

CRECIMIENTO INDETERMINADO Y DETERMINADO EN *Amaranthus hypochondriacus*: ONTOGENIA DEL MERISTEMO APICAL Y EFECTO SOBRE EL PESO DE SEMILLA

INDETERMINATE AND DETERMINATE GROWTH HABIT IN *Amaranthus hypochondriacus*: ONTOGENY OF SHOOT APICAL MERISTEM AND ITS EFFECT ON SEED WEIGHT

Miriam J. Aguilar-Delgado¹, Gerardo Acosta-García¹, Eduardo Espitia-Rangel², Mario M. González-Chavira³, Paulina Lozano-Sotomayor⁴, Stefan de Folter⁴, Lino Sánchez-Segura⁵, Angélica Barrales-López¹, Lorenzo Guevara-Olvera^{1*}

¹Instituto Tecnológico de Celaya, Avenida García Cubas Pte. # 600, Esquina Avenida Tecnológico, Colonia Alfredo V. Bonfil, 38010 (lorenzogo@yahoo.com). Celaya, Guanajuato, México. ²INIFAP-Campo Experimental Valle de México, km 13.5 Carretera Los Reyes- Texcoco, 56250. Coatlinchán, Texcoco, Estado de México. ³INIFAP-Campo Experimental Bajío, km 6.5 Carretera Celaya-San Miguel de Allende, 38110. Celaya, Guanajuato, México. ⁴LANGEBIO, Libramiento Norte Carretera León km 9.6, 36821. Irapuato, Guanajuato, México. ⁵CINVESTAV-Guanajuato, Libramiento Norte Carretera León km 9.6, 36821. Irapuato, Guanajuato, México.

RESUMEN

El amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.) es importante por su contenido proteínico alto, pues el valor nutricional de su grano se debe, en parte, a la cantidad de proteínas superior a la de otros cereales. Los granos se forman en las inflorescencias y su arquitectura depende de que el crecimiento sea determinado o indeterminado. Mediante microscopía electrónica de barrido y técnicas de clareo se obtuvieron imágenes de los cambios morfológicos del meristemo apical durante el ciclo de vida de la planta. Ese tejido permaneció indiferenciado en el fenotipo indeterminado y la inflorescencia fue espigada, el meristemo apical detuvo su actividad con la formación de cada flor terminal, lo que originó un desarrollo sincronizado. El desarrollo de la inflorescencia en el crecimiento determinado no presentó traslape fenológico. Las ramificaciones de este último fenotipo fueron más cortas. Las semillas de plantas con crecimiento determinado fueron más pesadas que las de crecimiento indeterminado. El estudio de la morfología del meristemo apical podría ser base para el análisis de aspectos morfogenéticos del desarrollo, que a la vez, sean sustento para el mejoramiento genético y manejo agronómico de *A. hypochondriacus*.

Palabras clave: *Amaranthus hypochondriacus* L., crecimiento indeterminado, crecimiento determinado, meristemo apical, semilla.

ABSTRACT

Amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* L.) is important for its high protein content, as the nutritional value of its grain is due partly to the amount of protein higher than that of other cereals. Grains form in the inflorescences and their architecture depend on whether growth is determinate or indeterminate. By means of scanning electron microscopy and thinning techniques, we obtained images of the morphological changes of the apical meristem during the life cycle of the plant. That tissue remained undifferentiated in the indeterminate phenotype and the inflorescence was spiked, the apical meristem stopped its activity with the formation of each terminal flower, originating a synchronized development. The development of the inflorescence in determinate growth did not present phenological overlap. The branches of this last phenotype were shorter. The seeds of plants with determinate growth were heavier than those of indeterminate growth. The study of apical meristem morphology could be the basis for the analysis of morphogenetic aspects of development, which at the same time are support for the genetic improvement and agronomic management of *A. hypochondriacus*.

Key words: *Amaranthus hypochondriacus* L., indeterminate growth, determinate growth, apical meristem, seed.

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: mayo, 2017. Aprobado: octubre, 2017.

Publicado como ARTÍCULO en Agrobiencia 52: 695-711. 2018.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la ontogenia del meristemo apical en plantas, en transición a la fase reproductiva, es útil para entender los aspectos morfogénéticos del desarrollo y es base para estudios fisiológicos de mejoramiento; además, puede apoyar en la toma de decisiones en el manejo agronómico de los cultivos. El cultivo de amaranto (*A. cruentus*, *A. caudatus* y *A. hypochondriacus*) es de gran interés por el consumo mundial de su grano en el mundo (Ayala *et al.*, 2012). Lo cual puede atribuirse a su valor nutritivo, por la cantidad y calidad alta de su proteína, que supera al trigo (*Triticum aestivum* L.), el arroz (*Oryza sativa* L.), la avena (*Avena sativa* L.) y el maíz (*Zea mays* L.); además, la proteína de amaranto contiene más cantidad de lisina, deficiente en otros cereales (Venskutonis y Kraujalis, 2013). Entre las propiedades nutraceuticas identificadas en el amaranto están su proteína libre de gluten, que estimula el sistema inmunológico, y otros compuestos nutraceuticos con efectos hipercolesterolémico, anticancerígeno y antioxidante (Venskutonis y Kraujalis, 2013).

La forma de la inflorescencia tiene una influencia alta en la producción floral y el rendimiento de los cultivos (Ju *et al.*, 2012). Las inflorescencias se desarrollan desde pequeños grupos de células pluripotentes conocidos como meristemo apical, el cual primero produce hojas y después cambia durante la transición a un meristemo inflorescente, el cual origina meristemas laterales que producen o se diferencian a meristemas florales. El estudio de la ontogenia del meristemo apical, con la subsecuente aparición de una flor terminal, se ha hecho en muchas especies y se conoce como crecimiento determinado (Coen y Nugent, 1994; Bradley *et al.*, 1996, 1997; Cremer *et al.*, 2001; Ezhova y Penin, 2001; Penin *et al.*, 2004). Las plantas de crecimiento determinado pueden ser de interés para el mejoramiento genético con la finalidad de uniformizar madurez, facilitar la cosecha mecanizada y uniformizar el tamaño de semilla (Espitia *et al.*, 2012). El objetivo de nuestra investigación fue estudiar la morfología del meristemo apical en plantas de crecimiento determinado e indeterminado en la especie de *A. hypochondriacus* y su influencia en el tamaño de la semilla. La hipótesis fue que la morfología del meristemo apical está relacionada con el tipo de crecimiento en *A. hypochondriacus*, el cual tiene un efecto sobre el tamaño de la semilla.

INTRODUCTION

The knowledge of ontogeny of the apical meristem in plants, in the transition to the reproductive phase is useful to understand the morphogenetic aspects of development and is the basis for physiological improvement studies; in addition, it can support decision-making in the agronomic management of crops. The cultivation of amaranth (*A. cruentus*, *A. caudatus* and *A. hypochondriacus*) is of great interest for the worldwide consumption of its grain (Ayala *et al.*, 2012). This can be attributed to its nutritional value, due to the quantity and high quality of its protein, which surpasses wheat (*Triticum aestivum* L.), rice (*Oryza sativa* L.), oats (*Avena sativa* L.) and corn (*Zea mays* L.); in addition, the amaranth protein contains more lysine, deficient in other cereals (Venskutonis and Kraujalis, 2013). Among the nutraceutical properties identified in amaranth are its gluten-free protein, which stimulates the immune system, and other nutraceutical compounds with hypercholesterolemic, anticancer and antioxidant effects (Venskutonis and Kraujalis, 2013).

The shape of the inflorescence has a high influence on floral production and crop yield (Ju *et al.*, 2012). Inflorescences develop from small groups of pluripotent cells known as apical meristem, which first produces leaves and then changes during the transition to an inflorescent meristem, which originates lateral meristems that produce or differentiate to floral meristems.

There are several studies about the ontogeny of the apical meristem, with the subsequent appearance of a terminal flower in many species and is known as determinate growth (Coen and Nugent, 1994; Bradley *et al.*, 1996, 1997; Cremer *et al.*, 2001; Ezhova and Penin, 2001; Penin *et al.*, 2004). Plants of determinate growth may be of interest for genetic improvement in order to uniformize maturity, facilitate mechanized harvesting and standardize seed size (Espitia *et al.*, 2012).

The objective of our research was to study the morphology of the apical meristem in plants of determinate and indeterminate growth in the *A. hypochondriacus* species and its influence on the size of the seed. The hypothesis was that the morphology of the apical meristem is related to the type of growth in *A. hypochondriacus*, which has an effect on the size of the seed.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

Las semillas de una planta heterocigota de *A. hypochondriacus* se sembraron para producir las inflorescencias de plantas con crecimiento determinado e indeterminado. Estas fueron avanzadas hacia homocigosis por el método de descendencia de una sola semilla (Fehr, 1993), se seleccionaron plantas determinadas e indeterminadas y se hizo el avance generacional hasta tener una población homogénea de cada fenotipo. Las siembras se realizaron en charolas de 200 cavidades, en un sustrato comercial (Peat Moss Sunshine Mix 3). Las plantas se regaron cada tercer día. La semilla de la quinta generación se sembró para el estudio de meristemas apicales.

