

HACIA UNA TERMINOLOGÍA DESCRIPTIVA Y MORFOLÓGICO-COMPARATIVA PARA INFLORESCENCIAS COMPLEJAS¹

Por F. WEBERLING², U. MÜLLER-DOBLIES³, D. MÜLLER-DOBLIES³ y G. H. RUA^{2,4}

Summary *Towards a descriptive and a comparative-morphological terminology for complex inflorescences.* Based on Troll's typology a terminology for different forms of inflorescences is given, in order to distinguish the purely descriptive terms from the comparative-morphological ones. Occurrence of higher complexity levels resulting from homogenization and truncation processes is discussed, which include specialization of paracladia as long and short paracladia and occurrence of successive truncation levels, and an appropriate terminological framework is provided.

Key words: Inflorescences, terminology, typology

INTRODUCCIÓN

El siguiente trabajo fue motivado por algunas publicaciones sobre inflorescencias complejas de gramíneas (Vegetti, 1986, 1987; Vegetti & Tivano, 1991; Cámara-Hernández & Rua, 1991), durante cuya discusión se hizo evidente la necesidad de una terminología para los diferentes elementos constitutivos que fuera inequívoca y que estuviera de acuerdo con los conceptos corrientes de la morfología comparativa de inflorescencias. A partir de ello, se hizo necesario repasar los distintos términos propuestos en la bibliografía, tanto antiguos como recientes.

TÉRMINOS DESCRIPTIVOS Y MORFOLÓGICO-COMPARATIVOS

Para describir las diversas formas de ramificación de las inflorescencias se viene utilizando desde hace tiempo un arsenal de términos descriptivos, sobre los cuales los trabajos de Rickett (1944, 1955) proporcionan una buena perspectiva. En ge-

neral, conceptos tales como 'racimo', 'espiga', 'umbela', etc. bastan para la caracterización de la forma de ramificación de los ejes floríferos cuando se trata de la descripción de especies y géneros. No obstante, los sistemas de ramificación así caracterizados no representan necesariamente al mismo tiempo elementos de valor morfológico equivalente, lo que con frecuencia resulta relevante a la hora de caracterizar taxones supragenéricos y necesita ser tenido en cuenta cuando se pretende hacer consideraciones filogenéticas.

Una comparación morfológica de las inflorescencias y una valoración de sus caracteres, con frecuencia ricos en información para la sistemática, recién fue posible sobre la base del reconocimiento de los planes básicos de organización de las inflorescencias de las Angiospermas impulsado por W. Troll y su escuela (Troll, 1953; Troll & Weber, 1955; Troll, 1961, 1962, 1964/69, 1950-75; cfr. también Weberling, 1961, 1964, 1965, 1981/89, 1983a, b, 1985). Para esto fue necesaria la utilización de una serie de conceptos morfológicos creados o redefinidos por Troll, pues los términos descriptivos empleados hasta el momento no eran suficientes para una caracterización inequívoca de los elementos constructivos de valor equivalente.

A pesar de ello, los términos descriptivos utilizados desde hacía tiempo mantendrían, según la expresión del propio Troll (1964: 5), «también en el futuro su valor libremente limitado», por lo menos para la caracterización del modo de ramificación de las partes floríferas. Para un primer registro de observaciones, como también en fitografía, frecuen-

¹Publicación original en alemán: WEBERLING, F., U. MÜLLER-DOBLIES & D. MÜLLER-DOBLIES. 1993. Zur deskriptiven und vergleichend-morphologischen Terminologie komplexer Infloreszenzen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 67: 453-473. La presente versión en español fue revisada por los autores y tiene algunas ligeras modificaciones con respecto a la versión original.

²Arbeitsgruppe Biosystematik, Universität Ulm, Liststraße 3, 89079 Ulm, Alemania

³Institut für Biologie, BTU, Technische Universität, Franklinstraße 28-29, 10587 Berlin, Alemania

⁴Becario externo del CONICET, República Argentina.

temente no existe otra posibilidad que utilizar esos conceptos. Sin embargo, ellos deben ser en parte considerados en un sentido algo más estricto.

Ya en su revisión sumaria sobre el vocabulario descriptivo de inflorescencias, y en correspondencia con la clasificación de las inflorescencias en simples y complejas desarrollada en gran medida por Eichler (1875/78: 34), Troll (1964: 32 f y sig.; cfr. también 1959: 83-90, y 1956) se ocupó de determinar con mayor precisión el alcance de algunos términos particulares. Esto es válido en especial para la introducción del término 'cimóide' para referirse al dicasio terminal - hasta entonces extensivamente tratado como una inflorescencia «cimosa» - el cual fue interpretado por Troll (1964: 33, 99 y sig.) como una forma reducida del tirso cerrado (terminado en una flor apical).

Con la diferenciación morfológica entre inflorescencias de tipo monotélico y de tipo politélico y la poderosa atención dispensada a la importancia de la presencia de una flor terminal, ya reconocida por Roeper (1826), la distinción entre inflorescencias «cerradas» y «abiertas», es decir terminadas o no en una flor apical, fue considerada con más precisión y cuidado. Esta distinción no significa sin embargo una correspondencia exacta entre los términos monotélico y «cerrado» y politélico y «abierto» respectivamente, como ha sido con frecuencia erróneamente considerado (p. ej. por Briggs & Johnson, 1979). El empleo de los conceptos «racimo» y «espiga» debería quedar limitado, en correspondencia con el uso antiguo, a agregaciones florales abiertas. En la medida en que la existencia o ausencia de una flor terminal pudo ser comprobada, se procedió de igual manera con las umbelas y los capítulos. Los así llamados racimos, espigas, umbelas, capítulos, etc., terminados en una flor apical fueron designados respectivamente con los términos *botryoide* (panícula reducida a un racimo), *stachyoide*, *sciadoide* (panícula comprimida en forma de umbela) y *cephaloide* (panícula comprimida en forma de capítulo) (Troll, 1964: 52 y sig., 84). Otras definiciones se refieren al corimbo (*corymbus*, «panícula en sombrilla») y a la antela (*anthela*, «panícula en embudo»), como también al tirso (*thyrsus*, s.l.), una inflorescencia con inflorescencias parciales cimosas⁵, en la cual nuevamente se puede establecer la diferencia entre tirsos cerrados, es decir, terminados en una flor apical, y abiertos (entonces politélicos y portadores de florescencias parciales cimosas). Para el primer

caso hemos tomado más tarde el término *thyrsóide*, utilizado por Briggs & Johnson (1979); en caso de necesidad se puede entonces distinguir al tirso abierto (s.str.) con la voz *thyrsium*.

Al contrario que el concepto 'sinflorescencia'⁶, el término 'inflorescencia' no recibió de parte de Troll (1964: 148) ninguna definición sobre una base morfológico-comparativa. Esto ha ocurrido deliberadamente, cosa que no fue comprendida por Schroeder (1987: 450-451), pues de este modo «el concepto de inflorescencia... siempre puede encontrar empleo allí donde no se deba emitir ningún juicio preciso acerca del carácter morfológico de una determinada agregación de flores, o también provisoriamente cuando esto no sea posible». En este sentido formula Troll en el primer capítulo de su obra (1964: 5): «En términos muy generales entendemos como inflorescencia el sistema de vástagos modificados para servir a la producción de flores». Con esta aclaración, el término 'inflorescencia' no es tratado como otra cosa que un sinónimo de la voz alemana '*Blütenstand*'; y del mismo modo vale para la expresión 'inflorescencia parcial' (al. '*Teilblütenstand*') en contraposición con el concepto precisamente definido de 'florescencia parcial', que se refiere a cada elemento cimoso de una florescencia tírsica.

