

Contribución al estudio anatómico de las especies argentinas del género *Sporobolus* y sus relaciones con los géneros afines ¹

por HELGA SCHWABE (2)

INTRODUCCION

El género *Sporobolus* R. Brown, que pertenece a la tribu de las Agrostíneas, cuenta con 18 representantes bien definidos en la Argentina; además se ha señalado la existencia de otras especies en los países limítrofes, dudosas todavía para la Argentina. La sistemática del género ha sido estudiada por el Ing. Agr. L. R. Parodi (3).

El propósito del presente trabajo es discutir la posibilidad de establecer las relaciones o vinculaciones específicas por medio de la anatomía, especialmente de la hoja, y contribuir talvez al aclaramiento del parentesco de las diferentes especies dentro del género, y de éste con algunos géneros afines; de éstos los más interesantes son *Muhlenbergia* y *Eragrostis*, algunas de cuyas especies han sido confundidas con *Sporobolus* debido a un marcado parecido de la inflorescencia. Por esta razón ellos han sido los más detenidamente estudiados, comparativamente con *Sporobolus*, en el presente trabajo. Además he elegido algunos otros géneros de las tribus de las Agrostíneas, Paníceas y Festúceas, para poder establecer más claramente las diferencias y similitudes anatómicas. He podido estudiar únicamente 14 especies de *Sporobolus* por carecer de material de las otras especies. El material ha sido en parte fresco, y en parte de herbario. Este último lo debo a la gentileza del Ing. Parodi y de los encargados de los Herbarios del Museo La Plata y del Instituto de Botánica "Darwinion", San Isidro, los señores Dr. Angel L. Cabrera e Ing. Agr. Arturo Burkart.

Expreso mi agradecimiento al Ing. Agr. L. R. Parodi, quien ha di-

(1) Resumen de una Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales en la Universidad Nacional de La Plata. Se ha omitido en este resumen la descripción detallada de la anatomía de las especies estudiadas y la mayor parte de las láminas. También se ha reducido la bibliografía.

(2) Encargada de la Sección Anatomía Vegetal del Instituto de Botánica del Ministerio de Agricultura de la Nación.

(3) Revisión de las Gramíneas argentinas del género *Sporobolus*. Rev. Fac. Agr. y Vet. Univers. Bs. Aires, VI, 1928; pp. 115-168 .

rigido el presente trabajo, por haberme guiado y orientado frente a los problemas surgidos durante la investigación.

GENERALIDADES

En tiempos pasados, se ha discutido muchas veces, si la estructura anatómica de la hoja, de la caña o de la raíz puede aportar datos para identificar grupos, géneros y especies en las Gramíneas. Hoy en día esta cuestión está resuelta en el sentido que la anatomía foliar, en combinación con la morfología externa, la cariología y la distribución geográfica, es un elemento muy valioso para aclarar relaciones dudosas entre especies lo mismo que entre grupos taxonómicos mayores.

Uno de los trabajos más importante en este sentido es la obra de Avdulov (1), cuyas ideas principales voy a enunciar en pocas palabras. Los caracteres fundamentales para la sistemática de las Gramí-

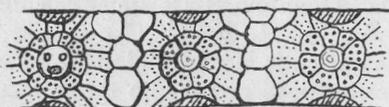


Fig. 1

Tipo I: *Panicum miliaceum*

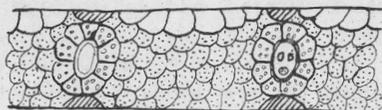


Fig. 2

Tipo II: *Phalaris arundinacea*

(según Avdulov)

neas, según Avdulov, son: la anatomía foliar, la distribución geográfica, el número y tamaño de los cromosomas, la conformación de la ligula, de la primera hoja foliar y del tallo, y la estructura de la epidermis.

Dentro de las Gramíneas se observan dos tipos fundamentales de anatomía foliar, el tipo I y el tipo II, que coinciden en algunos aspectos con los grupos A y B de Hackel. El tipo I se distingue por la distribución del parénquima clorofiliano en forma de corona alrededor de los haces; el tipo II presenta el parénquima clorofiliano sin orientación alguna. Hasta ahora no se conocen formas que representarían un pasaje neto entre los dos tipos foliares, pero hay indicios de que se podrían encontrar tales formas. Las láminas de *Phragmites* presentan una estructura anatómica que vendría a ser casi un tipo intermedio, ya que los haces conductores están rodeados por una vaina de células grandes y membranas gruesas, pero careciendo estas células de todo contenido. Cierta empobrecimiento de clorofila se nota por ej. en

(1) Karyosystematische Untersuchungen der Familie Gramineae. Bull. App. Bot. 43, supl. 1931.

algunas especies de *Eragrostis*, en las células de la vaina parenquimática.

Es interesante la distribución de los dos tipos en las Gramíneas:

Maydeas, *Andropogoneas*, *Zoyseas*, *Tristagineas* (exceptuando *Milium* que presenta los 2 tipos), *Paniceas* (exceptuando *Olyra* e *Isachne*, que pertenecen al Tipo II) corresponden al Tipo I de anatomía foliar, lo mismo que las *Chlorideas* (con excepción de *Spartina* y *Beckmannia*).

En las *Agrostideas* se observa lo siguiente: *Stipeas* (con excepción de *Aristida*, *Muhlenbergia* y *Lycurus*) pertenecen al Tipo II; *Phleoiideas* (con excepción de *Crypsis* y *Heleochloa*) presentan también el Tipo II, lo mismo que las *Euagrostes* (con excepción de *Sporobolus*).

Las *Oryzeas*, *Phalarideas*, *Aveneas* (exceptuando *Dantonía*), *Hordeas* y *Bambuseas* corresponden al Tipo II. En cambio, en las *Festuceas*, el cuadro es el siguiente: *Seslerieas*, *Arundineas*, *Melicineas*, *Centothecaeas*, *Eufestuceas* y *Brachypodieas* pertenecen al Tipo II, las *Triodieas* (exceptuando *Triodia decumbens*), *Pappophoreas* y *Eragrostes* (con excepción de *Koeleria*, *Catabrosa* y *Molinia*) pertenecen al Tipo I de anatomía foliar. De todo esto se desprende, que las tribus más heterogéneas son las *Agrostídeas* y las *Festúceas*.

