

Biología reproductiva de cuatro especies sudamericanas hexaploides de *Andropogon* L (Gramineae, Andropogoneae)

Guillermo A. Norrmann^{*,**} & Fernando Scarel^{*}

* Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE), Casilla de Correo 209, 3400 Corrientes, Argentina.

** E-mail: macebac@compunort.com.ar. Miembro de la Carrera del Investigador Científico, CONICET.

Resumen

Norrmann, G. A. & F. Scarel. 2000. Biología reproductiva de cuatro especies sudamericanas hexaploides de *Andropogon* (Gramineae: Andropogoneae). *Kurtziana* 28 (2): xxxxx.

Se presentan los números cromosómicos y la biología reproductiva de cuatro especies sudamericanas hexaploides ($2n = 6x = 60$) del género *Andropogon*. Las especies estudiadas pertenecen a la sect. *Leptopogon* Stapf (*A. glaziovii* Hack. y *A. arenarius* Hack.) y *Notosolen* Stapf (*Andropogon* sp. y *A. glaucophyllus* Roseng., B. R. Arrill. & Izag.). Este es el primer recuento cromosómico para *Andropogon* sp. y *A. glaucophyllus*. El análisis embriológico indica que las cuatro especies forman sacos embrionarios del tipo Polygonum var. Poaceae, reproduciéndose sexualmente. Los arreglos florales varían ligeramente: *A. glaziovii* y *A. arenarius* son principalmente andromonoicas s (h) + p(m) o hermafroditas s (h) + p (o). *Andropogon arenarius* y *A. glaziovii* son autocompatibles y se sugiere la autogamia como su sistema de polinización. *Andropogon* sp. y *A. glaucophyllus* poseen espiguillas sésiles y pediceladas con flores hermafroditas, lo que hace al par homógamo s (h) + p (h), pero a menudo ocurre la pérdida de función femenina en la espiguilla pedicelada, dando un arreglo s (h) + p (m). *Andropogon* sp. y *A. glaucophyllus* comparten un sistema de auto incompatibilidad polen-pistilo que asegura la polinización cruzada.

Palabras clave: *Andropogon*, hexaploidía, número cromosómico, reproducción sexual.

Abstract

Norrmann, G. A. & F. Scarel. 2000. Reproductive biology of four hexaploid South American species of *Andropogon* L. (Gramineae: Andropogoneae). *Kurtziana* 28 (2): xxxxx.

Chromosome numbers and reproductive biology of four hexaploid ($2n = 6x = 60$) South American species of the grass genus *Andropogon* are reported in this paper. Studied species belong to the sect. *Leptopogon* Stapf (*A. glaziovii* Hack. and *A. arenarius* Hack.) and *Notosolen* Stapf (*Andropogon* sp. and *A. glaucophyllus* Roseng., B. R. Arrill. & Izag.). This is the first report on chromosome number for *Andropogon* sp. and *A. glaucophyllus*. Embriological survey shows that these four species form embryo sacs of the Polygonum var. Poaceae type, thus reproducing sexually. Floral arrays vary slightly: *A. glaziovii* and *A. arenarius* are primarily andromonoecious s (h) + p(m) or hermaphrodite s (h) + p (o), due to loss of male function in the pedicellate spikelet. *Andropogon arenarius* and *A. glaziovii* are self compatible and self pollination is suggested as their main mating system. *Andropogon* sp. and *A. glaucophyllus* have mostly hermaphrodite flowers, since pedicellated spikelets maintain the female function making the pair homogamous s (h) + p (h), but often there is a loss of female function in pedicellated spikelet making the array andromonoecious s (h) + p (m). *Andropogon* sp. and *A. glaucophyllus* share a self incompatibility system that ensures obligate cross pollination.

Key words: *Andropogon*, hexaploidy, chromosome number, sexual reproduction.

