

SOBRE LA INFLORESCENCIA, MORFOLOGIA FLORAL, EMBRIOLOGIA Y POLEN DE *APURIMACIA* *DOLICHOCARPA (LEGUMINOSAE)*¹

POR SARA MALDONADO DE MAGNANO²

SUMMARY

This paper deals with the inflorescence organization, floral vasculature, embryology and pollen morphology of *Apurimacia dolichocarpa* (Griseb.) Burkart. The main conclusions are the following ones.

1. The inflorescence is considered as a compound thyrse, where each flower represents the terminal flower of a reduced dichasium.

2. The patterns of origin of the perianth and staminal traces belong, respectively, to the *Shuteria* and *Lotus* type of Randawa (1969).

3. Glandular and non glandular hairs are present in the flowers. The former are confined to the ovary; the non glandular ones have been found on the ovary, the standard petal and the sepals.

4. Schizogenous secretory cavities characterized by the papillose differentiation of the epithelium, occur in the receptacular parenchyma and the mesophyll of different floral appendages (excepting stamens).

5. Adnate to the inner base of the staminal sheath there is a nectary lacking vasculature.

6. The anther wall develops according to the basic type (Davis, 1966); it is formed by 5 layers: epidermis, fibrous endothecium, 2 middle layers and a glandular tapetum which remains uninucleate. Delimitation of microspores is simultaneous resulting tetrahedral tetrads. Pollen grains are isopolar, radiosymmetric, subspheroidal to suboblate and 3-colpate; the exine is perforate.

7. Mature ovules are hemicampylotropous, crassinucellate and bitegmic. The inner integument is dermal, but the outer one is dermal and subdermal in origin. The micropyle is formed by the exostome and the mesostome; the endothelium differentiates before fertilization. The parietal tissue has 3 to 5 layers being present during the megasporogenesis and early megagametogenesis; the nucellar epidermis is irregularly bistratified.

8. Only one archesporial cell differentiates from the nucellus, and the megaspores are arranged in linear tetrads.

9. The chalazal or the subchalazal megaspore produces an 8-nucleate embryo sac, which develops according to the *Polygonum* type. The central cell is a transfer

¹ Los estudios referidos a la inflorescencia, la anatomía floral y el polen, forman parte de la tesis presentada a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba, para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas.

² Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 1428 Buenos Aires.

cell with secondary wall ingrowths near the egg apparatus and at the chalazal end.

10. Fertilization is porogamous. The penetrated synergid is partially damaged and disorganizes gradually after the release of 2 vermiform male gametes.

11. The development of the embryo belongs to the First Period, Series C of the Megarchetype V of Souèges.

12. The endosperm is nuclear; walls are formed when the embryo reaches the globular state, but the chalazal portion remains free nuclear and becomes a secondary haustorium.

13. Mature seed is exalbuminous, showing the structure of papilionaceous seeds with 2 recurrent vascular bundles and a rim aril surrounding the funicle.

INTRODUCCION

Apurimacia dolichocarpa (Gris.) Burkart, es una especie endémica de las sierras de Córdoba (Argentina), cuya posición taxonómica no parece aún definitiva; en efecto, ubicada inicialmente en *Tephrosia* por Grisebach (1879), fue luego transferida a *Apurimacia* por Burkart (1951), quien destaca empero, algunas diferencias morfológicas entre la especie argentina y la otra integrante del género, *A. michelii* (Rusby) Harms, oriunda de Bolivia y Perú.

Aparte de su número cromosómico $2n=22$ (Cocucci, 1961), sólo datos exomorfológicos se poseían de la especie cordobesa. Ello me indujo a encarar el presente trabajo, el cual abarca el estudio de la inflorescencia, la morfología floral, la embriología y el análisis del polen, con el objeto de aportar datos que puedan contribuir a dilucidar su correcta ubicación taxonómica.

MATERIAL Y METODO

Los estudios se hicieron sobre material fijado en una mezcla 3:1 de alcohol etílico y ácido acético glacial. Para la obtención de los cortes microtómicos se lo deshidrató en una serie de alcohol etílico-xilol incluyéndolo posteriormente en "paraplast". Las secciones, entre 10 y 18 micras de espesor, luego fueron teñidas con la triple coloración hematoxilina-safranina-verde fijo (Johansen, 1940). Para el estudio de la estructura del gametófito femenino en el momento de ser fecundado, previo a la triple coloración, los cortes se trataron con el reactivo de Schiff (Jensen, 1962).

El recorrido de los haces vasculares y las características de las paredes del endotecio se investigaron, además, en material diafanizado según la técnica de Bayley y Nast (1943).

El análisis palinológico se llevó a cabo en materiales preservados en líquido fijador. Las mediciones se realizaron en granos sin tratamiento especial, en tanto que, para el reconocimiento de las aberturas, el polen se acetolizó según la técnica de Erdtman (1952). El

tipo de ornamentación de la esporodermis se determinó mediante el microscopio electrónico de haz incidente de barrido, a través del Servicio que posee el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas: La nomenclatura palinológica es la propuesta por Erdtman (1969).

Todos los dibujos son originales y fueron hechos con el auxilio de la cámara clara.

A continuación se anotan los datos completos del material estudiado:

ARGENTINA: *Prov. Córdoba, Dpto. Pochó*: Entre Tala Cañada y Refugio de Piedra, S. Maldonado y Di Fulvio 22, 29-X-78 (CORD). - Poco antes de llegar a Empalme San Jerónimo, entre los kilómetros 813 y 814, S. Maldonado y Di Fulvio 23, 29-X-78 (CORD). - Del mismo lugar, S. Maldonado 36, 27-XII-78 (CORD). - Cuesta de las Chacras, entre Arroyo Murúa y Arroyo Albarracín, kilómetro 818, A. T. Hunziker 8838, 3-II-51 (CORD).

OBSERVACIONES

1. *Inflorescencia*. — Es de organización compleja, con los ejes principal y secundarios abiertos. El raquis primario posee 5 a 10 brácteas escamosas que alternan entre sí con un ángulo de divergencia de 144° y en cuyas axilas se desarrollan otras tantas inflorescencias parciales (Fig. 1 A,B).

Las mismas constan de un cortísimo eje que remata en un ápice rudimentario, mientras que en su base se insertan 2 —rara vez 3— bractéolas, acompañando a igual número de ejes de menor orden terminados en flor. Estos constituyen inflorescencias elementales, pues también son portadores de un par de bractéolas que, ocasionalmente, poseen yemas o botones florales en sus axilas.

Las inflorescencias, generalmente en número de 1 ó 2, se originan en la axila de otros tantos catafilos basales de la yema invernante que desarrollará una rama. Aunque rara vez, puede estar presente una tercera inflorescencia que se forma a partir de la yema axilar del primer nomofilo, o desde una de las 2 yemas, por lo general latentes, ubicadas en la base del pedúnculo de las otras inflorescencias.

2. *Morfología floral*. — Las flores son hipóginas. El cáliz se compone de un tubo calicino que remata en 5 lóbulos, los 2 ventrales semisoldados entre sí (Fig. 2 D). La corola es típicamente papilionoidea; cada una de las 2 piezas que componen la quilla, está adherida al ala contigua mediante un pliegue que encaja en una concavidad determinada por otro pliegue similar del ala (Figs. 2 B, C y 3 K). El androceo es diadelfo con el estambre libre geniculado en su base (Fig. 2 E); las anteras son dorsifijas y dimórficas: 5 de ellas, las que corresponden a los estambres opositépalos, tienen el