Considerando numerosos factores, Avdulov llega a la conclusión de conservar la subdivisión de las Gramíneas en 2 subfamilias: las *Sacchariformes* (Harz) Avdulov y las *Poateae* (Hitchcock) Avdulov, dividiendo estas últimas en dos series: *Phragmitiformes* (Harz) Avdulov y *Festuciformes* Avdulov.

El grupo *Sacchariformes*, de especial interés en el presente trabajo, estaría caracterizado por: tipo de anatomía foliar I; cromosomas pequeños, número básico 9 ó 10 (estos números han demostrado ser caracteres constantes de suma importancia sistemática; para las *Paniceas*, el número básico en general es 9; tienen granos de almidón simples); la primera hoja foliar es horizontal, elíptica, ovalada o lanceolada; generalmente hay pelos en lugar de la ligula; el tallo principal es predispuesto a la ramificación; la epidermis foliar presenta células silíceas cortas homogéneas; los haces conductores primarios alternan con 3 a 20 haces secundarios; la distribución geográfica es tropical - subtropical.

Las componentes del grupo serían las *Paniceas*, *Andropogoneas*, *Maydeas*, *Zoisieas*, *Tristagineas* (casi todas), las *Chlorideas* en casi toda su extensión, y una serie de géneros que fueron incluidos en las tribus de las *Agrostídeas* y *Festúceas*, como ser: *Muhlenbergia*, *Lycurus*, *Heleochloa*, *Sporobolus*, *Eragrostis*, *Diplachne* y probablemente todos los demás poseedores de la misma estructura anatómica de la hoja (Tipo I). Este último grupo de géneros, que han obtenido

una nueva posición sistemática, sin ser incluidos en las *Chlorideas*, podría denominarse *Sporoboleae* (Benth. y Hook.) Avdulov.

En la literatura anterior a Avdulov se encuentran muchos datos con observaciones parecidas o idénticas. Duval-Jouve (1875) describe la disposición del tejido clorofiliano, reunido alrededor de los haces libero-leñosos de la hoja, encontrando que la disposición en *Chloris*, *Pappophorum* y *Sporobolus* es como en las *Panicoideas*, Guntz (1886) ubica en las "hierbas de las sabanas" a las *Chlorideas*, lo mismo que los géneros *Eragrostis*, *Sporobolus*, *Pappophorum*, *Arundo* y *Phragmites*. Pee-Laby (1898) ubica en su quinto grupo, al lado de las *Panicoideas*, los géneros *Cynodon*, *Chloris*, *Eragrostis* y *Sporobolus*, definiéndolos por la disposición del clorénquima "únicamente alrededor de los haces libero-leñosos" y por el débil desarrollo de las células bulliformes. Los resultados de Prat (1932) que tienden en idéntica dirección, los enunciaré al tratar el capítulo Epidermis.

CARIOSISTEMATICA

La cariología ha dado resultados importantes para la sistemática de las Gramíneas, y combinando este método con otros, se han podido aclarar muchos puntos dudosos.

Morfológicamente, las *Agrostideas* están divididas en 3 subtribus: *Stipinae*, *Agrostinae* y *Phleinae*. Dentro de estas últimas, Hackel ha incluido el género *Sporobolus*, a pesar de presentar grandes diferencias con los otros géneros de la subtribu. Stapf (en Bews) separa el género *Sporobolus* como tribu diferente, *Sporoboleae*, ubicándola cerca de las *Eragrosteae*, a las que separa de las Festúceas.

Citológicamente, Avdulov y Hunter dividen las *Agrostideas* también en 3 subtribus. La primera estaría representada por los géneros *Muhlenbergia* y *Lycurus* por un lado (cromosomas pequeños, número básico 10), *Heleochloa* y *Sporobolus* por el otro (número básico 9). El grupo entero recuerda a la subfamilia *Panicoideas* de Bews, en cuanto a su anatomía foliar, distribución geográfica, estructura de la ligula y citología. Según Kraase y Avdulov *Heleochloa* estaría vinculada morfológicamente con *Sporobolus* y ambas con las *Chlorideas* y con el género *Tragus* de las *Zoysieae* (compárese *Tragus racemosus* en Arber, Gramineae). Todos coincidirían en cuanto a citología, estructura de los gramos de almidón, anatomía foliar y, según Prat, también en ciertos caracteres de la epidermis.

El segundo grupo citológico de las *Agrostideas* estaría representado por los géneros *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Mibora*, *Cornucopiae*, *Phleum*, *Alopecurus* y *Milium*, caracterizados por cromosomas grandes y un número básico de 7, con excepción de *Milium*, que tiene 18.

El tercer grupo, lo formarían *Stipa* y *Oryzopsis*, caracterizados por cromosomas pequeños y un número básico de 12.

Por otra parte, el género *Eragrostis*, junto con *Diplachne*, forma un grupo citológico dentro de las Festúceas, caracterizado por cromosomas pequeños y número básico 10.

En conjunto, se puede decir que, uniendo los caracteres morfológicos, citológicos y anatómicos, *Eragrostis* tiene afinidad con las *Panicoideas*, *Diplachne* con las *Chlorideas*.