Preparación de las muestras

Los muestreos de las plantas se realizaron desde emergencia y hasta floración. El meristemo apical fue descubierto con pinzas de disección y las observaciones se realizaron con un microscopio estereoscópico (S8 APO, Leica, Alemania) para determinar su estado fenológico. La morfología del meristemo apical se observó con un microscopio electrónico de barrido de presión variable (EVO LS40, Zeiss, Alemania), acoplado a una platina peltier con amplitud de temperatura de -25 a 50 °C a 50 Pa con temperatura ambiente de 17 °C (Deβen EVO® XVP® Coolstage, Reino Unido), y la muestra se fijó a la platina mediante una cinta conductiva de cobre. En todos los experimentos se mantuvieron las siguientes condiciones de operación: alta tensión (EHT) 20 kV, Fil I Target 2.508 A, distancia de trabajo 22 mm y Spot Size de 600 ± 5 . Las micrografías se capturaron a $164X$, $200X$, $800X$ y $1.00KX$ de magnificación con una resolución de 1024×768 píxeles en escala de grises. En este formato se asignó una escala de grises con 0 para el negro y 255 para el blanco. Después se tomaron nuevas muestras y se colocaron en solución Herr's (fenol: hidrato de cloral: 85 % ácido láctico:xileno:aceite de clavo[$1:1:1:0.5:1$]) (Acosta-García y Vielle-Calzada, 2004), por 24 h y se observó con un microscopio compuesto (Axio Scope. A1, Zeiss, Alemania) para analizar la estructura anatómica del meristemo apical.

Para analizar la morfología de los fenotipos determinado e indeterminado se recolectaron cinco plantas de cada tipo de crecimiento en una etapa fenológica madura, es decir, al término del ciclo de crecimiento. Para determinar el efecto del tipo de crecimiento sobre el rendimiento, se tomaron 25 plantas F_3 de cada tipo de crecimiento. Cada inflorescencia se dividió en tres estratos (basal, medio y apical), y en cada estrato se dividieron las ramas en base y ápice. La semilla se separó de cada fragmento de la inflorescencia y al azar se contabilizaron por triplicado 1000

MATERIALS AND METHODS

Biological material

We sowed the seeds of a heterozygous plant of *A. hypochondriacus* to produce the inflorescences of plants with determinate and indeterminate growth. We moved them forward towards homozygosis by the single-seed method (Fehr, 1993), selected determinate and indeterminate plants and made a generational progress until obtaining a homogeneous population of each phenotype. We did sowings in trays of 200 cavities, in a commercial substrate (Peat Moss Sunshine Mix 3). Plants were irrigated every third day and we planted the fifth generation seed for studying apical meristems.

Sample preparation

We conducted plant samplings from emergence and until flowering. The apical meristem was disclosed with a dissection forceps and we observed it with a stereoscopic microscope (S8 APO, Leica, Germany) to determine its phenological status. The morphology of the apical meristem was observed with a variable pressure scanning electron microscope (EVO LS40, Zeiss, Germany), coupled to a peltier stage with a temperature range of -25 to 50 °C, at 50 Pa, at room temperature of 17 °C (Deβen EVO® XVP® Coolstage, United Kingdom), and the sample was fixed to the stage by a copper conductive tape. In all the experiments, we maintained the following operating conditions: high voltage (EHT) 20 kV, Fil I Target 2.508 A, working distance 22 mm and Spot Size of 600 ± 5 . The micrographs were captured at $164X$, $200X$, $800X$ and $1.00KX$ magnification with a resolution of 1024×768 pixels in gray scale. In this format, we set a gray scale with 0 for black and 255 for white. Afterwards we took new samples and placed them in Herr's solution (phenol: chloral hydrate: 85 % lactic acid: xylene: clove oil [$1:1:1:0.5:1$]) (Acosta-García and Vielle-Calzada, 2004), for 24 h and observed it with a compound microscope (Axio Scope, A1, Zeiss, Germany) to analyze the anatomical structure of the apical meristem.

To analyze the morphology of the determinate and indeterminate phenotypes, we collected five plants of each growth type in a mature phenological stage, that is, at the end of the growth cycle. To determine the effect of the type of growth on the yield, we took 25 F_3 plants of each growth type. Each inflorescence was divided into three strata (basal, middle and apical), and in each stratum the branches were divided into base and apex. We separated seeds from each fragment of the inflorescence, and counted at random in triplicate 1000 seeds of each of the sections of each plant and weighed them

semillas de cada una de las secciones de cada planta y se pesaron en una balanza analítica. El diseño experimental fue de bloques completos al azar, los datos se analizaron con el procedimiento GLM del SAS y las medias se compararon con la prueba de Tukey ($p \leq 0.01$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tipos de inflorescencias y su efecto en el tamaño de semilla

El crecimiento de la inflorescencia en *A. hypochondriacus* es normalmente indeterminado. En las plantas modelo *Arabidopsis* y *Antirrhinum* las inflorescencias determinadas se han caracterizado por la aparición de una flor terminal en el ápice de las ramificaciones (Coen y Nugent 1994; Bradley *et al.*, 1996; Cremer *et al.*, 2001; Ezhova y Penin, 2001; Penin *et al.*, 2004). Sin embargo, las inflorescencias determinadas en el género *Amaranthus* están reportadas solo para *A. caudatus* (Kulakow y Jain, 1987) y *A. edulis* (Sauer, 1950). Espitia (1994) describió la presencia de crecimiento determinado en *A. hypochondriacus* raza Azteca (Figura 1).

Durante el desarrollo de las inflorescencias determinadas e indeterminadas en *A. hypochondriacus* las fases fenológicas de ambos fenotipos fueron iguales durante la fase vegetativa y la transición a fase reproductiva; sin embargo, en el crecimiento determinado después del establecimiento de un número variable de primordios se diferencia el ápice en una flor terminal.

Para analizar si el tipo de crecimiento de la inflorescencia afectó el rendimiento se analizó el peso de las semillas en ambos genotipos. Entre los tipos de crecimiento el peso de 1000 semillas fue diferente ($p \leq 0.01$): 0.676 g para las plantas de crecimiento determinado (Figura 2A), las de crecimiento indeterminado (Figura 2B) presentaron mayor peso en los estratos medio, luego el apical y el basal tuvo el menor peso. En los amarantos de crecimiento determinado (Figura 2D) el mayor peso de semilla se encontró también en el estrato medio, luego el estrato apical y el estrato basal tuvo el menor peso. Lo anterior tiene sentido ya que la floración inicia en la parte media de la inflorescencia, de ahí se mueve hacia el meristemo apical y muy probablemente la floración en la parte basal de la inflorescencia suceda al mismo tiempo que la floración en la parte apical. Es decir,

on an analytical balance. The experimental design consisted of randomized complete blocks; we analyzed data with the SAS GLM procedure and compared the means with the Tukey test ($p \leq 0.01$).

RESULTS AND DISCUSSION

Types of inflorescences and their effect on seed size

The growth of the inflorescence in *A. hypochondriacus* is usually indeterminate. In the *Arabidopsis* and *Antirrhinum* model plants the determinate inflorescences are characterized by the appearance of a terminal flower at the apex of the branches (Coen and Nugent 1994, Bradley *et al.*, 1996, Cremer *et al.*, 2001, Ezhova and Penin, 2001; Penin *et al.*, 2004). However, the determinate inflorescences in the *Amaranthus* genus are reported only for *A. caudatus* (Kulakow and Jain, 1987) and *A. edulis* (Sauer, 1950). Espitia (1994) described the presence of determinate growth in *A. hypochondriacus* Aztec race (Figure 1).

During the development of the determinate and indeterminate inflorescences in *A. hypochondriacus* the phenological phases of both phenotypes were equal during the vegetative phase and the transition to the reproduction phase. However, in the determinate growth after the establishment of a variable number of primordia, the apex emerged as a terminal flower.

To analyze whether the type of growth of the inflorescence affected the yield, we analyzed the seed weight in both genotypes. Among the types of growth, the weight of 1000 seeds was different ($p \leq 0.01$): 0.676 g for the plants of determinate growth (Figure 2A); those with indeterminate growth (Figure 2B) presented greater weight in the middle strata, whereas the apical and basal ones had the lowest weight. In the amarants of determinate growth (Figure 2D) the highest seed weight was also found in the middle stratum, while the apical stratum and the basal recorded the lowest weight. This makes sense as flowering begins in the middle part of the inflorescence, from where it moves towards the apical meristem, and flowering in the basal part of the inflorescence will most probably happen at the same time than the flowering in the apical part. That is, there is competition between the flowers of the two strata, the movement of photoassimilates is greater towards the apical part (Bertin, 1995) and this could

