenbergia schreberi J.F. Gmel.	Argentina	Peterson, Soreng, Salariato & Panizza 19443	GU359161 ¹	GU359456 ¹	GU359765 ¹	GU359950 ¹	GU360214 ¹	GU360404 ¹	GU360679 ¹
Muhlenbergia tenella (Kunth) Trin.	México	Peterson & Saarela 22141	HM143125 ⁷		HM143517 ⁷	HM143227 ⁷	HM143331 ⁷	HM143611 ⁷	HM143711 ⁷
Muhlenbergia tenuifolia (Kunth) Kunth	México	Peterson & Saarela 22344	HM143127 ⁷	HM143427 ⁷	HM143519 ⁷	HM143229 ⁷	HM143333 ⁷	HM143613 ⁷	HM143713 ⁷
Muhlenbergia texana Buckley	México	Peterson & Saarela 22016	HM143128 ⁷			HM143230 ⁷	HM143334 ⁷	HM143614 ⁷	HM143714 ⁷
Muhlenbergia torreyi (Kunth) Hitchc. ex Bush	Argentina	Peterson, Soreng, Salariato & Panizza 19429	GU359118 ¹		GU359630 ¹	GU359992 ¹	GU360266 ¹	GU360267 ¹	GU360720 ¹
Muhlenbergia tricholepis (Torr.) Columbus	México	Peterson & Saarela 22099	GU359278 ¹	GU359418 ¹	GU359576 ¹	GU359853 ¹	GU360103 ¹	GU360305 ¹	GU360559 ¹
GRUPO EXTERNO									
Subtribu Pappophorinae									
Pappophorum pappiferum (Lam.) Kuntze	Perú	Peterson 21689, Soreng, La Torre & Rojas Fox	GU359128 ¹	GU359402 ¹	GU359596 ¹	GU359996 ¹	GU360248 ¹	GU360276 ¹	GU360700 ¹
Neesiochloa barbata (Nees) Pilg.	Brasil	Swallen 4491	GU359122 ¹		GU359634 ¹	GU360005 ¹	GU360261 ¹	GU360279 ¹	GU360724 ¹

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank							
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk	
Subtribu Traginae										
Tragus andicola & Sulekic	Zapater	Argentina	Pilatti 102	XXXXXX						
Tragus australianus Blake	S.T.	Australia	Symon 13792	GU359222 ¹	GU359515 ¹	GU359673 ¹	GU359900 ¹	GU360150 ¹	GU360368 ¹	GU360618 ¹
Tragus berteronianus Schult.		Perú	Peterson, Soreng, LaTorre & Rojas Fox 21615	GU359223 ¹	GU359535 ¹	GU359662 ¹	GU359899 ¹	GU360149 ¹	GU360369 ¹	GU360617 ¹
Tragus heptaneuron D. Clayton	W.	Kenya	Gillett 13019	GU359225 ¹	GU359526 ¹	GU359676 ¹	GU359897 ¹	GU360147 ¹	GU360371 ¹	GU360615 ¹
Tragus koelerioides Asch.		South África	Smook 6844	GU359226 ¹	GU359551 ¹	GU359677 ¹	GU359896 ¹	GU360146 ¹	GU360372 ¹	GU360614 ¹
Subtribu Tripogoninae										
Desmostachya bipinnata (L.) Stapf		Saudi Arabia	Dwyer 13120	JQ345165 ²	JQ345207 ²		JQ345319 ²		JQ345277 ²	JQ345235 ²
Eragrostiella bifaria (Vahl) Bor		Ceylon	Clayton 5950				GU359828 ¹			
Eragrostiella leioptera (Stapf) Bor		India	Chand 7961	GU359305 ¹	GU359486 ¹	GU359769 ¹	GU359827 ¹	GU360066 ¹		GU360529 ¹
Melanocenchris abyssinica (R.Br. ex Fresen.) Hochst.		Ethiopia	Wilde 6912	JQ345198 ²	JQ345228 ²		JQ345355 ²		JQ345310 ²	JQ345268 ²
Melanocenchris monoica (Rottler) C. E.C. Fisch.		Ceylon	Clayton 5634				GU359974 ¹			GU360686 ¹
Melanocenchris royleana Hook. f.		India	Wisner 24	GU359169 ¹			GU359973 ¹			
Tripogon multiflorus Miré & H. Gillet		Yemen	Spellenberg 7441	JQ345204 ²	JQ345232 ²		JQ345360 ²		JQ345315 ²	JQ345274 ²

Apéndice 3. (continuación).