Introducción

El género *Andropogon* L. (Gramineae) está representado en América por aproximadamente 55 especies, de las cuales menos de la mitad ha sido caracterizada cromosómica y reproductivamente (Campbell, 1983; Norrmann, 1985; Campbell & Windisch, 1986; Killeen, 1990, Norrmann & Quarin, 1987, 1991; Norrmann et al., 1994, 1997; Wipff, 1996). El número de cromosomas permite discriminar *Andropogon* en dos grupos (Norrmann, 1985): una docena de especies son diploides ($2n = 2x = 20$), de tamaño pequeño y hábito ruderal; otras diez especies son hexaploides ($2n = 6x = 60$), de tamaño mayor y hábitat variado pero algunas constituyendo el principal componente de praderas climácicas. Sólo un par de especies norteamericanas posee $2n = 40$: *A. ternarius* Michaux, con un solo recuento (Gould, 1967) y *A. gracilis* Spreng., en los límites entre *Schizachyrium* Nees y *Andropogon* (Campbell, 1983). *Andropogon ternatus* (Spreng.) Nees es un triploide muy cercano a los diploides (Norrmann, 1985).

Las características reproductivas del género en América se basan en una estricta sexualidad, con variaciones en arreglos florales y sistemas de polinización que incluyen cleistogamia (Campbell, 1982), autogamia (Campbell, 1982, 1983; Norrmann & Quarin, 1991), diferentes grados de alogamia (Norrmann & Quarin, 1991; Norrmann et al., 1997) e inclusive el mantenimiento de poliploidía impar permanente por vías sexuales (*A. ternatus* (Spreng.) Nees, Norrmann 1985; Norrmann & Quarin, 1987; John, 1990).

En el presente trabajo se presentan los números cromosómicos y la biología reproductiva de cuatro especies nativas del cono sur: *A. glaziovii* Hack. y *A. arenarius* Hack. (sect. *Leptopogon* Stapf); *A. glaucophyllus* Roseng., B. R. Arrill. & Izag. y *Andropogon* sp. (sect. *Notosolen*, cfr. Norrmann & Quarin, 2001).

Andropogon glaziovii y *A. arenarius* forman importantes comunidades en sus hábitats específicos: *A. arenarius* en dunas marítimas del litoral sur de Brasil y norte de la República Oriental del Uruguay, *A. glaziovii* en pantanos del

Paraguay, Brasil y Bolivia. De estas especies ya se conocía el número cromosómico, en base a recuentos sobre material brasileño (Campbell & Windisch, 1986). *Andropogon glaucophyllus* y *Andropogon* sp. viven en la zona sudoriental de Sudamérica: la primera especie habita cerros cercanos al mar y planicies cuaternarias del sur de Brasil y Uruguay, en tanto que la segunda está restringida a una estrecha franja al noroeste de Porto Alegre, en el estado de Rio Grande do Sul (Brasil) (Norrmann & Quarin, en prensa).

Material y métodos

Las plantas utilizadas en este trabajo provienen de poblaciones naturales de las cuales se extrajeron semillas o trozos de matas, las que fueron cultivadas en el Jardín Experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNNE). Sobre las mismas se fijó material para estudios embriológicos y de fertilidad, se realizaron las observaciones de anthesis y trabajos experimentales de polinización. Adicionalmente se efectuaron observaciones sobre poblaciones naturales en el transcurso de viajes de colección por Brasil y Paraguay. Las localidades precisas de origen son las siguientes:

A. glaziovii

BRASIL. **Estado de Goiás.** 39 km. SW de Gaçu, Valls et al. 11720, 12-IV-1988 (CTES, CEN).- **Estado de Matto Grosso do Sul.** Campo Grande, Norrmann 311 (CTES, US, SI).

A. arenarius

BRASIL, **Estado de Rio Grande do Sul.** Capão da Canoa, Norrmann 104, III-1996 (CTES, CEN, US, BAA).- **Estado de Santa Catarina.** Laguna, en dunas, Norrmann 224, 2-I-1994 (CTES, MERL, MBM, US).- Itapirubá, Norrmann 139, 2-I-1994 (CTES, MBM, SI, K).

