

ESTUDIOS SOBRE LA BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE
AXONOPUS FISSIFOLIUS (POACEAE)¹

Por ANA M. ANTON²

SUMMARY

The present paper deals with the reproductive biology of *Axonopus fissifolius* in its various aspects. Investigations were made in order to elucidate detailed information on the morphology of the inflorescence, the spikelet and the flower; these data were correlated with the concomitant changes that occur during the development of the sporophyte and gametophyte reproductive structures, as well as during embryo formation. In tracing the developmental history of the caryopsis, beginning with the differentiation of the archesporial cells, particular attention has been paid to the rate and sequence of growth of the different structures. The main conclusions can be summarized as follows:

1. *Inflorescence*. The whole floral aggregation is of a complex type, and has been called synflorescence. It is formed by four partial inflorescences, each one producing only one lateral branch. Thus, the first branching system of the synflorescence is of cymose type, with monochasial features. The partial inflorescences are also complex inflorescences in themselves but of a different type, their pattern of growth being racemose. Each partial inflorescence is formed by 2-5 racemes, in which the maturation of the spikelets occurs basipetally; thus, the stage of the apical and midlevel spikelets is advanced over that of the lower and basal ones.

2. *Spikelets*. Solitary at the nodes, on short pedicells, 2-flowered (the lower floret sterile). First glume absent; second glume and lemma of the sterile floret about equal, the back of the glume turned away from the rachis; lemma and palea of the fertile floret indurate, enclosing the flower.

3. *Flower*. The flower is perfect, and possesses two lodicules, three stamens and a gynoeceium with two styles ending in feathery stigmas.

¹ Esta investigación forma parte del trabajo presentado a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Universidad Nacional de Córdoba) para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas.

² Museo Botánico Córdoba. Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET.

4. *Lodicules*. More or less truncate on the upper margin, plicate, thick and with a flimsy but profuse vascular system; they increase their volume during the anthesis but after fertilization they become thin and membranous.

5. *Stamens*. In transverse section the anthers show a different type of dehiscence according to their position; the frontal one is latrorse and the two lateral ones are extrorse.

6. *Gynoeceum*. The number of carpels, a subject of great controversy in grasses, is here considered to be three. The stigmatic hairs are long, being composed of four tiers of cells.

7. *Anther and microsporogenesis*. The development of the anther wall is of monocotyledoneous type; the wall layers comprise epidermis, endothecium, a middle layer and tapetum. The tapetum is single-layered, of secretory type and its cells always remain uninucleate. Ubisch bodies are found on the inner tangential wall of the degenerating tapetal cells. Meiosis is normal and of successive type. The pollen tetrads show decussate arrangement. The exine is smooth and possesses a single germ pore with an operculum. Pollen are shed at 3-celled stage.

8. *Ovule and megasporogenesis*. Ovules are hemicampylotropous and bitegmic. The inner integument is larger than the outer one, forming the micropyle by itself. The archesporial mother cell functions directly as the megaspore mother cell. Meiosis is normal and a linear tetrad of megaspores is formed. The three micropylar ones degenerate and the chalazal one becomes the embryo sac mother cell.

9. *Male gametophyte*. Once formed, the microspore enlarges by way of water intake within its vacuolar system, its nucleus laying close to the cell wall. During the first mitotic division, a small generative cell is cut off towards the wall; afterwards it undergoes another division and forms two sperms. The vegetative nucleus, which at first is quite large, begins to disorganize at the shedding stage of the pollen grain.

10. *Female gametophyte*. The functional megaspore soon enlarges and by three successive divisions gives rise to an eight-nucleate embryo sac of the *Polygonum* type. The three antipodal cells are large and conspicuous; during growth and differentiation of the megagametophyte they divide ending in six uninucleate cells.

11. *Fertilization*. The entrance of the pollen tube take place through the micropyle and discharges inside one of the synergids; one of the sperms fuses with the polar nuclei, all three more or less at the same time; the other sperm reaches the egg cell and fuses forming the zygote.

12. *Embryogeny*. The zygote undergoes a fairly long period of rest; the first division occurs when the endosperm has about 10 nuclei. Subsequent divisions follow the same pattern already known for other grasses. The development of the embryo is very fast.

13. *Endosperm*. The primary endosperm nucleous starts to divide soon after formation. The fusion of the nucleoli is delayed for a considerable time. Divisions follow in quick succession and a large number of free nuclei is formed. Citokinesis and cell walls formation occur when the embryo reaches the globular stage.

14. *Fruit*. The caryopsis is ellipsoid and flattened with an oval hilum and embryo exceeding half of its length. At maturity, the cells of the ovary wall and those of the ovule integuments are greatly modified by the strong compression they suffer due to the increase of the endosperm cells. In the pericarp, the outer epidermis of the carpel is the only one that persists; all the inner layers, as well as the ovule integuments and the nucellar epidermis, are almost completely destroyed.

15. *Floral biology*. The flowers are chasmogamous and homogamous; so conditions favour both cross- and self-pollination. The period of time which comprises sporogenesis, gametogenesis and the fruit formation lasts ca. 48 days, between December and April in the Southern Hemisphere.

INTRODUCCION

La familia *Poaceae* ha sido objeto de un número más o menos considerable de estudios embriológicos y carpológicos, sobre todo en especies cuya importancia práctica es relevante. En cuanto a trabajos morfológicos y anatómicos referidos a las estructuras reproductivas, es menester señalar en primera línea los efectuados por Arber (1934) y por varios otros autores cuyos aportes aparecen reunidos en las bibliografías citadas en obras de conjunto tales como las de Latting (en Youngner and Mc Kell, 1972) o Connor (1979 y 1981) entre otros. En esta enumeración, deben agregarse con especial relieve, los excelentes trabajos de Narayanaswami (1953, 1954, 1955 a y b, 1956) por haberse ocupado de *Panicaceae*, la misma tribu a la que pertenece el género que motiva esta publicación.

Según la bibliografía disponible, *Axonopus* ha sido sólo parcialmente objeto de estudios embriológicos, ya que, hasta ahora, ha aparecido una única contribución (Gledhill, 1967) cuya meta es dilucidar los mecanismos de la reproducción en 4 especies de procedencia africana; la misma trata aspectos normales y anormales de la megasporogénesis y de la formación del saco embrionario. Ningún tipo de estudio ha enfocado, desde estos puntos de vista, a materiales del Nuevo Mundo, a pesar de que *Axonopus* es un género eminentemente americano.

Tampoco se conocen —y ya no sólo en *Axonopus* sino en general en las Poáceas—, trabajos que encaren en conjunto la reproducción de esporófito y gametófito considerando sus relaciones en el espacio y en el tiempo.

Aquí se pretende, precisamente, tratar en forma integral la biología reproductiva de *Axonopus fissifolius*, considerando las relaciones e interacciones entre las generaciones esporofítica y gametofíticas, habida cuenta de su inserción en el tiempo. Para ello, se han correlacionado 2 tipos de información: por un lado, el desarrollo de las estructuras reproductivas de las 2 generaciones involucradas y las modificaciones resultantes de su interacción; por el otro, el ordenamiento de éstos eventos en una secuencia cronológica.

MATERIAL Y METODO

El material estudiado fue el siguiente:

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhl.: ARGENTINA. Prov. Córdoba: Dpto. Punilla: Arroyito en las cercanías de Cabalango, Anton *et al.* 40, 14-I-1981. "Frecuente en el césped húmedo a la orilla del arroyo" (CORD).

Especímenes de igual procedencia fueron cultivados en el Jardín Experimental del Museo Botánico Córdoba; de ellos se obtuvo todo el material fresco que fue analizado.

Inflorescencias en diferentes estados de desarrollo fueron fijadas en FAA o en una solución 3:1 de alcohol etílico 95° y ácido acético glacial, deshidratadas en una serie de alcohol etílico-xilol, y luego de fragmentadas, se incluyeron en parafina. Se realizaron secciones microtómicas longitudinales y transversales de 10-12 μ de espesor, las que fueron teñidas con las 2 técnicas siguientes: triple coloración hematoxilina-safranina-verde rápido (Conn, Darrow and Emmel, 1960: 183) y violeta de cresilo (Dizzeo de Strittmatter, 1980: 274). De ambas, el mejor resultado se obtuvo con la primera, en cuanto a la afinidad de los tejidos por los colorantes.

Las observaciones de polen y gametófito masculino se efectuaron sobre material fijado en FAA, coloreado con carmín acético y montado en gelatina glicerinada.

Flores y frutos en diferentes estados de desarrollo fueron analizados tanto desde el punto de vista exomorfológico (realizando observaciones con microscopio estereoscópico) como en su organización interna (mediante el estudio de los cortes microtómicos seriados), en materiales de características equivalentes. Fue así posible correlacionar la morfología externa con los eventos que acontecen en la parte interna durante el desarrollo de la flor y el desenvolvimiento del fruto. Por otro lado, se pudo datar cronológicamente, con bastante exactitud, cada uno de los hechos más importantes ocurridos, y la secuencia con que se suceden, mediante observaciones y mediciones directas realizadas diariamente a lo largo del período de maduración de una sinflorescencia.

Todos los dibujos son originales y fueron delineados con la ayuda de la cámara clara.

OBSERVACIONES

A. *Inflorescencia*. — Las unidades elementales de la inflorescencia en *Poaceae* son las espiguillas (Hitchcock, 1935: 8; Parodi, 1958: 15; Jacques-Félix, 1962: 23; Calderón y Soderstrom, 1973: 15; etc.). El modo en que éstas se disponen en la inflorescencia es muy variado, pero siguen en general el ordenamiento de 3 tipos fundamentales que clásicamente han sido referidos como espiga, racimo y panoja. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, tal como lo puntualizan Calderón y Soderstrom (*l. c.*), que estos términos han sido adoptados por extensión, ya que provienen de un vocabulario descriptivo utilizado para otro tipo de plantas, donde importa la disposición de flores individuales y no la de conjunto de flores como son las espiguillas. Por otra parte, dichos términos también deben usarse con reparo debido a la naturaleza basípeta de maduración que presentan las espiguillas dentro de las inflorescencias, pues es muy probable que se trate de estructuras cimosas más que racemosas. Hechas estas salvedades, la inflorescencia de *A. fissifolius* se halla formada por varias inflorescencias parciales, cada una de las cuales está constituida por 2 a 5 racimos geminados o subdigitados en la extremidad del eje. Todo el conjunto de inflorescencias parciales se considera una sinflorescencia.

El sistema de ramificación de la sinflorescencia es de tipo cimoso (Fig. 10), con los atributos de un monocasio; lo forman varias inflorescencias parciales de órdenes sucesivos, las que se hallan protegidas por la

hoja caulinar distal que nace del último nudo. Por lo común, sólo existen 4 inflorescencias parciales por caña; excepcionalmente, pueden formarse 1 ó 2 ramificaciones adicionales, pero éstas nunca llegan a completar su ciclo, pues abortan a poco de aparecer. La secuencia de la ramificación es la siguiente: cuando el eje principal culmina su crecimiento apical, desarrolla un meristema floral que dará origen a la primera inflorescencia parcial. A poco de haberse diferenciado la misma, el eje produce en su base, en la axila de la última hoja, una rama lateral que, más tarde, se transformará en la segunda inflorescencia parcial. A partir de esta primera ramificación, del mismo modo desarrolla un nuevo eje, que culminará en la tercera inflorescencia parcial, y así sucesivamente. Cada uno de los ejes laterales formados lleva un característico perfilo bicarinado en posición adaxial (el cual envuelve y protege al primordio), pero no existen restos de brácteas axilantes. Cuando jóvenes, todas las inflorescencias parciales se hallan incluidas dentro de la vaina de la hoja caulinar distal, pero, más tarde, emergerán gradualmente de ella según sea su orden de madurez, debido al alargamiento del pedúnculo que las soporta. En cambio, los respectivos perfiles nunca exceden el cuello de la vaina que los encubre y pasan inadvertidos a menos que se rasgue artificialmente la porción basal de la hoja.

Por su parte, las inflorescencias parciales también son complejas, pero de diferente tipo, ya que el modelo de ramificación que siguen corresponde a un sistema monopodial. Por lo común, en la base de las ramas, en la zona nodal, existe un conjunto de pelos cortos y ralos y, en ocasiones, la primera rama lateral nace en la axila de una bráctea escamosa y triangular que se encuentra en lugar de los pelos. Sin embargo, todos los nuevos ejes formados carecen de perfiles. La primera inflorescencia parcial está compuesta por (2) 3-4 (5) racimos; las subsiguientes, repiten el modelo de la misma, pero con la diferencia de que poseen un número menor de racimos (generalmente 2, raro 3).

Los racimos están constituidos por un número variable de espiguillas (20-36); éstas se disponen en 2 hileras sobre sendas caras (las más angostas) de un raquis aplanado y más o menos triquetro. El orden de maduración de la espiguillas es basípeto, de modo que, sin excepción, las espiguillas más viejas se encuentran en el ápice y las más jóvenes

hacia la base. Esta peculiaridad se hace fácilmente visible durante la antesis, puesto que las espiguillas situadas en el tercio o medio distal del racimo comienzan el proceso antes que las dispuestas hacia la base.

B. *Espiguillas*. — Las espiguillas son solitarias, se disponen sobre pedicelos breves y, aunque unifloras en apariencia —dado que sólo contienen una flor perfecta—, son bifloras, característica típica de *Panicaceae*, pues se conserva una bráctea como único indicio de un antecio basal reducido. De este modo, cada espiguilla presenta un corto eje articulado en su base —la raquilla—, sobre cuyos nudos se disponen, de abajo hacia arriba, 2 brácteas estériles y 2 fértiles (Fig. 1 A). La primera estéril, dispuesta abaxialmente respecto al raquis, representa a la única gluma que permanece, puesto que la otra (de posición más inferior) se ha atrofiado completamente al punto de no existir ni siquiera en forma vestigial. La lemma estéril se halla opuesta a la gluma, en posición adaxial y representa al único indicio del antecio basal que es estéril en *Axonopus*. Las 2 brácteas subsiguientes, lemma y pálea fértiles forman el antecio distal y protegen a la flor.

Las 4 brácteas referidas se insertan en distintos nudos, notándose claramente que los entrenudos varían en longitud, siendo los 2 basales considerablemente más largos que los superiores, que son virtuales.

C. *Flor*. — Como en todas las *Poaceae*, la flor presenta simetría bilateral. Consta de un par de lodículas dispuestas hacia la lemma, 3 estambres —uno en posición media, entre las lodículas, y 2 laterales—, y un ovario que se continúa en 2 estilos terminados en sendos estigmas plumosos (Fig. 1 B, 2 D).

Las lodículas son truncadas en el ápice, plicadas y plurinervadas. En material fresco son engrosadas y carnosas, mientras que en ejemplares desecados son delgadas y de textura más bien membranácea. Varían también según sea el grado de madurez de la flor, lo que se manifiesta en un considerable aumento de su volumen durante la antesis (Fig. 2 H, I, J); una vez ocurrida la fertilización, se reducen casi a una membrana (Fig. 2 N). En un transcorte por su porción media (Fig. 1 B), puede advertirse que los bordes de la pálea se ubican en el ángulo formado por sus pliegues.

El androceo es trímero (Fig. 1 C); los 3 estambres, cuyas anteras son basifijas, adoptan diferente tipo de dehiscencia según sea su posición en la flor. El estambre frontal lleva las 2 tecas más o menos paralelas entre sí, o bien los 2 sacos internos se hallan más próximos que los 2 exteriores; esta peculiaridad lleva a que la antera sea latrorsa o levemente introrsa. En los estambres laterales, en cambio, las anteras son siempre extrorsas, puesto que son los sacos polínicos abaxiales los que se aproximan entre sí, mientras que los adaxiales se separan (Fig. 3 G, H).