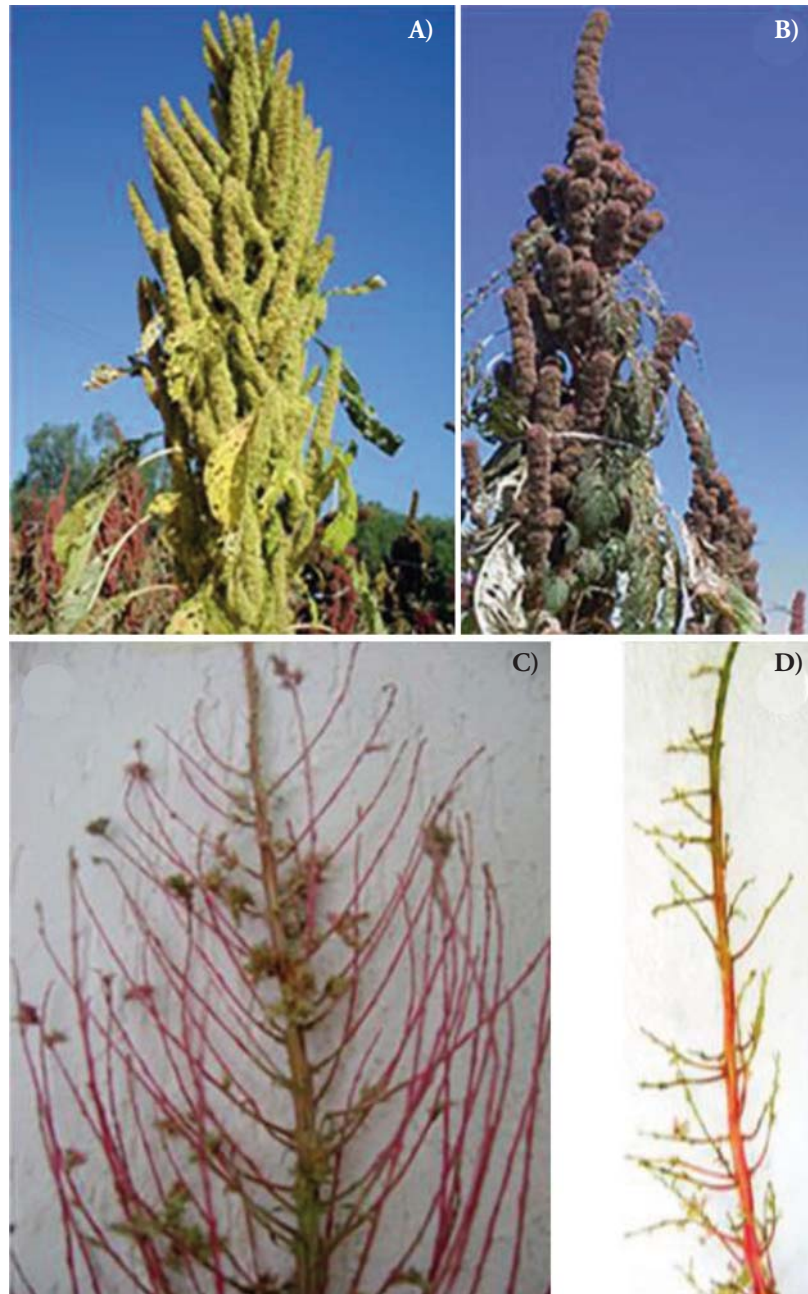


Figura 1. Planta de *Amaranthus hypochondriacus* A) Inflorescencia de crecimiento indeterminado, B) inflorescencia de crecimiento determinado, C) ramificación en inflorescencia indeterminada, y D) ramificación en crecimiento determinado.
Figure 1. Plant of *Amaranthus hypochondriacus* A) Inflorescence of indeterminate growth, B) inflorescence of determinate growth, C) branch in indeterminate inflorescence, and D) branch in determinate growth.

hay competencia entre las flores de los dos estratos, el movimiento de fotoasimilados es mayor hacia la parte apical (Bertin, 1995) y esa podría ser la razón de que el menor peso de la semilla sea en el estrato basal, tanto en amarantos de crecimiento indeterminado como determinado (Marcelis, 1993). Es probable que al inicio de la floración en el estrato medio

be the reason that the lower weight of the seed is in the basal layer, both in amaranth of indeterminate and determinate growth (Marcelis, 1993). It is likely that at the beginning of flowering in the middle stratum there is no competition for seed filling by the basal and apical strata; therefore, the highest weight of seeds is in the middle stratum.

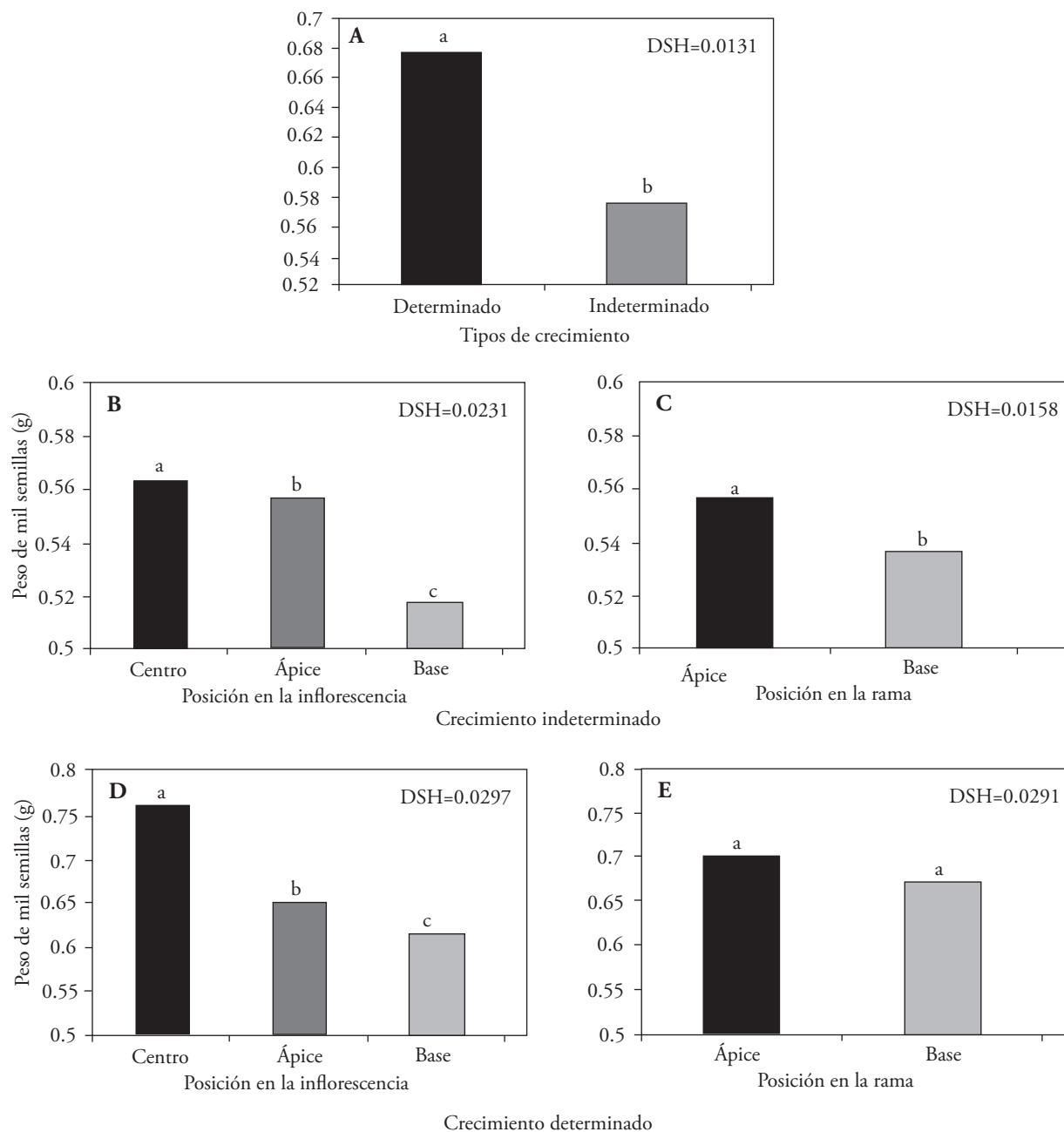


Figura 2. Peso de semilla de plantas de amaranto (*Amaranthus hypochondriacus*) de los dos tipos de crecimiento (A), estratos de inflorescencia (B y D) y posición en las ramas (C y E).

Figure 2. Seed weight of amaranth plants (*Amaranthus hypochondriacus*) of the two growth types (A), inflorescence strata (B and D) and position in the branches (C and E).

no haya competencia para el llenado de semilla por los estratos basal y apical, por lo cual el mayor peso de semillas está en el estrato medio. Estos resultados concuerdan con los reportados por Ramírez *et al.* (2012), respecto al crecimiento mayor de la semilla en estratos medios y apicales. Respecto a la posición

These results agree with those reported by Ramírez *et al.* (2012) regarding the greater growth of the seed in the middle and apical strata. In relation to the position in the branch in indeterminate growth (Figure 2C), there were significant differences and the apical position presented greater seed weight. In

en la rama en el crecimiento indeterminado (Figura 2C), hubo diferencias significativas y la posición apical presentó mayor peso de semilla. En el crecimiento determinado (Figura 2E) no hubo diferencias entre los tres estratos, lo que sugiere un crecimiento homogéneo durante la inflorescencia.

Las inflorescencias determinadas e indeterminadas de *A. hypochondriacus* pueden ser simples o compuestas, esta característica varía de acuerdo con la región en la cual se cultive y muestra así una plasticidad fenotípica importante. En inflorescencias determinadas se observó la aparición de la flor terminal en la cima del eje principal y en las ramificaciones florales.

En las inflorescencias indeterminadas las ramificaciones primarias fueron más largas, midieron de 4 a 15 cm y la distancia entre nudos fue más pequeña, 0.2 cm; por lo tanto fueron inflorescencias con mayor número de ramificaciones florales. Así, hubo inflorescencias de primero hasta quinto orden, una característica no presente en inflorescencias determinadas. En este último fenotipo las ramificaciones primarias midieron en promedio 10 cm y la distancia entre nudos varió de 1 a 2 cm. En ambos fenotipos las ramificaciones presentaron un crecimiento basipétalo organizado en glomérulos. El crecimiento determinado tuvo glomérulos más complejos o aglomerados (Figura 3I) a diferencia del crecimiento indeterminado, debido a que las ramificaciones primarias derivadas del eje principal no ramifican y, por lo tanto, la producción de flores se da a nivel de glomérulo y no de rama (Figura 3H).