Especie	País	Voucher	Acceso de GenBank						
			ITS	ndhA intron	ndhF	rpl32-trnL	rps3	rps16 intron	rps16-trnk
Tripogon spicatus (Nees) Ekman	Perú	Peterson 21784 & Soreng	GU359170 ¹	GU359537 ¹	GU359648 ¹	GU359935 ¹	GU360188 ¹	GU360333 ¹	GU360640 ¹
Tripogon yunnanensis J. L. Yang ex S. M. Phillips & S. L. Chen	China	Soreng 5564, Peterson & Sun Hang	GU359186 ¹	GU359538 ¹			GU360187 ¹	GU360487 ¹	

Bibliografía:

- Bell, H. L. (2010). A new species of *Distichlis* (Poaceae, Chloridoideae) from Baja California, Mexico. *Madroño*. 57(1): 54-63.
- Bell, H. L. y Columbus J. T. (2008) Proposal for an Expanded *Distichlis* (Poaceae, Chloridoideae): Support from Molecular, Morphological, and Anatomical Characters. *Systematic Botany*. 33(3): 536–551.
- Columbus, J. T.; Cerros-Tlatilpa, R.; Kinney, M. S.; Siqueiros-Delgado, M. E.; Bell, H. L.; Griffith, M. P. y Refulio-Rodriguez, N. (2007) Phylogenetics of Chloridoideae (Gramineae): A preliminary study based on nuclear ribosomal internal transcribed and chloroplast trnL-F sequences. En: *Monocots: comparative biology and evolution-Poales*. (Eds.: Columbus, J. T.; Friar, E. A.; Porter, J. M.; Prince, L. M. y Simpson, M.G.) Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, California, USA. *Aliso* 23: 565-579
- Peterson, P. M.; Romaschenko, K. y Johnson G. (2010a) A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 580–598.
- Peterson, P. M.; Romaschenko, K. y Johnson G. (2010b) A phylogeny and classification of the Muhlenbergiinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *American Journal of Botany* 97: 1532–1554.
- Peterson, P.M.; Romaschenko, K.; Snow, N. y Johnson, G. (2012) A molecular phylogeny and classification of *Leptochloa* (Poaceae: Chloridoideae: Chloridoideae) sensu lato and related genera. *Annals of Botany*, n.s. Oxford 109: 1317–1329.
- Siqueiros-Delgado, M. E.; Ainouche, M.; Columbus, J.T. y Ainouche, A. (2013) Phylogeny of the *Bouteloua curtipendula* complex (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences from diploid taxa. *Syst. Bot.* 38, 379–389.

Apéndice 4. Oligos utilizados para las diferentes amplificaciones y secuenciaciones.

Región	Oligos	Secuencia (5'-3')
ndhF	ndhF2091R	GACCCACTCCATTGGTAATTC
	ndhF1311F	ACTGCAGGATTAAGTGCCTT
rpl32-trnL	trnL ^(UAG)	CTGCTTCCTAAGAGCAGCGT
	rpL32-F	CAGTTCCAAAAAACGTACTTC
rps16-trnK	rpS16-900F	TATCGAATCGTTGCAATTGATG
	3914PR	CATTGAGTTAGCAACCCAGATA
rps3	rpS3C697R	TCTTCGTCTACGAATATCCA
	rpS3C29F	TCAGACTTGGTACAACCCAA
rps16 intron	rpS16F	AAACGATGTGGTAGAAAGCAAC
	rpS16R	ACATCAATTGCAACGATTTCGATA
ndhA	ndhA x 4	CTAGCAATATCTCTACGTGYGATTTCG
	ndhA x 3	GACTGTGCTTCAACTATATCAACTG
ITS	ITS5a	CCTTATCATTTAGAGGAAGGAG
	ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC

Apéndice 5. Matriz de datos morfológicos de la estructura adulta de la inflorescencia. Referencias: Carácter 1: presencia/ausencia de la espiguilla terminal en el extremo distal del eje principal (0: ausencia, 1: presencia); Carácter 2: presencia/ausencia de homogeneización (0: homogeneizada, 1: no homogeneizada); Carácter 3: grado de ramificación (0: primer orden, 1:segundo orden, 2: tercer o mayor orden de ramificación) y Carácter 4: tipo de inflorescencia (0: panoja de espiguillas, 1: panoja de ramas espiciformes, 2: racimo de espiguillas); (-) No se aplica; (?) dato faltante.