Para caracterizar formas de construcción peculiares de sinflorescencias politélicas muy complejas, Troll (1966: 93-94) consideró necesario introducir una serie de nuevos términos: «...*Botryodium*, *Stachyodium*, *Sciadodium*, *Paniculodium*, *Corymbodium* y *Anthelodium*. Con ellos se hace referencia a sinflorescencias que muestran en su patrón básico de ramificación una estructura de tipo racimo, espiga, umbela, panícula, corimbo o antela, sin indicar con ello, por lo demás, ningún tratamiento en común con los sistemas monotélicos correspondientes» (por ejemplo, «sinflorescencias politélicas que por su forma recuerdan a una panícula cónica» y son frecuentemente citadas como 'panículas' a pesar de que sus ejes no terminan en una flor).

Los conceptos redefinidos por Troll en cuidadosa concordancia con los términos descriptivos ya utilizados son aquí presentados en una sinopsis según la ya mencionada clasificación de Eichler, junto con los términos empleados hace ya mucho tiempo, en parte precisados en su definición conceptual, y con algunos otros propuestos adicionalmente por nosotros.

⁵Es decir, ramificadas exclusivamente a partir de las axilas de los prófilos.

⁶Sinflorescencia: un sistema de florescencias (sinflorescencia politélica) o de una flor terminal y paracládios monotélicos, esto es, provistos de una flor terminal (sinflorescencia monotélica).

TERMINOLOGÍA Y CLASIFICACIÓN DE LAS INFLORESCENCIAS (SEGÚN LA CLASIFICACIÓN DE INFLORESCENCIAS DE EICHLER Y TROLL).

A. Inflorescencias simples.

1. Términos diagnóstico-descriptivos (la pregunta acerca de la existencia o no de una flor terminal permanece sin respuesta)

racimo <i>racemus</i>	umbela <i>umbella</i>	espiga <i>spica</i>	espádice <i>spadix</i>	capítulo <i>capitulum</i>
--------------------------	--------------------------	------------------------	---------------------------	------------------------------

2. Con distinción de inflorescencias abiertas y cerradas.

- a. abiertas, indeterminadas (=verdaderas inflorescencias simples)

<i>botrys</i> , (<i>eu</i>) <i>botryum</i>	<i>sciadium</i>	<i>stachyum</i>	<i>spadix</i>	<i>cephalum</i>
---	-----------------	-----------------	---------------	-----------------

- b. cerradas, determinadas (botryoide s.l.)

(<i>eu</i>) <i>botryoide</i>	<i>sciadioide</i>	<i>stachyoide</i>	-	<i>cephaloide</i>
--------------------------------	-------------------	-------------------	---	-------------------

(facultativamente sin flor terminal: *botryoide* truncado, ver más adelante)

B. Inflorescencias complejas.

#. Inflorescencias parciales no cimosas

+ con inflorescencias parciales raquímasas homogéneas

I. *Pleiobotrya*, pleiobotrios.

1. Términos diagnóstico-descriptivos (la pregunta acerca de la existencia o no de una flor terminal permanece sin respuesta)

racimo compuesto <i>diploracemus</i>	umbela compuesta <i>diploumbella</i>	espiga compuesta <i>diplospica</i>	capítulo compuesto <i>diplocapitulum</i>
<i>pluriracemus</i>	<i>pluriumbella</i>	<i>plurispica</i>	<i>pluricapitulum</i>

2. Con distinción de inflorescencias abiertas y cerradas.

- a. abiertas, indeterminadas (sistemas politélicos)

(<i>eu</i> -) <i>diplobotryum</i>	<i>diplosciadium</i>	<i>diplostachyum</i>	<i>diplocephalum</i>
(<i>eu</i> -) <i>pleiobotryum</i>	<i>pleiosciadium</i>	<i>pleiostachyum</i>	<i>pleiocephalum</i>

(Aquí es posible diferenciar a su vez entre heterotéticos y homotéticos: a diferencia de las inflorescencias homotéticas constituidas solamente por racimos, umbelas, espigas o capítulos laterales, las heterotéticas poseen a continuación de los mismos una agregación que prolonga el eje de la inflorescencia.)

- b. cerradas, determinadas (sistema monotélico)

(<i>eu</i> -) <i>diplobotryoide</i>	<i>diplosciadioide</i>	<i>diplostachyoide</i>	<i>diplocephaloide</i>
<i>pleiobotryoide</i>	<i>pleiosciadioide</i>	<i>pleiostachyoide</i>	<i>pleiocephaloide</i>

++ con inflorescencias parciales racimosas no homogéneas

Ramificación de los ejes laterales de primer orden progresivamente creciente en sentido basípeto.

II. *Paniculae*, panículas, panojas.

Desde el punto de vista descriptivo se pueden distinguir: *conopanicula* (panoja en forma de cono), *planopanicula* (panoja en forma de sombrilla, corimboide complejo), *anthela* (antela, «panoja en embudo»)

Inflorescencias parciales totalmente cimosas, o al menos en las porciones distales.

III. *Thyrsi s.l.*, tirsos *s.l.*

x más de 2 inflorescencias parciales cimosas distales:

a. abierto, indeterminado (verdaderas florescencias)

thyrsus s. str. (thyrsium):

Desde el punto de vista descriptivo se pueden distinguir: *conothyrsus* (tirso en forma de cono), *planothyrsus* (tirso en forma de sombrilla)

En la medida en que desarrollen tirsos laterales (especiales) por debajo de los terminales :

diplothyrsus, *pleiothyrsus*

Casos adicionales:

Inflorescencias parciales con ramificación progresivamente creciente en sentido basípeto: conjuntos, con incremento brusco de la ramificación: disyuntos.

Inflorescencias parciales monocasiales o dicasiales

Por la forma se pueden distinguir: *cono-diplothyrsus*, *plano-diplothyrsus*, etc.

b. cerrado, determinado

thyrsoides:

Desde el punto de vista descriptivo se pueden distinguir: *conothyrsoides*, *planothyrsoides*

En la medida en que se desarrollen tirsoides laterales (especiales) por debajo de los terminales :

diplothyrsoides, *pleiothyrsoides*

Casos adicionales: conjuntos, disyuntos (ver más arriba).

Inflorescencias parciales monocasiales o dicasiales

cono-diplothyrsoides, etc. (ver más arriba)

xx Sólo 1 ó 2 inflorescencias parciales cimosas (PJ) en la porción distal del eje de la inflorescencia, el cual termina generalmente en una flor apical (tirsoide reducido en extremo o acrotónicamente desarrollado):

cymoides: *haplocymoides* (con 1 inflorescencia parcial), *diplocymoides* (con 2 PJ)

Inflorescencias parciales monocasiales o dicasiales

Las inflorescencias conocidas como «sinflorescencias monotélicas truncadas» a causa de la ausencia facultativa de flores terminales, las que tienen especial interés en relación con la derivación de las sinflorescencias politélicas, pueden ser designadas agregando precisamente la palabra «truncado/a» al tipo de inflorescencia de que se trate (p. ej. *botryoide* truncado). Lo mismo vale para las

«sinflorescencias politélicas truncadas», en este caso cuando falta la florescencia principal, que constituyen un sistema de ramificación homotético.

Aunque en raras ocasiones son necesarios, se pueden enumerar también, en adición a la formas de inflorescencias *eudiplobotryum*, *eupleiobotryum*, etc., presentadas bajo el punto B/I/2a, los términos *Paniculodium*, *Anthelodium*, *Botryodium*,

Sciadodium, *Stachyodium* y *Corymbodium*, propuestos por Troll, los que deben ser aplicados siempre a inflorescencias abiertas.

DIFERENCIACIÓN ENTRE PARACLADIOS DE SINFLORASCENCIAS MONOTÉLICAS Y POLITÉLICAS

Los conceptos básicos sobre la estructura de la inflorescencia de las Angiospermas enunciados por Troll, y en particular la distinción entre sinflorescencias de tipo monotélico y politélico y los términos propuestos para designar a los elementos constitutivos equivalentes, fueron expuestos con tanta frecuencia en los últimos decenios que no creemos necesario volver sobre el tema (de todos modos, recomendamos consultar, en caso de dudas, Troll, 1964-69 o Weberling, 1981-89, 1983 a, b, 1985).

