

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas

ESTRUCTURA Y DESARROLLO DE LAS
INFLORESCENCIAS DE ESPECIES DE
ABILDGAARDIA, *BULBOSTYLIS* Y *FIMBRISTYLIS*
(CYPERACEAE, CYPEROIDEAE, ABILDGAARDIEAE)

Lic. Andrea Guadalupe Reutemann

Director de Tesis: Dr. Abelardo Vegetti

Co-Director de Tesis: Dr. Raúl Pozner

Lugar de Realización:

Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias (UNL)
Instituto de Agrobiotecnología del Litoral (UNL-CONICET)

JURADO DE TESIS

Dr. Gabriel RUA

Universidad de Buenos Aires

Argentina

Dra. Teresa KRAUS

Universidad Nacional de Río Cuarto

Argentina

Dra. Martha GATTUSO

Universidad Nacional de Rosario

Argentina

Dra. Karina RIBICHICH (Suplente)

Universidad Nacional del Litoral

Argentina

A mis grandes amores

...Juanín

...Papi, Mami, Germán y Federico.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de tesis ha sido posible gracias a la invaluable ayuda de un gran número de personas e instituciones, entre las cuales quiero mencionar especialmente:

...a la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral (FBCB-UNL) por permitirme enmarcar este trabajo dentro de la carrera de “Doctorado en Cs. Biológicas”; y muy especialmente a Adriana Ortolani por las facilidades suministradas en relación a la entrega de este manuscrito.

...a la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral (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 dos becas de posgrado (“Tipo I” y “Tipo II”), y en consecuencia posibilitar mi dedicación exclusiva a este estudio.

...al Instituto de Botánica Darwinion (IBODA-CONICET), y al Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE-CONICET) por permitirme hacer uso de sus laboratorios y servicios de herbario y biblioteca.

...a Abelardo Vegetti, por confiar siempre en mí, por brindarme su apoyo, cariño y tiempo, por introducirme en la investigación, por transmitirme su conocimiento sobre inflorescencias y Morfología Vegetal en general, por facilitarme siempre el camino en cuestiones burocráticas, por tantas cosas que seguramente olvido...

...a Raúl Pozner, por la excelencia de su trabajo, por su actitud reflexiva y crítica, acompañada de un gran interés por construir y enseñar a construir, por su disposición, sus consejos, su comprensión, su capacidad para mejorar lo que a veces parecía inmejorable, por todas las aptitudes que hacen de él un gran maestro.

...a Ma. Gabriela López por su desinteresada ayuda, por su aliento y afecto, por proporcionarme gran parte del material botánico estudiado en esta tesis, por su humildad al tratarme siempre como un par. Por abrirme las puertas del IBONE, y de su

casa! Gracias también a Ricardo Vanni por su gran ayuda en los viajes de campaña, por su apoyo y afecto, por el aguante, y por las siempre bienvenidas cervecitas correntinas.

...a Nicolás Guarise, por su valiosa guía en mis inicios en el mundo de las inflorescencias y de las Ciperáceas; por su ejemplo de trabajo, por su generosidad, y por todo lo que me ha enseñado (incluso sin darse cuenta). También por cederme gentilmente su infalible técnica anatómica para espiguillas.

...a Alicia Amsler por su enooooorme colaboración en la confección de láminas y apéndices que forman parte de esta tesis, como también por sus aportes de formato y diseño; por siempre “estar ahí” para cuando era necesaria, por su aliento constante, por su amistad, su cariño, y por todas las cosas compartidas...tanto en el gabinete del oeste, como en la montaña del norte. Muchas Gracias Alis!

...a Liliana Giussani, por su gran apoyo y comprensión, y por sus tan cálidas palabras en momentos difíciles.

...a Fabián Tricarico, por la excelencia en su trabajo, por las facilidades proporcionadas al momento de “hacerme un lugarcito” en la desbordada agenda del servicio de microscopía electrónica de barrido del “Bernardino”, por nuestras charlas sobre Buenos Aires, cine, cerámica, etc., mientras esperábamos al MEB.

...a “los chicos del Darwinion” por su amistad, su calidez, y por estar siempre dispuestos a ayudar; especialmente a Lucio Zabala por hacerme sentir como en casa en lo de Rosa, por guiarme en los recovecos del instituto, y en los paseos por el centro, y a los Diegos (De Gennaro y Salariato) por su buena onda y sus tan valiosos consejos cladísticos!

...a Jonicélia Araujo y Eleodoro del Valle, por prestarme generosamente su ágil sistema fotográfico adaptado al microscopio!!! Por permitirme compartir parte de sus vidas, por regalarme al ahijado más *bonito do mundo*! Por acompañarme con mucha alegría en los momentos más duros.

...a Ana Cannals de la Facultad de Ciencias Veterinarias (FCV-UNL), por sus valiosas donaciones de hematoxilina y fucsina.

...a Marcos Mirande por sus prontas (y muy útiles!) respuestas a cuestiones relacionadas con el uso de TNT y otras yerbas cladísticas.

...a docentes y compañeros de cursos de posgrado, por todo lo que me han enseñado, por los intercambios y debates, lo cual sin duda ha contribuido a enriquecer este trabajo.

...a mis queridos compañeros y amigos de la cátedra de “Morfología Vegetal” de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA-UNL), por los innumerables buenos momentos vivido juntos...a Juan Carlos por su buena onda y predisposición a salir de colección; a Mariel por estar dispuesta a ayudar siempre, y por la calma proporcionada en ciertos momentos de picos de nervios!; a Elisa por nuestras charlas, por las actividades extra-FCA, por cuidar de mis plantas muchas veces, por estar siempre; a Vanesa por su colaboración en los T.P, por su predisposición a ayudar siempre, por su grata compañía, por su cariño, por pensar en mis *Bulbostylis* allá en Córdoba y alrededores; a Gabriel por su alegría y positivismo, por su disposición a mejorar la calidad de vida de todos en la casa FCA, por su ayuda en cuestiones técnicas del punto crítico, también por estar siempre; a Ignacio por los momentos compartidos en el gabinete de Biología Celular, por los “afters” de los comienzos, por su muy buena onda; a Adrián por su valioso tiempo, trabajo y compañía en aquel larguísimo viaje a Misiones, por los buenos momentos compartidos, por su bondad y humildad; a Leandro por ayudarme siempre que resultó necesario, por su disposición y alegría, por los viajes compartidos (tanto en el campo como en algunos cursos), por ser el único cyperólogo a mano todos los días; a Julio por sus palabras de aliento y sus consejos, por poner su toque de humor en todo momento, por su apertura y disposición.

...a Muri y Cecilia, quienes aunque ya no formen parte de la cátedra, han sido un ejemplo de dedicación y entrega al trabajo, y quienes afortunadamente continúan brindándome su hermosa amistad.

...a Juanín, por su importantísima ayuda en los viajes de colección, por ser el responsable de la persistencia del “Abildgaardietum”, por su paciencia para soportar mi

pesimismo, por sus consejos, por acompañarme siempre, por quererme así, por su ejemplo de vida y de trabajo, por dejarme quererlo tanto!

...a mis padres y hermanos, por su amor infinito.

...a mis amigas y hermanas sancarlinas, por nuestro apoyo mutuo y nuestro fuerte vínculo.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo de Tesis han sido difundidos parcialmente a través de las siguientes publicaciones y jornadas:

Publicaciones

Reutemann AG, Guarise NJ, López MG & Vegetti AC. 2009. Structure of inflorescences of selected South American species of *Abildgaardia* Vahl, *Bulbostylis* Kunth and *Fimbristylis* Vahl (Abildgaardieae-Cyperoideae-Cyperaceae). *Plant Systematics and Evolution* 283: 93-110.

Reutemann AG, Vegetti AC & Pozner R. 2012. Structure and development of the style base in *Abildgaardia*, *Bulbostylis*, and *Fimbristylis* (Cyperaceae, Cyperoideae, Abildgaardieae). *Flora*. 207: 223-236.

Reutemann AG, Lucero LE, Guarise NJ & Vegetti AC. Structure of the Cyperaceae Inflorescence. *Botanical Review*. Aceptado.

Jornadas

Reutemann AG, Guarise NJ, López MG, Vegetti AC. 2005. Tipología de las Inflorescencias de *Bulbostylis* Kunth (Abildgaardieae-Cyperaceae). XXX Jornadas argentinas de Botánica. Rosario, Santa Fe.

Reutemann AG, Guarise NJ, López MG. 2005. Tipología de las inflorescencias de especies argentinas de *Bulbostylis* Kunth (Abildgaardieae: Cyperaceae). IX Encuentro de jóvenes investigadores. Santa Fe, Santa Fe.

Reutemann AG, Guarise NJ, Vegetti AC. 2006. Tipología de las inflorescencias de especies argentinas de *Bulbostylis* Kunth y *Fimbristylis* Vahl (Cyperoideae: Cyperaceae). IX Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral. Paraná, Entre Ríos.

Reutemann AG, Guarise NJ, Vegetti AC. 2007. Tipología de las inflorescencias de especies argentinas de *Bulbostylis* Kunth y *Fimbristylis* Vahl (Cyperoideae: Cyperaceae). Jornada de investigación y extensión para estudiantes de la FCA (UNL). Esperanza, Santa Fe.

Reutemann AG, López MG, Guarise NJ & Vegetti AC. 2007. Estructura de las inflorescencias en Abildgaardieae (Cyperoideae-Cyperaceae). XXXI Jornadas argentinas de Botánica. Corrientes, Corrientes.

Reutemann AG, Pozner R & Vegetti AC. 2009. Desarrollo floral en especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* (Cyperaceae: Cyperoideae: Abildgaardieae). XXXII Jornadas argentinas de Botánica. Huerta Grande, Córdoba.

Esta Tesis ha sido financiada por los siguientes proyectos:

Desarrollo y estructura de las Inflorescencias en Cyperoideae (Cyperaceae). Director: Abelardo Vegetti. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral. Subsidiado por CAI+D-UNL (Resol. 199/06). Duración: 01/01/2006-31/12/2008. Monto Total: \$10.000.

Patrones evolutivos, de estructura y desarrollo de Inflorescencias y Anatomía Foliar en Cyperoideae (Cyperaceae). Director: Abelardo Vegetti. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral. PICT 464, subsidiado por ANPCyT (Resol. 230/07). Duración: 22/02/2008-22/02/2011. Monto Total: \$280.000.

Desarrollo y estructura de Inflorescencias en *Rhynchospora* (Cyperoideae-Cyperaceae). Director: Abelardo Vegetti. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral. Subsidiado por CAI+D-UNL. Duración: 01/01/2009-31/12/2011. Monto Total: \$33.000.

Biosistemática y Filogenia de Ciperáceas de América Austral. Director: María Gabriela López. Universidad Nacional del Nordeste. N° de proyecto: A013-2010. Duración: 2011-2014. Monto total: \$10.000.

La belleza de la naturaleza reside en el detalle; el mensaje, en la generalidad. La apreciación óptima requiere de ambos, y no conozco mejor táctica que la ilustración de principios excitantes mediante pormenores bien escogidos.

Stephen Jay Gould
La vida maravillosa

ABREVIATURAS	XI
RESUMEN	XIII
ABSTRACT	XIV
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Familia Cyperaceae	2
Subfamilia Cyperoideae (las “no mapanioides”)	11
Tribu Abildgaardieae	13
Los géneros <i>Abildgaardia</i> , <i>Bulbostylis</i> y <i>Fimbristylis</i>	15
Tipología de las Inflorescencias	24
Desarrollo de las Inflorescencias	27
Objetivos	28
Estructuración de esta tesis	29
CAPÍTULO 1: Estructura de la inflorescencia adulta en <i>Abildgaardia</i>, <i>Bulbostylis</i> y <i>Fimbristylis</i>	31
Introducción	32
Materiales y métodos	33
Resultados	34
Discusión	79
CAPÍTULO 2: Desarrollo de las inflorescencias en especies de <i>Abildgaardia</i>, <i>Bulbostylis</i> y <i>Fimbristylis</i>	95
Introducción	96
Materiales y métodos	97
Resultados	98
Discusión	131
CAPÍTULO 3: Estructura y desarrollo de la estilobase en <i>Abildgaardia</i>, <i>Bulbostylis</i> y <i>Fimbristylis</i>	141
Introducción	142
Materiales y métodos	144
Resultados	146
Discusión	163
CAPÍTULO 4: Evaluación del comportamiento de caracteres de inflorescencia sobre una filogenia morfológica construida para el género <i>Bulbostylis</i>	168
Introducción	169
Materiales y métodos	171

Resultados	174
Discusión	186
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	191
BIBLIOGRAFÍA	196
APÉNDICES	213
Apéndice 1. Material analizado en los estudios tipológicos de inflorescencias adultas	214
Apéndice 2. Material analizado en los estudios comparados de desarrollo de estructuras reproductivas	219
Apéndice 3. Material analizado para los estudios cladísticos morfológicos del género <i>Bulbostylis</i>	220
Apéndice 4. Caracteres y estados empleados en el “Análisis 1” de los estudios cladísticos realizados para <i>Bulbostylis</i>	224
Apéndice 5. Caracteres y estados empleados en el “Análisis 2” de los estudios cladísticos realizados para <i>Bulbostylis</i>	230
Apéndice 6. Matriz de taxones x caracteres utilizada en “Análisis 1”	236
Apéndice 7. Matriz de taxones x caracteres utilizada en “Análisis 2”	237
Apéndice 8. Caracteres anatómicos de hoja, incluidos en “Análisis 1” y “Análisis 2” de los estudios cladísticos realizados para <i>Bulbostylis</i>	238
Apéndice 9. Caracteres anatómicos de escapo, incluidos en “Análisis 1” y “Análisis 2” de los estudios cladísticos realizados para <i>Bulbostylis</i>	240
Apéndice 10. Consenso estricto de los árboles óptimos obtenidos bajo pesos iguales en “Análisis 1”	242
Apéndice 11. Lista de sinapomorfías para la hipótesis filogenética final del “Análisis 1”	243
Apéndice 12. Consenso estricto de los árboles óptimos obtenidos bajo pesos iguales en “Análisis 2”	246
Apéndice 13. Lista de sinapomorfías obtenidas en los tres árboles utilizados para construir la hipótesis filogenética final del “Análisis 2”	247

- (aprox.): Aproximadamente
(Br): Bráctea/s
(Cof): Coflorescencia
(e): Escapo
(G): Gluma/s
(G-C): Diferencia de frecuencias
(HF): Florescencia principal
(HZ): Zona de inhibición
(IC): Índice de consistencia
(JK): Jackknife
(IR): Índice de retención
(IZ): Zona de innovación
(k): constante de concavidad
(K-C): Vaina Kranz tipo Chlorocyperoides
(K-E): Vaina Kranz tipo Eleocharoides
(K-F): Vaina Kranz tipo Fimbristylloides
(K-R): Vaina Kranz tipo Rhynchosporoides
(K-FC): Vaina Kranz tipo Fimbristylloides-Chlorocyperoides
(MAV): Meristema Apical del Vástago
(MF): Meristema Floral
(MI): Meristema de Inflorescencia
(MP): Meristema Paracladial
(MPp): Meristema Paracladial profilar
(Pc): Paracladio/s
(Pc'): Paracladio/s primario/s
(Pc''): Paracladio/s secundario/s
(Pc'''): Paracladio/s terciarios/s
(pf): Perfil/s
(PZ): Zona paracladial
(rPc): Paracladio/s ramificado/s
(Sp): Especie/s
(sPc): Paracladio/s corto/s
(sPcZ): Subzona de paracladios cortos

(SR): Symmetrical Resampling

(UIF): Unidad de Inflorescencia

(UIFl): Unidad de Inflorescencia lateral

(UIFt): Unidad de Inflorescencia terminal

RESUMEN

Abildgaardia, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* resultan géneros conflictivos tanto para establecer límites entre y dentro de los mismos, como para hipotetizar acerca de sus relaciones. La elevada simplicidad que presentan sus especies en relación a sus estructuras vegetativas, determina que una reevaluación morfológica detallada de los mismos deba realizarse sobre caracteres reproductivos, siendo las inflorescencias, por su complejidad y variación, estructuras potencialmente valiosas para una sistemática morfológica. La terminología empleada en la caracterización de estos vástagos floríferos ha sido hasta ahora siempre utilizada desde el punto de vista descriptivo, resultando muchas veces ambigua, y no reflejando estructuras homólogas útiles para establecer comparaciones entre taxones. Caracterizaciones de las transformaciones que ocurren durante el desarrollo de dichas estructuras, que contribuyan a una mejor interpretación de la diversidad morfológica, tampoco han sido llevadas a cabo. Es por esto que en esta obra se lleva a cabo un estudio de la morfología de las inflorescencias, espiguillas y flores de especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* desde el punto de vista tipológico y de desarrollo, como forma de contribuir a la sistemática de estos géneros. Los resultados obtenidos apoyan la existencia de una relación más estrecha entre *Abildgaardia* y *Fimbristylis*, respecto a *Bulbostylis*. Entre estos datos se destacan principalmente la presencia exclusiva de producciones profilares en las inflorescencias de *Bulbostylis*, como así también las similitudes observadas entre *Abildgaardia* y *Fimbristylis* en caracteres tales como la forma del MAV, y por ende la filotaxis similar en la región del trofotagma, el desarrollo del estilo y la anatomía de la estilobase.

ABSTRACT

Abildgaardia, *Bulbostylis* and *Fimbristylis* are morphologically very similar; their taxonomical circumscription and phylogenetic relationship are hard to discern. Vegetative structures of their species are simple and uniform, and therefore only a re-evaluation of the reproductive structures may help to understand the taxonomical/phylogenetic relationships based on morphology. Among reproductive characters of *Abildgaardia*, *Bulbostylis* and *Fimbristylis*, the inflorescence is a promising structure for morphological systematics because of its complexity and diversity. However, inflorescences of these genera have been described from a general, descriptive point of view; those descriptions are ambiguous and not useful to establish primary homologies, and consequently taxonomical/phylogenetic relationships. In addition, as developmental studies in other families (i.e. Poaceae) have shown that similar mature inflorescence structures may arise from radically different origins and viceversa, this PhD research focuses in a detailed analysis of the inflorescence, spikelet and flower structure and development in selected species of *Abildgaardia*, *Bulbostylis* and *Fimbristylis*, looking for a source of new morphological characters to support phylogenetic relationships and taxonomical boundaries among these genera. Results support a closer relationship between *Abildgaardia* and *Fimbristylis*. Among those supporting data are: MAV shape, phyllotaxy of the trophotagma, style development, and anatomy stylar base. The production of prohyllar spikelets may be an autapomorphy of *Bulbostylis*.

Familia Cyperaceae

Cyperaceae constituye la tercer familia con mayor número de especies dentro de las Monocotiledóneas (Simpson, 1995). Comprende plantas en su gran mayoría herbáceas, anuales o perennes, de aspecto graminoide (Barros, 1947; Kern, 1974; Dalghren et al., 1985; Guaglianone, 1996). Originada probablemente en el Paleoceno (Goetghebeur, 1998), esta familia cuenta con aproximadamente 5500 especies incluidas en 109 géneros (Govaerts et al., 2011). A pesar de que la mayoría de sus géneros se concentran en los trópicos y subtropicos, Cyperaceae es cosmopolita, pudiendo encontrarse tanto en regiones tropicales, templado-cálidas como frías de ambos hemisferios (Bruhl, 1995; Simpson, 1995). En nuestro país se distribuye en mayor o menor abundancia por todo el territorio, prefiriendo en general los lugares húmedos (Barros, 1925). Estas plantas son importantes componentes de humedales naturales, donde constituyen el hábitat de numerosos organismos, y juegan un significativo papel en el control de la erosión, la purificación del agua y la fijación del suelo, principalmente debido a la presencia de rizomas densamente enredados (Barros, 1925; Ludlow-Wiechers & Diego-Pérez, 2002). Las Ciperáceas son en general consideradas como plantas de limitado valor económico, posiblemente por su uso local o regional: algunas especies son utilizadas como ornamentales, en horticultura, en la medicina popular, en la construcción de cestos, techos y balsas; mientras que otras poseen cierta importancia como forrajeras, principalmente en regiones frías (Simpson & Inglis, 2001). Dentro de algunos géneros, (ej. *Carex* L., *Cyperus* L., *Eleocharis* R. Br., *Fimbristylis* Vahl, *Rhynchospora* Vahl, *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla, *Scleria* P.J. Bergius, entre otros) se registran importantes malezas, entre las cuales algunas resultan sumamente agresivas (Pedersen, 1969; Guaglianone, 1996; Goetghebeur, 1998; Bryson & Carter, 2008).

La familia Cyperaceae representa un grupo “natural” (Simpson, 1995; Muasya et al., 1998, 2000, 2009; Jones et al., 2007; Simpson et al., 2007) dentro del orden Poales (Commelinidae-Monocotyledoneae), donde forma un clado bien soportado (>80% bootstrap) junto con Juncaceae y Thurniaceae (Stevens, 2001, y trabajos posteriores del mismo autor). Dentro de este clado, conocido como clado ciperoide y con supuesto origen en Gondwana occidental hace aprox. 100-120 m.a. (Bremer, 2002), Cyperaceae y Juncaceae son monofiléticas y hermanas de Thurniaceae (Simpson, 1995; Givnish et al., 1999, 2010; Chase et al., 2000, 2006; Stevens, 2001; Jones et al., 2007); esta evidencia apoya la estrecha relación observada entre Cyperaceae y Juncaceae por autores tales como Metcalfe (1969; 1971), Haines & Lye (1983), Dahlgren & Rasmussen (1983), Dahlgren et al. (1985), Chase et al. (1993), Plunkett et al. (1995), desacreditando el cercano parentesco entre Cyperaceae y otras plantas gramíneas como Poaceae o Restionaceae, sugerido comúnmente en el pasado (Cronquist, 1981, 1988). Entre los caracteres que vinculan a los miembros del “cyperoid clade” se destacan particularmente la presencia de centrómero difuso, y la ocurrencia de meiosis postreduccional (Goetghebeur, 1998); mientras que caracteres tales como la liberación del polen como pseudomónades, presencia de cuerpos de sílice, perianto comúnmente reducido a cerdas o ausente, presencia de endosperma nuclear, ocurrencia de la inserción de 3 pb en la región nuclear 5.8S, se cuentan entre las características distintivas de las Cyperaceae (Simpson, 1995; Stevens, 2001).

Las clasificaciones supragenéricas dentro de Cyperaceae han tenido lugar desde hace más de 200 años, comenzando por Jussieu (1789) quien dividió a la familia en dos grandes grupos según si presentaban flores unisexuales o hermafroditas (Bruhl, 1995). Desde aquellos años numerosas clasificaciones se han realizado, entre las cuales las más importantes y abarcativas se resumen en Tabla I. A partir de Nees (1835), quien propuso

Tabla I: Clasificaciones supragenéricas anteriores a Bruhl (1990) y Goetghebeur (1986).

Nees (1835)	Nees (1842)	Bentham (1883)	Clarke 1902 (1908)	Ascherson & Graebner (1902)
1. Cypereae 2. Hypolytreae 3. Chrysitricheae 4. Scirpeae 5. Rhynchosporeae 6. Cladieae 7. Sclerieae 8. Elyneae 9. Cariceae	1. Cypereae 2. Hypolytreae 3. Chrysitricheae 4. Scirpeae 5. Rhynchosporeae 6. Cladieae 7. Sclerieae 8. Elyneae 9. Cariceae 10. Ficiniae 11. Fuireneae	MONOCLINES 1. Scirpeae 2. Hypolytreae 3. Rhynchosporeae DICLINES 4. Cryptangieae 5. Sclerieae 6. Cariceae	SCIRPOIDEAE 1. Cypereae 2. Scirpeae 3. Schoeneae MAPANIEAE 4. Mapanieae CARICOIDEAE 5. Sclerieae 6. Cariceae	SCIRPOIDEAE RHYNCHOSPOROIDEAE 1. Rhynchosporeae 2. Cladieae CARICOIDEAE
Ohwi (1920)	Mattfeld (1936)	Koyama (1961)	Schultze-Motel (1964)	Koyama (1969/1971)
SCIRPOIDEAE 1. Scirpeae 2. Hypolytreae RHYNCHOSPOROIDEAE 3. Rhynchosporeae 4. Gahniae 5. Sclerieae 6. Cariceae	CARICOIDEAE 1. Cariceae 2. Lagenocarpeae 3. Sclerieae 4. Hypolytreae SCIRPOIDEAE 5. Scirpeae 6. Rhynchosporeae 7. Cypereae <u>Hutchinson (1936)</u> [= Bentham (1883)]	MAPANIOIDEAE 1. Hypolytreae SCIRPOIDEAE 2. Scirpeae 3. Cypereae RHYNCHOSPOROIDEAE 4. Rhynchosporeae 5. Sclerieae CARICOIDEAE 6. Cariceae	CYPEROIDEAE 1. Hypolytreae 2. Cypereae 3. Scirpeae 4. Dulichieae 5. Rhynchosporeae CARICOIDEAE 6. Sclerieae 7. Lagenocarpeae 8. Cariceae	MAPANIOIDEAE 1. Sclerieae 2. Lagenocarpeae 3. Mapanieae SCIRPOIDEAE 4. Scirpeae 5. Cypereae 6. Rhynchosporeae CARICOIDEAE

por primera vez un agrupamiento en tribus dentro de Cyperaceae, diversas tribus se han propuesto, pero su circunscripción y clasificación dentro de subfamilias sigue siendo controvertido. Según Muasya et al. (1998), entre las clasificaciones más antiguas propuestas para el nivel de Subfamilias, dos grandes categorías existen dependiendo de los caracteres tomados en consideración: a) aquellas basadas en la sexualidad de las flores (flores unisexuales/diclinas vs. flores hermafroditas/monoclinas); entre las cuales se puede mencionar a los sistemas de Jussieu (1789), Bentham (1883), Hutchinson (1936), Mattfeld (1936), Schultze-Motel (1964), entre otros; y b) aquellas basadas en la interpretación de un amplio rango de caracteres de la flor y la inflorescencia, como las clasificaciones de Clarke (1902) y Koyama (1961). Dentro de la Familia, las diferencias en la interpretación de las estructuras reproductivas han sido por mucho tiempo materia de controversia, lo que ha llevado a debates taxonómicos y filogenéticos diversos. Así por ejemplo los géneros “mapanioid” (Hypolytrae/Mapanieae/Mapanioideae) fueron diferentemente ubicados según si sus estructuras florales se interpretaran como flores bisexuales con un perianto, o como espiguillas de flores unisexuales (Bruhl, 1995). Cuestiones de esta índole permanecen aun hoy sin resolverse en varios grupos dentro de la Familia. Entre los más recientes estudios a nivel supragenérico en Cyperaceae se encuentran las clasificaciones propuestas por Bruhl (1990, 1995) y Goetghebeur (1986, 1998), realizadas en base a un amplio rango de caracteres morfológicos, anatómicos, embriológicos, fitoquímicos y fisiológicos; como así también los trabajos de Muasya et al. (2000) combinando datos morfológicos y moleculares; y los análisis de Muasya et al. (1998, 2009) y Simpson et al. (2007) realizados únicamente en base a datos moleculares. En estos últimos trabajos se sugieren cambios respecto a las clasificaciones vigentes de Goetghebeur (1998) y Bruhl (1995), señalando la necesidad que estas sean revisadas (Tabla II); no obstante

Tabla II: Comparación entre las clasificaciones supragenéricas más actuales en Cyperaceae. La última columna representa las nuevas evidencias respecto a la filogenia de la familia, aún no formalizadas en una clasificación.

