

ESTUDIOS SOBRE LA VARIACIÓN ESTRUCTURAL DE LAS ESPIGUILLAS EN GÉNEROS DE LA TRIBU PANICEAE (POACEAE)

ANA M. CIALDELLA¹ & ANDREA S. VEGA²

Instituto de Botánica Darwinion, Labardén 200, casilla de correo 22, (1642) San Isidro, Argentina

ABSTRACT: Cialdella, A. M. & Vega, A. S. 1996. Studies on structural variations of spikelets in several genera of the tribe Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* 34: 173-182.

The present treatment deals with different structural variations of the spikelets in the following genera of the tribe Paniceae (Poaceae): *Anthaenantiopsis* Mez ex Pilg., *Axonopus* P. Beauv., *Digitaria* Haller, *Lasiacis* (Griseb.) Hitchc., *Panicum* L., *Paspalum* L., *Reimarochloa* Hitchc. and *Urochloa* P. Beauv. This tribe shows a reductive tendency in the development of the spikelets, mainly in morphological and reproductive characters, with regards to the number of flowers and bracts of the spikelets (glumes, lemmas and paleas) and "sexuality" of the flowers. Typical biflowered spikelets is the most common pattern among the studied genera; three-flowered spikelets are always present in *Panicum quadriglume* (Döll) Hitchc. and *Lasiacis anomala* Hitchc., being occasional in *Anthaenantiopsis fiebrigii* Parodi, *A. perforata* (Nees) Parodi var. *perforata*, *Panicum crateriferum* Sohns and *P. grumosum* Nees. Extension of the rachilla above the upper anthoecium is common in biflowered spikelets of *Lasiacis* and *Urochloa*, being exceptional in *Panicum* and *Anthaenantiopsis*. This study also concludes that there is variation in the "sexuality" of the flowers in the spikelets: the lower flower may be perfect, staminate or neutral, while the upper one is always perfect in the biflowered ones. In the three-flowered spikelets, the lower flower may be staminate or neutral, the medium one perfect, staminate or neutral, while the upper flower is always perfect. The occurrence of the extension of the rachilla is considered as a possible vestigial character, which represents the transition from many-flowered to few-flowered spikelets.

INTRODUCCIÓN

Las Paníceas, por lo general, se caracterizan por poseer espiguillas bifloras, acrótonas, sin extensión de la raquilla por encima del antecio superior, con las glumas y lema inferior membranáceas y la lema y pálea superiores variando de membranáceas a crustáceas; normalmente la flor inferior es estaminada o neutra y la superior es perfecta (Rosengurt et al., 1970; Clayton & Renvoize, 1986; Rúgolo de Agrasar et al., 1993).

El análisis de las espiguillas en diversos géneros de la tribu, ha permitido observar variaciones respecto al plan básico previamente descrito en cuanto a: número de flores que componen las espiguillas, presencia o ausencia de extensión de la

raquilla, "sexualidad" de las flores y número y consistencia de las brácteas (glumas y glumelas).

En la bibliografía existente sobre la tribu Paniceae, distintos autores ya han realizado aportes acerca de la variación estructural de las espiguillas (Palacios, 1968; Rosengurt et al., 1970; Clayton & Renvoize, 1986; Zuloaga & Morrone, 1991 y Morrone et al., 1993, entre otros).

El objetivo de este trabajo es contribuir al análisis e interpretación de dicha variación en diversos géneros de la tribu. Para ello, se estudiaron comparativamente espiguillas de especies de *Anthaenantiopsis* Mez ex Pilg., *Axonopus* P. Beauv., *Digitaria* Haller, *Lasiacis* (Griseb.) Hitchc., *Panicum* L., *Paspalum* L., *Reimarochloa* Hitchc. y *Urochloa* P. Beauv. Se interpreta la presencia o ausencia de extensión de la raquilla; se discute la existencia de espiguillas trifloras en *Lasiacis anomala* Hitchc. y en especies de *Panicum* como *P. quadriglume* (Döll) Hitchc., *P. grumosum* Nees y *P. craterife-*

¹ Miembro de la Carrera del Investigador Científico y Tecnológico del CONICET.