A. glaucophyllus

BRASIL. **Estado de Rio Grande do Sul.** Porto Alegre, Morro da Policia, cultivado en Est. Exp. Guaíba (Valls 4810), Norrmann 103 (CTES, MBM, US, SI).- Laguna, Farol de Santa Marta, Norrmann 315, I-1997 (CTES).

***Andropogon* sp.**

BRASIL. Estado de Rio Grande do Sul. Candelaria, Botucarai, RS 240, Norrmann & Barreto 310, III-1997 (BAA, CORD, CTES, ICN, SI, US).- RS 509, 60 km E de Santa María, Norrmann, Keeler & Barreto 146, 9-III-1994 (ICN, BAA, CORD, CTES, K, MBM, SI, SP, US).

Los métodos aquí utilizados son similares a los de un estudio anterior (Norrmann & Quarín, 1991), donde se tratan otras especies americanas del género. Los recuentos cromosómicos fueron establecidos en meiosis, sobre preparados de anteras previamente fijadas en alcohol absoluto (3): ácido acético (1). Las células madres del polen (CMP) fueron hidrolizadas en HCl 1N por 10', coloreadas con fucsina básica durante 10' y pasadas luego a agua destilada. Los preparados se realizaron colocando anteras sobre el portaobjetos reforzando la coloración con carmín acético. Se analizaron al microscopio no menos de 30 CMP por especie.

El modo de reproducción fue determinado al estudiar la megasporogénesis y el desarrollo del saco embrionario. Para los estadios cercanos a la meiosis, los ovarios fueron embebidos en parafina, seccionados con micrótopo y coloreados con safranina-fast green. Para los estadios correspondientes a sacos embrionarios maduros se utilizó la técnica de clarificado de ovarios (Herr, 1971) con microscopía de contraste de fases y contraste diferencial interferencial.

La germinación del polen fue determinada por autofluorescencia mediante excitación con luz ultravioleta, de acuerdo a la técnica de Kho & Baer (1968). La misma técnica se utilizó en polinizaciones controladas, para analizar la penetración y el recorrido de los tubos polínicos en ovarios fijados dos horas luego de la antesis.

La fertilidad de cada planta, estimada como porcentaje de espiguillas pistiladas¹ que producen fruto, fue determinada bajo dos condiciones de polinización (Tabla 1). La condición de autopolinización se refiere a la restricción absoluta a la entrada de polen foráneo durante la floración, lo que se logra aislando inflorescencias en bolsas de papel sulfito o colocando plantas en aislamiento. La condición de polinización cruzada se obtiene al asegurar la presencia de polen foráneo, lo que se logra colocando juntas plantas de diferente origen y espolvoreando manualmente flores de una planta con polen de otra. En estos casos la autopolinización no fue impedida.

Una vez establecido el modo de reproducción, el análisis de la secuencia autopolinización-autocompatibilidad-autofertilidad, así como la detección de barreras en algunos de esos procesos, permiten establecer en las plantas sexuales la tendencia hacia la autogamia o alogamia.

¹ Sólo se consideran las espiguillas sésiles en *Andropogon* sp. y *A. glaucophyllus*.

Tabla 1

CROMOSOMAS Y CARACTERÍSTICAS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA EN ESPECIES DE *ANDROPOGON*

Especie	2n	F rmula floral	Compatibilidad	Producci n de Fruto autopolinizaci n pol. cruzada		Condici n prevaleciente
<i>A. glaziovii</i>	60	s(h) + p(m) s(h) + p(o)	+	90	92	aut gama
<i>A. arenarius</i>	60	s(h) + p(m) s(h) + p(o)	+	92	89	aut gama
<i>A. glaucophyllus</i>	60	s(h) + p(h) s(h) + p(m)	-	0 0.2	78	al gama
<i>A. barretoii</i>	60	s(h) + p(h) s(h) + p(m)	-	0 0.1	85	al gama

Resultados

1. Número de cromosomas y comportamiento en meiosis

Las cuatro especies poseen $2n = 60$ cromosomas, que en la meiosis se aparean formando 30 bivalentes (Tabla 1, Fig. 1). Algunas plantas de *Andropogon* sp. presentan asimismo hasta 2 cromosomas accesorios (B) que en la meiosis permanecen como univalentes o se asocian laxamente. La segregación meiótica es regular en todas las especies, dando como resultado gametas balanceadas.