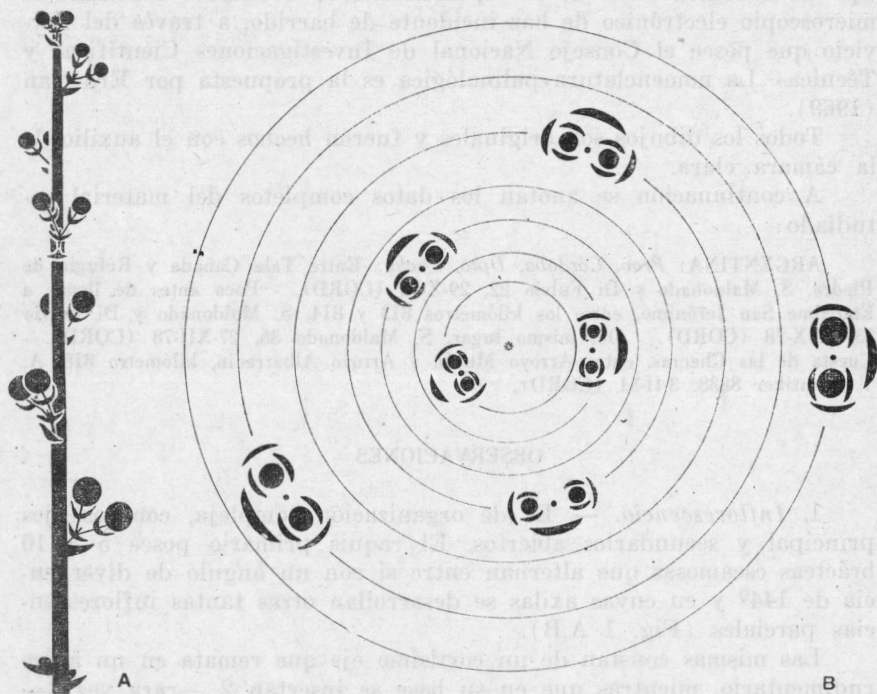
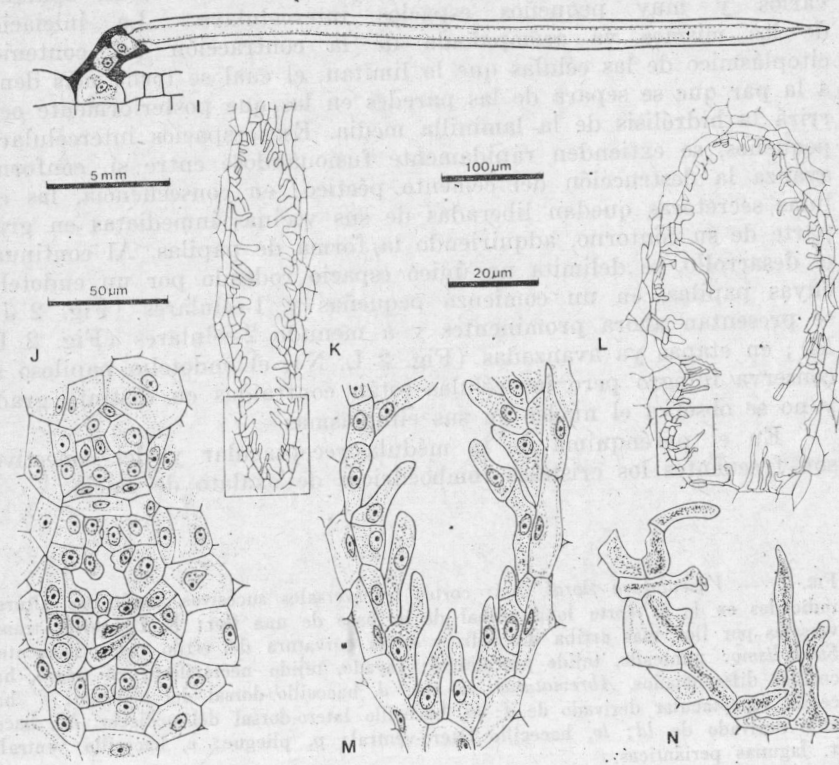
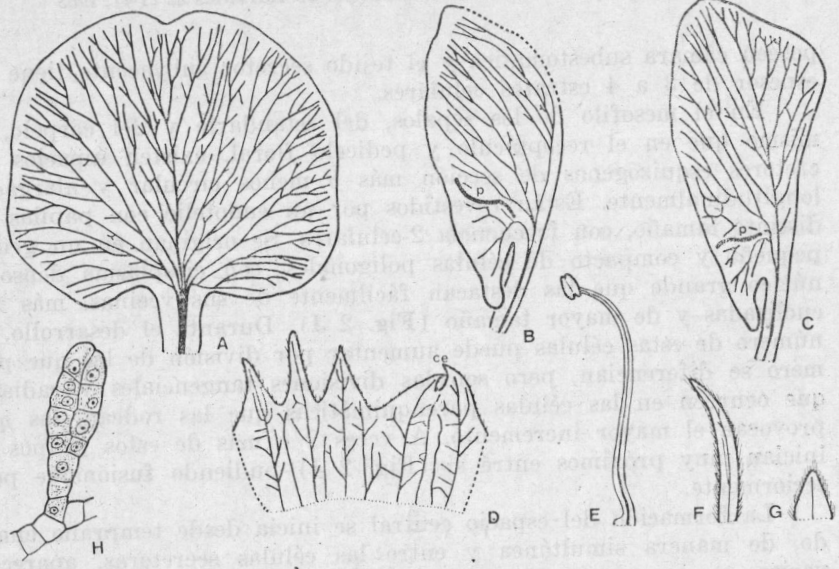


FIG. 1. — *Inflorescencia*. A: esquema y B: diagrama general de la inflorescencia.

conectivo algo más largo que las otras 5 con las cuales alternan. El ovario es alargado, forma con el estilo un ángulo casi recto y en su base existe un breve ginóforo (Fig. 3 J).

El nectario constituye una estructura anular, totalmente adnata en su cara externa a la base de la columna estaminal (Fig. 3 H), y carece de vascularización propia; en su epidermis, los estomas no

FIG. 2. — *Morfología floral*. A-G: piezas florales diafanizadas, mostrando su vasculatura; A: estandarte; B: una de las piezas que forman la quilla; C: ala; D: cáliz; E: estambre libre; F: bractéola; G: bráctea; H: pelo glandular de la epidermis externa del carpelo; I: pelo no glandular de la epidermis del carpelo; J-L: estados sucesivos del desarrollo de un espacio secretor; M: detalle del sector marcado en K; N: detalle de sector marcado en N. *Aumentos*: La escala de 5 mm vale para A-G; la de 50 μm para H, I; la de 100 μm para K, L y la de 20 μm para J, M, N. *Abreviaturas*: ce, zona comisural opuesta al estandarte; p, pliegue.



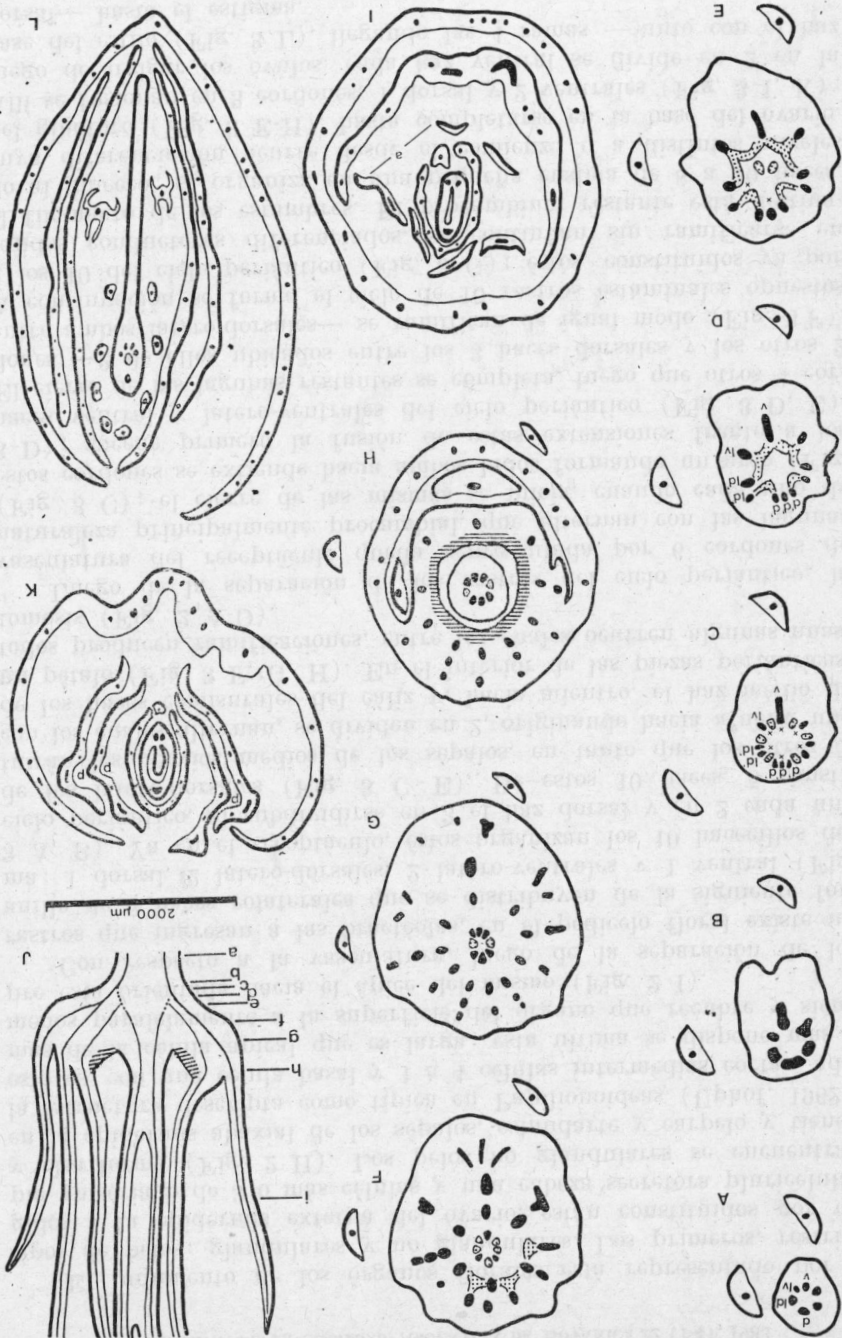
poseen cámara subestomática y el tejido secretor subyacente tiene un espesor de 3 a 4 estratos celulares.

En el mesofilo de los sépalos, del estandarte y del carpelo, lo mismo que en el receptáculo y pedicelo floral, existen espacios secretores esquizógenos de sección más o menos circular y alargados longitudinalmente. Están revestidos por un endotelio con papilas de distinto tamaño, con frecuencia 2-celulares. Se originan en un grupo pequeño y compacto de células poligonales, con citoplasma denso y núcleo grande que las destacan fácilmente de sus vecinas, más vacuolizadas y de mayor tamaño (Fig. 2 J). Durante el desarrollo, el número de estas células puede aumentar por división de las que primero se diferencian, pero son las divisiones tangenciales y radiales que ocurren en las células parenquimáticas que las rodean, las que provocan el mayor incremento. A veces 2 o más de estos grupos se inician muy próximos entre sí (Fig. 2 J) pudiendo fusionarse posteriormente.

La formación del espacio central se inicia desde temprano cuando, de manera simultánea y entre las células secretoras, aparecen varios y muy pequeños espacios intercelulares. La iniciación de los mismos va acompañada de la contracción del contenido citoplásmico de las células que lo limitan, el cual se torna más denso a la par que se separa de las paredes en las que posteriormente ocurrirá la hidrólisis de la laminilla media. Esos espacios intercelulares pequeños, se extienden rápidamente fusionándose entre sí, conforme avanza la destrucción del cemento péctico; en consecuencia, las células secretoras quedan liberadas de sus vecinas inmediatas en gran parte de su contorno, adquiriendo la forma de papilas. Al continuar el desarrollo, se delimita un único espacio rodeado por un endotelio cuyas papilas, en un comienzo pequeñas y 1-celulares (Fig. 2 J), se presentan ahora prominentes y a menudo 2-celulares (Fig. 2 K, M); en etapas ya avanzadas (Fig. 2 L, N), el endotelio papiloso se conserva íntegro pero las células están contraídas en distinto grado y no se observa el núcleo en sus citoplasmas.