² Becaria de Perfeccionamiento del CONICET.

rum Sohns, como así también en especies de *Anthaenantiopsis*. Se describe la variación hallada en la "sexualidad" de las flores en espiguillas bifloras y trifloras y en la consistencia de las brácteas. También se analiza la presencia de espiguillas bifloras con ambas flores perfectas en *Panicum irregulare* Swallen, al igual que en el género *Isachne* R. Br. (Isachneae).

Para la descripción de la "sexualidad" de las flores se adopta la terminología propuesta por Cocucci (1980).

Material de herbario examinado

Anthaenantiopsis fiebrigii Parodi: ARGENTINA. Prov. Jujuy, Cabrera et al. 32666 (SI).

Anthaenantiopsis perforata (Nees) Parodi var. *camporum* Morrone, Filgueiras & Zuloaga: BOLIVIA. Dpto. Santa Cruz, Killeen 2780 (SI). BRASIL. Estado Mato Grosso, Chase 11980 (US); Chase 11943 (US).

Anthaenantiopsis perforata (Nees) Parodi var. *perforata*: BRASIL. Estado Goiás, Irwin & Soderstrom 6988 (SI, US); Mato Grosso do Sul, Chase 10919 (US). PARAGUAY. Dpto. Amambay, Rojas 6540 (BAA); Hassler 12092 (US).

Anthaenantiopsis rojasiana Parodi: ARGENTINA. Prov. Corrientes, Burkart 19628 (SI); Zuloaga et al. 3109 (SI).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv.: ARGENTINA. Prov. Misiones, Montes 15339 (SI). Prov. Entre Ríos, Burkart & Bacigalupo 21024 (SI). Prov. Buenos Aires, Burkart 3718 (SI).

Digitaria ciliaris (Retz.) Koeler: ARGENTINA. Prov. Misiones, Montes 611 (SI). Prov. Chaco, Melgarejo s.n. (SI). Prov. Corrientes, Ahumada 2983 (SI).

Isachne arundinacea (Sw.) Griseb.: HONDURAS. Evans 1511 (SI). NICARAGUA. Rivas, Robleto 1489 (SI). COSTA RICA. Prov. Cartago, Grayum & Jacobs 3804 (SI). Prov. Puntarenas, Davidse et al. 25654 (SI). Prov. San José, Davidse et al. 23240 (SI). PANAMA. Prov. Chiriquí, Stein et al. 1208 (SI). BOLIVIA. Dpto. La Paz, Solomon & Nee 12643 (SI).

Isachne ligulata Swallen: COLOMBIA. Dpto. Antioquia, Barkley & Gutiérrez 1484 (SI).

Isachne rigens (Sw.) Trin.: COLOMBIA. Dpto. Antioquia, Barkley & Gutiérrez 1490 (SI).

Lasiacis anomala Hitchc.: VENEZUELA. Estado Guárico, Burkart 17357 (SI)

Lasiacis divaricata (L.) Hitchc. var. *divaricata*: ANTILLAS MENORES. Isla Grenada, Broadway s.n. (SI). BELICE. Distrito Cayo, Lundell 6145 (SI).

Lasiacis divaricata (L.) Hitchc. var. *austroramericana* Davidse: ARGENTINA. Prov. Misiones, Zuloaga et al. 737 (SI); Zuloaga 706 (SI).

Lasiacis harrisii Nash: JAMAICA. Harris 11487 (SI).

Lasiacis ligulata Hitchc. & Chase: BRASIL. Estado Paraná, Dusén 11487 (SI).

Lasiacis nigra Davidse: MEXICO. Estado Veracruz, Hitchcock 6393 (SI).

Lasiacis oaxacensis (Steud.) Hitchc.: PANAMA. Prov. Panamá, Stein 1376 (SI).

Lasiacis ruscifolia (H.B.K.) Hitchc.: HONDURAS. Dpto. Francisco Morazán, Andino 73 (SI).

