

ESTUDIOS SOBRE EL GENERO *DIGITARIA* (GRAMINEAE) I. ANATOMIA DE *DIGITARIA PHAEOTRIX* Y ESPECIES AFINES

Por ZULMA E. RUGOLO DE AGRASAR¹ y EVANGELINA SANCHEZ²

Summary This paper deals with the leaf anatomical characters of *Digitaria phaeotrix* (Trinius) L. Parodi and related species from South America. The species and varieties recognised for the area are the following: *D. chacoensis* (L. Parodi) Henrard; *D. enodis* (Hackel) L. Parodi; *D. leiantha* (Hackel) L. Parodi; *D. phaeotrix* var. *adusta* (Nees) Rúgolo; *D. phaeotrix* var. *hackelii* (Arechav.) Henrard; *D. phaeotrix* var. *saltensis* (Henrard) Rúgolo y *D. purpurea* Swallen. All the species belong to section *Calvulae* (Stapf) Henrard (1950). *D. leiantha* and *D. phaeotrix* var. *saltensis* included by Henrard (1950) in the section *Leianthae* must be considered as belonging to section *Calvulae*. *D. fiebrigii* (Hackel) Camus and *D. neesiana* Henrard are excluded from the *Calvulae* section. The species studied are C 4, K M S type, with centrifugal chloroplasts in the bundle sheath. The decarboxylating enzyme that predominates in the bundle sheath is the NADP-me. The species show the following leaf anatomical characters: 1) Adaxial ribs and deep furrows; 2) Stomata only on adaxial surface, they are placed at the bottom of the furrows and protected by the papillae of the contiguous long cells; 3) Bulliform cells indistinct not arranged in regular groups; 4) Abaxial surface smooth; epidermal cells with outer walls thickened; 5) Stomata absent on abaxial surface; 6) Outline of the lamina convolute or U-shape, very seldom flat. An anatomical key for the species is given. References about the morphology of the glumella hairs and the spikelets pedicels are included. All the characters are described and illustrated. SEM microphotographs are shown. Critical remarks on the most closely related species have been done.

INTRODUCCION

Digitaria es un género cosmopolita que comprende alrededor de 300 especies (Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987). En la Argentina está representado por unas 25 especies introducidas y nativas de América del Sur (Rúgolo de Agrasar, 1974, 1976).

La finalidad de este estudio es describir la anatomía foliar de las especies que habitan en la Argentina y países limítrofes y seleccionar aquellos caracteres de valor taxonómico. Ello permitirá complementar los caracteres exomorfológicos tomados en consideración por Henrard (1950), en la compleja clasificación infragenérica de *Digitaria*. Al mismo tiempo aportará datos interesantes a la delimitación

específica y a deducir el tipo bioquímico al cual pertenecen cada una de las especies.

En esta primera contribución se estudia *D. phaeotrix* (Trin.) L. Parodi y las siguientes especies y variedades sudamericanas relacionadas con ella: *D. chacoensis* (L. Parodi) Henrard, *D. enodis* (Hackel) L. Parodi, *D. leiantha* (Hackel) L. Parodi, *D. phaeotrix* var. *adusta* (Nees) Rúgolo, *D. phaeotrix* var. *hackelii* (Arechav.) Henrard, *D. phaeotrix* var. *saltensis* (Henrard) Rúgolo y *D. purpurea* Swallen.

Estos taxones fueron incluidos por Henrard (1950) en dos secciones: *Calvulae* (Stapf) Henrard y *Leianthae* Henrard de difícil delimitación.

Se incluyen también algunas observaciones sobre el indumento piloso de las espiguillas y el pedicelo.

MATERIALES Y METODOS

El método seguido en la realización de este estudio consiste en la obtención de cortes transversales, paradermales y diafanizados a nivel del tercio medio de las láminas foliares, utilizándose la penúltima hoja de la caña florífera.

¹Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Instituto de Botánica Darwinion, Labardén 200, 1642 San Isidro, Buenos Aires, República Argentina.

²Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Div. Plantas Vasculares y Anatomía Vegetal, Avda. Angel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, República Argentina.

El material, en su mayoría proveniente de ejemplares de herbario fue hidratado en agua destilada durante 24-48 horas. Los cortes se obtuvieron a mano alzada, algunos fueron vaciados con hipoclorito de sodio y coloreados con Alcian Blue-Safranina (Cutler, 1978); se utilizaron también cortes sin vaciar para la observación de los cloroplastos, su morfología y distribución.

Los materiales previamente fijados en FAA se trataron previamente con alcohol 70°, 50° y agua destilada sucesivamente.

Los diafanizados se realizaron utilizando la técnica descrita por Stritmater (1973). Para la observación de los caracteres epidérmicos se obtuvieron fragmentos de epidermis por el método de Metcalfe (1960).

Para la observación de las células suberosas se realizaron tinciones con Safranina o Sudan III. Para detectar la presencia de cristales se recurrió al uso de luz polarizada.

Se realizaron observaciones sobre lámina foliar (en superficie y transcortes) y de glumelas con el Microscopio Electrónico de Barrido, (MEB Jeol JSM 35 F del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido, Facultad de Odontología, UBA).

Para estos estudios los materiales deshidratados se adhieron sobre cinta engomada; posteriormente fueron tratados con carbono y metalizados con oro-paladio en un evaporador al vacío.

Los dibujos son originales y han sido realizados con un Microscopio Wild M 20 EB, con dispositivo de dibujo.

Al ilustrar o describir ambas epidermis se considera a las células en sentido vertical, paralelas al eje longitudinal de la hoja.

Los números consignados entre paréntesis, al describir algunos de los caracteres histofoliares y epidérmicos, corresponden a los asignados por Ellis (1976, 1979).

Los esquemas de las transecciones fueron diseñados de acuerdo a las referencias siguientes:

1. Línea periférica: epidermis
2. Punteado interno: clorénquima
3. Zonas en negro: esclerénquima
4. Zonas en blanco: parénquima incoloro

En algunos de los esquemas la costilla central está delimitada por líneas interrumpidas.

En la descripción anatómica se incluye la fórmula vascular; en ella los números arábigos indican la categoría del haz vascular: primario o terciario (Caro, 1966: 11-13); los indicados entre paréntesis pueden estar ausentes; el número romano indica la categoría del haz vascular de la costilla principal (Caro y Sánchez, 1971: 642).

Los materiales estudiados pertenecen a las Instituciones cuyas siglas figuran en el Index Herbario-

rum (Regn. Veg. 106, 1981), a cuyos curadores expresamos nuestro agradecimiento.

Material examinado

Digitaria chacoensis (Trinius) Henrard

ARGENTINA. Pcia. Chaco: Dpto. San Fernando, Resistencia, a orillas del río San Fernando, 1-I-1928, L. R. Parodi 8250 (Tipo de *D. phaeotrix* var. *chacoensis* L. Parodi, BAA); Embarcación, bordes arenosos del Río Paraná, s./f., L. R. Parodi 1575 (Paratipo, BAA).