El crecimiento determinado presentó mayor peso de semilla, lo cual le confiere ventajas agronómicas al cultivo como mejor calidad de semilla y de industrialización. Esto puede dar como consecuencia la mayor utilización de variedades de crecimiento determinado que, además de no presentar traslape fenológico, facilita la cosecha mecanizada al tener mayor uniformidad en la madurez (Espitia *et al.*, 2012).

Sistema de floración en *A. hypochondriacus*

La estructura de la inflorescencia en plantas de *A. hypochondriacus* estuvo compuesta por un conjunto ordenado de ramificaciones florales y éstas se derivaron en su región más distal de las yemas axilares localizadas entre el peciolo de la hoja y el eje principal. Durante la etapa de maduración y alargamiento de la planta, el eje principal estuvo compuesto por un conjunto repetitivo de nudos que aparecieron a lo largo

the determinate growth (Figure 2E) there were no differences between the three strata, suggesting a homogeneous growth during inflorescence.

The determinate and indeterminate inflorescences of *A. hypochondriacus* can be simple or compound, depending on the region in which they are cultivated, and thus shows an important phenotypic plasticity. In determined inflorescences we observed the terminal flower placed at the top of the main axis and in the flower branches.

In the indeterminate inflorescences primary branches were longer, they were 4 to 15 cm long and the distance between nodes was smaller, 0.2 cm; therefore, they were inflorescences with a greater number of floral branches. Thus, there were inflorescences from first to fifth order, a characteristic not present in determinate inflorescences. In this last phenotype the primary branches were on average 10 cm long and the distance between nodes varied from 1 to 2 cm.

In both phenotypes, branches showed an organized basipetal growth in glomeruli. Determinate growth had more complex or agglomerated glomeruli (Figure 3I), unlike indeterminate growth because the primary branches derived from the main axis do not branch and, therefore, the production of flowers occurs at the glomerulus level and not at branch (Figure 3H).

Determinate growth presented greater seed weight, which confers agronomic advantages to the crop, like better seed and industrialization quality. This can result in greater use of determinate growth varieties that, in addition to not presenting phenological overlap, facilitates mechanized harvesting by having greater uniformity in maturity (Espitia *et al.*, 2012).

Flowering system in *A. hypochondriacus*

The structure of the inflorescence in plants of *A. hypochondriacus* was composed of an ordered set of floral branches and these emerged in the most distal region of the axillary buds located between the petiole of the leaf and the main axis.

During the stage of maturation and elongation of the plant, the main axis was composed of a repetitive set of knots that appeared along the main axis and from which caulinar leaves grew, supported by a petiole; this occurred during the vegetative phase of the plant and the floral branches during the reproductive phase. However, we found interspersed

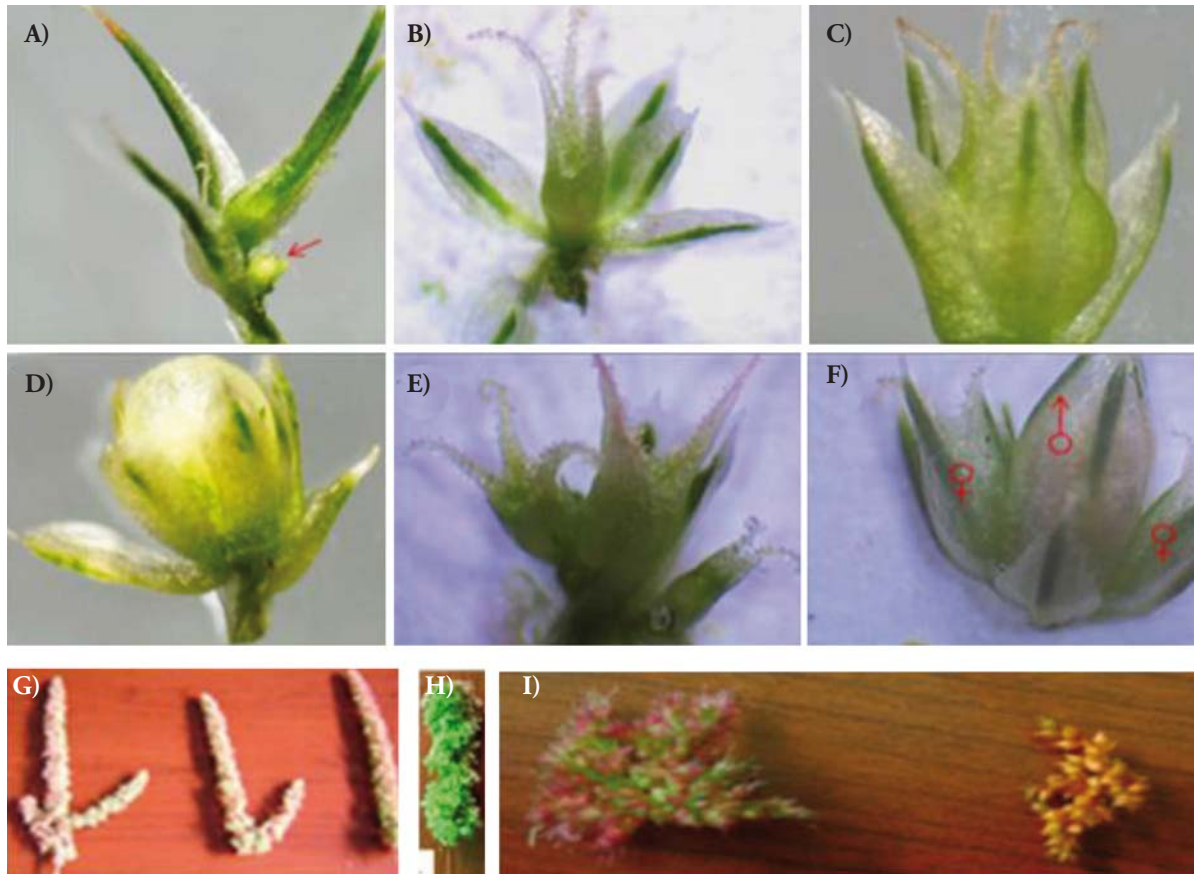


Figura 3. Diferentes etapas de flores femeninas y masculinas de *Amaranthus hypochondriacus*: A) flor femenina en desarrollo temprano y a su lado se puede observar el óvulo de la flor contigua, B) flor femenina compuesta por tres estigmas, tres tépalos internos y dos tépalos externos, C) flor femenina en etapa de maduración de la semilla, D) llenado de semilla, E) distintos grados de maduración de las flores, F) flor masculina acompañada de dos flores femeninas, G) ramificaciones secundarias en inflorescencias indeterminadas, H) ramificación secundaria determinada, I) glomérulo determinado y J) glomérulo indeterminado.

Figure 3. Different stages of female and male flowers of *Amaranthus hypochondriacus*: A) female flower in early development and next to it the ovule of the contiguous flower can be observed, B) female flower composed of three stigmas, three internal tepals and two external tepals, C) female flower in stage of maturation of the seed, D) seed filling, E) different degrees of flower maturation, F) male flower accompanied by two female flowers, G) secondary branches in indeterminate inflorescences, H) determinate secondary branching, I) determinate glomerulus, and J) indeterminate glomerulus.

del eje principal y desde los cuales crecieron hojas caulinares, sostenidas de un peciolo; lo anterior durante la fase vegetativa de la planta y las ramificaciones florales durante la fase reproductiva. Sin embargo, se encontraron hojas entreveradas en la inflorescencia. La distancia entre los nudos se acortó en la zona cercana al ápice. El crecimiento helicoidal de nudos y vástagos florales a lo largo del tallo fue similar en ambos tipos de crecimiento; sin embargo, la diferencia radicó en la posición de las flores y las ramificaciones de los vástagos laterales. En las inflorescencias determinadas, las flores terminales aparecieron de forma

leaves in the inflorescence. The distance between the knots shortened in the area near the apex.

The helical growth of knots and floral stems along the stem was similar in both types of growth; however, the difference was in the position of the flowers and branching of the lateral shoots. In the determinate inflorescences, terminal flowers appeared adjacent to the stem in the axilla of the bract and at the end of the lateral branch. In the indeterminate inflorescences the floral production was indefinite during the life cycle of the plant and branching was observed in lateral shoots (Figure 3G).

adyacente al tallo en la axila de la bráctea y al final de la rama lateral. En las inflorescencias indeterminadas la producción floral fue indefinida durante el ciclo de vida de la planta y se observaron ramificaciones en vástagos laterales (Figura 3G).

