

## MORFOLOGÍA DE LA INFLORESCENCIA DE *DIGITARIA SANGUINALIS* (POACEAE)

JULIÁN CÁMARA HERNÁNDEZ <sup>1</sup>

**Summary:** Morphology of the inflorescence of *Digitaria sanguinalis* (Poaceae). Within the inflorescence of *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. there are, in addition to short paracladia having two spikelets, other having three, four or five spikelets which represent a variation to the bispiculate structure which has been considered of important systematic value for this species. The variation within a unique inflorescence gave the possibility for a comparative study of different short paracladia to postulate their origin and evolution, as well as those of the inflorescence which has been related to the inflorescence of other Poaceae.

**Key words:** morphology, inflorescence, Poaceae, inflorescence evolution.

**Resumen:** En la inflorescencia de *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. existen, además de los paracladios cortos de dos espiguillas, otros con tres, cuatro o cinco espiguillas que representan una variación de aquella estructura que ha sido considerada como de importante valor sistemático para la especie. La existencia de esa variación en una misma inflorescencia ha posibilitado el estudio comparativo de los diferentes paracladios cortos y ha permitido postular su origen y evolución así como el de la misma inflorescencia y su relación con la de otras Poáceas.

**Palabras clave:** morfología, inflorescencia, Poaceae, evolución de inflorescencia.

### INTRODUCCIÓN

El género *Digitaria* Haller comprende alrededor de 230 especies que están distribuidas, en su mayoría, en regiones tropicales y subtropicales, con algunas pocas en regiones templadas de ambos hemisferios (Clayton & Reinhoize, 1986; Rúgolo de Agrasar, 1974, 1994). Sus inflorescencias están formadas por racimos espiciformes dispuestos en verticilos o en forma alterna a lo largo de un eje principal. Esos racimos espiciformes poseen espiguillas apareadas, en tríades o en tétradas y, a veces, solitarias, cuya gluma inferior, generalmente reducida, se ha señalado que es externa con respecto al raquis del racimo.

Los atributos mencionados, si bien se utilizan para realizar el tratamiento sistemático del género *Digitaria*, no son suficientes para determinar la tipología de la inflorescencia y la homología de sus estructuras con las de otros géneros de Poaceae ya estudiados.

Por ello, se ha realizado el estudio de las estructuras reproductivas de *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., especie cosmopolita muy común en terrenos

modificados. Si bien esta especie constituye una pequeña parte de las numerosas que integran el género, este estudio puede servir como un antecedente del análisis de aquéllas y al de la variabilidad de la inflorescencia dentro del género y su relación con el de otras Poáceas. Cabe destacar que ya existe un trabajo morfológico relativo a la inflorescencia de otra especie, *Digitaria phaeotrix*, realizado por Rua & Boccaloni (1996).

### MATERIALES Y MÉTODO

Fueron analizadas inflorescencias de los siguientes ejemplares pertenecientes al Herbario Gaspar Xuárez (BAA) de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires:

ARGENTINA. *Prov. Buenos Aires: Pdo. de Tigre*, Tigre, 14-IV-50, C. E. Calderón 1680; *Pdo. Las Flores*, El Toro, Rosas, 6-XII-26, J. B. Daguerre 357; *Pdo. Caseros*, Daireaux, 17-I-60, E. Nicora 6842; *Pdo. Balcarce*, Balcarce, 27-I-60, E. Nicora 6922; *Pdo. Pergamino*, Peña, III-15, L. R. Parodi 577; *Pdo. Gral. Lamadrid*, Colina, 10-IV-10, O. S. Haare, L. R. Parodi 1596; *Pdo. N. L. Alem*, Alberdi, II-16, G. Bordelois, L. R. Parodi 3992; *Capital Federal, Palermo*, 10-XII-25, Burkart 268; *Capital Federal*, 20-I-51, C. E. Calderón 1680; *Capital Fe-*

<sup>1</sup>Departamento de Recursos Naturales y Ambiente, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Avda. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina.  
e-mail: jcamara@mail.retina.ar

deral, Fac. Agron. y Veterin., L. Hauman (BAA 6200); *Capital Federal*, Fac. Agron. y Veterin., 24-IV-65, L. R. Parodi (BAA 4676); *Capital Federal*, Fac. Agron. y Veterin., 22-IV-65, Z. Rúgolo (BAA 4677); *Prov. Chaco: Depto. San Fernando*, Fontana, mayo, T. Meyer 107; *Prov. Córdoba: Depto. San Javier*, Dolores, 12-1-38, E. Nicora 1722; *Prov. Corrientes: Depto. San Roque*, 7-II-63, E. Cano y J. Cámara Hernández 915; *Prov. Entre Ríos: Depto. Uruguay*, Concepción del Uruguay, 26-XII-41, E. Nicora 3020; *Prov. Formosa: Depto. Patiño*, Las Lomitas, 25-I-28, L. R. Parodi 8398; *Depto. Pilagás*, Punta Porá (Tres Lagunas), XII-40, T. Rojas 8961; *Prov. La Pampa: Depto. Loventué*, Telén, 16-III-38, A. L. Cabrera 4374; *Depto. Capital*, Anguil, II-60, J. Legaspi (BAA 2197); *Prov. Mendoza: Depto. Rivadavia*, Rivadavia, I-41, O. Boelcke 54; *Depto. Tunuyán*, Tunuyán, 8-IV-37, L. R. Parodi 12786; *Depto. La Paz*, La Paz, 29-II-44, A. Ruiz Leal 8896; *Prov. Río Negro: Depto. Avellaneda*, Choel-Choel, 7-IV-28, E. C. Clos 3586; *Depto. Gral. Roca*, Allen, III-39, A. T. Hunziker (BAA 5353); *Prov. Salta: Depto. Guachipas*, Pampa Grande, 27-IV-42, A. T. Hunziker 1731; Orán, 31-I-45, A. Krapovickas 1589; *Prov. Santa Fe: Depto. Rosario*, Rosario, 3-IV-72, Lewis-Collantes 37; Rosario, 27-III-36, A. Ragonese 315.