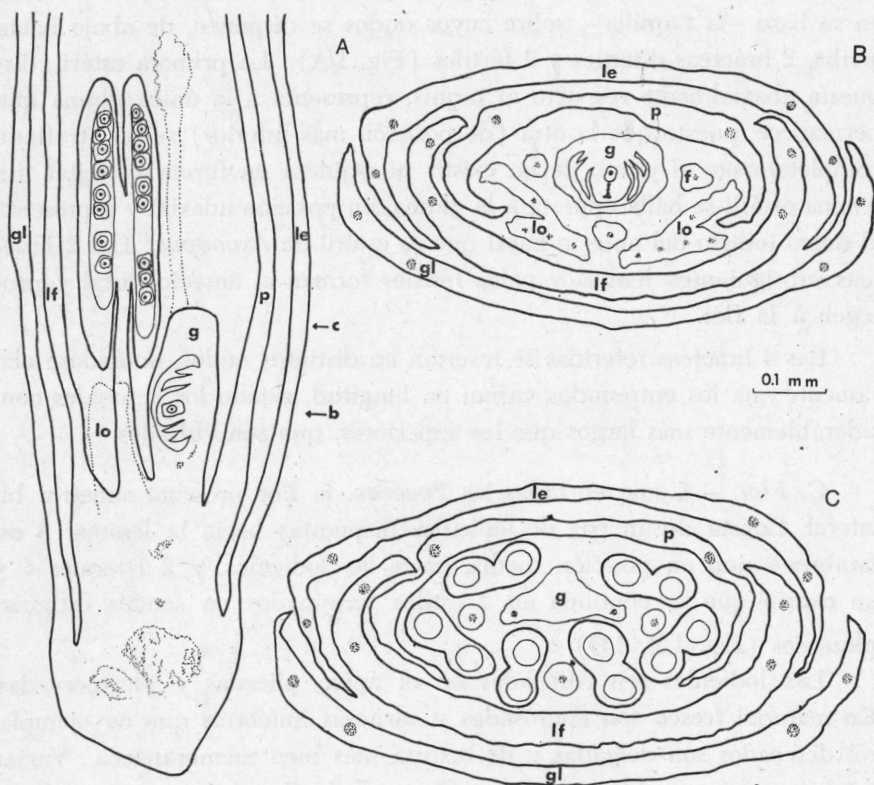


FIG. 1. — *A. fissifolius* (Anton *et al.* 40). Secciones por espiguilla (la flor que incluye lleva anteras de 0,5-0,6 mm de long.). A: corte longitudinal sagital (los elementos en línea llena indican el plano por donde pasó el corte; lodícula, estilo y estigma, que se disponen a ambos lados del plano medial de la flor, se limitan con línea de puntos); B-C: cortes transversales (el nivel de cada uno se halla indicado por la misma letra en A). Abreviaturas: gl: gluma; le: lemma estéril; lf: lemma fértil; p: pálea; lc: lodícula; f: filamento; g: gineceo; b y c: niveles de los trans-cortes B y C respectivamente.

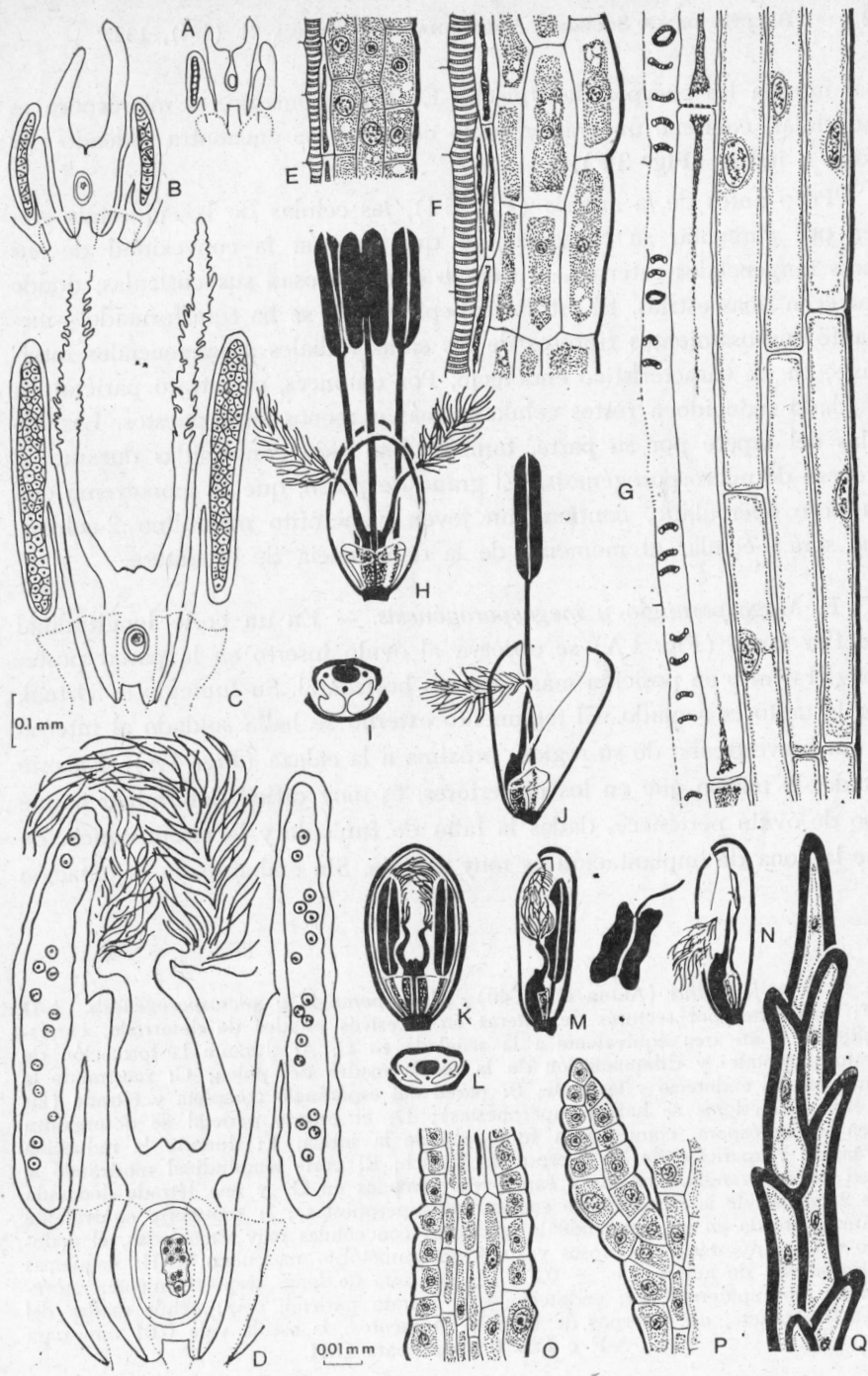
El gineceo, cuando maduro, está compuesto de un ovario obovado, dorsiventralmente comprimido (Fig. 1 B, C), que presenta en su ápice 2 mamelones, ubicados entre los 2 estilos, que se insinúan desde muy temprano (Fig. 2 B, C). Los 2 estilos están bien desarrollados, surgen en posición antero-lateral respecto al ovario (Fig. 1 C), y terminan en típicos estigmas de aspecto plumoso (Fig. 2 D, K, M). Los pelos estigmáticos son pluricelulares, finos, alargados y 4-seriados; se inician por divisiones de una célula epidérmica del joven estigma (Fig. 2 O), la que se alarga y divide; la primera y segunda mitosis son longitudinales, dando origen a un grupo de 4 células, las que, por sucesivas divisiones transversales terminarán originando un pelo con 4 hileras de células (Fig. 2 P). Al tiempo de la madurez de la flor, dichas células aumentan mucho su longitud, debido a la forma de vacúolos, a la vez que su parte distal sobresale oblicuamente, dándole al pelo su forma característica (Fig. 2 Q).

D. *Microsporangio y microsporogénesis*. — Como es característico en la familia, las anteras son tetraloculares en transcorte (Fig. 3 G, H); el desarrollo de sus paredes coincide con el tipo descrito para las Monocotiledóneas (Davis, 1966). En sección longitudinal por un joven esporangio (Fig. 2 A), puede notarse que las células del arquesporio se disponen formando una hilera de 10-12 células, tempranamente diferenciadas, puesto que se observan en anteras de apenas 0,1 mm de longitud. Cuando la antera alcanza más o menos 0,5 mm, las células madres del polen son notablemente más voluminosas que aquéllas que las rodean (Fig. 3 A) y comienzan a dividirse (Fig. 2 B; 3 C). En este momento, la pared del esporangio está compuesta por 3 capas de células (Fig. 3 A): la epidermis y 2 estratos parietales secundarios. El externo constituirá el endotecio, mientras que el interno se dividirá periclinalmente para originar al estrato parietal y al tapete, que es de tipo secretor (Fig. 3 B, C, E). Tal división aparentemente no ocurre en todas las células, dado que siempre permanecen 1 ó 2 hileras longitudinales donde la pared consta de sólo 3 capas (Fig. 3 B). Las células epidérmicas son levemente convexas en su pared tangencial externa y, al igual que en las otras 3 capas, son alargadas en el sentido del eje longitudinal de la antera, siendo todas uninucleadas, incluso en el tapete (Fig. 3 E).

La meiosis en las células madres del polen es de tipo sucesivo, originándose tétrades decusadas (Fig. 3 A-C, E). Con frecuencia, no todas las células comienzan a dividirse al mismo tiempo, y debido a esta falta de sincronización, coexisten en una misma antera —e incluso en un mismo lóculo— células madres, díades y tétrades (Fig. 3 G). Hasta el momento de la formación de las tétrades, es posible visualizar las 4 capas que componen la pared del microsporangio. Poco más tarde, el estrato parietal comienza a desorganizarse rápidamente, al punto que, cuando las micrósporas se independizan, sus células se hallan aplastadas por completo. Las micrósporas, entonces, se encuentran rodeadas por la exina, y es posible observar a la intina en formación debido a la actividad de pequeñas vesículas que vierten su contenido hacia la superficie del grano (Fig. 3 D).

A medida que los granos polínicos van completando su desarrollo (luego de separados se redondean y crecen), las células epidérmicas de la antera se tornan cada vez más convexas en su pared tangencial externa, las células del endotecio se vacuolizan y el tapete se reduce, consumiéndose gradualmente al tiempo que aparecen en su pared tangen-

FIG. 2. — *A. fissifolius* (Anton *et al.*, 40). *Morfología de la flor y cambios experimentados durante la antesis*. A: flor joven (anteras aprox. 0,1 mm): las células nucleares y las del arquesporio aún no se han diferenciado; B: flor con anteras de 0,2-0,3 mm: en el óvulo, se distingue la arquéspora y en los sacos polínicos, los microsporocitos; aún no comenzó el desarrollo de los pelos estigmáticos; C: flor con anteras de aprox. 0,5-0,6 mm: en el óvulo se ha diferenciado la megáspora y en la antera, las células madres del polen ya han experimentado meiosis; se inició la formación de los pelos estigmáticos; D: flor madura, poco antes de la antesis (anteras \pm 0,9 mm): tanto en el óvulo como en las anteras se observan gametófitos; E-G: cortes long. de 3 estados en el desarrollo de los filamentos, correspondientes a las flores señaladas B, C y H respectivamente; H y J: esquemas de flores recubiertas por las glumelas, mostrando su comportamiento durante la antesis (notar lodículas turgentes); I: transcorte de H; K y M: esquemas de flores en un estado anterior a la antesis; L: transcorte de K; N: esquema de flor una vez concluida la antesis, representando el efecto de cizalla que ejercen lemma y pálea sobre filamentos y estigmas; O-Q: tres estados en el desarrollo de los pelos estigmáticos, correspondientes a las flores marcadas B, C y D respectivamente. En H y K, lemma hacia adelante y pálea hacia atrás; en J, M y N, lemma a la derecha y pálea a la izquierda; en I y L, la lemma hacia abajo y la pálea hacia arriba, incluyen 2 lodículas, 3 filamentos y el ovario. Para mayor claridad, cuando las flores se esquematizan de frente, siempre se ha suprimido el estambre frontal (excepto en H); cuando se representan en vista lateral, se suprimieron los 2 estambres laterales. Mayores explicaciones en el texto. *Aumentos*: la escala de 0,1 mm vale para A-D y la de 0,01 mm para E-G y O-Q; H-N, esquemático, aproxim. X 13.

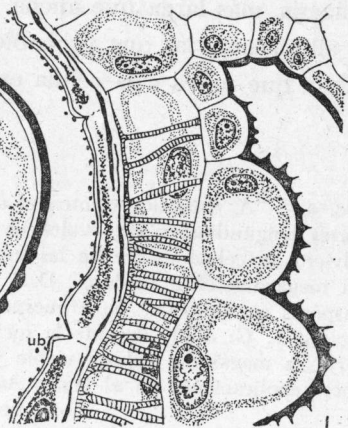
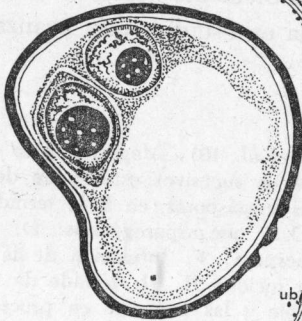
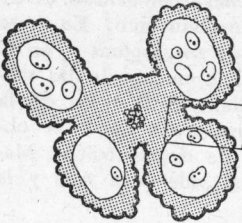
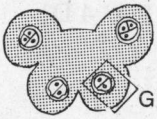
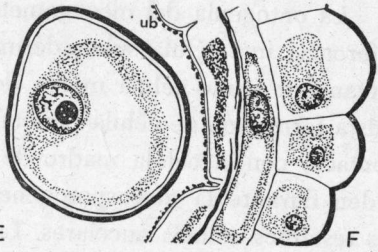
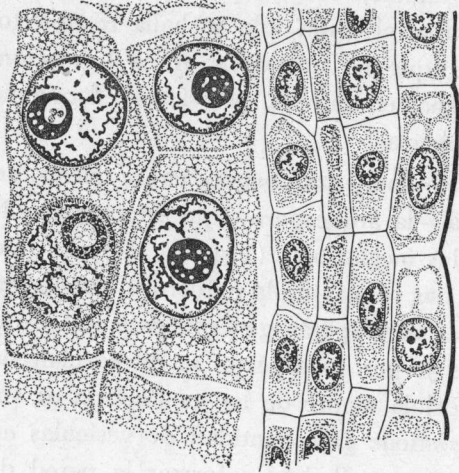
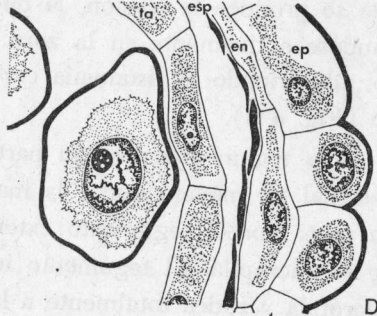
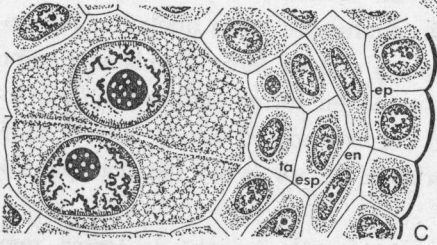
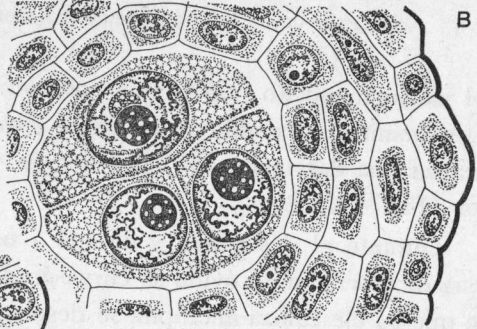
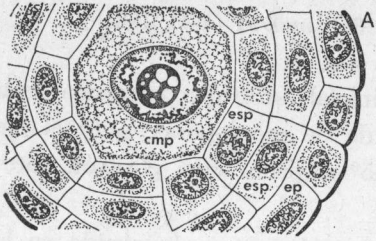


cial interna los cuerpos de Ubisch. En este momento, el micrósporo es unicelular, contiene un gran vacúolo central y se encuentra rodeado por exina e intina (Fig. 3 F).

Poco antes de la antesis (Fig. 3 I), las células de la epidermis crecen por aumentar su turgencia, lo que acentúa la convexidad de sus caras tangenciales externas, al tiempo que engrosan sus cutículas, donde aparecen finas estrías. El estrato subepidérmico se ha transformado —mediante engrosamientos fibrosos de las caras radiales y tangenciales internas—, en un característico endotecio. Por entonces, el estrato parietal ha quedado reducido a restos celulares más o menos superpuestos. Las células del tapete por su parte, también han sido consumidas durante el proceso de microsporogénesis. El grano de polen, que es monotremo con un poro operculado, contiene un joven gametófito masculino 2-celular, que será 3-celular al momento de la dehiscencia de la antera.

E. Megasporangio y megasporogénesis. — En un corte longitudinal por flor joven (Fig. 1 A) se observa al óvulo inserto en la pared posterior del ovario en posición más o menos horizontal. Su funículo es virtual, por lo tanto es sentado. El tegumento externo se halla soldado al interno en un breve trecho de su región, próxima a la calaza (Fig. 4 A). En este estado, lo mismo que en los posteriores, es muy difícil determinar a qué tipo de óvulo pertenece, dadas la falta de funículo y la circunstancia de que la zona de implantación es muy amplia. Sin embargo, la orientación

FIG. 3. — *A. fissifolius* (Anton *et al.* 40). *Microsporangio y microsporogénesis.* A-D y F: transcortes por sectores de anteras en sucesivos estados de desarrollo, correspondiendo a un área equivalente a la señalada en G, A: durante la formación de estratos parietales y diferenciación de la célula madre del polen; C: mostrando la formación del endotecio y la díade; B: pared del esporangio completa y tétrade (las 2 células superiores se hallan superpuestas); D: el estrato parietal se desorganiza y, en la micróspora, comienza la formación de la intina; F: durante la reducción del tapete y aparición de los cuerpos de Ubisch; E: corte longitudinal mostrando la pared del esporangio (con las 4 capas representadas en C) y una tétrade decusada (las 2 células de la izquierda se encuentran superpuestas); I: transcorte equivalente al área marcada en H, mostrando la epidermis con células muy vacuoladas, el endotecio con engrosamientos fibrosos y un joven gametófito masculino; G-H: esquemas de transcortes de anteras de $\pm 0,3$ y $\pm 0,9$ mm de long. respectivamente. *Abreviaturas:* ep: epidermis; en: endotecio; esp: estrato parietal; cmp: célula madre del polen; ta: tapete; ub: cuerpos de Ubisch. *Aumentos:* la escala vale 0,01 mm para A-F e I, y 0,1 mm para G-H.