En varias ocasiones se han incorporado algunos términos que se refieren a determinadas estructuras particulares de los paracladios. Uno de estos casos es la afirmación, varias veces repetida por Troll, de que en muchas plantas existen paracladios que permanecen estériles, los que se designan como paracladios anantéticos para diferenciarlos de los fértiles. Como ejemplos se pueden mencionar *Euphorbia cyparissias* L. (Troll, 1964/69 I: 222; Troll & Heidenhain, 1953) y *Adonis vernalis* L. (Troll, 1964/69 I: 206 y sig.).

1. PARACLADIOS CORTOS Y LARGOS.

Es particularmente importante la distinción, tanto en sinflorescencias monotélicas como politélicas, entre paracladios cortos y largos.

Esta diferenciación es muy frecuente en *Leguminosae*, cuyas inflorescencias presentan como tipo básico de ramificación el racimo compuesto heterotético o el pleiobotrio. En muchos taxones no se forma, sin embargo, la florescencia principal. Sus sinflorescencias politélicas truncadas (Fig. 1 y 2) exhiben en su porción distal un racimo compuesto homotético, cuyos paracladios son homogéneos y, por la supresión de su hipotagma, limitados a su coflorescencia. Por su parte, los paracladios proximales de la sinflorescencia tienen también una estructura diplobótica homotética que repite la de la porción distal de la sinflorescencia. Sin embargo, ellos son capaces de producir nuevas ramificaciones en su porción proximal. Existe pues una notable diferencia entre los paracladios distales y los proximales, los que fueron designados por Troll (1965: 99) paracladios cortos y paracladios largos, respectivamente. Como ejemplo puede citarse *Melilotus officinalis* (L.) Pall. (Fig. 1 y 2).

Una diferenciación similar se puede observar en otros grupos taxonómicos, por ejemplo en *Marantaceae*. Aquí cada uno de los paracladios distales está constituido por una coflorescencia biflora y, en posición abaxial, un drepanio formado por coflorescencias de varios órdenes sucesivos de ramificación. Estos paracladios fueron llamados por Kunze (1985: 95 y sig.) «paracladios especiales». Como se trata de una región extendida de paracladios de estructura homogénea, no hay nada que objetar contra esa diferenciación terminológica, sobre todo teniendo en cuenta que la palabra «especial» denota que se trata de una particularidad de las *Marantaceae*.

Entre las familias con sinflorescencias politélicas, las *Poaceae* merecen una mención especial. Aquí los paracladios cortos están compuestos con frecuencia por una sola coflorescencia, representada por una «espiguilla», pero en varios taxones también por un número mayor de coflorescencias. Sobre el comportamiento de las *Poaceae* nos ocuparemos todavía con mayor detalle.

Entre los taxones con sinflorescencias monotélicas mencionaremos, para comenzar, a las *Datisceae* (Troll, 1968: 97-98) y a las *Euphorbiaceae* (Troll, 1975: 138). Entre las *Apocynaceae* la diferenciación entre paracladios cortos y largos es evidente especialmente en especies de *Amsonia* y *Rauvolfia*. Por ejemplo, en *Amsonia tabernaemontana* Walter los paracladios largos de la región proximal de la sinflorescencia llevan una porción fértil que repite la estructura de la porción distal del eje principal, la que es precedida por una región vegetativa provista de nomofilos; en esta porción vegetativa se pudieron contar hasta 14 hojas de follaje (Troll & Weberling, 1989: 444; cfr. también Steck & Weberling, 1989). De modo parecido se comportan *Rauvolfia vomitoria* Afzel. y *R. tetraphylla* L. (Troll & Weberling, 1989: 452 y sig.).

La distinción terminológica entre paracladios cortos y largos está asociada con la existencia de una discontinuidad evidente en la serie de paracladios dispuestos a lo largo del eje principal de la sinflorescencia, de tal modo que la estructura de la porción distal de la misma, que lleva paracladios cortos, se repite en la porción distal de cada paracladio largo.

Con esto, y con la comprobación de que diferenciaciones de este tipo ocurren tanto en sistemas monotélicos como politélicos, queda claro que la oposición LPc/KPc se puede manifestar de manera diversa en sinflorescencias de diferentes taxones, y se refiere solamente a distintos tipos de paracladios en inflorescencias con la misma conformación. En

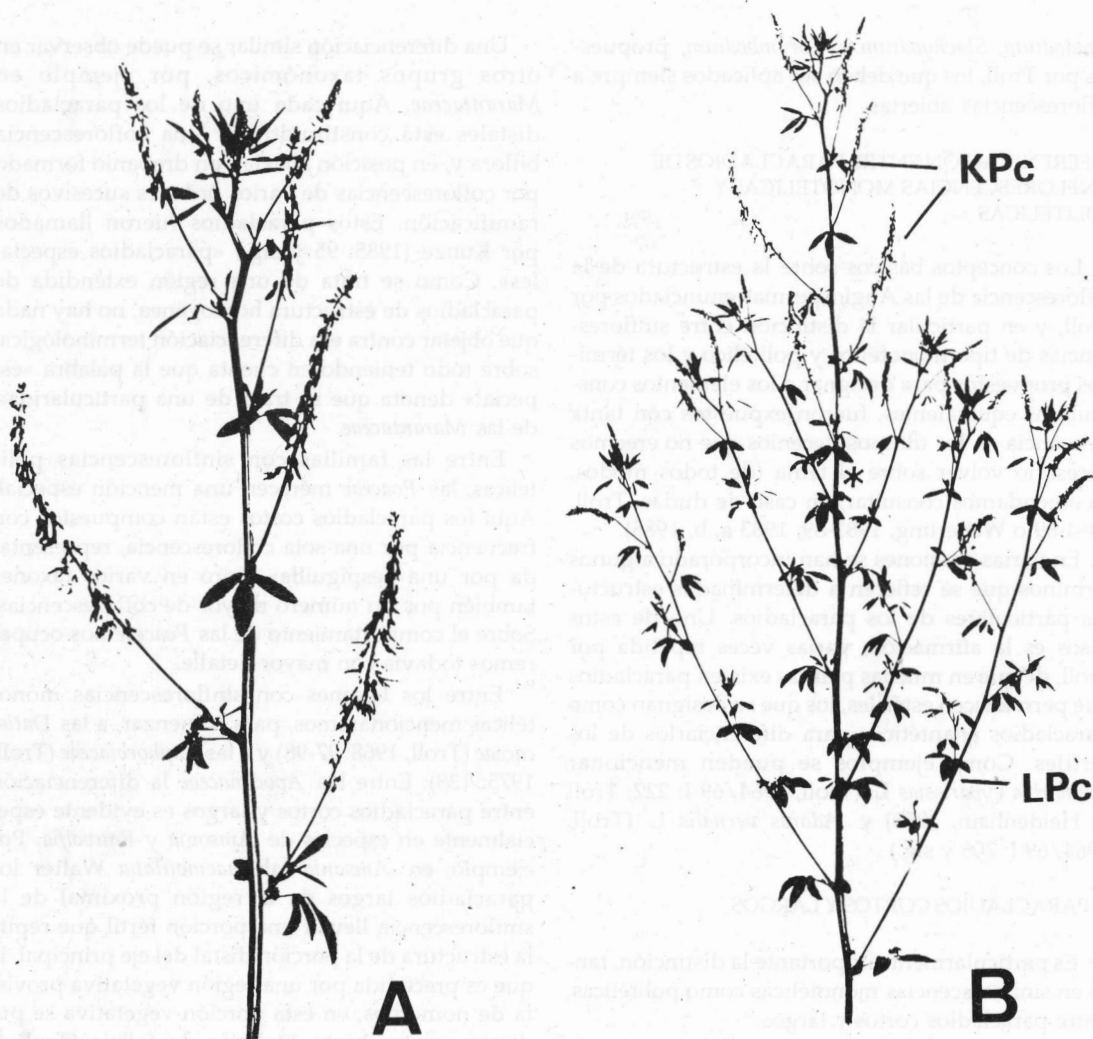


Fig. 1. - A, porción distal de la sinflorescencia de *Melilotus officinalis* en forma de racimo compuesto, con paracladios cortos constituidos únicamente por una (co)florencia en forma de racimo. B, la misma sinflorescencia mostrando también la porción proximal con paracladios largos. KPC=paracladios cortos, LPC=paracladio largo (de Weberling, 1989, según Troll).