Además, se examinaron las inflorescencias de plantas cultivadas en el Jardín Botánico "Lucien Hauman" de la misma Facultad. Las observaciones en el laboratorio se realizaron con microscopio esteoscópico Wild M5 y los dibujos de las inflorescencias se hicieron mediante cámara clara incorporada al mismo.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la inflorescencia de *Digitaria sanguinalis* puede reconocerse la zona paracladial determinada para otras Poáceas (Cámara Hernández & Rua, 1992) que está integrada por paracladios largos (LPc) proximales distribuidos en verticilos o solitarios en nudos próximos entre sí del eje principal y por paracladios cortos (KPc) distales en ese mismo eje (Fig. 1 A). Esos paracladios largos son bastante erectos a la madurez de la inflorescencia, de modo que generalmente "ocultan" entre sí a la porción distal del eje principal de la inflorescencia que es portadora de los paracladios cortos de la misma zona paracladial. Pero, no siempre esta subzona de

paracladios cortos (sKPc) está completamente desarrollada. A veces, su desarrollo es limitado (Fig. 1 B-C) a sólo una parte portadora de pocos paracladios cortos. En algunas inflorescencias es tan reducido que sólo posee una estructura foliiforme (Fig. 1 D-E, 2 B) que por su posición y estructura, corresponde a la prolongación, por sobre el nudo distal, de la cresta dorsal del raquis principal de la inflorescencia.

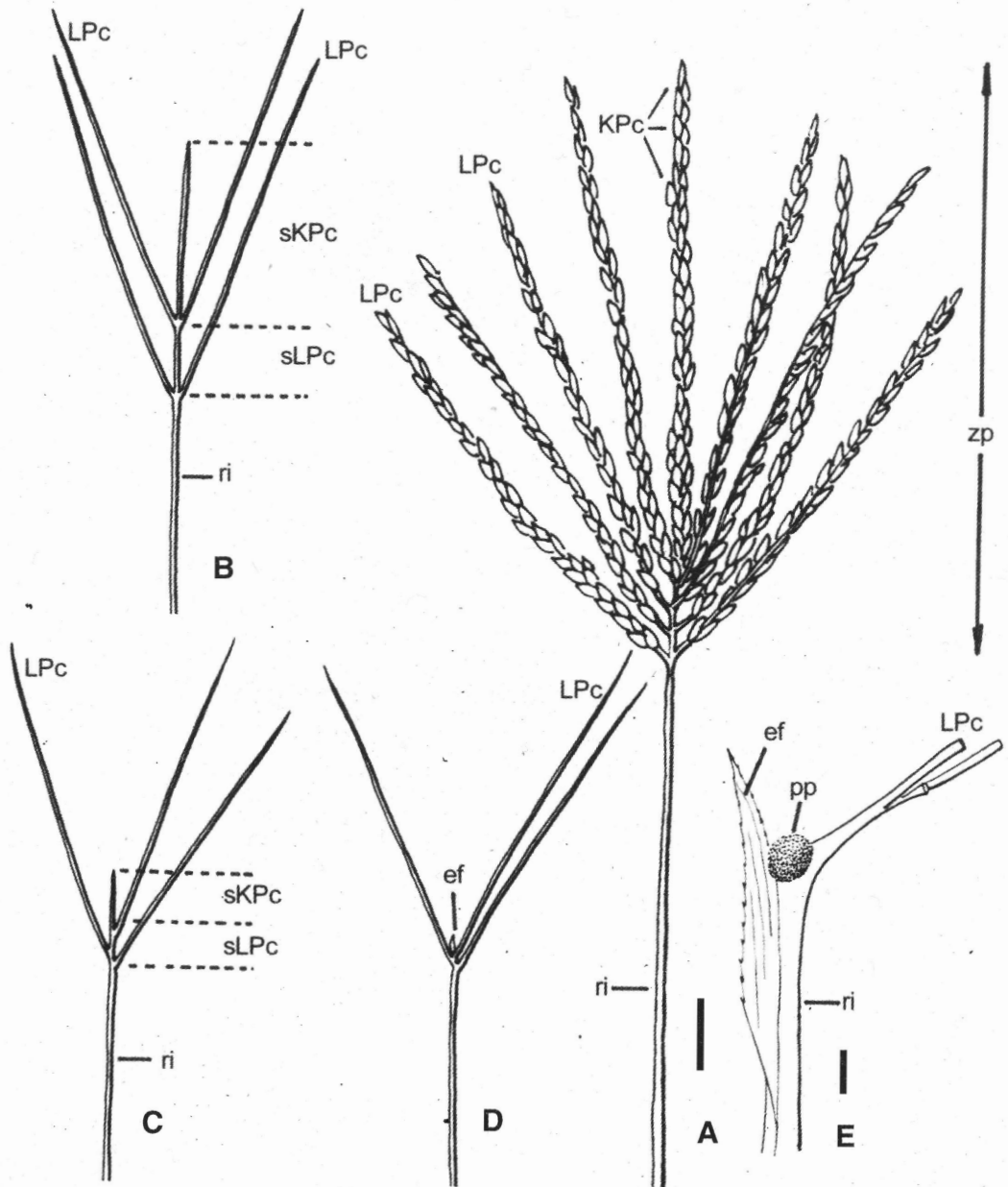
En la axila que forma cada paracladio largo con el raquis de la inflorescencia existe una protuberancia pulviniforme (Fig. 2 A-B). Esta estructura, cuya función sería la de separar a los paracladios largos del eje principal de la inflorescencia en el período de la antesis, permite determinar cada uno de los paracladios largos y diferenciar la subzona de paracladios cortos que, cuando tiene un desarrollo normal, se confunde con esos paracladios largos.