Goetghebeur (1986)	Bruhl (1990/1995)	Goetghebeur (1998)	Muasya et al. (2009) (± Simpson et al. 2007)
CYPEROIDEAE	CYPEROIDEAE	CYPEROIDEAE	CYPEROIDEAE
Abildgaardieae	Abildgaardieae	Abildgaardieae	<i>Abildgaardieae (+Arthrostylis, Actinoschoenus y Trachystylis)</i>
<i>Arthrostylideae</i>	Arthrostylideae		
Cypereae	Cypereae	Cypereae (+Ficinieae)	<i>Cypereae (+Hellmuthia+Scirpus falsus y S.ficinoides)</i>
Dulichieae		Dulichieae	<i>Dulichieae</i>
Eleocharideae		Eleocharideae	<i>Eleocharideae</i>
Ficinieae	Scirpeae		
Fuireneae		Fuireneae	<i>Fuireneae??</i>
Scirpeae		Scirpeae	<i>Scirpeae??</i>
	CARICOIDEAE		
<i>Schoeneae</i>	Schoeneae	<i>Schoeneae</i>	<i>Schoeneae</i>
<i>Rhynchosporeae</i>	Rhynchosporeae		<i>Rhynchosporeae (Rhynchospora+Pleurostachys)</i> <i>Cladieae (Cladium)?</i>
SCLERIOIDEAE		SCLERIOIDEAE	
Bisboeckelereae	Bisboeckelereae	Bisboeckelereae	<i>Bisboeckelereae</i>
Cryptangieae	Cryptangieae	Cryptangieae	<i>Cryptangieae (Didymiandrum+Exochogyne)</i>
Sclerieae	Sclerieae	Sclerieae	<i>Sclerieae</i>
Trilepideae	Trilepideae	Trilepideae	<i>Trilepideae</i>
CARICOIDEAE		CARICOIDEAE	
Cariceae	Cariceae	Cariceae	<i>Cariceae</i>
MAPANIOIDEAE		MAPANIOIDEAE	MAPANIOIDEAE
<i>Chrysitricheae</i>	Hypolytreae	<i>Chrysitricheae</i>	<i>Chrysitricheae (+Capitularina+Exocarya)</i>
<i>Hypolytreae</i>		<i>Hypolytreae</i>	<i>Hypolytreae</i>

ninguna clasificación formal se ha propuesto reparando en la necesidad de ampliar el muestreo a un mayor número de taxones y marcadores (Simpson et al., 2007; Muasya et al., 2009). Las clasificaciones de Bruhl (1995) y Goetghebeur (1998) difieren tanto en las circunscripción a nivel de tribus como de subfamilias; Goetghebeur (1998) reconoce cuatro subfamilias: Cyperoideae, Sclerioideae, Caricoideae y Mapanioideae, mientras que Bruhl (1995) reconoce solo dos, Cyperoideae y Caricoideae, incluyendo en esta última subfamilia a la tribu Schoeneae y a las subfamilias Sclerioideae, Caricoideae y Mapanioideae de Goetghebeur (1998) (Tabla II). A diferencia de estas clasificaciones, en las recientes propuestas de Simpson et al. (2007) y Muasya et al. (2009) se reconocen solo 2 subfamilias: Mapanioideae y Cyperoideae, y no se considera a las subfamilias Caricoideae y Sclerioideae (de Goetghebeur, 1998) separadas de Cyperoideae, ni se reconocen a las subfamilias Cyperoideae y Caricoideae de Bruhl (1995). En la última filogenia realizada para la familia (Muasya et al., 2009; Figs. I, II y III; Tabla II), existe apoyo para considerar a las tribus Hypolytreae y Chrysitricheae dentro de Mapanioideae, y para transferir a los géneros *Exocarya* Benth. y *Capitularina* J. Kern desde Hypolytreae (en Goetghebeur 1998) a Chrysitricheae (como también vieron Simpson et al., 2003). Dentro de Cyperoideae, Trilepideae es monofilética y hermana del resto de la Subfamilia, y no así de las tribus Cryptangieae, Sclerieae y Bisboeckelereae de la subfamilia Sclerioideae *sensu* Goetghebeur (1998). Estas tres tribus se relacionan más estrechamente con algunos géneros de Schoeneae con los que forman un grupo monofilético. La ubicación de *Exochogyne* C.B. Clarke en Cryptangieae, dudosa para Goetghebeur (1998) quien consideraba a este género como *incertae sedis*, aquí se encuentra apoyada. La tribu Schoeneae de Goetghebeur (1998) se disuelve en cuatro clados representados por: a) la tribu Rhynchosporae; b) la tribu Schoeneae; c) otra posible tribu (Cladieae?) que contenga a *Cladium* P. Browne; y d) un

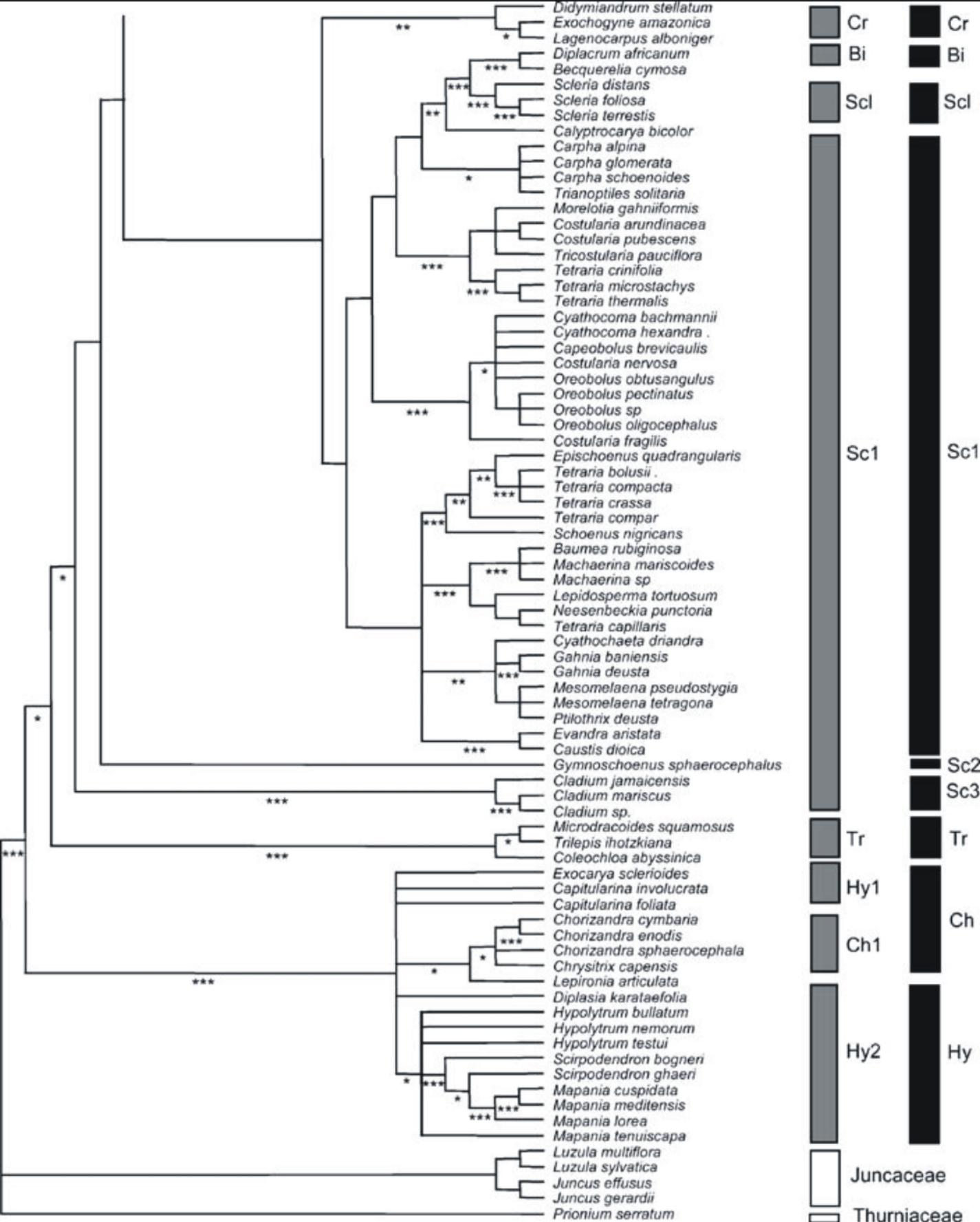


Figura I. Hipótesis de filogenia más actual propuesta para la familia Cyperaceae; corresponde al consenso estricto obtenido bajo Máxima Parsimonia por Muasya et al. (2009). Parte 1: grupo externo y tribus Hypolytreeae (Hy), Chrysitricheae (Ch), Trilepideae (Tr), Schoeneae (Sc), Sclerieae (Scl), Bisboeckelereae (Bi) y Cryptangiaceae (Cr). Las barras grises y negras indican la clasificación propuesta por Goetghebeur (1998) y por Muasya et al. (2009) respectivamente. Los asteriscos señalan el grado de soporte de Bootstrap de las ramas: débil (* = 50-74 %), moderado (** = 75-89 %) y fuerte (***) = 90-100 %).

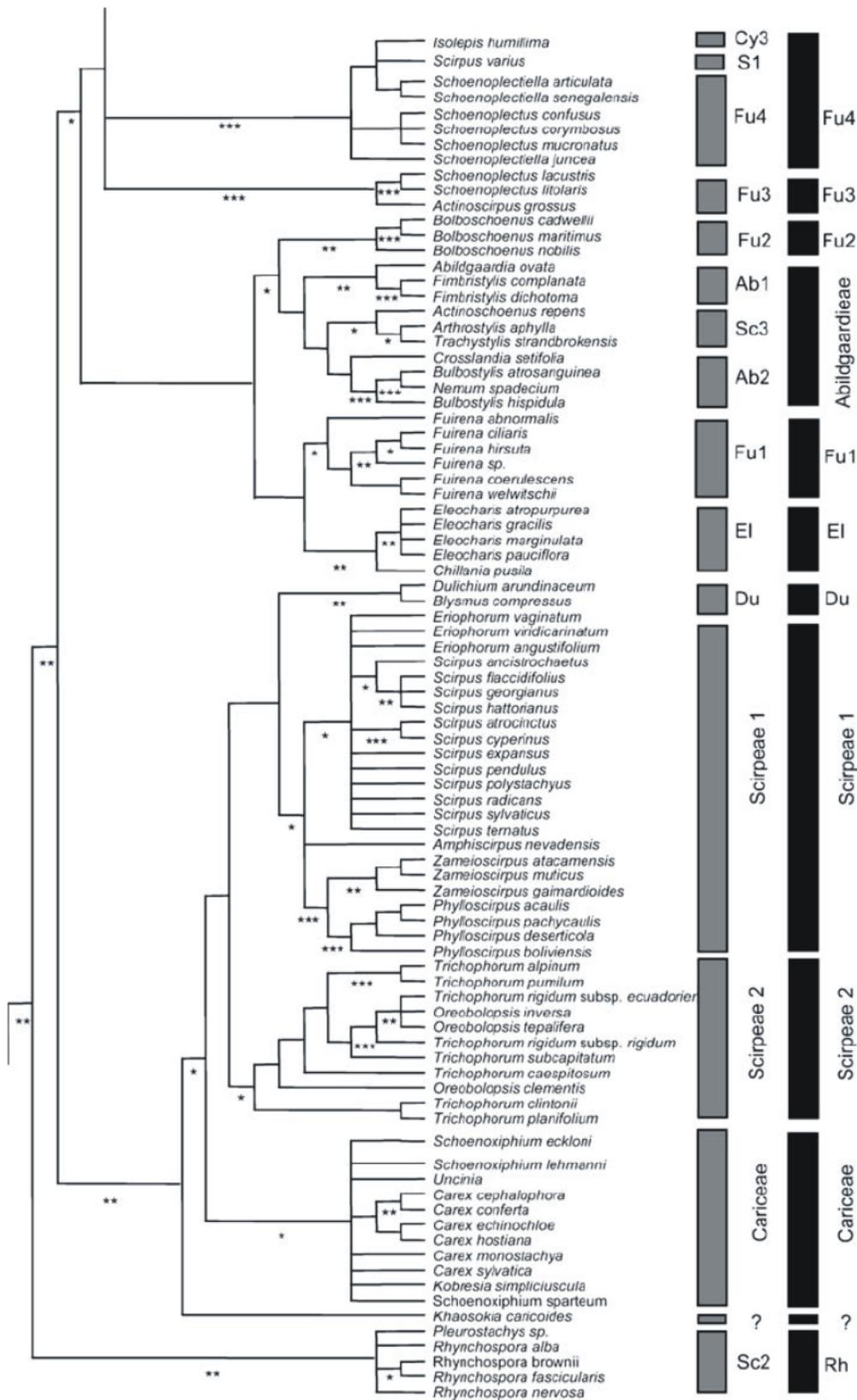


Figura II. Hipótesis de filogenia más actual propuesta para la familia Cyperaceae; corresponde al consenso estricto obtenido bajo Máxima Parsimonia por Muasya et al. (2009). Parte 2: tribus Schoeneae (Sc), Cariceae, Scirpeae (S), Dulicheae (Du), Eleocharideae (EI), Fuireneae (Fu), Abildgaardieae (Ab), Arthrostylideae (Ar) y Cypereae (Cy). Las barras grises y negras indican la clasificación propuesta por Goetghebeur (1998) y por Muasya et al. (2009) respectivamente. Los asteriscos señalan el grado de soporte de Bootstrap de las ramas: débil (* = 50-74 %), moderado (** = 75-89 %) y fuerte (***) = 90-100 %).

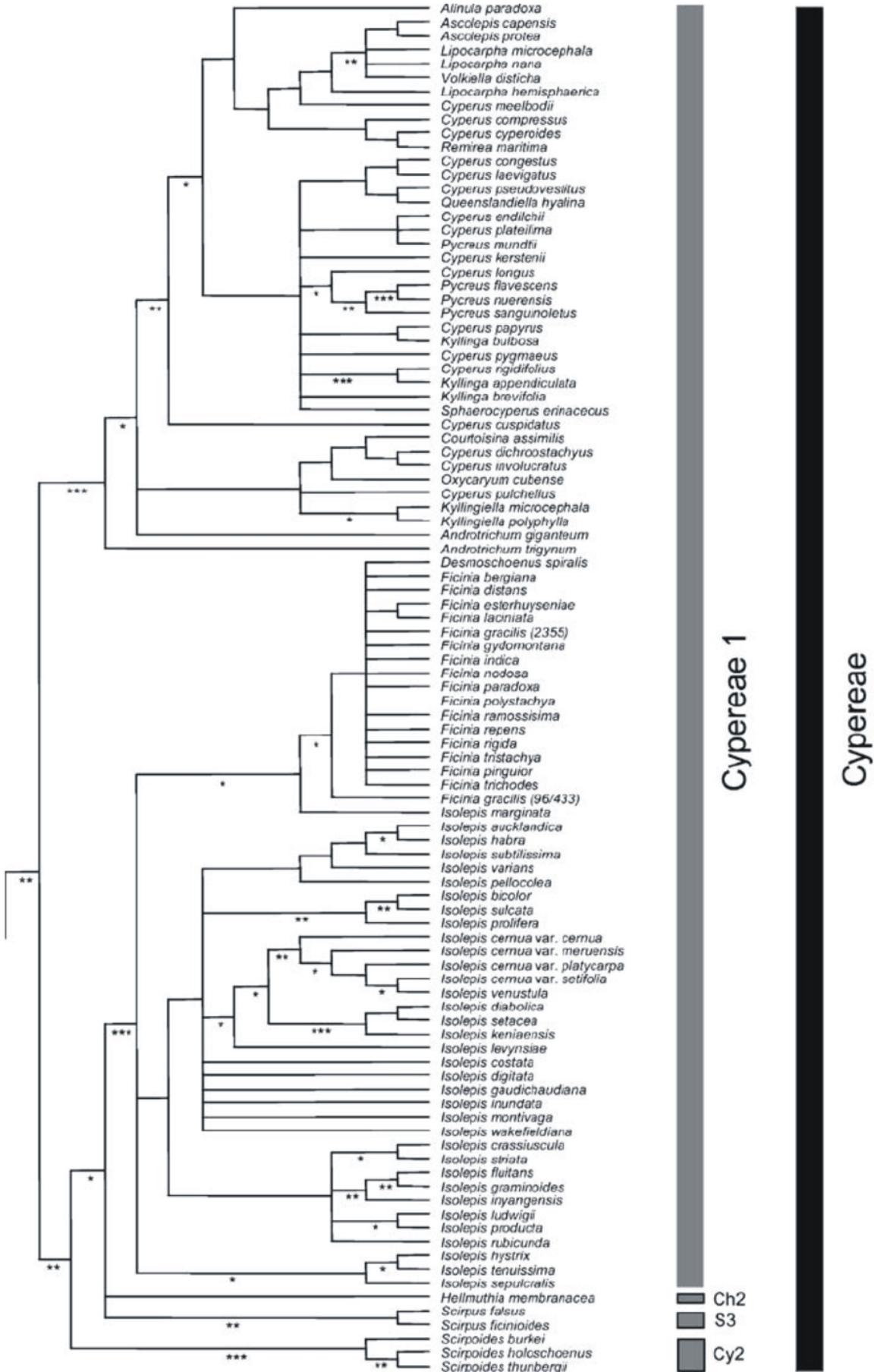


Figura III. Hipótesis de filogenia más actual propuesta para la familia Cyperaceae; corresponde al consenso estricto obtenido bajo Máxima Parsimonia por Muasya et al. (2009). Parte 3: tribus Cypereae (Cy), Scirpeae (S) y Chrysitricheae (Ch). Las barras grises y negras indican la clasificación propuesta por Goetghebeur (1998) y por Muasya et al. (2009) respectivamente. Los asteriscos señalan el grado de soporte de Bootstrap de las ramas: débil (* = 50-74 %), moderado (** = 75-89 %) y fuerte (***) = 90-100 %).

género separado: *Gymnoschoenus* Nees. Adicionalmente algunos géneros como *Arthrostylis* R. Br., *Actinoschoenus* Benth. y *Trachystylis* S.T. Blake se transfieren a la tribu Abildgaardieae. La tribu Scirpeae no es monofilética y Dulicheae se ubica entre Scirpeae I y II. Fuireneae se disuelve en cuatro clados: Fuireneae I (*Fuirena* Rottb.) forma un clado con Eleocharideae, Fuireneae II (*Bolboschoenus* (Asch.) Palla) es hermano de Abildgaardieae, mientras que Fuireneae III (*Schoenoplectus* y *Actinoscirpus* (Ohwi) R.W. Haines & Lye) y Fuireneae IV (el grupo *Schoenoplectiella* Lye) forman una politomía con Cypereae. Relaciones entre estos grupos son inestables y hay necesidad de más estudios. Cypereae se modifica para incluir a *Hellmuthia* Steud. y dos especies de *Scirpus* L. (*S. falsus* C.B. Clarke y *S. ficinioides* Kunth).

En esta tesis se seguirá el sistema de Goetghebeur (1998) para los niveles de especie, género y tribu, aunque teniendo en cuenta los datos aportados por las recientes filogenias moleculares donde algunas tribus (y entre ellas Abildgaardieae) son modificadas o desaparecen. Al hacer referencia al nivel de Subfamilia, se seguirá la división de Cyperaceae en Mapanioideae (“mapanioides”) y Cyperoideae (“cyperoides”, = “no mapanioides”) propuesta por Simpson et al. (2007) y Muasya et al. (2009).

Subfamilia Cyperoideae (las “no mapanioides”)

La Subfamilia Cyperoideae aparece como monofilética y separada del clado basal de las Mapanioideae en las últimas filogenias moleculares basadas en secuencias de *rbcL* (Simpson et al., 2007) y de *rbcL* + *trnL-F* (Muasya et al., 2009). La monofilia de esta subfamilia se sostiene siempre y cuando el género *Hellmuthia* sea excluido de las Mapanioideae como así lo sugieren evidencias desde estudios ontogenéticos (Vrijdaghs et al., 2006) y filogenéticos (Bruhl 1995; Muasya et al., 1998, 2000, 2009; Simpson et al., 2003, 2007), donde este género aparece relacionado con Cypereae. La

elevada variación morfológica tanto de caracteres vegetativos (ej. anatomía foliar según vías fotosintéticas) como reproductivos (ej. morfología de las inflorescencias, sistemas de ramificación, características de las espiguillas y flores) y su interpretación dentro de la Subfamilia, ha generado problemas al intentar trazar límites y establecer relaciones a nivel supragenérico, lo cual se ha reflejado en los distintos sistemas de clasificación propuestos. Entre las variaciones más destacadas y que han sido consideradas importantes taxonómicamente pueden mencionarse: las diferentes formas de las inflorescencias (comúnmente caracterizadas desde una perspectiva descriptiva, inadecuada para realizar comparaciones entre taxones y establecer hipótesis de homologías; Troll, 1964, Weberling, 1965, 1985, 1989) y sus diversos patrones de ramificación (normal, profilar, accesorio) (Guarise & Vegetti, 2005; 2007; Guaglianone, 1970); la morfología del profilo y la estructura de las espiguillas, incluyendo la filotaxis de las glumas, la presencia y número de glumas estériles y la interpretación del tipo de ramificación (monopodial vs. simpodial) (Koyama, 1961; Eiten, 1976; Richards, 2002; Zhang et al. 2004; Vrijdaghs 2006; Vrijdaghs et al. 2007; 2010); características florales como sexualidad, presencia o no de sedas perigonales de aspecto variado, número variable de estambres, variación en la compresión y posición del ovario, presencia o ausencia de estilobase, de ginóforo, etc. (Vrijdaghs 2006, Vrijdaghs et al. 2004, 2005 a,b; 2011, Mora-Osejo, 1987b.); la estructura del embrión (Van der Veken, 1965); la marcada variación en la anatomía foliar en relación con el tipo de vía fotosintética, pudiendo encontrarse géneros y especies C₃ y C₄ (4 tipos anatómicos C₄, en función de los tipos de vainas presentes y de la distribución relativa del metaxilema respecto a la vaina Kranz: Chlorocyperoide (K-C), Eleocharoide (K-E), Fimbristylloide (K-F), Rhynchosporoide (K-R) (Soros & Bruhl, 2000; Soros & Dengler, 2001) y tipos especiales como Kranzkette (Li & Jones, 1994) y Fimbristylloide-Chlorocyperoide (K-

FC; Ueno & Koyama, 1987), como así también casos raros como el de *Eleocharis vivipara* Link, capaz de comportarse como C₃ o C₄ dependiendo de las condiciones ambientales (Ueno et al., 1988; Bruhl & Wilson, 2007).

Tribu Abildgaardieae

Abildgaardieae incluye actualmente seis géneros: *Abildgaardia* Vahl, *Bulbostylis* Kunth, *Crosslandia* W. Fitzg., *Fimbristylis*, *Nelmesia* Van der Veken y *Nemum* Desv. ex Ham., y en algunos casos un género adicional, *Tylocarya* Nelmes, segregado de *Fimbristylis* (Goetghebeur & Coudijzer, 1984; Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1998), los cuales se encuentran principalmente distribuidos en regiones tropicales y subtropicales, con unas pocas especies cosmopolitas, y se caracterizan por presentar una morfología relacionada del embrión (tipo *Abildgaardia*, *Bulbostylis* o *Fimbristylis*), una estilobase claramente diferenciada (excepto en *Nemum*), síndrome Kranz (tipo *Fimbristylis*) en casi todas las especies y pelos estigmáticos moniliformes (Goetghebeur 1998). Una tribu equivalente a Abildgaardieae (“*Fimbristylideae*”) fue inicialmente reconocida por Reichenbach (1828) y su nombre fue publicado formalmente por Raynal (1978), pero Lye (1973) ya había publicado el nombre “*Abildgaardieae*” para esta misma tribu (Ghamkhar et al., 2007).

La monofilia de Abildgaardieae es comúnmente aceptada en los primeros estudios cladísticos morfológicos realizados para la familia; no obstante en algunos de estos análisis Abildgaardieae resulta polifilética y relacionada con representantes de la tribu *Arthrostylideae* (Bruhl, 1995). Posteriores investigaciones dentro de *Cyperaceae*, utilizando secuencias del gen *rbcL*, muestran a Abildgaardieae como polifilética con *Bulbostylis* y *Nemum* formando un clado (=Abildgaardieae I) separado del clado *Fimbristylis-Abildgaardia* (=Abildgaardieae II) (Muasya et al., 1998); no obstante,

estudios subsiguientes utilizando el mismo gen junto con datos morfológicos, independientemente y en combinación, reconocen a la tribu *Abildgaardieae* como un grupo monofilético con moderado a débil apoyo, donde *Bulbostylis* y *Nemum* siempre se relacionan más estrechamente entre sí que con *Abildgaardia* y *Fimbristylis* (Muasya et al., 2000). En estos trabajos de Muasya et al. (1998) y (2000), representantes de *Arthrostylideae* no son incluidos o se limitan a una sola especie (*Arthrostylis aphylla* R. Br.), la cual puede ubicarse formando un clado con *Hellmuthia*, con *Eleocharis*, o basalmente con el clado de las *Abildgaardieae*. Los estudios moleculares más actuales para la familia muestran a las especies de *Abildgaardieae* formando una politomía, en la cual se incluye a *Arthrostylis aphylla* (único representante de *Arthrostylideae* considerado en el análisis; Simpson et al., 2007, en base a secuencias de *rbcL*); o constituyendo un clado sin apoyo junto a tres especies de *Arthrostylideae* (*Actinoschoenus repens* J. Raynal, *Arthrostylis aphylla* y *Trachystylis stradbokensis* (Domin) Kük.; Muasya et al., 2009, en base a secuencias de *rbcL* y *trnL-F*; Fig. II). En estos últimos trabajos se mantiene la relación más estrecha entre *Bulbostylis* y *Nemum* por un lado, y *Fimbristylis* y *Abildgaardia* por el otro. En base a estos resultados, Muasya et al. (2009) sostienen que los límites de *Abildgaardieae* deben ampliarse para incluir a las *Arthrostylideae*, aunque en sus análisis solo se encuentran apoyadas las relaciones entre *Fimbristylis* y *Abildgaardia*, entre *Bulbostylis* y *Nemum*, y entre las especies de *Arthrostylideae* entre sí, sin soporte para hipotetizar si estas últimas realmente estarían incluidas en una misma tribu que las *Abildgaardieae*, o si formarían un grupo hermano de esta tribu (Fig. II).

A pesar de los problemas existentes al intentar trazar límites y establecer relaciones entre y dentro de *Abildgaardieae* y *Arthrostylideae*, sólo el trabajo de Ghamkhar et al. (2007) incluye un muestreo más o menos amplio de ambas tribus. En

dicho estudio, basado en secuencias de ITS y trnL-F, *Abildgaardieae* se presenta como: a) monofilética (en el consenso estricto de ITS, Fig. IV), observándose dos clados principales, uno basal con las especies de *Bulbostylis*, y uno derivado incluyendo a *Abildgaardia*+*Crosslandia*+*Fimbristylis*; o b) parafilética (en el consenso de ITS+trnL-F, Fig. V), donde *Bulbostylis* es basal, y *Abildgaardia*+*Crosslandia*+*Fimbristylis* forman un grupo monofilético junto a las especies de *Arthrostylideae*. Debido a que este estudio se encuentra sesgado hacia representantes australianos de *Abildgaardieae*, y centrado principalmente en especies de *Fimbristylis*, actualmente resulta necesario ampliar esta filogenia, especialmente aumentando el muestreo para *Abildgaardia* y *Bulbostylis* e incluyendo especies de los géneros sudafricanos *Nelmesia* y *Nemum*; como así también conferir mayor robustez a estos análisis, a partir de análisis independientes y combinados de mayor número de marcadores genéticos y de caracteres morfológicos del grupo.

Los géneros *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*

Dentro de *Abildgaardieae*, *Abildgaardia* (17 sp.), *Bulbostylis* (entre 100-150 sp.) y *Fimbristylis* (aprox. 300 sp.) poseen dificultades en su delimitación morfológica y han sido reunidos o separados por diferentes autores según los caracteres tomados en cuenta. Haines & Lye (1983) y Lye (1973) reúnen a *Abildgaardia* y *Bulbostylis* en un mismo género sobre la base del tipo de embrión (muy similar para ambos géneros, en contraste con el embrión típico de *Fimbristylis*); mientras que Clarke (1900-1; 1902), Osten (1931), Barros (1947) y Kern (1974), tratan a *Abildgaardia* como sección de *Fimbristylis* y consideran a *Bulbostylis* como un género separado, principalmente sobre la base de la persistencia o no sobre el fruto de la base engrosada del estilo. Por otra parte, debido a la gran similitud morfológica entre las especies de estos tres géneros, algunos autores tales como Bentham (1883) y Koyama (1961) han considerado a

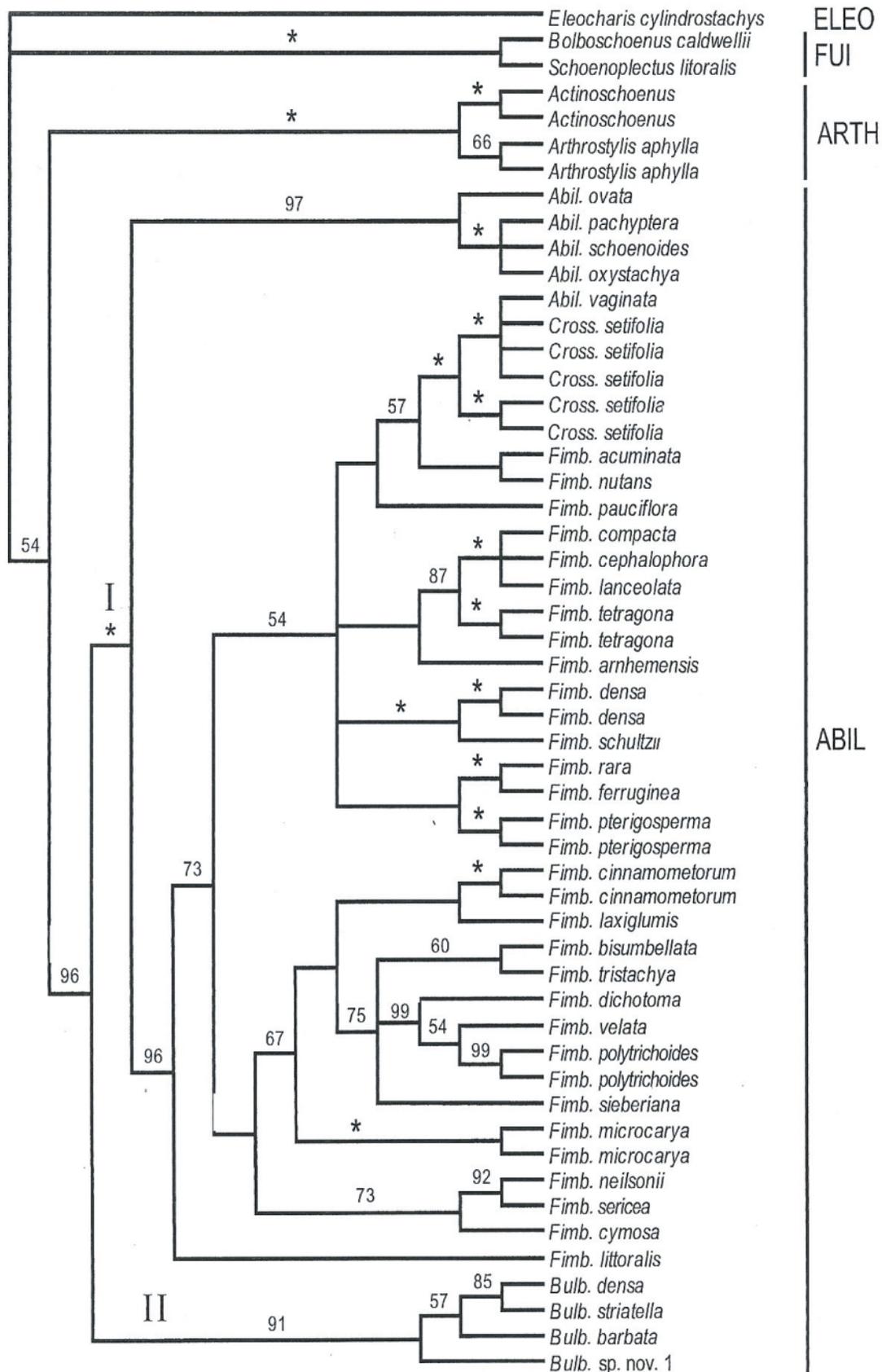


Figura IV. Árbol de consenso estricto para especies de Abildgaardieae y Arthrostylideae, obtenido a partir de datos de ITS; figura tomada de Ghamkhar et al. (2007). Valores de soporte de Bootstrap se presentan como % sobre las ramas; el asterisco (*) representa soporte de Bootstrap = 100%. Abil. = Abildgaardia; Bulb. = Bulbostylis; Cross. = Crosslandia; Fimb. = Fimbristylis. Las abreviaturas hacia la derecha de la barra refieren a las tribus de Cyperaceae sensu Goetghebeur (1986): ABIL = Abildgaardieae, ARTH = Arthrostylideae, FUI = Fuireneae, y ELEO = Eleocharideae.

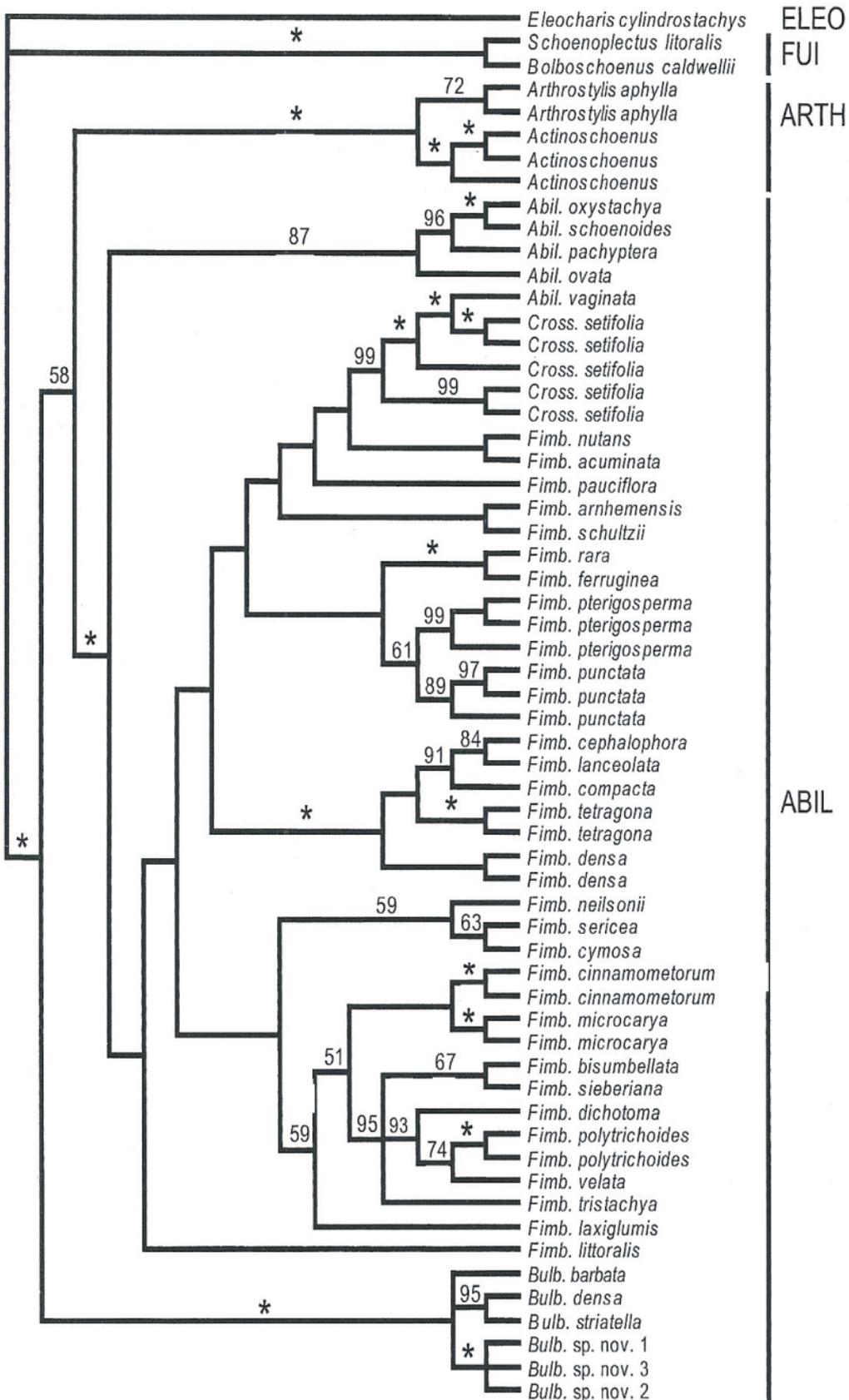


Figura V. Árbol de consenso estricto para especies de Abildgaardieae y Arthrostylideae, obtenido a partir de datos de ITS y trnL-F combinados; figura tomada de Ghamkhar et al. (2007). Valores de soporte de Bootstrap se presentan como % sobre las ramas; el asterisco (*) representa soporte de Bootstrap = 100%. Abil. = Abildgaardia; Bulb. = Bulbostylis; Cross. = Crosslandia; Fimb. = Fimbristylis. Las abreviaturas hacia la derecha de la barra refieren a las tribus de Cyperaceae sensu Goetghebeur (1986): ABIL = Abildgaardieae, ARTH = Arthrostylideae, FUI = Fuireneae, y ELEO = Eleocharideae.