A continuación transcribiré una sinopsis de números de cromosomas según Avdulov:

SPOROBOLEAE:	<i>E. japónica</i> Trin. y <i>E. aspera</i> Nees	}	20
	<i>Eragrostis megastachya</i> Link.		
	<i>E capensis</i> (Lk) Jedw. y <i>E. sp. (elongata)</i>	}	40
	<i>Eragrostis Teff (abyssinica)</i> Link)		
	<i>Eragrostis mexicana</i>	60	
	<i>Sporobolus indicus</i>	18 - 36	
	<i>Sp. diander</i> P. B. y <i>Sp. Berteroanus</i> Hitchc.	36	
	<i>Muehlenbergia mexicana</i> Trin., <i>M. glomerata</i> Trin. y <i>M. umbrosa</i> Scribn	40	
	<i>Lycurus phleoides</i> H. y K.	40	
	<i>Heleochloa schoenoides</i> Host.	40	
PANICEAE:	<i>Todo el género Panicum</i> Hackel	n.b.	9
	<i>Paspalum</i>	n.b.	10

Combinando los resultados de Avdulov con los de Hunter, se tienen las siguientes cifras para *Sporobolus*:

<i>Sp. tenuissimus</i>	40	<i>Sp. Berteroanus</i>	36
<i>Sp. diander</i>	36	<i>Sp. airoides</i>	63
<i>Sp. indicus</i>	18 - 36		

lo que significa que, con excepción de *Sp. tenuissimus*, cuyo número básico es 10, en las restantes especies el número básico es 9.

Esto es interesante, si se considera que *Sp. tenuissimus* tiene el mismo tipo de anatomía foliar que *Muehlenbergia diffusa*, vale decir Tipo A (véase fig. 3), mientras que *Sp. indicus* y *Sp. Berteroanus*, con número básico 9, corresponden a otro tipo de anatomía foliar, el Tipo B (fig. 4). Podría ser entonces, que el número de cromosomas y la estructura histofoliar son caracteres dependientes entre sí.

En cambio, en el segundo grupo citológico de las *Agrostideas*, caracterizado por cromosomas grandes y número básico 7, se observa

que la estructura histofoliar difiere por completo del primer grupo citológico.

El tercer grupo citológico, el de las *Stipeas*, se distingue por cromosomas más pequeños y números básico 12, y por una anatomía otra vez diferente de los grupos anteriores.

En el presente trabajo he reunido los géneros y especies estudiadas en cuatro grupos, según su estructura anatómica foliar (página 14 ssg.).

Tipo A (número básico 9)		Tipo B (número básico 10)	
<i>Sporobolus Berteroanus</i>	36	<i>Sporobolus argutus</i>	?
„ <i>indicus</i>	18-36	„ <i>ramulosus</i>	?
„ <i>pseudairoides</i>	(¹) 36	„ <i>tenuissimus</i>	40
„ <i>airoides</i>	63	„ <i>subinclusus</i>	?
„ <i>phleoides</i>	?	<i>Eragrostis Montufari</i>	20-40
<i>Eragrostis airoides</i>	?	„ <i>virescens</i>	20-40
„ <i>bahiensis</i>	?	<i>Muehlenbergia diffusa</i>	20-40
<i>Panicum Bergii</i>	36		

[formas intermedias

Sp. aeneus ?
Sp. platensis ?

Tipo C (número básico ?)		Tipo D (número básico ?)	
<i>Sporobolus virginicus</i>	?	<i>Sporobolus máximus</i>	?
<i>Muehlenbergia circinata</i>	{ 40 ?	„ <i>multinodis</i>	?
„ <i>asperifolia</i>		„ <i>rigens</i>	?
<i>Lycurus alopecuroides</i>	?		
(<i>L. phleoides</i> tiene 40)			

Habría que completar ahora esta lista, y la cuestión más interesante será, comprobar si en el género *Eragrostis* y en *Muehlenbergia*, lo mismo que en el género *Sporobolus*, existen dos números básicos diferentes, o si se encuentran otros caracteres cariológicos diferenciales. Quisiera llamar todavía la atención al hecho de que justamente *Eragrostis airoides* y *E. Bahiensis* han originado muchas discusiones de índole sistemática; asimismo como existe una abundante sinonimia entre los géneros *Eragrostis* y *Sporobolus*. El parentesco es muy estrecho, de todas maneras, como lo comprueban los resultados de las investigaciones morfológicas, anatómicas y citológicas.

(1) Según datos no publicados de Ovidio Núñez.

EPIDERMIS

La estructura de la epidermis de las Gramíneas es sumamente característica, por las incrustaciones de sílice y la configuración de las células y de los estomas. Se trata de caracteres con valor taxonómico, pues determinadas estructuras son exclusivas de grupos, géneros y hasta de especies.

Duval-Jouve ha sido probablemente el primero en estudiar más detalladamente la epidermis de las Gramíneas (1875): le sigue Grob en 1896 con un extenso trabajo sobre el mismo tema, luego Frohnmeier (1914) y recientemente Prat (1932).

El trabajo de Prat es muy interesante por ser el primero que se ocupa detalladamente de las relaciones entre la estructura epidérmica y la clasificación de géneros dudosos de Gramíneas; distingue tres tipos de epidermis:

- 1) tipo sílico - suberoso — formado por células cortas silíceas o suberosas, no sobresaliendo mayormente del nivel de la epidermis.
- 2) tipo exodérmico — formado por células cortas provistas de prolongaciones sobresalientes: ganchos, púas, pelos o papilas
- 3) tipo homogéneo — sin células cortas silíceas .

De especial interés son los pelos bicelulares (Winkelhaare), los pelos con base acolchonada (Polsterhaare), las papilas y las células en forma de montura (Sattelzellen).

Prat llega a la conclusión que las tres subfamilias de las Gramíneas se pueden definir perfectamente según sus caracteres epidérmicos. Las *Bambusoideas* aquí no interesan; las *Panicoideas* son caracterizadas por: epidermis compleja, comprendiendo como caracteres especiales células largas con papilas y verrugas, pelos bicelulares, pelos con base acolchonada, células silíceas de formas complicadas (ampollitas, pesas, hachas de doble filo, huesitos), estomas de forma romboidal. Todos estos caracteres pueden existir separada o simultáneamente. Comprende ésta subfamilia el grupo homogéneo de *Paniceas*, *Zoyisias*, *Andropogóneas*, *Maydeas*, *Oryceas* y *Chlorideas*. El conjunto corresponde al término "hierbas de sabana", distribuidas en las regiones tropicales del globo.