Especie / Carácter	1	2	3	4
Subtribu Monanthochloinae				
<i>Distichlis acerosa</i>	0	-	0	-
<i>Distichlis australis</i>	?	-	?	-
<i>Distichlis bajaensis</i>	1	0	01	02
<i>Distichlis eludens</i>	1	0	0	2
<i>Distichlis humilis</i>	1	0	0	2
<i>Distichlis laxiflora</i>	1	0	1	0
<i>Distichlis littoralis</i>	?	-	?	-
<i>Distichlis palmeri</i>	1	0	1	0
<i>Distichlis scoparia</i>	1	0	0	2
<i>Distichlis spicata</i>	1	1	2	0
Subtribu Hilarinae				
<i>Hilaria cenchroides</i>	1	0	1	0
<i>Hilaria rigida</i>	1	0	1	0
Subtribu Boutelouinae				
<i>Bouteloua aristidoides</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua barbata</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua chasei</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua chondrosioides</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua curtipendula</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua dimorpha</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua disticha</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua diversispicula</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua elata</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua eriopoda</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua gracilis</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua hirsuta</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua johnstonii</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua karwinskii</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua media</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua megapotamica</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua parryi</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua repens</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua simplex</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua triaena</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua trifida</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua uniflora</i>	0	0	1	1
<i>Bouteloua williamsii</i>	0	0	1	1

Apéndice 5. (continuación).

Espece / Carácter	1	2	3	4
Subtribu Scleropogoninae				
Munroa andina	1	0	0	2
Munroa argentina	1	0	0	2
Munroa decumbens	1	0	0	2
Munroa mendocina	1	0	0	2
Erioneuron avenaceum	1	0	1	0
Erioneuron nealleyi	1	0	1	0
Erioneuron pilosum	1	0	1	0
Scleropogon brevifolius	1	0	0	2
Blepharidachne benthamiana	1	0	1	0
Subtribu Muhlenbergiinae				
Muhlenbergia alamosae	1	1	2	0
Muhlenbergia angustata	1	1	2	0
Muhlenbergia alopecuroides	1	0	1	0
Muhlenbergia arenicola	1	1	2	0
Muhlenbergia arizonica	1	1	2	0
Muhlenbergia arsenei	1	1	2	0
Muhlenbergia asperifolia	1	1	2	0
Muhlenbergia atacamensis	1	1	2	0
Muhlenbergia biloba	1	1	2	0
Muhlenbergia brevis	1	0	1	0
Muhlenbergia bryophilus	0	0	1	0
Muhlenbergia californica	1	1	2	0
Muhlenbergia cenchroides	0	0	1	0
Muhlenbergia ciliata	1	1	2	0
Muhlenbergia diversiglumis	1	0	1	0
Muhlenbergia dumosa	1	1	2	0
Muhlenbergia emersleyi	1	1	2	0
Muhlenbergia fastigiata	1	1	2	0
Muhlenbergia filiformis	1	1	2	0
Muhlenbergia flaviseta	1	1	2	0
Muhlenbergia fragilis	1	1	2	0
Muhlenbergia geminiflora	0	0	1	0
Muhlenbergia gigantea	1	1	2	0
Muhlenbergia glauca	1	1	2	0
Muhlenbergia jonesii	1	1	2	0
Muhlenbergia ligularis	1	1	2	0
Muhlenbergia microsperma	1	1	2	0
Muhlenbergia minutissima	1	1	2	0
Muhlenbergia montana	1	1	2	0
Muhlenbergia pauciflora	1	1	2	0
Muhlenbergia pereilema	1	1	2	0
Muhlenbergia peruviana	1	1	2	0
Muhlenbergia porteri	1	1	2	0
Muhlenbergia purpusii	1	1	2	0
Muhlenbergia quadridentata	1	1	2	0

Apéndice 5. (continuación).

Especie / Carácter	1	2	3	4
Muhlenbergia ramulosa	1	1	2	0
Muhlenbergia repens	1	1	2	0
Muhlenbergia richardsonis	1	1	2	0
Muhlenbergia rigens	1	1	2	0
Muhlenbergia rigida	1	1	2	0
Muhlenbergia shepherdii	1	1	2	0
Muhlenbergia schreberi	1	1	2	0
Muhlenbergia tenella	1	1	2	0
Muhlenbergia tenuifolia	1	1	2	0
Muhlenbergia texana	1	1	2	0
Muhlenbergia torreyi	1	1	2	0
Muhlenbergia tricholepis	1	1	2	0

Apéndice 6. Variedad de tallos en la zona de innovación y presencia de zona de enriquecimiento en la sinflorescencia. Referencias: R^{TT}, rama del trofotagma; ZI, zona de innovación; ?, dato faltante.