En el parénquima de la médula receptacular y del conectivo, son frecuentes los cristales romboédricos de oxalato de calcio.

FIG. 3. — *Vasculatura floral*. A-I: cortes transversales sucesivos, según las alturas indicadas en J; J: corte longitudinal de la base de una flor; K, L: cortes transversales por flor, más arriba del cáliz y en la curvatura del estilo respectivamente. *Simbolismo*: punteado, tejido procambial; rayado, tejido nectarífero; en negro, hacillos diferenciados. *Abreviaturas*: *a*, ala; *d*, hacillo dorsal del pedicelo; *d'*, hacillo receptacular derivado de *d*; *ld*, hacillo latero-dorsal del pedicelo; *ld'*, hacillo derivado de *ld*; *lv*, hacillo latero-ventral; *p*, pliegue; *v*, hacillo ventral; α , lagunas periánticas.



El indumento de los órganos florales está representado por 2 tipos de pelos: glandulares y no glandulares. Los primeros, restringidos a la epidermis externa del ovario, están constituidos por un pie uniseriado de 3 o más células y una cabeza secretora pluricelular y claviforme (Fig. 2 H). Los pelos no glandulares se encuentran en la epidermis abaxial de los sépalos, estandarte y carpelo y tienen la estructura descripta como típica en Papilionoideas (Uphof, 1962), esto es, con una célula basal y 1 a 4 células intermedias cortas, además de la célula apical que es larga; esta última se dispone más o menos paralelamente a la superficie del órgano que recubre y siempre está orientada hacia el ápice del mismo (Fig. 2 I).

Con respecto a la vasculatura, luego de la separación de los rastros que ingresan a las bractéolas, en el pedicelo floral existe un anillo de 6 haces colaterales que se distribuyen de la siguiente forma: 1 dorsal, 2 latero-dorsales, 2 latero-ventrales y 1 ventral (Fig. 3 A, B). Ya en el receptáculo, éstos organizan los 10 haces del ciclo periántico, al subdividirse en 3 el haz dorsal y en 2 cada uno de los latero-dorsales (Fig. 3 C-E). De estos 10 haces, 5 constituirán los nervios medios de los sépalos, en tanto que los otros 5, con los cuales alternan, se dividen en 2, originando hacia afuera, uno de los haces comisurales del cáliz y, hacia adentro, el haz medio de un pétalo (Fig. 3 F, G, H). En el interior de las piezas periánticas, todos producen ramificaciones, entre las cuales ocurren algunas anastomosis (Fig. 2 A-D).

Luego de la separación de los rastros del ciclo periántico, la vasculatura del receptáculo queda representada por 6 cordones de naturaleza principalmente procambial, que alternan con las lagunas (Fig. 3 C); el cierre de las mismas se inicia, cuando cada uno de estos cordones se extiende hacia ambos lados formando un arco (Fig. 3 D); sucede primero la fusión de estas extensiones frente a los haces ventral y latero-ventrales del ciclo periántico (Fig. 3 D, E). El cierre de las lagunas restantes se completa, luego que otros 4 cordones —2 de ellos ubicados entre los 3 haces dorsales y los otros 2 entre ambos latero-dorsales— se ramifican de igual modo (Fig. 3 F). A continuación se forma el ciclo de 10 rastros estaminales opuestos a los 10 del ciclo periántico (Fig. 3 G); éstos, constituidos ya por tejidos conductores diferenciados, se continúan sin ramificarse en el filamento de los estambres. El procambium restante está destinado al gineceo; se organiza en una pequeña eustela de 8 a 10 haces, cuya diferenciación ocurre desde el comienzo o a distintos niveles del ginóforo (Fig. 3 E-H), hasta completarse en la base del ovario. Allí se fusionan en 3 cordones, 1 dorsal y 2 ventrales (Fig. 3 I, K); luego de irrigar los óvulos, cada haz ventral se divide en 2 en la base del estilo (Fig. 3 L), llegando las 4 ramas —junto con el haz dorsal— hasta el estigma.

Las brácteas están inervadas por una única vena media (Fig. 2 G) en tanto que, en las bractéolas, del nervio medio parten 2 ó 3 ramas pequeñas (Fig. 2 F).

3. Embriología

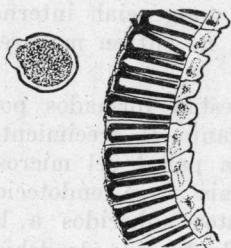
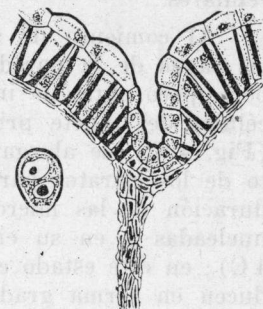
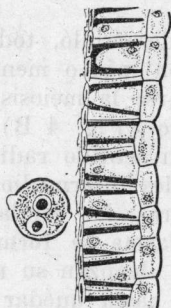
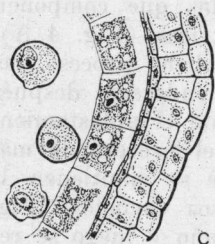
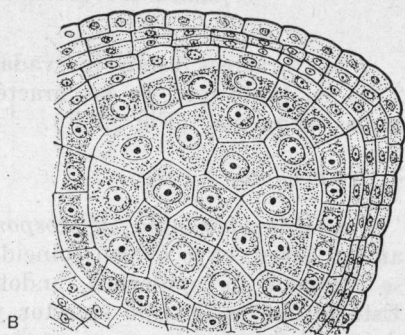
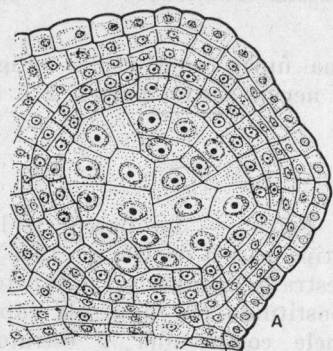
a. *Microsporangio. Microsporogénesis. Polen.* — La pared de la antera joven, cuyo origen coincide con el tipo básico de Davis (1966), se compone de epidermis, endotecio, 2 estratos parietales y tapete. Este último es de tipo secretor y está constituido por una sola capa de células, aunque en ciertas áreas suele comprender 2 estratos celulares.

Al comienzo de su desarrollo, todas las células que componen las capas de la pared, son más o menos isodiamétricas (Fig. 4 A), pero, poco antes de iniciarse la meiosis y durante dicho proceso, las células del tapete primero (Fig. 4 B) y las del endotecio después (Fig. 4 C), se alargan en sentido radial provocando el aplastamiento de los estratos parietales intermedios. Durante el proceso de maduración de las micrósporas, las células del tapete se mantienen 1-nucleadas y en su citoplasma se forman numerosos vacúolos (Fig. 4 C); en este estado ellas alcanzan su máximo tamaño y luego se reducen en forma gradual hasta quedar totalmente comprimidas. Las células del endotecio, se alargan aún más en sentido radial y desarrollan engrosamientos en sus paredes radiales y tangencial interna (Fig. 4 D-F, I, J); las de la epidermis, en tanto, no sufren mayores modificaciones.

Los septos que separan los sacos polínicos, están formados por unos 5 estratos de células, que se aplastan durante el crecimiento de la antera. En el momento de la dehiscencia, la pared del microsporangio queda constituida sólo por la epidermis y el endotecio, estando los otros estratos representados por restos adheridos a la pared tangencial interna del último (Fig. 4 F). En la zona de dehiscencia, las células epidérmicas son de menor tamaño que en el resto de la antera; lo mismo ocurre en el endotecio cuyas células, además, carecen de engrosamientos, pudiendo algunas de ellas dividirse periclinalmente.

En el conectivo, las células subdérmicas de la cara abaxial, desarrollan paredes secundarias que se tiñen de manera similar a los engrosamientos de las células del endotecio. Lo recorre un hacesillo vascular que presenta el floema formando un arco por fuera del xilema (Fig. 4 M).

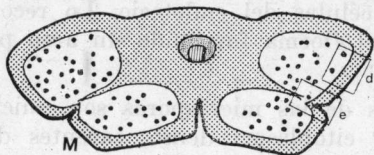
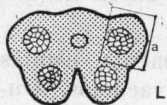
Las células madres de las micrósporas son, inicialmente, células de paredes delgadas y citoplasma denso, carentes de vacúolos. Durante la meiosis, forman una gruesa pared de calosa que se disuelve



300 μm



50 μm



luego de finalizada la división. La citocinesis es de tipo simultáneo, resultando tétrades tetraédricas (Fig. 4 G, H).

Los granos de polen son pequeños, con eje polar de 19 a 23 μm , y diámetro ecuatorial de 24 a 26 μm de forma suboblada a subesferoidal y con 3 colpos (Fig. 5 A, B, C). El tectum presenta perforaciones menores de 1 μm (Fig. 5 D) que se reducen en número por unidad de superficie, en los apocolpios y en los márgenes de los colpos.

La primera división de las micrósporas, por la que se origina la célula sifonogénica y la gametogénica, tiene lugar en la antera. Se observó la producción de granos de polen anormal, en algunos de los estambres de una flor próxima al momento de la antesis; se presentaban como mónades, díades (Fig. 4 K), o tétrades, de tamaño mayor y de tardía liberación con respecto al polen normal producido en las restantes anteras de la misma flor.

b. *Ovulo. Megasporogénesis. Megagametófito.* — En cada pistilo, se forman 2 a 4 óvulos hemicampilótropos y 2-tegmentados, con micrópilo en zig-zag constituido por un exostoma y un mesostoma (Fig. 6 J); puesto que el tegumento interno no alcanza el ápice nuclear, no existe un verdadero endostoma.