Abildgaardia, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* como un único género, al que llamaron *Fimbristylis* s.l. Actualmente tanto datos moleculares (Ghamkhar et al., 2007), como diferencias observadas en caracteres morfológicos de frutos (Svensson, 1957), estructuras florales como la base engrosada del estilo (Barros, 1947; Gordon-Gray, 1971; Kern, 1974), embriones (Van der Veken, 1965), espiguillas, inflorescencias y estructuras vegetativas (Guaglianone, 1970; Kral, 1971; Goetghebeur, 1998; Gómez-Laurito, 2003), apoyan la distinción entre *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*; no obstante, la existencia de especies con características intermedias entre algunos de estos géneros dificulta el establecimiento de límites precisos entre los mismos, debido a la ausencia de caracteres exclusivos para cada uno, resultando necesario recurrir a combinaciones de caracteres para circunscribir a las especies (Goetghebeur & Coudijzer, 1984; 1985; Gordon-Gray, 1971; Lye, 1996).

Como comúnmente se los describe, *Abildgaardia* se caracteriza por presentar hojas eliguladas, de lámina linear-filiforme, a veces reducidas a una vaina, con la boca de la vaina foliar glabra, flores hermafroditas, desnudas, estambres 2-3, estilo trifido con la base engrosada y decidua, espiguillas plurifloras, al menos con las glumas basales espirodísticas, solitarias o agrupadas en inflorescencias de muy pocas espiguillas, fruto trigono tuberculado, estipitado, con pericarpo de células isodiamétricas, embrión tipo *Abildgaardia* (Svensson, 1957; Kral, 1971; Haines & Lye, 1983; Goetghebeur & Coudijzer, 1984; 1985; Goetghebeur, 1998; Kral & Strong, 1999). Por otra parte, *Bulbostylis* presenta característicamente tallos escaposos, hojas filiformes o angostamente lineares, raramente reducidas a una vaina, con la boca de la vaina foliar provista de pelos lanosos, flores hermafroditas, desnudas, estambres 1-3, estilo generalmente trifido con la base engrosada frecuentemente persistente sobre el fruto maduro, espiguillas plurifloras con glumas espiraladas, raramente dísticas, solitarias o

agrupadas en inflorescencias pauci o pluriespigadas, fruto trígono, raramente biconvexo, pericarpo comúnmente con células elongadas verticalmente y dispuestas en conspicuas filas horizontales, frecuentemente con cuerpos de sílice, embrión generalmente tipo *Bulbostylis* (Barros, 1947; Svensson, 1957; Van der Veken, 1965; Pedersen, 1969; Guaglianone, 1970; Kral, 1971; Lye, 1971; Goetghebeur & Coudijzer, 1984; 1985; Kral & Strong, 1999). En tanto que *Fimbristylis*, por su parte, presenta tallos escaposos, hojas con o sin lígula, de lámina generalmente linear, aunque a veces filiforme, más raramente reducidas a una vaina, boca de la vaina foliar glabra, flores hermafroditas, desnudas estambres 1-3, estilo 2-3 fido con la base engrosada y decidua, espiguillas plurifloras con glumas espiraladas, raramente dísticas, solitarias o agrupadas en inflorescencias pauci o pluriespigadas, fruto trígono o biconvexo, raramente subcilíndrico, pericarpo comúnmente con células isodiamétricas cuadrangulares o elongadas transversalmente formando claras filas verticales, aparentemente sin conos de sílice, embrión tipo *Fimbristylis* (Barros, 1947; Svensson, 1957; Pedersen, 1969; Kral, 1971; Goetghebeur & Coudijzer, 1984; 1985; Goetghebeur, 1998).

Las especies de los tres géneros crecen comúnmente en nuestro país, donde constituyen los únicos representantes de la tribu *Abildgaardieae* (Zuloaga & Morrone, 1996; Zuloaga et al. 2009); no obstante estos géneros presentan una distribución mucho más amplia, encontrándose representantes de *Abildgaardia* extensamente localizados en los trópicos y subtrópicos, aunque concentrados en Australia, tanto en praderas secas y alteradas, como en bosques, o pantanos salobres (Goetghebeur, 1998; Kral, 1998; Kral & Strong, 1999); las especies de *Bulbostylis* están principalmente distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de África y Sudamérica (Kern, 1974; Goetghebeur, 1998; Kral, 1998; López, 2006; 2007; López et al., 2007), aunque también algunas en Norteamérica y Asia, mayormente encontradas en áreas abiertas tales como sabanas, en

suelos arenosos, rocosos y húmedos; y los representantes de *Fimbristylis* son de distribución pantropical a cálido-templada, con alta concentración en el SE de Asia, Malasia, y el NE de Australia, donde las especies anuales crecen frecuentemente en la arena temporalmente húmeda, y las especies perennes prefieren condiciones permanentemente húmedas; varias especies de *Fimbristylis* crecen en suelos alterados donde comúnmente se convierten en malezas (Kern, 1974; Goetghebeur, 1998; Kral, 1998).

En relación al tipo de vía fotosintética, en *Bulbostylis* sólo se presentan especies C₄, pero pueden observarse dos tipos anatómicos Kranz: K-F y K-E; mientras que en *Abildgaardia* y *Fimbristylis* se encuentran tanto especies C₃ como C₄, estas últimas siempre tipo K-F (Bruhl, 1995; Soros & Bruhl, 2000; Bruhl & Wilson, 2007; Martins & Alves, 2009). Como reflejan varios estudios dentro de Cyperaceae (Soros & Bruhl, 2000; Soros & Dengler, 2001; Bruhl & Wilson, 2007), tres de los tipos anatómicos Kranz: K-R, K-C y K-F, utilizan la vía bioquímica NADP-ME, mientras que el cuarto tipo anatómico: K-E (y una especie anómala K-F, *Eleocharis vivipara*), presenta el subtipo bioquímico NAD-ME. De acuerdo a recientes investigaciones acerca del surgimiento de la vía C₄ en la familia Cyperaceae, se suponen al menos cinco orígenes independientes dentro de la misma, estimándose la primera aparición en *Bulbostylis* entre 19,6 (\pm 4,9) y 10,1 (\pm 3,6) Ma. atrás (Besnard et al., 2009).

En las filogenias propuestas para la familia Cyperaceae muy pocos representantes de estos géneros son incluidos: el género *Abildgaardia* siempre se encuentra representado solo por *A. ovata* (Burm. f.) Kral, donde forma un clado con *Fimbristylis* (Muasya et al., 1998; 2000; 2009), o aparece en una politomía junto a *Arthrostylis aphylla* y al resto de las *Abildgaardieae* (Simpson et al., 2007); el género *Fimbristylis* puede estar representado por una especie (*F. dichotoma* (L.) Vahl), la cual

forma un clado junto a *Abildgaardia ovata* (Muasya et al., 2000); o por dos especies (*F. dichotoma* y *F. complanata* (Retz.) Link.), que siempre son monofiléticas, pero que pueden ser hermanas de *Abildgaardia ovata* (Muasya et al., 1998; 2009), o integrar una politomía junto a *Arthrostylis* y a las demás especies de *Abildgaardieae* consideradas (Simpson et al., 2007); mientras que *Bulbostylis* puede contar con una o dos especies (*B. hispidula* (Vahl) R.W. Haines, o *B. hispidula* y *B. atrosanguinea* (Boeckeler) C.B. Clarke, respectivamente), las cuales siempre forman un clado junto a *Nemum spadiceum* (Lam.) Desv. ex Ham. (Muasya et al., 1998; 2000; 2009; Simpson et al., 2007).

El más amplio muestreo realizado para *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* (en el cual se incluyen además especies de *Crosslandia* y de *Arthrostylideae*), lo constituye el trabajo de Ghamkhar et al. (2007), representando por tanto el intento más importante de testear la monofilia de estos géneros y de examinar sus relaciones. No obstante, para los tres géneros, pero especialmente para *Abildgaardia* y *Bulbostylis*, el muestreo continúa siendo escaso y solo algunas consideraciones pueden realizarse, hasta que un estudio más abarcativo sea llevado a cabo.

En dicho trabajo, el género *Abildgaardia* no resulta monofilético, aunque su monofilia podría alcanzarse si se excluye a *A. vaginata* R. Br.; de las cinco especies de *Abildgaardia* incluidas en los análisis, cuatro de estas especies son monofiléticas y hermanas del clado *A. vaginata-Crosslandia-Fimbristylis*, tanto en el consenso estricto de ITS (Fig. IV) como de *trnL-F*/ITS en combinación (Fig. V).

Fimbristylis por su parte, en todos los análisis se presenta formando un clado junto a *C. setifolia* W. Fitzg. y a *A. vaginata*, lo cual estaría indicando la necesidad de disgregar a *Fimbristylis*, o de considerar a *A. vaginata* y a *C. setifolia* como parte de este género; no obstante, Ghamkhar et al. (2007) son prudentes al respecto y llaman a aumentar el muestreo dentro de *Fimbristylis* (y a incluir especies C_3 de *Fimbristylis* y de

Abildgaardia), antes de proponer cualquier cambio. Una clasificación natural para *Fimbristylis* no ha sido realizada hasta el momento, pero un conveniente sistema de 18 secciones [de las cuales las secciones “*Abildgaardia*” y “*Actinoschoenus*” actualmente son consideradas con rango de género (Goetghebeur, 1998)] ha sido sugerido por Kern (1974) en base a características morfológicas. En la filogenia de Ghamkhar et al. (2007) entre 1-5 especies de 16 de las secciones de Kern (1974) han sido muestreadas, pero en pocos casos algunas de éstas (excluyendo a *Abildgaardia* y *Actinoschoenus*) son recuperadas; lo cual vuelve a plantear la necesidad de mayores estudios dentro del género, tanto desde el punto de vista molecular como desde una perspectiva morfológica.

En contraste con *Abildgaardia* y *Fimbristylis*, el género *Bulbostylis* siempre aparece como monofilético (muestreo restringido a seis especies) en los análisis de Ghamkhar et al. (2007), aunque su relación con el resto de los géneros resulta variable, pudiendo presentarse como hermano del resto de las *Abildgaardieae*, o del clado *Abildgaardieae*+*Arthrostylisdeae*, según se considere el consenso estricto de ITS (Fig. IV) o de *trnL*-F+ITS (Fig. V) respectivamente. A pesar del alto número de especies que componen este género, no existe una clasificación infragenérica moderna para *Bulbostylis*; de los tratados taxonómicos realizados para este género, sólo la obra de Clarke (1908) incluye grupos infragenéricos, pero las secciones que este autor ha propuesto, a excepción de Osten (1931), en general no han sido tenidas en cuenta. La homogeneidad morfológica de las especies de *Bulbostylis*, junto con la escasez de caracteres estables para identificarlas, constituyen serios obstáculos para establecer límites interespecíficos y realizar agrupaciones infragenéricas (Prata & López, 2003; López, com. pers.). López (inédito), como parte del estudio taxonómico de *Bulbostylis* para el sur de Sudamérica, concluyó que los caracteres más estables son los

relacionados con la exomorfología del fruto, especialmente la presencia o ausencia de cuerpos de silicio (silicofitolitos) en las células del exocarpo; en base a similitudes morfológicas, y especialmente sobre caracteres de fruto, recientemente López (inédito) ha sugerido agrupamientos informales para las especies de *Bulbostylis*, cuyo sustento como grupos monofiléticos se encuentra actualmente en evaluación¹.

Para resolver con mayor confiabilidad las relaciones en Abildgaardieae y determinar la validez de los géneros en ella comprendidos, se necesitan estudios morfológicos más completos y detallados de sus especies. En gran medida esta reevaluación debe realizarse sobre caracteres reproductivos (de flor, fruto e inflorescencias), pues las Ciperáceas en general, y Abildgaardieae en particular, presentan una estructura vegetativa muy uniforme y simple; y las inflorescencias son por su complejidad y variación, una de las estructuras potencialmente valiosas para una sistemática morfológica. El tipo básico de inflorescencia o unidad de floración (Sell, 1976) en Cyperaceae es la espiguilla (Eiten, 1976). Las espiguillas en el caso de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* pueden disponerse solitarias en el extremo de un escapo o en inflorescencias difusas y altamente ramificadas (Kral, 1971; 1987; Lye, 1981; 1982; 1983; 1996), las que han sido descritas como antelas umbeliformes (Svensson, 1957; Blake, 1969; Guaglianone, 1970; Lye, 1974a; 1983; Strong, 1993) o pseudoumbelas (Lye, 1974b), simples o compuestas (Guaglianone, 1970; Wilson, 1980; Haines & Lye, 1983), cuyos radios pueden encontrarse reducidos y constituir un glomérulo único o cabezuela (Guaglianone, 1970; Gordon-Gray, 1971; Kral, 1971; Lye, 1974a; Goetghebeur, 1998; Prata et al., 2007a). La terminología empleada en la caracterización de dichos vástagos floríferos es siempre utilizada desde el punto de vista descriptivo, resultando muchas veces ambigua, y no reflejando estructuras homólogas

¹ Un análisis cladístico morfológico en colaboración con la Dra. Ma. Gabriela López para las especies de *Bulbostylis* del cono Sur se encuentra actualmente en preparación. Dicho trabajo ha sido realizado tanto con datos obtenidos por ella misma, como por datos aportados por esta tesis.

útiles para establecer comparaciones entre taxones (Goetghebeur, 1985; Kukkonen, 1994; Browning & Gordon-Gray, 1999; Vegetti, 2003).

Tipología de las Inflorescencias

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 vagos 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, no es empleada en estudios de inflorescencias que intenten ir más allá de la mera descripción (Weberling, 1985; 1989). Estudios morfológicos comparados (=tipológicos) de las inflorescencias, que permitieran relacionar la diversidad existente, y por tanto servir a la sistemática, sólo fueron posibles luego de que Wilhelm Troll y algunos de sus discípulos sentaran las bases de un nuevo sistema de interpretación para estas estructuras. Troll (1950, 1964) y colaboradores como Weberling (1985, y citas en ese trabajo) básicamente: 1) revisaron y precisaron la terminología descriptiva vigente, y cuando creyeron necesario, propusieron nuevos términos y conceptos para referirse a agrupamientos florales que no podían ser satisfactoriamente descriptos por la terminología disponible (ej.: “botrioide, estaquioide, anteloide, cimoide, entre otros); 2) ampliaron la concepción de inflorescencia, más allá del simple agrupamiento terminal de flores, para lo cual rescataron y redefinieron el término “sinflorescencia”; 3) sentaron las bases para el estudio de las inflorescencias desde una perspectiva comparativa en término de elementos equivalentes (actualmente considerados como hipótesis de homología) (Weberling, 1985; Mora-Osejo, 1987a; Rua, 1999).

De esta manera, desde una perspectiva tipológica, la inflorescencia corresponde a la región del “antotagma” (Mora-Osejo, 1987a; Hagemann, 1990) o “unidad de inflorescencia” (Vegetti & Müller-Doblies, 2004), la cual forma parte de un sistema de vástagos reproductivos, dentro del cual muchas veces resulta dificultoso establecer límites precisos (Weberling 1985, 1989, Rua 1999, Reinheimer 2007). Debido a esto último es que la escuela de Troll toma a la “sinflorescencia” como la unidad de estudio de su método, lo que implica analizar el plan estructural de toda la planta (es decir, tanto la zona distal que lleva los ejes florales –antotagma- como la región proximal con función vegetativa -trofotagma), y no únicamente la “inflorescencia” (Perreta, 2003; Perreta & Vegetti, 2005; Reinheimer, 2007; Reinheimer & Vegetti, 2008). El término “sinflorescencia”, acuñado inicialmente por Goebel (1931), es rescatado por Troll (1950) y redefinido con un significado totalmente diferente como: el sistema de vástagos floríferos producidos a partir de la yema apical del eje embrional o de yemas axilares (producción de innovaciones) en los años subsiguientes (Mora-Osejo, 1987a; Rua, 1999). Siguiendo esta definición, las innovaciones serían siempre ejes catalépticos exclusivos de plantas perennes; no obstante es frecuente observar en Monocotiledóneas el desarrollo siléptico repetido de innovaciones, al cual Troll (1964) ha llamado “iteración”. En estos casos, cada eje de innovación puede ser tomado como el eje principal de una sinflorescencia, y por tanto una planta con “innovación iterativa” estaría constituida por una sucesión de sinflorescencias (Rua, 1999; Weberling, 2007).

Según la tipología de Troll, la inmensidad de formas de vástagos floríferos entre las Angiospermas resulta solamente de modificaciones cuantitativas (de acuerdo con el “principio de las proporciones variables”) de los elementos de dos tipos fundamentales: el “monotélico” y el “politélico” (Troll 1949). Siguiendo esta concepción podríamos entender, en general, las aparentemente diferentes formas de inflorescencias dentro de

un grupo taxonómico, como modificaciones de un único plan básico (Weberling, 1989). Pero esta idea de “tipo” o “arquetipo”, utilizada para designar a un limitado número de planes básicos de organización que constituyen a todos los organismos, le ha ocasionado a la escuela de Troll las principales críticas; así se ha considerado a la Tipología como una disciplina formalista inspirada en concepciones metafísicas como las “ideas” de Platón y el “esencialismo” de Aristóteles (Mora-Osejo, 1987a; Claßen-Bockhoff, 2001). No obstante, esas críticas resultan superadas al considerar el pensamiento darwiniano, el cual permite atribuir la pertenencia a un determinado “tipo” con la herencia de un antepasado común. En palabras de Rua (1999): “El arquetipo de un grupo cualquiera deja así de ser una entidad ideal, para convertirse en un ente histórico real, una especie que vivió en un pasado más o menos remoto y cuyos descendientes actuales constituyen el grupo en cuestión”.

Actualmente, si bien el sistema tipológico de Troll sigue presentando algunos inconvenientes y limitaciones, entre los que se cuentan principalmente la denominación de ciertas estructuras (Rua, 1999), y su limitado valor a la luz de recientes estudios sobre genética del desarrollo (Endress, 2010)¹, continúa siendo la manera más adecuada de estudiar las inflorescencias maduras, y constituye el primer paso en cualquier análisis morfológico, ya que provee las hipótesis de homología que luego podrán ser sometidas a la prueba de congruencia mediante el análisis cladístico (Rua, 1999).

No obstante, lejos de subestimar el valor de los estudios comparativos de las sinflorescencias maduras, los investigadores actuales sostienen que para lograr una mejor interpretación de la diversidad morfológica de los vástagos al estado reproductivos, los análisis tipológicos de estructuras adultas deben complementarse con estudios que consideren las transformaciones que ocurren durante la ontogenia de

¹ Este autor desestima la visión tipológica por considerarla sustentada en la aceptación de los tipos “monotelico” y “politélico”, los cuales presentarían escasa utilidad teniendo en cuenta la evidencia actual acerca de la simplicidad del control genético que gobierna la presencia o no de flor terminal.

dichas estructuras (Kellogg, 2000; 2003; Reinheimer et al. 2005; 2009; Perreta & Vegetti, 2005; Reinheimer, 2007).

Desarrollo de las inflorescencias

Al abordar el estudio tipológico de las inflorescencias maduras, se está tomando en consideración estructuras que constituyen el resultado final de determinados procesos de desarrollo. Estos procesos pueden ser compartidos o no por especies con inflorescencias adultas similares, de la misma manera que pueden resultar muy diferentes, o solo variar ligeramente al final de la ontogenia, en inflorescencias con fenotipos contrastantes (Kellogg et al., 2004; Kellogg, 2006).

La diversificación morfológica observada en las estructuras adultas de taxones relacionados es el resultado de la evolución en características de su desarrollo (Doust & Kellogg, 2002), entre los cuales resultan centrales las modificaciones de las secuencias ontogenéticas (como aparición o pérdida de eventos específicos del desarrollo), y el ritmo (heterocronía), y estatus posicional (heterotopía) en que estos procesos ocurren (Doust & Kellogg, 2002; Friedman et al., 2004).

Los estudios de desarrollo deben ser análisis comparados en los que se intente reconocer los diversos patrones ontogenéticos que determinan la formación de estructuras (Reinheimer, 2007; Reinheimer et al., 2009), ayudándonos a clarificar la naturaleza de caracteres taxonómicos, y permitiéndonos (al igual que el análisis tipológico) identificar posibles homologías entre taxones relacionados (Liu et al., 2007).

Por lo anterior, es que estudios de este tipo, además de resultar de gran valor para lograr un conocimiento más completo de la morfología de diferentes estructuras, constituyen una nueva fuente de caracteres útiles para ser empleados en análisis filogenéticos (Doust & Kellogg, 2002; Reinheimer, 2007; Guarise et al, en prensa).

Por otra parte, siempre y cuando existan hipótesis sólidas acerca de las relaciones filogenéticas de un determinado grupo de plantas, es posible estudiar la evolución tanto de la morfología, como de los procesos de desarrollo subyacentes que han dado lugar a las diversas formas (Friedman et al., 2004). Analizar cambios en la ontogenia en conjunto con una filogenia agrega un componente temporal a los estudios de evolución morfológica, con el cual no podría contarse si solo se analizan estructuras maduras (Doust & Kellogg, 2002).

No obstante, estudios comparados de desarrollo de inflorescencias suelen ser comúnmente realizados para un número limitado de especies, ya sea por la complejidad para obtener muestras en los diferentes estados de desarrollo, como por la complicación de contar con el material vegetal completo para un determinado taxón. Por tanto, con frecuencia suele analizarse el desarrollo comparado de unas pocas especies problemáticas para intentar resolver cuestiones de índole taxonómica (Guarise et al., en prensa), aunque dejando constancia de las principales variaciones en las que estudios futuros en especies relacionadas deberían enfocarse.

Objetivo General

-Evaluar la morfología de las inflorescencias, espiguillas y flores de especies pertenecientes a los géneros *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* desde el punto de vista tipológico y de desarrollo, como forma de esclarecer la sistemática y las relaciones filogenéticas de estos géneros.

Objetivos Específicos

-Llevar a cabo una re-evaluación de la estructura de la inflorescencia madura en especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* 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. Aportar nuevos datos sobre la morfología de estos géneros, identificando caracteres potencialmente útiles para estudios taxonómicos y filogenéticos. Probar el comportamiento de alguno de estos caracteres dentro del género *Bulbostylis*.

-Estudiar el desarrollo de la inflorescencia, espiguilla y flor de representantes de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, y compararlo con las estructuras adultas. Determinar patrones de desarrollo y de ramificación. Establecer y clarificar homologías. Aportar nuevos conocimientos sobre los aspectos de desarrollo de los vástagos reproductivos del grupo.

Estructuración de esta tesis

Esta tesis se encuentra dividida en cuatro Capítulos, precedidos por una Introducción general e integrados finalmente en una Discusión general. El Capítulo 1 comprende el estudio de los sistemas de ramificación y diversas características de las sinflorescencias adultas de especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, con especial atención a las inflorescencias. Los Capítulos 2 y 3 incluyen estudios del desarrollo de las estructuras reproductivas en estos tres géneros, abarcando a las inflorescencias y espiguillas en el capítulo 2, y el desarrollo floral en el capítulo 3. Finalmente, en el Capítulo 4 se presenta un análisis cladístico morfológico para las especies estudiadas del género *Bulbostylis*, en el cual se pone a prueba tanto el valor de diferentes caracteres, principalmente de inflorescencia, obtenidos en los capítulos anteriores, como también se evalúa el empleo de dos codificaciones diferentes para

dichos caracteres, una basada íntegramente en la tipología y otra que considera además el control genético del desarrollo.

Estructura de la inflorescencia adulta en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*

Introducción

Las inflorescencias en *Abildgaardia* Vahl, *Bulbostylis* Kunth y *Fimbristylis* Vahl son difíciles de interpretar, como en la mayoría de las Ciperáceas (Kukkonen, 1984; 1986; 1994; Vegetti, 2003), y han sido hasta ahora descritas de manera poco apropiada para establecer semejanzas y diferencias entre ellas, e identificar homologías estructurales (Guaglianone, 1970; Kral, 1971; Kern, 1974; Lye, 1974 a, b; Haines & Lye, 1983; Wilson, 1980; Kral & Strong, 1999; Goetghebeur, 1998). El sistema tipológico de Troll, enriquecido por las ideas de varios autores como Weberling, Kukkonen, Rua y Vegetti, ha demostrado ser útil para realizar descripciones comparativas de las inflorescencias, como así también para proveer caracteres de valor taxonómico y filogenético (Mora Osejo, 1987; Aagesen, 1999; Rua, 2003; Tortosa et al., 2004; Liu et al., 2005; Guarise & Vegetti, 2007, 2008; Reinheimer, 2007; Reinheimer & Vegetti, 2008; Cavalcanti & Rua, 2008).

En Cyperaceae, varios taxones han sido estudiados desde el punto de vista tipológico (Mora-Osejo, 1960; 1987a; Kukkonen, 1984; 1986; 1990; Vegetti & Tivano, 1991; Vegetti, 1992; 1994; 2002; Heinzen & Vegetti, 1994; Browing & Gordon-Gray, 1999; Alves et al., 2000; Perreta & Vegetti, 2002; Guarise & Vegetti, 2005; 2007; Lucero et al., 2005; Vegetti & Guaglianone, 2005; Ahumada, 2007; Ahumada & Vegetti, 2009; Cacciolatto et al., 2009; Lucero & Vegetti, 2012), pero hasta el momento no se han realizado estudios de este tipo dentro de la tribu Abildgaardieae. Este estudio es un primer paso hacia una re-evaluación de la estructura de las inflorescencias en especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, el cual tiene como objetivos: (1) describir, empleando la terminología tipológica, las inflorescencias

de especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*; (2) determinar los procesos que posiblemente operaron en la determinación de las variaciones observadas en las inflorescencias de dichos géneros; y (3) proveer caracteres potencialmente útiles en estudios taxonómicos y filogenéticos del grupo.

Materiales y Métodos

El material vegetal empleado para este estudio consistió de 31 especies pertenecientes a los géneros *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis sensu* Barros (1947), con las subsecuentes contribuciones realizadas por López (1996) y López et al. (2007) respecto a *Bulbostylis*, y por Adams (1994) en relación a *Fimbristylis*. Se trabajó tanto con ejemplares herborizados provistos por distintos herbarios nacionales e internacionales (BA, BAA, CORD, CTES, HRCB, SF y SI), como con plantas vivas obtenidas de diferentes viajes de campaña¹ y posteriormente cultivadas en la sala de crecimiento y en el invernáculo de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA-UNL) (Apéndice 1). Tanto las inflorescencias adultas como las regiones vegetativas de las plantas fueron fotografiadas utilizando una cámara digital Nikon Coolpix 990, y seguidamente diseccionadas bajo un microscopio estereoscópico Nikon SMZ-10. Cuando se trabajó con material herborizado, las muestras fueron previamente sometidas a inmersión en agua caliente por unos minutos, para facilitar su manipulación. Se realizaron esquemas de las sinflorescencias centrados en diferentes características de los vástagos reproductivos, y posteriormente se confeccionaron tablas que posibilitaron una mejor comparación de los datos tipológicos obtenidos. Para la interpretación tipológica se siguió la terminología propuesta por Troll (1964), Weberling (1985, 1989), Kukkonen (1994), Rua (1999), y Vegetti (2003).

¹ los cuales abarcaron las áreas argentinas con mayor representación de la tribu Abildgaardieae, sitas en las provincias de Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Misiones y Santa Fe

Resultados

1) La inflorescencia en el contexto general de la planta: la “sinflorescencia”

En las especies estudiadas de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* la planta se encuentra constituida por vástagos de diferentes jerarquías; entre éstos se distingue el eje principal (desarrollado a partir de la plúmula del embrión), y los vástagos laterales de consecutivos órdenes de ramificación (=innovaciones, generadas por el desarrollo de yemas axilares). Tanto el eje principal como las innovaciones pueden ser considerados como una “sinflorescencia” (Figs. 1.1, 1.2). Las sinflorescencias de todas las especies estudiadas desarrollan estructuras semejantes en posiciones equivalentes, por lo que pueden distinguirse diferentes zonas dentro de las mismas (Figs. 1.1, 1.2). Independientemente del orden de la sinflorescencia que se considere, el trofotagma se compone de dos regiones bien definidas: a) una región proximal conocida como “zona de innovación” (IZ), caracterizada por la presencia de hojas bien desarrolladas, a veces precedida por catafilos, cuyas yemas axilares producen nuevos vástagos, con estructura similar al vástago madre; y b) una porción inmediatamente superior a la IZ, llamada “zona de inhibición” (HZ), constituida tanto por nomofilos proximales cuyas yemas axilares pueden o no evidenciarse aunque nunca desarrollan un vástago, como así también por el entrenudo altamente elongado (“escapo”, e) que separa la hoja más distal del trofotagma de la bráctea que marca el inicio de la inflorescencia. A excepción del escapo, los entrenudos en ambas zonas del trofotagma son muy cortos, por lo que los nomofilos se disponen muy juntos en la base de la sinflorescencia. El antotagma, por su parte, se encuentra representado por la “inflorescencia” o “unidad de inflorescencia” (UIF), formada comúnmente por: a) una región proximal, la “zona paracladial” (PZ), que lleva ramas floríferas (“paracladios”, Pc) en la axila de hojas modificadas

(“brácteas”, Br); y b) una estructura distal, la “florescencia principal” (HF), en la cual remata el eje principal de la inflorescencia.

Presencia de yemas profilares en las innovaciones

Los vástagos laterales generados en la zona de innovación de una sinflorescencia presentan la misma regionalización observada en el eje madre; no obstante, a diferencia de éste, y como es característico de toda rama, las innovaciones presentan como primera hoja un “perfilo” (pf), reconocible por su tamaño reducido y su forma biaquillada. En la mayoría de las especies estudiadas este perfilo es estéril, pero en algunos casos (*B. sp.2* y *F. squarrosa*) exhibe yemas axilares que pueden eventualmente generar un vástago vestigial. (Figs. 1.1, 1.2; Tabla 1.1).