Cuando la subzona de paracladios cortos falta por completo, existe una protuberancia pulviniforme en la posición terminal del raquis principal de la inflorescencia (Fig. 2 C). Esta corresponde al paracladio largo distal que, por su conformación y ubicación, podría confundirse con la subzona de paracladios cortos del raquis.

Como ha sido descrito para el género *Digitaria*, el raquis y sus ramificaciones son subtrígonos y presentan dos crestas laterales y otra central. Esta cresta central es dorsal con relación al eje madre en el que se inserta el eje que la porta. Esta estructura dorsiventral es similar a la descrita para otras Poáceas (Cámara Hernández & Bellón, 1992). En correspondencia con esa dorsiventralidad, en *Digitaria sanguinalis* también se encuentran las espiguillas binadas o apareadas que constituyen los paracladios cortos (Fig. 2 D).

De esas espiguillas, una es pedicelada y la otra subsésil conformando los típicos pares analizados en *Zea diploperennis* por Cámara Hernández & Gambino (1990) en los que el eje más largo es la ramificación primaria ( $A_1$ ) del raquis principal ( $A_0$ ) y el eje más corto es la ramificación profilar ( $A_2$ ) de aquél ( $A_1$ ). Ambas ramificaciones en los sucesivos nudos determinan la disposición de los pares de espiguillas hacia el lado convexo o dorsal del raquis con la ubicación aproximada de las espiguillas pediceladas en relación con las crestas laterales y de las espiguillas subsésiles por sobre la cresta dorsal (Fig. 2 E).

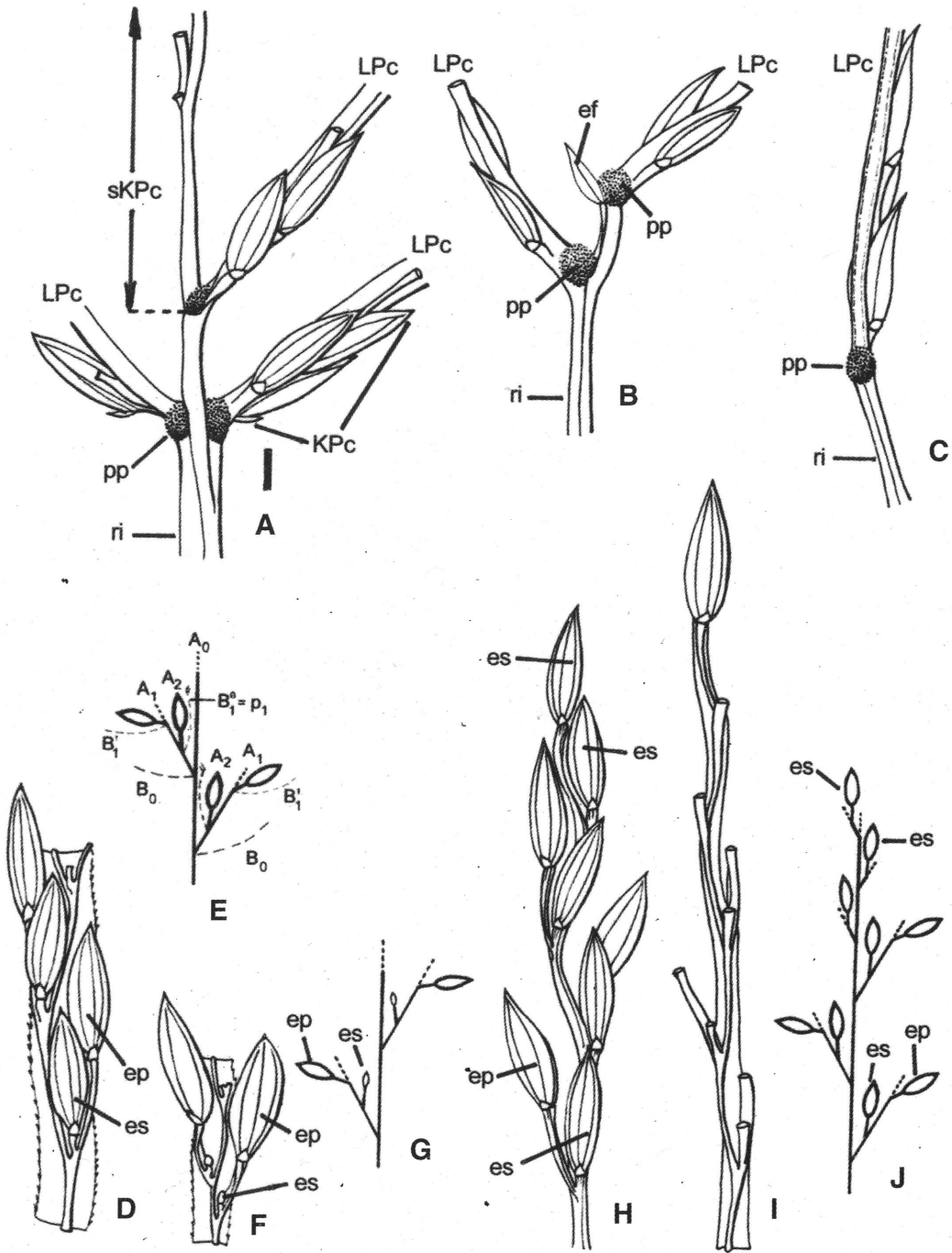
Pero la existencia de espiguillas binadas o apareadas no es constante en *Digitaria sanguinalis*. Tanto en las ramificaciones del raquis de la