2. Modo de reproducción

El tipo y estructura de ovarios son similares a los de otras especies de *Andropogon* ya descritas por Norrmann & Quarin (1987, 1991). El análisis de estadios meióticos permitió establecer que en la nucela, una célula subepidérmica arquesporial sufre división meiótica originando cuatro megásporas que se ubican linealmente. La megáspora ubicada hacia la calaza será funcional, convirtiéndose en un saco embrionario uninucleado que se observa al microscopio junto a los restos de las otras megásporas que degeneran tomando una coloración rojiza. Luego de una serie de divisiones mitóticas, el saco pasa por un breve estadio octonucleado y posteriormente las antípodas proliferan, dando origen a uno del tipo *Polygonum* var. *Poaceae* (sensu Anton, 1987).

3. Polinización: estructuras y eventos

Andropogon sp., *Andropogon glaucophyllus* y *A. arenarius* son de floración estival, mientras que *A. glaziovii* es estivo-otoñal. En todas, la antesis es matutina y ocurre entre las 4:00 y las 8:00 hs. El arreglo básico y común a todas las especies analizadas corresponde, como es usual en las Andropogóneas, a pares de espiguillas que al articularse forman pseudoracimos (Fig. 2). Si bien en las especies americanas de *Andropogon* cada espiguilla es biflora, sólo se desarrolla como máximo una flor por espiguilla, por lo que cada par está constituido por una espiguilla séstil (s) con una flor hermafrodita (h) y una espiguilla pedicelada (p) con una flor hermafrodita (h), masculina (m) o

neutra (o).

La antesis de las espiguillas pistiladas comienza cuando las glumelas y glumas se separan debido a la turgencia de las lodículas e inmediatamente los estigmas protruyen. A los pocos minutos, se produce la ejerción de los estambres que ocurre por elongación de los filamentos. La deshidratación provoca la dehiscencia de las anteras, y el polen es liberado. Como fuera explicado anteriormente (Norrmann & Quarin, 1991), existe una separación temporal en la antesis dentro de cada par, i.e., la espiguilla séstil florece dos o tres días antes que su correspondiente espiguilla pedicelada.

La modalidad de polinización permite separar estas especies en dos grupos que serán tratados a continuación.

Especies autógamas: A. glaziovii, A. arenarius.- Las fórmulas florales de ambos taxones son $s(h) + p(m)$ ó $s(h) + p(o)$, que corresponden a un arreglo floral hermafrodita en la espiguilla séstil combinado respectivamente con masculinidad o esterilidad en la pedicelada (Tabla 1, Fig. 2 A-B). La espiguilla pedicelada conserva en ambas especies la función masculina que se expresa diferencialmente: mientras *A. arenarius* posee individuos con espiguillas pediceladas masculinas y otros con pediceladas estériles², *A. glaziovii* puede tener en la misma planta y en el mismo racimo, espiguillas pediceladas masculinas (m) y estériles (o). Estas especies forman parte del complejo "*A. lateralis*" en cuyas especies, tal como fuera observado por Campbell & Windisch (1986), las anteras de las espiguillas séstiles son de menor tamaño y llevan menos polen que sus correspondientes espiguillas pediceladas del par. Por otra parte, *A. arenarius* y especialmente *A. glaziovii* poseen inflorescencias muy ramificadas y espateoladas. Esto conlleva a que a menudo la antesis se produzca con racimos parcialmente incluidos en la espateola. Si bien siempre se ha observado apertura de las flores, es evidente que la posición de la espateola reduce las posibilidades de polinización cruzada.

² Hackel (1889) consideró las plantas con espiguillas pediceladas estériles como la forma "subcompleta" del taxón.