Lasiacis sorghoidea (Desv.) Hitchc. & Chase: ARGENTINA. Prov. Misiones, Rodríguez 258 (SI).

Lasiacis standleyi Hitchc.: COSTA RICA. Prov. Guanacaste, Davidse et al. 23459 (SI).

Panicum crateriferum Sohns: MEXICO. Estado Guerrero, Moore 5148 (US).

Panicum grumosum Nees: ARGENTINA. Prov. Entre Ríos, sin coleccionista, (SI 26264). Prov. Buenos Aires, (12522 SI); Boelcke 5104 (SI).

Panicum irregulare Swallen: COSTA RICA. Prov. San José, Skutch 4115 (US).

Panicum quadriglume (Döll) Hitchc.: BOLIVIA. Dpto. Santa Cruz, Killeen 1770 (SI); Killeen 2397 (SI).

Paspalum candidum Kunth: PERU. Dpto. Huanavelica, Tovar 5345 (SI). Junín, Croat 57695 (SI). Dpto. Puno, Ferreyra 16635 (SI).

Paspalum gardnerianum Nees: BRASIL. Distrito Federal, Clayton 4867 (SI). PARAGUAY. Hassler 11904 (SI).

Paspalum malacophyllum Trin.: ARGENTINA. Prov. Córdoba, Giardelli 931 (SI); Nicora 2406 (SI).

Paspalum notatum Flüggé: ARGENTINA. Prov. Córdoba, Castellanos 452 (SI); Burkart 13895 (SI). Prov. Tucumán, Venturi 32 (SI).

Paspalum pulchellum Kunth: CUBA. Prov. Pinar del Río, Ekman 984 (SI).

Paspalum soukupii Carbonó: PERU. Dpto. Lima, Soukup 5282 (US); Hutchinson & Ricardi 4997 (MO, US).

Reimarochloa acuta (Flüggé) Hitchc.:). BOLIVIA. Dpto. Santa Cruz, Bruderreck 72 (SI). Dpto. El Beni, Beck 15079 (SI). ARGENTINA. Prov. Misiones, Burkart 14547 (SI).

Urochloa acuminata (Renvoize) Morrone & Zuloaga: BRASIL. Estado Bahia, Zuloaga et al. 4843 (SI); Zuloaga et al. 4792 (SI); Zuloaga et al. 4766 (SI).

OBSERVACIONES

En la tribu Paniceae existe una tendencia reductiva en el desarrollo de las espiguillas, que se manifiesta principalmente en los siguientes caracteres morfológicos y reproductivos: a.- Número de brácteas (glumas y glumelas) y de flores que componen las espiguillas y b.- "Sexualidad" de las flores. A continuación, se presenta la variación en-