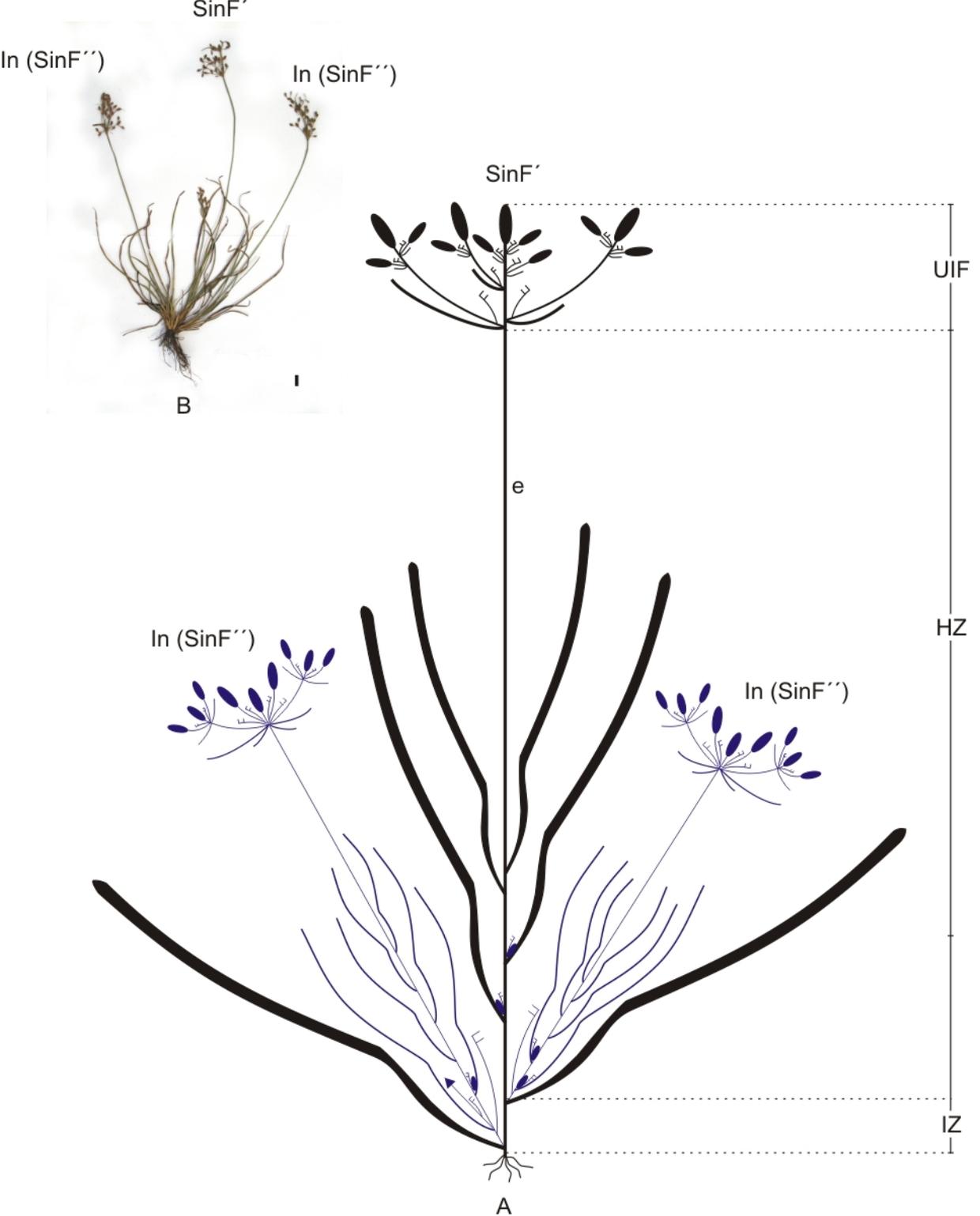


Figura 1.1 La sinflorescencia en *Fimbristylis dichotoma*. (A) Esquema simplificado. (B) Fotografía de la sinflorescencia. Referencias: e, escapo; HZ, zona de inhibición; IZ, zona de innovación; SinF', sinflorescencia de primer orden; In (SinF''), sinflorescencia de segundo orden; UIF, unidad de inflorescencia. La barra en (B) representa 1 cm.

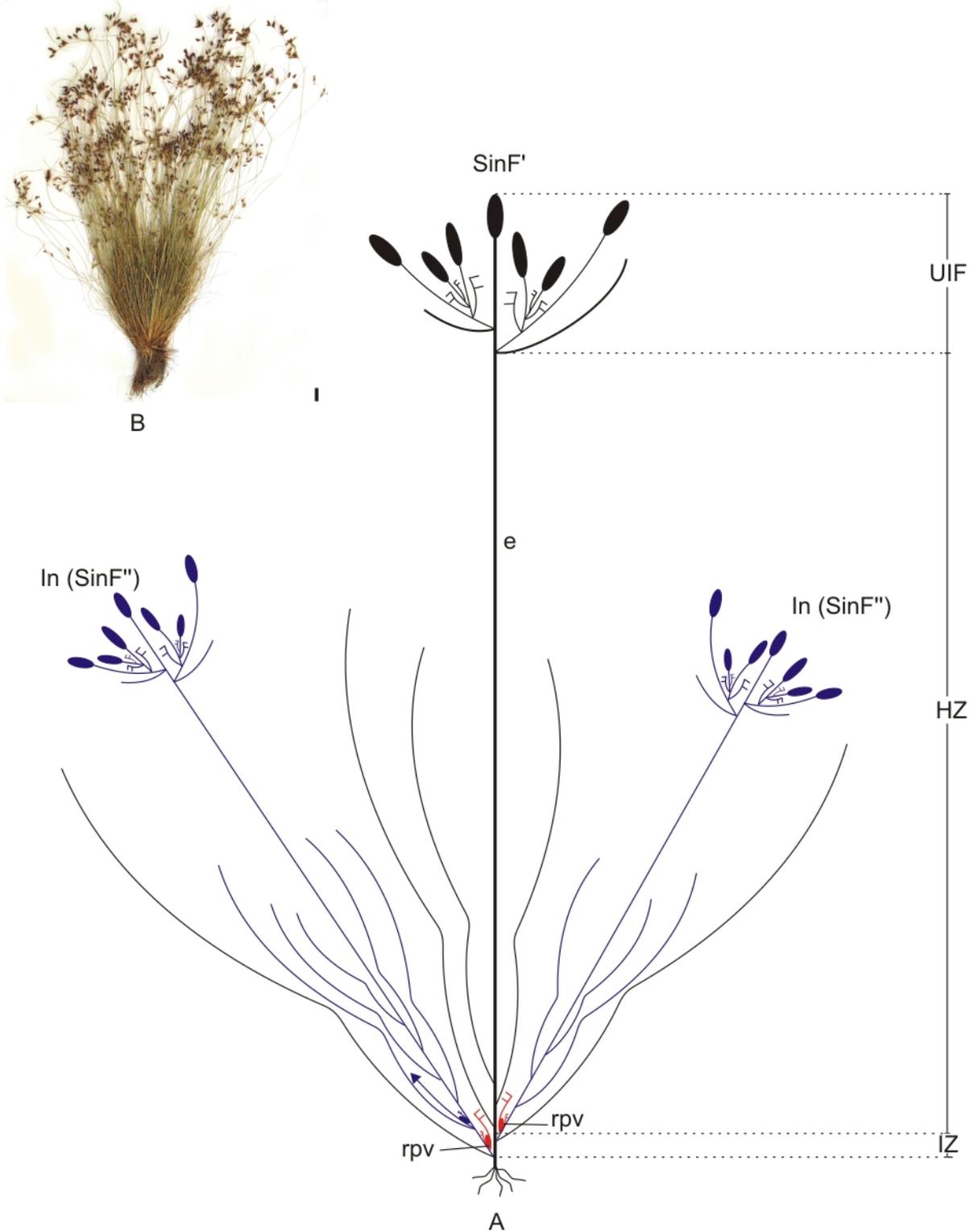


Figura 1.2 La sinflorescencia de *Bulbostylis sp2*. (A) Esquema simplificado. (B) Fotografía de la sinflorescencia. Referencias: e, escapo; HZ, zona de inhibición; IZ, zona de innovación; rpv, ramificación profilar vestigial; SinF', sinflorescencia de primer orden; In (SinF''), sinflorescencia de segundo orden; UIF, unidad de inflorescencia. La barra en "B" representa 1 cm.

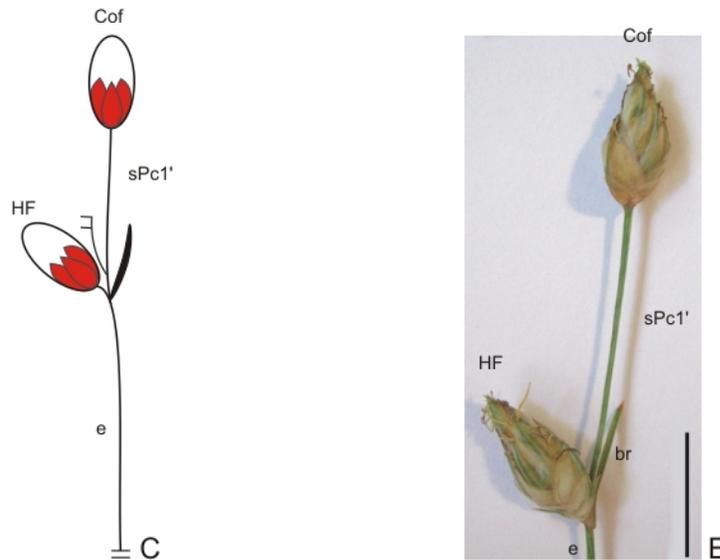
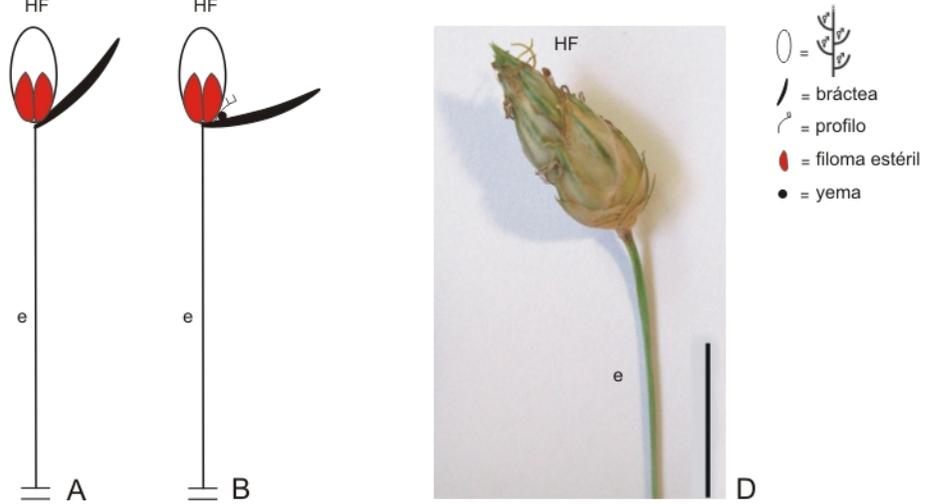


Figura 1.3 - Variación en la unidad de inflorescencia de *Abildgaardia ovata*. Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (A), con zona paracladial reducida (B), con zona paracladial desarrollada (C). Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (D), con zona paracladial desarrollada (E). Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; sPc1', paracladio corto de primer orden. La barra en (D) y (E) representa 1 cm.

2) Estructura de la inflorescencia o UIF

Dentro de la sinflorescencia, la UIF resulta ser la zona más compleja y variable entre las especies estudiadas de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* (Figs. 1.3-1.33). Esta diversidad morfológica en la UIF es básicamente el resultado de variaciones en: a) la presencia o ausencia de PZ; b) el grado de homogeneización¹ de los paracladios; c) los patrones de ramificación de la UIF, y la complejidad que estos adquieren; d) la posición de la inflorescencia en relación al escapo; e) la longitud de los entrenudos de los paracladios; f) la forma y longitud de brácteas y perfiles.

a) *Presencia o ausencia de PZ*

Las especies estudiadas presentan inflorescencias cuyo eje principal invariablemente culmina en la HF, representada en todos los casos por una espiguilla; sin embargo, el desarrollo de una PZ bajo la HF es un fenómeno que no siempre acontece. En consecuencia, pueden observarse inflorescencias reducidas a la HF (=sin PZ) (Tabla 1.2, Figs. 1.3, 1.4, 1.8-1.10, 1.16, 1.20), o inflorescencias constituidas tanto por la HF como por la PZ (Tabla 1.2, Figs. 1.3-1.7, 1.11-1.33). En este último caso dos tipos principales de PZ pueden distinguirse: 1) PZ reducida, la cual consta de un número variable de brácteas insertas sobre el eje principal de la UIF, cada una conteniendo una yema axilar o una espiguilla vestigial (Tabla 1.2, Figs. 1.3, 1.6, 1.21, 1.24); y 2) PZ bien desarrollada, similar a la anterior, pero cuyas brácteas en lugar de estructuras rudimentarias portan paracladios (= paracladios primarios, Pc') (Tabla 1.2, Figs. 1.3-1.7, 1.11-1.33), los cuales pueden variar o no en su grado de complejidad (véase ítem b).

¹ Proceso por el cual paracladios dispuestos en nudos consecutivos del mismo eje, se vuelven similares entre sí (Sell, 1976; Rua, 1999)

b) *Grado de homogeneización de los paracladios*

Dentro de UIFs con PZ desarrollada, cada paracladio primario se compone de: un corto hipopodio, entrenudo localizado entre el eje principal y el profilo), un profilo, un epipodio (entrenudo posterior al profilo) de longitud variable, y una espiguilla terminal llamada coflorescencia (Cof) (Figs. 1.3-1.7, 1.11-1.33). Debajo de la Cof pueden desarrollarse o no ramificaciones de segundo orden (=paracladios secundarios, Pc'') y de órdenes superiores, dando lugar por tanto, al reconocimiento de dos tipos de paracladios: 1) paracladios cortos (sPc), reducidos a la Cof, que en ciertos casos pueden presentar una yema o una espiguilla en la axila de su profilo; y 2) paracladios ramificados (rPc), con diferente grado y número de ramificaciones. En algunas especies (como *B. amambayensis*, *B. brevifolia*, *B. consanguinea*, *B. hirtella*, *B. junciformis* y *B. stenocarpa*; Figs. 1.5-1.7, 1.12, 1.14, 1.19), los sPc pueden contener adicionalmente una yema, o una espiguilla vestigial en la axila de filomas especiales (véanse detalles en el apartado "Estructura de las florescencias"), que por su tamaño reducido solo son visibles al diseccionar la Cof.

Entre las especies estudiadas que presentan UIFs con PZ desarrollada, diferentes grados de homogeneización de los paracladios primarios pueden tener lugar; consecuentemente, se observan: 1) UIFs con PZ completamente homogeneizada, donde los paracladios primarios presentan idéntica estructura, siendo todos paracladios cortos (Figs. 1.3, 1.4, 1.6, 1.16, 1.17, 1.20, 1.21, 1.23-1.25, 1.30-1.33; Tabla 1.2); 2) UIFs con PZ distalmente homogeneizada, en las cuales se presentan paracladios primarios cortos en la porción distal, formando una subzona de paracladios cortos (sPcZ), y paracladios primarios ramificados en la porción proximal, cuyo grado y número de ramificaciones disminuye en sentido acrópeto (Figs. 1.5-1.7, 1.12-1.19, 1.22-1.33; Tabla 1.2); y 3) UIFs con PZ no homogeneizada, donde se observan solamente paracladios ramificados

en disminución acrópeta (Figs. 1.6, 1.11, 1.24, 1.26; Tabla 1.2). Casos de UIFs con PZ desarrollada, pero formada solo por un paracladio corto (ej. *A. ovata*), deberían incluirse dentro del tipo de PZ completamente homogeneizada, dado que en ambos casos la PZ podría considerarse como reducida a la sPcZ, difiriendo únicamente en su grado de empobrecimiento.

De la misma manera que ocurre con los paracladios primarios, los paracladios de segundo orden sobre un mismo paracladio primario, pueden presentar similares gradaciones del proceso de homogeneización, lo cual en ocasiones suele extenderse incluso a paracladios de órdenes sucesivos.

c) Patrones de ramificación de la UIF

Entre las UIFs de las especies estudiadas, distintos tipos de ramificación pueden presentarse dependiendo de si éstas surgen: 1) del desarrollo de la yema axilar de una bráctea, “Patrón de ramificación Normal”; 2) del desarrollo de la yema axilar de un perfilo, “Patrón de ramificación Profilar”; o 3) del desarrollo de una yema accesoria, ubicada entre una rama normal y su bráctea, “Patrón de Ramificación Accesorio”.

En todas las especies estudiadas, la ramificación normal representa el tipo más conspicuo dentro de las UIFs, siendo el único posible en *Abildgaardia* (Figs. 1.3, 1.4), en la mayoría de las especies de *Fimbristylis* (Figs. 1.28, 1.30-1.33), y en ciertos representantes de *Bulbostylis* (Figs. 1.5, 1.13, 1.14, 1.22). El número de ramificaciones normales y el grado máximo que alcanzan son caracteres variables entre las diferentes especies, entre ejemplares de una misma especie, e incluso dentro de una misma planta; no obstante cada especie se caracteriza por generar paracladios normales que no superan un determinado orden de ramificación (Tabla 1.2).

Producciones profilares¹ se generan únicamente en inflorescencias del género *Bulbostylis*; mientras que nunca se observan en *Abildgaardia* y *Fimbristylis*. Dichas estructuras profilares pueden estar representadas por: 1) una yema, 2) un paracladio reducido a su Cof, o 3) un sistema más complejo formado por ramificaciones sucesivas (profilares, o profilares y normales) (Tabla 1.2; Figs. 1.6, 1.7, 1.11, 1.12, 1.15-1.21, 1.23-1.27). Dentro de las especies con patrón de ramificación profilar, algunas desarrollan exclusivamente yemas evidentes (cubiertas a su vez por un profilo), mientras que otras pueden desarrollar tanto yemas como paracladios cortos, o bien presentar los tres tipos de estructuras profilares mencionadas (es decir, yemas, paracladios cortos y sistemas ramificados) (Tabla 1.2). En ninguno de los casos las producciones profilares se disponen en una región determinada de la UIF.

Ramificaciones accesorias son observadas muy raramente entre las especies estudiadas (solo han sido registradas en una única UIF de *B. hirtella* y de *F. complanata* (Tabla 1.2; Figs. 1.12, 1.29), y siempre surgen del desarrollo de yemas seriales, presentes en la axila de una bráctea, la cual puede encontrarse inserta sobre el eje principal (*B. hirtella*), o sobre un paracladio primario (*F. complanata*). Dicha bráctea es axilante tanto del paracladio normal como del paracladio accesorio; el cual si bien no cuenta con su propia bráctea, siempre presenta un profilo, carente de cualquier tipo de producción axilar.

d) *Posición de la inflorescencia en relación al escapo*

En función de la dirección que presenta la HF y el paracladio primario proximal de la UIF respecto al escapo, pueden reconocerse inflorescencias con diferentes “posiciones”. En relación a este atributo, las UIFs de las especies estudiadas pueden ser:

1) “terminales”, en los casos en que la HF sigue la dirección del escapo, y el paracladio

¹ En esta tesis, se considera dentro del patrón de ramificación profilar, tanto UIFs que llevan ramas en la axila de sus perfiles, como UIFs que contienen yemas profilares evidentes, aunque estas no constituyan verdaderas “ramificaciones”.

primario proximal no se encuentra alineado con ninguna de estas dos estructuras; 2) “pseudolaterales”, cuando el paracladio primario proximal y su bráctea adoptan la dirección del escapo, y la HF se presenta curvada notoriamente; o c) de posición “intermedia”, cuando el paracladio primario proximal y su bráctea se disponen en la misma dirección que el escapo, pero la HF no se tuerce notoriamente.

La mayoría de las especies analizadas resultan polimórficas respecto a este carácter, presentando los tres tipos de posición; no obstante UIFs únicamente terminales o intermedias pueden caracterizar exclusivamente a algunas de las especies (Tabla 1.2).

e) Longitud de los entrenudos de los paracladios

Entre las especies estudiadas, las inflorescencias con PZ desarrollada pueden presentar diferente aspecto general (=forma), principalmente producto de la variación en longitud de los entrenudos de los paracladios. Los hipopodios siempre se encuentran contraídos, por lo que las variaciones observadas son consecuencia casi exclusivamente de la elongación diferencial de los epipodios; en consecuencia, pueden observarse inflorescencias: 1) “capitadas”, cuando el epipodio de todos los paracladios (independientemente de su orden de ramificación) está contraído (Figs. 1.5, 1.7, 1.11, 1.15, 1.18, 1.20); 2) “fasciculadas” (=fascículo de espiguillas), cuando el epipodio de todos los paracladios está contraído, pero el bajo número de espiguillas y grado de ramificación crea el aspecto de una inflorescencia capitada laxa (Figs. 1.4, 1.25, 1.26, 1.33); y 3) “anteliformes” (=antelodio de espiguillas), cuando los paracladios presentan epipodios elongados, los cuales pueden corresponder únicamente a los paracladios primarios (= antelodios simples), pertenecer tanto a paracladios primarios y secundarios (= antelodios compuestos), o bien a paracladios primarios, secundarios, terciarios y de órdenes superiores (= antelodios decompuestos y supradecompuestos) (Figs. 1.3, 1.6,

1.12, 1.13, 1.16, 1.17, 1.19, 1.21-1.32) . Dentro de inflorescencias anteliformes simples o compuestas, la presencia de varios paracladios con epipodio contraído, sobre el extremo de paracladios con epipodio extendido, da la impresión de un arreglo especial de inflorescencia, al cual llamo “antelodio de fascículos de espiguillas” (Figs. 1.7, 1.14).

f) *Forma y longitud de brácteas y perfiles*

En las UIFs que presentan varios paracladios primarios, las brácteas tectrices de estas ramas se reducen en longitud de manera acrópeta. De la misma manera, aquellas localizadas sobre un paracladio ramificado, son cada vez más cortas hacia el extremo distal de la rama; este fenómeno se repite sobre paracladios de órdenes sucesivos, y es aplicable similarmente al comparar los perfiles de ramas de igual orden de ramificación. Respecto a la forma de las brácteas, diferentes tipos pueden reconocerse en las especies estudiadas: 1) foliáceas, las cuales carecen de vaina y presentan láminas linear-setiforme; 2) setáceas, también carentes de vaina pero con láminas ensanchadas basalmente que se estrechan progresivamente hacia el ápice y terminan en punta; 3) setáceas-filiformes, similares a las anteriores pero marcadamente estrechas; y 4) glumáceas, parecidas a glumas pero levemente más angostas y con un corto apéndice setiforme. Respecto a los perfiles presentes en las UIFs de las especies analizadas, éstos pueden ser tubulares, glumáceos, o intermedios entre ambos tipos (Tabla 1.2).

En las especies estudiadas tanto las brácteas proximales insertas sobre el eje principal de la UIF, como sobre los paracladios ramificados, pueden ser de los tipos 1, 2 o 3¹; mientras que las distales siempre son glumáceas (=tipo 4). En cuanto a los perfiles, estos son siempre glumáceos, o se observan perfiles tubulares proximales y glumáceos

¹ excepto en *B. confera*, *B. eleocharoides* y *B. funckii*, tres especies uniespigadas donde el filoma más distal es de aspecto glumáceo pero, como se discute más adelante, las evidencias disponibles no nos permiten afirmar si estas estructuras son brácteas glumáceas o si son glumas estériles.

(o intermedios) distales (Tabla 1.2). Esta distribución de los diferentes tipos de brácteas y profilos en zonas determinadas de la UIF es consecuencia de una gradación acrópeta de formas que ocurre para ambas estructuras, similar a lo observado en relación a su longitud.

Por otra parte, las UIFs analizadas no resultan variables en relación a la filotaxis de sus brácteas, y consecuentemente de sus paracladios; estas estructuras son siempre alternas espiraladas independientemente del orden de ramificación que presenten (véase Capítulo 2). En UIFs constituidas por una PZ con tres o más paracladios primarios, es posible establecer el sentido de giro de la espiral genética (horario o antihorario), el cual puede deducirse también entre los paracladios secundarios de un mismo paracladio primario, y similarmente entre paracladios de órdenes superiores (siempre y cuando se sigan generando para cada orden, por lo menos tres ramas floríferas). En las especies estudiadas que cuentan con inflorescencias en las cuales puede establecerse el sentido de la espiral de por lo menos dos grados de ramificación consecutivos, ambas hélices pueden girar en el mismo sentido (arreglo “homodrómico”), o hacerlo en sentido opuesto (arreglo “antidrómico”); si bien el arreglo homodrómico es más frecuente, ambos tipos se observan incluso entre inflorescencias de una misma planta.

3) Estructura de las florescencias (=espiguillas)

Las espiguillas en las UIFs de todas las especies estudiadas, cuentan con un eje de entrenudos muy cortos (=raquilla) en el cual se insertan hojas modificadas fértiles llamadas “glumas” (G). Algunas especies presentan solo hojas fértiles, cada una con una flor hermafrodita en su axila; sin embargo en la mayoría de los casos, un número variable de filomas estériles se observan en la base de algunas espiguillas (Tabla 1.3;

Figs. 1.3-1.6, 1.8-1.31). Estas últimas estructuras foliosas presentan aspecto intermedio entre una bráctea setácea y una gluma, siendo más similares a glumas cuanto más distal es su posición (obviamente, en los casos en que más de uno de estos filomas se desarrolla). En todas las especies las espiguillas poseen glumas alternas y espiraladas, a excepción de *A. ovata*, cuyas glumas medias y distales son espiraladas, pero las proximales son pseudodísticas (véase Capítulo 2). En dicha especie, los filomas estériles observados en la base de las espiguillas son también alternos pseudodísticos, mientras que en el resto de las especies estas estructuras son espiraladas, y parecen ajustarse tanto a la espiral que forman las glumas (inmediatamente superiores), como al arreglo espiralado en que se disponen las ramas (inmediatamente inferiores) del eje que las contiene; en el caso de que no existan ramificaciones bajo la espiguilla (es decir, al considerar un paracladio corto), el más proximal de estos filomas se encuentra siempre situado opuesto al perfil del eje que lo porta. En muchos casos, bajo dichos filomas estériles, o en lugar de éstos, se presentan hojitas de similares características (es decir, de aspecto glumáceo-bractiforme, y tan cerca de la base de la espiguilla que parecieran pertenecer a la misma), las cuales pueden contener yemas protegidas por un perfil, o espiguillas vestigiales (Tabla 1.3; Figs. 1.5-1.7, 1.12, 1.14, 1.19, 1.22-1.25, 1.27-1.29, 1.31); siendo su filotaxis similar a lo descrito para la mayoría de los filomas estériles.

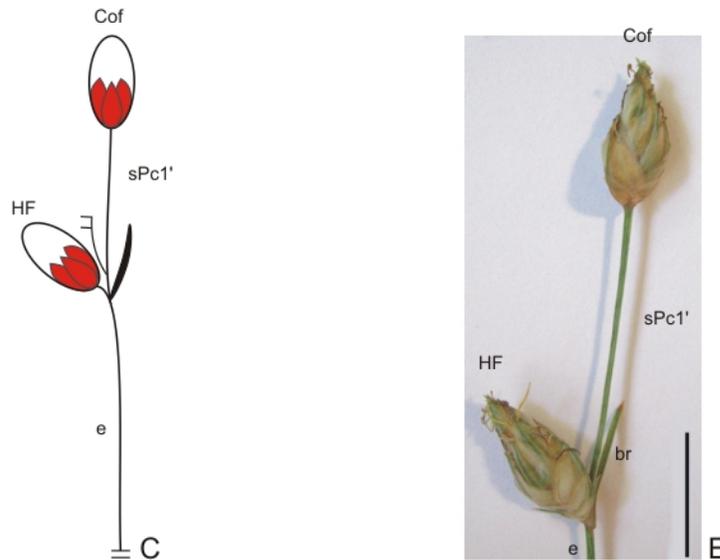
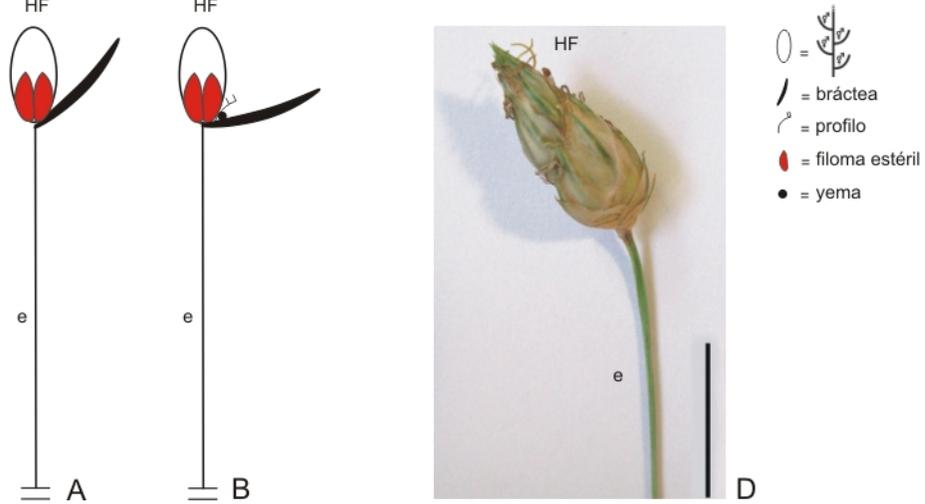


Figura 1.3 - Variación en la unidad de inflorescencia de *Abildgaardia ovata*. Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (A), con zona paracladial reducida (B), con zona paracladial desarrollada (C). Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (D), con zona paracladial desarrollada (E). Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; sPc1', paracladio corto de primer orden. La barra en (D) y (E) representa 1 cm.