El tegumento interno se origina de la capa dérmica del primordio ovular y tiene un espesor inicial de 2 estratos celulares (Fig. 6 B, D); con posterioridad, las células de ambos se dividen periclinalmente incrementándose el espesor a 3 ó 4 hileras de células (Fig. 6 J); poco antes de la antesis, las células epidérmicas internas del tegumento interno se diferencian en células secretoras para constituir un tapete tegumentario, el cual actúa hasta en estados tardíos del desarrollo de la semilla (Fig. 9, A, B). El tegumento externo deriva, en su mayor parte, de la capa dérmica; sólo en su base interviene, además, el tejido subdermal (Fig. 6 D, J); en el momento

FIG. 4. — *Microsporangio y microsporogénesis.* A-D: cortes transversales de anteras en sucesivos estados de desarrollo; A: saco polínico con células madres de polen y pared de la antera con tapete no diferenciado, corresponde al sector indicado en L; B: comienzo de la diferenciación del tapete; C: granos de polen recién liberados de la tétrade, estratos parietales en regresión; D: pared de la antera madura, detalle del sector *d* señalado en M; E: detalle de la zona de dehiscencia, corresponde al sector *e* señalado en M; F: pared de la antera dehiscente, detalle del sector indicado en N; K: granos de polen anormales; G-H: tétrades tetraédricas; I: células del endotecio vistas desde la pared tangencial interna; J: engrosamiento del endotecio en material macerado; L-N: cortes transversales de anteras en estados de desarrollo sucesivos; L: antera joven; M: antera madura; N: antera luego de producida la dehiscencia. *Simbolismo:* rayado oblicuo, pared primaria del endotecio; rayado vertical, xilema; punteado fino, floema. *Aumentos:* la escala de 50 μm corresponde a A-K; la de 300 μm a L-N.

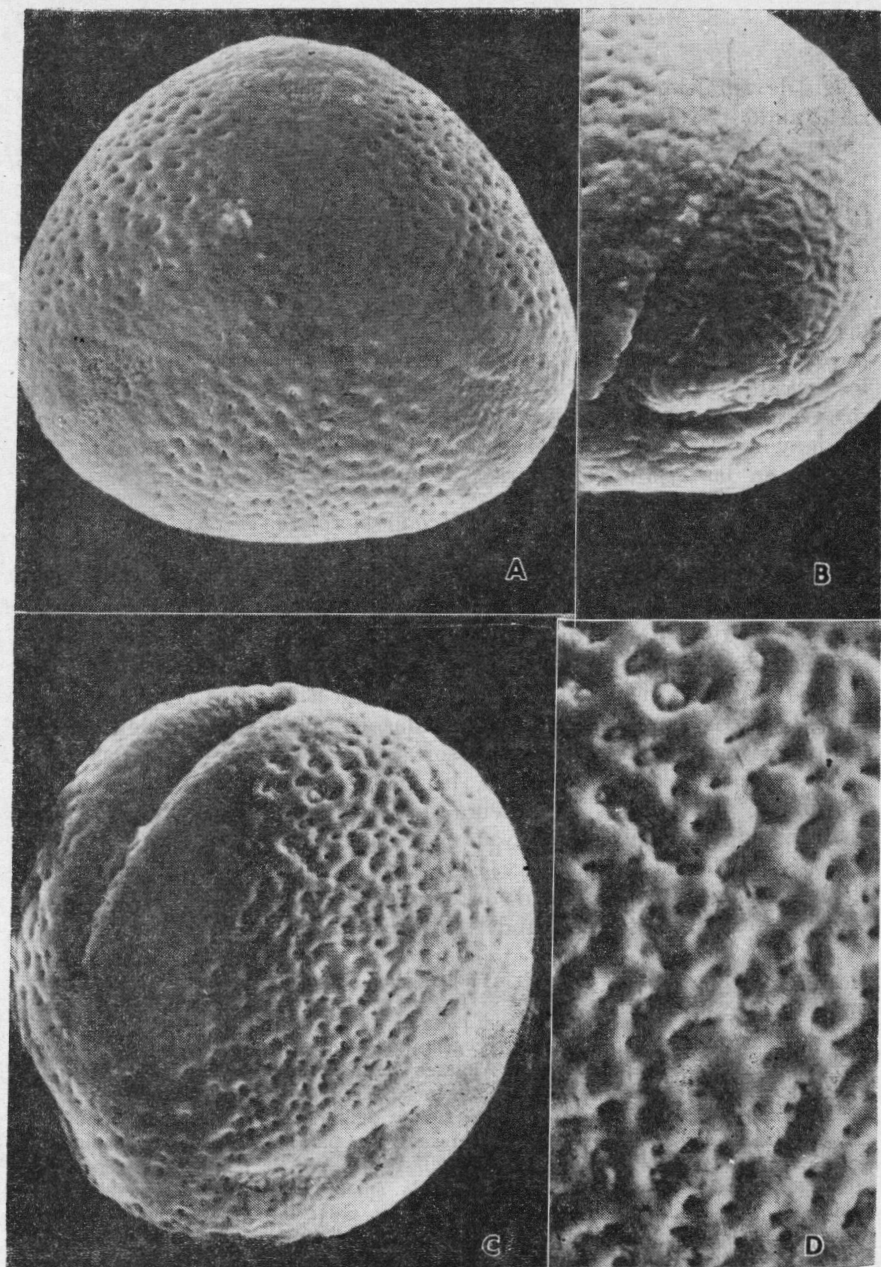


FIG. 5. — *Polen*. Fotomicrografías obtenidas con microscopio electrónico de barrido. A: vista polar, $\times 4000$; B: detalle del colpo, $\times 6000$; C: mesocolpio en grano joven, $\times 4500$; D: detalle de la exina correspondiente a C, $\times 9000$.

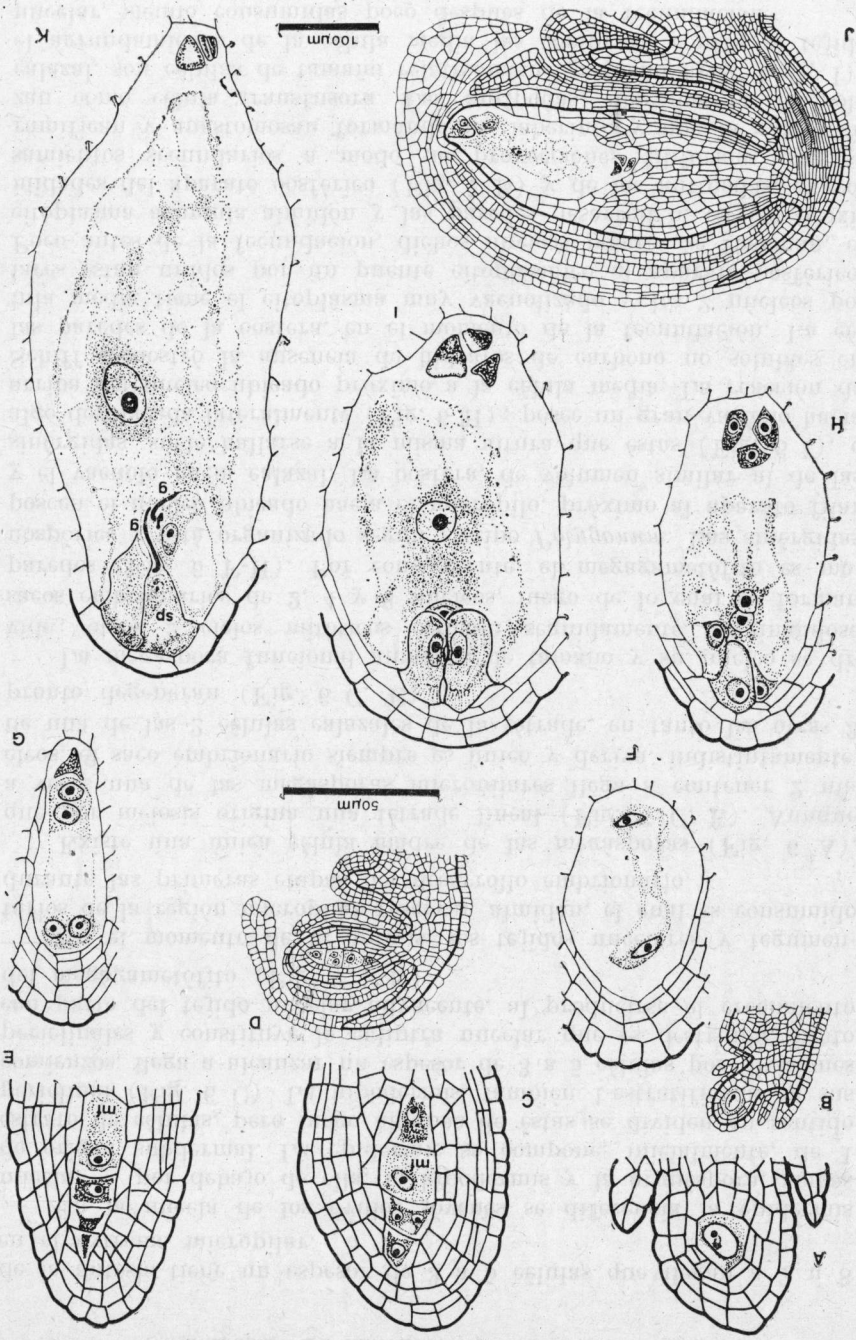
de la antesis tiene un espesor de 3 a 5 células que llegan a 7 u 8 en el extremo micropilar.