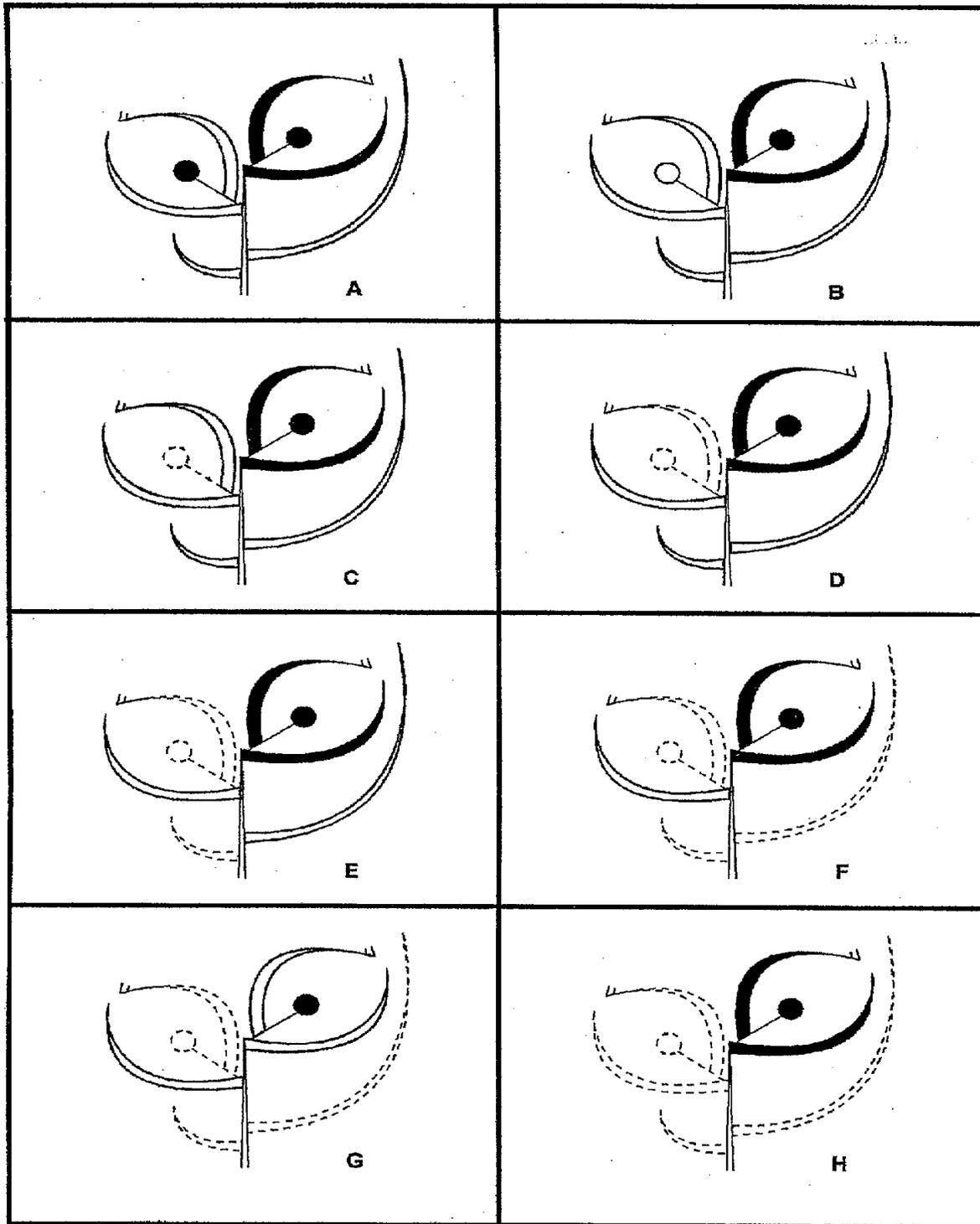


Fig. 1.- Estructura de las espiguillas bifloras. A, *Panicum irregulare* Swallen; B, *Anthaenantiopsis perforata* (Nees) Parodi var. *camporum* Morrone, Filgueiras & Zuloaga, *Lasiacis sorghoidea* (Desv.) Hitchc. & Chase y *Panicum sabulorum* Lam.; C, *Anthaenantiopsis rojasiana* Parodi; D, *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler; E, *Paspalum notatum* Flügge y *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.; F, *Paspalum gardnerianum* Nees, *Paspalum malacophyllum* Trin., *Paspalum pulchellum* Kunth y *Paspalum candidum* Kunth; G, *Reimarochloa acuta* (Flügge) Hitchc.; H, *Paspalum soukupii* Carbonó. Referencias: ■ : brácteas de consistencia crustácea o cartilaginosa; □ : brácteas de consistencia membranácea; [---] : brácteas ausentes; ● : flor perfecta; ○ : flor estaminada; ○ : flor neutra.

contrada en dichos caracteres para los taxa analizados:

a.- Número de brácteas (glumas y glumelas) y de flores que componen las espiguillas

Se han observado espiguillas bifloras, características de las Paniceae, en ejemplares de los géneros *Anthaenantiopsis*, *Axonopus*, *Digitaria*, *Lasiacis* (excepto *L. anomala*), *Panicum* (excepto *P. quadriglume*), *Paspalum*, *Reimarochloa* (Fig. 1, A-G) y *Urochloa* (Fig. 3, B).