**Fig. 1.** A: inflorescencia de *Digitaria sanguinalis*; B y C: diagrama de la inflorescencia con la subzona de KPc reducida; D y E: extremo distal del raquis principal de la inflorescencia con estructura foliiforme que corresponde a la prolongación de su cresta dorsal. LPc: paracladio largo; KPc: paracladio corto; zp: zona paracladial; sKPc: subzona de paracladios cortos; sLPc: subzona de paracladios largos; ef: estructura foliiforme; ri: raquis principal de la inflorescencia; pp: protuberancia pulviniforme. La escala de A indica 1 cm y la de E indica 1 mm.

inflorescencia o paracladios largos como en la porción distal de ese raquis o subzona de paracladios cortos existen espiguillas solitarias, ternadas, de a cuatro o de a cinco en cada nudo, es decir, poseen paracladios cortos con una, tres, cuatro o cinco espiguillas, además de los paracladios cortos con dos espiguillas.

Con respecto a los paracladios cortos con una espiguilla, existen dos tipos en los que desarrollan estructuras diferentes. Esta deducción se hace sobre la base de la comparación de esos paracladios cortos que poseen una espiguilla con los paracladios cortos con dos espiguillas que existen sobre un mismo eje, en los que cada espiguilla del par tiene la ubicación



**Fig. 2.** A: porción de una inflorescencia con protuberancia pulviniforme en la axila de cada LPc con el raquis principal de la inflorescencia; B: extremo distal de una inflorescencia con dos LPc y la estructura foliiforme; C: extremo distal de una inflorescencia y un LPc con su protuberancia pulviniforme axilar que indica que se trata de un LPc y no del raquis principal de la inflorescencia; D: espiguillas binadas que constituyen KpC; E: diagrama de los KpC de la Fig. D (explicación en el texto); F: KpC con la espiguilla pedicelada desarrollada y la subsésil con desarrollo incipiente; G: diagrama de F; H: porción distal de un eje con KpC de una espiguilla por aborto de la espiguilla pedicelada (explicación en el texto); I: porción distal de un eje en el que se produjo la caída de las espiguillas (explicación en el texto); J: diagrama de H. A<sub>0</sub>: raquis principal; A<sub>1</sub>: ramificación primaria; A<sub>2</sub>: ramificación secundaria; p<sub>1</sub>: perfil de A<sub>1</sub>; B<sub>1</sub><sup>0</sup>=p<sub>1</sub>; B<sub>1</sub><sup>1</sup>: primera hoja no profilar de A<sub>1</sub>; B<sub>0</sub>: hoja de A<sub>0</sub>; ep: espiguilla pedicelada; es: espiguilla subsésil. El resto de las abreviaturas como en Fig. 1. La escala de A indica 1 mm para A-D, F, H-I.

señalada precedentemente. Esa ubicación nos indica que en la porción proximal del eje en la que existen paracladios cortos con una espiguilla, se produce el desarrollo normal de la espiguilla pedicelada y el aborto de la subsésil, de la que, además, frecuentemente es posible ver una estructura pequeña debida a su desarrollo incipiente (Fig. 2 F-G).

También la observación de la orientación nos indica que en los paracladios cortos con una espiguilla de la porción distal del eje, abortan la espiguilla pedicelada y el eje que la sostiene, y que la espiguilla sésil o subsésil tiene un desarrollo normal (Fig. 2 H).

La porción distal del eje del paracladio largo o del raquis de la inflorescencia, una vez que se produjo la abscisión de las espiguillas (Fig. 2 I) muestra la similitud de los ejes de las espiguillas distales (solitarias) con los de las espiguillas subsésiles de los pares, lo que constituye una prueba de que aquéllas son espiguillas subsésiles solitarias por aborto de la pedicelada del par. Por la misma razón puede postularse que de ellas, la espiguilla que ocupa la posición terminal del eje principal es lateral y que también es una espiguilla subsésil de un par cuya espiguilla pedicelada ha abortado.