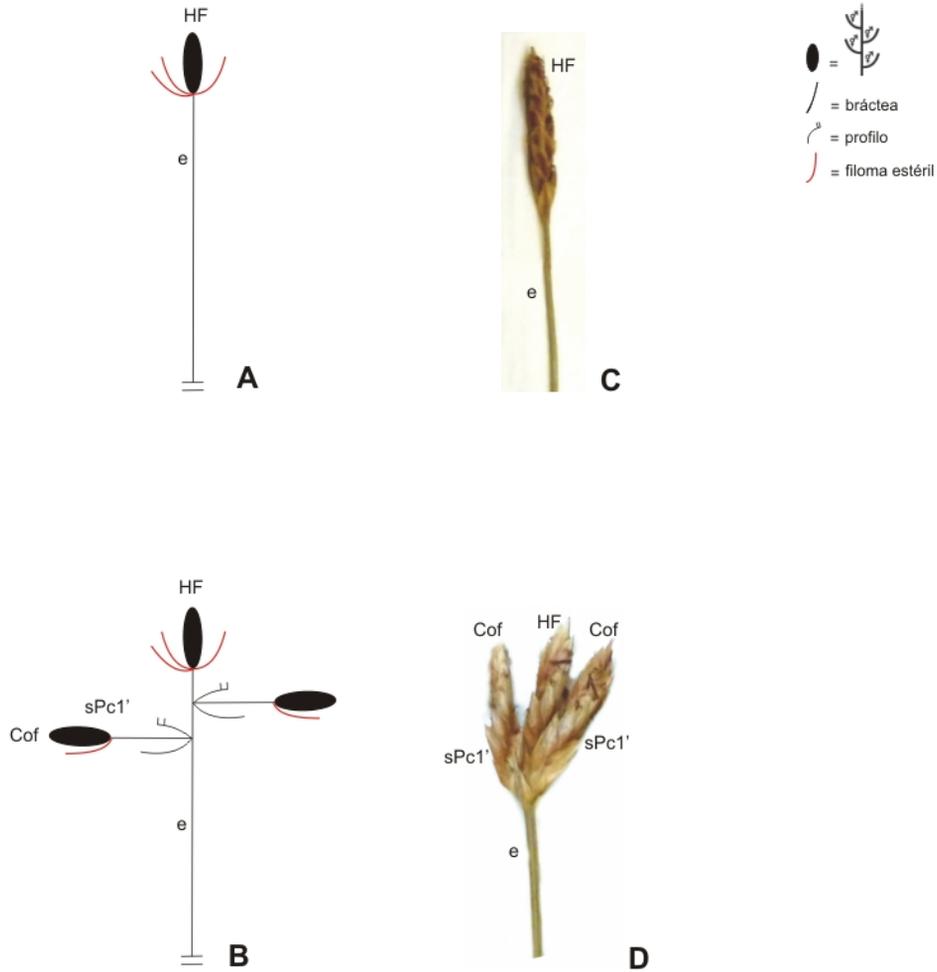
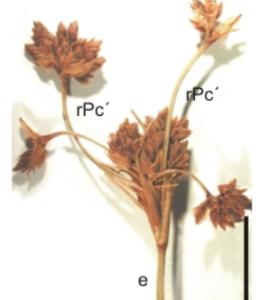


Figura 1.4. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Abildgaardia scirpoides*. Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (A), con zona paracladial desarrollada (B). Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (C), con zona paracladial desarrollada (D). Referencias: Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; sPc', paracladio corto de primer orden.



B



C

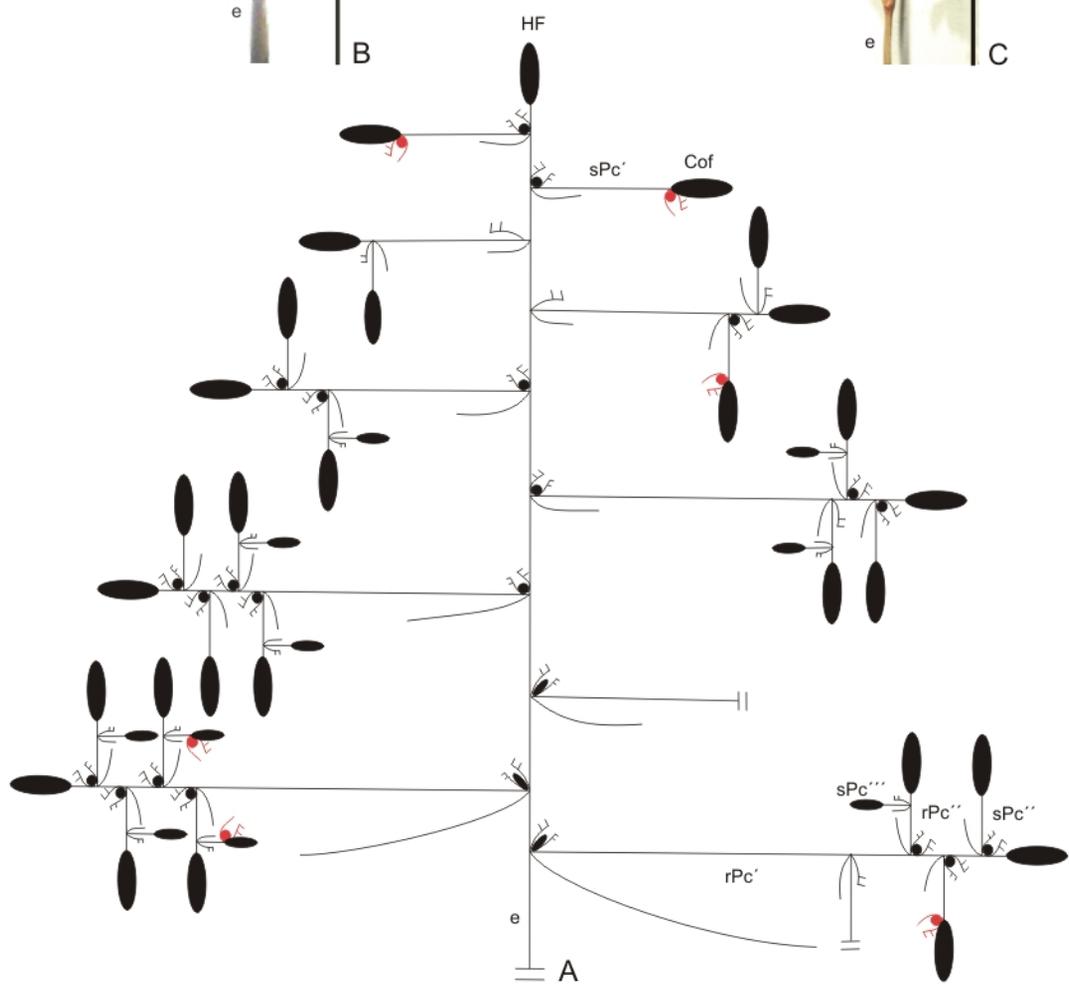


Figura 1.7. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis consanguinea*. **(A)** Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. **(B)** y **(C)** Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden. La barra en (B) y (C) representa 1 cm.

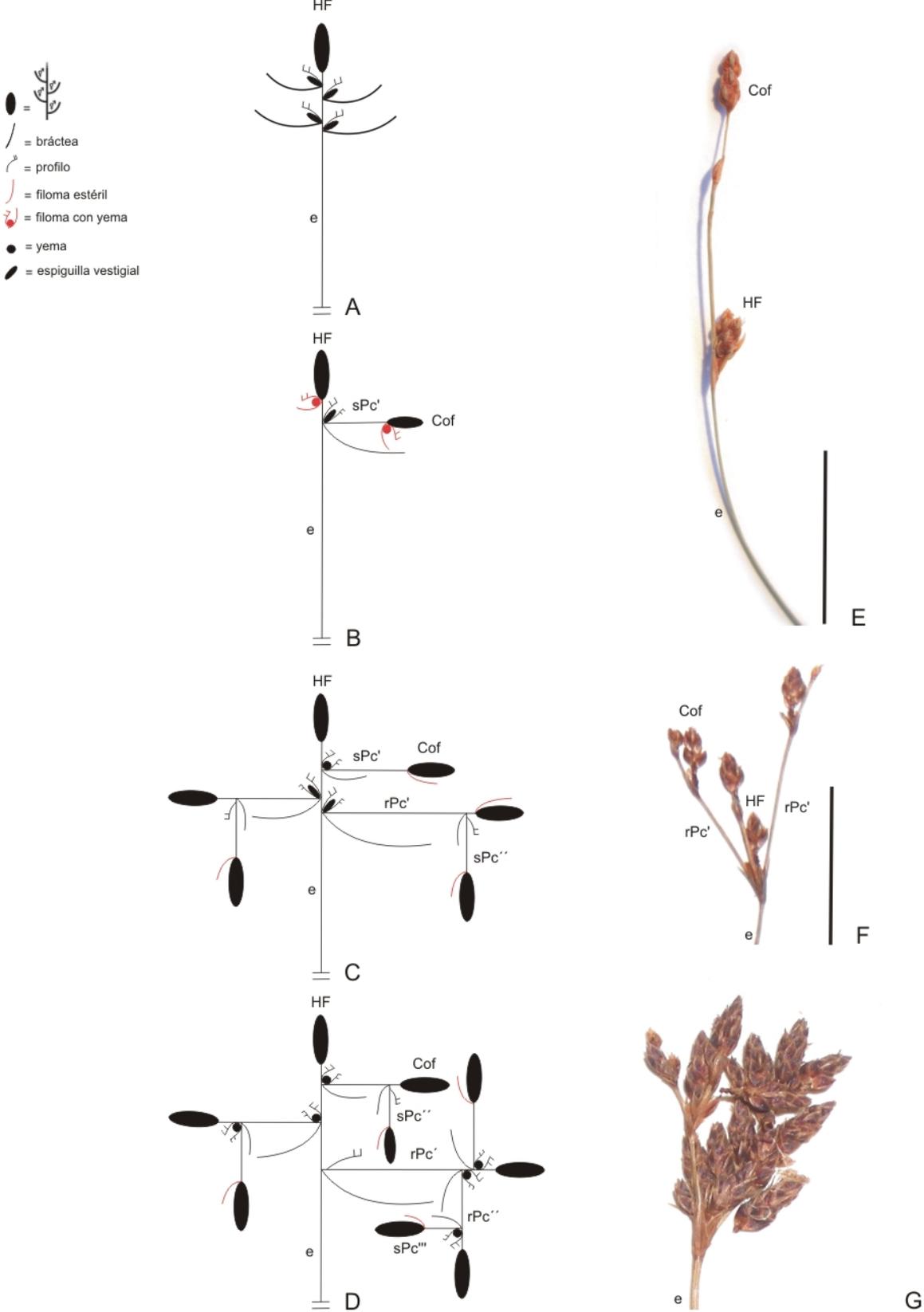


Figura 1.6. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis brevifolia*. Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial reducida (A), con zona paracladial desarrollada (B-D). Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada (E-G). Referencias: Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden. La barra en (E) y (F) representa 1 cm.

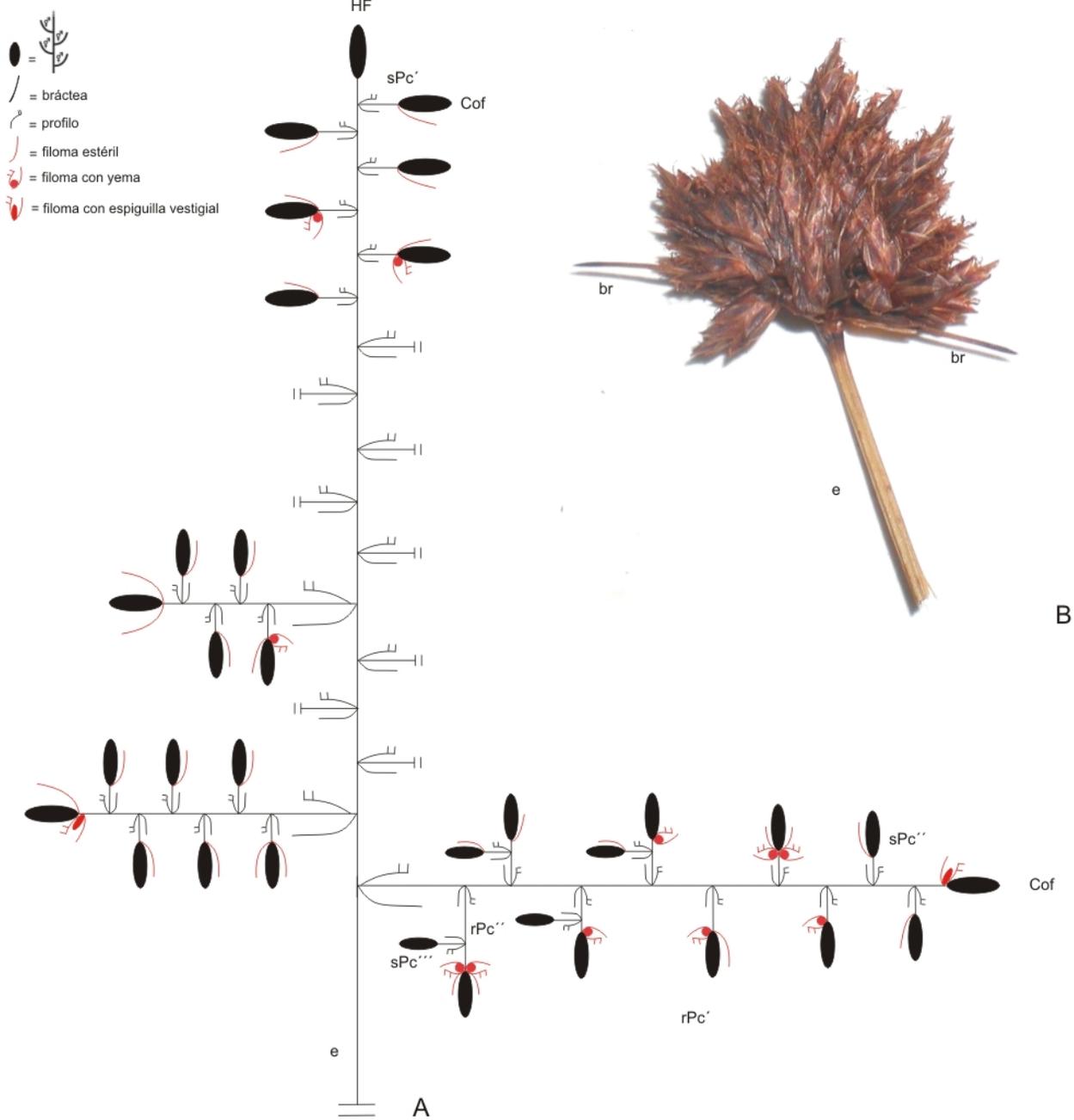


Figura 1.5. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis amambayensis*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden.

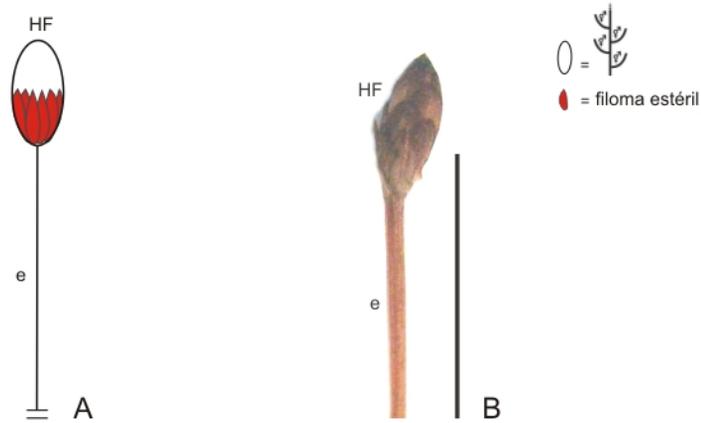


Figura 1.8. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis conifera*. (A) Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial. Referencias: e, escapo; HF, florescencia principal. La barra en (B) representa 1 cm.

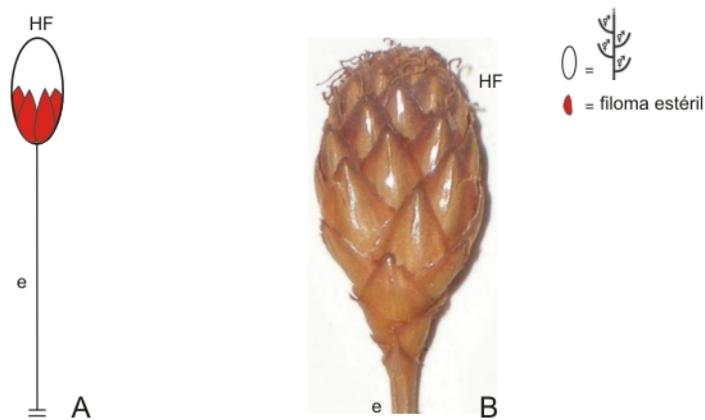


Figura 1.9. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis eleocharoides*. (A) Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial. Referencias: e, escapo; HF, florescencia principal.

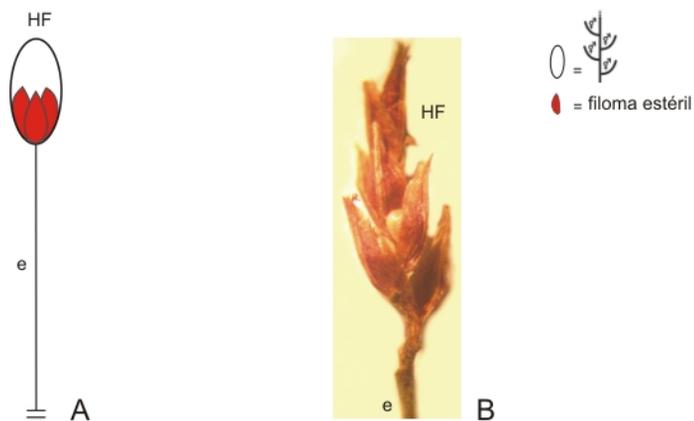
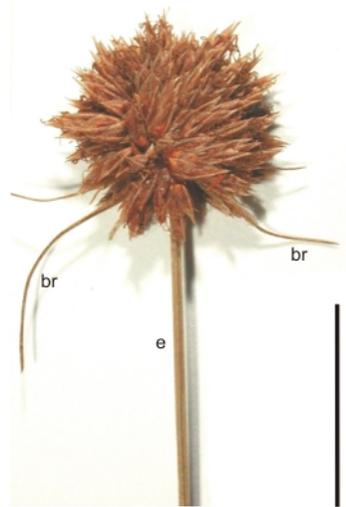
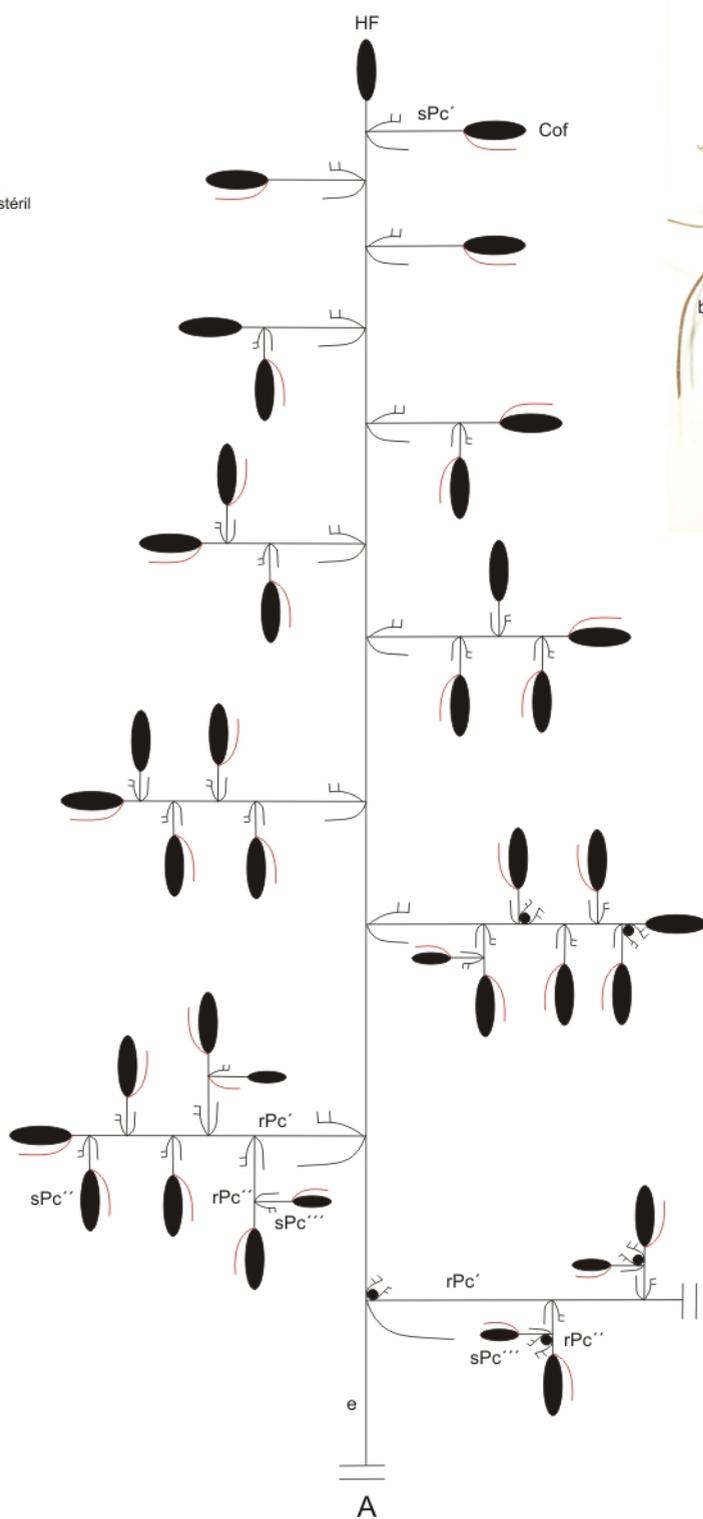


Figura 1.10. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis funckii*. (A) Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial. Referencias: e, escapo; HF, florescencia principal.



B

Figura 1.18. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis sphaerocephala*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden, sPc''', paracladio corto de tercer orden. La barra en (B) representa 1 cm.

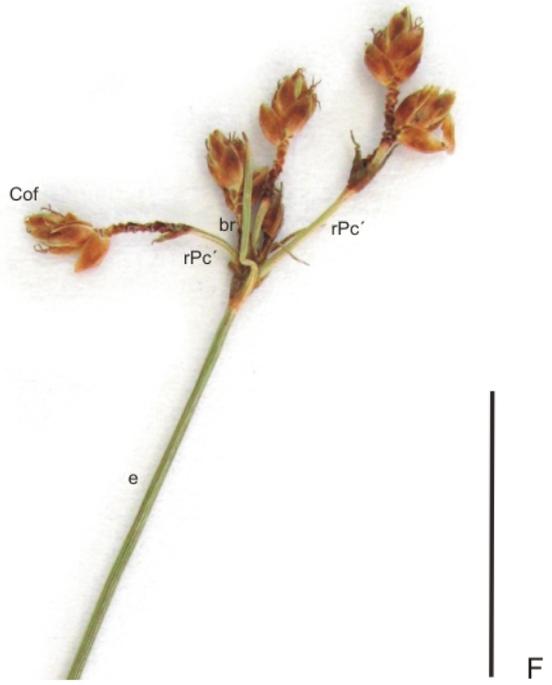
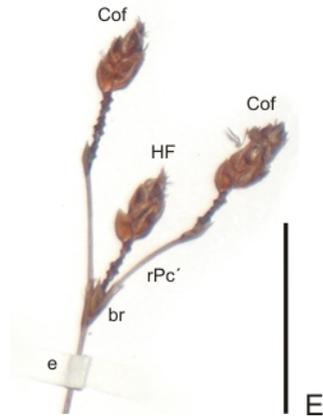
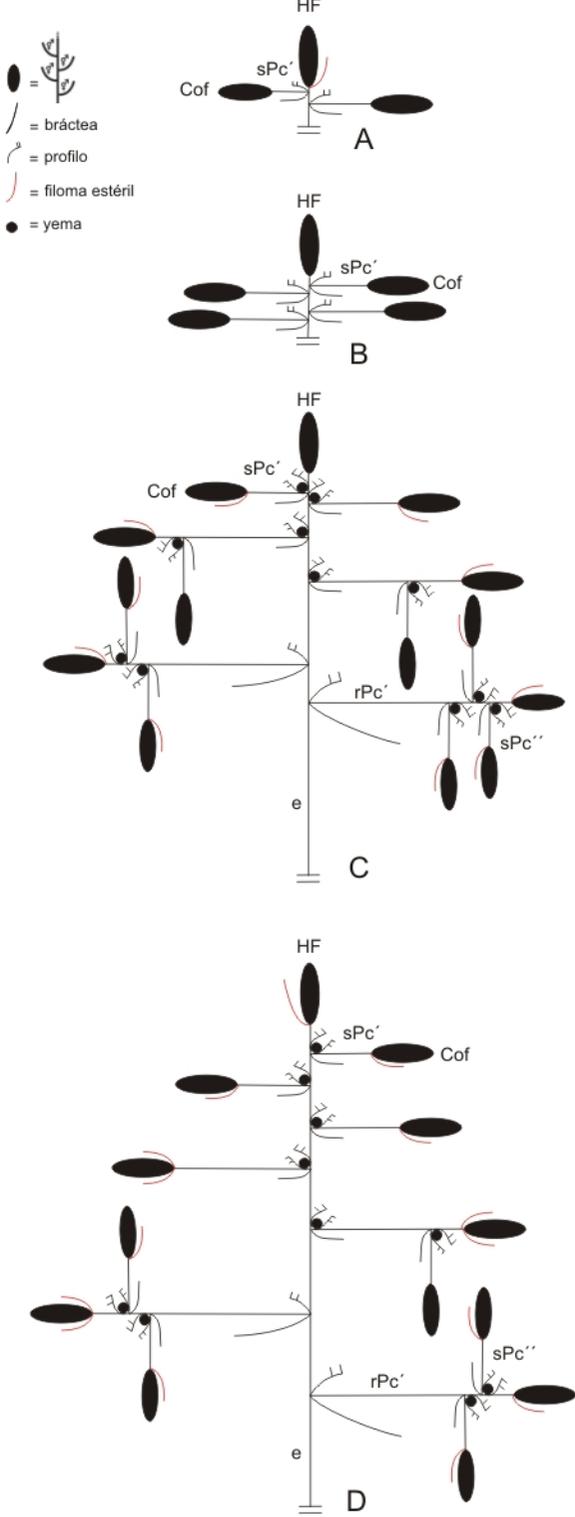


Figura 1.17. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis rugosa*. (A-D) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (E) y (F) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden. La barra en (E) y (F) representa 1 cm.

= bráctea

 = perfilo

 = filoma estéril

 ● = yema

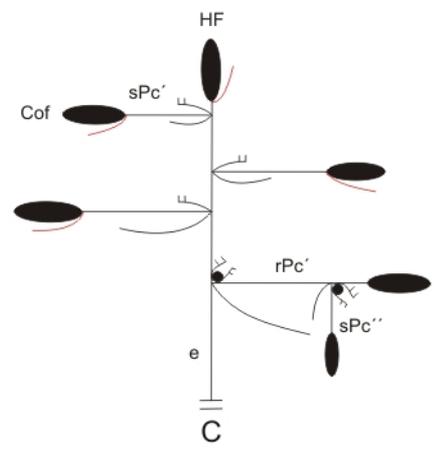
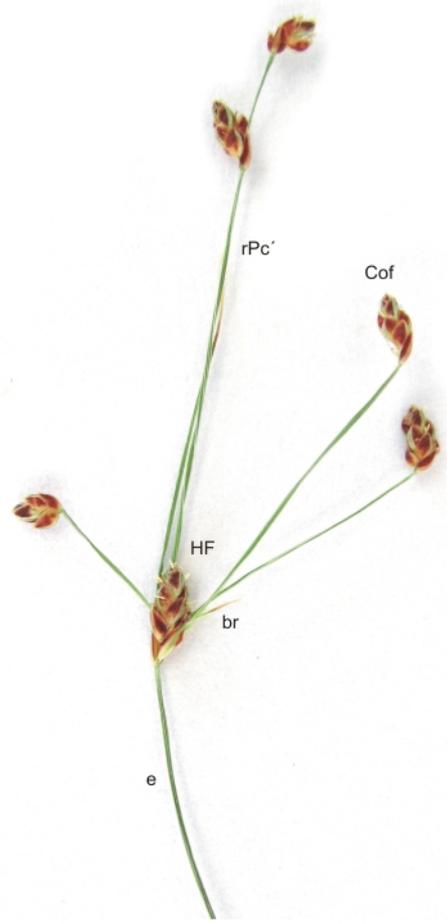
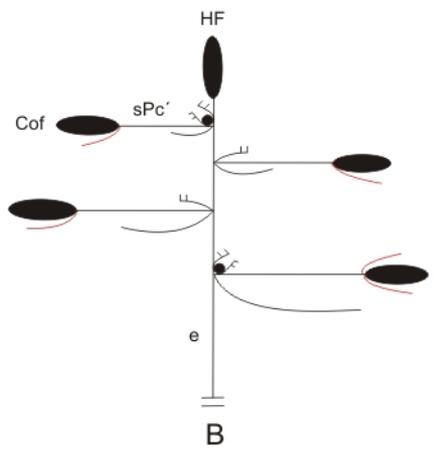
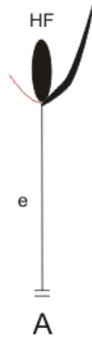


Figura 1.16. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis loefgrenii*. Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (A), con zona paracladial desarrollada (B) y (C). Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (D), con zona paracladial desarrollada (E). Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden. La barra en (E) representa 1 cm.

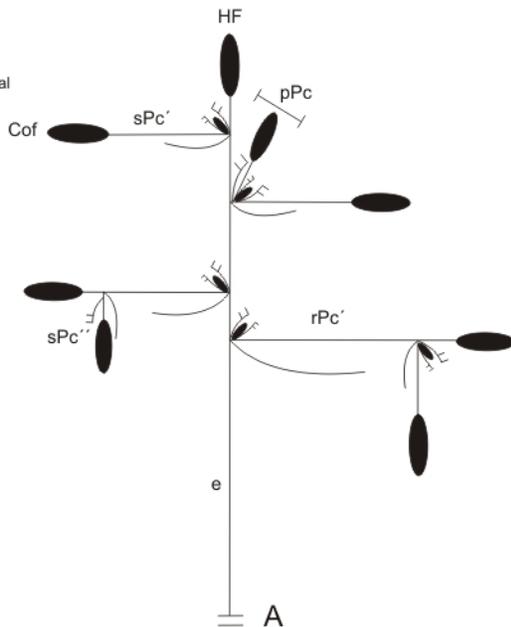


Figura 1.15. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis juncooides*. (A) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; pPc, paracladio profilar; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden. La barra en (B) representa 1 cm.

-  = bráctea
-  = profilo
-  = filoma estéril
-  = filoma con yema
-  = filoma con espiguilla vestigial

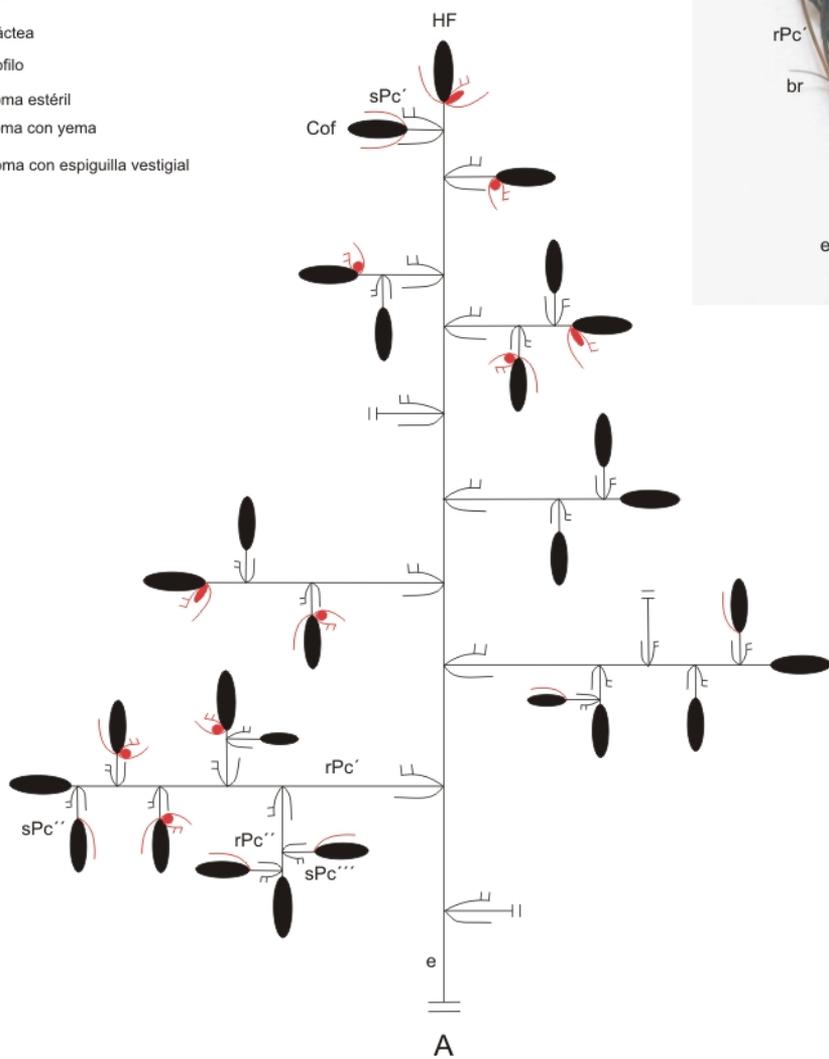


Figura 1.14. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis junciformis*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden, sPc''', paracladio corto de tercer orden. La barra en (B) representa 1 cm.