Las *Poaeoideas* en cambio se caracterizan por: epidermis simple, desprovista de pelos bicelulares, de células largas con papilas y verrugas, de pelos con base acolchonada. Sus células silíceas son cortas, generalmente de forma simple, redondeadas o en forma de bastoncillos; sus estomas son generalmente ovoides. De las cuatro tribus que comprende esta subfamilia: *Festúceas*, *Hordeas*, *Agrostídeas* y *Phala-*

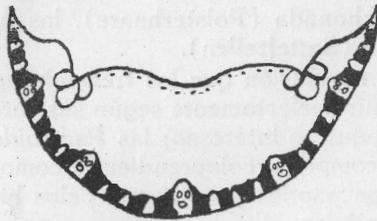
rideas, hay que separar algunos géneros como excepciones, pues sus caracteres epidérmicos corresponden a la descripción de las *Panicoideas*. Entre estos géneros se encuentran: *Eragrostis* y *Pappophorum* de las *Festúceas*, *Nardus* de las *Hordeas*, *Eriachne* de las *Aveneas* y *Sporobolus* y *Aristida* de las *Agrostideas*. Prat llega a la conclusión que las observaciones relativas a la anatomía foliar y a la distribución geográfica, confirman las que se refieren a la epidermis y que "los géneros que ocupan un lugar excepcional en su tribu... por sus caracteres epidérmicos, son también excepciones en cuanto a sus caracteres anatómicos".

En las especies de *Sporobolus* estudiadas en el presente trabajo, se ha observado lo siguiente:

1) Las hojas modificadas no poseen células epidérmicas sobresalientes salvo *Sp. rigens*, que posee pelos cortos, ralos, en el borde de la ranura.

2) La mayor parte de las especies estudiadas tiene epidermis inferior lisa y epidermis superior con modificaciones variadas. Excepciones serían *Sp. ramulosus* y *Sp. argutus*, ambos con pelos largos también en la cara abaxial.

3) *Sp. maximus*, *Sp. virginicus* y *Sp. rigens* no poseen células bulliformes. Sin embargo, en *Sp. rigens* se observa un detalle interesante: a 1 cm. de la lígula, donde siempre se practican los cortes, no hay células bulliformes, pero en el extremo distal de la hoja sí se los encuentra. En el corte transversal se observa entonces lo siguiente:



configuración que se parece a lo que se observa en *Sp. multinodis*

4) Las paredes de las células epidérmicas, siempre son onduladas y tienen puntuaciones. En algunas especies se nota más que en otras, pero nunca existen células epidérmicas de paredes lisas como en las *Poaéideas*.

5) Generalmente los estomas están al mismo nivel que la epidermis, salvo en *Sp. rigens*, donde están alojados en verdaderas criptas

6) Siempre se encuentran acoplamientos silico-suberosos. Las células suberosas están bien desarrolladas, presentándose en varias formas irregulares. Las células silíceas son circulares, ovaladas o en forma de ampolla.

7) Algunas especies presentan hileras aisladas o grupos de hileras donde alternan las células silíceas con células suberosas normales o alargadas.

8) Hay gran variación en cuanto al tamaño de las células y de los pelos, púas y papilas, etc., cuyo número también es variable. Desde tipos de epidermis relativamente simples, como *Sp. Berteroanus*, hasta tipos de configuración complicada, como *Sp. virginicus* y *Muehlenbergia asperifolia*, hay todas las formas de pasaje. En términos generales se puede decir que las especies mesófitas tienen epidermis menos complicada que las halófitas y xerófitas.

En las figuras (1) se representan trozos de epidermis de algunas especies de *Sporobolus*, *Eragrostis*, *Muehlenbergia* y *Panicum*. Ninguno de los tres primeros corresponde al tipo de epidermis de las demás *Festúceas* y *Agrostídeas*, sino que el tipo es netamente panicoideo, presentando en cambio caracteres que tal vez permiten diferenciarlos entre ellos en base a caracteres epidérmicos.

GENERALIDADES ACERCA DE LA ESTRUCTURA ANATOMICA FOLIAR DEL GENERO

Estudiando la anatomía foliar de las diferentes especies de *Sporobolus* y comparando los resultados, se observa que ciertos caracteres son constantes y pueden ser utilizados en una definición del género.

1) Con excepción de las especies con láminas muy modificadas, como *Sp. rigens*, *Sp. maximus* y *Sp. virginicus* (el cual presenta una forma de pasaje a *Muehlenbergia asperifolia* y *M. circinata*), todas las especies tienen células bulliformes o contráctiles, que se encuentran en los surcos entre las costillas. Las células que las componen tienen hacia afuera membranas sumamente gruesas, hacia el interior de la lámina en cambio membranas más bien delgadas; a veces se observa en forma clara la presencia de puntuaciones en las membranas que tocan el clorénquima.

2) Hay gran variedad de modificaciones de las células epidérmicas: se encuentran pelos simples, pelos con base acolchonada (pelos tuberculados) púas, papilas, células cupuliformes, etc., de los más diversos aspectos, tamaños y cantidad.

3) La forma típica de los estomas es romboidal, no presentando caracteres diferenciales. Generalmente se encuentran en ambas caras de la lámina.

4) Generalmente las láminas son lineares, planas, después de secadas a veces convolutas. Se observan muchos casos de hojas asimé-

(1) Omitidas en este resumen.

tricas, vale decir que hay número desigual de haces a cada lado del haz mediano.

5) Siempre hay fascículos de esclerénquima debajo de las dos caras epidérmicas, que corresponden a los haces libero-leñosos de 1º. y 2º. orden.

6) Siempre hay alternancia marcada de haces primarios y secundarios, ocupando cada haz una costilla foliar. A veces hay haces terciarios en los surcos intercostillares.

7) Los haces están rodeados por dos vainas: una interior, la vaina mestomática, generalmente abierta hacia la cara adaxial, y una exterior, la vaina Parenquimática, formada por células de membranas gruesas, que contienen almidón y granos de clorofila grandes.

8) El parénquima clorofiliano está dispuesto en forma de corona alrededor de los haces.