Otras estructuras de *Digitaria sanguinalis* que constituyen excepciones a las espiguillas binadas o apareadas, son las espiguillas ternadas que forman paracladios cortos de tres espiguillas. Éstos pueden ser de dos tipos: paracladios cortos diplostaquios o triplostaquios. En los primeros puede inferirse que la espiguilla proximal ( $A_2^0$ ) es profilar (Fig. 3 A-C) porque posee la misma ubicación que la sésil de los pares de espiguillas (de las espiguillas apareadas). Estos paracladios cortos diplostaquios de tres espiguillas poseen una estructura homóloga a la de los existentes en *Coix lacryma-jobi* (Cámara Hernández & Gambino, 1998) en los que la espiguilla proximal es profilar. De acuerdo con lo observado en *Coix lacryma-jobi* y en material de *Zea perennis* x maíz (*Zea mays* ssp. *mays*) (Cámara Hernández et al., 1997) se postula que en ese paracladio corto las espiguillas son laterales, una de ellas ( $A_2^0$ ) sería axilar del perfilo ( $p_1 = B_1^0$ ) del eje  $A_1$  y las otras dos ( $A_2^1$  y  $A_2^2$ ) serían axilares de hojas no profilares proximales ( $B_1^1$  y  $B_1^2$ ) (Fig. 3 B). La gluma inferior de cada una de esas tres espiguillas sería el perfilo de las ramificaciones ( $A_2^0$ ,  $A_2^1$  y  $A_2^2$ ) que integran cada una de esas espiguillas.

El otro tipo de paracladio corto de tres espiguillas corresponde a paracladios triplostaquios (Fig. 3 D-

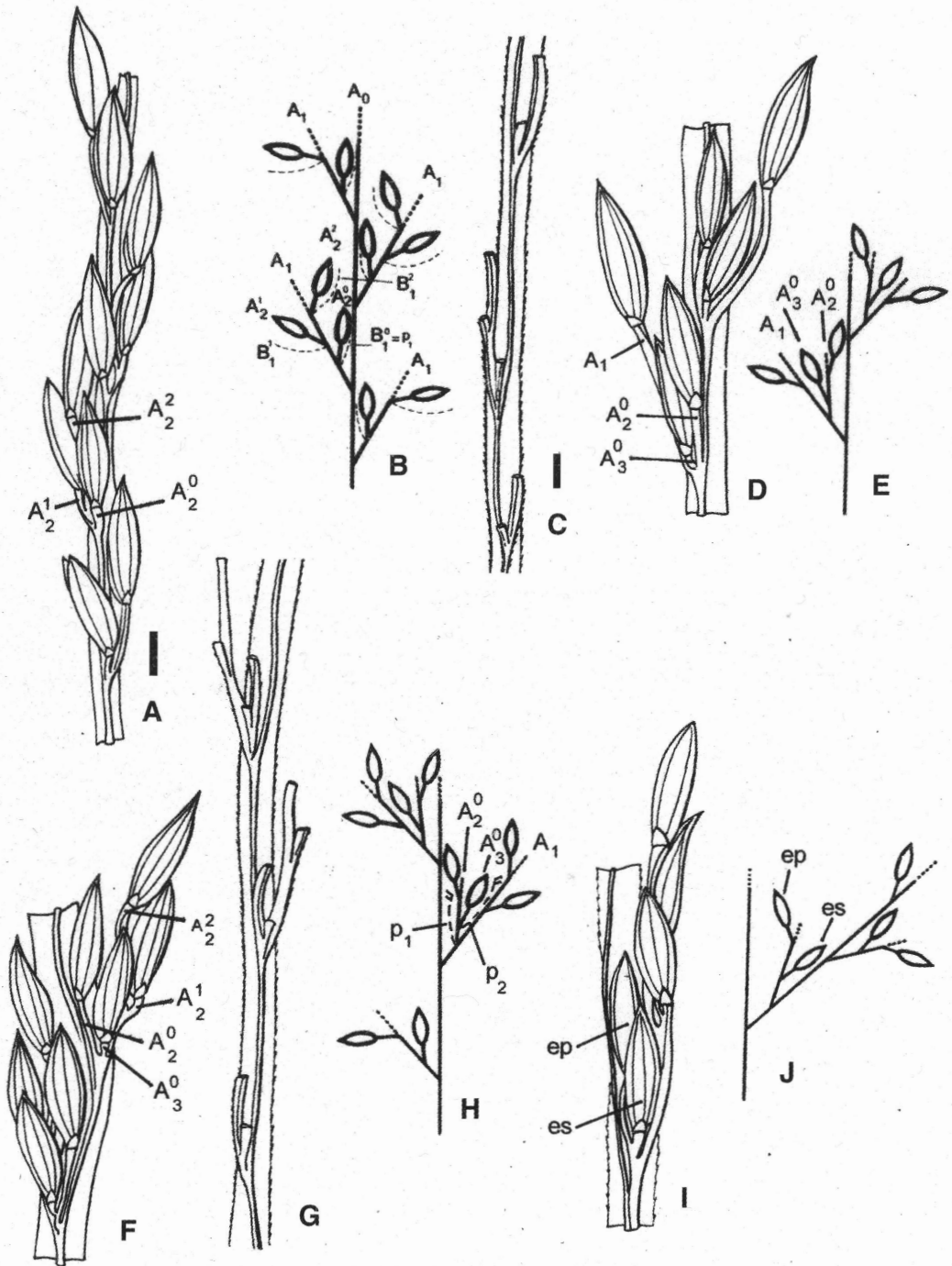
E). En ellos, las dos espiguillas proximales son el producto de dos ramificaciones profilares sucesivas ( $A_2^0$  y  $A_3^0$ ), lo que se puede deducir por la orientación de la espiguilla pedicelada de ese par con relación al eje portador ( $A_2^1$ ) de la espiguilla distal del paracladio corto. A su vez, la espiguilla subsésil ( $A_3^0$ ) del par proximal tiene su inserción sobre el eje ( $A_2^0$ ) de la pedicelada y con una ubicación que indica su origen profilar.