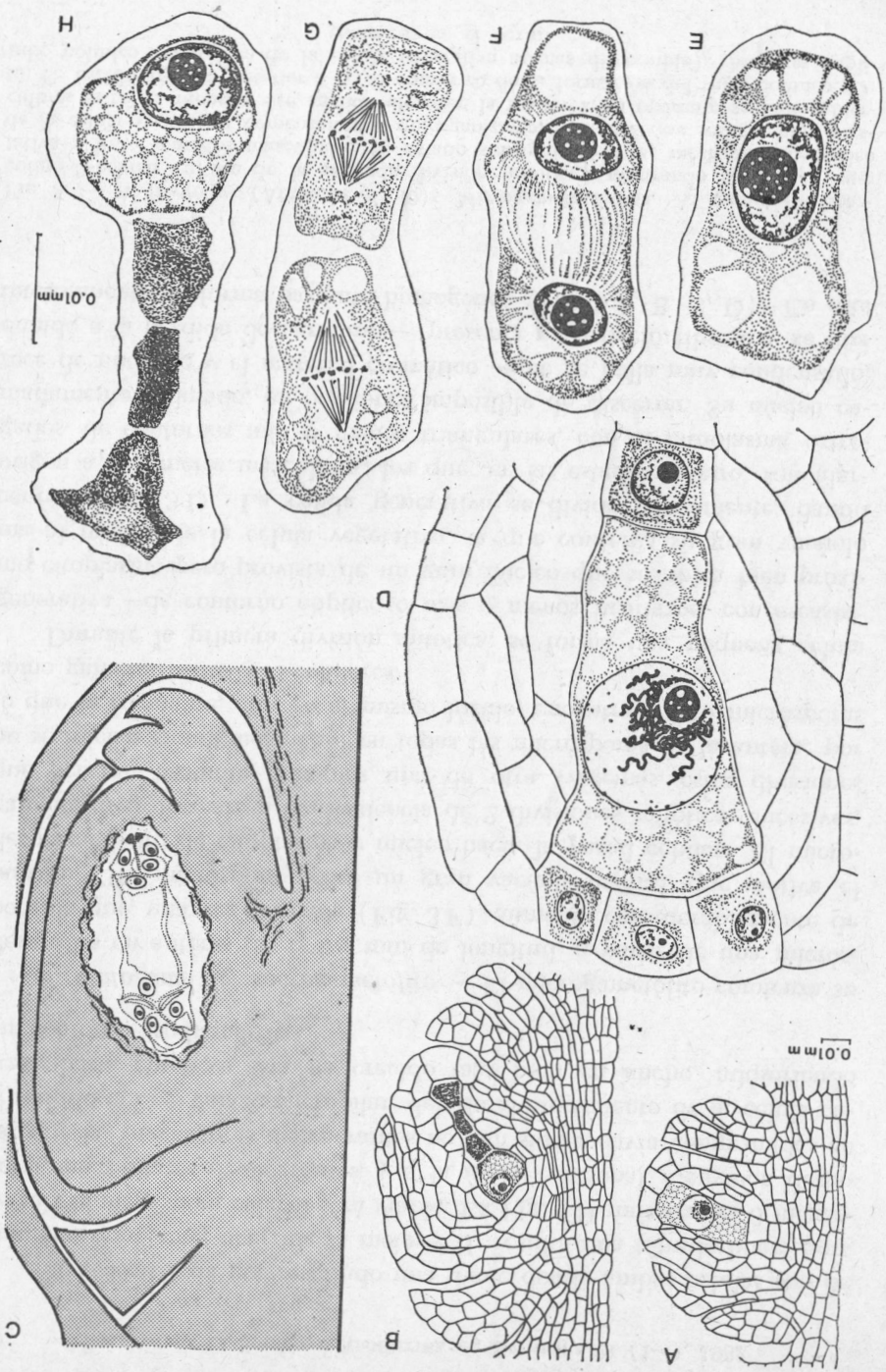
del megagametocito sugiere una posición inicial ortótropa; la misma pasa a ser hemítropa cuando se forma la tétrade de megásporas, pues el eje alcanza una desviación de alrededor de 45° respecto a su posición anterior (Fig. 4 A y B).

Durante el desarrollo, y debido a un crecimiento más rápido en la zona de inserción, el óvulo se curva gradualmente hacia adelante, de modo que su eje calaza-micrópila se desplaza casi en 90° . Al mismo tiempo que se produce la torsión, la nucela crece en forma unilateral, desarrollándose activamente en la zona que corresponde al tercio calazal eterno, adquiriendo la fisonomía característica de un óvulo hemicampilótro-po (Fig. 4 C).

Los tegumentos, por su parte, también crecen, pero de forma muy desigual, de manera que a la madurez, el óvulo sólo se halla recubierto en parte por el tegumento externo, que no interviene en la formación de la micrópila. El tegumento interno, en cambio, por sí solo, forma la micrópila y rodea totalmente a la nucela.

La ontogenia del megagametófito comienza cuando, en la nucela, se diferencia una célula subepidérmica —la arquéspora— que funcionará directamente como célula madre de las megásporas (Fig. 4 A, D), sin que exista formación de célula parietal. Las células de la epidermis nucelar en contacto con la célula madre de las megásporas generalmente no se dividen durante la megasporogénesis y, por su aspecto, se diferencian de las restantes células nucleares. La célula madre de las megásporas es, en sinizisis, más larga que ancha, y contiene gran cantidad de vesículas en su citoplasma, las que probablemente contribuirán a formar la pared de calosa que rodea a la célula en estadios más avanzados (Fig. 4 D).

FIG. 4. — *A. fissifolius* (Anton *et al.* 40). *Megasporangio y megasporogénesis*. A-C: cortes longitudinales por óvulos en sucesivos estados de desenvolvimiento. En A se advierte la célula madre de las megásporas, en B la tétrade de megásporas y en C un megagametófito maduro. D-H: megasporogénesis: D: célula madre de las megásporas en zinicesis. E: arquéspora. F: formación de la díade, casi al fin de la meiosis I. G: díade durante la meiosis II. H: tétrade de megásporas, donde se observa la megáspora calazal viable y las restantes en proceso de degeneración. Mayores explicaciones en el texto. Aumentos: la escala horizontal vale para A-C y la vertical para D-H.

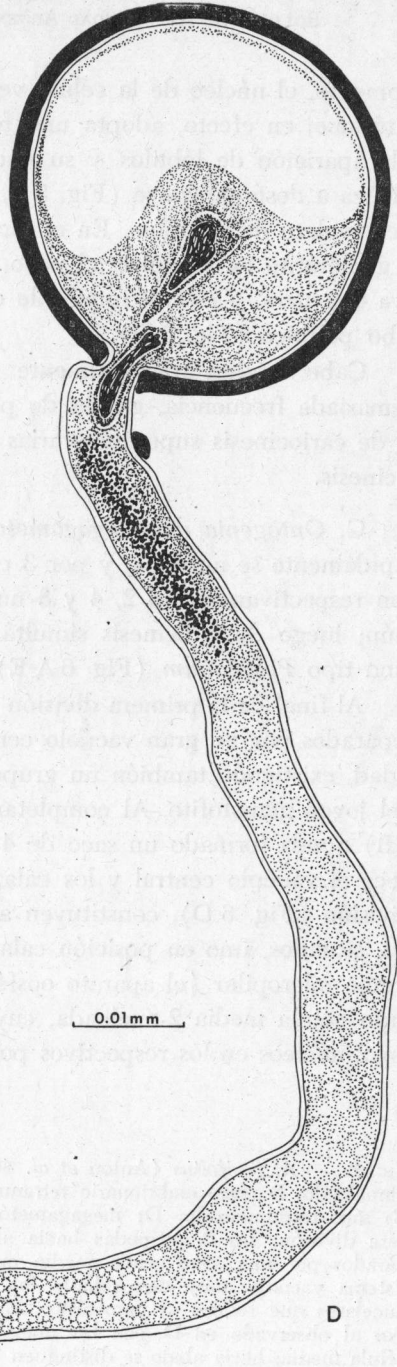
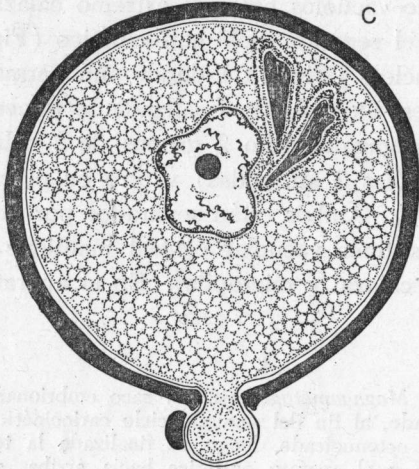
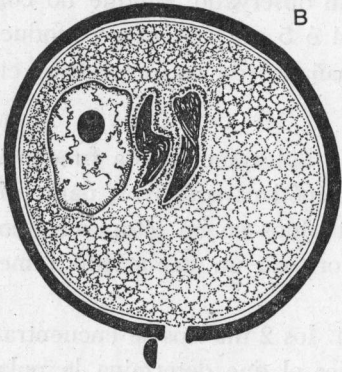
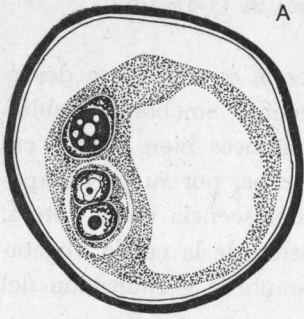


La meiosis I da por resultado una díade donde ambas células son de volumen semejante; ocurrida la meiosis II, resulta una tétrade lineal donde sólo la megáspora calazal será viable. La Fig. 4 H muestra las 3 megásporas micropilares degenerantes, y a la única funcional. Conviene destacar que las megásporas degenerantes no han sido todavía comprimidas en el sentido del eje calazo-micropilar, debido al crecimiento de la célula calazal; hasta entonces ésta ha crecido más bien en ancho, adquiriendo un contorno isodiamétrico.

F. *Ontogenia del microgametófito*. — El microgametófito comienza su desarrollo en anteras de ± 0.8 mm de longitud, a partir de una micróspora, la que, una vez formada (Fig. 3 F), aumenta considerablemente de tamaño. Tal micróspora posee un gran vacúolo central, que motiva el desplazamiento de citoplasma y núcleo hacia la pared celular. El microgametófito se formará a consecuencia de 2 divisiones mitóticas sucesivas, que ocurren bastante próximas una de otra. Además, estas divisiones no se inician simultáneamente en todas las micrósporas de la antera, por lo que es frecuente, aún en el mismo lóculo, encontrar tanto micrósporas como gametófitos 2- y 3-celulares.

Durante la primera división mitótica, se forma una pequeña célula generativa —de contorno elíptico o más o menos fusiforme, con escasísimo citoplasma pero provista de un gran núcleo que se ubica bien próxima al núcleo de la célula vegetativa, la que conserva su gran vacúolo central (Fig. 3 I). La célula generativa se divide nuevamente, dando origen a 2 gametos masculinos, los que, en su estado maduro, son alargados de contornos más o menos triangulares, con el citoplasma extremadamente reducido, en ocasiones imposible de discernir. Su núcleo carece de nucléolo y el material cromático —que se halla muy condensado, debido a la pérdida de cariolinfa—, presenta un aspecto fibroso y se tiñe intensamente en forma bastante homogénea (Fig. 5 A, B, C, D). En este

FIG. 5. — *A. fissifolius* (Anton *et al.* 40). *Microgametogénesis*. A: gametófito masculino 3-celular (al fin de la segunda división mitótica) mostrando la célula vegetativa y los 2 gametos masculinos; B: estado subsiguiente a A, mostrando al núcleo de la célula vegetativa comenzando a desorganizarse, a la vez que los gametos masculinos se tiñen intensamente cuando alcanzan la madurez; el opérculo se halla abierto; C: estado apenas posterior a B, al comienzo de la formación del tubo polínico; D: tubo polínico (el núcleo de la célula vegetativa apenas discernible). Mayores explicaciones en el texto.



0.01mm

D

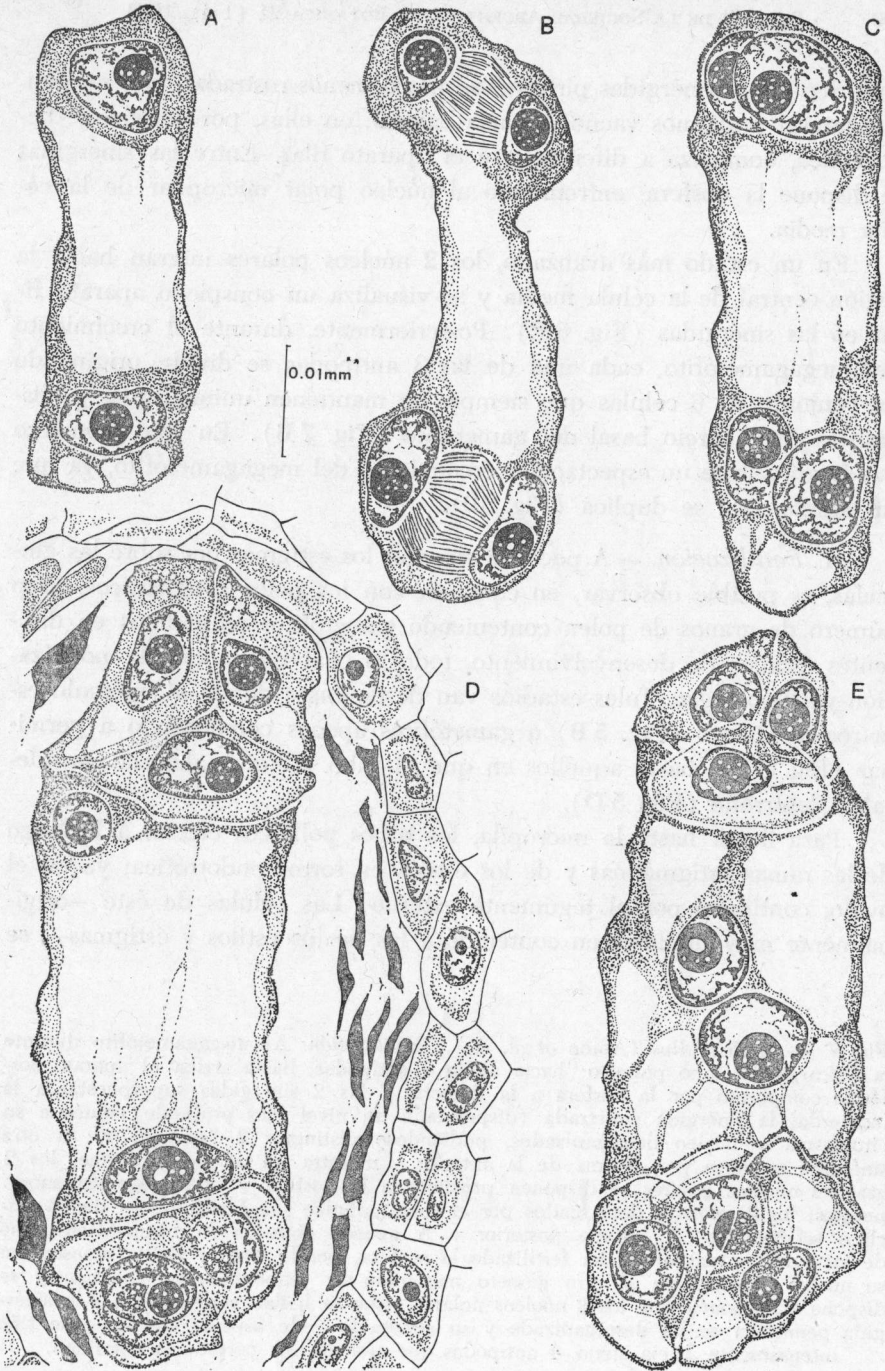
momento, el núcleo de la célula vegetativa parecería que tiende a desorganizarse; en efecto, adopta una forma más o menos ameboidal debido a la aparición de lóbulos y su nucléolo, hasta entonces bien visible, comienza a desorganizarse (Fig. 5 A, B). El citoplasma, por su parte, aparece repleto de almidón. En el momento de la dehiscencia de la antera, el gametófito es 3-celular; al poco tiempo, el núcleo de la célula vegetativa degenera, y es casi imposible distinguirlo durante la germinación del tubo polínico (Fig. 5 D).