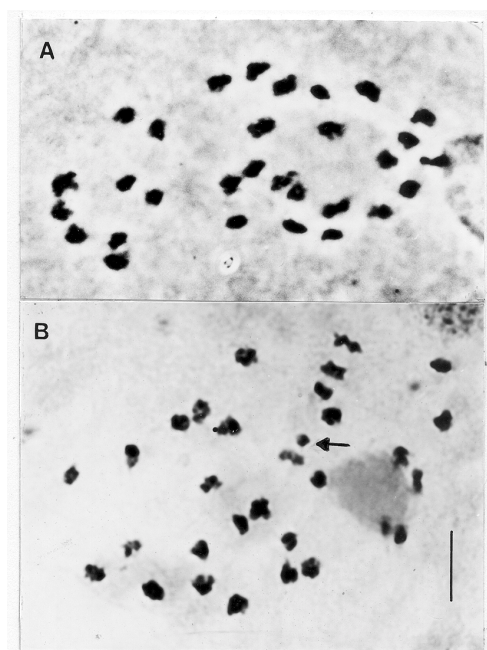


Fig. 1.- Cromosomas meióticos en especies de *Andropogon*. A: prometafase I en *A. glaucophyllus* con 30 II; B: diacinesis en *Andropogon* sp., con 30 II + 1 cromosoma B (flecha). La escala vale 10 mm.

Los estudios de fluorescencia revelaron que *A. glaziovii* y *A. arenarius* son autocompatibles; esto es, los granos de polen que provienen de la misma planta germinan sobre los estigmas, penetrando por el canal estilar hacia el óvulo y llegan a la micrópila en menos de dos horas luego de la polinización. El resultado final, expresado en la producción de grano, es elevado bajo autopolinización y en condiciones de polinización cruzada, entre las cuales no se observaron diferencias (Tabla 1). Por último, ensayos de progenie de semillas obtenidas bajo autopolinización y polinización cruzada no manifestaron ventaja comparativa alguna.

Especies alógamas: A. glaucophyllus, Andropogon sp.- Las fórmulas florales son $s(h) + p(h)$ ó $s(h) + p(m)$, que corresponden a arreglos florales hermafroditas en las espiguillas sésiles combinados con espiguillas pediceladas también hermafroditas o masculinas (Tabla 1, Fig. 2 C-D). En ambas especies, pueden presentarse en un mismo racimo espiguillas pediceladas hermafroditas o estrictamente masculinas.

Aquí la alogamia no se origina en una barrera espacial (arreglos florales) ni temporal sino en una barrera genética, i.e., la autoesterilidad, ya que tanto *A. glaucophyllus* como *Andropogon* sp. presentan un sistema de autoincompatibilidad polen-pistilo que obliga a la polinización cruzada con otros genotipos, como ocurre en *A. exaratus* Hack. (Norrman & Quarin, 1991) y *A. gerardii* Vitman (Norrman et al., 1997). El análisis por microscopía de fluorescencia muestra que cuando los estigmas de una planta son polinizados con polen del mismo individuo, la germinación es inmediata, pero los tubos polínicos son detenidos antes de llegar al canal estilar. Bajo estas condiciones, la formación de grano es menor al 1% (Tabla 1). En cambio, cuando se provee polen de otro genotipo, los tubos polínicos penetran hasta la micrópila en menos de dos horas y los porcentajes de formación de grano aumentan notoriamente (Tabla 1).

Discusión

El género *Andropogon*, a pesar de ser considerado heterogéneo en algunos sentidos (Gould, 1967, Norrman, 1985, Kellogg & Campbell, 1987), es uniformemente sexual³ en una tribu donde otros sistemas reproductivos como la apomixis ocurren en los géneros vecinos *Bothriochloa* Kuntze, *Dichanthium* Willem. y *Schizachyrium* (Connor, 1979). Los resultados aquí presentados son consistentes con esta tendencia, aunque con variantes respecto a las modalidades de polinización, que a su vez determinan diferentes sistemas de recombinación (Grant, 1975). El escenario actual para el género en América en cuanto a los sistemas reproductivos se resume en la Tabla 2 y se discute a continuación.