En la nucela de los óvulos jóvenes se diferencia la epidermis nucelar y, por debajo de ella, la hipodermis y la arquéspora, ambas de origen subdermal. La epidermis se compone, inicialmente, de 1 estrato de células, pero luego algunas de éstas se dividen en sentido periclinal (Fig. 6 C). La hipodermis, también 1-estratificada en sus comienzos, llega a alcanzar un espesor de 3 a 5 células por divisiones periclinales y constituye la caliptra nucelar que es destruida, junto con parte del tejido nucelar adyacente, al producirse el crecimiento del megagametófito (Fig. 6 F-K).

En el momento de la antesis, los tejidos nucleares y tegumentarios de la región micropilar reservan almidón, el cual es consumido durante las primeras etapas del desarrollo embrionario.

Existe una única célula madre de las megásporas (Fig. 6 A), que por meiosis origina una tétrade lineal (Fig. 6 C, E). Aunque a veces una de las megásporas micropilares llega a contener 2 núcleos, el saco embrionario siempre es único y deriva, indistintamente, de una de las 2 células calazales de la tétrade, en tanto las otras 3 pronto degeneran (Fig. 6 C, E).

La megáspora funcional aumenta de tamaño y su núcleo se divide; otros 2 ciclos mitóticos ocurren seguidamente, originándose sacos embrionarios de 2, 4 y 8 núcleos, luego de lo cual se forman paredes (Fig. 6 F-H). Por consiguiente, el megagametófito es monospórico y está organizado según el tipo *Polygonum*. Las sinérgidas poseen el núcleo ubicado hacia el micrópilo, próximo al aparato filar y el vacúolo hacia calazal. La oosfera, de volumen similar al de las sinérgidas, suele hallarse a la misma altura que éstas (Fig. 6 I), o algo desplazada lateralmente (Fig. 6 H); posee un gran vacúolo hacia arriba del núcleo ubicado próximo a la célula media. La reacción de Schiff demostró la ausencia de hidratos de carbono no solubles en las paredes de la oosfera, en el momento de la fecundación. La célula media tiene el citoplasma muy vacuolizado y los 2 núcleos polares están unidos por un puente citoplásmico al aparato oosférico. Poco antes de la fecundación, dichos núcleos polares se fusionan, el citoplasma acumula almidón y las paredes desarrollan, en las proximidades del aparato oosférico (Fig. 7 B) y de las antípodas, engrosamientos secundarios a modo de proyecciones filiformes que se ramifican y anastomosan formando un laberinto y que la caracterizan como célula transfusora. Las antípodas, ubicadas en el polo calazal, son células de tamaño relativamente pequeño (Fig. 6 H, I); el agrandamiento de la célula media las comprime contra el tejido nucelar, siendo consumidas poco después de la fecundación.



c. *Fertilización y embriogénesis.* — Los tubos polínicos forman frecuentes tapones de calosa, al crecer a lo largo de la epidermis secretora que reviste el canal estilar, la placenta y el funículo. La fertilización es porogámica; el tubo polínico penetra sin abrirse, bastante profundamente en una de las sinérgidas, de manera que la descarga y liberación de los gametos se produce próximo al núcleo de la oosfera (Fig. 7 A); en consecuencia, la sinérgida penetrada sufre poca alteración en tal proceso.

He podido observar la particular morfología de los gametos masculinos en su tránsito desde el tubo hacia los gametos femeninos. Como lo muestra la Fig. 7 A, son muy alargados, vermiformes y con cierto grado de curvatura; la coloración del material cromático indica que estarían ocupados en gran parte por el núcleo. El primer gameto masculino que se libera de la sinérgida penetrada, se pone en contacto con la oosfera, mientras que el segundo fertilizará a la célula media. Por incorporación de cariolinfa, la cromatina de sus núcleos se dispersa y adquieren forma circular, careciendo de nucléolos cuando se hallan próximos a fusionarse con los núcleos de los gametos femeninos (Fig. 7 B). Durante el proceso de la fertilización, el núcleo secundario se encuentra algo distante de la oosfera y rodeado por abundantes granos de almidón.

Las divisiones del cigoto se inician cuando el endosperma es ya un cenocito bastante desarrollado. La primera división es transversa y da como resultado una célula apical y otra basal (Fig. 8 C). La célula apical se divide luego, formando un tabique horizontal (Fig. 8 D), mientras que la siguiente división es longitudinal y origina una tétrade (Fig. 8 E). En estados posteriores se diferencia la epífisis y, hacia el micrópilo, 2 capas de células de las cuales la primera (pc), originará los cotiledones y la segunda (p'), al hipocótilo y a parte de la hipófisis (Fig. 8 F). Las segmentaciones de la célula basal producen al resto de la hipófisis y a un corto suspensor de 3 a 5 células de longitud y a 2 a 4 células de diámetro.

FIG. 6. — *Ovulo, megasporogénesis, megagametófito.* A: detalle de la nucela del óvulo correspondiente a B; B: corte longitudinal de un óvulo joven con un megasporocito diferenciado; C: detalle de la nucela correspondiente al óvulo representado en D; D: corte longitudinal de un óvulo con tétrade lineal; E: nucela con tétrade lineal; F-H: sacos embrionarios 2-nucleado, 4-nucleado y maduro respectivamente; I: saco embrionario maduro con los núcleos polares fusionados; J: corte longitudinal de un óvulo con saco embrionario maduro; K: saco embrionario en el momento de la fecundación. *Simbolismo:* La línea de trazo grueso en B, D y J, indica el límite interno de los tejidos de origen dérmico. *Aumentos:* La escala de 50 μm corresponde a A, C, E-I, K; la de 100 μm a B, D, J. *Abreviaturas:* g, gametos masculinos; mf, megáspora funcional; sp, sinérgida penetrada.

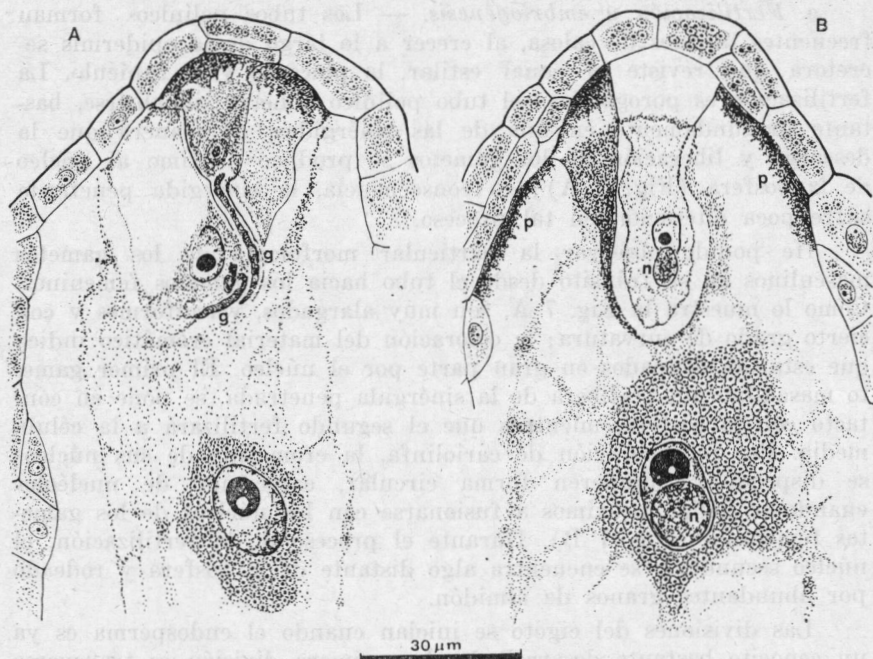
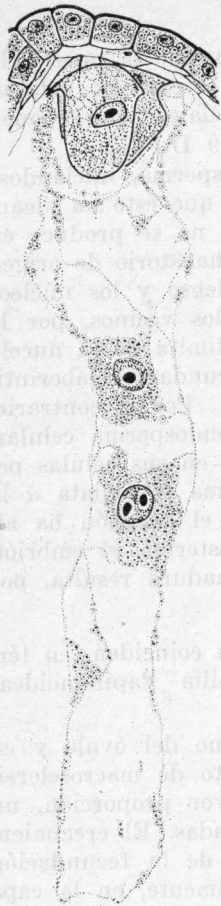


FIG. 7. — Fertilización. A, B: extremo micropilar de 2 sacos embrionarios en etapas sucesivas del proceso de fertilización; A: descarga de los gametos masculinos a través de una de las sinérgidas, el primero en liberarse del tubo se une a la oosfera; B: singamia. Abreviaturas: g, gametos masculinos; n, núcleos de los gametos masculinos; p, proyecciones laberínticas de la pared. •

d. *Endospermogénesis*. — El endosperma es de tipo nuclear (Figs. 8 A y 9 A). Durante las primeras divisiones, se forma un vacúolo central y se consume el almidón que estaba almacenado en el citoplasma de la célula media; posteriormente también es digerido el que se había acumulado en la porción micropilar del tegumento externo y en la epidermis y parénquima nuclear adyacente.

FIG. 8. — Embriogénesis y endospermogénesis. A: saco embrionario al ocurrir la primera división del núcleo endospermogénético; B: cigoto; C-F: estados sucesivos en el desarrollo del proembrión; G: región calazal de una semilla mostrando la columna nuclear y el haustorio endospermico; H: detalle del endosperma haustorial, corresponde al sector indicado en G. Simbolismo: punteado simple, tejido fundamental; punteado doble, hacesillo vascular; rayado vertical, estrato de macroclereidas. Aumentos: La escala de 25 µm vale para A-F; la de 600 µm para G; la de 75 µm para H. Abreviaturas: e, epifisis; pc, capa generadora de los cotiledones; p', capa generadora del hipocótilo y de parte de la hipófisis.