Cabe señalar, adicionalmente, que se han observado, aunque no con demasiada frecuencia, granos de polen con 4 ó 5 núcleos, como producto de cariocinesis supernumerarias no acompañadas de las respectivas citocinesis.

G. *Ontogenia del megagametófito*. — La única megáspora funcional rápidamente se agranda, y por 3 ciclos cariocinéticos sucesivos, dará origen respectivamente a 2, 4 y 8 núcleos contenidos en un citoplasma común; luego de citocinesis simultáneas, se formará un gametófito femenino tipo *Polygonum* (Fig. 6 A-E).

Al final de la primera división (Fig. 6 A), los 2 núcleos se encuentran separados por un gran vacúolo central, que es el que determina la polaridad, existiendo también un grupo de vacúolos hacia el extremo calazal del joven gametófito. Al completarse el segundo ciclo cariocinético (Fig. 6 B) queda formado un saco de 4 núcleos (Fig. 6 C) donde aún permanece el vacúolo central y los calazales. Después de finalizada la tercera división (Fig. 6 D), constituyen al megagametófito 2 grupos de 3 células, situados, uno en posición calazal (las 3 antípodas) y otro en el extremo micropilar (el aparato oosférico). Ambos están separados por una gran célula media 2-nucleada, cuyo sistema vacuolar central mantiene a los 2 núcleos en los respectivos polos calazal y micropilar. En el aparato

FIG. 6. — *A. fissifolius* (Anton et al. 40). *Megagametogénesis*. A: saco embrionario binucleado; B: saco embrionario tetranucleado, al fin del segundo ciclo cariocinético; C: saco tetranucleado; D: megagametófito octonucleado, luego de finalizada la tercera división: las 3 antípodas hacia abajo y el aparato oosférico hacia arriba, separados por una gran célula media cuyos 2 núcleos se hallan distanciados por un sistema vacuolar muy desarrollado; ha comenzado la desorganización de las células nucleares que rodean al gametófito; E: megagametófito en un estado apenas posterior al observado en D, con los núcleos polares aproximados hacia el centro de la célula media; hacia abajo se distinguen 3 antípodas y hacia arriba el aparato oosférico.



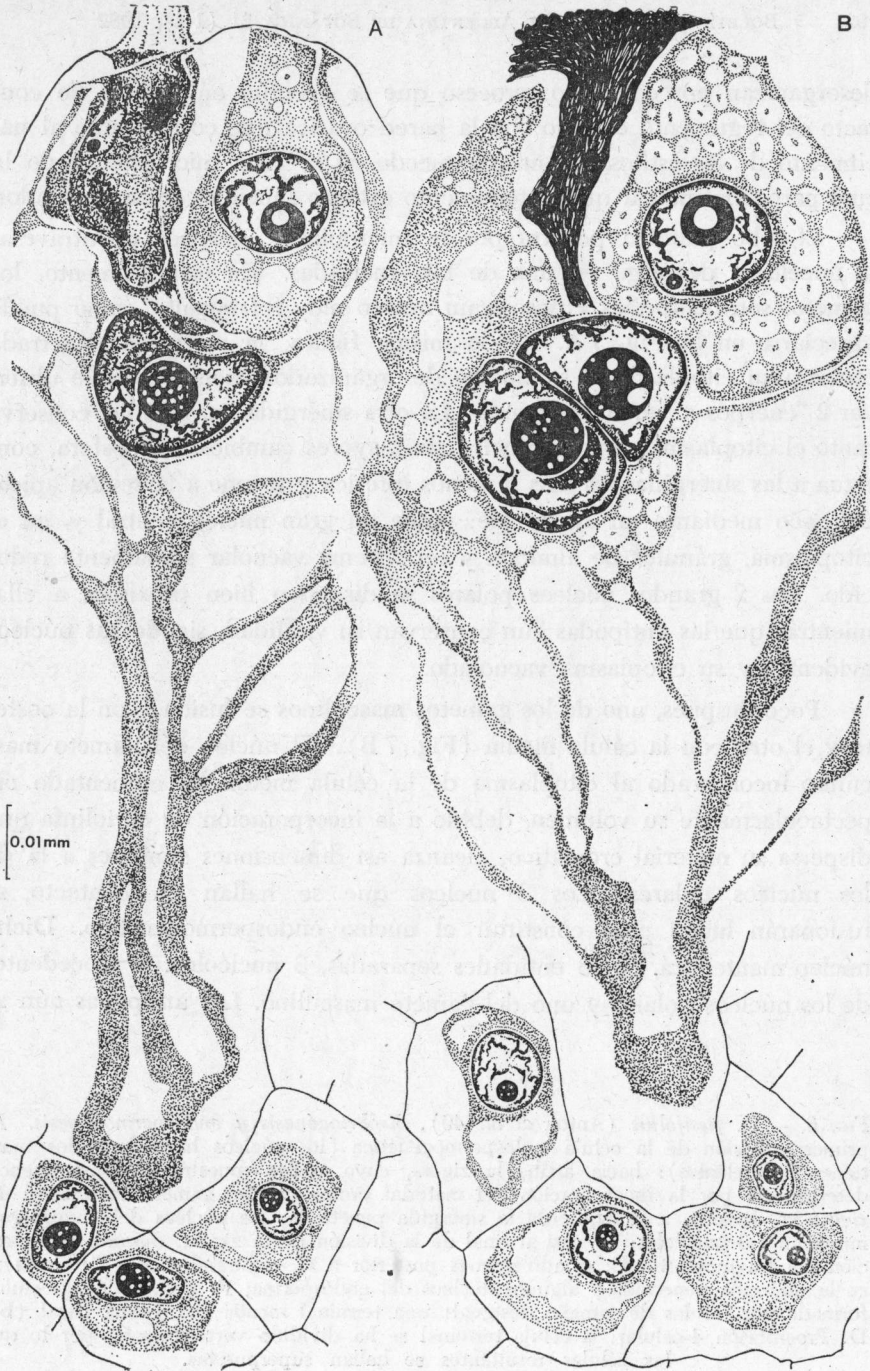
oosférico hay 2 sinérgidas piriformes, más o menos rostradas, con un gancho lateral y algunos vacúolos hacia calazal; en ellas, por actividad dictiosómica, comienza a diferenciarse el aparato filar. Entre las sinérgidas se dispone la oosfera, enfrentando al núcleo polar micropilar de la célula media.

En un estado más avanzado, los 2 núcleos polares migran hacia la región central de la célula media y se visualiza un conspicuo aparato filar en las sinérgidas (Fig. 6 E). Posteriormente, durante el crecimiento del megagametófito, cada una de las 3 antípodas se divide, originando un conjunto de 6 células que siempre se mantienen uninucleadas y dispuestas en el tercio basal del gametófito (Fig. 7 B). En este momento puede apreciarse un espectacular crecimiento del megagametófito, ya que su tamaño casi se duplica (Fig. 10).

H. *Fertilización*. — A poco de emerger los estigmas por sobre las glumelas, es posible observar, en contacto con los pelos estigmáticos, gran número de granos de polen conteniendo gametófitos masculinos en diferentes estados de desenvolvimiento, todo lo cual indica que la polinización ya tuvo lugar. Tales estadios van desde casos donde el opérculo está recién abierto (Fig. 5 B) o gametófitos apenas comenzando a germinar (Fig. 5 C), hasta aquéllos en que el tubo polínico alcanza considerable desarrollo (Fig. 5 D).

Para llegar hasta la micrópila, los tubos polínicos crecen a lo largo de las ramas estigmáticas y de los estilos en forma endotrófica; ya en el óvulo, continúan por el tegumento externo. Las células de éste —originalmente muy similares en contenido a las de los estilos y estigmas—, se

FIG. 7. — *A. fissifolius* (Anton *et al.* 40). *Fertilización*: A: megagametófito durante la descarga del tubo polínico: hacia abajo 3 antípodas, hacia arriba el aparato oosférico compuesto por la oosfera a la derecha y las 2 sinérgidas superpuestas a la izquierda; la sinérgida penetrada (dispuesta a un nivel más profundo) muestra su citoplasma y núcleo desorganizados, pudiéndose distinguir 2 "cuerpos x"; la otra sinérgida se ubica por encima de la anterior y muestra un núcleo fusiforme; los 2 grandes núcleos polares se disponen próximos a la oosfera y están también superpuestos; los 2 gametos descargados por el tubo polínico son fusiformes y tienen núcleos refringentes; B: estado posterior a A, apenas ocurrida la fertilización: uno de los gametos masculinos ha fertilizado la oosfera, por lo que la cigota muestra en su núcleo 2 nucleólos; el otro gameto masculino ha aumentado su volumen y se dispone a fusionarse con los 2 núcleos polares (que se hallan superpuestos); la sinérgida penetrada se ha desorganizado y su contenido —de aspecto fibroso— se tiñe intensamente; hacia abajo, 4 antípodas que aún no han perdido su vitalidad.



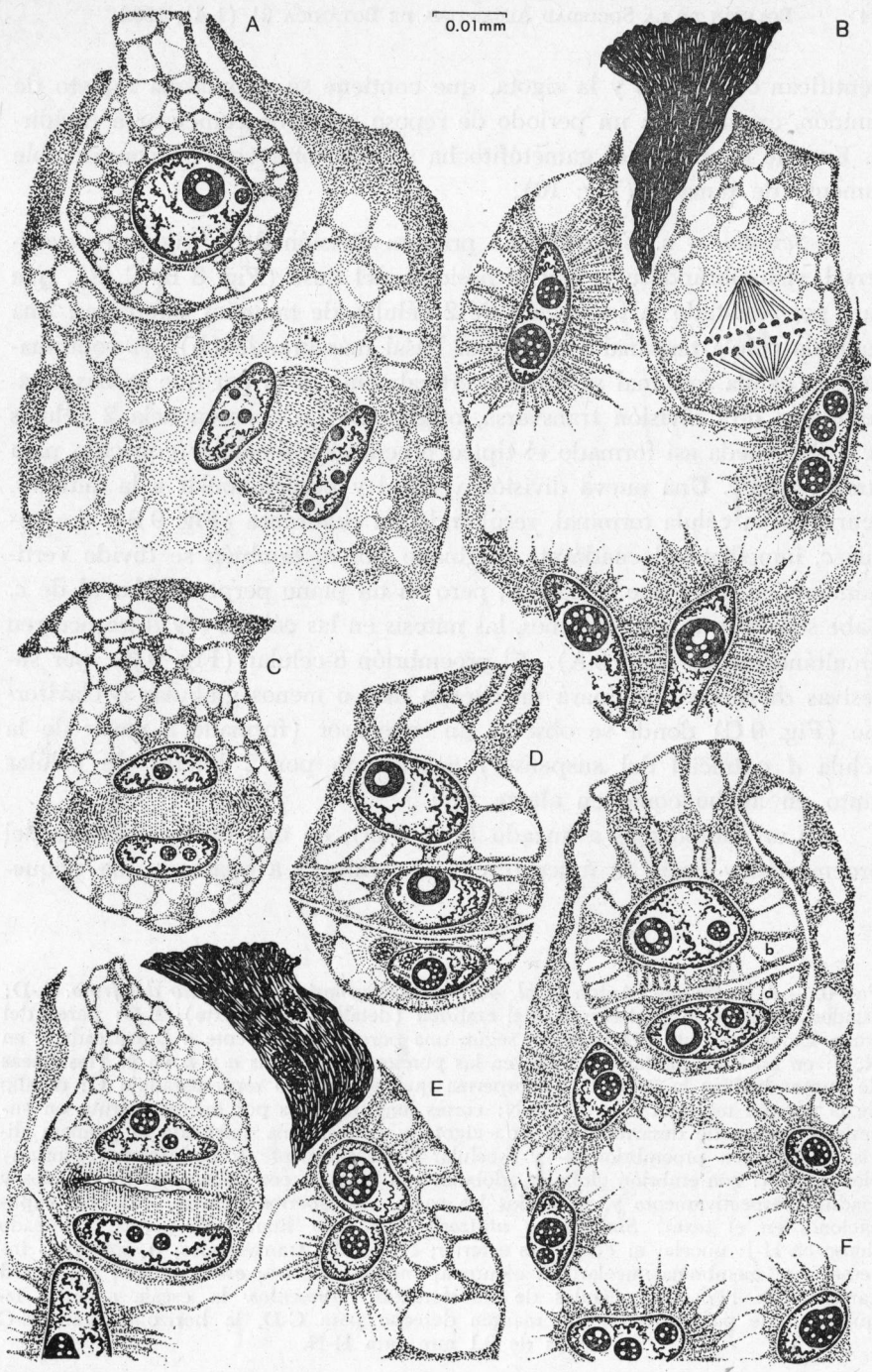
desorganizan por completo, proceso que se acentúa en el área de contacto del tegumento externo con la pared ovárica que corresponde al nacimiento de los estilos. Lo mismo sucede en la zona micropilar, todo lo cual parecería indicar que el tegumento externo funciona como obturador.

El tubo polínico penetra por la micrópila y, después de atravesar la nucela se descarga en una de las sinérgidas. En este momento, los gametos son fusiformes y poseen un núcleo muy refringente, como puede apreciarse en la Fig. 7 A. En la misma figura, la sinérgida penetrada muestra su citoplasma y su núcleo desorganizados, siendo posible observar 2 "cuerpos x" en su contenido. La otra sinérgida, en cambio, conserva tanto el citoplasma como el núcleo sin mayores cambios. La oosfera, contigua a las sinérgidas, es más o menos esférica y se une a la región apical del saco mediante un ancho pie; posee un gran núcleo central y, en el citoplasma, gránulos de almidón y un sistema vacuolar sumamente reducido. Los 2 grandes núcleos polares se disponen bien próximos a ella, mientras que las antípodas aún conservan su vitalidad, siendo sus núcleos evidentes y su citoplasma vacuolado.

Poco después, uno de los gametos masculinos se fusiona con la oosfera y el otro con la célula media (Fig. 7 B). El núcleo del gameto masculino incorporado al citoplasma de la célula media ha aumentado espectacularmente su volumen, debido a la incorporación de cariolinfa que dispersa su material cromático; alcanza así dimensiones similares a la de los núcleos polares. Los 3 núcleos que se hallan en contacto, se fusionarán luego para constituir el núcleo endospermogénico. Dicho núcleo mantendrá, como entidades separadas, 3 nucléolos: 2 procedentes de los núcleos polares y uno del gameto masculino. Las antípodas aún se

FIG. 8. — *A. fissifolius* (Anton et al. 40). Embriogénesis y endospermogénesis. A: primera división de la célula endospermogénica (los núcleos hijos formados mantienen 3 nucléolos); hacia arriba la cigota, cuyo núcleo muestra una prominencia determinada por la incorporación del material cromático del gameto masculino; B: cigota en división; a la izquierda la sinérgida penetrada; los núcleos del endosperma muestran 1-3 nucléolos; C: casi al final de la división de la cigota, durante la formación del fragmoplasto; E: estado apenas posterior a C, mostrando los 2 "cuerpos x" en la sinérgida penetrada y algunos núcleos del endosperma; F: proembrión 2-celular, formado por células de tamaño desigual: una terminal menor (a) y una basal (b); D: Proembrión 4-celular; la célula terminal se ha dividido verticalmente, por lo que las células resultantes se hallan superpuestas.