Sistemas de recombinación cerrados.- Este tipo de recombinación se da a través de cleistogamia y

³ La cita de apomixis en *Andropogon tectorum* Schumm. & Thonn. (Okoli, 1982) del África es incorrecta pues se refiere a multiplicación vegetativa por viviparidad.

⁴ Un tetraploide norteamericano, *A. gracilis* Spreng., probablemente sea también autógamo (Campbell, 1983).

Tabla 2
 SINOPSIS DE SISTEMAS REPRODUCTIVOS EN ESPECIES AMERICANAS DE *ANDROPOGON**

Área de Distribución	SISTEMAS DE RECOMBINACIÓN					
	cerrados (autogamas, cleistogamas)		abiertos (Prevalentemente al gamas)		abiertos (al gamas)	
Norteamérica	<i>A. arctatus</i>	2x, L			<i>A. gerardii</i>	6x, A
	<i>A. gyrans</i>	2x, L			<i>A. hallii</i>	6x, A
	<i>A. tracyi</i>	2x, L				
	<i>A. liebmanii</i>	2x, L				
	<i>A. floridanus</i>	2x, L				
	<i>A. longiberbis</i>	2x, L				
	<i>A. virginicus</i>	2x, L				
	<i>A. brachystachyus</i>	2x, L				
	<i>A. glomeratus</i>	2x, L				
Centro y Sudamérica	<i>A. selloanus</i>	2x, L	<i>A. lateralis</i>	6x, L	<i>A. exaratus</i>	6x, N
	<i>A. leucostachyus</i>	2x, L	<i>A. hypogynus</i>	6x, L	<i>Andropogon</i> sp.	6x, N
	<i>A. macrothrix</i>	2x, L			<i>A. glaucophyllus</i>	6x, N
	<i>A. ternatus</i>	3x, L				
	<i>A. bicornis</i>	6x, L				
	<i>A. arenarius</i>	6x, L				
	<i>A. glaziovii</i>	6x, L				

*Datos de Campbell, 1982, 1983; Norrmann & Quarin, 1987, 1991, este trabajo y Norrmann et al., 1997. A = sect. *Andropogon*, L = sect. *Leptopogon*, N = sect. *Notosolen*.

autogamia, que en América está presente en especies diploides y hexaploides de *Andropogon*⁴.

Un grupo monofilético de especies diploides norteamericanas, el complejo "*A. virginicus*", con centro de variación en el sudeste de los Estados Unidos, está integrado por especies autógamas y/o cleistógamas (Campbell, 1982, 1983). Las especies sudamericanas diploides *A. selloanus* Hack., *A. macrothrix* Trin. y *A. leucostachyus* H. B. K. (Norrmann & Quarin, 1991), y la triploide *A. ternatus* (Norrmann & Quarin, 1987) son también autógamas.

La especie hexaploide de mayor distribución en América, *A. bicornis* L. es autógama (Norrmann & Quarin, 1991) y ruderal. *Andropogon glaziovii* y *A. arenarius* se suman a *A. bicornis*, *A. selloanus*, *A. leucostachyus* *A. macrothrix*, *A. ternatus* (Norrmann & Quarin, 1987, 1991) y al complejo "*A. virginicus*" (Campbell, 1983), en las cuales se observa una tendencia a la reduc-

ción de la espiguilla pedicelada llegando a la pérdida total de su función. La retención de la condición masculina de las espiguillas pediceladas en las mismas inflorescencias (*A. glaziovii*) o inclusive en determinados individuos (*A. arenarius*) puede interpretarse entonces como una situación transiente hacia la pérdida total de la función en la espiguilla pedicelada, como sostiene Connor (1981). El sistema de recombinación cerrado en todos estos taxones se ve sostenido por su hábito de autopolinización, elevada producción de grano, la homogeneidad exomorfológica en sus poblaciones y progenies y su hábito colonizador en hábitats abiertos (bordes de rutas) o intermitentemente abiertos (Grant, 1975), como médanos y pantanos. Todas son miembros de la sect. *Leptopogon*, considerada la más evolucionada del género (Campbell, 1982; Clayton & Renvoize, 1986).