Asimismo, se han encontrado espiguillas trifloras en *Panicum quadriglume* y *Lasiacis anomala* (Fig. 2, A, B), mientras que en *Anthaenantiopsis fiebrigii*, *A. perforata* var. *perforata*, *Panicum crateriferum* (Fig. 2, C, D) y *P. grumosum* (Fig. 2, E) este carácter es excepcional. En dichas especies se ha observado variación en el número y en la consistencia de las brácteas. Específicamente, las glumas se encuentran siempre presentes y son de consistencia membranacea, siendo la gluma inferior 1/3-2/3 del largo de la espiguilla y la gluma superior tan larga como aquélla. En cuanto a las glumelas del antecio inferior, la lema siempre está presente, es tan larga como la espiguilla y tiene consistencia membranacea; la pálea es hialina y puede estar presente (*A. fiebrigii* y *P. grumosum*), o bien ausente (*L. anomala*, *P. crateriferum* y *P. quadriglume*). En el antecio medio, ambas glumelas están siempre presentes y son membranaceas, a excepción de *A. fiebrigii* donde son crustáceas. Finalmente en el antecio superior, las glumelas son siempre crustáceas, siendo membranaceas en *P. grumosum*.

Por otra parte, se observó extensión de la raquilla por encima del antecio superior, en la mayoría de las espiguillas bifloras de los siguientes taxa: *Lasiacis ruscifolia*, *L. nigra*, *L. standleyi*, *L. divaricata* var. *divaricata*, *L. divaricata* var. *austroamericana*, *L. oaxacensis*, *L. harrisii*, *L. ligulata* y *Urochloa acuminata* (Fig. 3, B). La mencionada prolongación también ha sido hallada, aunque con menos frecuencia, en espiguillas bifloras de: *Panicum grumosum*, *Anthaenantiopsis fiebrigii* y *A. perforata* var. *perforata*. Específicamente, *A. perforata* ilustra la gradación existente desde espiguillas bifloras características (*A. perforata* var. *camporum*, fig. 1, B; fig. 3, C), con un breve mucrón, con una prolongación 1/3 a tan larga como el antecio superior, hasta espiguillas trifloras (*A. perforata* var. *perforata*, fig. 3, D-E).

Al igual que las espiguillas trifloras, las espiguillas bifloras con y sin extensión de la raquilla presentan variación en el número y consistencia de las brácteas. En particular, las glumas son membranaceas y están presentes en la mayoría de las especies estudiadas, siendo la gluma inferior 1/4-1/3 del largo de la espiguilla y la superior tan larga como ésta; en *Anthaenantiopsis fiebrigii* (Fig. 2, C) y en *Digitaria ciliaris* (Fig. 1, D) la gluma inferior llega a ser escuamiforme, mientras que en *Axonopus compressus* y *Paspalum notatum* dicha gluma está ausente. Algunas especies de *Paspalum* (*P. candidum*, *P. gardnerianum*, *P. malacophyllum* y *P. pulchellum*, fig. 1, F) y *Reimarochloa acuta* carecen de glumas. Con respecto a las glumelas del antecio inferior, la lema está siempre presente y es membranacea, mientras que la pálea es hialina y puede estar presente, o bien ausente en las siguientes especies: *Axonopus compressus*, *Paspalum candidum*, *P. gardnerianum*, *P. malacophyllum*, *P. pulchellum*, *Reimarochloa acuta* y *Digitaria ciliaris* (pálea cuando presente, reducida, según Rúgolo de Agrasar, 1994). Un caso extremo se encontró en *Paspalum soukupii* donde las espiguillas carecen de glumas y de glumelas inferiores (Fig. 1, H).