También se han encontrado en *Digitaria sanguinalis* espiguillas agrupadas de a cuatro (Fig. 3 F-G) que constituyen un paracladio corto. Por comparación con paracladios cortos de 2 y 3 espiguillas, se infiere que el par proximal de espiguillas corresponde a dos ramificaciones profilares sucesivas (Fig. 3 H): la primera ramificación ( $A_2^0$ ) es axilar del perfilo  $p_1$  ( $= B_1^0$ ) y la segunda ( $A_3^0$ ) es axilar del perfilo  $p_2$  ( $= B_2^0$ ). Las dos espiguillas distales del paracladio corto de 4 espiguillas son laterales ( $A_2^1$  y  $A_2^2$ ) del eje primario del paracladio corto ( $A_1$ ). El paracladio corto es triplostaquio, es decir, que los cuatro ejes que sostienen las espiguillas no serían de orden sucesivo como ocurre en los paracladios cortos de cuatro espiguillas de *Digitaria phaeotrix* (Rua & Boccioni, 1996).

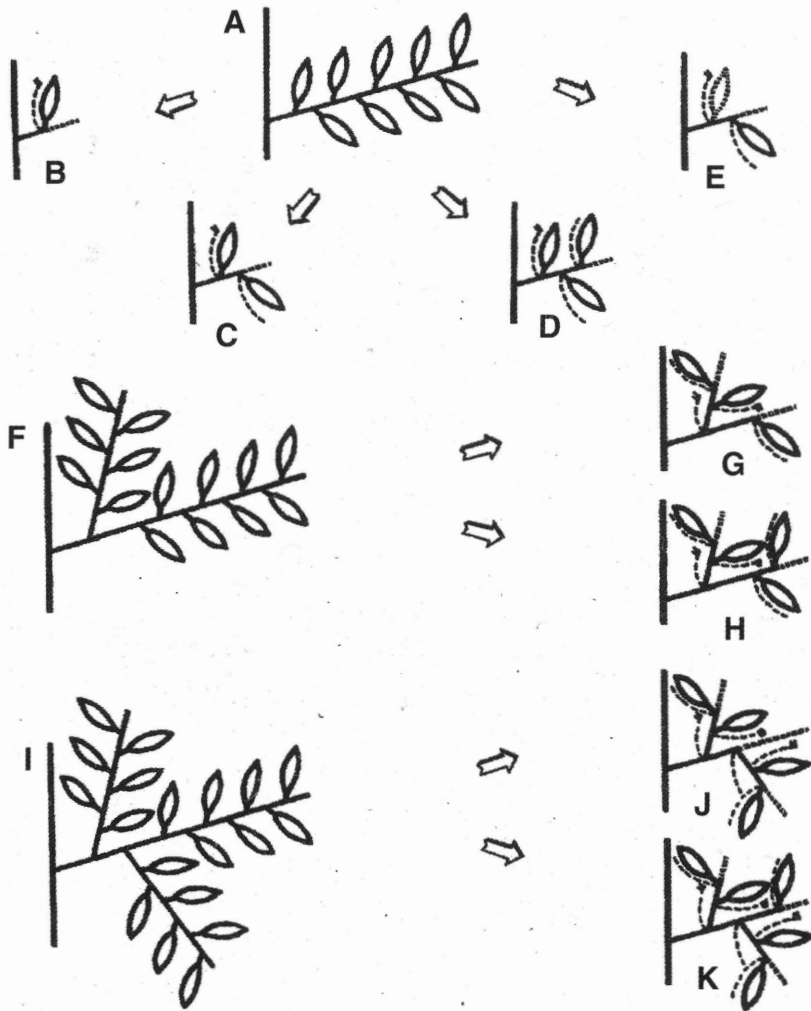
También existen paracladios cortos de cinco espiguillas (Fig. 3 I-J) integrados por dos pares de espiguillas proximales y una espiguilla distal del eje del paracladio.

Los paracladios cortos con más de dos espiguillas generalmente se encuentran en la porción medial (parte central) de algunos de los paracladios largos o de la subzona de paracladios cortos del eje central de la inflorescencia. A partir de esos paracladios cortos de más de dos espiguillas, en sentido basípeto y acrópeto, existe una reducción en el número de espiguillas por paracladio corto, llegando los proximales y los distales a poseer una sola. Este fenómeno ha sido señalado por Rua & Boccioni (1996) para *Digitaria phaeotrix* referido al número de ramificaciones por paracladio corto. No obstante lo señalado por esos autores y lo observado frecuentemente en *Digitaria sanguinalis*, también existen inflorescencias en esta especie que poseen paracladios cortos con mayor número de espiguillas en la porción proximal del eje que lo sostiene.