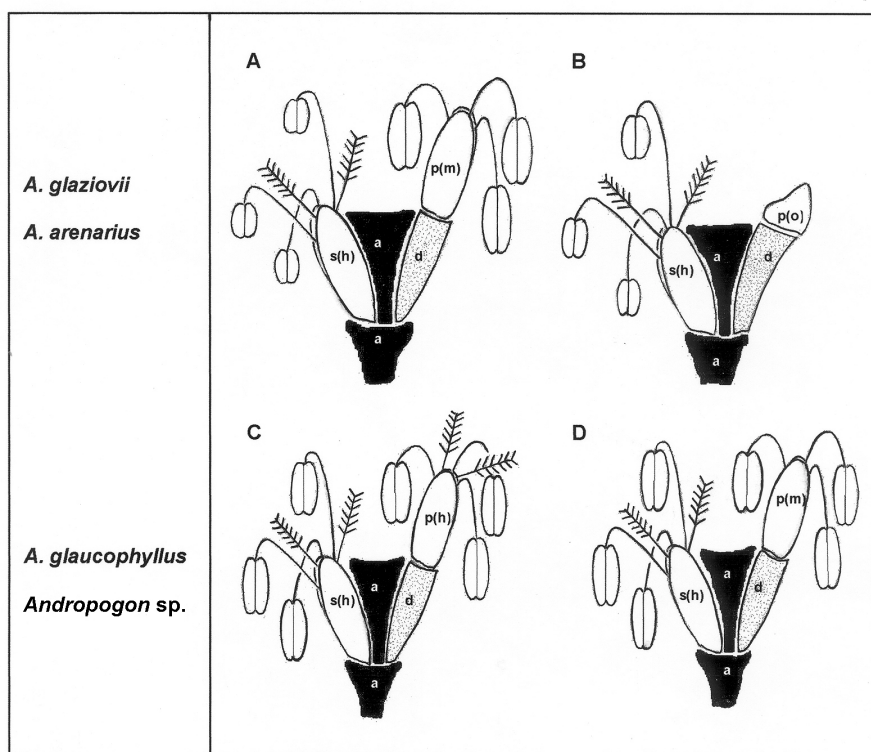


Fig. 2.- Arreglos florales en especies sudamericanas de *Andropogon*. a= artejo; d= pedicelo; s = espiguilla sésil; p = esp. pedicelada; m = masculina; h = hermafrodita; o = neutra. Más explicaciones en el texto.

Sistemas de recombinación abiertos.- Estos sistemas son generados por la polinización cruzada. En América se conocen dos especies hexaploides prevalentemente alógamas: *A. lateralis* Nees y *A. hypogynus* Hack., en las cuales la polinización cruzada es favorecida por barreras temporales y arreglos florales (Norrman & Quarin, 1991). Dentro del complejo "*A. lateralis*", un grupo aparentemente monofilético (Campbell & Windisch, 1986), se han establecido dos variantes reproductivas: por un lado, la autogamia asociada con la pérdida de la función masculina en la espiguilla pedicelada de *A. bicornis*, o por lo menos la tendencia en *A. glaziovii* y *A. arenarius*. Por otro lado, la alogamia, favorecida en *A. lateralis* y *A. hypogynus* por la monoecia (pérdida de función masculina en la espiguilla sésil por reducción de estambres a estaminodios y mantenimiento de la masculinidad en las pediceladas), y la protoginia (Norrman & Quarin, 1991).

Por último, la alogamia por autoincompatibilidad asociada a espiguillas hermafroditas, una combinación considerada primitiva (Connor, 1981), está presente en hexaploides de la sect. *Andropogon*, como *A. gerardii* ("big bluestem") y de la sect. *Notosolen* como *A. exaratus*, un endemismo de zonas pantanosas del Paraguay y nordeste argentino, *A. glaucophyllus* y *Andropogon* sp. En este caso, resulta contrastante el notable éxito adaptativo de *A. gerardii* en las praderas del centro de Norteamérica ("tall grass prairie") (Norrman et al., 1997; Wipff, 1996) comparado con los hábitats reducidos de las tres especies sudamericanas.