Digitaria enodis (Hackel) L. Parodi

URUGUAY. Dpto. Canelones, La Floresta, II-1936, B. Rosengurt B-29 (BAA, CTES). Dpto. Florida, Timote, VI-1936, J. P. Gallinal 1013 (BAA); Ea. Santa Clara, parcela Zipitua, 20-IV-1931, J. P. Gallinal et al. B. 1647 (LIL); Río Yí y Ao. Mansavillagra, 24-XII-1936, B. Rosengurt B-821 (BAA); Co. Colorado, XII-1920, A. Montoro Guarch 411 (BAA). Dpto. Minas, Puntas del Río Santa Lucía, verano-1935, B. Rosengurt B/4 (BAA). Dpto. Rivera, próximo al Río Negro, ruta 26, 24-I-1958, B. Rosengurt B-6952 (BAA). Dpto. Rocha, de La Paloma a Novia Muerta, I-1926, I. Schroeders s.n. (C. Osten 19534, BAA). Dpto. Soriano, J. Jackson, III-1937, B. Rosengurt B-1254 (BAA). Dpto. Montevideo, Montevideo, s.f., Filipone 4988 (BAA, CTES).

Digitaria leiantha (Hackel) L. Parodi

ARGENTINA. Prov. Misiones: C. S. Spégazzini 6/84 (LP 13427); Dpto. Candelaria, Loreto, 19-II-1961, J. P. Montes 12328 (LP). Prov. Chaco: verano-1917, L. R. Parodi 4704 (BAA); Dpto. San Fernando, Colonia Resistencia, I-1886, C. Spégazzini s.n. (LP). Prov. Corrientes: Dpto. Empedrado, Manuel Derqui, 11-III-1950, G. J. Schwarz 10160 (LIL); Dpto. San Miguel, 21 km S de Loreto, 7-III-1974, A. Schinini et al. 8322 (BAA, LIL).

PARAGUAY. Gran Chaco, in campis altis in regione cursus inferioris fluminis Pilcomayo, T. Rojas 111 (Isotipo, BAA).

Digitaria phaeotrix var. *adusta* (Nees) Rúgolo

ARGENTINA. Prov. Formosa: Dpto. Pirané, al sur de Casco Cué, 20-II-1946, I. Morel 978 pr. part. (LIL). Prov. Chaco: Dpto. Fontana, III-1938, T. Meyer 3323 (LIL). Prov. Corrientes: Dpto. Empedrado, Ao. González, ruta 12, 27-II-1974, C. Quarín et al. 2219 (BAA, SI); El Sombrerito, Est. INTA, 24-I-1974, C. Quarín et al. 1992 (BAA, SI); 5-II-1969, R. Carnevalli 1287 (CTES); Dpto. Ituzaingó, aprox. 3 km empalme rutas 12 y 34, 20-II-1982, R. Carnevalli 5447 (CTES); Dpto. Monte Caseros, camino de Monte Caseros a Juan Pujol, 6-III-1951, E. G. Nicora 5803 (LIL); Dpto. Saladas, Est. Rincón del Ambrosio, 3-II-1950, G. J. Schwarz 9535 (CTES, LIL). Prov. Santa Fe: Dpto. Gral. Obligado, camino de Reconquista a Romang, I-II-1936, M. Job 1009 (LP, SI); Pórrero 25 de Mayo, 8-III-1939, T. Meyer 2539 (LIL); Dpto. Vera, ruta 11 y Ao. Toba, 25-II-1980 (BAA, CTES). Pcia. Entre Ríos, Dpto. Colón, ruta 14, Ao. El Palmar, 19-XII-1988, Z. Rúgolo 1208 (SI).

URUGUAY. Dpto. Rivera, ruta 30, cerca de Ao. Rubio, Tranqueras, 1-II-1958, B. Rosengurt B-7124 (BAA, SI).

Digitaria phaeotrix var. *hackelii* (Arechav.) Henrard

ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. San Miguel, Colonia Caimán, 2-II-1946, T. Ibarrola 4798 (LIL); Dpto.

Empedrado, El Sombrerito, Estación INTA, 24-I-1974, C. Quarín et al. 1978 (LIL, BAA); Dpto. Monte Caseros, Monte Caseros, 19-II-1975, J. Prause s.n. (A. G. Schulz 18915, CTES). Prov. Buenos Aires, Capital Federal, Villa Ortúzar, cult. Jard. Bot. Fac. Agron. 24-III-1962, s. leg. (BAA 1785).

Digitaria phaeotrix var. *phaeotrix*

ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. Paso de Los Libres, campo militar Gral. Avalos, 6-IV-1972, R. Carnevalli 3180 (CTES). Prov. Entre Ríos: Dpto. Federación, Isthilart, 18-II-1945, C. L. Schulz 590 (LIL). Prov. Buenos Aires: Pdo. Junín, Agustina, 18-X-1940, A. L. Cabrera 6557 (SI) y 6557 1/2 (LP); a 5 km dirección Fortín Tiburcio y Gral. Arenales, camino de tierra junto al ferrocarril, 1-II-1989, Z. Rúgolo 1215, (SI).

BRASIL. Edo. Sta. Catarina, Mun. São Joaquim, Chapada Bonita, 6 km west of São Joaquim toward Estancia, 18-XII-1971, L. B. Smith et R. M. Klein 15877 (SI).

URUGUAY. Dpto. Florida: entre Ao. Timote y Mansavillagra, 1-XI-1946, Castellanos 2120 (LIL); Dpto. Soriano, Estación Jackson, Ea. Monzón, 9-XI-1943, J. P. Gallinal et al. PE. 5364 (BAA, LP, SI); Dpto. Durazno, Durazno, campo de aviación, I. Barrêto 1679 (BAA).

Digitaria phaeotrix var. *saltensis* (Henrard) Rúgolo

ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. Paso de los Libres, 8-XI-1978, J. Fernández 518 (BAA, CTES, SI); Dpto. Santo Tomé, ruta 37, 5 km E de Gob. Virasoro, 14-XI-1974, A. Schinini y R. Carnevalli 10556 (BAA). Prov. Entre Ríos: Dpto. Concordia, Salto Grande, 12-X-1968, A. L. Cabrera et al. 19275, 19277 (LP).

URUGUAY. Dpto. Salto: San Antonio, 3-X-1959, B. Rosengurt B-7738 (BAA); San Antonio, G. Orihuela 224 (Isotipo, BAA).

Digitaria purpurea Swallen

BRASIL. Edo. Paraná: Ponta Grossa, próximo a Vila Vehl, 11-X-1976, L. Th. Dombrowski 6487 (PKDC); próximo a Furnas, 25-X-1976, L. Th. Dombrowski 6515 y 6527 (SI); 23. Turma, in campo, 20-X-1914, P. Dusén 15670 (Isotipo, SI); Desvío Rivas, XII-1952, A. Araujo 177 (BAA).

ANTECEDENTES ANATOMICOS DEL GENERO DIGITARIA

El género *Digitaria* ha sido poco estudiado desde el punto de vista anatómico-foliar. Los trabajos existentes hacen referencia a un número reducido de especies, algunas de las cuales se encuentran presentes en América del Sur.

Hasta el presente son escasos los trabajos que incluyen descripciones de la epidermis y transcorte foliar de las especies tales como Metcalfe (1960) y Webster (1983, 1987), información de gran importancia como complemento de estudios exomorfológicos y sistemáticos.