Por otra parte, las glumelas del antecio superior son generalmente crustáceas a cartilaginosas, protegiendo la flor y fundamentalmente la formación de la cariopsis. En *Panicum grumosum* y en *Reimarochloa*, sin embargo, el antecio superior es membranaceo.

b.- "Sexualidad" de las flores

El análisis de las espiguillas en las especies estudiadas demuestra que existe variación en la "sexualidad" de las flores. En las espiguillas bifloras la flor inferior puede ser perfecta, estaminada o neutra, mientras que la superior es siempre perfecta. En las espiguillas trifloras, la flor inferior puede ser estaminada o neutra, la flor media perfecta, estaminada o neutra y la superior es siempre perfecta. Dicha variación se señala en el cuadro I.

Cabe destacar la similitud existente entre la estructura de las espiguillas en el género *Isachne* (Fig. 3, A) y en *Panicum irregulare* (Fig. 1, A), dado que en ambos casos las espiguillas son bifloras con las 2 flores perfectas. Sin embargo, existen ciertas diferencias: teniendo en cuenta la consistencia de las glumelas del antecio inferior, en *Isachne* son crustáceas, mientras que en *P. irregu-*

Cuadro I: Variación en la "sexualidad" de las flores

<i>Tipos de espiguillas</i>	<i>Sexualidad de la flor inferior</i>	<i>Sexualidad de la flor media</i>	<i>Sexualidad de la flor superior</i>	<i>Taxa analizados</i>
Bifloras	perfecta	-	perfecta	<i>Panicum irregulare</i> (Fig. 1, A) <i>Panicum sabulorum</i> * (1)
	estaminada	-	perfecta	<i>Anthaenantiopsis fiebrigii</i> (Fig. 2, C), <i>A. perforata</i> var. <i>camporum</i> (Fig. 1, B), <i>A. perforata</i> var. <i>perforata</i> <i>Lasiacis divaricata</i> var. <i>divaricata</i> y var. <i>austroamericana</i> , <i>L. harrisii</i> , <i>L. ligulata</i> , <i>L. nigra</i> , <i>L. oaxacensis</i> , <i>L. ruscifolia</i> , <i>L. sorghoidea</i> , <i>L. standleyi</i> ** (Fig. 2, C y 3, B) <i>Panicum crateriferum</i> (Fig. 2, D) <i>Panicum grumosum</i> (Fig. 2, E) <i>Panicum sabulorum</i> (Fig. 1, B) <i>Urochloa acuminata</i> (Fig. 3, B)
	neutra	-	perfecta	<i>Anthaenantiopsis rojasiana</i> *** <i>Axonopus compressus</i> (Fig. 1, E) <i>Digitaria ciliaris</i> (Fig. 1, D) <i>Paspalum candidum</i> , <i>P. gardnerianum</i> , <i>P. malacophyllum</i> y <i>P. pulchellum</i> (Fig. 1, F) <i>Paspalum notatum</i> (Fig. 1, E) <i>Paspalum soukupii</i> (Fig. 1, H) <i>Reimarochloa acuta</i> (Fig. 1, G)
Trifloras	estaminada	perfecta	perfecta	<i>Anthaenantiopsis perforata</i> var. <i>perforata</i> * (2), <i>A. fiebrigii</i> * (Fig. 2, C)
	neutra	estaminada	perfecta	<i>Lasiacis anomala</i> * (Fig. 2, B) <i>Panicum crateriferum</i> * (Fig. 2, D), <i>P. grumosum</i> * (Fig. 2, E)
	neutra	neutra	perfecta	<i>Panicum quadriglume</i> (Fig. 2, A) <i>Lasiacis anomala</i>

*: excepcionalmente en esta especie.

**: flor inferior a veces neutra.

***: flor inferior a veces estaminada.

(1): según Palacios (1968).

(2): según Morrone et al. (1993).

lare son membranáceas; en cuanto a la extensión de la raquilla, sólo se halla presente en *Isachne*.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Diversos autores coinciden en la teoría de que tanto en las espiguillas como en las flores de Poaceae existe una tendencia a la reducción. De acuerdo con ella, se consideran a las espiguillas plurifloras como primitivas y a las paucifloras como derivadas (Goebel, 1931; Parodi, 1958; Connor, 1981 y Stebbins, 1982; Gould & Shaw, 1983, entre otros). Asimismo, dicha tendencia se manifiesta en la reducción del número de piezas de las flores (Connor, 1981; Cocucci & Anton, 1988), corroborando el principio general de economía en la evolución de la flor (Wernham, 1913; Takhtajan, 1991).