9) En los haces primarios, floema y xilema están separados por una hilera de células esclerificadas (1).

10) La sección de los haces es generalmente circular o subovalada.

11) Prácticamente, los haces atraviesan todo el espesor de la hoja, exceptuando las hojas modificadas.

12) Los haces están distribuidos por toda la hoja, disminuyendo su tamaño hacia los bordes. La relación entre haces y parénquima clorofiliano es más o menos 1 : 1, es decir que hay relativamente poco clorénquima.

CLAVE PARA DETERMINAR LAS ESPECIES ARGENTINAS DEL GENERO SPOROBOLUS, EN BASE A CARACTERES ANATOMICOS DE LA HOJA

A) hojas modificadas, sin células bulliformes; haces desplazados hacia la epidermis inferior; parénquima incoloro ocupando el resto de la hoja.

a) corte transversal de sección semicircular *Sp. rigens*

b) corte transversal no semicircular

1) muchos haces primarios *Sp. maximus*

2) pocos haces primarios (más o menos 7)

hacia los costados; en la cara superior, al-

gunas células bulliformes *Sp. multinodis*

(1) Frente a los colorantes, el esclerénquima de la vaina mestomática se comporta de diferente manera que el resto del esclerénquima vascular y extravascular, ya que toma una coloración más intensa. También se observa que el diámetro de las células de la vaina mestomática es mayor que en las demás células esclerenquimáticas.

- B) hojas no modificadas, correspondiendo al tipo común de las Gramíneas; sección de la epidermis superior con profundos surcos, en cuyo fondo se encuentran las células bulliformes
- a) haces trabados (por lo menos los primarios)
- 1) con prolongación de la vaina parenquimática hacia la epidermis superior
 - x) sin nervadura media pronunciada *Sp. phleoides*
 - xx) con nervadura media
 - ⊗) una sola célula bulliforme grande . . . *Sp. indicus*
 - ⊗⊗) haces secundarios no trabados, prolongación de la vaina parenquimática formada por 3 células *Sp. Berteroanus*
 - ⊗⊗⊗) haces secundarios trabados, prolongación de la vaina parenquimática formada por 1-2 células . . *Sp. pseudairoides*
 - 2) sin prolongación de la vaina parenquimática hacia la epidermis superior
 - x) sin células bulliformes *Sp. virginicus*
 - xx) con células bulliformes
 - ⊗) haces rodeados por vainas parenquimáticas de sección sub-triangular *Sp. subinclusus*
 - ⊗⊗) haces rodeados por vainas parenquimáticas de sección circular, epidermis con pelos muy largos
 - L) dos tipos diferentes de haces (primarios y secundarios) *Sp. aeneus*
 - LL) tres tipos de haces (primarios, secundarios y terciarios) *Sp. platensis*
- b) haces no trabados; sin prolongación de la vaina parenquimática hacia la epidermis superior *Sp. tenuissimus*

RELACIONES HISTOFOLIARES ENTRE ESPECIES DE SPOROBOLUS, MUEHLENBERGIA, LYCURUS, ERAGROSTIS, HELEOCHLOA Y PANICUM.

Todos los ejemplares estudiados poseen caracteres anatómicos comunes, como la distribución de los haces líbero-leñosos a través de



Fig. 3. — Tipo A

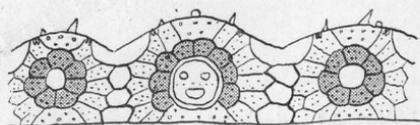


Fig. 4. — Tipo B

la hoja, la forma de los haces, de las vainas parenquimáticas, de las células epidérmicas, la distribución del parénquima clorofiliano e incoloro, del esclerénquima, etc. (véase Generalidades). Sin embargo, las especies se pueden agrupar según su estructura anatómica particular en 4 grupos diferentes, que denominaré Tipos A, B, C y D.

En la figura 3 estaría representado esquemáticamente el Tipo A, al cual corresponden *Sporobolus Berteroanus*, *Sp. indicus*, *Sp. pseudairoides*, *Sp. phleoides*, *Eragrostis airoides*, *E. bahiensis* y *Panicum Bergii*. Este grupo está caracterizado por las prolongaciones de las vainas parenquimáticas de los haces mestomáticos hacia la epidermis superior, y por las células bulliformes, más o menos elípticas, que penetran profundamente en el parénquima clorofiliano.

La figura 4 representa esquemáticamente el Tipo B, al que pertenecen *Sporobolus argutus*, *Sp. ramulosus*, *Sp. tenuissimus*, *Sp. subinclusus*, *Eragrostis Montufari*, *E. virescens*, *Muehlenbergia diffusa*, *M. mexicana*, *Heleochloa alopecuroides*, *Panicum decipiens*, *P. dichotomiflorum*, *P. milioides*. El grupo está caracterizado por haces mestomáticos rodeados por vainas parenquimáticas de sección más o menos



Fig. b

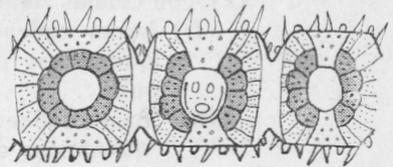


Fig. 5 a

Tipo C

circular (a veces ovalada o sub-triangular), que nunca tienen prolongaciones. Las células bulliformes, en sección transversal afectan más o menos la forma de una medialuna. *Sporobolus aeneus* y *Sp. platensis* representarían formas intermedias entre el Tipo A y B.

En la figura 5 está representado esquemáticamente el Tipo C; fig. 5a corresponde a *Sporobolus virginicus*, fig. 5b representa el pasaje a la estructura más diferenciada aún de *Muehlenbergia asperi-*

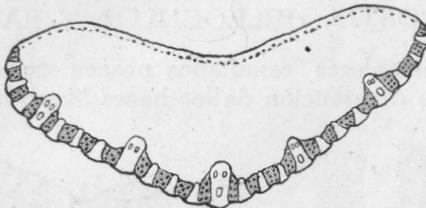


Fig. 6. — Tipo D

folia, *M. circinata*, *M. nardifolia* y *Lycurus alopecuroides*, *L. phleoides*. El grupo está caracterizado por la falta de células bulliformes;

en su lugar se encuentran profundas escotaduras epidérmicas (surcos), provistas de pelos, púas y papilas. Las dos epidermis son muy complicadas.