Metcalfe (1960), resume la bibliografía existente hasta ese momento y describe 5 especies, de las cuales una habita en América. Webster (1983) estu-

dia el género *Digitaria* en Australia e incluye estudios anatómicos de 4 especies presentes también en la Argentina y países limítrofes. Recientemente Webster (1987), estudia 6 especies de la flora norteamericana de las cuales 4 están representadas en América del Sur.

Ellis (1977), analiza 32 especies sudafricanas, de las cuales 4 también viven en el área tomada en consideración. Lo mismo ocurre con 6 de las 11 especies estudiadas por Brown (1977). Estos dos últimos autores clasifican las especies por sus caracteres anatómicos, fotosintéticos y bioquímicos.

Es interesante destacar que la mayoría de los estudios anatómicos se refieren principalmente al tipo bioquímico de las especies, tal como puede apreciarse en el Cuadro I.

El Cuadro I incluye las especies que se encuentran presentes en América del Sur, cuya anatomía foliar ha sido estudiada en algún aspecto. Ninguna de ella se encuentra relacionada con *D. phaeotrix* y las especies afines aquí tratadas.

Caracterización anatómico-foliar y tipo bioquímico del género *Digitaria*

Hasta donde se conocen sus especies actualmente, el género *Digitaria* puede clasificarse dentro del subtipo Kranz M S definido por Brown (1977). Ello significa que la vaina mestomática es la que aloja los cloroplastos especializados que caracterizan a las plantas C4. Esta vaina es homóloga a la endodermis por presentar sus células las paredes engrosadas, resistentes al ácido sulfúrico concentrado y bandas de Caspary (Brown, 1975: 396).

Estos caracteres se observan en los haces vasculares primarios; los haces terciarios presentan una sola vaina.

La posición de los cloroplastos especializados de la vaina Kranz es centrífuga (Gutiérrez et al. 1974, Prendergast and Hattersley, 1987). Bioquímicamente las plantas K, M S, se clasifican como NADP-me (nicotinamida adenín dinucleótido fosfato enzima málica), dado que ésta es la enzima descarboxilante que predomina en ellas.

Dentro de este contexto Ellis (1977) encuadra 30 de las especies estudiadas, pero 2 (*D. flaccida* Stapf y *D. nitens* Rendle) son clasificadas como plantas K, P S (vaina parenquimática con cloroplastos dispuestos en forma centrífuga) correspondiendo ambas al tipo bioquímico PCK (fosfo enol pirúvico carboxi-kinasa).

OBSERVACIONES

Caracteres anatómico-foliales de *D. phaeotrix* y especies afines

Cuadro I — Especies estudiadas desde el punto de vista anatómico foliar presentes en América del Sur. T.f.: transcorte foliar; E.ab.: epidermis abaxial; NADP-me: subtipo bioquímico al cual pertenecen.

Especies	T.f.	E.ab.	NADP-me	Autores
<i>D. aequiglumis</i> (Hackel et Arechav.) L. Parodi		X		Webster (1983)
<i>D. bicornis</i> (Lam.) Roem. et Schultes	X			Prendergast and Hattersley (1987)
<i>D. californica</i> (Benth.) Henrard (= <i>Trichachne californica</i> (Benth.) Chase	X		X	Webster (1983) Brown (1977)
<i>D. ciliaris</i> (Retz.) Koel. (= <i>D. adscendens</i> (Kunth) Henrard)		X		Webster (1983)
<i>D. eriantha</i> ssp. <i>pentzii</i> (Stent) Kok (= <i>D. decumbens</i> Stent)	X		X	Brown (1977); Ellis (1977)
<i>D. horizontalis</i> Willd.		X		Webster (1987)
<i>D. insularis</i> (L.) Mez (= <i>Trichachne insularis</i> (L.) Nees)	X	X		Metcalfe (1960) Brown (1977)
<i>D. sacchariflora</i> (Raddi) Henrard (= <i>Trichachne sacchariflora</i> (Raddi) Nees)	X		X	Brown (1977)
<i>D. sanguinalis</i> (L.) Scop.	X		X	Hattersley and Watson (1976) Gutierrez et al. (1977) Brown (1977); Ellis (1977) Webster (1987) Prendergast and Hattersley (1987)
<i>D. ternata</i> (A. Rich.) Scop.	X		X	Ellis (1977) Prendergast and Hattersley (1987)
<i>D. violascens</i> Link		X		Webster (1987)

Transcorte foliar

A. Transcorte de contorno en forma de U, convoluto, hasta plano en *D. leiantha* (118, 101), (Fig. 2, E). Cara adaxial con costillas, surcos más o menos profundos. En los surcos adaxiales (206) se observan células buliformes inconspicuas; la profundidad de los mismos es de 125-500 µm. Cara abaxial lisa, no surcada (229).

B. Clorénquima compacto, con escasos espacios intercelulares, conspicuamente radiado, interrumpido a nivel de los haces vasculares primarios por trabas de células incoloras y esclerénquima. Las células del clorénquima son parenquimáticas típicas, las células raquimorfos son escasas.

En su mayoría, las células clorénquimáticas contienen cristales prismáticos de oxalato de calcio que alcanzan de 3-10 µm de longitud (Fig. 3).

C. Vaina mestomática Kranz rodeando los haces vasculares primarios, constituida por células

pequeñas de paredes engrosadas. Los cloroplastos se disponen en forma centrífuga (Fig. 1, H y 2, C). Las células de la vaina vistas en corte longitudinal radial son más largas que anchas (Fig. 2, H), de tipo panicoide, (Brown, 1974); algunas pueden contener cristales de oxalato de calcio. La vaina mestomática está interrumpida por trabas de células incoloras y esclerénquimáticas.

La vaina Kranz de los haces terciarios presenta células de mayor tamaño (Fig. 2, A).

D. Vaina perifloemática presente en los haces vasculares primarios; en *D. chacoensis* puede observarse incompleta (Fig. 2, C).

E. Los haces vasculares son primarios y terciarios; estos pueden ser de dos rangos, los mayores generalmente van acompañados por costillas y esclerénquima subepidérmico. Están dispuestos en más de una serie, (435) con excepción de *D. chacoensis* en donde se ha observado una tendencia a ubicarse en una serie. Los haces vasculares prima-