A



B



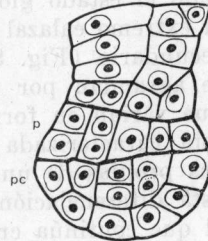
C



D



E

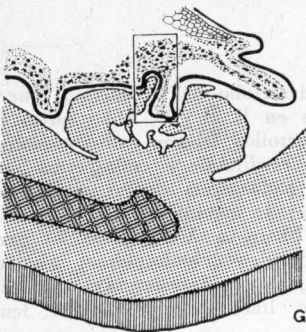


F

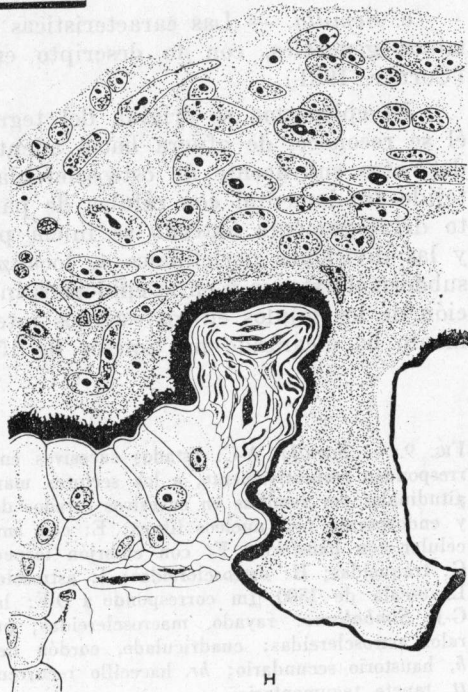
25 μ m

600 μ m

75 μ m



G



H

En su ulterior crecimiento, el endosperma consume la nucela, la cual desaparece casi totalmente; sólo persiste en el extremo calazal, una columna de células, sin características especiales, que oponen resistencia al avance del haustorio (Figs. 8 G y 9 D-F).

La citocinesis afecta la mayor parte del endosperma, iniciándose en las proximidades del embrión en momentos en que éste ha alcanzado el estado globular. La formación de paredes no se produce en el extremo calazal y el endosperma constituye un haustorio de origen secundario (Fig. 8 G). En él, el citoplasma es denso y los núcleos se agrandan por endomitosis o se fusionan con los vecinos, por lo que varían en forma y tamaño; la pared que lo limita de la nucela está caracterizada por presentar proyecciones secundarias laberínticas propias de una célula transfusora (Fig. 8 H). Por el contrario, esta diferenciación no existe en las paredes del endosperma celular, el que continúa creciendo por mitosis que ocurren en sus células periféricas y en las que la citocinesis sigue en forma inmediata a la cariocinesis. Este crecimiento continúa hasta que el embrión ha alcanzado la etapa de torpedo. En su desarrollo posterior, el embrión consume totalmente al endosperma y la semilla madura resulta, por ende, exendospermada.

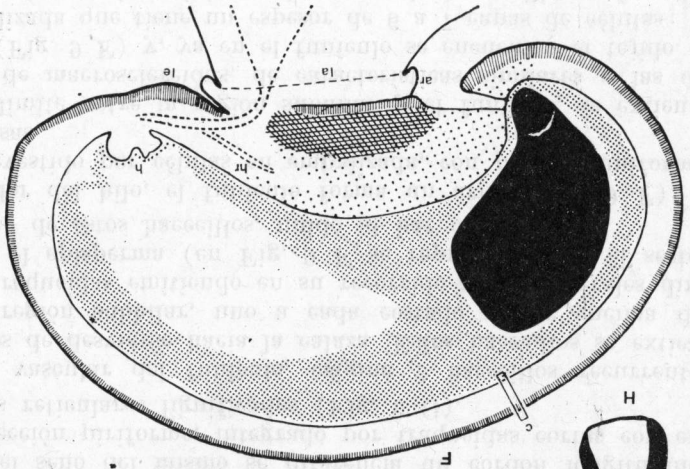
e. *Semilla*. — Las características de la semilla coinciden, en términos generales, con lo descrito en la subfamilia Papilionoideas (Corner, 1951).

El episperma se origina del tegumento externo del óvulo y en él se reconoce, de afuera hacia adentro, un estrato de macrosclereidas, otro subyacente de osteosclereidas y, en mayor proporción, un tejido fundamental con células de paredes engrosadas. El crecimiento del tegumento externo se inicia poco después de la fecundación y las divisiones periclinales se localizan, principalmente, en la capa subdermal externa y en la epidermis interna (Fig. 9 A). La diferenciación de los tejidos en los estratos internos, comienza cuando el tegumento ha alcanzado un espesor de 15 a 18 células (Fig. 9 C). En

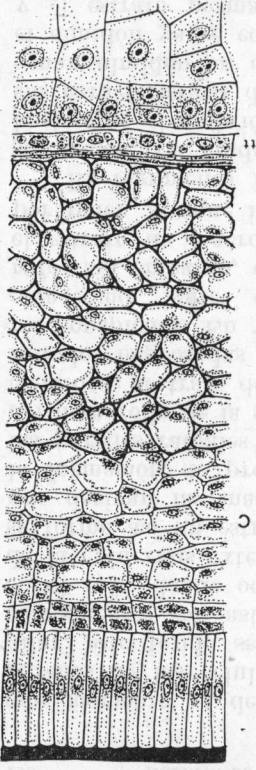
Fig. 9. — *Semilla*. A-C: estados sucesivos en el desarrollo del episperma, que corresponden respectivamente, a los sectores marcados en D, E y F; D-F: cortes longitudinales por semillas en sucesivos estados de desarrollo; D: con embrión globular y endosperma con núcleos libres; E: con embrión cordiforme y endosperma pluricelular con haustorio; F: con embrión torpedo y endosperma similar al anterior; G: traqueidas; H: osteosclereidas; I: astrosclereidas; J: macrosclereidas. *Aumentos*: La escala de 1500 μm corresponde a D-F; la de 20 μm a A-C; la de 40 μm a G-J. *Simbolismo*: rayado, macrosclereidas; punteado denso, endosperma; punteado ralo, astrosclereidas; cuadriculado, cordón de traqueidas. *Abreviaturas*: ar, arilo; h, haustorio secundario; hr, hacecillo recurrente; la, línea de abscisión; le, lente; tt, tapete tegumentario.



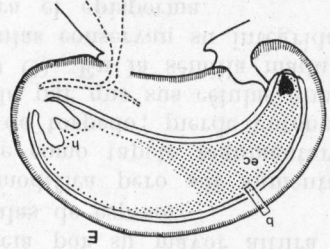
40 μm



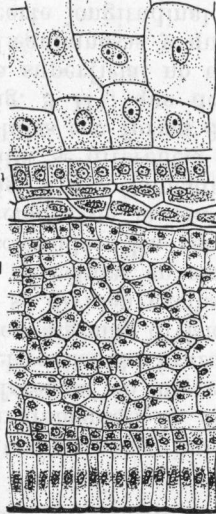
1500 μm



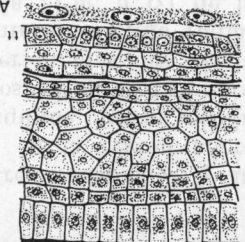
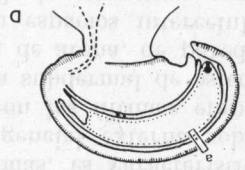
20 μm



E



B



A

este momento se delimitan espacios intercelulares conspicuos y las paredes de las células incrementan su espesor; en la región micropilar, este tejido se diferencia en un esclerénquima, cuyas células componentes son astrosclereidas de brazos cortos (Fig. 9 I). Salvo en el rafe, donde ocurren algunas divisiones periclinales, las células de la epidermis externa se dividen exclusivamente en sentido radial; se forma así un estrato de células en empalizada (Fig. 9 B) de las que derivan las macrosclereidas. En estas últimas, es característica la formación de proyecciones de la pared tangencial externa sobre las paredes radiales (Fig. 9 J). Coincidiendo con las últimas etapas del desarrollo de la semilla, se diferencia la capa subdermal de osteosclereidas; se trata de células con forma de reloj de arena, de paredes radiales engrosadas (Fig. 9 H), que delimitan espacios intercelulares conspicuos. En vista superficial no es visible la estructura conocida como "lente" en Leguminosas y que corresponde a la zona del rafe; sin embargo, en corte longitudinal se ve que, en dicha región, el estrato de macrosclereidas se diferencia por su mayor altura y por tener, aunque irregularmente, 2 células de espesor.

El tegumento interno también se modifica pero sin aumentar su grosor. La epidermis interna persiste como tapete tegumentario hasta que el embrión alcanza el estado de torpedo; pierde entonces sus características de estrato secretor a la par que sus células almacenan almidón en el citoplasma (Fig. 9 C). En la semilla madura el almidón ya se consumió, pero las células conservan su integridad y el estrato permanece aplastado contra el episperma.

La región subhilar está constituida por un tejido de astrosclereidas de características similares a las de la región micropilar del episperma; en el seno del mismo se diferencia un cordón longitudinal medio, de sección piriforme, integrado por traqueidas cortas con engrosamientos reticulares lignificados (Fig. 9 G).

El haz vascular del funículo, origina 2 hacecillos recurrentes poco después de desviarse hacia la calaza. Estos hacecillos se extienden en la región subhilar, uno a cada costado y por encima del cordón de traqueidas emitiendo en su recorrido ramas laterales dirigidas hacia el episperma (en Fig. 9 F se representa sólo el sector basal de uno de estos hacecillos, unido al haz ovular).

Alrededor del hilo, el funículo forma un arilo (Fig. 9 F), el cual está revestido por células en empalizada, con paredes uniformemente gruesas.

En el límite entre la región subhilar y el funículo, se extiende un estrato de macrosclereidas, de características similares a las del episperma (Fig. 9 F) y, ya en el funículo se encuentra el tejido de contraempalizada que tiene un espesor de 6 a 7 capas de células; de ellas, 1 a 3 capas más próximas al cuerpo de la semilla, están cons-

tituidas por células en empalizada similares a las que revisten el arilo. Las capas restantes, en cambio, están formadas por células isodiamétricas y de tamaño menor. Al tejido de contraempalizada, le sigue el de abscisión, representado por 6 a 7 estratos de células aplanadas y con paredes algo gruesas.