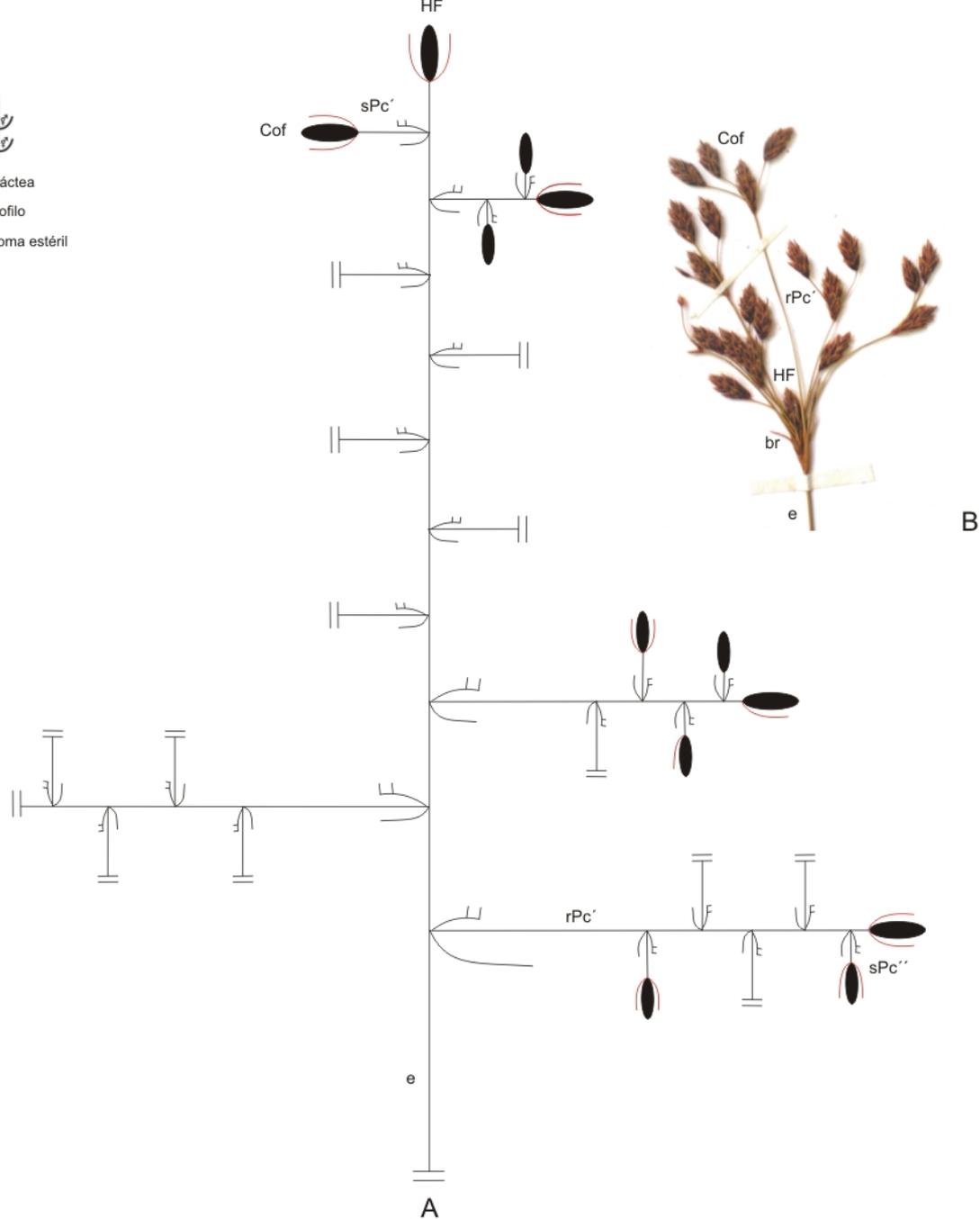
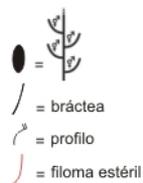


Figura 1.13. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis jacobinae*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: Cof, coflorescencia; e, escape; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden.

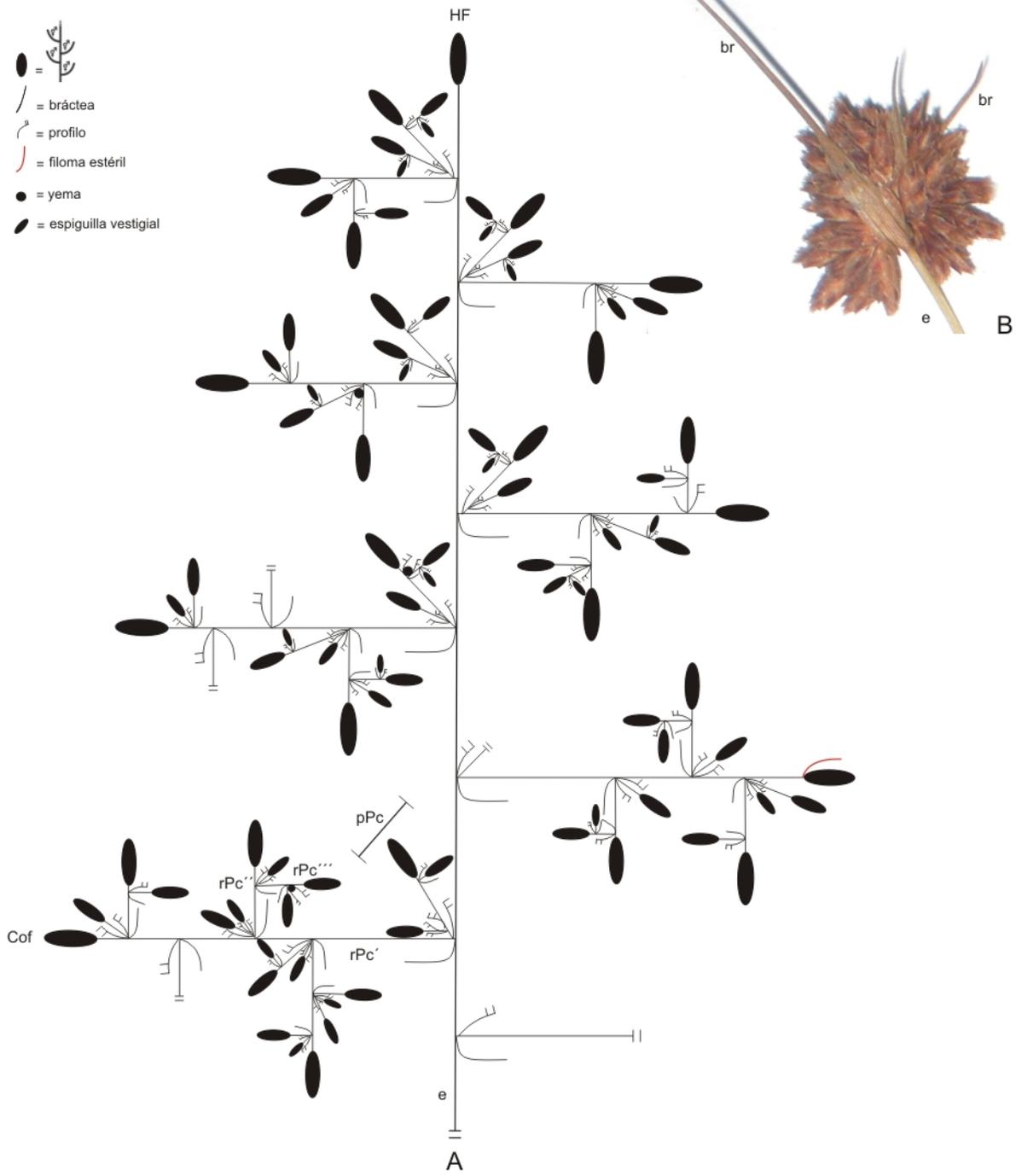


Figura 1.11. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis guaglianoneae*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; pPc, paracladio profilar; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; rPc''', paracladio ramificado de tercer orden.

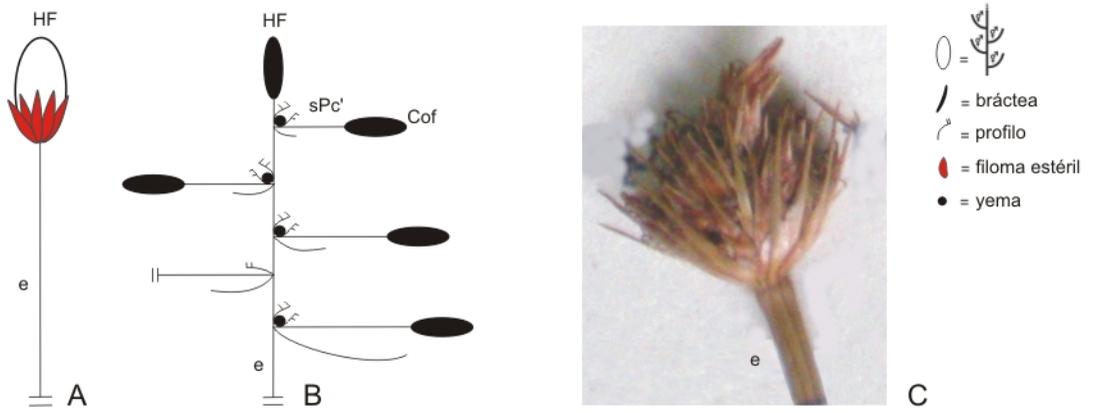


Figura 1.20. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis paradoxa*. Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (A), con zona paracladial desarrollada (B). Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada (C). Referencias: Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; sPc', paracladio corto de primer orden.

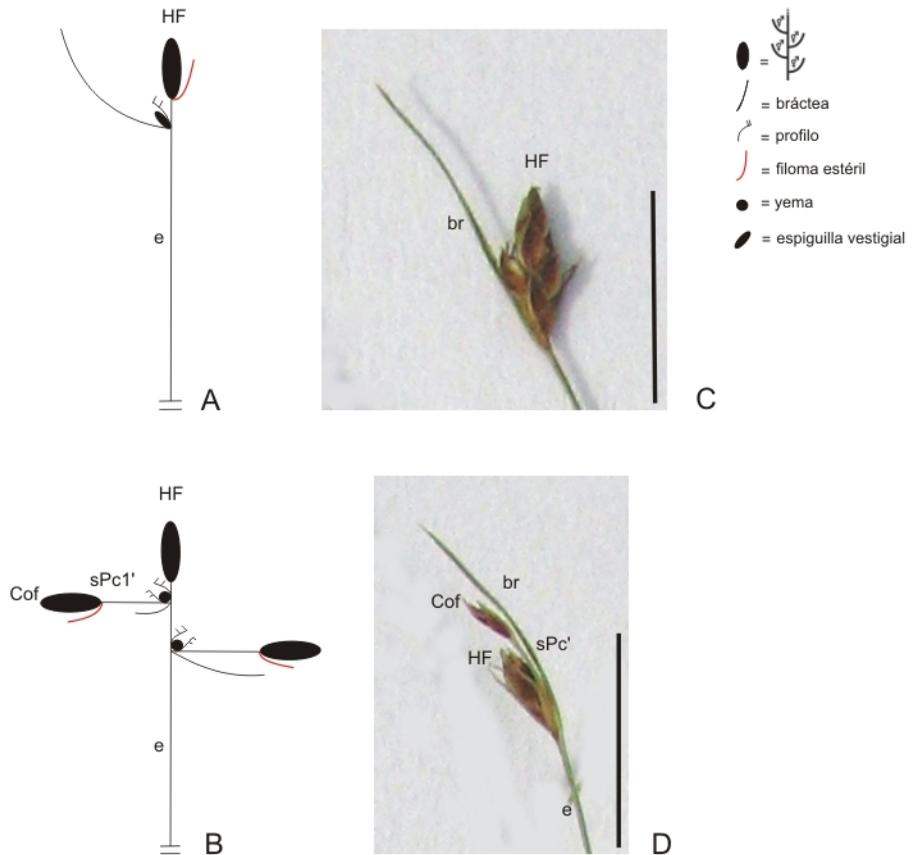


Figura 1.21. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis subtilis*. Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial reducida (A), con zona paracladial desarrollada (B). Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial reducida (C), con zona paracladial desarrollada (D). Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; sPc', paracladio corto de primer orden. La barra en (C) y (D) representa 0,5 cm.

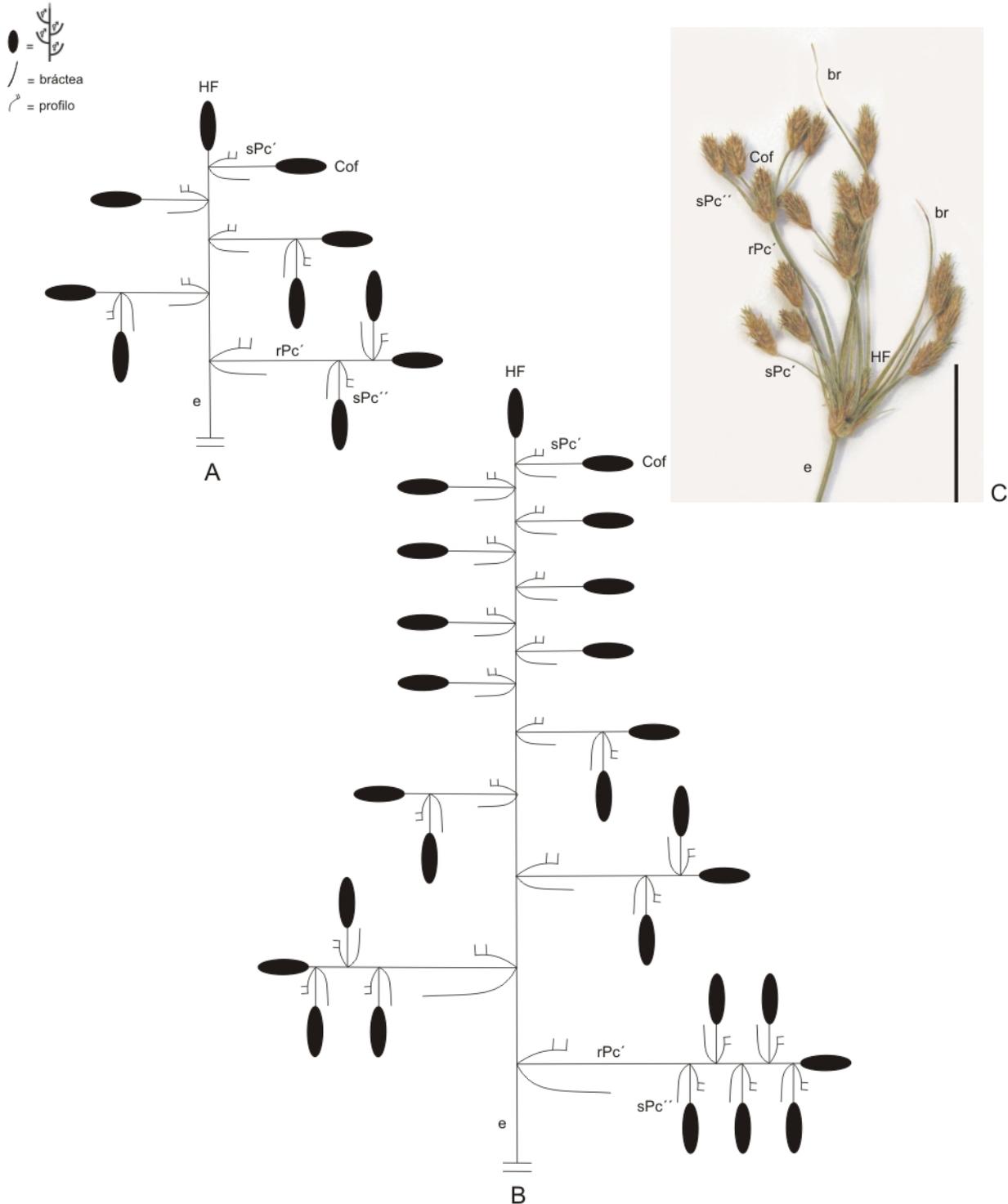


Figura 1.32. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Fimbristylis squarrosa*. (A) y (B) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (C) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden. La barra en (C) representa 1 cm.

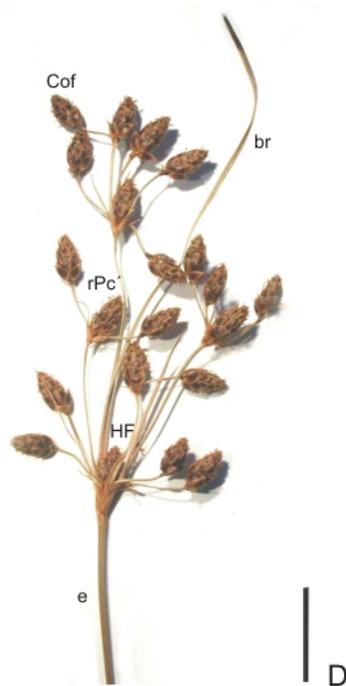
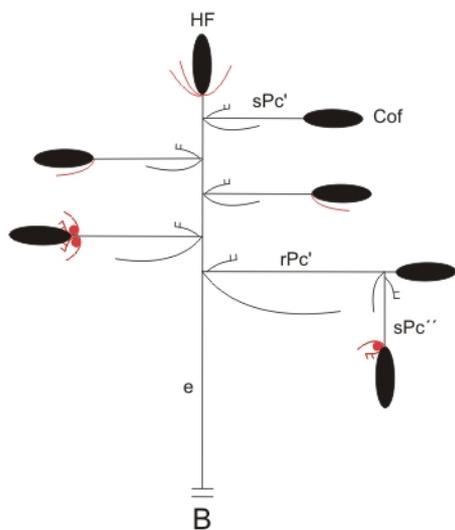
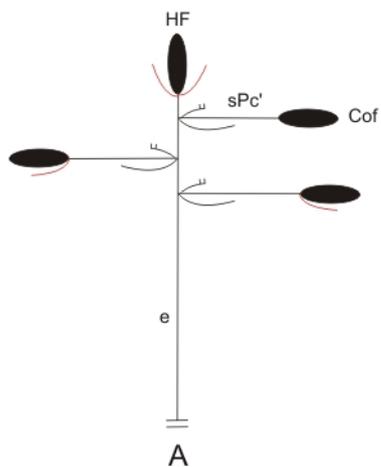


Figura 1.31. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Fimbristylis spadicea*. (A) y (B) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (C) y (D) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden. La barra en (C) y (D) representa 1 cm.

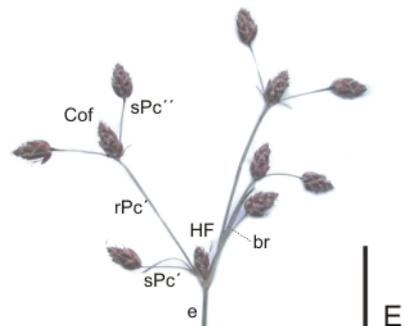
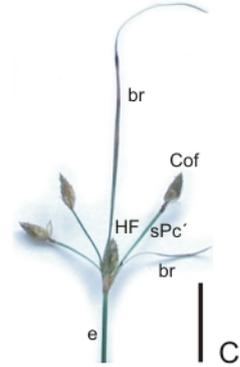
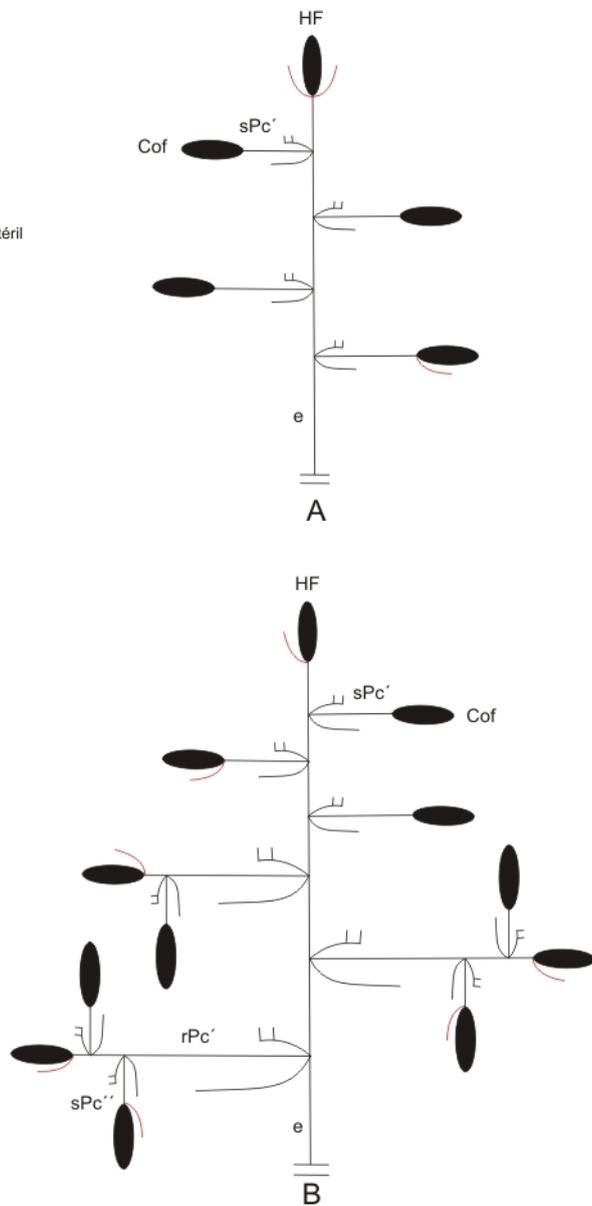
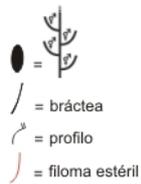


Figura 1.30. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Fimbristylis dichotoma*. (A) y (B) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (C-E) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden. La barra en (C), (D) y (E) representa 1 cm.

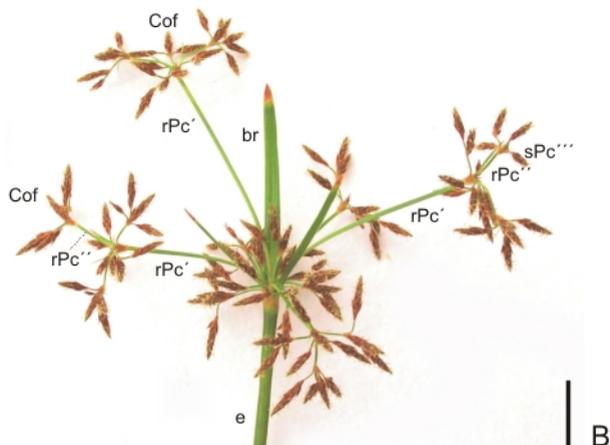
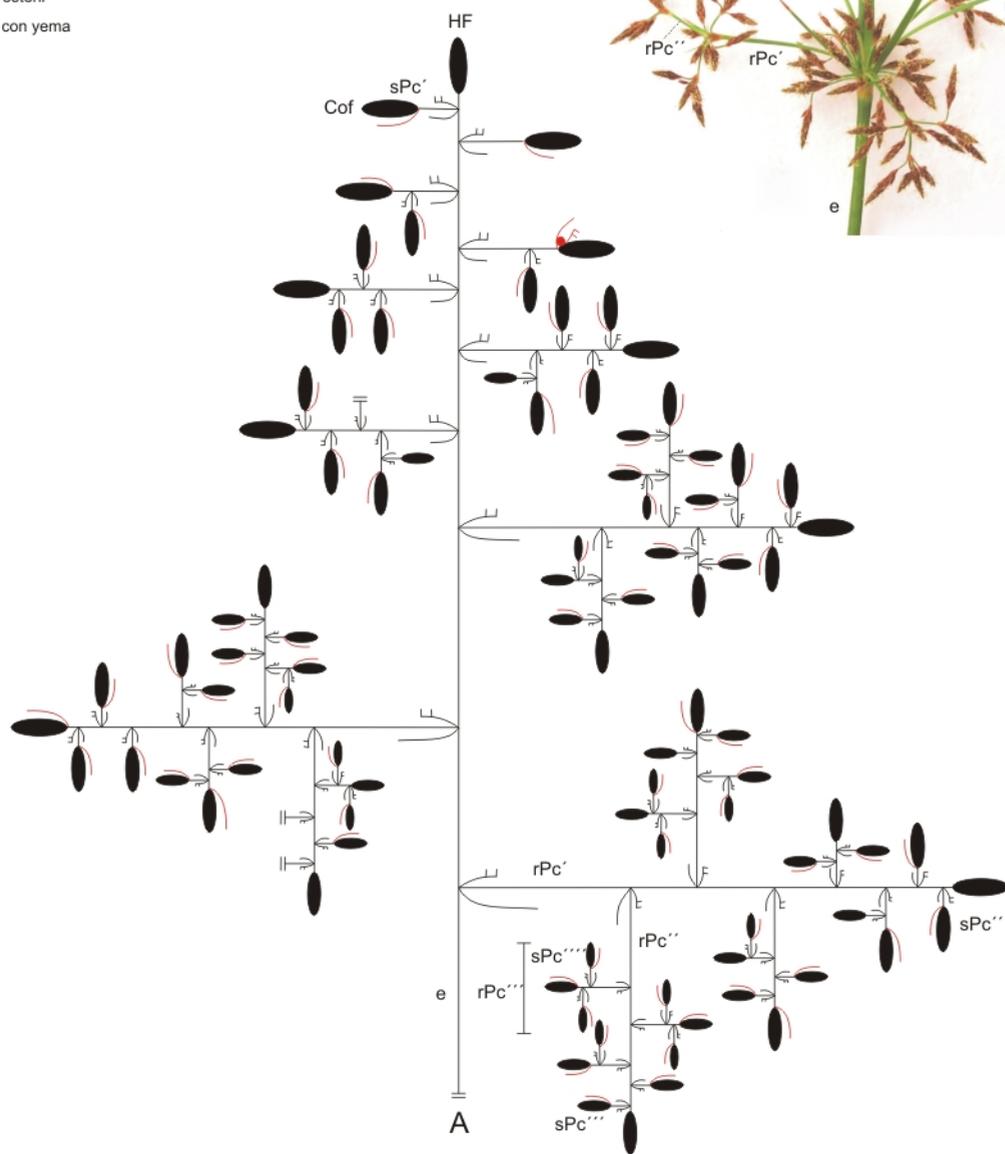


Figura 1.28. - Unidad de inflorescencia en *Fimbristylis autumnalis*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; rPc''', paracladio ramificado de tercer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden; sPc''''', paracladio corto de cuarto orden. La barra en (B) representa 1 cm.

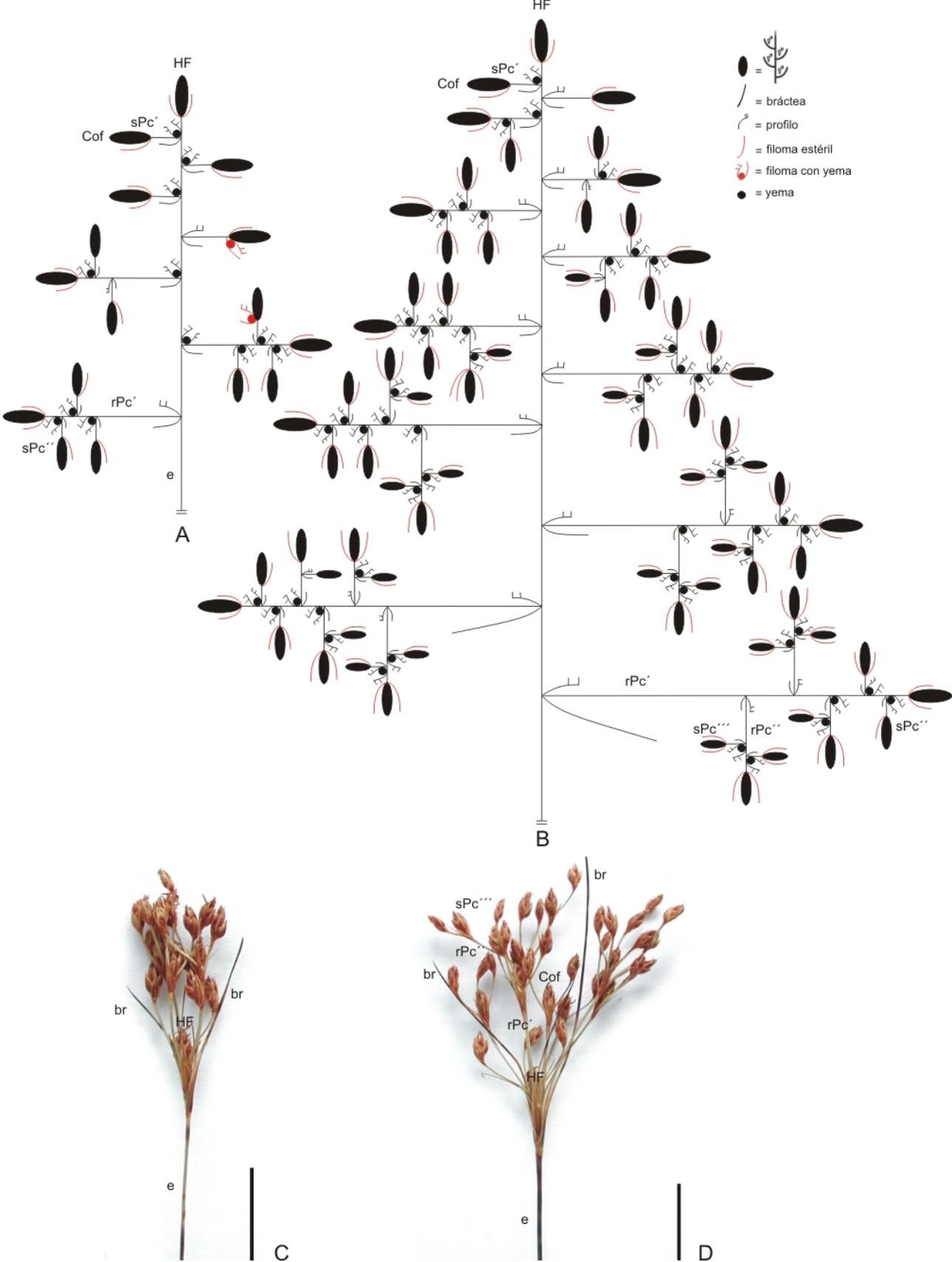


Figura 1.27. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis sp5*. (A) y (B) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (C) y (D) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden. La barra en (C) y (D) representa 1 cm.