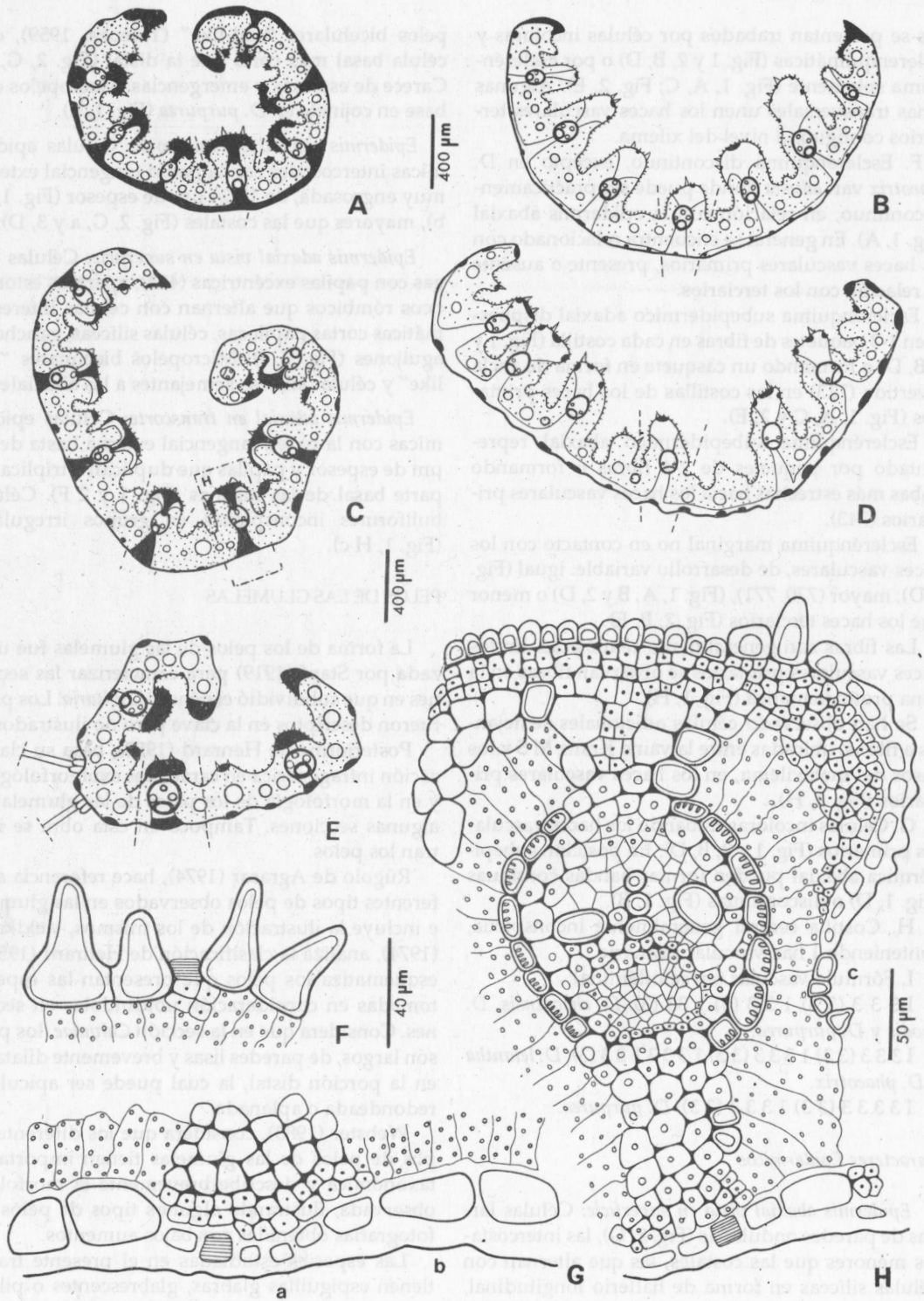


Fig. 1.— A, B, C, D, E, transcortes de láminas; F, epidermis adaxial en transcorte; G, epidermis abaxial en transcorte: a, zona costal, b, zona intercostal; H, detalle de una costilla con un haz vascular primario: c, células buliformes. A: *Digitaria phaeotrix* var. *adusta* (Rosengurtt B-7124); B: *D. phaeotrix* var. *phaeotrix* (Barreto 1679); C, H: *D. phaeotrix* var. *hackelii* (Quarin 1978); D, F, G: *D. phaeotrix* var. *saltensis* (Oribuela 224); E: *D. purpurea* (Araujo 177).

rios se presentan trabados por células incoloras y esclerenquimáticas (Fig. 1 y 2, B, D) o por esclerenquima solamente (Fig. 1, A, C; Fig. 2, E). Algunas venas transversales unen los haces vasculares terciarios contiguos a nivel del xilema.

F. Esclerenquima discontinuo, excepto en *D. phaeotrix* var. *adusta* donde puede ser prácticamente continuo, en relación con la epidermis abaxial (Fig. 1, A). En general se encuentra relacionado con los haces vasculares primarios, presente o ausente en relación con los terciarios.

Esclerenquima subepidémico adaxial dispuesto en 1-3 paquetes de fibras en cada costilla (Fig. 1 y 2, B, D) o formando un casquete en forma de ancla invertida (723) en las costillas de los haces primarios (Fig. 1, A, C y 2, E).

Esclerenquima subepidémico abaxial representado por paquetes de 2-4 fibras o formando trabas más estrechas hacia los haces vasculares primarios (743).

Esclerenquima marginal no en contacto con los haces vasculares, de desarrollo variable: igual (Fig. 1, D), mayor (770, 771), (Fig. 1, A, B y 2, D) o menor que los haces terciarios (Fig. 2, B, E).

Las fibras son generalmente celulósicas. En los haces vasculares primarios se observan fibras en la zona protoxilemática (Fig. 1, H).

Se han observado células adicionales semejantes a fibras, ubicadas entre la vaina Kranz MS y los vasos del metaxilema, en los haces vasculares primarios (Fig. 1, H).

G. Células incoloras trabando los haces vasculares primarios (Fig. 1 y 2, B, D). En posición subepidémica abaxial pueden formar bandas continuas (Fig. 1, D) o discontinuas (Fig. 1, B).

H. Costilla central generalmente inconspicua, conteniendo 1 haz vascular primario.

I. Fórmula vascular (en semilamina):

I 3 3 3 (3 3) 1 3 3 (3) 1 33 (3): *D. chacoensis*, *D. enodis* y *D. purpurea*.

I 3 3 3 (3 3) 1 3 3 3 (3 3) 1 3 3 3 1 3 3 (3): *D. leiantha* y *D. phaeotrix*.

I 3 3 3 3 (3 3) 1 3 3 3 (3 3): *D. purpurea*.

Caracteres Epidérmicos

Epidermis abaxial vista en superficie: Células largas de paredes onduladas (Fig. 2, G), las intercostales menores que las costales, las que alternan con células silíceas en forma de halterio longitudinal, generalmente de eje corto (Fig. 2, G, d; I, f), a veces de eje largo, nodulares y de formas diversas. Las células largas intercostales pueden ser hasta cuatro veces mayores que las costales en longitud. Micro-

pelos bicelulares "rod-like" (Tateoka, 1959), con célula basal más corta que la distal (Fig. 2, G, c). Carece de estomas y emergencias. Macropelos con base en cojinete en *D. purpurea* (Fig. 1, E).

Epidermis abaxial en transcorte: Células epidérmicas intercostales con la pared tangencial externa muy engrosada, de 12-24 μm de espesor (Fig. 1, G, b), mayores que las costales (Fig. 2, G, a y 3, D).

Epidermis adaxial vista en superficie: Células largas con papilas excéntricas (424); aparatos estomáticos rómbicos que alternan con células interestomáticas cortas papilosas, células silíceas, ganchos y aguijones (Fig. 2, I). Micropelos bicelulares "rod like" y células silíceas semejantes a las abaxiales.