Como fuera postulado por Cámara Hernández & Gambino (1998) para *Coix lacryma-jobi*, los paracladios cortos diplostaquios de una, dos y de tres espiguillas de *Digitaria sanguinalis* serían de segundo nivel (2nd level) (Weberling et al., 1997).



**Fig. 3.** A: KPC diplostaquios de 3 espiguillas sobre un LPc o el raquis principal de la inflorescencia; B: diagrama de A (explicación en el texto); C: porción de eje en el que se produjo la abscisión de las espiguillas y donde pueden verse los ejes del KPC de 3 espiguillas (centro); D: KPC triplostaquios de 3 espiguillas (explicación en el texto); E: diagrama de D; F: KPC de 4 espiguillas; G: porción de un eje en el que se produjo la abscisión de las espiguillas y donde pueden verse los ejes del KPC de 4 espiguillas; H: diagrama de F (explicación en el texto); I: KPC. de 5 espiguillas; J: diagrama de I.  $A_2^0$ : ramificación secundaria profilar;  $A_2^1$ : ramificación axilar de  $B_1^1$ ;  $A_2^2$ : ramificación axilar de  $B_1^2$ ;  $A_3^0$ : ramificación terciaria axilar del profilo  $p_2$ ;  $p_2$ : profilo de  $A_2^0$ . El resto de las abreviaturas como en Fig. 1 y 2. La escala de A indica 1 mm para A, D, E y H, y la escala de C indica 1 mm para C y G.



**Fig. 4.** Diagramas de: A: paracladio largo diplostaquio homeotético (LPc'); B, C y D: paracladios cortos diplostaquios de una, dos y tres espiguillas, respectivamente, por acortamiento de A; E: paracladio corto de una espiguilla por acortamiento de A y de su espiguilla perfilar; F: paracladio largo triplostaquio (LPc'') con una ramificación larga; G y H: paracladios cortos triplostaquios de 3 y 4 espiguillas, respectivamente, derivados de F por acortamiento del eje principal y de su ramificación; I: paracladio largo triplostaquio (LPc'') con dos ramificaciones largas; J: paracladio corto triplostaquio de 4 espiguillas (no hallado en el material analizado) que derivaría de I por acortamiento del eje principal y de sus ramificaciones; K: paracladio corto triplostaquio de 5 espiguillas derivado de I.

Estos paracladios cortos derivarían de paracladios largos diplostaquios homeotéticos (Fig. 4 A) o paracladios largos de primer orden (first order long paracladia = LPc') que sufren acortamiento de diferente intensidad, dando lugar al variable número de espiguillas que posee cada uno (Fig. 4 B-E).

Con respecto al origen de los paracladios cortos triplostaquios de tres, cuatro y cinco espiguillas, se postula que derivan de un paracladio largo de segun-

do orden (Fig. 4 F-I) o paracladio largo triplostaquio (LPc'') con un número variable de ramificaciones largas. El acortamiento variable del eje principal y de las ramificaciones de ese paracladio largo daría lugar al número de espiguillas que integran el paracladio corto resultante (Fig. 4 G, H, J, K). Paracladios cortos con origen similar se han hallado en *Coix lacryma-jobi* (Cámara Hernández & Gambino, 1998; Fig. 4, f, j).