0.01mm

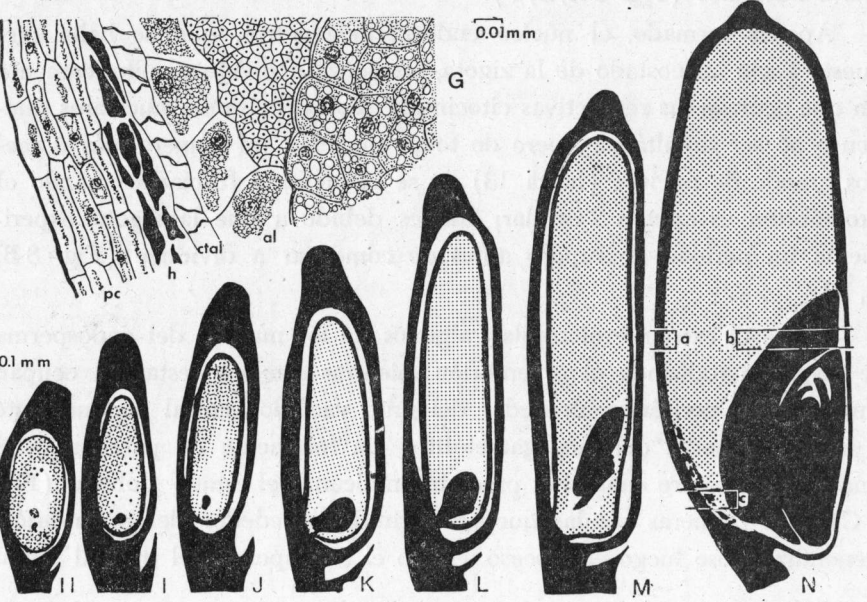
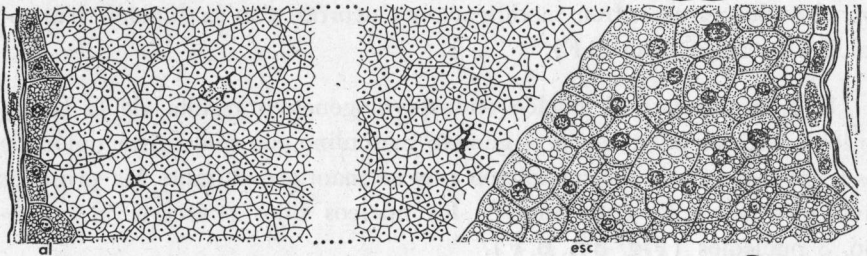
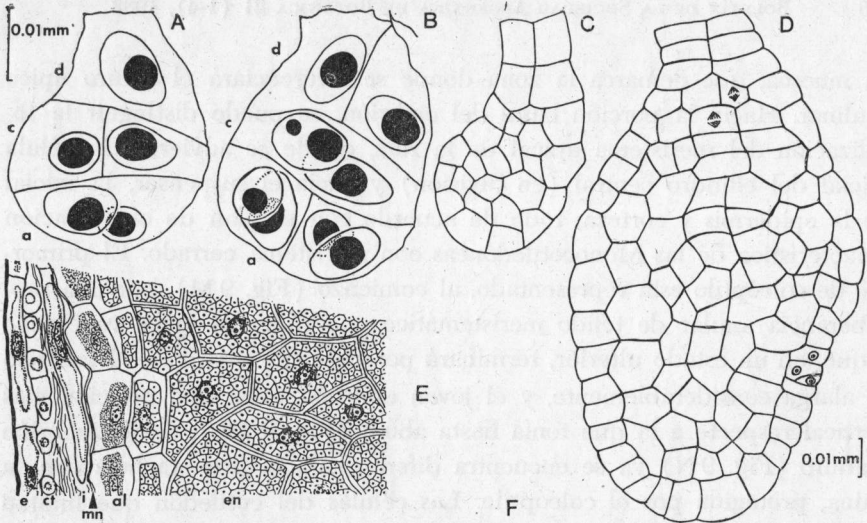


identifican como tales y la cigota, que contiene su citoplasma repleto de almidón, experimenta un período de reposo antes de comenzar a dividirse. En este momento, el gametófito ha sufrido, otra vez, un considerable aumento de tamaño (Fig. 10).

I. *Semilla*. — a. *Embrión*: La primera división de la cigota es transversal, vislumbrándose ya por la posición del huso (Fig. 8 B, C, E), que dará por resultado la formación de 2 células de tamaños diferentes: una pequeña célula terminal (a), y una basal más grande (b). A continuación, la célula terminal se divide verticalmente, a la par que la basal experimenta otra división transversa, originando en consecuencia 2 células (c y d); queda así formado el típico proembrión 4-celular conocido para otras *Poaceae*. Una nueva división vertical y perpendicular a la anterior, ocurre en la célula terminal, resultando un cuadrante (Fig. 9 B). La célula c, inmediata al cuadrante originado por a, también se divide verticalmente, al igual que lo hace d, pero en un plano perpendicular al de c. Cabe señalar que, en ocasiones, las mitosis en las células c y d no ocurren simultáneamente (Fig. 9 A). El proembrión 8-celular (Fig. 9 B), por sucesivas divisiones, originará un cuerpo más o menos globular o claviforme (Fig. 9 C) donde se observa un suspensor (formado a partir de la célula d o inicial del suspensor) constituido por 2 hileras de células tanto en ancho como en altura.

En un estado más avanzado (Fig. 9 D), en uno de los costados del proembrión y hacia su ápice terminal, comienza a aparecer una peque-

FIG. 9. — *A. fissifolius* (Anton et al. 40). *Embriogénesis y desarrollo del fruto*. A-D: estados sucesivos en el desarrollo del embrión (detalles en el texto); E-G: pared del fruto; E: en un fruto casi maduro, según una porción equivalente a la marcada a en N; F: en un fruto maduro, detalles en las porciones indicadas a y b en N (las líneas de puntos indican la zona del endosperma que no ha sido representada); G: detalle de la porción marcada c en N; H-N: cortes longitudinales por ovario y fruto en sucesivos estados de desarrollo; H: con cigota y endosperma sufriendo la primera división; I-J: con proembrión 4- y 8-celular respectivamente y endosperma plurinucleado; K-N: con embrión globular, globular con muesca, con primordios de órganos y maduro respectivamente y, en todos los casos, endosperma celular. Mayores explicaciones en el texto. *Symbolismo utilizado*: punteado fino: endosperma; punteado denso en H-J: nucela; e: epidermis exterior; ct: células transversales; i: epidermis interna; mn: membrana nucelar; al: aleurona; en: endosperma; esc: escutelo; pc: pared carpelar; h: hilo; ctal: células de transferencia. *Aumentos*: la escala superior izquierda vale para A-B, la del margen derecho para C-D, la horizontal para E-G y la de 0,1 mm para H-N.



ña muesca, que demarca la zona donde se diferenciará el futuro ápice caulinar. Hacia la porción basal del embrión, se puede distinguir la localización del meristema apical de la raíz, donde se advierten la célula inicial del cilindro central (en división) y hacia el suspensor, la inicial de la epidermis y corteza, todo de acuerdo con el plan de organización característico de las Monocotiledóneas con meristema cerrado. El primordio de coleóptilo está representado, al comienzo (Fig. 9 M), por una protuberancia anular de tejido meristemático que rodea al ápice vegetativo y que, en un estado ulterior, terminará por cubrirlo; a su vez, el escutelo se alarga considerablemente, y el joven embrión toma una posición más vertical respecto a la que tenía hasta ahora (Fig. 9 I-L). En el embrión maduro (Fig. 9 N) ya se encuentra diferenciada la primera hoja con su vaina, protegida por el coleóptilo. Las células del cotiledón que limitan con el endosperma sufren modificaciones acordes con la función haustorial del escutelo (Fig. 9 F).

b. *Endosperma*: El núcleo endospermogénico resulta de la fusión de los 2 núcleos polares con el gameto masculino, sin que exista unión de los respectivos nucléolos, condición que se mantiene durante las primeras divisiones; por ello, cada uno de los núcleos hijos conserva, al principio, 3 nucléolos (Fig. 8 A, B, F).

Apenas formado, el núcleo endospermogénico, que se halla dispuesto hacia un costado de la cigota, comienza a dividirse mitóticamente sin que ocurran las respectivas citocinesis. Estas divisiones nucleares pueden o no ser simultáneas, pero de todas maneras, un número más o menos grande de núcleos (hasta 13) ya se encuentran formados cuando el proembrión es apenas 2-celular; ello es debido a que la cigota experimenta un período de reposo antes de comenzar a dividirse (Fig. 8 B, E, F).

Hacia el extremo micropilar, algunos de los núcleos del endosperma se disponen rodeando al proembrión mientras que los restantes, ocupan una posición periférica alrededor del gran vacúolo central perteneciente a la célula media del megagametófito. La formación de paredes en el endosperma ocurre cuando el proembrión alcanza el estado globular (Fig. 9 C). Las primeras células quedan definidas alrededor del proembrión, generalizándose luego el proceso a todo el endosperma, el que, al seguir

creciendo, llenará por completo la cavidad del antiguo megagametófito (Fig. 9 I, J). En tanto, el tejido nucelar, que rodeaba en un principio al saco embrionario, ha sido desorganizado y sus restos son desplazados hacia la periferia por acción del intenso crecimiento del endosperma (Fig. 9 J).

J. *Fruto*. — La pared del ovario —que durante el desarrollo del megagametófito contaba con varias capas de células limitadas por epidermis exterior e interior—, revela a lo largo de la formación del cariopse gran desorganización de sus células, sobre todo en las capas parenquimáticas. De este modo, en un fruto casi maduro (Fig. 9 E), sólo es posible reconocer la epidermis exterior (formada por células alargadas según el eje longitudinal del cariopse), la epidermis interior y parte del parénquima carpelar en un estrato de células que se alargan transversalmente y lignifican sus paredes, a las que Esau (1959: 596) ha denominado células transversales. La epidermis interior (similar a la exterior), se halla muy modificada y apenas se reconoce como una capa de células que han sido llamadas células tubulares (Esau, *l. c.*). Cuando el fruto está completamente maduro, sólo se mantienen las células de la epidermis exterior, dado que la epidermis interior se halla tan alterada por la compresión que ha sufrido, que resulta imposible distinguirla. Sin embargo, las 2 epidermis y parte del parénquima se mantienen hacia la placenta (Fig. 9 G). En cuanto a los tegumentos del óvulo, el externo —que había comenzado a desorganizarse en el momento de la fertilización—, ya no puede ser reconocido durante la formación de células en el endosperma. A su vez, el tegumento interno también sufre modificaciones que conducen a su desintegración, excepto en la zona placentaria del óvulo donde, en parte, se mantiene.

Las células del endosperma, en el cariopse maduro, se disponen muy apretadamente sin dejar espacios intercelulares; su forma es más o menos isodiamétrica o poliédrica, y tienen el citoplasma repleto de almidón, al punto que es muy difícil advertir el núcleo (Fig. 9 F). La hilera periférica del endosperma está formada por células diferentes, ya que carecen de almidón, y contienen gotitas de lípidos y proteínas; tal hilera constituye la capa de aleurona (Fig. 9 E-G) que es continua alrededor del cariopse y que, hacia la base dorsal del mismo (Fig. 9 G) consta de

células más grandes que pueden identificarse con las células de transferencia que han sido citadas para la aleurona de otras *Poaceae* (Rost y Lersten, 1973: 53).

Las células de la nucela, por su parte, también han sufrido las consecuencias de la presión ejercida por el crecimiento del endosperma, y, en el cariopse maduro, se hallan reducidas a una membrana nucelar, muy cutinizada, que se dispone entre la capa de aleurona y el pericarpio, (Fig. 9, E, F).

Por último, cabe analizar la región que une el óvulo con el carpelo; es sabido que en el cariopse maduro la misma se distingue como una mácula oscura y característica, conocida con el nombre de hilo. En *Panicaceae* en general, el hilo es de posición sub-basal, siendo su forma elíptica u ovalada. Tal como señala Jacques-Félix (1962: 32) no debe confundirse este hilo con la cicatriz de articulación del cariopse sobre su pedicelo, la que en *Axonopus* se encuentra por debajo de la mácula hilar.

Anatómicamente, y en el cariopse maduro, esta mácula está formada por células cutinizadas, cuyo contenido se tiñe con intensidad. Se disponen inmediatamente por fuera de la capa de aleurona, allí donde se encuentran las células de transferencia; hacia la superficie exterior, se relacionan con la pared del carpelo, que consta de varias capas de células en esa zona, donde llega el hacesillo vascular (Fig. 9 G).

BIOLOGIA REPRODUCTIVA

Dados a conocer los detalles citológicos de los procesos reproductivos, tanto del esporófito como de los gametófitos, se aborda ahora la inserción de tales eventos —considerados en conjunto—, en el tiempo.

En la Fig. 10 se ha representado, entre otros elementos, un estado particular en el desarrollo de la sinflorescencia (2ª hilera vertical desde la izquierda); este estadio no ha sido seleccionado al azar, puesto que ha sido escogido con la intención de que refleje un momento apropiado en el desenvolvimiento de la planta para poder explicar los distintos estados en los que se encuentran sus flores.

Con la escala del tiempo —situada en el costado derecho del cuadro y donde los intervalos corresponden a días de vida de la sinflorescencia—,

se indica que la inflorescencia parcial más joven (A), tiene, en el momento elegido, un desarrollo de 10 días. Otros 20 días se requieren para que la misma adquiera las características de la representada en B, por lo que a B le corresponde, entonces, una edad de 30 días. Para pasar del estado B al exhibido por la inflorescencia parcial C, que ya ha emergido de la vaina, hacen falta 10 días más, con lo que se totalizan 40 días de vida para C. Por fin, sólo 8 días tardará C para adquirir el grado de madurez mostrado en D, que ha necesitado, entonces, 48 días para lograrlo.

Lo primero que se advierte, al analizar la escala del tiempo en relación a los fenómenos que acaecen, es que el primero de los estadios (tiempo necesario para que la inflorescencia parcial A obtenga la madurez reflejada en B) insume una mayor cantidad de tiempo que los períodos siguientes; ello se debe a que, en el transcurso de esta etapa, ocurren procesos muy complejos que implican la diferenciación de los primordios de las distintas brácteas y de los verticilos florales, todo lo cual requiere un gran número de divisiones celulares y procesos de diferenciación.

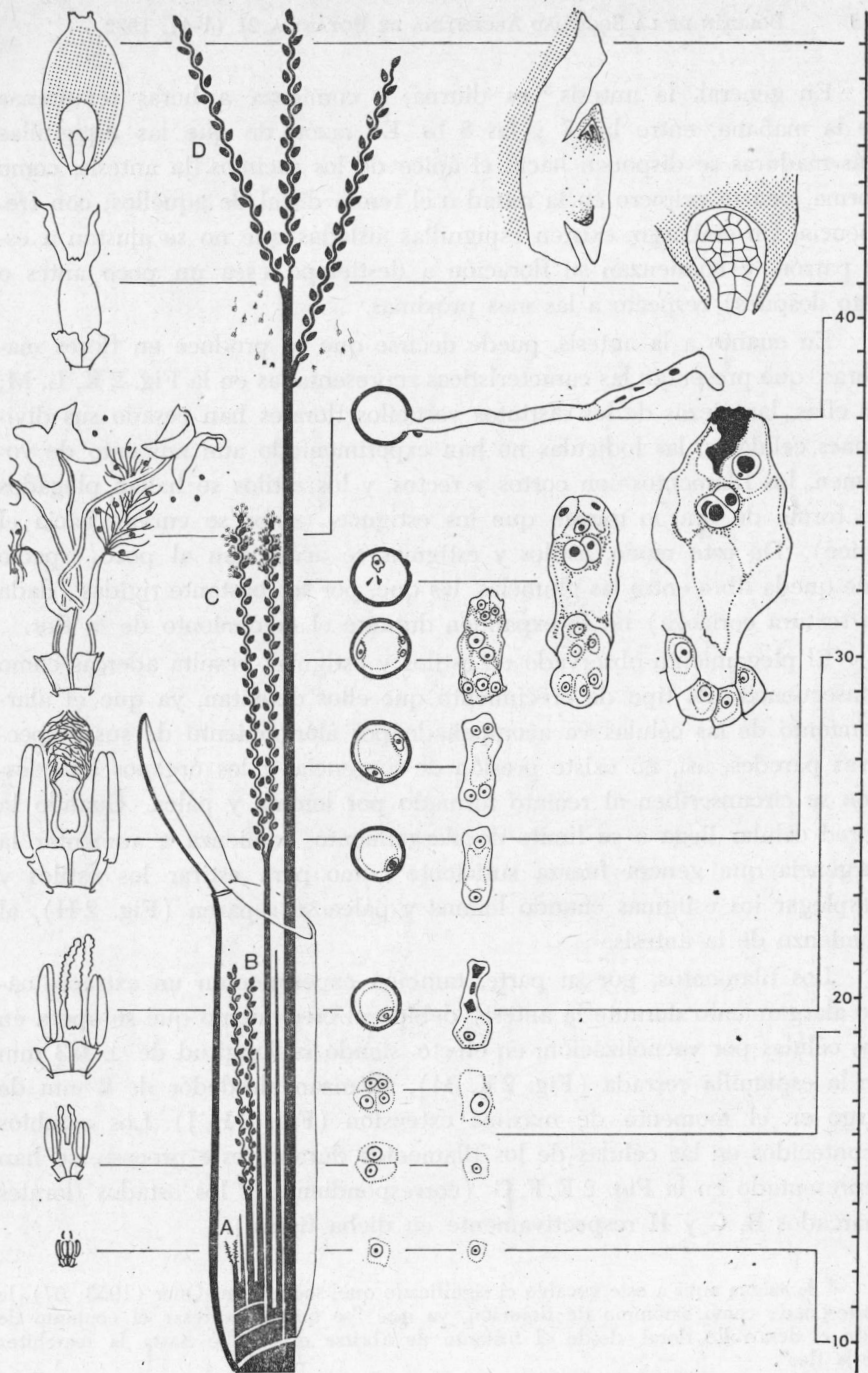
Una vez que el meristema apical ha formado la espiguilla terminal, cesa en su desarrollo, pero, mediante la actividad de un meristema intercalar (ubicado en las bases de los pedúnculos) y posterior diferenciación celular, se producirá el alargamiento de los ejes que sostienen a los racimos; de este modo, emergen las inflorescencias parciales por encima del cuello de la vaina que las rodea. Semejante crecimiento se produce a un ritmo muy acelerado, siendo el alargamiento medio de 1 a 2 cm por día.