Epidermis adaxial en transcorte: Células epidérmicas con la pared tangencial externa hasta de 3,2 μm de espesor y papilas que duplican o triplican la parte basal de las mismas (Fig. 1 y 2 F). Células buliformes inconspicuas en grupos irregulares (Fig. 1, H c).

PELOS DE LAS GLUMELAS

La forma de los pelos de las glumelas fue utilizada por Stapf (1919) para caracterizar las secciones en que subdividió el género *Digitaria*. Los pelos fueron descritos en la clave pero no ilustrados.

Posteriormente Henrard (1950), basa su clasificación infragenérica en caracteres exomorfológicos y en la morfología de los pelos de las glumelas en algunas secciones. Tampoco en esta obra se ilustran los pelos.

Rúgolo de Agrasar (1974), hace referencia a diferentes tipos de pelos observados en las glumelas e incluye la ilustración de los mismos. Veldkamp (1974), analiza la clasificación de Henrard (1950) y esquematiza los pelos que presentan las especies tomadas en consideración ubicándolas en secciones. Considera que en la sección *Calvulae*, los pelos son largos, de paredes lisas y brevemente dilatados en la porción distal, la cual puede ser apiculada, redondeada o aplanada.

Webster (1983), considera que los diferentes tipos de pelos de las glumelas tienen importancia taxonómica y describe brevemente la morfología observada, ilustrando algunos tipos de pelos con fotografías obtenidas con bajos aumentos.

Las especies estudiadas en el presente trabajo tienen espiguillas glabras, glabrescentes o pilosas cuyo indumento castaño o rojizo oscuro está constituido por pelos claviformes largos, de paredes lisas, con breve dilatación distal, la cual puede ser más o menos apiculada (Fig. 4, C, D).

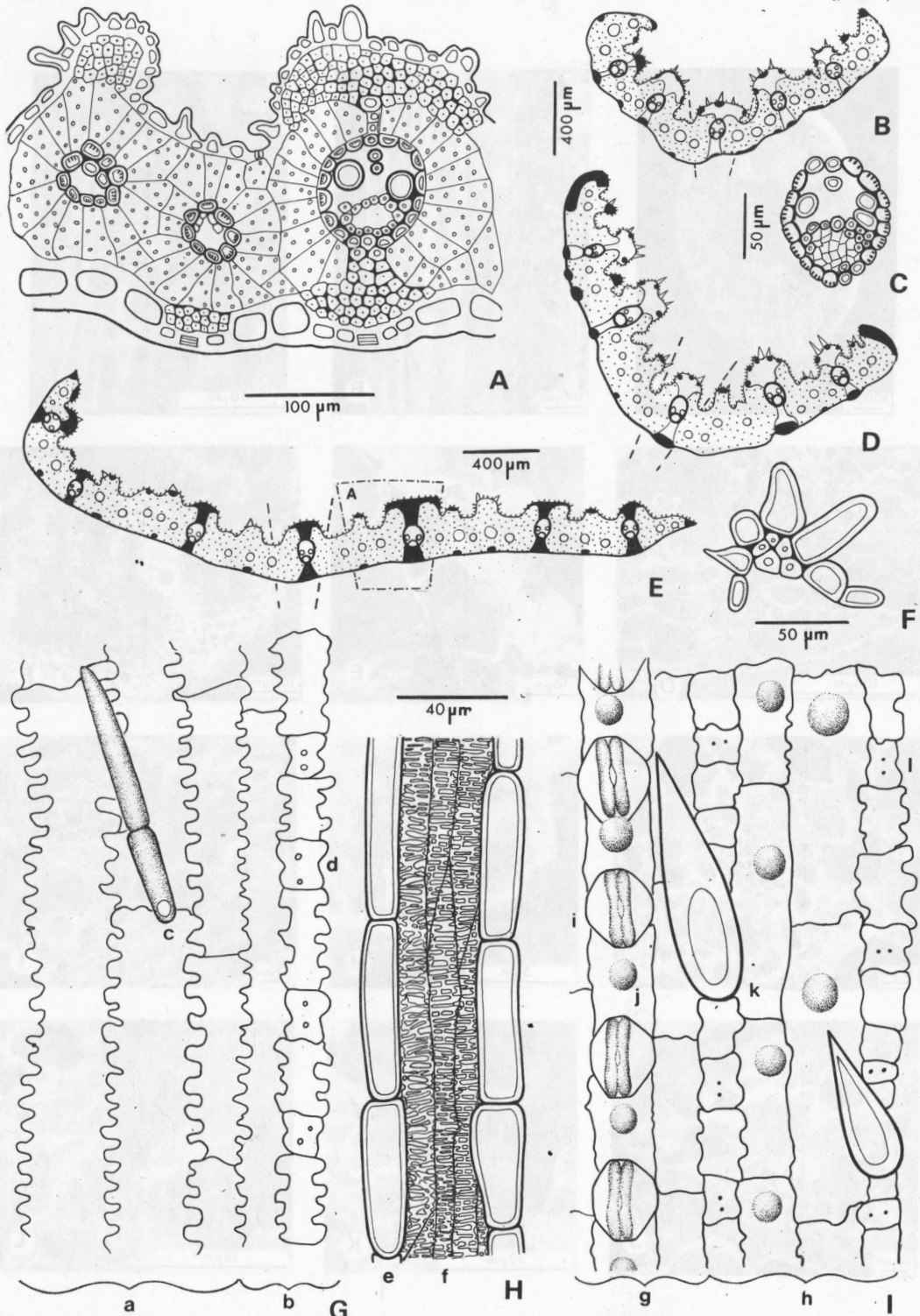


Fig. 2.— A, detalle de transcorte; B, D, E, transcortes foliares; C, haz vascular primario; F, células epidérmicas adaxiales con esclerenquima subepidérmico; G, epidermis abaxial vista en superficie: a, zona intercostal, b, zona costal, c, micropelo bicelular, d, célula silíceo; H, haz vascular en vista paradermal: e, células de la vaina Kranz, f, células del tejido conductor; I, epidermis adaxial vista en superficie: g, zona intercostal, h, zona costal, i, estoma, j, papila, k, agujón, l, célula silíceo. A, E, *Digitaria leiantha* (Rojas 111); B, C, D, *chacoensis* (L. Parodi 1575); D, F-I, *D. enodis* (Rosengurt B-6952).