los ejemplos mencionados, los KPC están integrados en el primer caso (*Melilotus*) por una única coflorencia (CoF); en el segundo (*Marantaceae*) son elementos regulares constituidos por una CoF reducida a dos flores más otras, también bifloras, de segundo, tercer y hasta cuarto orden (CoF', CoF'', CoF'''); en el tercero (*Poaceae*) están reducidos en ocasiones a una espiguilla terminal, mientras que otras veces son unidades homogéneas constituidas por tres espiguillas o, inclusive, los elementos repetitivos pueden ser KPC truncados de estructura más o menos compleja. Lo que es importante para la diferenciación entre paracladios cortos y largos es, en cada caso, el hecho ya mencionado de que los elementos reconocidos como paracladios cortos deben ser homogéneos y deben

repetirse regularmente como subunidades estructurales de los paracladios largos.

2. GRADOS SUCESIVOS DE TRUNCAMIENTO.

El truncamiento de las sinflorescencias pleióbóticas heterotéticas (Fig. 3 A y 4 A, B), el que en muchas *Leguminosae* condujo a la pérdida de la florescencia principal y a la diferenciación de los paracladios en cortos y largos (Fig. 3 B y 4 B'), puede continuar en esta familia algunos pasos más adelante, y especialmente en las *Mimosoideae*, como fuera señalado por Troll (1974: 141 y sig.) para *Acacia* (cfr. también Kraus, 1993). Efectivamente, puede desaparecer la zona de paracladios cortos, ramificada de manera diplobótica (Fig. 3 C y 4 C),

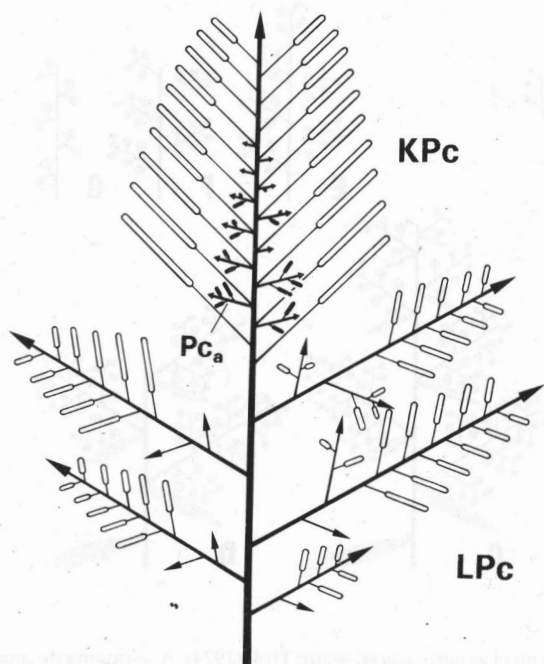


Fig. 2.- *Melilotus officinalis*, representación esquemática de la estructura de la sinflorescencia. PC_a = paracladios accesorios, las demás referencias como en la Fig. 1 (según Sell, modificado por Weberling, 1989)

como ocurre en la Sect. *Racemosae*, en la cual los paracladios siempre forman diplobotrios con florescencias globulares (Fig. 3 F), o en *Acacia retinodes* Schltdl. (Sect. *Phyllodineae*), en la que sólo se conservan paracladios triplobotricos (Fig. 3 D). Troll (1974: 143) habla en estos casos de «truncamiento de segundo y de tercer grado», respectivamente. En el mismo sentido, proponemos designar a los paracladios diplobotricos «paracladios largos de primer grado» o «de primer nivel» («long paracladia of first level», «Langparacladien ersten Grades», «Langparacladien erster Stufe»), a los triplobotricos «paracladios largos de segundo grado» o «de segundo nivel» («long paracladia of second level», «Langparacladien zweiten Grades», «Langparacladien zweiter Stufe») (cfr. Fig. 4 A).

Lo mismo es válido para las *Acanthaceae*, investigadas por Sell (1969, 1976) y ya mencionadas previamente por Troll (1964), y también para las *Asteraceae*, cuya observación había sido iniciada ya por Troll en 1928 con el análisis de los capítulos compuestos de *Syncephalanthia* y *Myriocephalus*, y fue continuada más tarde con la colaboración de su último discípulo, H. Kunze.

3. ¿CUÁNTOS TIPOS DE SINFLORESCENCIAS SE PUEDEN DIFERENCIAR?

Sin embargo, estas consideraciones sobre la ocurrencia de truncamiento de varios grados no implican que debamos admitir que «no existen solamente los dos tipos de inflorescencias establecidos por Troll, sino que se pueden reconocer tipos correspondientes a cada uno de los varios escalones de organización» (Kunze, 1989: 188). Y menos aún que de esto surja necesariamente «...un esclarecimiento de las relaciones de homología y analogía en el ámbito de las inflorescencias, las que no siempre quedan claramente explícitas a través del sistema de Troll».

En el artículo citado, Kunze (1989) llega a la conclusión de que en lugar de los dos tipos de inflorescencias descritos por Troll, monotélicas y politélicas, debería diferenciarse una serie de tipos adicionales según el grado creciente de complejidad, a los que designa «politelia de segundo grado» (p. 190 y 194), «de tercer grado» y así sucesivamente (p. 191), con lo cual el número de tipos se eleva, por lo menos, hasta cinco.

Formalmente es lícito razonar de ese modo, a partir de la idea de que procesos similares a los que condujeron de la monotelia a la politelia se repiten en el nivel de complejidad siguiente, esto es, en el ámbito de las inflorescencias politélicas. Estos argumentos habían sido considerados ya por Troll (1974), cuando, a partir del ejemplo del género *Acacia*, incorporó los conceptos de «supertruncamiento de primer y segundo grado». Lo que no nos parece adecuado es que el reconocimiento de distintos grados de complejidad en las sinflorescencias politélicas tenga que conducir a la multiplicación innecesaria del número de tipos.

Ya antes (U. Muller-Doblies, 1969: 399-403), estas consecuencias pudieron ser extrapoladas a partir de las indicaciones de Troll, quien por otra parte las hubiese aceptado (Troll in lit.). Con una terminología provisoria, y por lo tanto haciendo uso de muchas expresiones entre comillas, esta serie de modificaciones fue condensada en un esquema de la derivación de las sinflorescencias de *Sparganium* (p. 401). Allí se reflexionó también sobre la cuestión de si cada escalón debía o no ser considerado como un tipo específico.