En la porción proximal de la inflorescencia parcial marcada A, sólo pueden reconocerse primordios de espiguillas, donde gluma y glumelas apenas han comenzado a diferenciarse. Hacia el ápice del racimo, en cambio, se encuentran, más o menos al décimo día, pequeñas florcitas (de anteras diminutas: $\pm 0,1$ mm), cuyos respectivos esporangios contienen células del arqueporio y células nucelares, es decir que aún no se han diferenciado los esporocitos. Es interesante poner de relieve que la microsporogénesis comienza antes que la megasporogénesis, ya que, en un estado más avanzado (inflorescencia parcial B), es posible observar que la meiosis I ya se ha producido en el microsporangio cuando, en el óvulo, aún se mantiene la arquepora.

Sin embargo, conviene destacar que, si bien la microsporogénesis se inicia primero, demora más tiempo en completar su meiosis, o, lo que es lo mismo, las divisiones experimentadas por los megasporocitos ocurren con más rapidez, al punto que se pueden observar, simultáneamente en una misma flor, y en sus respectivos esporangios, estados equivalentes cuales son micrósporos libres y tétrades de megásporas donde sólo la calazal posee vitalidad (pues las otras 3 están degenerando). Este punto —que indica el fin de ambos procesos de esporogénesis—, sucede en espiguillas ubicadas en la región distal de la tercera inflorescencia parcial B) y en flores cuyas anteras miden entre 0,5 y 0,6 mm de longitud. El tiempo requerido para que se completen ambos procesos meióticos es de aproximadamente 20 días.

Otra interesante peculiaridad se refiere al tamaño que poseen las espiguillas en cada uno de los estados, ya que las ubicadas en el ápice de la inflorescencia parcial A, son muy pequeñas (miden apenas 0,4 mm) comparadas con las espiguillas restantes. En efecto, ya en la base de B, las espiguillas alcanzan la que será su longitud definitiva (ca. 2 mm); a partir de este punto crecerán en ancho y espesor sin que la longitud experimente mayores variantes. El desenvolvimiento de los respectivos gametófitos comienza cuando los racimos han emergido de la vaina, y su desarrollo se completa muy rápidamente, dado que todo el proceso abarca un período de unos 10 días. Al final de esta etapa, las flores están maduras, y listas para la antesis, la cual es un fenómeno complejo, que depende de la acción sincronizada de las diferentes estructuras participantes en el proceso.

FIG. 10. — *A. fissifolius* (Anton *et al.* 40). *Ontogenia de las estructuras esporofíticas y gametofíticas.* De izquierda a derecha, la segunda hilera vertical (esquema de la sinflorescencia) separa, hacia la izquierda, los cambios exomorfológicos experimentados por las flores y las modificaciones sufridas por el gineceo luego de ocurrida la fertilización. Hacia la derecha, en el tercio basal, se ha representado la génesis de las estructuras reproductivas del esporófito (a la izquierda microsporogénesis, a la derecha megasporogénesis); en el tercio medio, el desarrollo de los gametófitos correspondientes, culminados por el momento de la fertilización y hacia arriba, el resultado de dicho proceso, es decir la formación del nuevo embrión. La línea vertical de la derecha representa la escala del tiempo, donde cada segmento equivale a un día. Las líneas horizontales correlacionan flores y posición de las mismas en la inflorescencia con esporogénesis, gametogénesis, fertilización o embriogénesis según corresponda, refiriendo el conjunto a la escala del tiempo. Mayores explicaciones en el texto. *Aumentos:* la representación de la sinflorescencia es esquemática; la hilera izquierda aprox. X 17; todo lo restante aprox. X 140.



En general, la antesis³ es diurna, y comienza a horas tempranas de la mañana, entre las 7 y las 8 hs. En razón de que las espiguillas más maduras se disponen hacia el ápice de los racimos, la antesis, como norma, ocurre primero en la mitad o el tercio distal de aquéllos; con frecuencia, sin embargo, existen espiguillas aisladas que no se ajustan a este patrón, y comienzan su floración a destiempo (sea un poco antes o algo después) respecto a las más próximas.

En cuanto a la antesis, puede decirse que se produce en flores maduras, que presentan las características representadas en la Fig. 2 K, L, M; en ellas, las piezas de los distintos verticilos florales han cesado sus divisiones celulares, las lodículas no han experimentado aún aumento de volumen, los filamentos son cortos y rectos, y los estilos se hallan plegados en forma de lira, lo mismo que los estigmas (estos se curvan hacia el ápice). De este modo, estilos y estigmas se acomodan al poco espacio que queda libre entre las glumelas, las que, por ser bastante rígidas (dada su textura coriácea) no se expanden durante el crecimiento de la flor.

El plegamiento observado en estilos y estigmas, resulta además como consecuencia del tipo de crecimiento que ellos detentan, ya que el alargamiento de las células va acompañado por alargamiento de sus respectivas paredes; así, no existe presión de turgencia, y los órganos en cuestión se circunscriben al recinto formado por lemma y pálea. Cuando la pared celular llega a su límite de alargamiento, comienza a aumentar la turgencia que genera fuerza suficiente como para estirar los estilos y desplegar los estigmas cuando lemma y pálea se separen (Fig. 2 H), al comienzo de la antesis.

Los filamentos, por su parte, también experimentan un extraordinario alargamiento durante la antesis, debido al crecimiento que se opera en sus células por vacuolización; en efecto, siendo su longitud de $\pm 0,3$ mm en la espiguilla cerrada (Fig. 2 K, M), alcanzan alrededor de 2 mm de largo en el momento de máxima extensión (Fig. 2 H, J). Los cambios acontecidos en las células de los filamentos durante este proceso, se han representado en la Fig. 2 E, F, G. (correspondiendo a los estados florales marcados B, C y H respectivamente en dicha figura).

³ Se asigna aquí a este vocablo el significado que, según Font Quer (1953: 67), le corresponde como sinónimo de floración, ya que "se quiere expresar el conjunto de todo el desarrollo floral, desde el instante de abrirse el capullo hasta la marchitez de la flor".

Pero el papel más importante, en todo este proceso, es desempeñado por las lodículas, dado que el inicio de la antesis está determinado por el momento en que ellas comienzan a ganar turgencia y aumentan su volumen.

Ya Arber (1934: 157) puso en claro que el aumento de volumen experimentado por las lodículas es producido por un incremento en la turgencia de sus células; esto lo demostró clavando una fina aguja en las lodículas cuando se hallan hinchadas, y observando como exudan una gota de líquido.

El engrosamiento sufrido por las lodículas determina —por la presión ejercida contra la lemma— que ésta se desplace desde su posición original hacia afuera, lo que conduce a la apertura del antecio. La lemma es entonces apartada de la pálea, existiendo, entre los dorsos de ambas, un ángulo de separación de $\pm 35^\circ$ (Fig. 2 H, I, J); cabe señalar que en la flor previa a la antesis, dicho ángulo es de apenas 4° .

Una vez que las glumelas se han separado, los estigmas comienzan a expandirse hacia arriba, mientras que los filamentos de los estambres aún se mantienen cortos. En este momento, y sólo en ocasiones, se han observado anteras dehiscentes, lo que indica posibilidad de autogamia.

A continuación, tiene lugar el despliegue de los estilos y el alargamiento de los filamentos, estaminales, de modo que, unas 3-4 horas después de comenzada la antesis (alrededor de las 11 de la mañana) es posible observar a la flor con sus anteras dehiscentes y sus estigmas receptivos.

Las lodículas, mientras tanto, mantienen abierto al antecio durante este tiempo; hacia el mediodía, los estambres aún se hallan erectos, pues las células de los filamentos conservan su turgencia. Poco más tarde, cuando las anteras se hallan vacías de polen, los filamentos se tornan flácidos, y, alrededor de las 15 hs., se observa que los estambres se han vuelto péndulos.

Paulatinamente, el sistema hidráulico, que originó y mantuvo todo el proceso, se va agotando. Las lodículas comienzan a marchitarse y, en forma gradual, la lemma y la pálea vuelven a tomar la posición original que tenían; con ello, empiezan a ejercer una presión constante, a modo de tijera, sobre estilos y filamentos estaminales, pero tal acción no tiene efecto mientras la turgencia de las células es elevada. Al menguar los recursos hídricos de las lodículas, los bordes de lemma y pálea terminan

por producir la ablación mecánica de los filamentos estaminales primero y de los estilos luego (Fig. 2 N), lo cual sucede al atardecer. Usualmente, cuando esto ocurre, ya ha habido tiempo suficiente como para que se produzca la dehiscencia de las anteras por un lado, y la polinización del estigma por otro. Empero, la ablación de los estilos y filamentos se produce de cualquier manera, aún cuando el estigma no haya recibido polen durante el período de turgencia de las lodículas.

Puede decirse entonces, que las flores observadas son casmógamas, homógamas y autógamas, geitonógamas o alógamas.

Cuando la flor se halla receptiva (Fig. 10, ápice de C) es posible observar gran cantidad de granos de polen sobre la superficie de los pelos estigmáticos. Los gametófitos masculinos comienzan a germinar muy rápidamente y se advierten en diferentes estados, desde encerrados en la pared del micrósporo hasta con los tubos polínicos desarrollados.

El megagametófito, por su parte, en el momento de la fertilización, ha triplicado casi su tamaño, respecto del que detentaba en su estado 7-celular. Las antípodas ya han sufrido una división suplementaria, por lo que su número asciende a 6.

Cumplida la fertilización, zigota y célula endospermogénica comienzan a dividirse a un ritmo bastante acelerado, lo que hace posible distinguir, pocos días después, embriones en formación, con estadios similares a los representados en la primera inflorescencia parcial (Fig. 10 D). Allí, en la porción basal de los racimos, se encuentran proembriones en estado globular, mientras que, hacia el ápice, los embriones están casi maduros. Estos últimos, requerirán un período adicional de alrededor de 4 días para completar su desarrollo, al fin del cual se producirá la abscisión de las espiguillas con los cariopses maduros. Esto sucede alrededor del día N° 53 de comenzado el proceso.

Tal vez resulte de interés, también, precisar un poco más exactamente las fechas en las que acontecen algunos de los eventos antes mencionados. Así, puede decirse que la sinflorescencia esquematizada en la Fig. 10 obtuvo ese grado de desarrollo, el 28-II-1981. Su desenvolvimiento comenzó alrededor del 10-I-1981, cuando la planta tenía 4 hojas vegetativas (la 5ª hoja, que encubre a la inflorescencia, es la única representada en la figura).

El 16-II, se vio emerger de la vaina a la espiguilla distal de la primera inflorescencia parcial (marcada D); lo propio hicieron las espigui-

llas apicales de las subsiguientes, en la secuencia que sigue: 24-II, 5-III y 23-III. Todas las espiguillas lograron el estado de cariopse maduro, efectuándose sus abscisiones alrededor del 5-III, 15-III, 25-III y 13-IV, respectivamente. Una vez que se completó la maduración de los frutos la planta concluyó su vida, pero nuevos brotes laterales comenzaron a desarrollarse a mediados de febrero (en la axila de las hojas basales). Estos brotes, a su tiempo, repitieron el ciclo de vida de la planta madre.

Conviene destacar que *A. fissifolius* es perenne y de ciclo estival. En su hábitat natural, las poblaciones comenzaron a retoñar a fines de la primavera, de modo que a principios de enero, fue posible observar vigorosos ejemplares ya florecidos, con 1 ó 2 panojas exertas; a mediados del mismo mes, las espiguillas de la panoja principal ya contenían frutos casi maduros.

Ejemplares procedentes de diversas localidades se cultivaron en la terraza de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, en la ciudad de Córdoba; sobre uno de ellos se realizaron las mediciones aludidas anteriormente. Traídos en plena floración (I-1981), continuaron reproduciéndose vegetativa y sexualmente, con profusión, hasta fines de marzo, y más lentamente luego, para sólo mantenerse en estado vegetativo a partir del mes de mayo. A pesar de soportar días de intenso frío, y aunque no contaron con protección especial, los especímenes en cultivo no se helaron; comenzaron a crecer vegetativamente al ascender la temperatura media alrededor de 15° C.

Durante los meses en que se realizaron observaciones directas en la ciudad de Córdoba, la temperatura y precipitaciones registradas fueron las siguientes (datos meteorológicos tomados en la Estación Meteorológica del Aeropuerto de Pajas Blancas).

| AÑO 1981 | TEMPERATURA MEDIA MENSUAL (en °C, sin decimales) | PRECIPITACION (en mm, sin decimales) |
|------------|--|--|
| Enero | 21 | 231 |
| Febrero | 22 | 142 |
| Marzo | 21 | 98 |
| Abril | 18 | 171 |
| Mayo | 17 | 39 |
| Junio | 2 | 10 |
| Julio | 11 | 1 |
| Agosto | 15 | 6 |
| Septiembre | 14 | 2 |

DISCUSION

A. *Inflorescencia*. — La inflorescencia en *Poaceae* es un asunto difícil, al cual, en general, se lo ha considerado con un criterio demasiado pragmático, sin haber tratado de interpretar su morfología sobre la base de estructuras homólogas. Por otra parte, trabajos de conjunto como el de Troll (1964), no alcanzan a cubrir a las Gramíneas, con lo que la situación se agrava aún más.

Recientemente, Calderón y Soderstrom (1973) han realizado un esfuerzo —dentro del ámbito de las Bambusoideas— tendiente a subsanar parte de las deficiencias señaladas. Estos autores, al describir las inflorescencias de *Maclurolyra* y géneros afines, aplican, por primera vez en Gramíneas, la terminología general propuesta por Troll, ejemplo que sería muy deseable se extendiese a toda la familia. Con tal motivo, definen y traducen al inglés varios de los vocablos propuestos por el autor germano y que constituyen los pilares fundamentales para cualquier tipo de estudio de la inflorescencia que se desee realizar. Por las razones expuestas, en lo que sigue, se tratan de aplicar al análisis de las inflorescencias de *A. fissifolius* los conceptos sugeridos por Calderón y Soderstrom (*l. c.*). Según ellos, la inflorescencia encuadra en el grupo de las llamadas complejas (Troll, *l. c.*: 32), pues el eje principal, en vez de llevar flores solitarias (o espiguillas para el caso de las Poáceas), origina ramas laterales constituyendo inflorescencias parciales, las que, a su vez, se ramifican nuevamente. Se trata, entonces, de complejos formados por varios sistemas de ramificación combinados, a cuyo conjunto se aplica el término sinflorescencia, nombre que fue acuñado originalmente por Goebel (1931: 2) y adoptado tanto por Troll (*l. c.*) como por Parodi (1958: 15) en su clásico trabajo "Gramíneas Bonaerenses". Este vocablo, se aplica aquí en el sentido de Calderón y Soderstrom (*l. c.*: 17 y Fig. 11) cuando indican: "We feel that the term synflorescence should be used to designate the total series of inflorescences", es decir, el conjunto de inflorescencias desarrolladas a partir del eje principal de la planta. En *A. fissifolius* —como se vio anteriormente—, el conjunto se compone, por lo común, de 4 inflorescencias parciales. En otros casos más simples, la sinflorescencia se reduce a una sola inflorescencia parcial, como en el ejemplo considerado por Parodi (*l. c.*) cuando refiere la inflorescencia total a un racimo o espiga de espiguillas.

Si se intenta hacer un análisis tipológico de la inflorescencia, siguiendo tanto a Troll (*l. c.*)⁴ como a Weberling (1965), puede decirse que la sinflorescencia de *A. fissifolius* (Fig. 11) se compone de una "florescencia principal" y de 3 "coflorescencias". El eje que sostiene a la "florescencia principal" es el entrenudo basal de la misma; ambos, en conjunto, forman a la primera inflorescencia parcial. Las ramas laterales de órdenes sucesivos (originadas tanto del eje principal como de los ejes subsiguientes) que nacen por debajo de la "florescencia principal" se denominan "paracladios", y llevan, en su porción distal, a las "coflorescencias". Cada "paracladio" con su respectiva "coflorescencia" forman otras tantas inflorescencias parciales.

Tanto la "florescencia principal" como cada una de las "coflorescencias" están formadas por varias (2-5) "florescencias parciales", que equivalen a otros tantos racimos espiciformes. Por fin, estos últimos son los que sostienen a las espiguillas.

B. *Espiguilla*. — La organización que presentan las espiguillas de *A. fissifolius* es constante en todo el género y condice perfectamente con la señalada para la tribu *Paniceae* (Chase, 1911: 103; Pilger, 1940: 2; Hitchcock, 1951: 24; Parodi, 1958: 89; Bor, 1960: 271; Jacques-Félix, 1962: 231; Gould, 1968: 105; etc.). Sus características más relevantes son la ausencia de gluma inferior y la reducción del antecio basal a la lemma estéril. La posición abaxial de la gluma, es fundamental para separar a *Axonopus* de géneros afines.