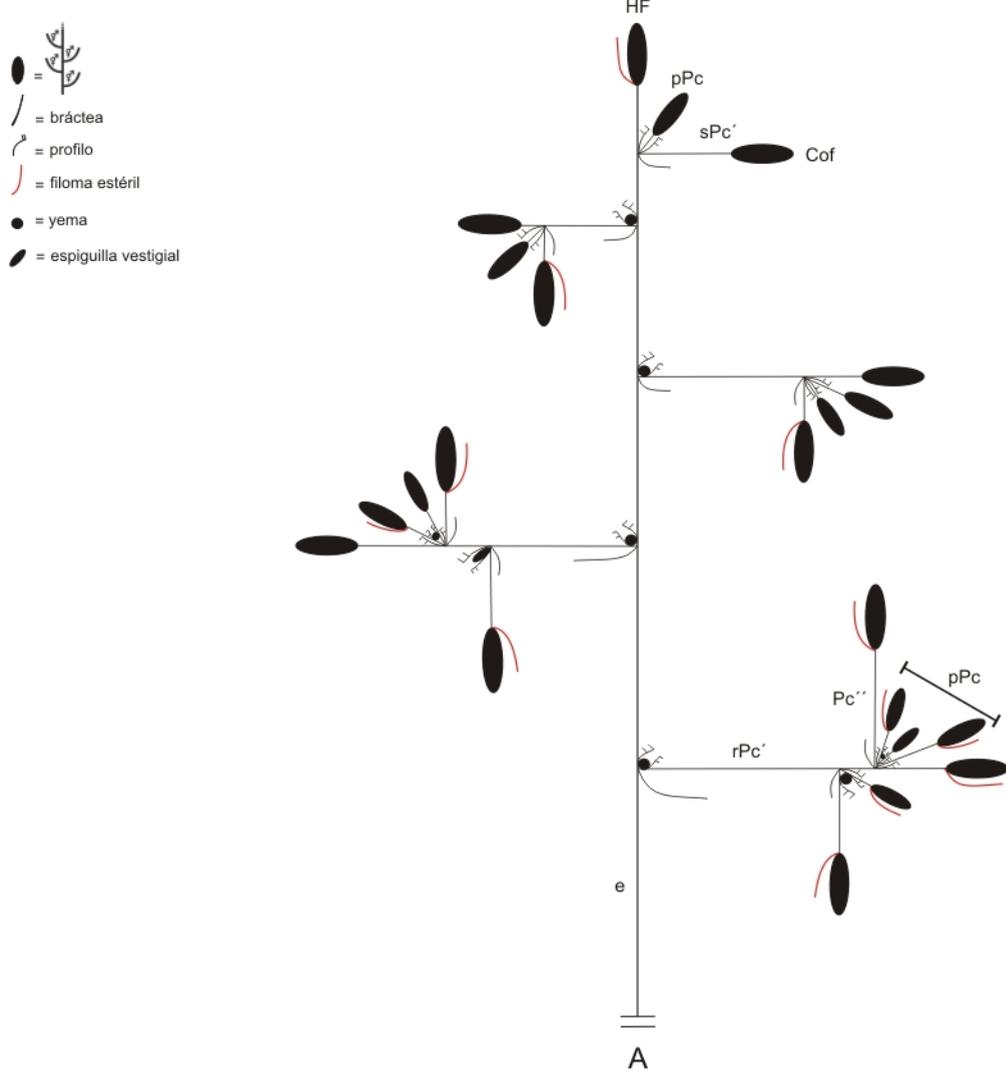


Figura 1.26. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis sp4*. (A) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) y (C) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; pPc, paracladio proflar; Pc'' paracladio de segundo orden; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden. La barra en (B) y (C) representa 1 cm.

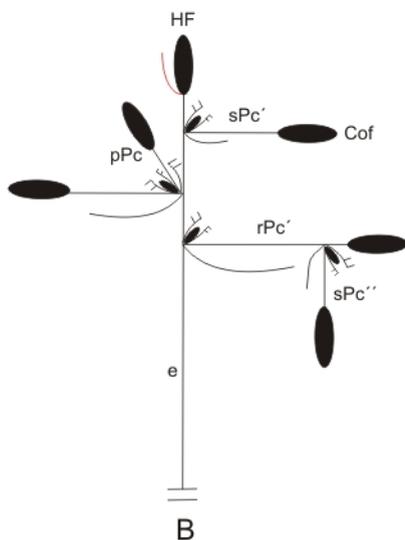
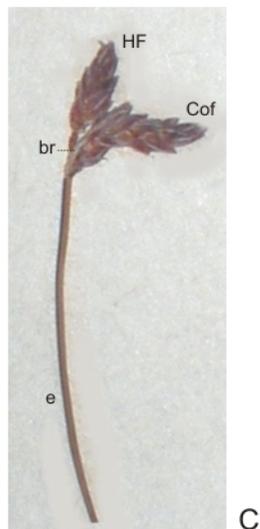
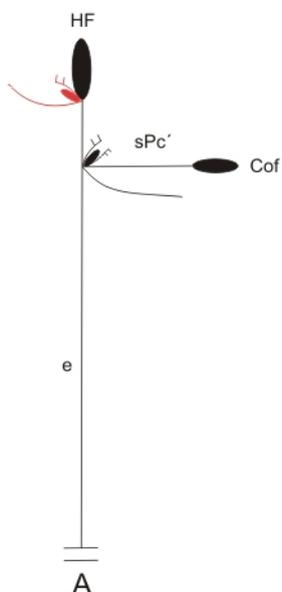


Figura 1.25. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis sp3*. (A) y (B) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (C) y (D) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; pPc, paracladio perfilar; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden.

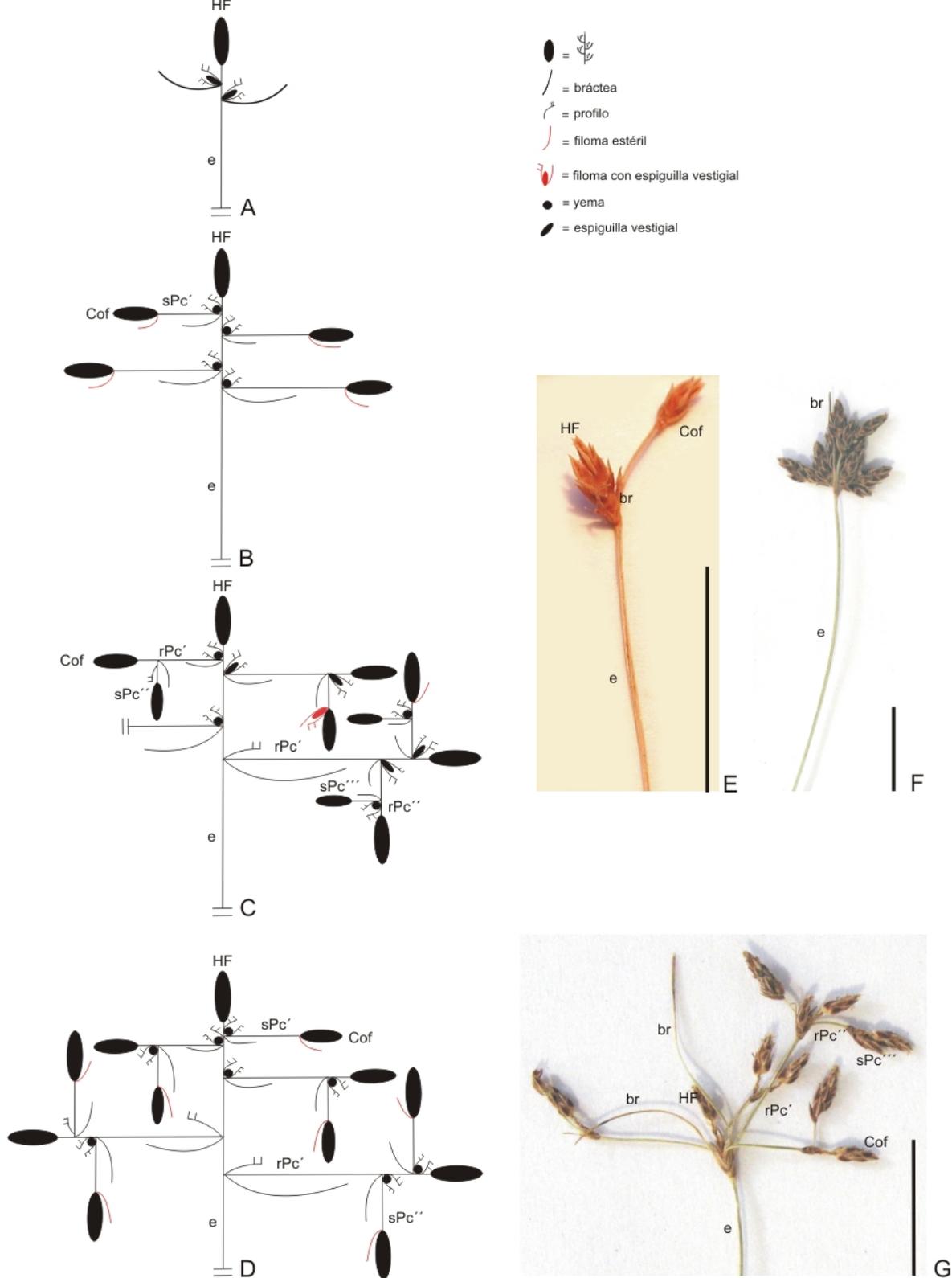


Figura 1.24. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis sp.2*. Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial reducida (A), con zona paracladial desarrollada (B-D). Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada (E-G). Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden. La barra en (E), (F) y (G) representa 1 cm.

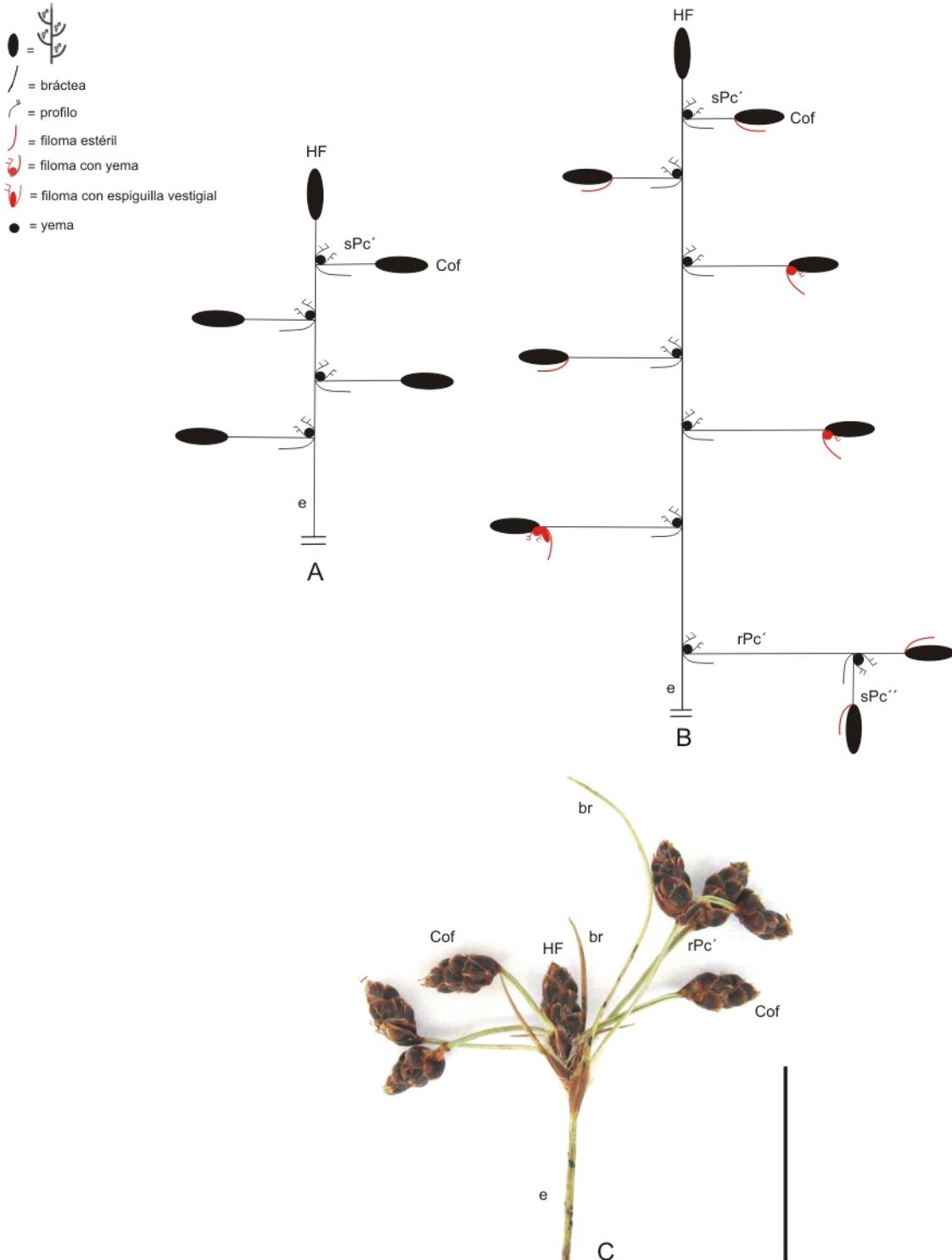


Figura 1.23. - Variación en la unidad de inflorescencia de *Bulbostylis sp1*. (A) y (B) Estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (C) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden. La barra en (C) representa 1 cm.

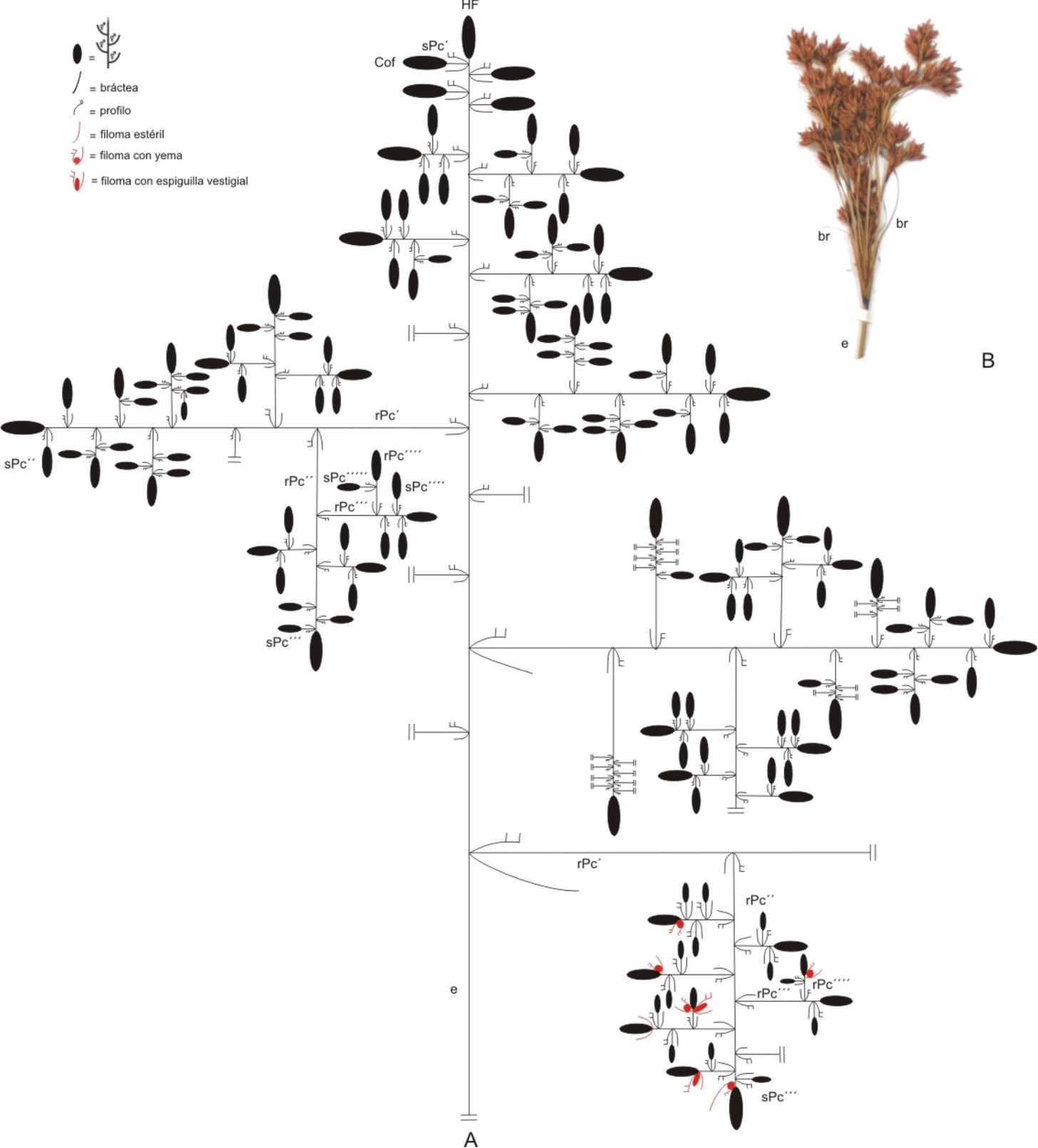


Figura 1.22. - Unidad de inflorescencia en *Bulbostylis svenssoniana*. (A) Esquema simplificado de la estructura de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. (B) Aspecto general de la unidad de inflorescencia con zona paracladial desarrollada. Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; rPc', paracladio ramificado de primer orden; rPc'', paracladio ramificado de segundo orden; rPc''', paracladio ramificado de tercer orden; rPc'''' , paracladio ramificado de cuarto orden; sPc', paracladio corto de primer orden; sPc'', paracladio corto de segundo orden; sPc''', paracladio corto de tercer orden; sPc'''' , paracladio corto de cuarto orden; sPc''''' , paracladio corto de quinto orden.

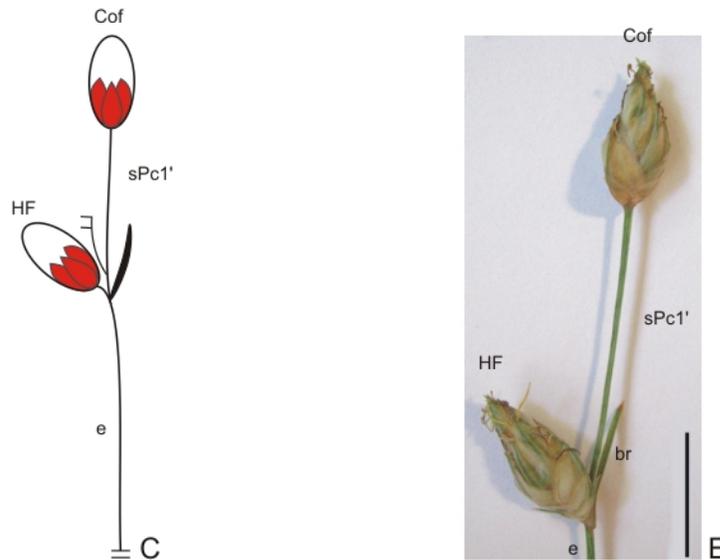
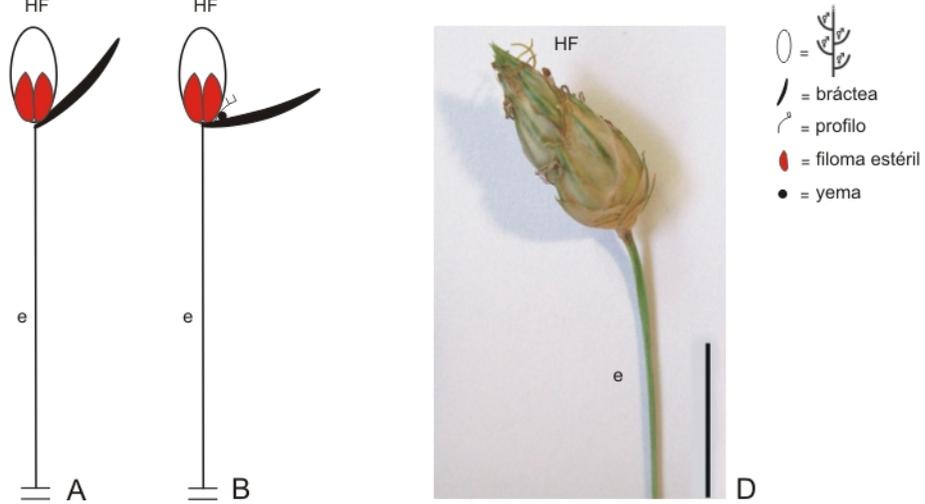


Figura 1.3 - Variación en la unidad de inflorescencia de *Abildgaardia ovata*. Estructura de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (A), con zona paracladial reducida (B), con zona paracladial desarrollada (C). Aspecto general de la unidad de inflorescencia sin zona paracladial (D), con zona paracladial desarrollada (E). Referencias: br, bráctea; Cof, coflorescencia; e, escapo; HF, florescencia principal; sPc1', paracladio corto de primer orden. La barra en (D) y (E) representa 1 cm.

Tabla 1.1: Presencia/ausencia de yemas profilares en las innovaciones. Referencias: ?, sin datos.

Especie	Yemas profilares en las innovaciones
<i>Abildgaardia ovata</i>	ausentes
<i>Abildgaardia scirpoides</i>	?
<i>Bulbostylis amambayensis</i>	?
<i>Bulbostylis aspera</i>	?
<i>Bulbostylis brevifolia</i>	ausentes
<i>Bulbostylis conifera</i>	ausentes
<i>Bulbostylis consanguinea</i>	?
<i>Bulbostylis eleocharoides</i>	?
<i>Bulbostylis funckii</i>	?
<i>Bulbostylis guaglianoneae</i>	?
<i>Bulbostylis hirtella</i>	ausentes
<i>Bulbostylis jacobinae</i>	?
<i>Bulbostylis junciformis</i>	?
<i>Bulbostylis juncoides</i>	ausentes
<i>Bulbostylis loefgrenii</i>	ausentes
<i>Bulbostylis paradoxa</i>	?
<i>Bulbostylis rugosa</i>	ausentes
<i>Bulbostylis sphaerocephala</i>	ausentes
<i>Bulbostylis stenocarpa</i>	?
<i>Bulbostylis subtilis</i>	ausentes
<i>Bulbostylis svenssoniana</i>	?
<i>Bulbostylis sp.1</i>	ausentes
<i>Bulbostylis sp.2</i>	presentes
<i>Bulbostylis sp.3</i>	?
<i>Bulbostylis sp.4</i>	ausentes
<i>Bulbostylis sp.5</i>	ausentes
<i>Fimbristylis autumnalis</i>	ausentes
<i>Fimbristylis complanata</i>	ausentes
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	ausentes
<i>Fimbristylis spadicea</i>	ausentes
<i>Fimbristylis squarrosa</i>	presentes
<i>Fimbristylis vahlii</i>	?

Tabla 1.2: Principales variaciones que determinan la diversidad de la UIF adulta en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*. Referencias: ?, sin datos; *indica que la Cof puede presentar filomas basales con una yema axilar; **indica que la Cof puede presentar filomas basales con una espiguilla vestigial; ¹desarrollada; ²reducida; ³intermedia entre terminal y pseudolateral (ver texto); ⁴intermedio entre glumáceo y tubular (ver texto); A/P, ausencia/presencia; br, bráctea; C, capitada; cH, completamente homogeneizada; Cof, coflorescencia; dH, distalmente homogeneizada; dis, distal; ep, epipodio; esp prf, espiguilla profilar; esp, espiguilla; Estr, estructura; ev, evidente; F, fasciculada; fil, filiforme; fol, foliácea; Frm, forma; Glu, glumáceo; I, intermedia/o; Máx, máximo; nH, no homogeneizada; nPc, paracladio normal; Nr, normal; ord, orden; Pc1', paracladio de primer orden; pd, presente desarrollada; pf, perfilo; Pos, posición; pp, producciones profilares; pr, presente reducida; Prf, profilar; prx, proximal; Ps, pseudolateral; PZ, zona paracladial; R, ramificación; rA, raramente accesorio; rc, ramificación compleja; scsvs, sucesivas; sPc, paracladio corto; st, setácea; T, terminal; Tu, tubular; U, uniespigada; UIF, unidad de inflorescencia; y prf, yema profilar; y, yema.

Especie	A/P de PZ (d ¹ o r ²)	Tipo de PZ d ¹	Nº de Pc1'	Nº/estructura de sPc	Patrón de R	Máx ord nPc (total/ con ep ev)	Frm de la UIF	Máx ord nPc con pp	Máx ord pp scsvs	Estr de las pp	Pos de la UIF	Forma de la br prx	Frm de la br dis	Frm del pf prx	Frm del pf dis
<i>A.ovata</i>	a/pd/pr	-/cH	0-1	0-1/Cof	Nr	1°/1°	U/A	-	-	-	T/Ps/I ³	fol (=linear-setiforme)	-	Tu	-
<i>A.scirpoides</i>	a/pd	-/cH	0-2	0-2/Cof	Nr	1°/0	U/F	-	-	-	T/Ps/I	st	Glu	?	?
<i>B.amabayensis</i>	pd	dH	17	6/Cof*	Nr	3°/0	C	-	-	-	T	st-fil	Glu	Glu	Glu
<i>B.aspera</i>	pd	?	2-6	?	Nr/Prf	?/3°	A	?	1°	y	T/Ps/I	st-fil	?	?	?
<i>B.brevifolia</i>	pd/pr	cH/dH/nH	0-4	0-2/Cof+y prf/Cof*+esp prf	Nr/Prf	3°/3°	U/A	3°	1°	y/esp	T/Ps/I	st	Glu	Tu	I ⁴
<i>B.conifera</i>	a	-	0	0	-	-	U	-	-	-	T	¿bráctea glumácea?	-	-	-
<i>B.consanguinea</i>	pd	dH	10	1-2/Cof*+y prf	Nr/Prf	3°/2°	AdF/C	2°	1°	y/esp	T/Ps/I	st	Glu	Tu	I
<i>B.eleocharoides</i>	a	-	0	0	-	-	U	-	-	-	T	¿bráctea glumácea?	-	-	-
<i>B.funckii</i>	a	-	0	0	-	-	U	-	-	-	T	¿bráctea glumácea?	-	-	-
<i>B.guaglianoneae</i>	pd	nH	8	0	Nr/Prf	4°/0	C	3°	3°	y/esp/rc	T	st-fil	?	?	?
<i>B.hirtella</i>	pd	dH	9-13	2-3/Cof**/Cof**+y prf	Nr/Prf/rA	4°/3°	A	3°	1°	y	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.jacobinae</i>	pd	dH	6-12	1-2/Cof	Nr	3°/3°	A	-	-	-	T	st-fil	Glu	Tu	I

Tabla 1.2: (continuación)

Especie	A/P de PZ (d ¹ o r ²)	Tipo de PZ d ¹	Nº de Pc1'	Nº/estructura de sPc	Patrón de R	Máx ord nPc (total/ con ep ev)	Frm de la UIF	Máx ord nPc con pp	Máx ord pp scsvs	Estr de las pp	Pos de la UIF	Forma de la br prx	Frm de la br dis	Frm del pf prx	Frm del pf dis
<i>B.junciformis</i>	pd	dH	10-11	1-2/Cof*	Nr	4°/2°	AdF/C	-	-	-	T/Ps/I	st-fil	?	?	?
<i>B.juncoides</i>	pd	dH	4-8	1-2/Cof/Cof+y prf/Cof+esp prf	Nr/Prf	2°/1°	A/C	2°	2°	y/esp/rc	T/Ps/I	st/st-fil	Glu	Glu	Glu
<i>B.loefgrenii</i>	a/pd	-/cH/dH	0-4	0-4/Cof/Cof+y prf	Nr/Prf	2°/2°	U/A	2°	1°	y	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.paradoxa</i>	a/pd	-/cH	0-5	0-4/Cof+y prf	Nr/Prf	1°/0	U/C	1°	1°	y	T	st	?	?	?
<i>B.rugosa</i>	pd	cH/dH	2-7	2-4/Cof/Cof+y prf	Nr/Prf	2°/2°	A	2°	1°	y	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.sphaerocephala</i>	pd	dH	11-14	3/Cof	Nr/Prf	3°/0	C	3°	1°	y	T	st-fil	Glu	Glu	Glu
<i>B.stenocarpa</i>	pd	dH	6-11	1/Cof*+y prf	Nr/Prf	4°/3°	A/F	4°	2°	y	T/Ps/I	st	Glu	Tu	?
<i>B.subtilis</i>	pd/pr	cH	0-3	0-3/Cof/Cof+y prf	Nr/Prf	1°/1°	U/A	1°	3°	y	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.svensoniana</i>	pd	dH	12-16	4/Cof	Nr	4°/4°	A	-	-	-	T	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.sp.1</i>	pd	cH/dH	4-7	4-5/Cof+y prf	Nr/Prf	2°/2°	A	2°	1°	y	T	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.sp.2</i>	pd/pr	cH/dH/nH	1-6	0-4/Cof/Cof+y prf	Nr/Prf	3°/3°	U/A/F	3°	3°	y/esp/rc	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.sp.3</i>	pd	cH/dH	1-4	1/Cof+esp prf	Nr/Prf	2°/2°	A/F	2°	2°	y/esp/rc	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>B.sp.4</i>	pd	dH/nH	4-10	0-2/Cof+y prf/Cof+esp prf	Nr/Prf	3°/3°	A/F	3°	3°	y/esp/rc	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	Glu
<i>B.sp.5</i>	pd	dH	6-11	2-4/Cof+y prf	Nr/Prf	3°/3°	A/F	3°	1°	y	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I

Tabla 1.2: (continuación)

Especie	A/P de PZ (d ¹ o r ²)	Tipo de PZ d ¹	Nº de Pc1'	Nº/estructura de sPc	Patrón de R	Máx ord nPc (total/ con ep ev)	Frm de la UIF	Máx ord nPc con pp	Máx ord pp scsvs	Estr de las pp	Pos de la UIF	Forma de la br prx	Frm de la br dis	Frm del pf prx	Frm del pf dis
<i>F.autumnalis</i>	pd	dH	7-15	2/Cof	Nr	4°/4°	A	-	-	-	T/Ps/I	fol (=linear-setiforme)	Glu	Tu	I
<i>F.complanata</i>	pd	dH	15-19	3-4/Cof	Nr/rA	5°/5°	A	-	-	-	T/Ps/I	fol (=linear-setiforme)	Glu	Tu	I
<i>F.dichotoma</i>	pd	cH/dH	4-10	3-5/Cof	Nr	3°/3°	A	-	-	-	T/Ps/I	fol (=linear-setiforme)	Glu	Tu	I
<i>F.spadicea</i>	pd	cH/dH	3-10	3-6/Cof	Nr	3°/3°	A	-	-	-	T/Ps/I	st	Glu	Tu	I
<i>F.squarrosa</i>	pd	cH/dH	5-13	2-8/Cof	Nr	2°/2°	A	-	-	-	T/Ps/I	st-fil	Glu	Tu	I
<i>F.vahlII</i>	pd	cH/dH	4-5	3-4/Cof	Nr	2°/0	F	-	-	-	I	st-fil	Glu	Glu	Glu

Tabla 1.3: Principales variaciones de los filomas proximales en las florescencias. Referencias: ?, sin datos; A/P, ausencia/presencia.