La figura 6 representa un esquema de la estructura foliar modificada de *Sporobolus rigens*, *Sp. maximus* y *Sp. multinodis*, que corresponden al Tipo D.

El grupo está caracterizado por la forma particular de la sección transversal de la hoja, donde los haces están desplazados hacia la epidermis inferior, faltando las células bulliformes; la mayor parte de la hoja está ocupada por parénquima incoloro. Estas especies son adaptaciones extremas a la xerofilia.

Dentro de los diferentes grupos de anatomía foliar se pueden diferenciar las especies en base a los siguientes caracteres anatómicos: presencia o ausencia de una nervadura media pronunciada, forma de las células bulliformes, formaciones epidérmicas (pelos, púas, etc.), distribución y cantidad del tejido mecánico, número de haces, número de las células que forman las vainas parenquimáticas, etc.

No es fácil dar una definición clara de los caracteres histofoliales del género *Eragrostis*, que permita diferenciar inmediatamente especies de este género de especies de los géneros afines. El carácter más decisivo es el empobrecimiento de clorófila en las células que componen la vaina parenquimática. Todos los demás caracteres, si bien son suficientes para dar una definición específica, no lo son para dar una definición genérica.

Son conocidas las afinidades que existen morfológicamente entre los géneros *Sporobolus*, *Muehlenbergia* y *Eragrostis*, y es curioso que estas mismas afinidades se repitan en la estructura anatómica.

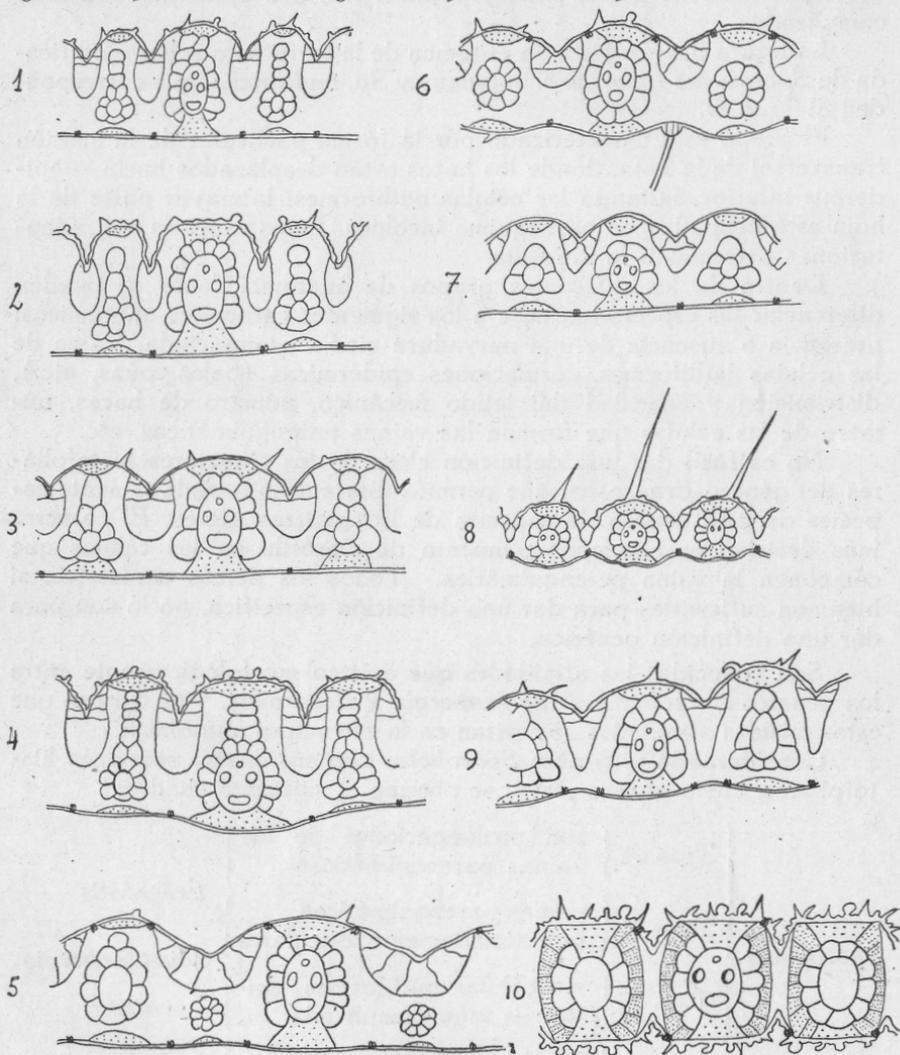
Considerando al género *Sporobolus* con sus cuatro secciones histofoliales, como género clave, se obtiene el siguiente cuadro:

<i>Sporobolus</i>	{	Tipo A	{	con prolongaciones de las	}	<i>Eragrostis</i>	
				vainas parenquimáticas			
		Tipo B	{	vainas parenquimáticas			<i>Muehlenbergia</i>
				aproximadamente circulares			
Tipo C	{	sin células bulliformes, epi-	<i>Lycurus</i>				
		dermis muy complicada					
Tipo D	{	hojas altamente modifica-					
		das					

Esto significa, en palabras, que en el género *Eragrostis* se encuentran los tipos histofoliales A y B del género *Sporobolus*; en el género *Muehlenbergia*, los tipos histofoliales B y C del género *Sporobolus*, y en el género *Lycurus*, el tipo C de *Sporobolus*.