La transición, ilustrada aquí, que ocurre en *Acacia*, es decir dentro de un mismo género, o la presencia de sinflorescencias truncadas junto a otras con florescencia principal en la misma especie, como ocurre en especies de *Trifolium*, *Melilotus* y *Medicago* (en especial en *Medicago lupulina* L., cfr. Troll, 1964a:

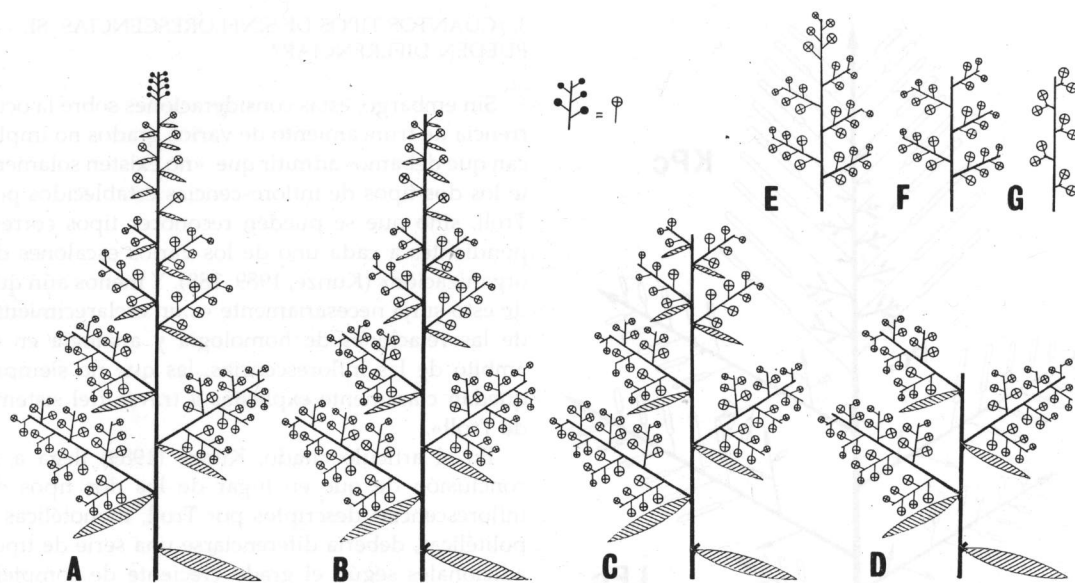


Fig. 3.- Derivación de las diferentes formas de sinflorescencias en el género *Acacia*, según Troll (1974). A, esquema de una sinflorescencia completa hipotética (no hallada hasta el presente en el género *Acacia*). B, la misma, pero modificada por la pérdida de la florescencia principal (truncamiento). C, D, la misma, pero con pérdida, respectivamente, de la región distal con paracladios no ramificados y de la porción que le precede con paracladios de ramificación simple («supertruncamiento»). E-G, derivación de las sinflorescencias de la sect. *Racemosae* (F) y *Dicèphalae* (G) a partir de una sinflorescencia como la representada en B. Los círculos negros representan flores, los círculos con una cruz representan agregados racemosos de flores en forma de espiga o de cabezuela (de Weberling, 1989, según Troll).

120), y hasta en distintas inflorescencias de un mismo individuo, como hemos observado en *Paspalum urvillei* Steud., muestran en todo caso que las manifestaciones del truncamiento y las formas de inflorescencia resultantes no son otra cosa que modificaciones de los mismos tipos. La distancia evolutiva entre los dos tipos reconocidos por Troll, las inflorescencias monotélicas y politélicas, parece ser en cambio mucho mayor, como se deduce de la ocurrencia singularmente escasa de casos de transición, y significa el reemplazo de la flor por una unidad estructural más compleja, la florescencia, con la consiguiente expansión de las posibilidades de variación. Este reemplazo es la consecuencia de la homogeneización de los paracladios monotélicos, la racemización del orden de floración y el truncamiento o pérdida de la flor terminal. Por lo contrario, las sinflorescencias truncadas de distintos niveles resultan de la interrupción del desarrollo cada vez en un estadio más temprano.

No existe pues ninguna razón para modificar las representaciones de modelos - pues de tal se trata la idea de los dos "tipos" de inflorescencias propuestas por Troll - a través de la «inflación» apresurada de la cantidad de tipos. Esto sólo incorporaría un elemento de confusión a la hora de

efectuar comparaciones estructurales necesarias para estudios sistemáticos. La tipología de inflorescencias de Troll ha demostrado suficientemente su utilidad para la determinación de elementos estructurales equivalentes y ha sido probada en relación con el esclarecimiento de relaciones sistemáticas y su interpretación filogenética, como está documentado por abundantes trabajos.

4. HACIA UNA TERMINOLOGÍA DE LAS INFLORESCENCIAS DE LAS POACEAE.

Lo que resulta necesario en relación con lo expuesto es la definición de algunos términos para elementos individuales de sistemas de ramificación de alto grado de complejidad. En especial las *Poaceae* presentan una diferenciación de distintos tipos de paracladios, los que en parte pueden ser reconocidos simplemente como paracladios cortos y paracladios largos, pero en parte muestran una estructura altamente compleja (Vegetti, 1986, 1987; Vegetti & Tivano, 1991; Cámara-Hernández & Gambino, 1990; Cámara-Hernández & Rua, 1991).

Según la expresión de Troll (1969, p. 105), «las inflorescencias de las gramíneas constan de sistemas politélicos, cuyas florescencias individuales se