Especie	N° de filomas estériles bajo las espiguillas	A/P de filomas con estructuras axilares	Tipo de estructura axilar en los filomas
<i>Abildgaardia ovata</i>	3-5	ausentes	-
<i>Abildgaardia scirpoides</i>	1-3	ausentes	-
<i>Bulbostylis amambayensis</i>	0-2	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis aspera</i>	?	?	?
<i>Bulbostylis brevifolia</i>	0-1	presentes	yema
<i>Bulbostylis conifera</i>	8-9	ausentes	-
<i>Bulbostylis consanguinea</i>	0	presentes	yema
<i>Bulbostylis eleocharoides</i>	22	ausentes	-
<i>Bulbostylis funkii</i>	0-3	ausentes	-
<i>Bulbostylis guaglianoneae</i>	0-1	ausentes	-
<i>Bulbostylis hirtella</i>	0-1	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis jacobinae</i>	0-2	ausentes	-
<i>Bulbostylis junciformis</i>	0-2	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis juncooides</i>	0-1	ausentes	-
<i>Bulbostylis loefgrenii</i>	0-2	ausentes	-
<i>Bulbostylis paradoxa</i>	0-5	ausentes	-
<i>Bulbostylis rugosa</i>	0-2	ausentes	-
<i>Bulbostylis sphaerocephala</i>	0-1	ausentes	-
<i>Bulbostylis stenocarpa</i>	0-1	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis subtilis</i>	0-1	ausentes	-
<i>Bulbostylis svenssoniana</i>	0-2	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis sp.1</i>	0-1	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis sp.2</i>	0-1	presentes	yema/espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis sp.3</i>	0-1	presentes	espiguilla vestigial
<i>Bulbostylis sp.4</i>	0-2	ausentes	-
<i>Bulbostylis sp.5</i>	0-3	presentes	yema
<i>Fimbristylis autumnalis</i>	0-1	presentes	yema
<i>Fimbristylis complanata</i>	0-2	presentes	yema
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	0-3	ausentes	-
<i>Fimbristylis spadicea</i>	0-3	presentes	yema
<i>Fimbristylis squarrosa</i>	0	ausentes	-
<i>Fimbristylis vahlii</i>	0	ausentes	-

Discusión

La sinflorescencia

La zonación observada en las sinflorescencias de las especies estudiadas de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* (desde la base hacia el ápice: zona de innovación, zona de inhibición, y unidad de inflorescencia), ya ha sido reconocida en otros taxones dentro de Cyperaceae (Heinzen & Vegetti, 1994; Vegetti, 2003; Guarise & Vegetti, 2007). Todas las especies presentan innovaciones silépticas, es decir, generadas más o menos simultáneamente con el eje madre; este tipo especial de innovación (=innovación iterativa; Troll, 1964), es comúnmente observada dentro de la familia (Heinzen & Vegetti, 1994; Vegetti, 2003), y se encuentra ampliamente difundida entre otras monocotiledóneas herbáceas (Mora Osejo, 1987), como por ejemplo en Gramíneas donde la “zona de los macollos” es interpretada como “zona de innovación” (Cámara Hernández & Rúa, 1991; Vegetti & Weberling, 1996; Rúa & Weberling, 1998). Por encima de las innovaciones, la zona de inhibición de las especies estudiadas presenta nomofilos proximales sin vástagos axilares desarrollados, y un escapo como límite distal; este entrenudo constituye el de mayor crecimiento intercalar de la planta, al igual que en otros grupos de Ciperáceas (Heinzen & Vegetti, 1994; Vegetti, 2003; Guarise & Vegetti, 2007), y remata en la UIF, o como denominan más precisamente Guarise & Vegetti (2008), la “Unidad de Inflorescencia Terminal”¹ (UIFt) (=inflorescencia terminal). El término “UIFt” cobra relevancia al considerar la diversidad de sinflorescencias que pueden presentarse dentro de la familia, las cuales tienen lugar en función de las características del eje que sostiene a la UIFt, como también del desarrollo o no de ejes de enriquecimiento bajo dicha estructura. De acuerdo a lo anterior, tres tipos diferentes de sinflorescencias han sido propuestos en

¹ No confundir con el estado “terminal” utilizado para caracterizar inflorescencias según su “posición” en relación al escapo.

Cyperaceae: a) sinflorescencias con UIFt en el extremo de un escapo, y sin vástagos de enriquecimiento; b) sinflorescencias con UIFt en el extremo de un tallo folioso de entrenudos más o menos elongados, y sin ejes de enriquecimiento; y c) sinflorescencias con UIFt en el extremo de un tallo folioso similar al anterior, pero con vástagos de enriquecimiento generados en la axila de las hojas superiores de dicho tallo; cada uno de estos ejes remata en una UIF, denominada “Unidad de Inflorescencia Lateral” (UIFl) (=parcial) (Guarise & Vegetti, 2008), para diferenciarla de la UIFt en que culmina el eje principal. Consecuentemente en los dos primeros tipos de sinflorescencias solo existe una UIF, la UIFt; mientras que en el último caso se desarrolla una UIFt y un número variable de UIFl. Sinflorescencias con UIFt sostenidas por un escapo, y sin vástagos de enriquecimiento, son invariablemente observadas en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, y parecen representar la configuración más avanzada dentro de la familia (Guarise & Vegetti, 2008).

Estructura de las inflorescencias

El análisis tipológico de la unidad de inflorescencia en especies de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* ha mostrado su utilidad en este trabajo, echando luz sobre las características comunes y diferenciales subyacentes a los sistemas de ramificación reproductivos de estos tres géneros. En todas las especies estudiadas las inflorescencias son politélicas (=indeterminadas), como ocurre en la mayoría de las Cyperaceae (Vegetti, 1992; 1994; 2002; 2003; Heinzen & Vegetti, 1994; Browning & Gordon-Gray, 1999; Guarise & Vegetti, 2007; Ahumada & Vegetti, 2009; Lucero & Vegetti, 2012) y muchas Monocotiledóneas (Weberling, 1985; Alves, 2000; Reinheimer & Vegetti, 2008). Como el eje principal siempre desarrolla una espiguilla terminal, las

inflorescencias son heterotéticas (Rua, 1999), es decir, con HF desarrollada (=politélicas no truncadas); se presentan tanto inflorescencias homocládicas (Rua, 1999), las cuales son siempre uniespigadas, como inflorescencias heterocládicas (Rua, 1999), formadas por la HF y la PZ.

Inflorescencias reducidas a la HF no son exclusivas de ninguno de los géneros analizados; no obstante estas formas de UIF son las más comúnmente observadas en *Abildgaardia ovata* (aunque en esta especie ocasionalmente la UIF desarrolla un paracladio -y entonces una empobrecida pero presente PZ- bajo la HF), y constituyen la única UIF posible en ciertas especies de *Bulbostylis* (ej. *B. conifera*, *B. eleocharoides*, *B. funckii*; Tabla 1.2, Figs. 1.8-1.10). Inflorescencias con PZ bien desarrollada son exclusivas de muchas de las especies estudiadas, y resultan ser el tipo más comúnmente observado (Tabla 1.2), no obstante varias especies pueden presentar además de éstas, UIFs con PZ reducida y hasta incluso UIFs uniespigadas (Tabla 1.2). Weberling (1985, 1989) se refiere a casos como éstos, en los cuales la inflorescencia típicamente presenta ramificaciones, pero en condiciones desfavorables adquiere formas muy reducidas, como ejemplos de “neotenia¹ modificativa” (=adaptativa); de esta manera, explica las formas reducidas como una adaptación a condiciones desfavorables en el hábitat de las plantas. Si bien esta hipótesis puede tenerse en mente como una posible explicación de la variación intraespecífica aquí observada, estudios bajo condiciones ambientales controladas deberían realizarse para intentar relacionar más firmemente ambos fenómenos. Unidades de inflorescencias con PZ reducida son raras y siempre se observan en especies que característicamente constan de inflorescencias con PZ desarrollada, o bien con UIFs reducidas a la HF. Teniendo en cuenta esto último, una

¹ Según Hallé, Oldeman & Tomlinson (1978), alcance temprano y rápido de la sexualidad de la mayoría de los ejes aéreos.

estrecha relación entre los tres tipos de inflorescencias podría suponerse, mediada por UIFs con PZ reducida.

En las especies estudiadas, en lugar de presentarse variaciones en el extremo distal de las inflorescencias, relacionadas a la presencia o no de determinadas estructuras, tales como la flor terminal, la HF, o la HF + la sPcZ (lo que determinaría la existencia tanto de inflorescencias monotélicas como politélicas de diferentes órdenes, en el sentido de Kunze, 1989), la diversidad de inflorescencias es resultado exclusivo de los procesos que afectan la PZ, zona que ya ha sido reconocida como blanco frecuente de variación dentro de Cyperaceae (Vegetti, 2003). En relación a esto, de los dos principales procesos considerados responsables de la variación estructural de las inflorescencias en angiospermas, como son la “truncación” y la “homogeneización”, (Troll, 1964; Sell, 1976; Weberling, 1985; Rua, 1999), sólo este último ha actuado entre las especies estudiadas determinando el surgimiento de diferentes tipos de PZ desarrollada. Así según cuan fuertemente ha operado este proceso, las UIFs presentan PZ completamente homogeneizada, PZ distalmente homogeneizada, o PZ no homogeneizada. Pocas son las especies (*A.ovata*, *A.scirpoides*, *B.paradoxa*, *B.subtilis*, Tabla 1.2, Figs. 1.3, 1.4, 1.20, 1.21) en las cuales siempre que la PZ se desarrolla, es completamente homogeneizada, siendo lo más frecuente que la PZ esté distalmente homogeneizada, o resulte polimórfica para ambos estados; casos de PZ no homogeneizada son raros y se presentan en especies que pueden desarrollar los otros dos tipos de PZ (*B.brevifolia*, *B.sp2*), excepto en *B.guaglianoneae* donde la condición “no homogeneizada” es la única observada. Inflorescencias distalmente homogeneizadas han sido consideradas como posibles formas de transición entre inflorescencias completamente homogeneizadas e inflorescencias no homogeneizadas (Reinheimer & Vegetti, 2008, y citas en ese trabajo). En algunas familias los procesos

de homogeneización y truncación están frecuentemente asociados (Perreta et al., 2009), sin embargo en Cyperaceae si bien las inflorescencias suelen mostrar diferentes grados de homogeneización, la presencia de inflorescencias politécicas truncadas solo ocurre en unas pocas especies (ej. Cariceae, Vegetti, 2002; *Cyperus papyrus* L., *C. prolifer* Lam., *C. giganteus* Vahl, Mora-Osejo, 1960; Haines & Lye, 1983; Perreta & Vegetti, 2002; Vegetti, 2003).

Entre las inflorescencias estudiadas, otra fuente importante de variación dentro de la PZ es el tipo de ramificaciones que pueden presentarse. Como la mayoría de los paracladios (cortos o ramificados) surgen del desarrollo de yemas ubicadas en la axila de brácteas, el patrón de ramificación en las UIFs es principalmente del tipo conocido como “normal” (Meert & Goetghebeur, 1979). Cada paracladio normal cuenta característicamente con un profilo como primera hoja, el cual puede ser: a) estéril, como en la mayoría de las Ciperáceas; o b) contener una estructura axilar. Como se ha mencionado anteriormente, sólo en el género *Bulbostylis* los perfiles suelen contener estructuras reconocibles en sus axilas. Estas estructuras perfilares, que pueden ser yemas o paracladios más o menos complejizados, como es de esperar por su condición de “laterales” llevan a su vez un profilo, dentro del cual puede o no generarse una nueva estructura profilar (yema o rama), repitiendo el patrón de ramificación. Este tipo de ramificación, denominado “profilar” (Meert & Goetghebeur, 1979), que suele incrementar la densidad de las inflorescencias (Vegetti & Tivano, 1991), ya ha sido observado en otras especies de la familia (Haines, 1966; Haines & Lye, 1972; Meert & Goetghebeur, 1979; Guaglianone, 2001; Kukkonen, 1986; Mora-Osejo, 1987a; Bruhl, 1995; Vegetti & Tivano, 1991; Vegetti, 1992; 1994; Goetghebeur, 1998; Vegetti & Guaglianone, 2005; Guarise & Vegetti, 2007; Ahumada & Vegetti, 2009), como así también dentro de *Bulbostylis* (Guaglianone, 1970). A partir de las observaciones

realizadas en esta tesis, se advierte que el patrón profilar que caracteriza a las especies de *Bulbostylis* corresponde al modelo más comúnmente observado dentro de Cyperaceae (Meert & Goetghebeur, 1979), donde todas las ramas profilares se disponen más o menos en el mismo plano, y alineadas tanto con la región central del profilo, como con el nervio medio de la bráctea del eje normal en que se desarrollan. Dentro de la familia, diferentes especies pueden contener en sus UIFs, producciones profilares en posiciones definidas, y conllevar por tanto implicancias taxonómicas (Guarise & Vegetti, 2007); en las especies de *Bulbostylis* aquí estudiadas la distribución de las estructuras profilares no respeta zonas específicas dentro de la UIF, lo cual impide el establecimiento de diferencias y similitudes en función de dicha característica. Ramificaciones accesorias producidas por el desarrollo de yemas múltiples pueden presentarse dentro de la familia (Mora-Osejo, 1960; Alves et al., 2000; Guarise & Vegetti, 2005; 2007), pero no han sido mencionadas hasta ahora para *Abildgaardieae*; no obstante, aunque en este estudio se pudieron reconocer ramas accesorias en *B. hirtella* y en *F. complanata*, su tan esporádica aparición hace pensar a este tipo de ramificación más bien como resultado de un fenómeno teratológico, que como un patrón de ramificación característico de ambas especies.

Tanto bráctea como profilo facilitan el reconocimiento de una nueva ramificación dentro de la inflorescencia (Kukkonen, 1984; Alves, 2000), por lo que resultan de gran valor para la correcta interpretación del sistema de ramificación de la misma (Haines, 1966; Vegetti & Tivano, 1991). En Cyperaceae, cada paracladio cuenta con un único profilo en posición adaxial (Blaser, 1944; Kukkonen, 1994), a diferencia de lo observado en los ejes florales dentro de las florescencias, donde estas estructuras no se desarrollan (Haines, 1966; Heinzen & Vegetti, 1994). El profilo comúnmente presenta dos haces vasculares principales, y en las especies estudiadas puede ser tubular,

glumáceo, o intermedio entre ambas formas; generalmente perfiles tubulares se presentan en posición proximal y en dirección distal van cambiando gradualmente su aspecto hasta hacerse glumiforme, de manera similar a lo observado dentro de la familia (Blaser, 1944; Alves, 2000; Alves et al., 2000). En inflorescencias fuertemente congestas generalmente son rudimentarios, como suele ocurrir en otras Ciperáceas (Haines, 1966; Alves, 2000), aunque excepcionalmente UIFs capitadas con perfiles tubulosos se observan en *B. consanguinea*, al igual que en algunas especies de *Cyperus* L. sec. *Luzuloidei* (Guarise & Vegetti, 2007), y de *Rhynchospora* Vahl (Haines, 1966). La forma del perfil ha sido utilizada por algunos autores (Guaglianone, 1970; Vegetti 1992; 1994) para denominar diferencialmente a los paracladios desarrollados desde la axila de dichas hojas; de esta manera, se han utilizado los términos “intraprofilar” y “profilar” haciendo referencia a paracladios que surgen dentro de un perfil tubular o glumáceo respectivamente. En esta tesis se utiliza únicamente el término “profilar” para hablar tanto de paracladios contenidos dentro de perfiles glumáceos como tubulares, como proponen Guarise & Vegetti (2007); esto es debido a la dudosa utilidad que genera esta distinción, pero principalmente a causa de la existencia de gradaciones en las formas del perfil, lo cual genera muchas veces ambigüedades al intentar utilizar uno u otro término. El cambio progresivo tanto de la forma de los perfiles como de las brácteas, ocurre de la mano de la disminución en longitud de ambas estructuras, hacia el ápice de la inflorescencia y hacia la porción distal de cada paracladio; este fenómeno de gradación acrópeta de estructuras viene acompañado comúnmente de una reducción en el orden de ramificación, y en el número y longitud de los paracladios, lo cual es un suceso ampliamente difundido dentro de la familia (Haines 1966; Kukkonen, 1984; 1986; Vegetti & Tivano, 1991; Vegetti, 1992; 1994; 2003; Heinzen & Vegetti, 1994;

Browning & Gordon-Gray, 1999; Guarise & Vegetti, 2007; Ahumada & Vegetti, 2009; Lucero & Vegetti, 2012).

La cantidad de paracladios y la longitud relativa de los entrenudos, tanto de éstos como del eje principal, pueden alterar notablemente el aspecto de una inflorescencia, aunque no su estructura (Rua, 1999). Entre las especies estudiadas cuyas UIFs cuentan con más de una espiguilla, éstas pueden disponerse en arreglos básicamente variables en la elongación o no de los epipodios de los paracladios de diferente orden; el grado de crecimiento intercalar de los entrenudos del eje principal carece de incumbencia en el caso de estas especies, ya que dichos entrenudos siempre están contraídos. Para calificar según su forma a las UIFs pluriespigadas reconocidas en este estudio, se emplean aquí los términos “antelodio”, “fascículo”, “capitada”, y “antelodio de fascículos”, en función de la elongación diferencial de los epipodios, pero teniendo en cuenta también la “impresión” que confiere la presencia de mayor o menor número de paracladios en la UIF. Sólo una distinción clara, basada en la elongación o no de epipodios puede establecerse entre las UIFs capitadas y las anteliformes (tanto simples, compuestas, decompuestas y supradecompuestas); mientras que la separación entre las categorías “capitada” y “fascículo” por un lado, y “antelodio” y “antelodio de fascículos” por otro, resulta al menos dudosa. Los términos “capitada” y “fascículo” difieren únicamente en el número de espiguillas totales de la UIF; mientras que las denominaciones “antelodio” y “antelodio de fascículos”, en el número de espiguillas ubicadas sobre paracladios de primer orden (o de segundo) con epipodio extendido. Por esta razón, calificar a una inflorescencia como capitada o fasciculada sólo resulta claro cuando consideramos los “extremos” del espectro de variación, lo cual no siempre es lo que ocurre. La distinción entre “antelodio” y “antelodio de fascículos” por otro lado, resulta un tanto ficticia ya que un “antelodio de fascículos” es en definitiva un antelodio, que puede ser compuesto

o decompuesto. De esta manera, tal vez resulte más adecuado hablar únicamente de “antelodios” (ya sea simples, compuestos, decompuestos o supradecompuestos), y de inflorescencias “capitadas”. Si bien esta distinción de las inflorescencias por su aspecto general no resulta “tipológica”, el hecho de relacionarse con la elongación o no de los paraclados le confiere cierto sentido como carácter taxonómico en función de la base genética que gobierna este fenómeno, aunque sean sólo unos pocos genes los que estén involucrados (Douglas et al., 2002).

Considerando la mirada descriptiva que Troll realiza sobre un amplio espectro de inflorescencias, plasmado en detalle en su trabajo de 1964, las inflorescencias uniespigadas podrían incluirse dentro de lo que él llama “inflorescencias simples”, debido a que constituyen sistemas racimosos cuyos ejes laterales llevan flores solitarias; mientras que las formas pluriespigadas arriba descritas, se ajustarían a la denominación de “inflorescencias complejas”, en función de que representan sistemas de ramificación más complicados, cuyos ejes laterales en lugar de flores solitarias llevan a su vez inflorescencias simples (= inflorescencias parciales), que en *Abildgaardieae* (y en toda ciperácea) son espiguillas. Estas inflorescencias complejas aquí observadas, representarían para Troll (1964) “antelodios” y “cefalodios”, debido a que constituyen formas especiales de panícula, en las cuales no existe flor terminal, y en las cuales se ha perdido la forma “piramidal” de estas últimas, a causa de la no elongación del eje principal y de las ramas en el caso de los cefalodios, y la no elongación del eje principal, y el alargamiento pronunciado de las ramas proximales en los antelodios, las cuales terminan sobrepasando el ápice de la inflorescencia. No obstante, el realizar un estudio comparativo de las UIFs nos permite establecer “conexiones” entre las supuestas formas “simples” y las “compuestas”, pensando a las primeras como formas empobrecidas de las segundas; las variaciones en el grado de desarrollo de las

inflorescencias dentro de una misma especie, y entre especies cercanas, nos da idea de lo plástico de este carácter, el cual puede haberse fijado como forma empobrecida en algunas especies. De esta manera, considerar lo que acontece en especies estrechamente emparentadas es siempre importante para un correcto entendimiento evolutivo (Endress, 2010; Troll 1964, Weberling 1989)

Otro aspecto que tampoco atañe a la estructura de las inflorescencias, pero que podría resultar de valor taxonómico considerando su comportamiento en algunos grupos de Cyperaceae (ej. Vegetti, 1992; 1994), es la posición de las inflorescencias en relación al escapo; no obstante, en las especies estudiadas este carácter resulta muy variable, incluso en una misma planta, y por lo tanto quizá de escasa utilidad.

Ahora bien, respecto a los filomas basales de las espiguillas cabría preguntarnos si son glumas o brácteas. Existe mucha controversia sobre la naturaleza de estas hojitas. Dentro de la familia, estructuras de similares características han sido registradas, encontrándose vacías, o portando yemas, ramas, o flores como producción axilar, y siendo tratadas algunas veces como glumas y otras como brácteas (Kukkonen, 1984; 1986; Browning & Gordon Gray, 1999). Para *Abildgaardieae*, algunos autores han hecho referencia a la presencia de “glumas estériles” en la base de las espiguillas de especies de *Abildgaardia* (Haines & Lye, 1983; Kral & Strong, 1999), *Bulbostylis* (Barros, 1947; Kral & Strong, 1999; López, 2006), *Fimbristylis* (Barros, 1947; Haines & Lye, 1983), y *Nelmesia* Van der Veken (Goetghebeur, 1998), las cuales son generalmente descritas como siendo diferentes en tamaño y forma de las glumas fértiles superiores (Barros, 1947; Kral & Strong, 1999). En esta tesis se considera que dichas estructuras representan simplemente diferentes estados de transición hacia la floración; lo cual es coherente con la secuencia de aparición de éstas bajo una misma espiguilla; desde la más proximal a la más distal siempre se suceden: 1) filomas con

espiguillas vestigiales (=paracladios cortos reducidos), seguidos de filomas con yemas y/o filomas estériles; 2) filomas con yemas seguidos de filomas estériles; o 3) sólo filomas estériles; dicho orden es constante y parecería estar indicando el cambio gradual en el meristema en función de la mayor cercanía a la floración. Si quisiéramos establecer “nombres propios” para dichas estructuras, podríamos hablar de “brácteas” cuando llevan paracladios reducidos o yemas protegidas por profilos, mientras que deberíamos evitar asignar cualquier denominación a aquellos filomas estériles en los cuales no podemos saber si de desarrollar estructuras axilares, generarían ramas o flores. No obstante, en algunas especies en las cuales se han observado formas empobrecidas de las inflorescencias típicas, la presencia de filomas estériles, pueden en ocasiones homologarse a brácteas, sobre todo uno o más de los proximales, si se compara con las formas más enriquecidas, en las cuales filomas de igual posición y morfología pueden llevar ramas o yemas (ej. el filoma basal de *A. ovata*).

Esta diversidad de inflorescencias observada en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* puede ser explicada mediante el reconocimiento de ciertos procesos que se supone han operado a través de la historia de estos géneros. Dichos procesos representan relaciones hipotéticas entre los distintos modelos de inflorescencias reconocidos, y nos ayudan a elaborar hipótesis acerca de cómo podría haber actuado la evolución (por ejemplo cuales formas podrían ser intermedias, que características debería adoptar alguna forma dada para convertirse en otra, etc.), lo cual no implica necesariamente establecer la dirección del cambio evolutivo. Los siguientes procesos, algunos de los cuales ya han sido identificados para las sinflorescencias de Cyperaceae por Guarise & Vegetti (2008), pueden reconocerse entre las UIFs de las especies estudiadas:

- 1- desarrollo (o inhibición del desarrollo) de paracladios bajo la HF;

- 2- incremento (o reducción) del número de Pc;
- 3- homogeneización (o su opuesto) de Pc;
- 4- incremento (o disminución) del grado de ramificación;
- 5- incremento (o reducción) de la longitud de los epipodios de los Pc;
- 6- desarrollo (o inhibición del desarrollo) de estructuras filiformes;
- 7- posicionamiento vertical (o no) del Pc primario proximal y su bráctea, de manera que éste adopta la dirección del escapo;
- 8- posicionamiento vertical (o torción) de la HF.

Los procesos mencionados podrían haber actuado independientemente o combinados entre y dentro de *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, pero para ser capaces de “determinar” cómo y en qué dirección éstos han operado en la historia de este grupo de plantas, es necesario además del conocimiento tipológico de las inflorescencias, contar con una filogenia robusta que incluya a las especies bajo estudio. Según Guarise & Vegetti (2008) el paniculodio parece ser la estructura básica desde la cual todas las otras formas de UIFs derivan en la familia, y la principal tendencia evolutiva de las sinflorescencias entre y dentro de las tribus parece ser reductiva; no obstante, estos autores mencionan que la posibilidad de ocurrencia de procesos de amplificación dentro o entre grupos taxonómicos no debe ser rechazada.

A modo de conclusión, de todas las características de inflorescencias aquí analizadas, el patrón de ramificación de las mismas parece representar el principal carácter con potencial valor taxonómico y filogenético a nivel de género; producciones filiformes se desarrollan exclusivamente dentro de *Bulbostylis*, como observara también Guaglianone (1970), por lo que dicha característica probablemente constituya una sinapomorfía del género. La ausencia de producciones filiformes en algunas pocas especies de *Bulbostylis*, podría tal vez resultar una reversión. La presencia o ausencia de

tales estructuras profilares, como también el grado de complejidad que adquieren, deberían ser cuidadosamente evaluadas en un mayor número de especies de *Bulbostylis*, debido a que las mismas pueden representar una nueva herramienta para establecer límites infragenéricos. El resto de las características de inflorescencia aquí estudiadas, no resultan adecuadas para establecer límites precisos entre *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis*, no obstante su valor en el establecimiento de límites infragenéricos debería ser evaluado. Entre las consideraciones que podrían realizarse en base a estos caracteres, cabe destacar respecto a la estructura de las UIFs el alto grado de reducción de las mismas en *Abildgaardia*, las cuales suelen carecer de PZ, o presentarla formada sólo por unos pocos paraclados homogeneizados; la presencia constante de PZ parcial o completamente homogeneizada en *Fimbristylis*; y la mayor variación estructural observada en *Bulbostylis*, donde pueden encontrarse tanto UIFs sin PZ, como UIFs con PZ reducida, con PZ desarrollada, y dentro de este último tipo, con PZ homogeneizada (completa o distalmente), o no homogeneizada. Respecto a la forma de las inflorescencias, los modelos anteliformes se encuentran difundidos en los tres géneros, inflorescencias uniespiguadas son observadas sólo en *Abildgaardia* y *Bulbostylis*, aunque han sido mencionadas por otros autores dentro de *Fimbristylis* (Haines & Lye, 1983), mientras que inflorescencias capitadas se cuentan sólo para *Bulbostylis*, pero inflorescencias con esta forma también han sido registradas en otras especies de *Fimbristylis* y *Abildgaardia* (Kral, 1971; Kern, 1974). Si bien estos datos no establecen diferencias destacables entre los géneros estudiados, una tendencia a presentar UIFs más especializadas parece vislumbrarse para *Bulbostylis* (sumado a lo ya mencionado acerca de su exclusividad para el desarrollo de producciones profilares). Si esto fuera así, la morfología de las inflorescencias resultaría coherente con datos obtenidos en análisis filogenéticos moleculares que incluyen especies de estos tres géneros (Ghamkhar et al.,

2007; Muasya et al. 1998; 2009), donde se observa una más cercana relación entre *Abildgaardia* y *Fimbristylis*; como así también con estudios morfológicos en los cuales *Abildgaardia* es tratada como sección de *Fimbristylis* (Clarke, 1900-1; 1902; Osten, 1931; Barros, 1947; Kern, 1974). Si bien tanto dentro de *Bulbostylis*, como de *Fimbristylis*, algunas especies han sido consideradas cercanamente relacionadas debido a la dificultad para distinguir entre ellas [ej. *F. autumnalis* y *F. complanata* (Kral, 1971); *F. spadicea* y *F. dichotoma* (Kral, 1971; López com. per.); *B. sp2* y *B. sp3* (López com. per.), entre otras], los datos de inflorescencias aquí registrados no resultan concluyentes para demostrar efectivamente mayor cercanía entre las mismas.

Por lo hasta aquí expuesto, las inflorescencias al estado maduro en *Abildgaardia*, *Bulbostylis* y *Fimbristylis* mostraron ser bastante homogéneas en estructura, con pocas variaciones entre sí. El empleo de la metodología tipológica para el análisis de las inflorescencias de estos géneros, nos permitió comprender que inflorescencias en apariencia diferentes pueden presentar muchas más cosas en común de lo que a simple vista se supone; mientras que inflorescencias aparentemente similares pueden presentar características diferenciales en su sistema de ramificación. Así por ejemplo, una visión superficial puede conducirnos a considerar inflorescencias con PZ bien desarrollada, como estructuras muy diferentes de aquellas con PZ reducida; no obstante, un estudio detallado nos revela la presencia de brácteas portando yemas protegidas por un perfil, lo que sugiere que la única diferencia entre ambos tipos de UIFs, consiste básicamente en la capacidad de activación o no de dichas yemas. En contraposición, un análisis profundo del sistema de ramificación de inflorescencias anteliformes en *Fimbristylis* vs. *Bulbostylis*, nos permite concluir que no siempre estas formas son equivalentes, debido a que como se ha visto, pueden presentar diferencias en sus patrones de ramificación.

El siguiente paso sería probar si las hipótesis de homología aquí obtenidas, constituyen o no verdaderas homologías (=homologías secundarias; Lanteri & Cigliano, 2006), e hipotetizar acerca de cuáles modelos de inflorescencias son ancestrales y cuáles derivados. Un estudio cladístico en base a éstos y a otros caracteres morfológicos, se realiza en el Capítulo 4, con estos fines. No obstante, antes de esto, en el Capítulo 2 se analiza el desarrollo de estas inflorescencias, para dilucidar si la estructura semejante que presentan a la madurez, es resultado del accionar de similares patrones de desarrollo, o si son adquiridas a través de caminos ontogenéticos diferentes.

Antes de cerrar, quisiera mencionar que si bien los trabajos de Troll han sido y siguen siendo considerados muy valiosos para la sistemática y la morfología comparada de las inflorescencias, actualmente la distinción entre los dos tipos básicos, monotélico y politélico, comienza a ser subestimada; esto es debido a que la presencia o no de flor terminal es poco relevante, porque su control genético es sencillo y fácil de revertir. La tendencia actual es considerar la evolución de la diversidad de inflorescencias a partir del análisis de tres parámetros: 1) los patrones de ramificación; 2) la elongación diferencial de los ejes de distinto orden; y 3) la repetición de patrones de ramificación, para producir formas compuestas (dobles, triples, etc.); de estos tres aspectos, los patrones de ramificación, dentro de los cuales encontramos a los “tipos” racimosos y “cimosos”, resultan ser los más estables y de especial interés sistemático (Endress, 2010). En relación a esto, estudios recientes en genética del desarrollo de especies modelo, muestran que los cambios en las inflorescencias están relacionados principalmente al número de flores, al número de florescencias parciales, y a la relativa longitud de los entrenudos, resultando el patrón básico de ramificación generalmente inalterado. Endress (2010) menciona que como una regla, las inflorescencias son en comienzo racimosas, y luego pueden ramificarse respondiendo o no a este mismo

control genético, pero que lo opuesto no parece ocurrir¹. Tomado desde esta perspectiva, en las especies de *Bulbostylis* con ramificación profilar, podría considerarse que ha ocurrido en parte la activación del “paquete” de genes para producir ramificaciones cimosas.

¹ Una idea similar, aunque en otras palabras, transmite Troll (1964) al decir que: ...“no debe existir un tipo “cimoso” de inflorescencias, aunque si haya ramificaciones cimosas dentro de las mismas...”, y al agregar seguidamente que...“la inflorescencia es en su esquema fundamental de estructura monopodial...”