Biología floral

Amaranthus hypochondriacus es una planta monoica (Espitia *et al.*, 2010). El proceso de transición floral en *A. hypochondriacus* ocurrió gradualmente en dirección basipétala, el meristemo de la inflorescencia es el responsable del establecimiento de una serie de meristemos florales (Figura 3A), los cuales darán forma a las ramificaciones florales o se diferenciarán en los órganos de las flores (Figura 3B). La floración en ambos tipos de crecimiento (determinado e indeterminado) ocurrió de manera gradual y se observó organizada en cimas dicásicas las cuales en su conjunto formaron glomérulos (Figura 3E). Las primeras estructuras florales que se desarrollaron fueron los órganos de las flores masculinas (Figura 3F). En primera instancia los tépalos externos, tépalos internos y finalmente los estambres. Hubo un número variable de flores en cada glomérulo. Las flores estaminadas se encontraron en las bifurcaciones de la estructura floral. En inflorescencias determinadas una flor terminal creció de forma axilar, directamente del tallo o bien en la cima de las ramificaciones florales y en la cima del eje principal. En inflorescencias indeterminadas una flor inicial estaminada fue seguida por un número indefinido de flores pistiladas, y el conjunto de ellas dio origen a los glomérulos; este crecimiento reiterativo continuó durante el ciclo de vida de la planta. Una flor terminal apareció en el eje principal y ejes secundarios de inflorescencias determinadas mientras que, a nivel de glomérulo, continuó la producción de flores. El desarrollo floral cesó paulatinamente y fue evidente al no observarse anteras expuestas. Así, se sugiere que a nivel de glomérulo también existe un crecimiento determinado. En cambio, en inflorescencias indeterminadas los glomérulos continuaron floreciendo, a pesar de lo cual fueron menos densos que los determinados (Figura 3J).

El desarrollo y crecimiento floral se presentaron simultáneamente en cada tipo de inflorescencia. Los óvulos presentaron diferente grado de madurez, los más grandes correspondieron a las flores más desarrolladas y así sucesivamente hasta encontrar flores en

Floral biology

Amaranthus hypochondriacus is a monoecious plant (Espitia *et al.*, 2010). The process of floral transition in *A. hypochondriacus* occurred gradually in the basipetal direction; the meristem of the inflorescence is responsible for the establishment of a series of floral meristems (Figure 3A), which will give shape to floral branching or differentiate in the organs of flowers (Figure 3B).

Flowering in both types of growth (determinate and indeterminate) occurred gradually and appeared organized in dichasic tops which as a whole formed glomeruli (Figure 3E). The first floral structures that developed were the organs of the male flowers (Figure 3F); firstly the external tepals, internal tepals and finally the stamens. There was a variable number of flowers in each glomerulus.

The staminate flowers were found in the bifurcations of the floral structure. In determinate inflorescences a terminal flower grew in the axilla, directly from the stem or at the top of the floral branches and top of the main axis. In indeterminate inflorescences an initial staminate flower was followed by an indefinite number of pistillate flowers, and all of them gave rise to the glomeruli; this reiterative growth continued during the life cycle of the plant.

A terminal flower appeared on the main axis and secondary axes of determinate inflorescences while, at the glomerulus level, the production of flowers continued. The floral development ceased gradually and was evident as there were no anthers. Thus, it is likely that at the glomerulus level there is also determinate growth. In contrast, in indeterminate inflorescences the glomeruli continued to flower, though they were less dense than the determinate (Figure 3J).

Development and floral growth emerged simultaneously in each type of inflorescence. The ovules presented different degrees of maturity, the largest corresponded to the most developed flowers and so on until finding flowers in development. This was due to the fact that the primordia adjacent to the growing flowers originated the floral organs of the contiguous flower from the last whorl (Flores *et al.*, 2008). This caused the female flowers to present different stages of development, which indicated the existence of phenological overlap. According to

desarrollo; lo anterior se debió a que los primordios adyacentes a las flores en desarrollo originaron los órganos florales de la flor contigua a partir del último verticilio (Flores *et al.*, 2008), provocando que las flores femeninas presenten diferentes etapas de desarrollo, lo cual indica la existencia de traslape fenológico. Según Kaur *et al.* (2015), el crecimiento indeterminado tiende a acentuar la competencia dentro de la planta por recursos dentro del tallo dejando semillas sin llenar.

Estructura floral

La inflorescencia de *A. hypochondriacus* está compuesta de flores masculinas y femeninas. En la base de las flores masculinas crecieron flores femeninas sésiles (Figura 3F), y este tipo de crecimiento permitió que se formaran las cimas dicásicas ya que continuó el crecimiento de nuevas flores con este mismo patrón de desarrollo (Figura 3A). Hubo flores femeninas compuestas por una bráctea, cinco tépalos y el gineceo, y la bráctea subtendía la nueva flor (Figura 3C). El gineceo al liberar la semilla tuvo una abscisión horizontal a la mitad de éste (Figura 3D). Las flores masculinas estaban compuestas por 2 brácteas y 5 tépalos que cubren los estambres, lo cual coincide con lo reportado por Townsend (1993).

En las plantas de crecimiento determinado se encontraron flores terminales con cinco, siete, ocho, nueve y seis estambres, mientras que en plantas indeterminadas solo se encontraron flores pentámeras (Figura 4). Las flores terminales son pediceladas, masculinas o hermafroditas y pueden aparecer en el nudo del eje principal, cima del eje principal y cima de las ramificaciones florales en plantas de crecimiento determinado.

Desarrollo meristemático

Fase I: Vegetativa. El meristemo se observó inmerso en el tallo totalmente cubierto de primordios foliares, estos a su vez tenían primordios axilares subsecuentes, y las hojas crecieron a lo largo del tallo en forma helicoidal. El meristemo en esta etapa produjo el tallo, ramas y hojas (Figura 5 A-B).

Fase II: Reproductiva. Durante la inducción floral el meristemo apical se alargó produciendo un meristemo inflorescente (Figura 5 C-D). En esta etapa, el

Kaur *et al.* (2015), indeterminate growth tends to accentuate competition in the plant for resources within the stem leaving seeds unfilled.

Floral structure

The inflorescence of *A. hypochondriacus* is composed of male and female flowers. At the base of the male flowers, sessile female flowers grew (Figure 3F), and this type of growth allowed the formation of dichasic tops since new flowers emerged with this same pattern of development (Figure 3A). There were female flowers composed of one bract, five tepals and the gynoecium, and the bract was subtending the new flower (Figure 3C). The gynoecium when releasing the seed had a horizontal abscission in the middle of it (Figure 3D). Male flowers were composed of two bracts and five tepals that cover the stamens, which coincides with that reported by Townsend (1993).

In determinate growth plants, we found terminal flowers with five, seven, eight, nine and six stamens, while in indeterminate plants there were only pentamerous flowers (Figure 4). Terminal flowers are pedicelled, male or hermaphroditic and can appear in the node of the main axis, top of the main axis and top of the floral branches in determinate growth plants.

Meristematic development

Phase I: Vegetative. The meristem appeared immersed in the stem, completely covered with leaf primordia, these in turn had subsequent axillary primordia, and the leaves grew along the stem helically. The meristem in this stage produced the stem, branches and leaves (Figure 5 A-B).

Phase II: Reproductive. During floral induction, the apical meristem lengthened producing an inflorescent meristem (Figure 5 C-D). In this stage, the meristem gave rise to a combination of branches, bracts and flowers. The floral transition process began with the production of bract primordia which were observed in the form of a lobe and, when developed, they completely covered the apical meristem, preventing their ontogenetic changes from being observed. However, we could observe the moment of transition because the number of bracts increased with respect to the number of leaves (Figure 5 E).

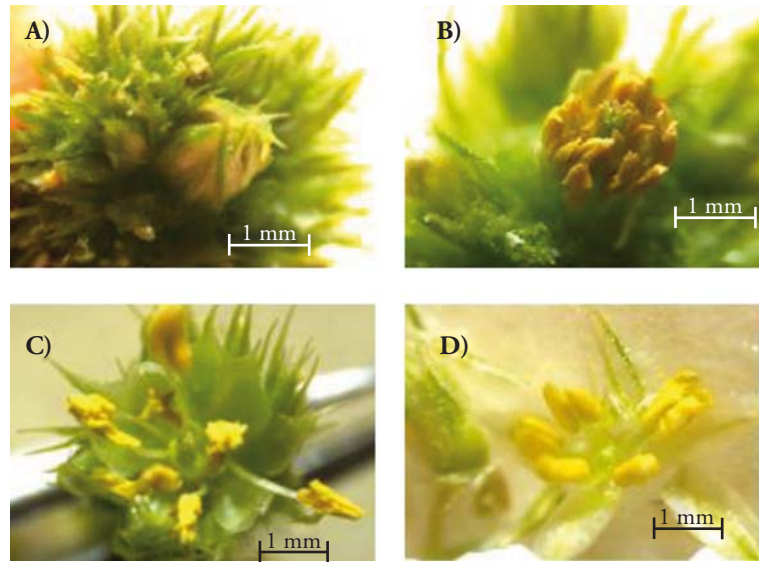


Figura 4. Flor terminal en inflorescencias determinadas de *Amaranthus hypochondriacus*: A) flor terminal antes de la exposición de las anteras, B) flor terminal no funcional, C) flor terminal con siete estambres liberando polen y D) flor terminal con cinco estambres.