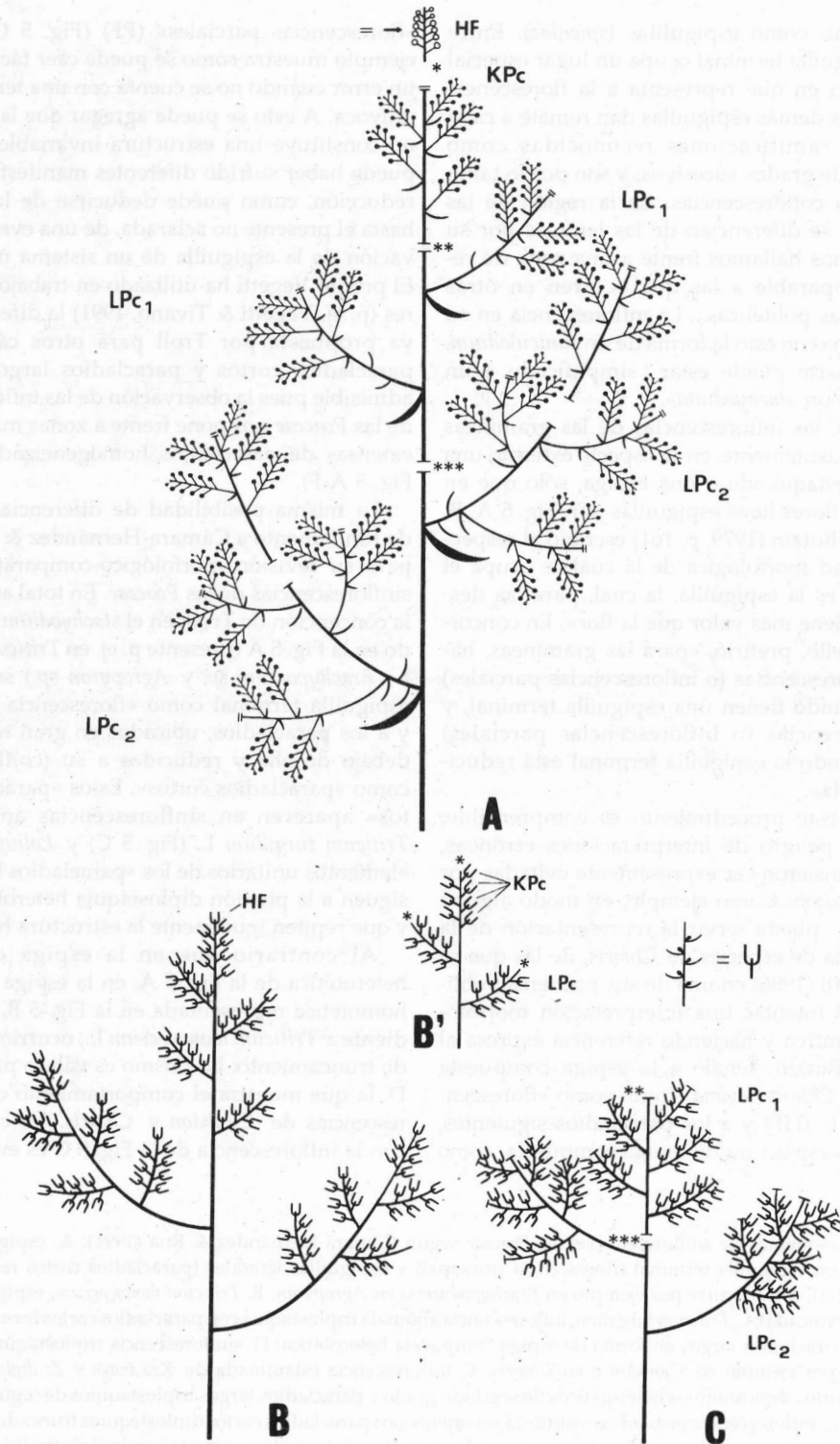


Fig. 4.- Niveles de truncamiento y formación de paracladios cortos y largos en sinflorescencias con florescencias en forma de racimo (A) y de espiga (B, C). Pérdida de la florescencia principal (distal a partir de *) = truncamiento de primer grado; pérdida de la porción diplobótica o diplostaquia (distal a partir de **) = truncamiento de segundo grado; pérdida de la porción precedente (distal a partir de ***) = truncamiento de tercer grado. HF = florescencia principal, KPc = paracladio corto, LPC₁ = paracladio largo de primer grado, LPC₂ = paracladio largo de segundo grado.

nos presentan como espiguillas (*spiculae*). Entre ellas, la espiguilla terminal ocupa un lugar especial en la medida en que representa a la florescencia principal. Las demás espiguillas dan remate a cada una de las ramificaciones reconocidas como paracladios de grados sucesivos, y son por lo tanto homólogas a coflorescencias. En la región de las glumas, que se diferencian de las lemmas por su esterilidad, nos hallamos frente a una zona de represión comparable a las que ocurren en otras inflorescencias politéticas... La inflorescencia en su conjunto toma con esto la forma de un *paniculodium*, el que en parte puede estar simplificado a un *botryodium* o un *stachyodium*».

De hecho, las inflorescencias de las gramíneas simulan frecuentemente, en su aspecto exterior, una panoja, un estaquiode o una espiga, sólo que en lugar de las flores lleva espiguillas (cfr. Fig. 5 A, B, Fig. 4 B, B'). Butzin (1979, p. 161) escribió al respecto: «la unidad morfológica de la cual se ocupa el agrostólogo es la espiguilla, la cual, para las descripciones, tiene más valor que la flor». En concordancia con ello, prefirió, «para las gramíneas, hablar de inflorescencias (o inflorescencias parciales) cerradas cuando tienen una espiguilla terminal, y de inflorescencias (o inflorescencias parciales) abiertas cuando la espiguilla terminal está reducida o abortada».

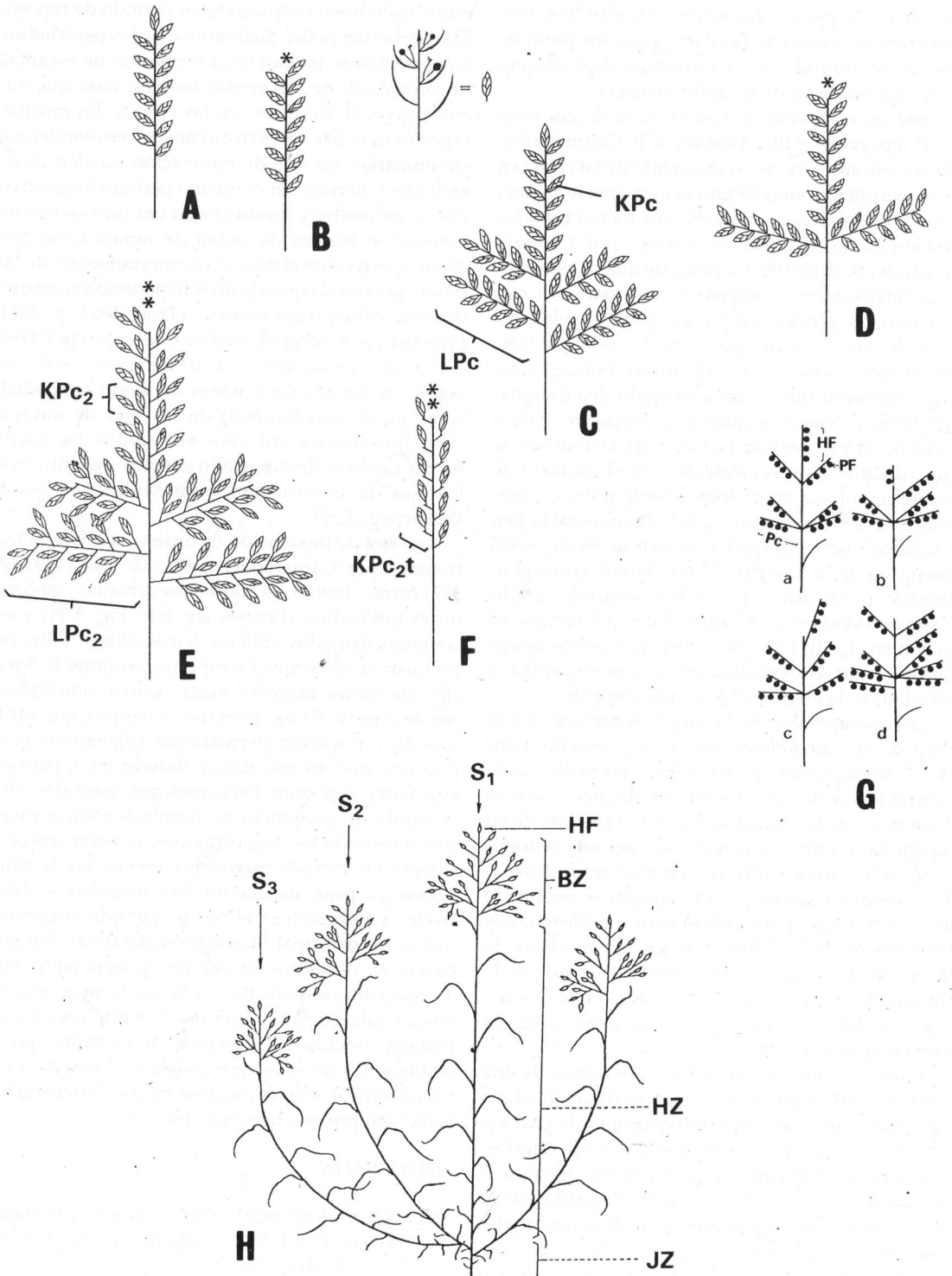
Aunque este procedimiento es comprensible, aumenta el peligro de interpretaciones erróneas, las cuales quisieron ser expresamente evitadas por el propio Butzin. Como ejemplo, en modo alguno excepcional, puede servir la representación de la inflorescencia de especies de *Chloris*, de las que se ocupó Vegetti (1986) en una de sus primeras publicaciones. Al intentar una interpretación morfológico-comparativa y haciendo referencia expresa al trabajo de Butzin, señaló a la espiga compuesta terminal de *Chloris gayana* Kunth como «floreescencia principal» (HF) y a los paracladios siguientes, también con estructura de espiga compuesta, como

«floreescencias parciales» (PF) (Fig. 5 G, a). Este ejemplo muestra cómo se puede caer fácilmente en un error cuando no se cuenta con una terminología unívoca. A esto se puede agregar que la espiguilla no constituye una estructura invariable, sino que puede haber sufrido diferentes manifestaciones de reducción, como puede deducirse de la cuestión, hasta el presente no aclarada, de una eventual derivación de la espiguilla de un sistema monotético. El propio Vegetti ha utilizado en trabajos posteriores (p. ej. Vegetti & Tivano, 1991) la diferenciación, ya propuesta por Troll para otros casos, entre paracladios cortos y paracladios largos. Esto es admisible pues la observación de las inflorescencias de las *Poaceae* nos pone frente a zonas más o menos extensas de paracladios homogeneizados (Fig. 4, Fig. 5 A-F).