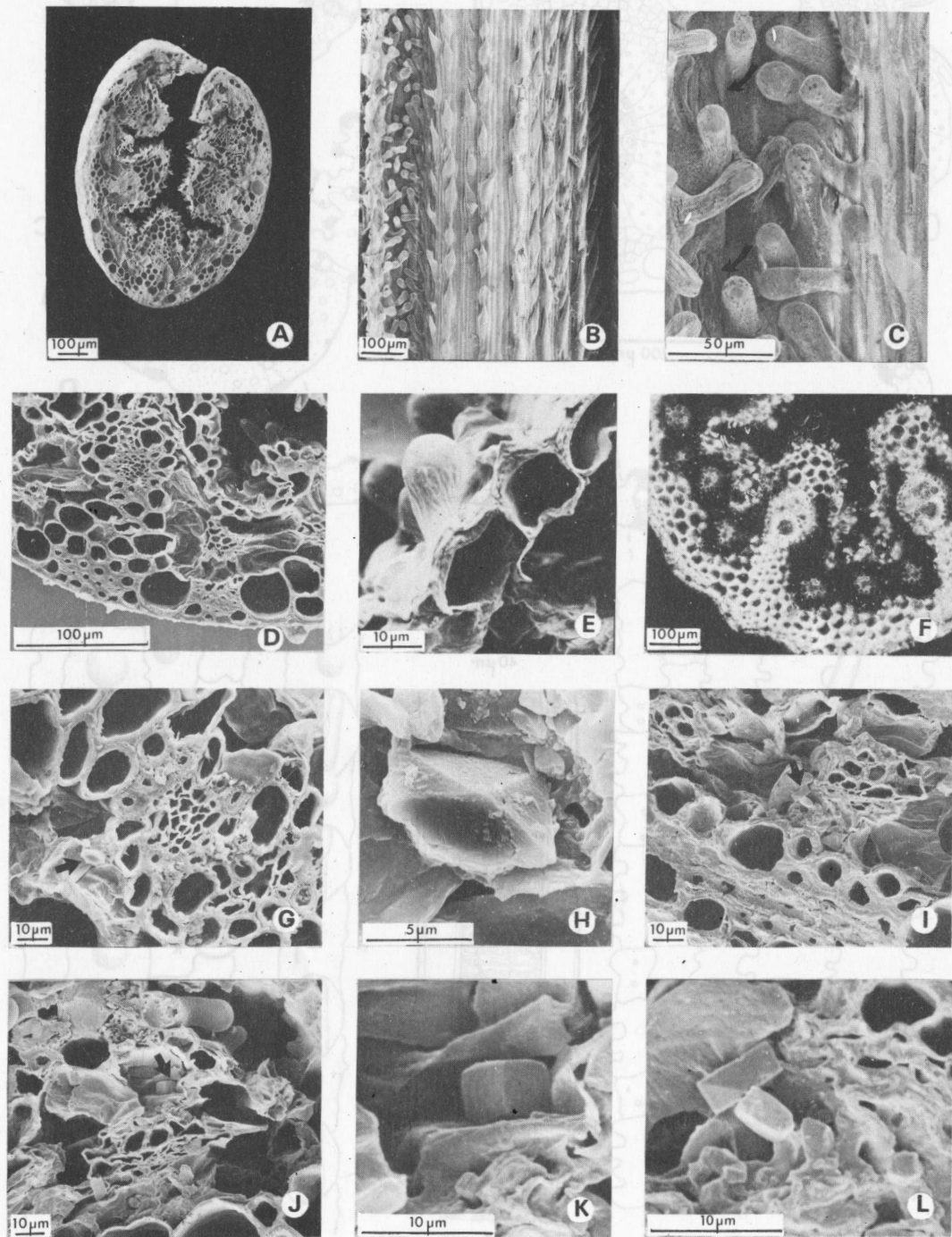


Fig. 3.— A, transcorte foliar; B, epidermis adaxial (costilla y surco); C, Detalle de un surco con papilas y estomas; D, detalle de un transcorte foliar; E, papilas en transcorte; F, transcorte con cristales visibles con luz polarizada; G, I, J, cristales en el clorénquima; H, K, L, Cristales prismáticos. A-C, E: *Digitaria phaeotrix* var. *hackelii* (BA:A 1785); D, F-L: *D. phaeotrix* var. *saltensis* (A. L. Cabrera 19275). Fotografías obtenidas con el M.E.B.

CLAVE DE LAS ESPECIES BASADA EN LOS CARACTERES HISTOFOLIARES

- A. Hojas planas. Costillas adaxiales con surcos poco profundos hasta de 100 μm . Haces vasculares trabados por esclerénquima. Ausencia de células incoloras subepidérmicas abaxiales. *D. leiantha*
- A'. Hojas convolutas o de contorno en forma de U en transcurso.
- B. Hacedillos vasculares primarios trabados por células incoloras. Paquetes de fibras esclerenquimáticas no relacionadas con los haces vasculares.
- C. Costillas adaxiales con surcos muy profundos de (250) - 300-500 μm . Parénquima incoloro subepidérmico abaxial presente. *D. phaeotrix*
var. *phaeotrix*
var. *saltensis*
- C'. Costillas adaxiales con surcos poco profundos de 80-125 μm . Parénquima incoloro subepidérmico abaxial ausente.
- D. Hacedillos vasculares generalmente en una serie. Esclerénquima marginal inconspicuo. Vaina perifloemática incompleta. *D. chacoensis*
- D'. Hacedillos vasculares dispuestos en más de una serie. Esclerénquima marginal conspicuo. Vaina perifloemática completa.
- E. Macropelos ausentes. *D. enodis*
- E'. Macropelos presentes. *D. purpurea*
- B'. Hacedillos vasculares primarios trabados por esclerénquima adaxial, en forma de ancla invertida. Esclerénquima abaxial en bandas de contorno subtriangular, más estrechas hacia el haz. Células incoloras escasas. Costillas adaxiales con surcos de 150-200 μm . *D. phaeotrix*
var. *adusta*
var. *hackelii*

DISCUSION

Tal como fue expuesto en la introducción, la clasificación infragenérica de *Digitaria* adoptada por Henrard (1950) es compleja y artificial. Las secciones se diferencian principalmente por caracteres exomorfológicos de las especies, incluyéndose en algunos casos la descripción de los pelos de las glumelas.

Las siguientes especies aquí estudiadas fueron incluidas en la sección *Calvulae* (Stapf) Henrard (1950): *D. chacoensis*, *D. enodis*, *D. phaeotrix*, *D. phaeotrix* var. *adusta*, *D. phaeotrix* var. *hackelii* y *D. purpurea*. En cuanto a *D. leiantha* y *D. phaeotrix* var. *saltensis* (sub. *D. saltensis*), fueron clasificadas en la sección *Leianthae* Henrard (1950), integrada por 8 especies, 2 sudamericanas, 3 de Africa, 1 de Panamá y 2 del sur de los Estados Unidos de Norteamérica.

Las diferencias entre las citadas secciones fueron basadas fundamentalmente en la pilosidad de las espiguillas: pilosas en *Calvulae* y glabras o casi glabras en *Leianthae*.

La sección *Calvulae*, integrada originalmente por 18 especies: 1 de América Central, 7 de América del Sur y las restantes de Asia y Africa (Henrard,

1950), actualmente cuenta con 23 especies dado que se han descrito nuevas entidades principalmente para Africa, Robyns y Van der Vecken (1952), Bosser (1968), Goethebeur y Van der Vecken (1975, 1980).

La morfología de los pelos de las glumelas tiene valor taxonómico; no obstante deberán examinarse las secciones a nivel mundial para comprobar la constancia.

La porción distal del pedicelo puede aportar también algún dato a la clasificación. Veldkamp (1973), reconoce 3 tipos morfológicos luego de la abscisión de la espiguilla: truncado, discoide y cupuliforme. En las especies estudiadas hemos podido observar el tipo discoide (Fig. 4, B); la epidermis del pedicelo presenta ganchos y aguijones.