Especies	Presencia/Ausencia de R ^{TT}	Tipos de ZI	Anual/ Perenne
Subtribu Monanthochloinae			
<i>Distichlis acerosa</i>	Presencia	Estolonífero	Perenne
<i>Distichlis australis</i>	Presencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis bajaensis</i>	Presencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis eludens</i>	?	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis humilis</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis laxiflora</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis littoralis</i>	Presencia	Estolonífero	Perenne
<i>Distichlis palmeri</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis scoparia</i>	Presencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Distichlis spicata</i>	Ausencia/ Presencia	Rizomatoso	Perenne
Subtribu Hilariinae			
<i>Hilaria cenchroides</i>	Ausencia	Estolonífero	Perenne
<i>Hilaria rigida</i>	?	Rizomatoso	Perenne
Subtribu Boutelouinae			
<i>Bouteloua aristidoides</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Bouteloua barbata</i>	Presencia	Cespitoso	Anual/perenne
<i>Bouteloua chasei</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua chondrosioides</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Bouteloua curtispindula</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Bouteloua dimorpha</i>	Presencia	Estolonífero	Perenne
<i>Bouteloua disticha</i>	Presencia	Cespitoso / Estolonífero	Anual
<i>Bouteloua diversispicula</i>	Ausencia	Cespitoso / Estolonífero	Perenne
<i>Bouteloua elata</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua eriopoda</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua gracilis</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua hirsuta</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Bouteloua johnstonii</i>	Presencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua karwinskii</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua media</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Ausencia	Cespitoso/Estolonífero	Perenne
<i>Bouteloua parryi</i>	Ausencia	Cespitoso	Anual/perenne
<i>Bouteloua repens</i>	Presencia/Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Bouteloua simplex</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Bouteloua triaena</i>	Presencia /Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Bouteloua trifida</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Bouteloua uniflora</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne

Apéndice 6. (continuación).

Especies	Presencia/Ausencia de R ^{TT}	Tipos de ZI	Anual/ Perenne
<i>Bouteloua williamsii</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Subtribu Scleropogoninae			
<i>Munroa andina</i>	Presencia	Estolonífero	Anual
<i>Munroa argentina</i>	Presencia	Estolonífero	Anual
<i>Munroa decumbens</i>	Presencia	Estolonífero	Anual
<i>Munroa mendocina</i>	Presencia	Estolonífero	Anual
<i>Erioneuron avenaceum</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Erioneuron nealleyi</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Erioneuron pilosum</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Scleropogon brevifolius</i>	Ausencia	Estolonífero	Perenne
<i>Blepharidachne benthamiana</i>	Presencia	Estolonífero	Perenne
Subtribu Muhlenbergiinae			
<i>Muhlenbergia alamosae</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia angustata</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia alopecuroides</i>	Presencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia arenicola</i>	Presencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia arizonica</i>	Presencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia arsenei</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Muhlenbergia atacamensis</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia biloba</i>	Ausencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia brevis</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia californica</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Muhlenbergia cenchroides</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia ciliata</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia diversiglumis</i>	Ausencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia dumosa</i>	Presencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Muhlenbergia emersleyi</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia fastigiata</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Muhlenbergia filiformis</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia flaviseta</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia fragilis</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia geminiflora</i>	Presencia	Cespitoso	Anual
<i>Muhlenbergia gigantea</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia glauca</i>	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
<i>Muhlenbergia jonesii</i>	Ausencia	Cespitoso	Perenne
<i>Muhlenbergia ligularis</i>	Presencia	Cespitoso	Perenne

Apéndice 6. (continuación).

Especies	Presencia/Ausencia de R ^{TT}	Tipos de ZI	Anual/ Perenne
Muhlenbergia microsperma	Presencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia minutissima	Presencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia montana	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia pauciflora	Ausencia	Cespitoso/Rizomatoso	Perenne
Muhlenbergia pereilema	Ausencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia peruviana	Presencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia porteri	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia purpusii	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia quadridentata	Ausencia	Cespitoso /Rizomatoso	Perenne
Muhlenbergia ramulosa	Presencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia repens	Presencia	Rizomatoso	Perenne
Muhlenbergia richardsonis	Ausencia	Rizomatoso	Perenne
Muhlenbergia rigens	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia rigida	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia shepherdii	Ausencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia schreberi	Presencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia tenella	Presencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia tenuifolia	Ausencia	Cespitoso	Anual/perenne
Muhlenbergia texana	Presencia	Cespitoso	Anual
Muhlenbergia torreyi	Ausencia	Cespitoso	Perenne
Muhlenbergia tricholepis	Ausencia	Cespitoso	Perenne

Apéndice 7. Variaciones morfológicas presentes en la inflorescencia de las especies estudiadas. Referencias: Cof., coflorescencia; Rc¹, rama primaria corta; Rl¹, rama primaria larga; ET, espiguilla terminal; Trunc., truncamiento; ?, dato faltante; -, no se aplica