DISCUSION

La inflorescencia de *Apurimacia* Harms, fue descrita originalmente como panícula racemiforme (Harms, 1923) y con posterioridad, como racimo con nudos bi- o tri-floros (Burkart, 1951, 1952); a mi juicio se trata de un tirso doble abierto, cuyas inflorescencias elementales pueden interpretarse como dicasios reducidos a la flor terminal. Su plan de organización, coincide con el que Sousa y Peña de Sousa (1981) distinguieron como tipo *Lonchocarpus* subgen. *Lonchocarpus*, para las inflorescencias de *Lonchocarpinae* Benth. Sin embargo, interpreto que los ejes secundarios, forman tirsos abiertos reducidos y no dicasios con una flor terminal que rara vez se desarrolla, como opinan dichos autores. En general, coincide también con la descripción hecha por Wood (1949) para las inflorescencias de *Tephrosia*, particularmente con la de aquellas especies en las que cada racimo axilar está reducido a 2 flores.

Resulta interesante destacar que existen algunas diferencias en la anatomía floral, entre *A. dolichocarpa* y *Tephrosia purpurea* Pers. (Rao *et al.*, 1958). Las mismas se refieren al número de rastros perianticos (10 y 8 respectivamente), al número de haces ventrales del gineceo, que son 2 en el ovario y 4 en el estilo de *A. dolichocarpa*, ocurriendo lo inverso en *T. purpurea* y al grado de soldadura del nectario a la columna estaminal, que es amplia en la especie aquí estudiada y sólo basal en *T. purpurea*.

Se sabía que la presencia de espacios secretores en los órganos vegetativos y florales de *A. dolichocarpa*, constituye una de las diferencias con la especie bolivio-peruana (Burkart, 1951). Mis estudios anatómicos de las flores, demuestran que los mismos son de tipo esquizógeno y con endotelio papiloso; ambas características habían sido señaladas para las cavidades secretoras de la corteza primaria en 2 especies de *Lonchocarpus* y de *Derris*, como así también en hojas de *L. glabrescens* Benth. y de *Piscidia erythrina* L. (Solereder, 1908). En cuanto a los detalles de la formación del espacio central, los mismos coinciden con lo descrito en *Pinus* por Fahn (1979).

Los tipos de vasculatura floral reconocidos en Papilionoideas por Moore (1936) y Rhandawa (1969), resultan insuficientes para caracterizar la flor de *A. dolichocarpa*. Moore establece sólo 3 cate-

gorías diferentes y ubica a todos los representantes de Galegeas, con excepción de *Wisteria sinensis* Sweet, en la serie dihiática, tipo *Lathyrus*; *A. dolichocarpa* no puede ser incluida en dicha categoría, puesto que el número de lagunas correspondientes al ciclo periantico es de 6 en lugar de 10. Por otra parte, en la clasificación de Rhandawa, la vasculatura floral de esta especie puede ser interpretada como una combinación de los tipos *Shuteria* y *Lotus*; se asemeja al primero en cuanto existe un único ciclo de 6 lagunas y a *Lotus*, en lo que se refiere al origen de los rastros de los estambres, cada uno de los cuales se forma por fusión de 2 ramas laterales.

La diferenciación tardía del xilema y la discontinuidad de los haces corolinos y estaminales, había sido señalada por Lersten y Wemple (1966) en flores de algunas Papilionoideas. En *A. dolichocarpa* no existe tal discontinuidad pero, la diferenciación de los haces de la estela receptacular destinados a estambres y carpelos, está algo retrasada en el momento de la antesis.

La estructura de la pared de los microsporangios y el proceso de microsporogénesis en *A. dolichocarpa* coincide, a grandes rasgos, con lo conocido en Papilionoideas en general. Como carácter propio puede destacarse que la pared de la antera tiene 5 capas celulares de espesor, de las cuales 2 son los estratos parietales interpuestos entre el tapete y el endotecio; al respecto coincide con *Glycine max* (L.) Merrill (Prakash and Chan, 1976) y se diferencia de las otras Papilionoideas estudiadas donde los estratos parietales están reducidos a una sola capa, excepto *Indigofera pulchella* Roxb que posee 3 (Makde, 1971). Empero, nada puede afirmarse sobre el valor taxonómico de esta característica, hasta tanto no se estudie mayor número de representantes de la subfamilia.

El tipo de óvulo constituye también un carácter variable dentro de Papilionoideas, donde han sido señalados óvulos anfítropos y campilótropos (Bocquet et Bersier, 1959). En *A. dolichocarpa* el óvulo es hemicampilótropo y en *Tephrosia* es anfítropo (Anantawamy Rau, 1951); dentro de la subfamilia, esta diferencia es importante ya que indicaría casos derivados de 2 líneas evolutivas distintas, a partir del tipo anacampilótropo más primitivo y característico de las tribus Sofóreas y Podalíreas (Bocquet et Bersier, *op. cit.*). En cuanto a la ontogénesis de los tegumentos, el óvulo en *A. dolichocarpa* coincide con lo que Bouman (1974) señalara como típico de la subfamilia, esto es, un origen exclusivamente dermal para el tegumento interno y participación del tejido subdermal en la construcción del tegumento externo.

Según Rembert (1972), caracteres tales como el número de células arqueospóricas, la presencia o ausencia de célula parietal, el número de megásporas funcionales y el tipo ontogenético de saco

embrionario, varían no sólo en la subfamilia sino dentro de una misma especie. En *A. dolichocarpa* por el contrario, todos estos caracteres son constantes y sólo varía la posición de la megáspora funcional dentro de la tétrade la cual puede ser, indistintamente, una de las 2 calazales.

El desarrollo de proyecciones de la pared secundaria que caracteriza a las células transfusoras, había sido señalado en el megagametófito para las células del aparato oosférico y las antípodas (Gunning and Pate, 1969; Pate and Gunning, 1972). *A. dolichocarpa* revela que también la célula media puede ser transfusora; al respecto, la especialización de la pared ocurre en la región calazal y en las proximidades del aparato oosférico.

Existe disparidad y confusión en la bibliografía, en lo que se refiere a la descarga del tubo polínico en el interior del saco embrionario en Papilionoideas (Maldonado de Magnano, 1982). En *A. dolichocarpa* se visualizó con claridad que la descarga ocurre a través de una de las 2 sinérgidas y en ello coincide con lo señalado en *Milletia ovalifolia* Kurz. (Pal, 1960) y *Zornia diphylla* Pers. (Deshpande and Bhasin, 1976). Sin embargo, en estas 2 especies la sinérgida penetrada se destruye y desaparece de inmediato, mientras que en *A. dolichocarpa*, dicha célula sólo resulta parcialmente alterada por la descarga y la desorganización de la misma ocurre en forma gradual.

La división de la célula apical del proembrión 2-celular, constituye un carácter que permitiría diferenciar *A. dolichocarpa* de *Tephrosia*; en efecto, mientras en *Tephrosia* tal división es vertical u oblicua (Seshavatadram, 1969), en *A. dolichocarpa* es horizontal. El valor de este carácter es aún dudoso ya que son sólo 4 las especies de *Tephrosia* cuya embriogénesis se ha estudiado.

La endospermogénesis coincide, en líneas generales, con lo descrito en *Leguminosae* (Anantaswamy Rau, 1951, 1953; Johri and Garg, 1959). Se trata de un endosperma de origen nuclear, en el que la citocinesis es centrípeta y se inicia en momentos en que el embrión alcanza el estado globular; en el extremo calazal, el endosperma constituye un haustorio secundario que, como en *Desmodium* y *Tephrosia* (Johri and Garg, *op. cit.*) permanece activo hasta en estados tardíos del desarrollo de la semilla. En *A. dolichocarpa*, por otra parte, la pared del haustorio presenta proyecciones laberínticas propias de una célula transfusora; tal carácter, aunque descrito en el endosperma de ciertos géneros de *Leguminosae* (Marinos, 1970; Pate and Gunning, 1972), no había sido relacionado con la estructura haustorial.

La semilla de *A. dolichocarpa* reúne algunas particularidades que la asemejan a la de las 3 especies estudiadas del género *Tephrosia* (Anantaswamy Rau, 1951; Corner, 1951), ellas son: 1) la ausencia

de endosperma en la semilla madura; 2) el desarrollo de un arilo funicular; 3) la existencia de los llamados hacecillos recurrentes; 4) la diferenciación de las capas internas del tegumento externo en un parénquima con abundantes espacios intercelulares y 5) la presencia de una columna calazal que, durante el desarrollo, limita la acción digestiva del endosperma. Estos caracteres podrían revelar estrecha afinidad filogenética entre ambos géneros; sin embargo, la ausencia total de datos similares que se refieran a *A. michelii* (Rusby) Harms y el bajo número de especies estudiadas en *Tephrosia*, no permite una aseveración al respecto.

CONCLUSIONES

A. Conclusiones morfológicas

1. *Inflorescencia*. Es compleja, pudiendo interpretarse como un tirso doble abierto, con inflorescencias elementales representadas por dicasios reducidos a su flor terminal.

2. *Vasculatura floral*. La vascularización del receptáculo combina los tipos *Shuteria* y *Lotus* de Rhandawa, en lo que se refiere al número de lagunas del ciclo periántico y al origen de los rastros estaminales, respectivamente.

3. *Indumento floral*. Se encuentran pelos glandulares en la epidermis externa del ovario y pelos no glandulares en ella, y también en el estandarte y los sépalos.

4. *Estructuras secretoras*. Hay cavidades esquizógenas con endotelio papiloso en el receptáculo y piezas florales, excepto del androceo. El nectario carece de vascularización y está adherido por su cara externa a la base de la columna estaminal.