Los estudios sistemáticos realizados (Rúgolo de Argasar, 1974) muestran la afinidad existente entre *D. leiantha* y *D. phaeotrix* var. *saltensis* con las restantes especies reunidas en la sección *Phaeotrichae* Rúgolo, nombre que deberá subordinarse a *Calvulae*.

El estudio de la anatomía foliar corrobora lo expuesto anteriormente y permite argumentar que las mencionadas especies comparten el mismo patrón de caracteres histofoliare:

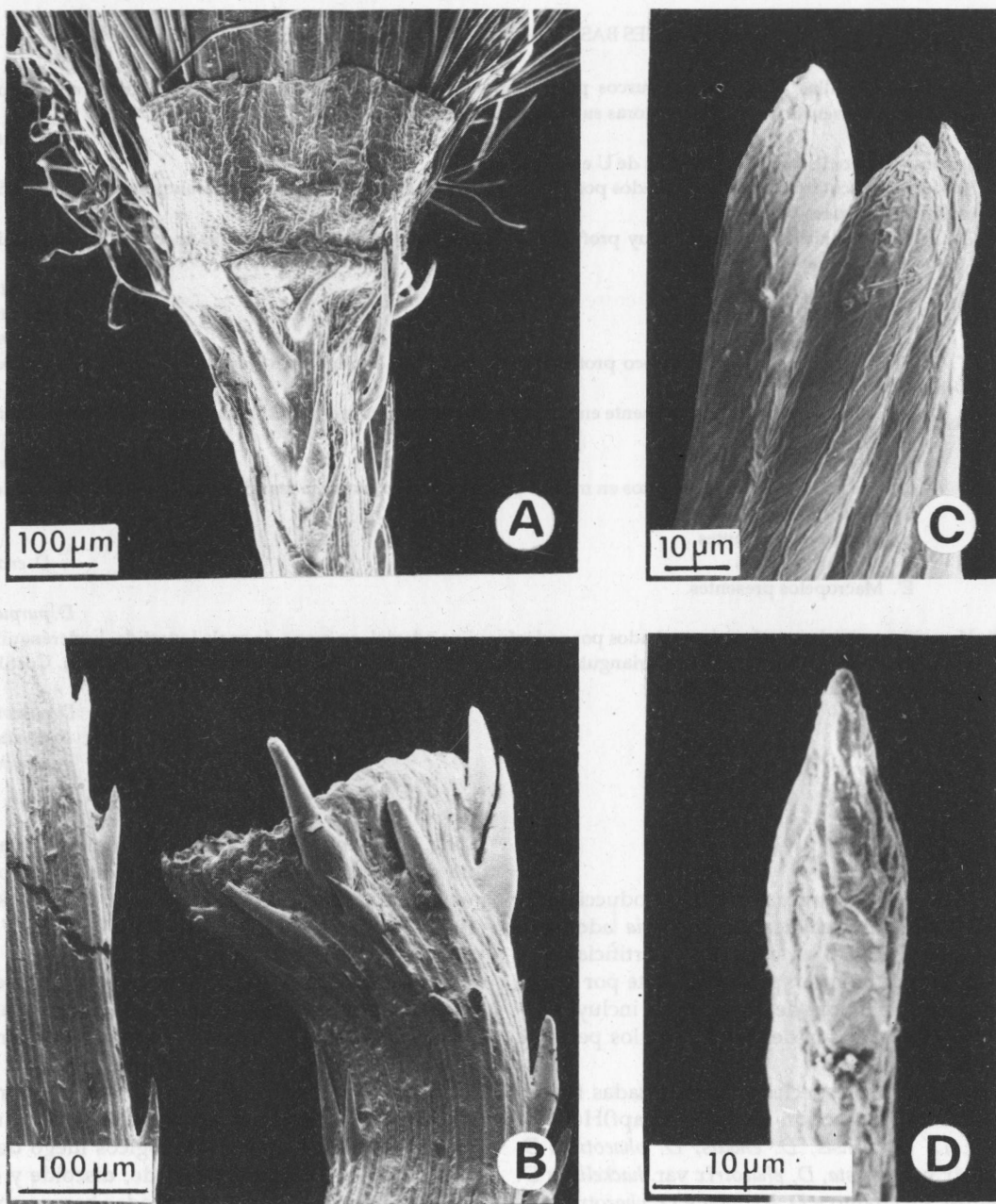


Fig. 4.— A, espiguilla: parte del pedicelo, gluma inferior y parte de la lemma estéril; B, porción distal del pedicelo y margen del raquis; C-D, pelos de la lemma estéril, parte distal. A, D: *Digitalia phaeotrix* var. *hackelii* (Ibarrola 4798); B: *D. phaeotrix* (Carnevali 3180); C: *D. phaeotrix* var. *hackelii* (A. G. Schulz 18915) Fotografías obtenidas con el M.E.B.

a. Cara adaxial surcada, surcos más o menos profundos.

b. Estomas presentes sólo en la cara adaxial, ubicados en los surcos y protegidos por las conspicuas papilas de las células epidérmicas circundantes.

c. Células buliformes poco diferenciadas.

d. Cara abaxial no surcada.

e. Epidermis abaxial con células de paredes tangenciales externas engrosadas, sin estomas.

f. Láminas generalmente convolutas, de contorno en U en transcurso, excepcionalmente planas.

El punto b. no concuerda con lo expuesto por Renvoize (1987: 748), quien observa para el género *Digitaria*, escasez o ausencia de estomas en la epidermis adaxial. Tampoco se han observado haces cuaternarios en relación con las células buliformes, carácter que Renvoize (1987: 748) atribuye a las *Panicaceae* C4 MS.

Las células raquimorfias son escasas en el clorénquima, carácter también observado en el género *Echinochloa* (Sánchez, 1967).

Las células adicionales observadas entre la vaina Kranz y los vasos del metaxilema (Ellis, 1977: 75), han sido observadas en *D. phaeotrix* var. *hackelii* con mayor constancia que en los restantes taxones.

Con respecto a los pelos de las espiguillas, se concuerda con lo observado por Robyns y Van der Vecken (1952), para una especie africana cuyos pelos son levemente claviformes y apiculados; carácter observado también por Veldkamp (1973) y Rúgolo de Agrasar (1974). Hasta el momento no se han encontrado pelos de paredes onduladas tales como los que ilustra Goetghebeur y Van der Vecken (1975), para una especie africana de la sección *Calvulae*.

CONCLUSIONES

El estudio de la anatomía foliar permitió establecer que *D. phaeotrix* y las especies afines tomadas en consideración constituyen un grupo con características propias que integran la sección *Calvulae* (Stapf) Henrard (= *Phaeotrichae* Rúgolo, 1974), confirmándose la inclusión de *D. leiantha* y *D. phaeotrix* var. *saltensis* en dicha sección.

Se confirma también la afinidad de *D. phaeotrix* var. *phaeotrix* con *D. phaeotrix* var. *saltensis*, la cual sólo se diferencia por las espiguillas glabérrimas (Rúgolo, 1974: 111). Lo mismo puede decirse para *D. phaeotrix* var. *adusta* y *D. phaeotrix* var. *hackelii*, que en ocasiones conviven y cuya anatomía foliar muestra extremos con caracteres propios (Fig. 1, A, C), pero también numerosos casos intermedios.