Especies	Tipo de inflorescencia	Homogenización	Disyuntas/No Disyuntas	Presencia de Rc ¹ o Rl ¹	Trunc. de ET	Trunc. de Cof.
Subtribu Monanthochloinae						
<i>Distichlis acerosa</i>	Una espiguilla	-	-	Rc ¹	Si	No
<i>Distichlis australis</i>	Una espiguilla	-	-	?	?	?
<i>Distichlis bajaensis</i>	Racimo/Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta/No Disyunta	Rc ¹ /-	No	No
<i>Distichlis eludens</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Distichlis humilis</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Distichlis laxiflora</i>	Panoja de espiguillas	Completa	No Disyunta	-	No	No
<i>Distichlis littoralis</i>	Una espiguilla	-	-	?	?	?
<i>Distichlis palmeri</i>	Panoja de espiguillas	Completa	No Disyunta	-	No	No
<i>Distichlis scoparia</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Distichlis spicata</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
Subtribu Hilariinae						
<i>Hilaria cenchroides</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Hilaria rigida</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
Subtribu Boutelouinae						
<i>Bouteloua aristidoides</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua barbata</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua chasei</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua chondrosioides</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua curtispicula</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua dimorpha</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua disticha</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua diversispicula</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si

Apéndice 7. (continuación).

Especies	Tipo de inflorescencia	Homogenización	Disyuntas/No Disyuntas	Presencia de Rc ¹ o Rl ¹	Trunc. de ET	Trunc. de Cof.
<i>Bouteloua elata</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua eriopoda</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua gracilis</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua hirsuta</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua johnstonii</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua karwinskii</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua media</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua parryi</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua repens</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua simplex</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua triaena</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua trifida</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua uniflora</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
<i>Bouteloua williamsii</i>	Panoja de ramas espiciformes	Completa	Disyunta	Rl ¹	Si	Si
Subtribu Scleropogoninae						
<i>Munroa andina</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Munroa argentina</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Munroa decumbens</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Munroa mendocina</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Erioneuron avenaceum</i>	Panoja de espiguillas	Completa	No Disyunta	-	No	No
<i>Erioneuron nealleyi</i>	Panoja de espiguillas	Completa	No Disyunta	-	No	No
<i>Erioneuron pilosum</i>	Panoja de espiguillas	Completa	No Disyunta	-	No	No

Apéndice 7. (continuación).

Especies	Tipo de inflorescencia	Homogenización	Disyuntas/No Disyuntas	Presencia de Rc ¹ o Rl ¹	Trunc. de ET	Trunc. de Cof.
<i>Scleropogon brevifolius</i>	Racimo de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Blepharidachne benthamiana</i>	Panoja de espiguillas	Completa	No Disyunta	-	No	No
Subtribu Muhlenbergiinae						
<i>Muhlenbergia alamosae</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia angustata</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia alopecuroides</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Muhlenbergia arenicola</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia arizonica</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia arsenei</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia atacamensis</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia biloba</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia brevis</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	Si	No
<i>Muhlenbergia californica</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia cenchroides</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	Si	No
<i>Muhlenbergia ciliata</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia diversiglumis</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	No	No
<i>Muhlenbergia dumosa</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia emersleyi</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia fastigiata</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia filiformis</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia flaviseta</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No

Apéndice 7. (continuación).

Especies	Tipo de inflorescencia	Homogenización	Disyuntas/No Disyuntas	Presencia de Rc ¹ o Rl ¹	Trunc. de ET	Trunc. de Cof.
<i>Muhlenbergia fragilis</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia geminiflora</i>	Panoja de espiguillas	Completa	Disyunta	Rc ¹	Si	No
<i>Muhlenbergia gigantea</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia glauca</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia jonesii</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia ligularis</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia microsperma</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia minutissima</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia montana</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia pauciflora</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia pereilema</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia porteri</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia purpusii</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia quadridentata</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia ramulosa</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia repens</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia richardsonis</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia rigens</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia rigida</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia shepherdii</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia schreberi</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
<i>Muhlenbergia tenella</i>	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No

Apéndice 7. (continuación).

Especies	Tipo de inflorescencia	Homogenización	Disyuntas/No Disyuntas	Presencia de Rc ¹ o Rl ¹	Trunc. de ET	Trunc. de Cof.
Muhlenbergia tenuifolia	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
Muhlenbergia texana	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
Muhlenbergia torreyi	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No
Muhlenbergia tricholepis	Panoja de espiguillas	No homogenizada	-	-	No	No

Apéndice 8. Número total, máximo grado de ramificación y filotaxis de las ramas primarias de las especies estudiadas. Referencias: 1°, ramificación de primer orden; 2°, ramificación de segundo orden; 3°, ramificación de tercer orden; 4°, ramificación de cuarto orden; 5°, ramificación de quinto orden; R¹, rama primaria; ? dato faltante; - no se aplica.