Figure 4. Terminal flower in determinate inflorescences of *Amaranthus hypochondriacus*: A) terminal flower before anther exposure, B) non-functional terminal flower, C) terminal flower with seven stamens releasing pollen, and D) terminal flower with five stamens.

meristemo dio origen a una combinación de ramas, brácteas y flores. El proceso de transición floral inició con la producción de primordios de brácteas los cuales se observaron en forma de lóbulo y al desarrollarse cubrieron por completo el meristemo apical evitando que se observaran sus cambios ontogénicos, y el momento de transición se evidenció porque el número de brácteas aumento respecto al número de hojas (Figura 5 E). Cada una de las brácteas tenía en su axila un meristemo floral, característica descrita también en *Cladium jamaicense* (Richards, 2002) y *Chenopodium quinoa* (Bertero *et al.*, 1996; Bull-Hereñu y Claben-Bockhoff, 2013). Los meristemos axilares se diferenciaron en una ramificación o en un botón floral, y este proceso de crecimiento fue reiterativo a lo largo de la ramificación floral. Así, se observó un engrosamiento en el ápice de la planta cubierto de un conjunto de brácteas creciendo alrededor del meristemo apical a diferentes niveles, y lo anterior se observó mediante un corte longitudinal del crecimiento temprano de la inflorescencia (Figura 6). De acuerdo con Preston (2010), durante la inducción floral aumentan los niveles de división celular, lo cual causa que el meristemo apical se alargue, produciendo un

Each one of the bracts had a floral meristem in its axilla, a characteristic also described in *Cladium jamaicense* (Richards, 2002) and *Chenopodium quinoa* (Bertero *et al.*, 1996, Bull-Hereñu and Claben-Bockhoff, 2013). The axillary meristems were differentiated into a branch or a floral bud, and this growth process repeated along the floral branching. Thus, thickening was observed at the apex of the plant covered with a set of bracts growing around the apical meristem at different levels, and this was possible due to a longitudinal cut of the early growth of the inflorescence (Figure 6). According to Preston (2010), during the floral induction the levels of cell division increase, which causes the apical meristem to lengthen, producing an inflorescent meristem. The floral transition process occurred in a basipetal direction along the axis of the inflorescence.

Phase III. Differentiation of the apical meristem.

The time of appearance of the terminal flower occurred after the establishment of floral meristems. Bull-Hereñu and Claben-Bockhoff (2013) noted that the size of the apical meristem predetermines the number of nodes it can produce before transforming

meristemo inflorescente. El proceso de transición floral se presentó en una dirección basipétala a lo largo del eje de la inflorescencia.

Fase III. Diferenciación del meristemo apical. El momento de aparición de la flor terminal ocurrió después del establecimiento de meristemas florales. Bull-Hereñu y Claben-Bockhoff (2013) señalaron que el tamaño del meristemo apical predetermina el número de nodos que éste puede producir antes de transformarse en una flor terminal. Antes de la aparición de la flor terminal se observó que el meristemo se aplanaba y después se desarrollaron los órganos florales, sépalos, estambres y carpelo. En las inflorescencias terminales simples, la primera en madurar fue la flor terminal. Para *A. hypochondriacus* se ha descrito un desarrollo floral basipétalo, pero Endress y Peter (2010) mencionan que si en una inflorescencia determinada la flor se abre antes que las flores laterales es incorrecto describir la floración como basipétala, porque la flor terminal pertenece a un eje inferior en el orden de aparición de las flores.

Ontogenia del meristemo apical

La información que ha derivado en el conocimiento del funcionamiento de las plantas permite la manipulación de mecanismos involucrados en el crecimiento y desarrollo. El estudio de la morfología del meristemo apical podría ser base para el análisis de aspectos morfogénicos del desarrollo, que a la vez sean sustento para el mejoramiento genético y manejo agronómico de *A. hypochondriacus*. Los estudios estadísticos descritos en nuestro estudio indican que el crecimiento determinado tuvo un mayor tamaño de semilla lo cual implica una mejora en el rendimiento del cultivo. Actualmente no hay variedades de amaranto mejoradas de tipo de crecimiento determinado. Por lo tanto, estos estudios sirven de instrumento para la selección de plantas en determinada etapa fenológica y con determinado fenotipo, durante el programa de mejoramiento genético (Cuadro 1). Mediante microscopía electrónica de barrido se captaron cambios morfológicos en el meristemo apical. En la Figura 7 se presentan micrografías de diferentes estados de desarrollo de la planta indeterminada. Durante la fase vegetativa el meristemo es plano y genera hojas (Figura 7A). La Figura 7B corresponde a la etapa de transición, momento en el que se desarrollan las primeras brácteas que albergan los primeros

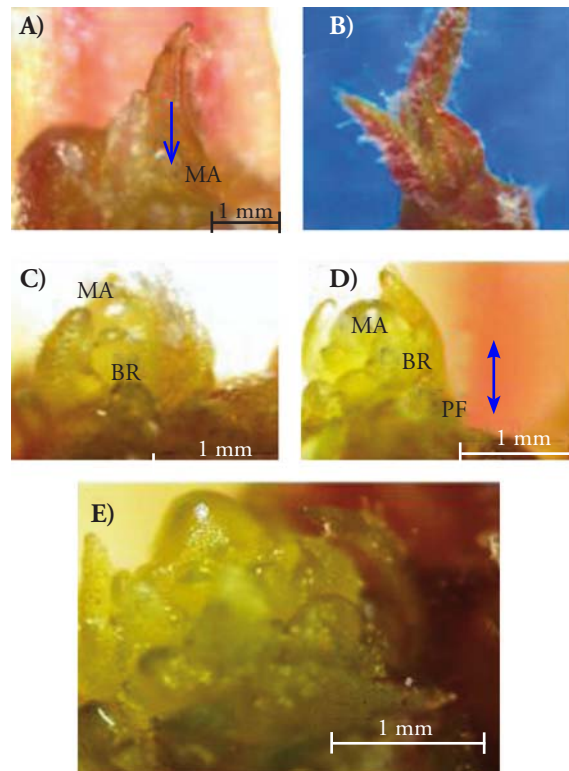


Figura 5. Desarrollo del meristemo apical de *Amaranthus hypochondriacus*: A) fase vegetativa, meristemo inmerso en el eje principal, B) transición a fase reproductiva, C) y D) elongación del meristemo apical y aparición de primordios florales, E) incremento del número de brácteas y crecimiento de primordios florales. MA, meristemo apical; BR, bráctea y PF, primordio floral.

Figure 5. Development of the apical meristem of *Amaranthus hypochondriacus*: A) vegetative phase, meristem immersed in the main axis, B) transition to reproductive phase, C) and D) elongation of the apical meristem and appearance of floral primordia, E) increase in number of bracts and growth of floral primordia. MA, apical meristem; BR, bract and PF, floral primordium.

into a terminal flower. Before the appearance of the terminal flower, we observed that the meristem flattens and then the floral organs, sepals, stamens and carpel developed. In simple terminal inflorescences, the first to mature was the terminal flower.

A basipetal floral development is described for *A. hypochondriacus*, but Endress and Peter (2010) mention that if in a determinate inflorescence the flower opens before the lateral flowers it is incorrect to describe flowering as basipetal because the terminal flower belongs to a lower axis in the order of appearance of the flowers.

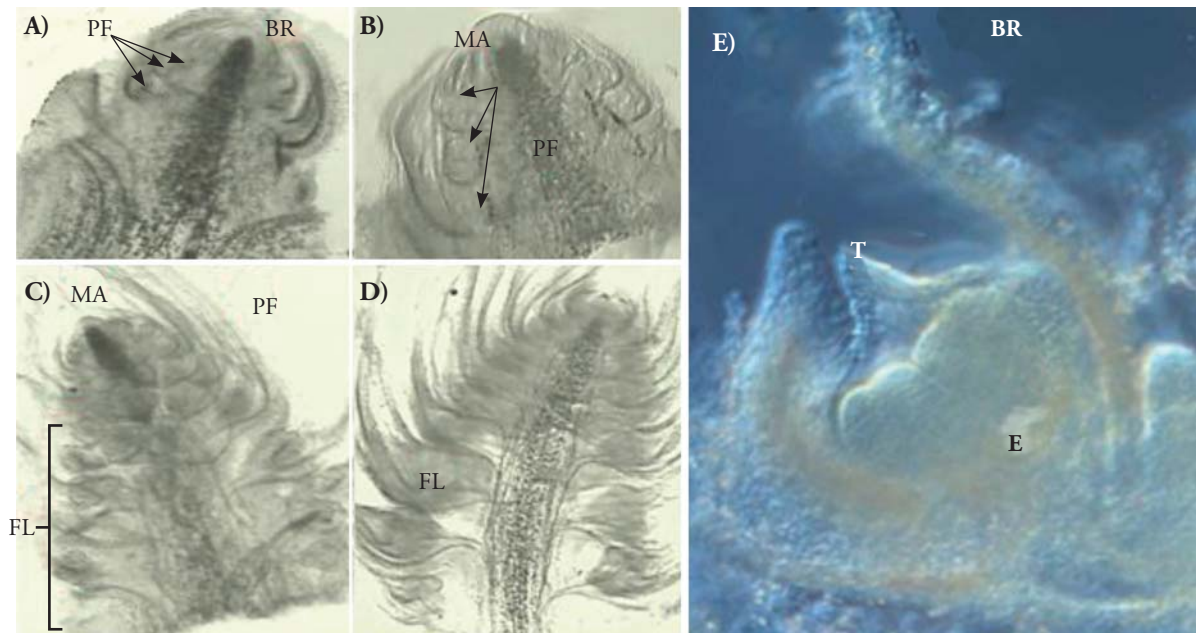


Figura 6. Desarrollo de la inflorescencia en *Amaranthus hypochondriacus*: A-D) incremento de primordios florales, E) flor masculina en desarrollo. BR, bráctea; FL, flor; MA, meristemo apical; PF, primordio floral; T, tépalo.
Figure 6. Development of the inflorescence in *Amaranthus hypochondriacus*: A-D) increase of floral primordia, E) male flower in development. BR, bract; FL, flower; MA, apical meristem; PF, floral primordium; T, tepal.

primordios de flores. El meristemo apical continúa indiferenciado en forma de cúpula durante las etapas de reproducción temprana (Figura 7C-D), producción floral y llenado de semilla (Figura 7E).