Se excluye de la provincia de Buenos Aires a *D. phaeotrix* var. *adusta*, citada por Rúgolo de Agrasar (1974) de acuerdo al ejemplar A. L. Cabrera 6557. La colección de nuevos materiales (Rúgolo 1215), en la correspondiente localidad (49 años después de la primera recolección), permitió observar que los caracteres exomorfológicos responden a la var. *phaeotrix*. No obstante, la pilosidad de las espiguillas puede ser más o menos abundante. En lo que respecta al tamaño de las plantas y características

de las inflorescencias, la población estudiada responde a la var. *phaeotrix*, criterio confirmado por los estudios anatómicos.

Cabe destacar que hasta el presente *D. phaeotrix* var. *phaeotrix* en la Argentina, sólo ha sido coleccionada en Corrientes, Entre Ríos y en Buenos Aires, donde ocupa un área muy restringida.

Todas las especies responden al tipo C4 con vaina Kranz MS, con cloroplastos centrífugos, por cuanto se deduce que son especies del subtipo bioquímico NADP-me.

Cuando las espiguillas son pilosas, el indumento puede ser más o menos abundante, pero presenta caracteres constantes en todas las especies estudiadas. Los pelos son generalmente castaños, purpúreos o rojizo oscuro, excepcionalmente blanquecinos; son claviformes y presentan una leve dilatación distal apiculada. *D. phaeotrix* var. *hackelii* presenta pelos más gruesos y rígidos que los restantes taxones. No se han observado diferencias entre los pelos de la lemma estéril y aquellos de la gluma superior (Fig. 4).

Se excluyen de la sección *Calvulae* a *D. fiebrigii* (Hackel) Camus y *D. neesiana* Henrard por sus caracteres exomorfológicos, por su anatomía foliar y por la morfología de los pelos de la espiguilla. Con respecto a la anatomía foliar estas especies se diferencian principalmente por los siguientes caracteres: cara adaxial con surcos poco profundos; estomas presentes en ambas caras y células buliformes conspicuas, (Rúgolo de Agrasar y Sánchez, trabajo en preparación).

Las especies sudamericanas que integran la sección *Calvulae* se reducen a 5, una de ellas con 3 variedades.

Es interesante destacar que todas estas especies viven en lugares húmedos, fácilmente inundables, no xéricos. Es notable que su anatomía foliar presenta caracteres típicos de la economía de agua tales como:

- a. Láminas en su mayoría convolutas y rígidas, con surcos adaxiales más o menos profundas donde se alojan estomas protegidos por papilas.
- b. Epidermis abaxial con gruesa pared externa, sin estomas.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha sido apoyado con fondos del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) mediante el P.I.D. 9148/01.

Nuestro reconocimiento a las técnicas María D. Montero por la preparación de los materiales histológicos y a Delia Garrone por las ilustraciones.

BIBLIOGRAFIA

- BOSSER, J. 1968. Note sur les graminées de Madagascar-VII. *Adansonia*, ser. 2, 8 (4): 513-522.
- BROWN, W.V. 1974. Another cytological difference among the Kranz subfamilies of *Gramineae*. *Bull. Torrey Bot. Club* 101 (3): 120-124.
- 1975. Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue. *Amer. J. Bot.* 62 (4): 395-402.
- 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in Grass Systematics. *Mem. Torrey Bot. Club* 23 (3): 1-97.
- CARO, J.A. 1966. Las especies de *Stipa* (*Gramineae*) de la region central argentina. *Kurtziana* 3: 7-119, f. 1-23.
- CARO, J.A. y E. SANCHEZ. 1971. La identidad de *Stipa brachychaeta* Godron, *S. caudata* Trinius y *S. bertrandii* Philippi. *Darwiniana* 16 (4): 637-653.
- CUTLER, D. 1978. Applied plant anatomy. *Academic Press*, London.
- ELLIS, R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the *Poaceae*. I. The leaf-blade as view in transverse section. *Bothalia* 12 (1): 65-109.
- 1977. Distribution of the Kranz syndrome in the southern African *Eragrostioideae* and *Panicoidaeae* according to bundle sheath anatomy and cytology. *Agroplanta* 9: 73-110.
- 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the *Poaceae*. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12 (4): 641-671.
- FREIER, F. 1959. Las células clorenquimáticas del mesófilo de las Gramíneas. *Revista. Argent. Agron.* 26 (1-2): 1-16, f. 1-3.
- GOETGHEBEUR, P. 1980. Studies in *Poaceae* 2. A new species of *Digitaria* section *Calvulae* and a reexamination of *Digitariopsis* and *Digitaria* sections *Flaccidulae* and *Monodactylae*. *Landbouwhogeschool Wageningen Misc. Pap.* 19: 145-153.
- & P. VAN DER VECKEN. 1975. New taxa in the genus *Digitaria* Haller (*Poaceae*) in Africa. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 45: 397-319.
- GUTIERREZ, M., V.E. GRACEN and G.E. EDWARDS. 1974. Biochemical and cytological relationships in C4 plants. *Planta* 119: 279-300.
- HATTERSLEY, P.W. and L. WATSON. 1976. C4 Grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. *Austr. J. Bot.* 24 (2): 297-308.
- HENRARD, J. Th. 1950. Monograph of the genus *Digitaria*, 999 p. Leiden.
- METCALFE, C.R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. 1. *Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- NICORA, E.G. y Z.E. RUGOLO de AGRASAR. 1987. Los géneros de gramíneas de América Austral. 611 p. Editorial Hemisferio Sur.
- RENVOIZE, S.A. 1987. A survey of leaf-blade anatomy in grasses XI. *Panicaceae*. *Kew Bull.* 42 (3): 739-768.
- PRENDERGAST, H.D.V. and P.W. HATTERSLEY. 1987. Australian C4 grasses (*Poaceae*) leaf blade anatomical features in relation to C4 acid decarboxylation types. *Austr. J. Bot.* 35 (4): 355-382.
- ROBYNS, W. et P. VAN DER VECKEN. 1952. *Digitariae novae congolanae africanaeque*. *Bull. Jard. Bot. Etat* 22: 143-153.
- RUGOLO DE AGRASAR, Z.E. 1974. Las especies del género *Digitaria* (*Gramineae*) de la Argentina. *Darwiniana* 19 (1): 65-165.
- 1976. Novedades en el género *Digitaria* (*Gramineae*). *Hickenia* 1 (5): 21-27.
- STAPF, O. 1919. *Gramineae (Digitaria)* in Prain, *Flora of Tropical Africa* 9 (3): 422-480.
- STRITMATER DE DIZEO, C.G. 1980. Coloración con Violeta de Cresyl. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 273-276.
- VELDKAMP, F. 1973. A revision of *Digitaria* Haller (*Gramineae*) in Malesia. *Blumea* 21 (1): 1-80.
- WEBSTER, R.D. 1983. A revision of the genus *Digitaria* Haller (*Panicaceae: Poaceae*) in Australia. *Brunonia* 6 (2): 131-216.
- 1987. Taxonomy of *Digitaria* section *Digitaria* in North America (*Poaceae: Panicaceae*). *Sida* 12 (1): 209-222.