C. *Flor*. — La organización floral coincide con la que es característica de *Paniceae* en particular y de *Poaceae* en general.

Según Arber (1934: 149) las lodículas equivalen a las piezas del ciclo interno de un perianto cuyo verticilo externo ha desaparecido. Las lodículas han sido objeto de estudios morfológicos y anatómicos en distintos grupos, lo que permitió establecer su importancia taxonómica. Así, 4 tipos básicos de lodículas han sido propuestos por Stebbins (1956) y Decker (1964), correspondiendo a las de *Axonopus* el tipo panicoide en ambas clasificaciones.

⁴ Los términos entre comillas han sido libremente traducidos al castellano; todos ellos aparecen, en la obra de Troll (*l. c.*), y han sido utilizados por Calderón y Soderstrom (*l. c.*), excepto "florescencia parcial" (partialfloreszenzen, Troll, *l. c.*: 148). Por otra parte, el significado que aquí se asigna a "florescencia" nada tiene que ver con el dado por Font Quer (1953: 486) cuando lo describe como sinónimo de antesis.

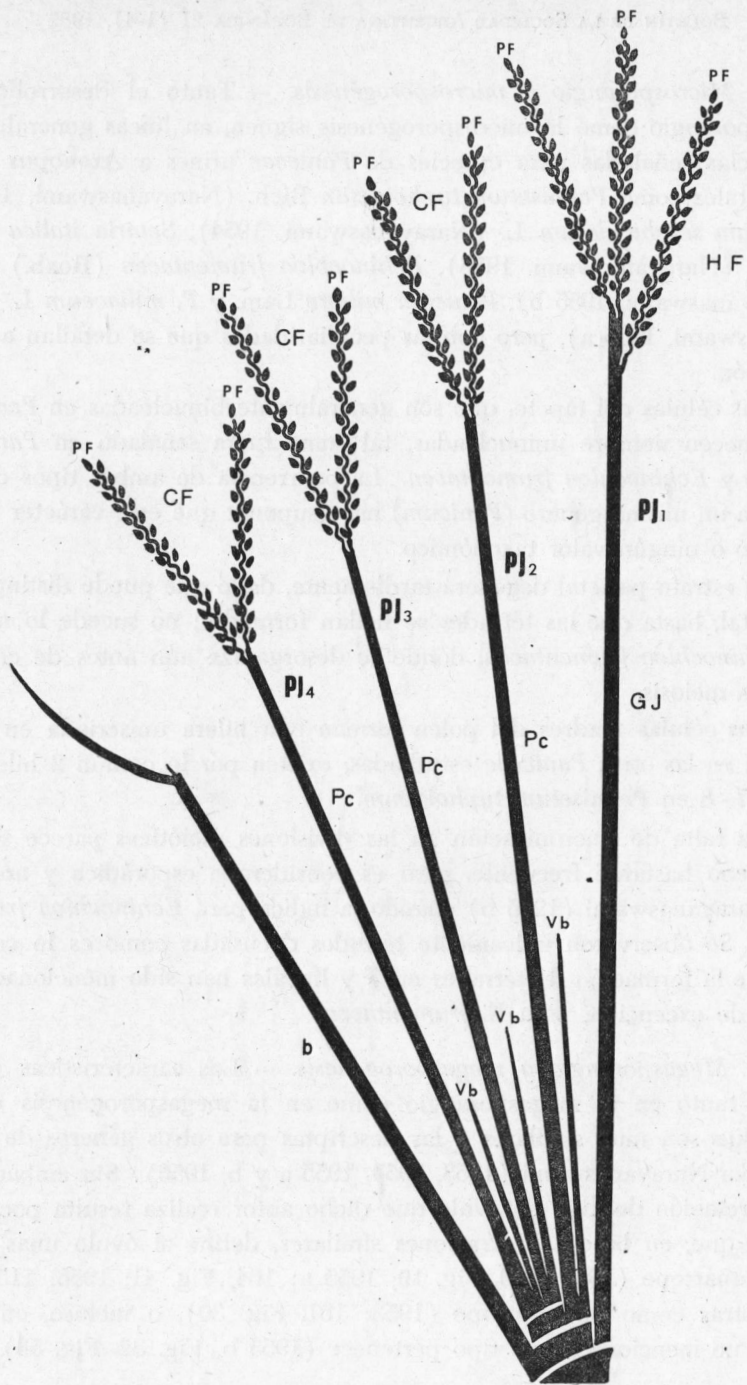
Asimismo cabe señalar que existe gran semejanza entre las lodículas de *Axonopus* y las de *Panicum* (Hsu, 1965).

Respecto al androceo, *Axonopus* no es más que otro caso en el que los estambres son extrorsos e introrsos según sea su posición en una misma flor, fenómeno bastante común en *Poaceae* (Anton y Astegiano, 1973).

El gineceo de las Gramíneas ha sido interpretado de diversas maneras según los autores, sobre todo en lo referido al número de sus carpelos. Así, Arber (1934: 152-154) y Chandra (1963: 258), basados en la vascularización del gineceo en varias especies, le asignan naturaleza tricarpelar, criterio compartido en parte por Barnard (1957: 17), quien sugiere que puede estar formado por 3 o posiblemente 4 carpelos. Esta teoría se opone a las conclusiones de Esau (1965: 574), y Aziz (1972: 381) entre otros; para estos autores el gineceo en *Poaceae* es una estructura unicarpelar, pues argumentan que, en estadios muy tempranos, el gineceo aparece como un primordio más o menos anular, donde no serían discernibles los 3 supuestos carpelos como unidades independientes.

En este trabajo, se adhiere a los lúcidos argumentos de Arber o sea que el gineceo de *Axonopus* es considerado tricarpelar, y se rechazan ideas contrarias que le asignan naturaleza unicarpelar. En efecto, por existir numerosos casos de soldadura congénita, no debería tomarse como una premisa absoluta el hecho de que, en estados tempranos de la ontogenia, las estructuras resultantes de soldaduras de otras deban presentarse como elementos primordiales separados. Por último, el desarrollo de los pelos estigmáticos observado en *Axonopus*, concuerda con las características propias de *Triticum aestivum* L. (Aziz, l. c.).

FIG. 11. — *A. fissifolius* (Anton et al. 40). Esquema diagramático de una sinflorescencia. La sinflorescencia se compone de 4 inflorescencias parciales (PJ₁, PJ₂, PJ₃ y PJ₄). El "entrenudo basal de la florescencia principal" (GJ) más la "floreescencia principal" (HF), que se halla formada por 3 "floreescencias parciales" (PF) constituyen la primera inflorescencia parcial. Los "paracladios" (Pc) rematan en sendas "collorescencias" (CF), cada una de las cuales está formada por 2 "floreescencias parciales" (PF); cada uno de estos conjuntos, constituyen las inflorescencias parciales PJ₂, PJ₃ y PJ₄. Vb: profilo; b: bráctea. Las abreviaturas usadas son las que aparecen en la obra de Troll (l. c.). Las dimensiones no se han calculado a escala y han sido variadas con el propósito de obtener una visión de conjunto de la sinflorescencia; se hace la salvedad de que, en la naturaleza, la secuencia en la maduración de las estructuras responde al diagrama de la Fig. 10. Mayores explicaciones en el texto.



D. *Microsporangio y microsporogénesis*. — Tanto el desarrollo del microsporangio como la microsporogénesis siguen, en líneas generales las secuencias señaladas para especies de *Panicaceae* afines a *Axonopus fissifolius*, tales como *Pennisetum typhoideum* Rich. (Narayanaswami, 1953), *Paspalum scrobiculatum* L. (Narayanaswami, 1954), *Setaria italica* (L.) Beauv. (Narayanaswami, 1956), *Echinochloa frumentacea* (Roxb.) Link (Narayanaswami, 1955 b), *Panicum miliare* Lam. y *P. miliaceum* L. (Narayanaswami, 1955 a), pero con las peculiaridades que se detallan a continuación.

Las células del tapete, que son generalmente binucleadas en *Poaceae*, permanecen siempre uninucleadas, tal como fuera señalado en *Panicum miliare* y *Echinochloa frumentacea*. La ocurrencia de ambos tipos de tapete en un mismo género (*Panicum*) hace suponer que este carácter reviste poco o ningún valor taxonómico.

El estrato parietal degenera tardíamente, dado que puede distinguirse como tal, hasta que las tétrades se hallan formadas; no sucede lo mismo en *Echinochloa frumentacea*, donde se desorganiza aún antes de comenzada la meiosis.

Las células madres del polen forman una hilera uniseriada en cada lóculo; en las otras *Panicaceae* estudiadas, existen por lo común 2 hileras o hasta 7-8 en *Pennisetum typhoideum*.

La falta de sincronización en las divisiones meióticas parece ser un fenómeno bastante frecuente, pero es considerada esporádica y anormal por Narayanaswami (1955 b) cuando la indica para *Echinochloa frumentacea*. Se observaron únicamente tétrades decusadas como es lo común, aunque la formación de tétrades en T y lineales han sido mencionadas, a título de excepción, para *E. frumentacea*.

E. *Megasporangio y megasporogénesis*. — Las características observadas tanto en el megasporangio como en la megasporogénesis de *A. fissifolius* son muy similares a las descritas para otros géneros de *Panicaceae* por Narayanaswami (1953, 1954, 1955 a y b, 1956). Sin embargo, la interpretación del tipo de óvulo que dicho autor realiza resulta poco clara, ya que, en base a ilustraciones similares, define al óvulo unas veces como anátropo (1954: 289, Fig. 10; 1955 a: 164, Fig. 41; 1956: 115, Fig. 17), otras como campilótropo (1953: 101, Fig. 30), o incluso, en otros casos, no menciona a qué tipo pertenece (1955 b, Fig. 32, Fig. 58).

Comentario aparte merece el trabajo sobre *Axonopus* de Gledhill (1967), sobre todo si se tiene en cuenta que varias de sus observaciones e interpretaciones no concuerdan con las que aquí se presentan. Respecto al óvulo, por ejemplo, puede decirse que las representaciones esquemáticas referidas a *A. compressus* (pág. 216, Fig. 1 F) y a *A. brevipedunculatus* (pág. 218, Fig. 2 A) deben ser consideradas como producto de un error de interpretación. En efecto, las observaciones aquí realizadas sobre una especie de este mismo género muestran que la micrópila está formada sólo por el tegumento interno, mientras que el externo permanece cubriendo solamente parte del óvulo. Por el contrario, en los esquemas de Gledhill es evidente que la micrópila estaría formada por ambos tegumentos, delimitando el externo un exostoma, que en verdad no existe. Conviene entonces destacar, que la organización del óvulo que aquí se ha detallado, puede considerarse prácticamente común a todas las Gramíneas. Dadas las dificultades que presenta la interpretación de la estructura ovular en su conjunto (debido al reducido espacio del lóculo por un lado, y al carácter meristemático de la mayor parte de las células carpelares y ovulares por otro), resulta comprensible la confusión en que ha caído el autor antes mencionado.

Además, tampoco existe en el óvulo de *Paniceae* un desarrollo del funículo que oriente la micrópila hacia la base del ovario, sino que ello se debe a causas diferentes, tal como se explicó más arriba. También existen desacuerdos en lo referido a la megasporogénesis, ya que Gledhill (pág. 217) encuentra para *A. compressus* que la diacinesis ocurre más o menos al mismo tiempo en las células madres del polen y en los megasporocitos, siendo el producto final de esta última una tétrade en T. En nuestro material, en cambio, la meiosis comienza antes en las anteras que en el óvulo y, al igual que en todas las *Paniceae* estudiadas hasta el presente, el megasporocito origina una tétrade lineal de megásporas; de éstas sólo es viable la calazal, adoptando las 3 restantes, en conjunto, una forma característica y fácilmente distinguible, debido a la intensidad con que se tiñen sus contenidos. Esta forma tan peculiar, también se refleja en las ilustraciones de Gledhill (Fig. 1 C y Fig. 2 C), pero la interpretación que de ellas se hace es muy diferente.

F. *Ontogenia del microgametófito*. — Todo el proceso descrito en la formación del microgametófito en *A. fissifolius* coincide con lo que aparece

publicado para otras *Panicaceae* (Narayanaswami, 1953, 1954, 1955 a y b, 1956). Asimismo, es conocida la presencia de granos de polen con núcleos supernumerarios, pero no se halló otro tipo de anormalidades como las señaladas para *Echinochloa frumentacea* (Narayanaswami, 1955 b: 162).

G. *Ontogenia del megagametófito*. — El tipo de desarrollo del megagametófito presente en *A. fissifolius* coincide con lo observado en otras *Panicaceae*, adoptando también sus células características similares. Quizás la única diferencia que merece señalarse sea la variación en el número de antípodas que se producen, y la cantidad de núcleos que cada antípoda posee. Esta característica parecería no tener implicancia alguna de tipo taxonómico, ya que aún en un mismo género se presentan variaciones, tales como las referidas por Narayanaswami (1955 a) para *Panicum miliare* (sólo 3 antípodas uninucleadas) y *P. miliaceum* (5-6 células, cada una con 1-4 núcleos). Las restantes especies de *Panicaceae* estudiadas ofrecen las siguientes variantes: *Setaria italica* desarrolla 10-12 pequeñas antípodas, 2-3-nucleadas, que degeneran antes de la fertilización; *Pennisetum typhoideum* contiene 5-10 antípodas 3-8-nucleadas; *Echinochloa frumentacea* mantiene el número original (o sea sólo 3), pero pueden dividirse o no sus núcleos hasta 3 por célula. En este último caso, las antípodas poseen un rico citoplasma que se mantiene como reservorio de nutrientes (Narayanaswami, 1953, 1955 B, 1956). Por fin, cabe señalar que Gledhill (1967: 217) registró hasta 12 antípodas en *Axonopus compressus*.

H. *Fertilización*. — Durante la fertilización, los procesos señalados para *A. fissifolius* siguen el curso común referido en otras *Panicaceae*, si bien en nuestro material, la fusión de los núcleos polares ha quedado diferida hasta después de la incorporación del gameto masculino, de modo que los 3 núcleos se fusionarán al mismo tiempo. En *Echinochloa frumentacea*, en cambio (Narayanaswami, 1955 b: 103), los núcleos pueden unirse antes de que ocurra la fertilización, o, en *Paspalum scrobiculatum*, el gameto masculino puede unirse tanto a uno de los núcleos polares como a los 2 núcleos fusionados (Narayanaswami, 1954: 291).

I. *Semilla*. a. Embrión. — El plan de desarrollo seguido por el embrión, concuerda con el que presentan las Gramíneas en general. La única

diferencia respecto a otras Paníceas (Narayanaswami, 1953, 1954, 1955 a y b, 1956), es que en *A. fissifolius* la célula *d*, que originará al suspensor, sufre una primera división vertical en vez de horizontal.

En cuanto a la interpretación del embrión maduro, existen innumerables trabajos donde este tema se ha desarrollado. De todas ellas, aquí se acepta la teoría de Cocucci y Astegiano (1978), quienes, basados en la ontogenia y la anatomía comparada de distintos tipos de hojas en *Poaceae*, consideran que el embrión de Gramíneas sigue el mismo plan de organización que tiene en otras Monocotiledóneas, y carece, por supuesto, de las estructuras novedosas que se ha pretendido asignarle. Según esta interpretación, en *Axonopus* el cotiledón está formado sólo por lámina y lígula (el escutelo y el coleóptilo respectivamente), ya que la vaina de la hoja embrionaria —el epiblasto— se ha reducido por completo, tal como sucede en las Paníceas.

b. Endosperma. — Todo el proceso de desarrollo del endosperma, es común al conocido para otras *Paniceae* (Narayanaswami 1953, 1954, 1955 a y b, 1956).

J. Fruto. — Dada la importancia económica y práctica del fruto de las *Poaceae*, ha aparecido gran cantidad de publicaciones referentes a distintos aspectos de dicho órgano. Un epitome bibliográfico sobre el tema fue ofrecido por Rost y Lersten (*l. c.*) quienes, además, discutieron varias de las interpretaciones existentes hasta entonces sobre algunas de las estructuras del cariopse. Del mencionado análisis bibliográfico, se desprende que *Axonopus* no ha sido aún objeto de estudios carpológicos; no sucede lo mismo, empero, con géneros afines, ya que diferentes aspectos sobre desarrollo y estructura de cariopse y embrión se han efectuado en *Echinochloa* (Narayanaswami, 1955 b), *Panicum* (Narayanaswami, 1955 a), *Paspalum* (Narayanaswami, 1954), *Pennisetum* (Narayanaswami, 1953) y *Setaria* (Narayanaswami, 1956; Rost, 1970, 1971 y 1972; Rost y Lersten, 1970). Comparado con dichos géneros, *Axonopus* presenta, como peculiaridad relevante, la extrema reducción del pericarpio, puesto que, en su composición, sólo se mantiene la que fuera epidermis externa del carpelo. En este sentido, se asemeja a *Echinochloa frumentacea* (Narayanaswami, 1955 b: 168), en cuyo cariopse maduro sólo las 2 epidermis del carpelo

persisten en el pericarpio; eso sí, las células de la epidermis interna no pueden distinguirse formando un estrato ya que se hallan comprimidas contra la epidermis externa.