La misma posibilidad de diferenciación sirvió de fundamento a Cámara-Hernández & Rua (1991) para su revisión morfológico-comparativa de las sinflorescencias de las *Poaceae*. En total acuerdo con la concepción de Troll, en el *stachyodium* reproducido en la Fig. 5 A (presente p. ej. en *Triticum aestivum* L., *Brachypodium* sp. y *Agropyron* sp.) señalan a la espiguilla terminal como «floreescencia principal», y a los paracladios, ubicados en gran número por debajo de ella y reducidos a su (co)floreescencia, como «paracladios cortos». Estos «paracladios cortos» aparecen en sinflorescencias anómalas de *Triticum turgidum* L. (Fig. 5 C) y *Lolium* sp. como elementos unitarios de los «paracladios largos» que siguen a la porción diplostaquia heterotética distal y que repiten igualmente la estructura heterotética.

Al contrario que en la espiga compuesta heterotética de la Fig. 5 A, en la espiga compuesta homotética representada en la Fig. 5 B, correspondiente a *Triticum monococcum* L., ocurrió un proceso de truncamiento. Lo mismo es válido para la Fig. 5 D, la que muestra el comportamiento de las inflorescencias de *Cynodon* y *Chloris*. La coincidencia con la inflorescencia de la Fig. 5 C es evidente, con

Fig. 5.— A-F, esquemas de sinflorescencias de *Poaceae* según Cámara-Hernández & Rua (1991): A, espiga compuesta heterotética con espiguilla terminal (floreescencia principal) y espiguillas laterales (paracladios cortos reducidos a su (co)floreescencia), como ocurre por ejemplo en *Brachypodium* o en *Agropyron*; B, *Triticum monococcum*, espiga compuesta homotética (truncada); C, *Triticum turgidum*, inflorescencia anómala triplostaquia con paracladios cortos formados por una espiguilla y paracladios largos en forma de espiga compuesta heterotética; D, sinflorescencia triplostaquia homotética como ocurre por ejemplo en *Cynodon* o en *Chloris*; E, inflorescencia estaminada de *Zea mays* y *Z. diploperennis*, con paracladios cortos diplostaquios heterotéticos de segundo grado y paracladios largos triplostaquios de segundo grado; F, *Z. diploperennis*, inflorescencia pistilada constituida solamente por paracladios cortos diplostaquios truncados de segundo grado. G, *Chloris gayana*, esquema de las variaciones en la estructura de las inflorescencias, según Vegetti (1986); ver el texto con referencia al uso de HF y PF. H, esquema de una planta de *Poaceae*, según Cámara-Hernández & Rua (1991), con ejes de innovación iterativa de tres órdenes sucesivos de ramificación, tratados por los autores como «sinflorescencias» (S₁, S₂, S₃). En A-F las espiguillas se representan simplificadas como indica el esquema situado entre B y C, en G los círculos negros representan espiguillas; BZ = zona de enriquecimiento, HZ = zona de inhibición, JZ = zona de innovación (iterativa), las demás referencias como en la Fig. 4.



la diferencia de que aquí, como consecuencia del truncamiento, tanto la porción distal del eje principal como los paracladios largos manifiestan una estructura homotética. También aquí, los paracladios largos reproducen la estructura diplostaquia de la porción distal de la sinflorescencia.

También en la «panoja» estaminada de *Zea mays* L. y *Z. diploperennis* Iltis, Doebley & R. Guzmán (Fig. 5 E) encontramos, tanto en la porción distal como en los paracladios ricamente ramificados que le siguen, zonas homogéneas cuyos elementos fueron tratados también como «paracladios cortos» por Cámara-Hernández & Rua (1991), a pesar de que su estructura es relativamente compleja en comparación con los paracladios cortos compuestos por una sola espiguilla descriptos hasta aquí. Considerando que también en este caso se trata de elementos homogéneos, es comprensible que se haya escogido una designación similar. Nosotros queremos proponer aquí, a partir de lo ya sugerido por Cámara-Hernández & Rua, designar a estos elementos, en el contexto de una terminología morfológico-comparativa, paracladios cortos de segundo grado (Kurzparakladien 2. Grades, short paracladia of second level), y del mismo modo, a los paracladios largos correspondientes, paracladios largos de segundo grado (Langparakladien 2. Grades, long paracladia of second level), cfr. Fig. 4 B, C. Esta manera de designación puede ser extendida, en caso de necesidad, a paracladios de estructura aún más compleja.

La inflorescencia de la Fig. 5 F (inflorescencia pistilada de *Zea diploperennis*, probablemente también *Chloris*, *Cynodon*, *Axonopus*) también posee paracladios cortos de segundo grado, pero éstos se diferencian de los de la Fig. 5 E por la pérdida de su espiguilla terminal, razón por la cual son denominados paracladios cortos de segundo grado truncados. Según su modo de ramificación se los puede distinguir como paracladios cortos diplostaquios homotéticos de los diplostaquios heterotéticos de la Fig. 5 E. Considerando el carácter truncado de la sinflorescencia, el hecho de que los paracladios largos sean también truncados no requiere ninguna mención especial.

En las gramíneas suele existir, por debajo de una zona de inhibición más o menos desarrollada o extendida, una zona de ramificación en la cual los paracladios muchas veces permanecen estériles («anánticos»). Sin embargo, es frecuente que florezcan y muestren entonces la misma estructura que su eje madre, es decir que, a diferencia de lo que ocurre con los paracladios de la región distal, la porción floral esté precedida por una zona vegetativa más o menos desarrollada. Según el objetivo, estos ejes pueden designarse simplemente «vástagos basales» («Basaltrieben», «basal shoots»).

En las gramíneas perennes existen «ejes de innovación» que se desarrollan a partir de la zona de innovación basal después de un período de reposo. Ellos deberían poder distinguirse de los paracladios basales citados arriba por la formación de escamas de protección de las yemas basales, cosa que sin embargo ocurre rara vez en las *Poaceae*. En muchas especies (muchas veces rizomatosas o estoloníferas), sin embargo, los ejes de innovación pueden desarrollarse y florecer en el mismo período vegetativo que su eje madre y producir a su vez nuevos ejes de innovación basales de orden de ramificación creciente que repiten el mismo comportamiento, de tal modo que «en el lapso de un sólo período vegetativo ocurren varias reiteraciones» (Troll, 1964, p. 325). En este tipo de comportamiento, descripto por Troll como «innovación iterativa» o «iteración», «los vástagos... se encadenan entre sí de modo simpodial, como en el caso (normal) de los 'ejes de innovación' (producidos en) años sucesivos». Se puede hablar también de desarrollo siléptico repetitivo de los ejes de innovación (*sensu* Müller-Doblies & Weberling, 1984).

Los ejes de innovación de orden sucesivo fueron tratados por Cámara-Hernández & Rua (1991, p. 307) como «first order innovation shoots», «second order innovation shoots», etc. (cfr. Fig. 5 H) y en conjunto llamados «tillers» («macollos»). Ellos expresaron al respecto: «En especies perennes la floración de varios macollos suele ocurrir simultáneamente con la del eje principal, mientras que otros ejes de innovación permanecen vegetativos para producir nuevos macollos y florecer en el período vegetativo siguiente. Pensamos que, para describir la planta de gramíneas en términos comparativos con el resto de las Angiospermas, es necesario considerar a la zona de macollaje como «zona de innovación», a pesar de que muchos macollos se desarrollen y florezcan en el mismo período vegetativo que el eje principal (innovación iterativa). Sin embargo, es necesario poseer un conocimiento más acabado de la arquitectura de la planta de gramíneas en su totalidad para poder resolver esta cuestión de manera conclusiva». Creemos, no obstante, que la distinción entre «vástagos basales» y «ejes de innovación» (provistos de escamas basales?) debería hacerse siempre que fuese posible.