Especies	Número total de R ¹	Máximo grado de ramificación de las R ¹	Disposición de las R ¹
Subtribu Monanthochloinae			
<i>Distichlis acerosa</i>	1	1°	-
<i>Distichlis australis</i>	?	?	?
<i>Distichlis bajaensis</i>	2 - 3	1° - 2°	Alternata
<i>Distichlis eludens</i>	2	1°	Alternata
<i>Distichlis humilis</i>	1-3	1°	Alternata
<i>Distichlis laxiflora</i>	4-6	2°	Alternata
<i>Distichlis littoralis</i>	?	?	?
<i>Distichlis palmeri</i>	3-4	2°	Alternata
<i>Distichlis scoparia</i>	1-3	1°	Alternata
<i>Distichlis spicata</i>	5-14	3°	Alternata
Subtribu Hilarinae			
<i>Hilaria cenchroides</i>	6 - 11	2°	Alternata
<i>Hilaria rigida</i>	?	2°	Alternata
Subtribu Boutelouinae			
<i>Bouteloua aristidoides</i>	7-16	2°	Alternata
<i>Bouteloua barabta</i>	2-7	2°	Alternata
<i>Bouteloua chasei</i>	2	2°	Alternata
<i>Bouteloua chondrosioides</i>	6	2°	Alternata
<i>Bouteloua curtispicula</i>	17-55	2°	Alternata
<i>Bouteloua dimorpha</i>	11-14	2°	Alternata
<i>Bouteloua disticha</i>	29	2°	Alternata
<i>Bouteloua diversispicula</i>	5-10	2°	Alternata
<i>Bouteloua elata</i>	12	2°	Alternata
<i>Bouteloua eriopoda</i>	3-4	2°	Alternata
<i>Bouteloua gracilis</i>	2-3	2°	Alternata
<i>Bouteloua hirsuta</i>	1-2(4)	2°	Alternata
<i>Bouteloua johnstonii</i>	6	2°	Alternata
<i>Bouteloua karwinskii</i>	4-6	2°	Alternata
<i>Bouteloua media</i>	74	2°	Alternata

Apéndice 8. (continuación).

Especies	Número total de R ¹	Máximo grado de ramificación de las R ¹	Disposición de las R ¹
<i>Bouteloua megapotamica</i>	3-5	2°	Alternata
<i>Bouteloua parryi</i>	4-8	2°	Alternata
<i>Bouteloua repens</i>	5-8 (12)	2°	Alternata
<i>Bouteloua simplex</i>	1 (2-3)	2°	Alternata
<i>Bouteloua triaena</i>	(20) 34-72	2°	Alternata
<i>Bouteloua trifida</i>	3-6	2°	Alternata
<i>Bouteloua uniflora</i>	13-43 (52)	2°	Alternata
<i>Bouteloua williamsii</i>	7-9	2°	Alternata
Subtribu Scleropogoninae			
<i>Munroa andina</i>	2	1°	Alternata
<i>Munroa argentina</i>	1	1°	-
<i>Munroa decumbens</i>	1 - 2	1°	Alternata
<i>Munroa mendocina</i>	1	1°	-
<i>Erioneuron avenaceum</i>	5 - 10	2°	Alternata
<i>Erioneuron nealleyi</i>	10	2°	Alternata
<i>Erioneuron pilosum</i>	3 - 7	2°	Alternata
<i>Scleropogon brevifolius</i>	2 - 4	1°	Alternata
<i>Blepharidachne benthamiana</i>	4 - 6	2°	Alternata
Subtribu Muhlenbergiinae			
<i>Muhlenbergia alamosae</i>	10 - 13	4° - 5°	Alternata
<i>Muhlenbergia angustata</i>	?	3° - 4°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia alopecuroides</i>	35-78 (93)	2°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia arenicola</i>	29	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia arizonica</i>	16 - 22	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia arsenei</i>	7 - 13	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	11 - 22	3°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia atacamensis</i>	7 - 8	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia biloba</i>	12	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia brevis</i>	7 - 13	2°	Alternata
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	23 - 38	2°	Alternata
<i>Muhlenbergia californica</i>	12 - 15	4°	Alternata

Apéndice 8. (continuación).