La presencia de sólo una membrana como resto de la nucela, parecería ser casi una norma en las *Poaceae* estudiadas, y probablemente sea más común de lo que se cree, si se tiene en cuenta la recomendación de Narayanaswami (1955 b: 170) de considerar con cautela los casos donde se ha observado una epidermis nucelar que permanece como una capa definida, ya que podría tratarse de cariopses inmaturos, donde tales células se hallan en proceso de desorganización.

Finalmente, cabe señalar que la zona del hilo ha merecido especial atención por parte de varios anatomistas, y, como consecuencia, diversos nombres han sido propuestos para identificarla. Una evaluación de las distintas interpretaciones que se le han dado, es ofrecida por Rost y Lersten (1973: 54, 56), quienes sugieren que el término de "cojinete placentario" ("placental-pad") sea utilizado para la zona compuesta por varias hileras de células aplastadas del pericarpio, y que contiene a los remanentes del hacecillo vascular placentario. Con esta nueva denominación, se eliminarían términos preexistentes poco precisos, tales como orificio hilar, tejido de cierre ("closing tissue"), y región placentocalazal ("placental-chalazal region"). Como en el presente trabajo no se ha realizado el estudio anatómico detallado de la zona en cuestión a lo largo del desenvolvimiento del fruto, no se abre juicio, por el momento, sobre la diferente terminología mencionada.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

1. *Inflorescencia*. Se trata de inflorescencias complejas (sinflorescencias) donde, por lo común, se desarrollan 4 inflorescencias parciales de órdenes sucesivos. Las mismas se originan conforme a un patrón de ramificación cimoso (monocasio). Los racimos que forman a las inflorescencias parciales se producen siguiendo un plan racemoso. Por su parte, las espiguillas presentes en el racimo siguen un orden de maduración basípeto.

2. *Espiguillas*. Son solitarias, brevemente pediceladas, bifloras (el antecio inferior sólo representado por la lemma estéril); las forman, de

afuera hacia adentro, 4 brácteas: gluma, lemma estéril, lemma fértil y pálea fértil. Sólo existe la gluma superior (puesto que la inferior no se desarrolla) en posición abaxial; la flor es contenida por la lemma y pálea fértiles.

3. *Flor*. Con simetría bilateral; consta de 2 lodículas, androceo trímero y gineceo.

4. *Lodículas*. Carnosas, truncadas en el ápice, plegadas y plurinervadas. Durante la antesis aumentan espectacularmente su volumen, pero una vez ocurrida la fertilización se reducen a una membrana.

5. *Estambres*. Observadas en transcorte, las anteras presentan, según sea su posición en la flor, distinto tipo de dehiscencia (la frontal es latrorsa, las 2 laterales extrorsas).

6. *Gineceo*. Consta de un ovario dorsi-ventralmente comprimido y 2 estilos de emergencia antero-lateral terminados en estigmas plumosos. Los pelos estigmáticos son pluricelulares, finos y 4-seriados. Respecto al número de carpelos, carácter debatido en Gramíneas, el gineceo se considera tricarpelar.

7. *Microsporangio y microsporogénesis*. Pared de la antera originada siguiendo el patrón de las Monocotiledóneas, formada por epidermis, endotecio, estrato parietal y tapete (que siempre se mantiene uninucleado y es de tipo secretor) aunque normalmente existen 1 ó 2 hileras longitudinales donde la pared consta de sólo 3 capas. Meiosis (en células madres del polen) de tipo sucesivo, originando tétrades decusadas. Aparecen cuerpos de Ubisch sobre la pared tangencial interna del tapete cuando sus células se desorganizan. El grano de polen es monotremo, con un poro operculado, y se dispersa en mónades tricelulares.

8. *Ovulo y megasporogénesis*. Megasporangio único inserto en la pared posterior del ovario; cuando joven es sentado y aparentemente ortótropo. Al momento de formación de la tétrade, es hemítropo y posteriormente, debido a que durante el desarrollo experimenta una curvatura y torsión acompañadas por un crecimiento unilateral de la nucela, adquiere la fisonomía de un óvulo hemicampilótropo. Megásporas en tétrades lineales; sólo la calazal es viable.

9. *Microgametófito*. La micróspora experimenta 2 divisiones mitóticas sucesivas; en la primera, se forma una pequeña célula generativa que luego, por una segunda división, dará origen a 2 gametos masculinos. El núcleo vegetativo comienza a desorganizarse cuando el polen es dispersado.

10. *Megagametófito*. Tipo *Polygonum*, con aparato oosférico y antípodas muy desarrollados; las antípodas siempre se mantienen uninucleadas y como sufren una división durante el crecimiento del megagametófito, su número asciende a 6.

11. *Fertilización*. La entrada del tubo polínico tiene lugar a través de la micrópila y descarga en una de las sinérgidas; los núcleos polares, que se hallan en contacto, se fusionarán con uno de los gametos masculinos; el otro gameto alcanza la oosfera y la fertiliza originando la cigota.

12. *Embrión*. La cigota experimenta un período de reposo antes de comenzar a dividirse; la primera división acaece cuando el endosperma consta de unos 10 núcleos. El plan de desenvolvimiento seguido por el embrión concuerda con el de Gramíneas en general, es decir existe un estado globular donde más tarde aparecerá una muesca que demarca los futuros órganos. El crecimiento del embrión es muy rápido.

13. *Endosperma*. El núcleo endospermogénico resulta de la fusión de los 2 núcleos polares con el gameto masculino; como no existe fusión simultánea de los respectivos nucléolos, al comienzo cada núcleo hijo contiene 3 nucléolos. Las primeras divisiones son de tipo nuclear; la formación de paredes ocurre cuando el embrión es globular.

14. *Fruto*. Cariopse dorsi-ventralmente comprimido, con hilo oval sub-basal y escutelo que supera la hemialtura del fruto. En la pared del cariopse maduro sólo se reconoce la epidermis exterior del carpelo, pues tanto el parénquima y la epidermis del mismo, como los tegumentos del óvulo, han sufrido grandes modificaciones por la compresión que ejerce el intenso crecimiento del endosperma. Las células de este último se disponen muy apretadamente, sin dejar espacios intercelulares; la hilera perisférica corresponde a la capa de aleurona.

15. *Biología floral*. Las flores son casmógamas y homógamas; tales condiciones favorecen tanto la autogamia como la alogamia. El ciclo

que comprende la esporogénesis, la gametogénesis y la formación y maduración del fruto se desarrolla a lo largo de aproximadamente 48 días, ubicados entre los meses de diciembre y abril en el hemisferio sur.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el Laboratorio de Embriología Vegetal y en el Museo Botánico, ambos pertenecientes a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. Fue dirigido por el Prof. Dr. Alfredo E. Cocucci, a quien expreso mi sincero agradecimiento. Además, quiero recordar con gratitud la ayuda brindada por los Prof. Ing. Agrón. Armando T. Hunziker, Dra. Rosa Subils, Dr. Luis Ariza Espinar, Dra. Emil Di Fulvio y Dr. Luis Bernardello, quienes colaboraron en la discusión de diversos problemas.

BIBLIOGRAFIA

- ANTON, A. M. y M. ASTEGIANO. 1973. Notas sobre la morfología floral de Gramíneas. *Kurtziana* 7: 49-53, f. 1.
- ARBER, A. 1934. *The Gramineae: a study of cereal, bamboo and grass*. 1-480 y figs. The University Press. Cambridge. G. Britain.
- AZIZ, P. 1972. Histogenesis of the carpel in *Triticum aestivum* L. *Bot. Gaz.* (London) 133 (4): 376-386, f. 1-8.
- BARNARD, C. 1955. Histogenesis of the inflorescence and flower of *Triticum aestivum* L. *Austr. J. Bot.* 3 (1): 1-20, f. 1-8, pl. 1-4.
- . 1957. Floral histogenesis in the Monocotyledons I. The Gramineae. *Austr. J. Bot.* 5 (1): 1-20, f. 1-20, pl. 1-2.
- BONNETT, O. T. 1935. The development of the barley spike. *J. Agric. Res.* 51 (5): 451-457, pl. 1-2.
- . 1937. The development of the oat panicle. *J. Agric. Res.* 54 (12): 927-931, pl. 1-2.
- . 1938. Hood and supernumerary spike development in barley. *J. Agric. Res.* 57 (5): 371-377, pl. 1-2, f. 1.
- . 1940. Development of the staminate and pistillate inflorescences of sweet corn. *J. Agric. Res.* 60 (1): 25-37, pl. 1-6, f. 1.
- BRADLEY, M. V. 1948. A method for making aceto-carminé squashes permanent without removal of cover slip. *Stain Tech.* 23: 41-44.
- CALDERÓN, C. and T. R. SODERSTROM. 1973. Morphological and anatomical considerations of the grass Subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maclurolyra*. *Smithsonian Contrib. to Botany* 11: I-III, 1-55, f. 1-24. Washington.

- COCUCCI, A. E. y M. E. ASTEGIANO. 1978. Interpretación del embrión de las Poáceas. *Kurtziana* 11: 41-54, f. 1-2.
- COCUCCI, A. E. y T. E. DI FULVIO. 1969. Sobre la naturaleza nuclear de los cuerpos x. *Kurtziana* 5: 317-323, f. 1-6.
- COCUCCI, A. E. y A. T. HUNZIKER. 1976. *Los ciclos biológicos en el Reino Vegetal* 1-102, f. 1-45. Acad. Nac. Ci., Córdoba.
- CONN, H. J., DARROW, M. A. and V. M. EMMEL. 1960. *Staining procedures*. I-XII, 1-289. Baltimore.
- CONNOR, H. E. 1979. Breeding systems in the grasses: a survey. *New Zealand J. Bot.* 17: 547-574, f. 1.
- . 1981. Evolution of reproductive systems in the *Gramineae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 48-74.
- CHAO, C. Y. 1974. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Paspalum commersonii* and *P. longifolium* at two polyploid levels. *Bot. Not.* 127: 267-275, f. 1.5.
- . 1979. Histochemical study of a PAS substance in the ovules of *Paspalum orbiculare* and *P. longifolium*. *Phytomorphology* 29 (3-4): 381-387, f. 1-18.
- CHANDRA, N. 1962. Morphological studies in the *Gramineae* II. Vascular anatomy of the spikelet in the *Paniceae*. *Proc. Indian Acad. Sci.* 56 B: 217-231, f. 1-52.
- . 1963. Morphological studies in the *Gramineae* III. On the nature of the gynoeceium in the *Gramineae* *J. Indian Bot. Soc.* 42 (2): 252-269, f. 1-8.
- DAVIS, G. L. 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*, I-VIII. 1-528. J. Wiley and Sons. New York, London, Sydney.
- DECKER, H. F. 1964. An anatomic-systematic study of the classical Tribe *Festuceae* (*Gramineae*). *Amer. J. Bot.* 51 (4): 453-463.
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1980. Coloración con "Violeta de Cresyl". *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 273-276.
- ESAU, K. 1959. *Anatomía Vegetal*. Trad. J. Eons Rosell. 1-729. Ed. Omega. Barcelona.
- . 1965. *Plant Anatomy*. I-XX. 1-767. John Wiley & Sons. U.S.A.
- . 1977. *Anatomy of seed plants*. 2nd ed. I-XX. 1-550 y figs. John Wiley & Sons. U.S.A.
- EVANS, M. W. and F. O. GROVER. 1940. Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses. *J. Agric. Res.* 60 (7): 481-520, f. 1-21.
- FONT QUER, P. 1953. *Diccionario de Botánica*. I-XXXIX, 1-1244. Ed. Labor. Barcelona.
- GLEDHILL, D. 1967. Embryo sac formation in African *Axonopus* species. *Phytomorphology* 17 (1-4): 214-223, f. 1-3.
- GOEBEL, K. 1931. *Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien Infloreszenzen)*. Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena. Obra no vista; cita tomada de TROLL (1964) y PARODI (1958).
- HITCHCOCK, A. S. 1935. *Manual of the grasses of the United States*. U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 200: 1-1040, f. 1.1696.

- Hsu, Chien-Chang. 1965. The classification of *Panicum* (*Gramineae*) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style base and lemma. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, Sect. 3 (Botany) 9 (3): 43-150.
- Hu, Shi-Yi *et al.* 1981. Ultrastructure of male gametophyte in wheat II. Formation and development of sperms cells. *Acta Bot. Sinica* 23 (2): 90-95, pl. I-V.
- JACQUES-FÉLIX, H. 1962. *Les Graminées (Poaceae) d'Afrique Tropicale*. I-XII, 1-345, f. 1-254. Paris.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. 1st ed. I-XI. 1-523, f. 1-106. Mc Graw Hill Book Co. New York.
- . 1950. *Plant embryology. Embryogeny of the Spermatophyta*. I-XVIII, 1-305. f. 1-79. Waltham.
- KIESSELBACH, T. A. and E. R. WALKER. 1953. Structure of certain specialized tissues in the kernel of corn. *Amer. J. Bot.* 39 (8): 561-569, f. 1-21.
- MAHESHWARI, P. 1950. *An introduction to the Embryology of Angiosperms*. I-X, 1-453, f. 1-216. Mc Graw Hill Book Co. U. S. A.
- MUNIYAMMA, M. 1978. Variations in microsporogenesis and the development of the embryo sacs in *Echinochloa stagnina* (RETZ.) P. BEAUV. (*Gramineae*) *Bot. Gaz.* (London) 139 (1): 87-94, f. 1-34.
- NARAYANASWAMI, S. 1953. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets I. *Pennisetum typhoideum* RICH. *Phytomorphology* 3 (1.2): 98-112, f. 1-74.
- . 1954. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets III. *Paspalum scrobiculatum* L. *Bull. Torrey Bot. Club* 81 (4): 288-299, f. 1-39.
- . 1955a. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets III. *Panicum miliare* LAMK. and *P. miliaceum* LINN. *Lloydia* 18 (2): 61-73, f. 1-58.
- . 1955b. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets IV. *Echinochloa frumentacea* LINK. *Phytomorphology* 5 (2-3): 161-170, f. 1-65.
- . 1956. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets VI. *Setaria italica*. *Bot. Gaz.* (London) 118 (2): 112-122, f. 1-52.
- PARODI, L. R. 1958. *Gramineas Bonaerenses* 5^a ed. 1-142, f. 1-86. Acme Agency. Buenos Aires.
- PI, P. H. and C. CHAO. 1974. Microsporogenesis in *Paspalum longifolium* and *P. commersonii* on two different polyploid levels. *Cytologia* 39: 453-465.
- ROST, T. L. 1970. Fine structure of the aleurone layer in yellow foxtail grass (*Setaria lutescens*). *Amer. J. Bot.* 57 (6, part 2): 738 (abstract).
- . 1971. Fine structure of endosperm protein bodies in *Setaria lutescens* (*Gramineae*). *Protoplasma* 73: 475-479.
- . 1972. The ultrastructure and physiology of protein bodies and lipids from hydrated dormant and nondormant embryos of *Setaria lutescens* (*Gramineae*). *Amer. J. Bot.* 59 (6): 607-616, f. 1-17.
- . 1973. The anatomy of the caryopsis coat in mature caryopsis of the yellow foxtail grass (*Setaria lutescens*). *Bot. Gaz.* (London) 134 (1): 32-39, f. 1-11.
- and N. R. LERSTEN. 1970. Transfer aleurone cells in *Setaria lutescens* (*Gramineae*). *Protoplasma* 71: 403-408.

- . 1973. A synopsis and selected bibliography of grass caryopsis anatomy and fine structure. *Iowa State J. Res.* 48 (1): 47-87, f. 1-7.
- ROTH, I. 1977. *Fruits of Angiosperms. Handbuch der Pflanzenanatomie*, Spezieller Teil, Band X, Teil 1. I-XVI, 1-675, f. 1-232. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- RUSSELL, S. D. 1979. Fine structure of megagametophyte development in *Zea mays*. *Canad. J. Bot.* 57 (10): 1093-1110, f. 1-31.
- SCHNARF, K. 1931. *Gramineae*, en *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*: 266-269, f. 72-73. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- STEBBINS, G. L. 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family. *Amer. J. Bot.* 43 (10): 890-905.
- TROLL, W. 1964. *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Vol. 1, I-XVI, 1-615. Gustav Fisher. Jena.
- WEBERLING, F. 1965. Typology of the inflorescence. *J. Linn. Soc.* 59: 215-221, f. 1-3.
- YOUNGNER, V. B. and C. M. Mc KELL (ed.). 1972. *The biology and utilization of grasses*. I-XX, 1-426, figs. Academic Press. New York.