Este cuadro se puede ampliar todavía con *Heleochloa*, tipo B,

Aeluropus, tipo C, etc. Tomo en consideración únicamente estos dos géneros, pero la lista de géneros que tendrían que ser incluidos en el



Lám. I: 1-4, Tipo A de anatomía foliar: 1, *Sporobolus Berteroanus*; 2, *S. indicus*; 3, *S. pseudairoides*; 4, *S. phleoides*; 5, *Sporobolus platensis*, intermedio entre los tipos A y B. 6-9, Tipo B de anatomía foliar: 6, *S. argutus*; 7, *S. tenuissimus*; 8, *S. ramulosus*; 9, *S. subinclusus*; 10, *Muehlenbergia asperifolia*, tipo C de anatomía foliar.

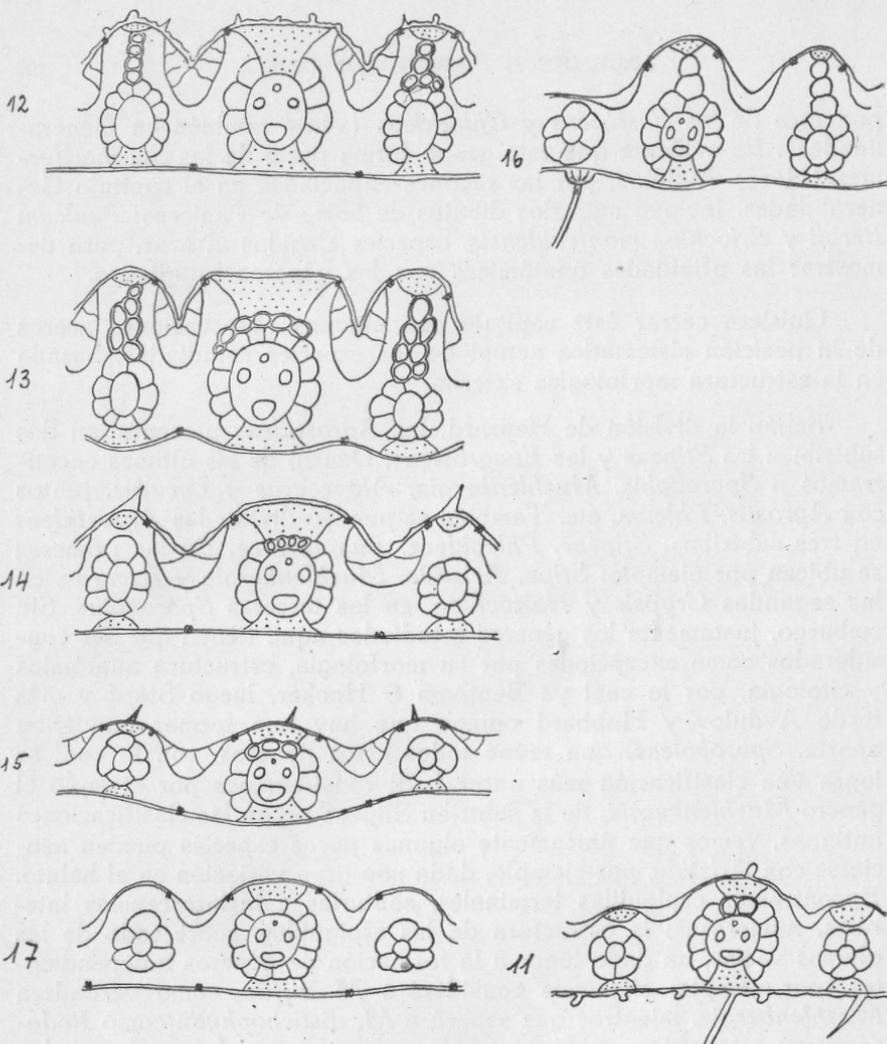
mismo grupo taxonómico que los géneros estudiados en el presente trabajo, podría aumentarse considerablemente, sobre todo con com-

ponentes de las *Festúceas* y *Chlorideas* (véase también en Generalidades). Es evidente que este grupo forma parte de las *Sacchariformes* (Harz) Avdulov, por las razones enunciadas en el capítulo Generalidades. Incluyo aquí dos dibujos de hojas de Paniceas: *Panicum Bergii* y *Eriochloa montevidensis*, especies elegidas al azar, para demostrar las afinidades anatómicas con los géneros estudiados.

Quisiera cerrar este capítulo con algunas observaciones acerca de la posición sistemática actual de las especies estudiadas, basada en la estructura morfológica externa.

Según la división de Henrard, las *Agrostídeas* presentarían dos subtribus: las *Stipeae* y las *Euagrosteeae*. Dentro de las últimas encontramos a *Sporobolus*, *Muehlenbergia*, *Alopecurus* y *Lycurus*, juntos con *Agrostis*, *Phleum*, etc. También se pueden dividir las *Agrostídeas* en tres subtribus: *Stipeae*, *Phleoideae*, *Euagrosteeae*. En las primeras se ubican por ejemplo: *Stipa*, *Aristida*, *Muehlenbergia* y *Lycurus*, en las segundas *Crypsis* y *Heleochloa*, en las terceras *Sporobolus*. Sin embargo, justamente los géneros estudiados aquí, tienen que ser considerados como excepciones por su morfología, estructura anatómica y citología, por lo cual ya Bentham & Hooker, luego Stapf y más tarde Avdulov y Hubbard opinan que hay que formar una tribu aparte, *Sporoboleae*, que reúne todos estos géneros, con lo cual se logra una clasificación más natural. Si consideramos por ejemplo el género *Muehlenbergia*, de la subtribu *Stipeae* según las clasificaciones antiguas, vemos que únicamente algunas pocas especies pueden asociarse con *Aristida*, por ejemplo, dada una gran variación en el hábito. Encontramos espiguillas terminales, solitarias e inflorescencias laterales, numerosas; la estructura de las espiguillas, sobre todo de las glumas vacías, ha dado lugar a la formación de géneros independientes (por ejemplo: Beauvais consideró a *M. diffusa* como verdadera *Muehlenbergia*, mientras que separó a *M. distichophylla* como *Podosaemum*; este género, conjuntamente con otros que fueron separados como *Vaseya* Thunb., *Clomena* Beauv., *Tosagris* Beauv. y *Trichochloa* Beauv., hoy se consideran como secciones del género *Muehlenbergia*).