5. *Pared de la antera*. Cuando joven tiene 5 estratos celulares originados según el tipo básico de Davis. El tapete es secretor y sus células se mantienen uninucleadas. El endotecio presenta engrosamientos en sus paredes radiales y tangencial interna.

6. *Microsporogénesis y polen*. Hay formación simultánea de tétrades tetraédricas. El polen es pequeño, suboblado a subesferoidal, con 3 colpos (NPC 343). Exina con tectum perforado; perforaciones menores a 1 μm de diámetro. Algunos granos germinan en la antera.

7. *Ovulo*. Es hemicampilótropo. El tegumento interno tiene origen dermal, mientras que en la formación del tegumento externo participa también el tejido subdermal. El micrópilo es un canal en zig-zag con exostoma y mesostoma. La caliptra nucelar de 3 a 5 estratos celulares, está presente durante la megasporogénesis y primeras

etapas de la megagametogénesis pero luego es consumida. La epidermis nucelar es irregularmente 2-estratificada.

8. *Megasporogénesis. Megagametófito.* Sólo hay una célula madre de megásporas y la tétrade es lineal. El saco embrionario es monospórico, tipo *Polygonum* y se origina indistintamente, de la megáspora calazal o subcalazal. La célula media es transfusora, con engrosamientos secundarios laberínticos de la pared en el extremo calazal y en las proximidades del aparato oosférico.

9. *Fecundación.* Es porogámica. La sinérgida penetrada no sufre mayor alteración debido a que la descarga de los gametos masculinos ocurre cerca del polo calazal; el primero en liberarse fecunda a la oosfera.

10. *Embriogénesis.* El desarrollo del embrión corresponde al 1er. período, Serie C, Megarquetipo V de Souèges.

11. *Endospermogénesis.* El endosperma es de tipo nuclear y la citócinosis se inicia coincidiendo con el estado globular del embrión. En el extremo calazal no se forman paredes y constituye un haustorio secundario con engrosamientos laberínticos en su pared. La columna nucelar actúa como barrera a la acción digestiva del haustorio y persiste hasta estados avanzados en el desarrollo de la semilla.

12. *Semilla.* Su estructura coincide con lo señalado por Corner (1951) como típico de Papilionoideas. Las particularidades son: presencia de haccillos recurrentes en el tejido subhilar y de un arilo originado por el funículo; ausencia de endosperma en la semilla madura.

B. Conclusiones taxonómicas.

Resulta prematuro obtener conclusiones definitivas, pero este estudio indica que:

13. *A. dolichocarpa* coincide con *Tephrosia* en caracteres de la inflorescencia y de la semilla, pero se hallaron también diferencias con respecto al número de rastros periánticos, la soldadura e irrigación del nectario y el tipo de óvulo y embriogénesis. Por otra parte, la organización de la inflorescencia y el poseer cavidades secretoras esquizógenas con endotelio papiloso, la aproximan a *Lonchocarpus* y otros géneros de *Lonchocarpinae*, según el agrupamiento de Sousa y P. de Sousa (1981).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Emil Di Fulvio y al Dr. Alfredo Cocucci del Laboratorio de Embriología Vegetal de la Universidad Nacional

de Córdoba, la generosa ayuda que me brindaran tanto en la interpretación y discusión de los problemas que surgieron durante la realización de este trabajo, como así también en la revisión crítica del manuscrito. Igualmente agradezco al personal técnico del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido (CONICET, Argentina) por la obtención y procesamiento de las fotomicrografías del polen.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ANANTASWAMY RAU, M. 1951. The endosperm in some of the *Papilionaceae*. *Phytomorphology* 1 (3-4): 153-158, f. 1-18.
- 1953. Some observations on the endosperm in *Papilionaceae*. *Phytomorphology* 3 (3): 209-222, f. 1-61.
- BAYLEY, I. W. and G. NAST. 1943. The comparative morphology of the *Winteraceae*. II. Carpels. *J. Arnold Arbor*. 24: 472-484. pl. 1-6.
- BOCQUET, G. et J. D. BERSIER. 1959. Les formes d'ovules chez les Légumineuses. *Actes Soc. Helv. Sci. Nat.* 59: 158-159.
- BOUMAN, F. 1974. *Developmental studies of the ovule, integuments and seed in some Angiosperms*, 1-180, f. 1-107. University of Amsterdam, Amsterdam.
- BURKART, A. 1951. *Apurimacia* Harms: género de Leguminosas nuevo para la flora argentina. *Physis* 20 (58): 285-290, f. 1-2.
- 1952. *Las Leguminosas argentinas silvestres y cultivadas*, I-XV, 1-569, f. 1-130, lám. 1-23. Ed. Acme. Buenos Aires.
- COCUCCI, A. E. 1961. Complemento cromosómico diploide de *Apurimacia dolichocarpa* (Gris.) Burk. (*Leguminosae*). *Kurtziana* 1: 303.
- CORNER, E. J. H. 1951. The Leguminous seed. *Phytomorphology* 1 (1-2): 117-150, f. 1-29.
- DAVIS, G. L. 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*, I-VIII, 1-528. John Wiley and Sons, New York.
- DESHPANDE, P. K. and R. K. BHASIN. 1976. A contribution to the life history of *Zornia diphylla* Pers. *J. Indian Bot. Soc.* 55: 115-124, f. 1-53.
- ERDTMAN, G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*, I-XII, 1-539, f. 1-261. Almquist and Wiksell, Stockholm.
- 1969. *Handbook of Palynology*, 1-486, f. 1-50, pl. 1-125. Scandinavian University Book, Munksgaard, Copenhagen.

- FAHN, A. 1979. *Secretory tissues in plants*, I-X, 1-302, f. 1-149, tab. 1-8. Academic Press. London.
- GRISEBACH, A. 1879. *Symbolae ad Floram Argentinam*. *Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen* 24: 1-346.
- GUNNING, B. and J. S. PATE. 1969. "Transfer cells". Plant cells with ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes. Their occurrence, structure and development. *Protoplasma* 68: 107-133, f. 1-18.
- HARMS, H. 1923. *Leguminosae americanae novae* IV. *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 19 (1-3): 9-18.
- JENSEN, W. A. 1962. *Botanical histochemistry*, I-VI, 1-408, f. 2-1, 16-12. W. H. Freeman and Co. San Francisco.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. 1st. ed., I-XI, 1-523, f. 1-110. McGraw-Hill Book Co. New York.
- JOHRI, B. M. and S. GARG. 1959. Development of endosperm haustoria in some *Leguminosae*. *Phytomorphology* 9 (1): 34-46, f. 1-91, t. 1-2.
- LERSTEN and WEMPLE. 1966. The discontinuity plate, a definitive floral characteristic of the *Psoraleae*. *Amer. J. Bot.* 53: 548-555, f. 1-33.
- MAKDE, K. H. 1971. Gametophytes and fertilization of *Indigofera pulchella* Roxb. *J. Indian Bot. Soc.* 50: 308-311, f. 1-18.
- MALDONADO DE MAGNANO, S. 1982. Estudios embriológicos y palinológicos en *As-tragalus* (*Leguminosae*). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 20 (3-4): 201-225, f. 1-7.
- MARINOS, N. G. 1970. Embryogenesis of the Pea (*Pisum sativum*) I. The cytological environment of the developing embryo. *Protoplasma* 70 (3-4): 261-279, f. 1-22, t. 1.
- MOORE, J. A. 1936. The vascular anatomy of the flower in the Papilionaceous *Leguminosae* I. *Amer. J. Bot.* 23: 279-290, f. 1-63.
- PAL, N. 1960. Development of the seed of *Milletia ovalifolia*. *Bot. Gaz.* 122: 130-137, f. 1-48.
- PATE, J. S. and B. E. S. GUNNING. 1972. Transfer cells. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 23: 173-196, f. 1-32.
- PRAKASH, N. and Y. Y. CHAN. 1976. Embryology of *Glycyne max.* *Phytomorphology* 26: 302-309, f. 1-3.
- RAO, V. S., K. SİRDEHMUKH and M. G. SARDAR. 1958. The floral anatomy of the *Leguminosae*. *J. Univ. Bombay* 26: 65-130, f. 1-132.
- REMBERT, D. H. Jr. 1972. Phylogenetic significance of megaspore tetrad pattern in *Leguminales*. *Phytomorphology* 21 (1): 1-9, f. 1-2.
- RHANDAWA, M. 1969. Floral vascular patterns in the family *Leguminosae*. En B. M. Johri, R. N. Kapil and A. Rashid (Eds.). *Seminar on morphology, anatomy and embryology of land plants*, pp. 50-52. Delhi University Press. Delhi.
- SESHAVATADRAM, V. 1969. Development of embryos in Papilionatae. En: B. M. Johri, R. N. Kapil and A. Rashid (Eds.). *Seminar on morphology, anatomy and embryology of land plants*, pp. 78-80. Delhi University Press. Delhi.
- SOLEREDER, H. 1908. *Systematic anatomy of the Dicotyledons*, I-XII, 1-644, f. 1-153. At the Clarendon Press. Oxford.
- SOUSA, M. and M. PEÑA DE SOUSA. 1981. New World *Lonchocarpaceae*. En: R. M. Polhill and P. H. Raven (Eds.). *Advances in Legume Systematics* 1: 261-281, f. 1-8. Royal Botanic Gardens, Kew.
- UPHOF, J. C. Th. 1962. Plant hairs. En: K. Linsbauer, *Handbuch der Pflanzenanatomie* 4 (5): I-XI, 1-206, f. 1-82. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- WOOD, C. E. Jr. 1949. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University, CLXX. The american barbistyled species of *Tephrosia* (*Leguminosae*). *Rhodora* 51: 193-302, 305-364, 369-384, pl. 1152-1155, t. 1-3, m. 1-24.