En el meristemo apical de las plantas determinadas huo cambios sobresalientes al iniciarse la

Cuadro 1. Etapas del desarrollo del meristemo apical de plantas de crecimiento indeterminado y determinado de *Amaranthus hypochondriacus*.

Table 1. Stages of apical meristem development of indeterminate and determinate growth plants of *Amaranthus hypochondriacus*.

Crecimiento indeterminado		Crecimiento determinado	
A	Vegetativa	A	Vegetativa
B	Transición a reproductivo	B	Transición a reproductivo
C	Inflorescente	C	Inflorescente
D	Inflorescente	D	Diferenciando a flor terminal
E	Maduro - indiferenciado	E	Flor terminal en formación
		F	Flor terminal adulta

Ontogeny of the apical meristem

The information leading to knowing about the operation of the plants allows the manipulation of mechanisms involved in their growth and development. The study of the apical meristem morphology could be the basis for the analysis of morphogenetic aspects of development, which at the same time may be the foundation for the genetic improvement and agronomic management of *A. hypochondriacus*.

The statistical studies described in our research indicate that the determinate growth had a larger seed size, which implies an improvement in crop yield. Currently there are no improved amaranth varieties of determinate growth type. Therefore, these studies serve as an instrument for the selection of plants in a certain phenological stage and with a certain phenotype during the breeding program (Table 1).

By means of a scanning electron microscopy, we recorded morphological changes in the apical meristem. Figure 7 shows micrographs of different stages of development of the indeterminate plant. During the vegetative phase the meristem is flat and generates leaves (Figure 7A). Figure 7B corresponds

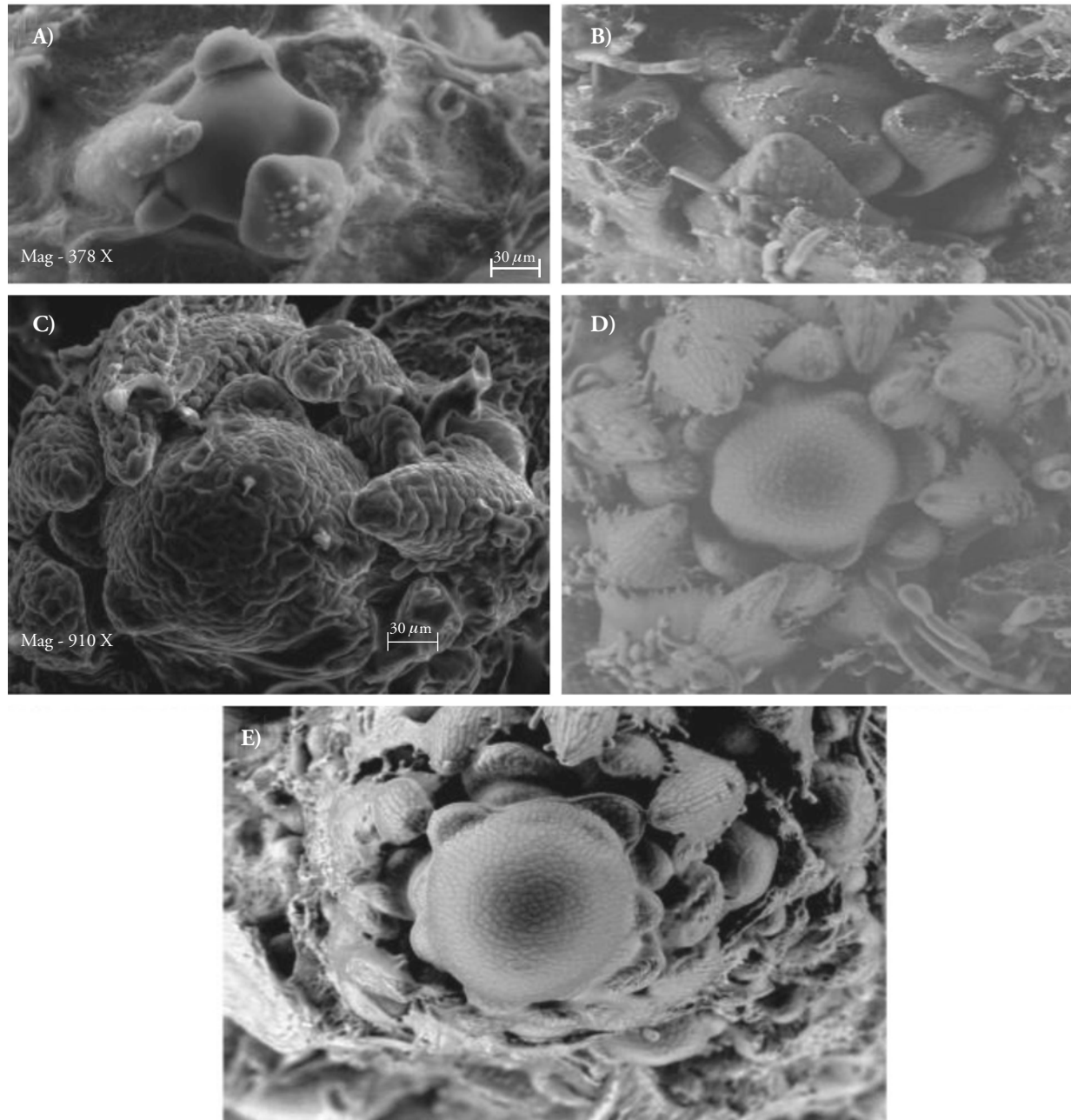


Figura 7. Desarrollo del meristemo apical de plantas con inflorescencias indeterminadas. A) Meristemo apical, B) formación de brácteas, C) meristemo inflorescente en forma de cúpula, D) y E) meristemo apical maduro.

Figure 7. Development of the apical meristem of plants with indeterminate inflorescences. A) Apical meristem, B) formation of bracts, C) dome-shaped inflorescent meristem, D) and E) mature apical meristem.

formación de la flor, en la etapa vegetativa correspondiente a la formación de las hojas (Figura 8A), en la etapa de transición en la cual se formaron las primeras brácteas (Figura 8B), cuando el meristemo parecía plano (Figura 8C) y dio lugar a la flor terminal (Figura 8 D-F).

to the transition stage, time in which the first bracts that hold the first primordia of flowers develop. The apical meristem continues undifferentiated as a dome during the early reproductive stages (Figure 7C-D), floral production and seed filling (Figure 7E).

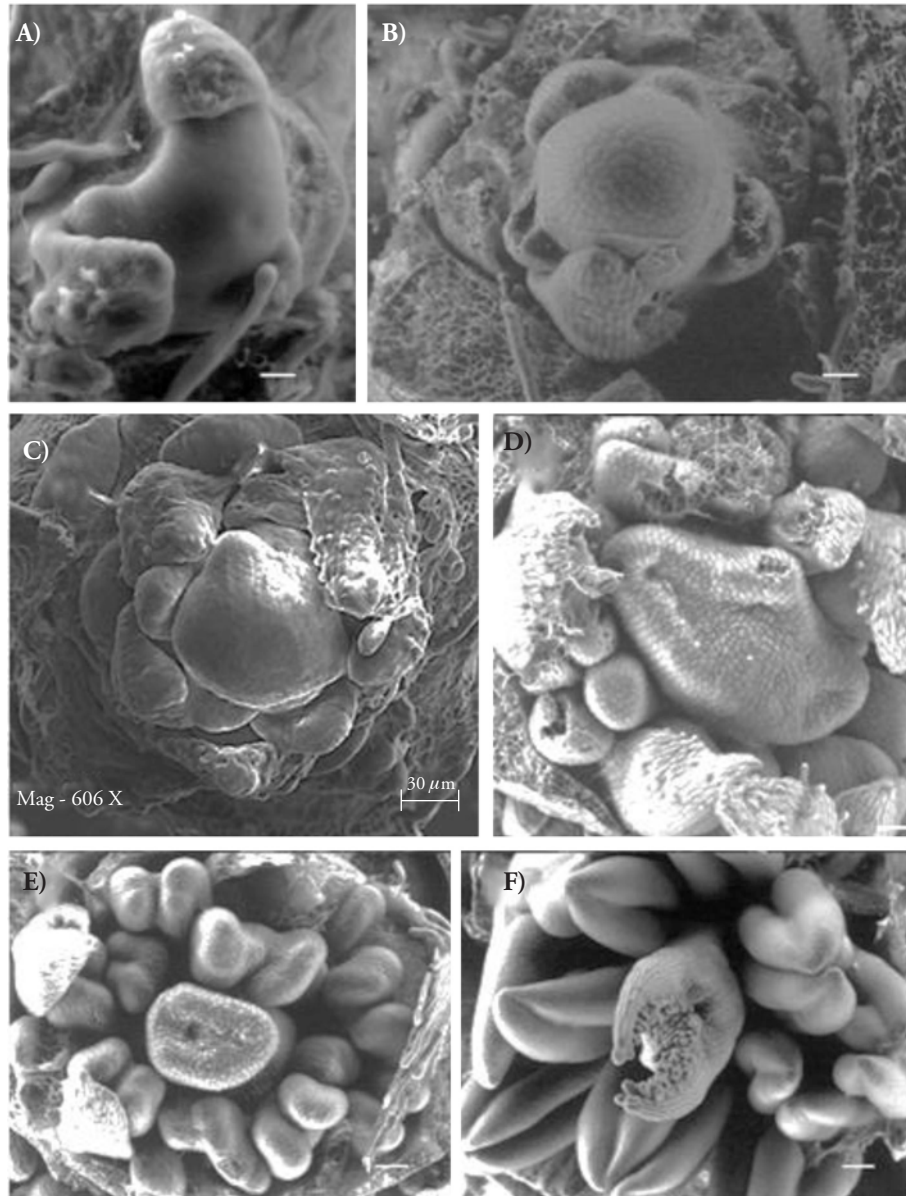


Figura 8. Desarrollo del meristemo apical de plantas con inflorescencias determinadas: A) meristemo apical en fase vegetativa, B) formación de los primeros órganos florales, las brácteas, C) meristemo inflorescente joven, D) aparición de la flor terminal, E) flor terminal en desarrollo y F) flor terminal madura.