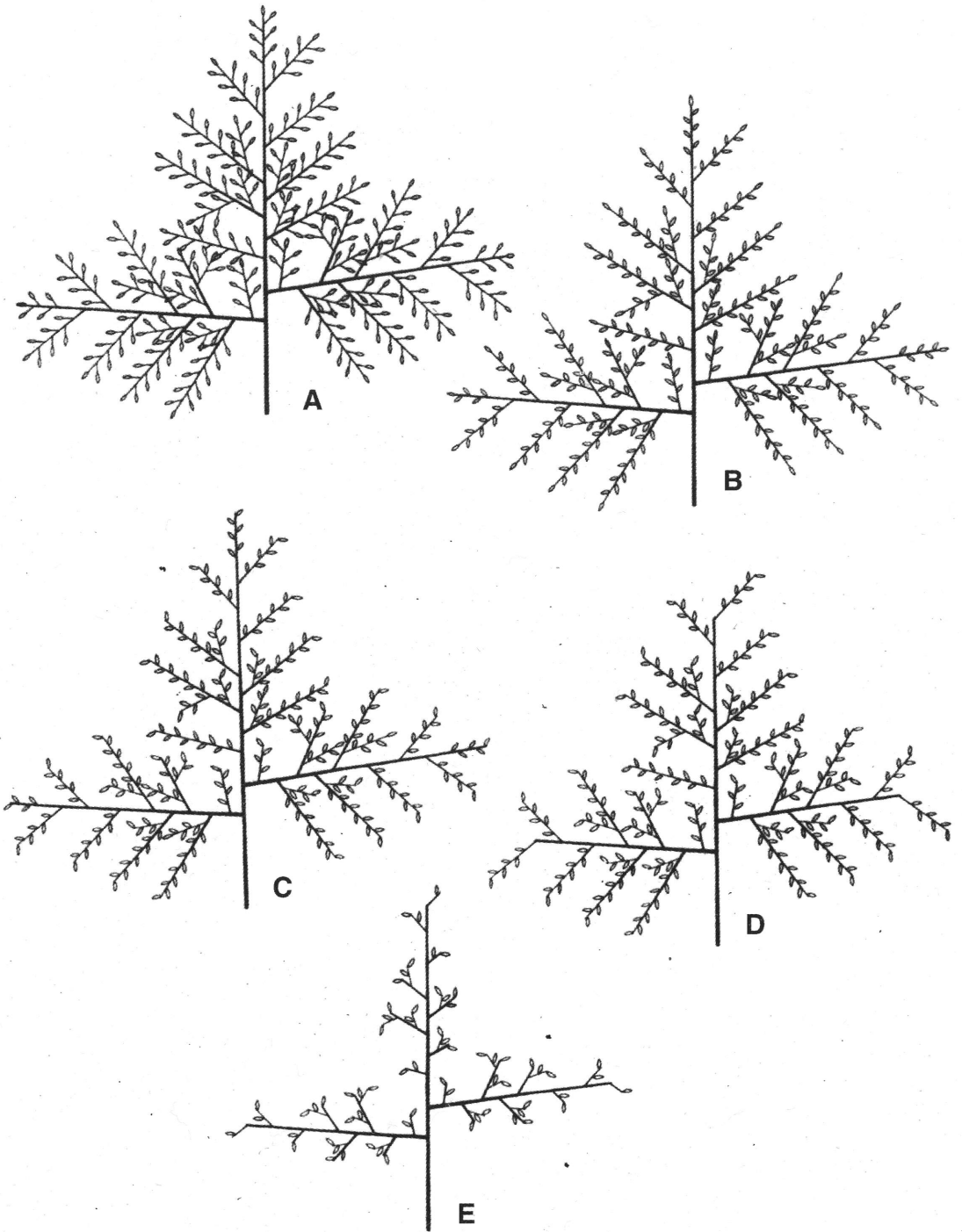


Fig. 5. Diagramas de: A: inflorescencia pleiobotria heterotética de Poaceae; B: inflorescencia pleiostaquia heterotética; C: inflorescencia pleiostaquia homeotética; D: inflorescencia pleiostaquia con Pc diplostaquios, triplostaquios y pleiostaquios; E: inflorescencia de *Digitaria sanguinalis*.

## CONCLUSIONES

Sobre la base de lo expuesto, se puede postular que, a partir de una sinflorescencia pleiobotria heterotética (Fig. 5 A) y por acortamiento de los ejes de las espiguillas, deriva una sinflorescencia pleiostaquia heterotética (Fig. 5 B). Por truncamiento de primer grado de la florescencia principal del eje primario de los Lpc se produce una sinflorescencia pleiostaquia homeotética (Fig. 5 C) de la que, por truncamiento de segundo grado deriva una sinflorescencia pleiostaquia con paracladios diplo, triplo y pleiostaquios (Fig. 5 D). Por acortamiento de los paracladios diplostaquios y triplostaquios se origina la sinflorescencia de *Digitaria sanguinalis* (Fig. 5 E).

## AGRADECIMIENTO

El Autor agradece a la Universidad de Buenos Aires por su apoyo económico (Subsidio proyecto UBACyT 01/TG07).

## BIBLIOGRAFÍA

- CÁMARA HERNÁNDEZ, J. & S. GAMBINO. 1990. Ontogeny and morphology of *Zea diploperennis* inflorescences and the origin of maize (*Zea mays* ssp. *mays*). *Maydica* 35: 113-124.
- CÁMARA HERNÁNDEZ, J. & R. BELLÓN. 1992. Dorsiventrality in the inflorescence and vegetative axes of *Zea diploperennis* (Poaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 67: 59-72.
- CÁMARA HERNÁNDEZ, J. & G. H. RUA. 1992. The synflorescence of Poaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 66 (1991): 297-311.
- CÁMARA HERNÁNDEZ, J., A. M. MIANTE ALZOGARAY & S. GAMBINO. 1997. Prophyllar origin of the lower glume of *Zea* (Poaceae) spikelets. *Beitr. Biol. Pflanzen* 69 (1995): 281-293.
- CÁMARA HERNÁNDEZ, J. & S. GAMBINO. 1998. Morphology, origin and evolution of the synflorescence of *Coix lacrymajobi* L. (Poaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 70 (1997): 53-78.
- CLAYTON, W. D. & S. A. REINVOIZE. 1986. Genera Graminum, Grasses of the World. *Kew Bull., Additional Series* 13: 1-389.
- RUA, G. H. & I. BOCCALONI. 1996. The inflorescence of *Digitaria phaeotrix*: morphological and developmental aspects. *Flora* 191: 117-119.
- RÚGOLO DE AGRASAR, Z. 1974. Las especies de *Digitaria* (Gramineae) de la Argentina. *Darwiniana* 19: 65-166.
- RÚGOLO DE AGRASAR, Z. 1994. *Digitaria*. In: F. ZULOAGA et al., Flora del Paraguay, Gramineae V/23, Panicoideae, Paniceae: 75-138. Conservatoire et Jardin Botaniques, Ville de Genève & Missouri Botanical Garden.
- WEBERLING, F., V. MÜLLER-DOBLIES, D. MÜLLER-DOBLIES & G. H. RUA. 1997. Hacia una terminología descriptiva y morfológico-comparativa para inflorescencias complejas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32: 171-184.

Recibido el 24 de Agosto de 2000, aceptado el 05 de Febrero de 2001.