BIBLIOGRAFÍA⁷

BRIGGS, B. & L. JOHNSON. 1979. Evolution in the Myrtaceae -evidence from inflorescence structure. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 102: 157 - 272.

⁷Las publicaciones señaladas con * no están citadas en el texto, pero son de lectura recomendable en relación con el tema tratado en este trabajo.

- *BUTZIN, F. 1977. Evolution der Infloreszenzen in der Borstenhirsen-Verwandschaft. *Willdenowia* 8: 67-79.
- 1979. Apikale Reduktionen im Infloreszenzbereich der Gramineae. *Willdenowia* 9: 161-167.
- 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.
- & RUA, G. H. 1991. The synflorescence of *Poaceae*. *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 297-311.
- EICHLER, A. W. 1875/78. *Blütendiagramme*. 1. und 2. Teil. Engelmann, Leipzig.
- *KIRCHER, P., I. KUKKONEN & D. MÜLLER-DOBLIES. 1983. Spikelet Structure of Graminoid Monocots. *Acta Bot. Neerl.* 32: 370-371.
- KRAUS, T. M. 1993. Untersuchungen zur Infloreszenzmorphologie der Leguminosae-Mimosoideae. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt* 82.
- *KUNZE, H. 1983. Typological interpretation of the inflorescence of the Marantaceae. 7th Symp. Morphology, Anatomy and Systematics. *Acta Bot. Neerl.* 32: 370.
- 1985. Die Infloreszenzen der Marantaceen und ihr Zusammenhang mit dem Typus der Zingiberales-Synfloreszenz. *Beitr. Biol. Pflanzen* 60: 93-140.
- 1989. Probleme der Infloreszenztypologie von W. Troll. *Pl. Syst. Evol.* 163: 187-199.
- *MÜLLER-DOBLIES, D. 1970. Über die Verwandschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau. *Bot. Jahrb. Syst.* 89: 451-562.
- *– 1972. *Galanthis* ist doch sympodial gebaut! *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 84 („1971“): 665-682.
- *– 1977. Über den geometrischen Zusammenhang der monochasialen Verzweigungen am Beispiel einiger Liliifloren. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90: 351-362.
- *– 1987. Truncation in Synflorescences of Monocotyledons. *Abstr. XIV Int. Bot. Congr.* 223.
- & F. WEBERLING. 1984. Über Prolepsis und verwandte Begriffe. *Beitr. Biol. Pflanzen* 59: 121-144.
- *– & U. MÜLLER-DOBLIES. 1987. Cautious improvements of a descriptive terminology of inflorescences. *Monocot Newsletter* 4: 1-13.
- *– T. STÜTZEL, & F. WEBERLING. 1984. A Drepanium is not a Cyme. *Flora* 187: 61-65.
- MÜLLER-DOBLIES U. 1969. Über die Blütenstände und Blüten sowie zur Embryologie von *Sparganium*. *Bot. Jahrb. Syst.* 89: 359-450.
- *– A., G., & Müller-Doblies, D. 1975. Der Blütenstand von *Euphorbia fulgens* Kar. ex Klotzsch und seine variablen Größen. *Bot. Jahrb. Syst.* 96: 290-323.
- *– & Müller-Doblies, D. 1977. Ordnung *Typhales*. In: Hegi, G., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Dritte völlig neu bearb. Aufl. Bd. 2/1: 275-317. Berlin.
- *– 1981. Inflorescence Morphology applied to Systematics. *Abstr. XIII Int. Bot. Congr.* 129.
- RICKETT, H. W. 1944. The classification of inflorescences. *Bot. Rev.* 10: 187-231.
- 1955. Materials for a dictionary of botanical terms. III. Inflorescences. *Bull. Torrey Bot. Club* 82: 419-445.
- ROEPER, J. A. CH. 1826. Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam. *Linnaea* 1: 433-466.
- SCHROEDER, F.-G. 1987. Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie. *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 449-471.
- SELL, Y. 1969. Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. *Ann. Sc. Nat. Bot. et Biol. Veg.*, 12. Sér. 10: 225-300.
- 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- *– SELL, Y. 1980. Physiological and Phylogenetic Significance of the Direction of Flowering in Inflorescence Complexes. *Flora* 169: 282-294.
- STECK, H.-J. & F. WEBERLING. 1989. Infloreszenzuntersuchungen an Apocynaceae. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt* 71.
- *TISSOT, M. & F. WEBERLING. 1992. Infloreszenzuntersuchungen an Leguminosae-Caesalpinioideae. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt* 84.
- *TROLL, W. 1928. *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. (J. Springer) Berlin.
- *– 1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die krautige Region blühender Pflanzen. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl. Nr.* 15.
- *– 1956. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. 2. Teil. (VEB Fischer) Jena.
- 1959. *Allgemeine Botanik, ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage*. F. Enke, Stuttgart.
- 1964/69 a. *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Bd. I, II/1. G. Fischer, Jena.
- 1950-1975. *Kommission für biologische Forschung. Bericht*. *Akad. Wiss. Lit. Mainz Jb.* 1950, 31-36; 1951, 36-38; 1952, 39-43; 1953, 39-45; 1954, 38-44; 1955, 39-46; 1956, 36-42 (1957); 1957, 39-50; 1958, 127-144 (1959); 1959, 112-131 (1960); 1960, 81-96 (1961); 1961, 113-126 (1962); 1962, 86-104 (1963); 1963, 113-137 (1964a); 1964, 93-111 (1965); 1965, 109-133 (1966); 1966, 115-132 (1967); 1967, 89-103 (1968); 1968, 88-109 (1969a); 1969, 82-101 (1970); 1970, 109-123 (1971); 1971, 107-127 (1972); 1972, 98-109 (1973); 1973, 135-151 (1974); 1974, 128-142 (1975).
- & B. HEIDENHAIN. 1953. Studien über die Infloreszenzen von *Euphorbia Cyparissias*. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 65: 377-382.
- & H. WEBER. 1955. Morphologie einschließlich Anatomie. IV. Infloreszenzen. *Fortschr. Bot.* 17: 36-42. Springer, Berlin.
- *– & F. WEBERLING. 1966. Die Infloreszenzen der Caprifoliaceen und ihre systematische Bedeutung. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl. Nr.* 4.
- 1989. *Infloreszenzuntersuchungen an monotelen Familien*. G. Fischer, Stuttgart.
- VEGETTI, A. C. 1986. Contribución al conocimiento de las inflorescencias en *Chloris* y *Cynodon* (*Poaceae*). *Kurtziana* 18: 109-120.
- 1987. Análisis tipológico de la inflorescencia en *Paspalum* (*Poaceae*). *Kurtziana* 19: 155-160.
- & TIVANO, J. C. 1991. Synflorescence in *Schizachyrium microstachyum* (*Poaceae*). *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 165-177.
- WEBERLING, F. 1961. Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung. *Abh. Akad. Wiss.*

- Lit. Mainz, math.-nat. Kl. Nr. 5.
- 1964. Homologie im Infloreszenzbereich und ihr systematischer Wert. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 76: 1. Gen. vers. H.: 102 - 112.
 - 1965. Typology of inflorescences. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, London 59: 215 - 221, 1 pl.
 - 1981/89. *Morphologie der Blüten und der Blütenstände*. E. Ulmer, Stuttgart (1981). Edición en inglés: *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge Univ. Press (1989).
 - 1983 a. Fundamental features of modern inflorescence morphology. *Bothalia* 14: 917-922.
 - 1983 b. Evolutionstendenzen bei Blütenständen. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl.* 1.
 - 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 1-28.
 - 1988. The architecture of inflorescences in the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 226-310.
 - *- 1989. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae. In: C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (Eds.), *Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 35-58.