Especies	Número total de R ¹	Máximo grado de ramificación de las R ¹	Disposición de las R ¹
<i>Muhlenbergia cenchroides</i>	15 - 23(51)	2°	Alternata
<i>Muhlenbergia ciliata</i>	6 - 11	3° - 4°	Alternata
<i>Muhlenbergia diversiglumis</i>	34	2°	Alternata
<i>Muhlenbergia dumosa</i>	6 - 9	3°-5°	Alternata
<i>Muhlenbergia emersleyi</i>	?	4° - 5°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia fastigiata</i>	4 - 6	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia filiformis</i>	8 - 10	3° - 4°	Alternata
<i>Muhlenbergia flaviveta</i>	7 - 10	5°	Alternata
<i>Muhlenbergia fragilis</i>	18 - 37	3°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia geminiflora</i>	21 - 37	2°	Alternata
<i>Muhlenbergia gigantea</i>	?	4°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia glauca</i>	8	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia jonesii</i>	8 - 9	4° - 5°	Alternata
<i>Muhlenbergia ligularis</i>	7 - 9	3° - 4°	Alternata
<i>Muhlenbergia microsperma</i>	9 - 13	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia minutissima</i>	22 - 28	3°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia montana</i>	10 - 12	3°- 4°	Alternata
<i>Muhlenbergia pauciflora</i>	9 - 13	3° - 4°	Alternata
<i>Muhlenbergia pereilema</i>	?	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	5 - 9	3°- 4°	Alternata
<i>Muhlenbergia porteri</i>	8 - 11	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia purpusii</i>	?	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia quadridentata</i>	10	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia ramulosa</i>	8 - 12	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia repens</i>	4 - 6	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia richardsonis</i>	7 - 12	4°	Alternata
<i>Muhlenbergia rigens</i>	?	3° - 4°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia rigida</i>	?	3°- 4°	Alternata y pseudoverticilada
<i>Muhlenbergia shepherdii</i>	10	3°	Alternata
<i>Muhlenbergia schreberi</i>	14 - 20	4°- 5°	Alternata

Apéndice 8. (continuación).

Especies	Número total de R ¹	Máximo grado de ramificación de las R ¹	Disposición de las R ¹
Muhlenbergia tenella	8	4°	Alterna
Muhlenbergia tenuifolia	20	4°	Alterna
Muhlenbergia texana	12 - 21	3°	Alterna
Muhlenbergia torreyi	15 - 20	3°	Alterna y pseudoverticilada
Muhlenbergia tricholepis	?	4°	Alterna

Apéndice 9. Principales variaciones observadas durante el desarrollo del sistema de ramificación de la inflorescencia en especies de los géneros *Distichlis*, *Bouteloua*, *Muhlenbergia* y *Munroa*. Referencias: R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; I, inflorescencia; ?, dato faltante; -, no se aplica.

Especies	Simetría se la I	Sentido de iniciación de la R ¹ sobre la I	Sentido de diferenciación de la R ¹ sobre la I	Sentido de iniciación de la R ² sobre la I	Sentido de iniciación de la R ² sobre la R ¹	Sentido de diferenciación de la R ² sobre la R ¹
<i>Distichlis acerosa</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Bouteloua aristidoides</i>	Dorsiventral	Acrópeto	Basípeto	Basípeto	Acrópeto	Basípeto
<i>Bouteloua barbata</i>	Dística	Acrópeto	Basípeto	Basípeto	Acrópeto	Basípeto
<i>Bouteloua curtispindula</i>	Dística	Acrópeto	Anfípeto	Anfípeto	Acrópeto	Basípeto
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Dística	?	Basípeto	?	?	Basípeto
<i>Bouteloua simplex</i>	-	-	-	-	Acrópeto	Basípeto
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	Radiada	?	?	?	?	?
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	Dorsiventral	Acrópeto	Basípeto	Basípeto	Acrópeto	Basípeto
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	Dorsiventral	Acrópeto	Acrópeto	Acrópeto	Acrópeto	Acrópeto
<i>Muhlenbergia phalaroides</i>	Radiada	Acrópeto	Basípeto	?	?	?
<i>Muhlenbergia tenuifolia</i>	Radiada	Acrópeto	Acrópeto	Acrópeto	Acrópeto	Acrópeto
<i>Munroa argentina</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Munroa decumbens</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Munroa mendocina</i>	-	-	-	-	-	-

Apéndice 10. Principales variaciones observadas durante el desarrollo de las espiguillas en especies de los géneros *Distichlis*, *Bouteloua*, *Muhlenbergia* y *Munroa*. Referencias: R¹, rama de primer orden; R², rama de segundo orden; I, inflorescencia; ?, dato faltante; -, no se aplica.