Como epílogo, si relacionamos estos sistemas de recombinación con el aspecto ecológico de los grupos que los detentan, resulta evidente un correlación entre sistema de recombinación cerrado, hábito colonizador y estrategia de la "k" en oposición a los sistemas abiertos, hábitat estable y estrategia de la "r", como fuera observado en situaciones similares por Grant (1975, 1981).

Agradecimientos

Varias accesiones provenientes del Brasil fueron obtenidas gracias a José F. Montenegro Valls, Ismar Barreto, Hilda Longhi y Camilo Quarín. Agradecemos a Florencia Galdeano y Laura Simón por el diseño gráfico.

Referencias bibliográficas

- Anton, A. 1987. Grass gametophytes: their origin, structure, and relation with the sporophyte, en T. Soderstrom et al. (eds.), *Grass Systematics and Evolution*, pp. 11-20. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Campbell, C. S. 1982. Cleistogamy in *Andropogon* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 69: 1625-1635.
- 1983. Systematics of the *Andropogon virginicus* complex (Gramineae). *J. Arnold Arbor.* 64: 171-254.
- Campbell, C. S. & P. Windisch. 1986. Chromosome numbers and their taxonomic implications for eight brazilian *Andropogon* (Poaceae). *Brittonia* 38 (4): 411-414.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. *Genera graminum, grasses of the world*. *Kew Bull. Addit. Ser.* 13: 1-389.
- Connor, H. E. 1979. Breeding systems in the grasses: a survey. *New Zealand J. Bot.* 17: 547-574.
- 1981. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 48-74.
- Gould, F. W. 1967. The genus *Andropogon* in the United States. *Brittonia* 19: 70-76.
- Grant, V. 1975. *Genetics of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- 1981. *Plant Speciation* (ed. 2). Columbia Univ. Press, New York.
- Hackel, E. 1889. *Andropogoneae*, en A. DC. & C. DC., *Monogr. Phan.* 6: 1-716.
- Herr, J. M. 1971. A new clearing-squash technique for the study of ovule development in Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 58: 785-790.
- John, B. 1990. *Meiosis*. Cambridge Univ. Press, CIUDAD.
- Kellogg, E. A. & C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic Analyses of the Gramineae, en T. Soderstrom et al. (eds.), *Grass Systematics & Evolution*, pp. 310-324. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Kho, Y. & J. Baer. 1968. Observing pollen tubes by means of fluorescence. *Euphytica* 17: 298-302.
- Killeen, T. 1990. The grasses of Chiquitanía. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 125-201.
- Normann, G. 1985. Estudios citogenéticos en especies argentinas de *Andropogon* (Gramineae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 137-149.
- & C. Quarín. 1987. Permanent odd polyploidy in a grass (*Andropogon ternatus*). *Genome* 29: 340-344.
- & C. Quarín. 1991. Biología reproductiva en especies americanas de *Andropogon* (Gramineae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 25: 85-90.
- C. Quarín & T. Killeen. 1994. Chromosome numbers in Bolivian grasses. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 768-774.
- C. Quarín & K. Keeler. 1997. Evolutionary implications of meiotic chromosome behavior, reproductive biology and hybridization in 6x and 9x cytotypes of Big Bluestem (*Andropogon gerardii* Vitman, Poaceae). *Amer. J. Bot.* 84 (2): 201-207.
- & C. Quarín. 2001. *Andropogon barretoii*, una nueva especie de Poaceae del sur de Brasil. *Darwiniana* (en prensa).
- Okoli, B. 1982. Hybridization, polyploidy and apomixis in *Andropogon tectorum* Schum. & Thonn. (Gramineae). *New Phytol.* 93: 591-597.
- Wipff, J. K. 1996. Nomenclatural combinations in *A. gerardii* complex (Poaceae, Andropogoneae). *Phytologia* 80 (5): 343-347.

Original recibido el 15 de noviembre de 2000;
aceptado el 21 de noviembre de 2000.