Figure 8. Development of the apical meristem of plants with determinate inflorescences: A) apical meristem in the vegetative phase, B) formation of the first floral organs, the bracts, C) young inflorescent meristem, D) appearance of the terminal flower, E) terminal flower in development, and F) mature terminal flower.

La formación de la flor terminal es la característica morfológica que indica el crecimiento determinado a nivel de meristemo. Una flor plana del meristemo apical es la característica de la ontogenia que permite diferenciar el crecimiento determinado del indeterminado. Lo anterior coincide con estudios ontogenéticos relacionados con crecimiento determinado e indeterminado en *Daucus carota*, en los

In the apical meristem of the determinate plants, there were outstanding changes at the beginning of the flower formation, in the vegetative stage corresponding to the formation of leaves (Figure 8A), in the transition stage in which the first bracts were formed (Figure 8B), and when the meristem appeared flat (Figure 8C) and gave rise to the terminal flower (Figure 8 D-F).

cuales el meristemo apical se aplanan antes de la transformación en flor terminal (Bull-Hereñu y Claben-Bockhoff, 2010).

CONCLUSIONES

En este estudio al analizar la morfología de las inflorescencias, así como la ontogenia del meristemo apical en los crecimientos determinado e indeterminado, se encontraron diferencias sobresalientes. Ambos fenotipos presentaron una inflorescencia paniculada y el crecimiento determinado tuvo ramificaciones más cortas y mayor tamaño de semilla. El crecimiento determinado se presenta en eje principal, ramas secundarias y glomérulo. En contraste, el crecimiento indeterminado continúa con la producción de flores durante el ciclo de vida de la planta, por lo cual se intensifica el traslape fenológico en la rama principal, ramas secundarias y glomérulo. El desarrollo del meristemo apical, durante el establecimiento de la inflorescencia, evidenció la transformación del meristemo apical a una flor en plantas determinadas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al CONACYT el financiamiento parcial de la presente investigación a través del proyecto: Problemas Nacionales 248415 y por la beca Doctoral otorgada a MJAD.

LITERATURA CITADA

- Acosta-García, G., and J. P. Vielle-Calzada. 2004. A classical arabinogalactan protein is essential for the initiation of female gametogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 16: 2614-2628.
- Ayala G, A L., D. Escobedo L., E. Cortés L., y E. Espitia R. 2012. El cultivo de amaranto en México, descripción de la cadena, implicaciones y retos. In: Espitia R., E. (ed). Amaranto: Ciencia y Tecnología. Libro Científico No. 2. INIFAP/SINAREFI. México. pp: 315-330.
- Bertero, D., D. Medan, and A. Hall J. 1996. Changes in apical morphology during floral initiation and reproductive development in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). *Ann. Bot.* 78: 317-324.
- Bertin N. 1995. Competition for assimilates and fruit position affect fruit set in indeterminate greenhouse tomato. *Ann. Bot.* 75: 55-65.
- Bradley, D., R. Carpenter., L. Copsey., C. Vincent., S. Rothstein, and E. Coen. 1996. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*. *Nature* 379: 791-797.
- Bull-Hereñu, K., and R. Claben-Bockhoff. 2010. Developmental conditions for terminal flower production in apioid umbellifers. *Plant Divers. Evol.* 128: 221-232

The formation of the terminal flower is the morphological characteristic that indicates the determinate growth at the meristem level. A flat flower of the apical meristem is the characteristic of ontogeny that makes it possible to differentiate the determinate growth from the indeterminate. This coincides with ontogenetic studies related to determinate and indeterminate growth in *Daucus carota*, in which the apical meristem flattens before the transformation of the terminal flower (Bull-Hereñu and Claben-Bockhoff, 2010).

CONCLUSIONS

In this study, when analyzing the morphology of the inflorescences, as well as the ontogeny of the apical meristem in determinate and indeterminate growths, we found outstanding differences. Both phenotypes showed a paniculate inflorescence and the determinate growth had shorter branches and larger seed size. Determinate growth occurs in the main axis, secondary branches and glomerulus. In contrast, indeterminate growth continues with the production of flowers during the life cycle of the plant, which intensifies the phenological overlap in the main branch, secondary branches and glomerulus. The development of the apical meristem during the establishment of the inflorescence evidenced the transformation of the apical meristem into a flower in determinate plants.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank CONACYT for the partial financing of the present research within the project: Problemas Nacionales 248415, and for the doctoral scholarship granted to MJAD.

—End of the English version—



- Bull-Hereñu, K., and R. Claben-Bockhoff. 2013. Testing the ontogenic base for the transient model of inflorescence development. *Ann. Bot.* 112: 1543-1551
- Coen, E. S., and J. M. Nugent. 1994. Evolution of flowers and inflorescences. *Development* 120: 107-116.
- Cremer, F., L. Wolf-Ekkehard., H. Saedler, and P. Huijser. 2001. The delayed terminal flower phenotype is caused by

- a conditional mutation in the centroradialis gene of snap dragon. *Plant Physiol.* 126: 1031-1041.
- Endress K., P. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *J. System. Evol.* 48: 225-239
- Espitia E., R. 1994. Breeding of grain amaranth: A comprehensive review. *In: Paredes-López, O. Amaranth, Chemistry and Technology.* CRC Press, Boca Raton FL. pp: 23-38.
- Espitia R., E., D. Escobedo L., y M. Aguilar D. 2012. Estrategia y metodología para el mejoramiento genético del amaranto. *In: Espitia R., E. (ed). Amarantho: Ciencia y Tecnología. Libro Científico No. 2. INIFAP/SINAREFI. México.* pp: 227-247.
- Espitia E., R., D. Escobedo L., S. Mapes C., M. De la O C., M. Aguilar D., J. Hernández C., A. Ayala G., P. Rivas V., G. Martínez T., M. Ramírez V., y S. Morán B. 2012. Conservación de los recursos genéticos de amaranto (*Amaranthus spp.*) en México. *In: Espitia Rangel, E. (ed). Amarantho: Ciencia y Tecnología. Libro Científico No. 2. INIFAP/SINAREFI. México.* pp: 147-163.
- Ezhova, T. A., and A. A. Penin. 2001. A new BRACTEA (BRA) gene controlling the formation of an indeterminate bractless inflorescence in *Arabidopsis thaliana*. *Russ. J. Genet.* 37: 772-775.
- Fehr, W. 1993. Principles of Cultivar Development. Theory and Technique. 3th ed. Iowa State University. 535 p.
- Flores, O. H., E. Smets, and A. Vrijdaghs. 2008. Floral and Inflorescence Morphology and Ontogeny in *Beta vulgaris* with special emphasis on the ovary position. *Ann. Bot.* 102: 643-651.
- Ju, P. S., K. Jiang., M. Schatz, and Z. B. Lippman. 2012. Rate of meristem maturation determines inflorescence architecture in tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences. PNAS.* 109: 639-644.
- Kaur, H., and S. S. Banga. 2015. Discovery and mapping of *Brassica juncea* Adt, gene associated with determinate plant growth habit. *Theor. Appl. Genet.* 128: 235-245.
- Kulakow, P., A. and S. Jain. 1987. Genetics of grain amaranths. Variation and early response to selection in *Amaranthus cruentus* L. *Theor. Appl. Genet.* 74: 113-120.
- Marcelis, L. F. M. 1993. Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits. *Physiol. Plant.* 87: 313-320.
- Penin, A., V. Choob, and T. Ezhova. 2004. Basic principles of terminal flower formation. *Russian J. Develop. Biol.* 36: 65-69.
- Preston, J. C. 2010. Evolutionary genetics of core eudicot inflorescence and flower development. *Int. J. Dev. Biol.* 4: 17-29.
- Ramírez V., M. L., E. Espitia R., A. Robledo P., C. Molina R., y R. Bernal M. 2012. Hábito de crecimiento de la inflorescencia y su relación con la calidad física y fisiológica de la semilla de amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.). *In: Espitia Rangel, E. (ed). Amarantho: Ciencia y Tecnología. Libro Científico No. 2. INIFAP/SINAREFI. México.* pp: 257-265.
- Richards, J. H. 2002. Flower and spikelet morphology in sawgrass, *Cladium jamaicense* Crantz (Cyperaceae). *Ann. Bot.* 90: 361-367.
- Sauer, J. D. 1950. The grain *Amaranthus*. A survey of their history and classification. *Ann. Mo. Bot. Gard. USA.* 37: 561-632.
- Townsen C., C. 1993. Families and genera of vascular plants. *In: Kubtzki, K. (ed). Springer-Verlag, Berlín.* pp: 70-91.
- Venskutonis, P. R., and P. Kraujalis. 2013. Nutritional components of amaranth seeds and vegetables: A review on composition, properties, and uses. *Comprehensive reviews in Food Science and Food Safety* 12: 381-412.