<i>Especies</i>	<i>Desarrollo de las glumas</i>	<i>Desarrollo de la florescencia principal</i>	<i>Desarrollo de la coflorescencia</i>	<i>Secuencia de iniciación de las espiguillas en la I</i>	<i>Sentido de iniciación de las espiguillas sobre las R² en la I</i>	<i>Sentido de iniciación de las espiguillas sobre las R² en las R¹</i>
<i>Distichlis acerosa</i>	No	No	Si	-	-	-
<i>Bouteloua aristidoides</i>	Si	No	No	Patrón C	Basípeto	Basípeto
<i>Bouteloua barbata</i>	Si	No	No	Patrón C	Basípeto	Basípeto
<i>Bouteloua curtispindula</i>	Si	No	No	Patrón C	Basípeto	Basípeto
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Si	No	No	Patrón C	Basípeto	Basípeto
<i>Bouteloua simplex</i>	Si	No	No	Patrón C	-	Basípeto
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	Si	Si	Si	Patrón A	?	Basípeto
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	Si	No	Si	Patrón B	Basípeto	Basípeto
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	Si	Si	Si	Patrón A	Basípeto	Basípeto
<i>Muhlenbergia phalaroides</i>	Si	Si	Si	?	Basípeto	Basípeto
<i>Muhlenbergia tenuifolia</i>	Si	Si	Si	Patrón A	Basípeto	Basípeto
<i>Munroa argentina</i>	Si	Si	Si	Patrón A	-	-
<i>Munroa decumbens</i>	Si	Si	Si	Patrón A	-	-
<i>Munroa mendocina</i>	Si	Si	Si	Patrón A	-	-

Apéndice 11. Principales variaciones observadas durante el desarrollo de las flores en especies de los géneros *Distichlis*, *Bouteloua*, *Erioneuron*, *Muhlenbergia* y *Munroa*. Referencias: ?, dato faltante -, no se aplica.

Especies	Secuencia de iniciación de las flores en la I	Sentido de iniciación de las flores en la R ¹	Nº de flores por espiguilla	Sentido de iniciación de las flores dentro de la espiguilla
<i>Distichlis spicata</i> (masculina)	?	?	Pluriflora	Acrópeto
<i>Distichlis spicata</i> (femenina)	?	?	Pluriflora	Acrópeto
<i>Distichlis acerosa</i> (masculina)	-	-	Pluriflora	Acrópeto
<i>Distichlis acerosa</i> (femenina)	-	-	Pluriflora	Acrópeto
<i>Distichlis humilis</i> (femenina)	?	?	Pluriflora	Acrópeto
<i>Bouteloua aristidoides</i>	Patrón C	Basípeto	Pluriflora	Acrópeto
<i>Bouteloua barbata</i>	Patrón C	Basípeto	Pluriflora	Acrópeto
<i>Bouteloua curtipendula</i>	Patrón C	Basípeto	Pluriflora	Acrópeto
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Patrón C	Basípeto	Pluriflora	Acrópeto
<i>Bouteloua simplex</i>	Patrón C	Basípeto	Pluriflora	Acrópeto
<i>Erioneuron avenaceum</i>	?	?	Pluriflora	Acrópeto
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	Patrón A	Basípeto	Uniflora (Biflora/triflora)	(Acrópeto)
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	Patrón B	Basípeto	Uniflora	-
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	Patrón A	Basípeto	Uniflora	-
<i>Muhlenbergia tenuifolia</i>	Patrón A	Basípeto	Uniflora	-
<i>Munroa argentina</i>	Patrón A	-	Pluriflora	Acrópeto
<i>Munroa decumbens</i>	Patrón A	-	Pluriflora	Acrópeto
<i>Munroa mendocina</i> (femenina)	Patrón A	-	Pluriflora	Acrópeto

Apéndice 12. Principales variaciones observadas durante el desarrollo de las flores en especies de los géneros *Distichlis*, *Bouteloua*, *Erioneuron*, *Muhlenbergia* y *Munroa*. Referencias: -, no se aplica.

Especies	Sexualidad de las flores	Iniciación de las lodículas	Iniciación de los primordios de estambre	Desarrollo de los estambre	Iniciación del primordio de gineceo	Desarrollo del gineceo	Desarrollo de flores estériles
<i>Distichlis spicata</i> (masculina)	Unisexual	Si	3	3	Si	No	No
<i>Distichlis spicata</i> (femenina)	Unisexual	Si	3	-	Si	Si	No
<i>Distichlis acerosa</i> (masculina)	Unisexual	Si	3	3	No	No	No
<i>Distichlis acerosa</i> (femenina)	Unisexual	No	3	-	Si	Si	No
<i>Distichlis humilis</i> (femenina)	Unisexual	Si	3	-	Si	Si	No
<i>Bouteloua aristoides</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	Si
<i>Bouteloua barbata</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	Si
<i>Bouteloua curtipendula</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	Si
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	Si
<i>Bouteloua simplex</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	Si
<i>Erioneuron avenaceum</i>	Hermafrodita	Si	1	1	Si	Si	No
<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	No
<i>Muhlenbergia bryophilus</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	No
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	No
<i>Muhlenbergia tenuifolia</i>	Hermafrodita	Si	3	3	Si	Si	No
<i>Munroa argentina</i>	Hermafrodita	Si	2	2	Si	Si	No
<i>Munroa decumbens</i>	Hermafrodita	Si	2	2	Si	Si	No
<i>Munroa mendocina</i> (femenina)	Unisexual	No	2	-	Si	Si	No