Siguiendo la clasificación de Stapf (en *Flora of Tropical Africa*) tendríamos que repartir los géneros estudiados aquí de la siguiente manera: *Sporobolus* en *Sporoboleae*, *Heleochloa* en *Agrosteeae*, *Eriochloa* y *Panicum* en *Paniceae*, subtribu *Panicastreae*, *Eragrostis* en *Eragrosteeae*, *Aeluropus* en *Festuceae*. Las *Sporoboleae* (sensu Stapf) se caracterizan por: glumas y glumelas muy silimares, 1-floras, raquilla pocas veces continuada debajo de la flor. Glumas membranosas, agudas o obtusas, sin variación cuando maduras, uni- o más o menos distintamente trinervadas, sin arista; nervaduras laterales, si hay, de-



Lám. II: 11, *Muehlebergia diffusa*, tipo B. 12-13, Tipo A de anatomía foliar: 12, *Eragrostis airoides*; 13, *E. bahiensis*. 14-15, Tipo B de anatomía foliar: 14, *E. Montufari*; 15, *E. virescens*. 16, *Panicum Bergii*, tipo A. 17, *Eriochloa montevidensis*, tipo B.

licadas, desvanescentes arriba. Semilla a menudo libre en el pericarpio tenue (1).

En lo que se refiere al género *Eragrostis*, incluido en las *Eragrosteeae* o en las *Sporoboleae*, según autores diferentes, se observa que,

(1) Este carácter, aunque poco común en las Gramíneas, se conoce no solamente en *Sporobolus*, sino según Hubbard, en la tribu de las *Eragrosteeae* en los géneros *Eragrostis*, *Thellungia*, *Heterocarpha*, *Sclerodactylon*, *Eleusine*, *Dactyloctenium*, *Coelachyrum*, *Apochiton*; en la tribu de las *Sporoboleae* en los géneros *Sporobolus*, *Crypsis* y *Heleochloa*.

además de la estructura de la epidermis, de la anatomía general de la lámina y de la cariología, también la forma de los embriones y la estructura de la cariopse, desprovistas de ranura, tienden a confirmar la posición excepcional del género, que de ninguna manera puede ser incluido en las *Festúceas*. La descripción morfológica del género es así:

"Espiguillas pediceladas, generalmente apanojadas, raramente en espigas más o menos unilaterales, solitarias y terminales. Gluma inferior uni-superior trinervada; glumelas moderadamente rígidas, raquilla glabra". Queda dudoso, si al género *Eragrostis* hay que incluirlo en la tribu *Sporoboleae* (Benth. & Hook.) Avdulov, o si es más conveniente dejarlo en la tribu *Eragrosteae*, vecina a las *Sporoboleae*. Los resultados de la cariología y de la anatomía foliar hacen pensar que la primera modalidad es la más acertada; se pueden reunir así los géneros: *Sporobolus*, *Muehlenbergia*, *Lycurus*, *Heleochloa*, y probablemente otros más, además de parte de las *Chlorideae*.

CONCLUSIONES.

1) Las especies estudiadas de los géneros *Sporobolus*, *Muehlenbergia*, *Lycurus*, *Heleochloa*, *Eriochloa*, *Aeluropus* y *Panicum* se caracterizan por los siguientes caracteres comunes:

- 1) El parénquima clorofiliano está dispuesto en forma de corona alrededor de los haces (tipo I de Avdulov);
2. Los haces están rodeados por dos vainas bien desarrolladas:
 - a - la vaina mestomática;
 - b - la vaina parenquimática, formada por células grandes, de membranas gruesas, con contenido de clorófila;
- 3) Siempre hay alternancia de haces mestomáticos primarios, secundarios y a veces terciarios;
- 4) Las células bulliformes están bien desarrolladas, salvo en el caso de las hojas adaptadas a la xerofilia;
- 5) La estructura de la epidermis es complicada, con células síliceas cortas, acoplamientos sílico-suberosos, pelos simples, bicelulares y tuberculados, púas, ganchos y papilas; los estomas son de forma romboidal;
- 6) El número básico de cromosomas de las especies estudiadas por Avdulov y Hunter es de 9 ó 10.

Todos estos caracteres corresponden a la subfamilia *Sacchariformes* (Harz) Avdulov, respectivamente *Panicoideas* en el concepto de Pratt. Las observaciones hechas durante la presente investigación confirman la posición excepcional que ocupan los géneros *Sporobolus*, *Muehlenbergia*, *Lycurus*, *Eragrostis*, *Heleochloa* y *Aeluropus* dentro de las *Agrostideas* y *Festúceas*, respectivamente, en la actual clasificación. Sería conveniente, seguir la proposición de Avdulov de reu-

nir todos estos géneros en un grupo, denominado *Sporoboleae* (Benth. & Hook.) Avdulov.

II) Los caracteres anatómicos de la hoja, en el género *Sporobolus* permiten perfectamente diferenciar las especies, a tal punto que es posible dar una clave para su determinación.

III) En el género *Sporobolus* existen cuatro tipos diferentes de anatomía foliar, en el género *Eragrostis* dos tipos; en el género *Panicum* dos tipos; en el género *Muehlenbergia* tres tipos (aquí se han estudiado únicamente dos tipos; el tercero, representado por *M. breviaristata* y *M. Holwayorum*, ostenta caracteres sumamente particulares, que serán estudiados oportunamente).

IV) Los caracteres histofoliales confirman las afinidades morfológicas de las espiguillas de *Sporobolus*, *Muehlenbergia* y *Eragrostis* (para los dos últimos ha sido propuesta la denominación *Pseudosporoboleae* por Parodi (1. c.). La estructura anatómica común de estos géneros podría ser denominada talvez con la palabra: histosporoboliforme (1).

(1) Análogamente se pueden formar definiciones como: histofestuciforme, histopaniciforme, etc., para designar grupos de especies con anatomía del tipo de *Festuca*, *Panicum*, etc.