La tendencia reductiva en el número de flores de la espiguilla se confirmaría en este trabajo mediante las observaciones realizadas. En la tribu Paniceae, la espiguilla tipo es biflora, en general sin extensión de la raquilla por encima del antecio superior (Clayton & Renvoize, 1986; Vegetti, 1991 y Rúgolo de Agrasar et al., 1993, entre otros). Sin embargo, los últimos autores consideran que la inflorescencia es politélica, debido a la presencia de la pálea superior, que define la condición lateral de la respectiva flor. En el presente estudio se han encontrado diferentes taxa donde las espiguillas poseen además extensión de la raquilla, confirmando la posición lateral del antecio superior y el carácter politélico de las inflorescencias.

La presencia de extensión de la raquilla ha sido señalada previamente en distintos géneros de Paniceae: Davidse (1978) cita esta estructura en *Lasiacis grisebachii* y *L. ruscifolia*; Zuloaga & Soderstrom (1985) mencionan la prolongación de un breve mucrón de ápice agudo en *Brachiaria tatarica* (= *Urochloa acuminata*); Clayton & Renvoize (1986) señalan su presencia en *Alloteropsis* J. Presl, *Brachiaria* Griseb., *Lasiacis* y *Panicum*, mientras que Nicora y Rúgolo de Agrasar (1987) ilustran la extensión de la raquilla en *Anthaenantiopsis fiebrigii*. Zuloaga & Morrone (1991), observan la raquilla prolongada por encima del antecio superior en algunas espiguillas de *Panicum heliophilum* Chase ex Zuloaga & Morrone, mientras que Morrone et al. (1993) citan dicha extensión para espiguillas trifloras de *Anthaenantiopsis perforata*

var. *perforata*. En este trabajo se considera que la presencia de extensión de la raquilla en espiguillas bifloras y trifloras constituiría un carácter vestigial que evidencia el pasaje de espiguillas plurifloras a paucifloras, lo cual refuerza lo afirmado por Goebel (1931).

La mayoría de las especies del género *Lasiacis* poseen espiguillas bifloras, características de la tribu; sin embargo, algunos autores mencionan la presencia ocasional de una segunda lema estéril (Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987; Morrone y Zuloaga, 1994).

Clayton & Renvoize (1986), refiriéndose a la existencia de una segunda lema estéril en *Lasiacis anomala* y en *Panicum quadriglume*, la interpretan como una indicación de "mutabilidad genética residual" en las espiguillas de las Panicoideas. Para *Lasiacis anomala* específicamente, Davidse (1978) sugiere que la segunda lema estéril podría ser el resultado de una diferencia en más de un gen. Por otra parte, Henrard (1941) considera a *Panicum quadriglume* como una especie probablemente teratológica dentro del género, mientras que Palacios (1968) prefiere referirse a ésta como una especie normal, con la particularidad de una segunda lema estéril, ya que en todo el material examinado no observó variación en la estructura de las espiguillas. En el presente trabajo se considera que, como una primera aproximación en el estudio del origen de la segunda lema estéril, convendría analizar la posible obtención de híbridos entre *P. quadriglume* y especies de *Panicum* con espiguillas bifloras características.

La flor superior de las Paniceae es perfecta, mientras que la flor inferior es estaminada o rara vez neutra. Las flores estaminadas (imperfectas) se originan por reducción de flores perfectas (Cocucci & Anton, 1988). Estos autores plantean la hipótesis de que tal reducción es debida a la inhibición ejercida por la pálea sobre el ápice floral. Siguiendo este razonamiento, la existencia de flores neutras podría explicarse como el resultado de la inhibición extrema del ápice floral.

En algunos taxa la tendencia reductiva en la "sexualidad" de la flor inferior (en espiguillas bifloras) o bien de las flores inferior y media (en espiguillas trifloras) daría origen a flores neutras a partir de las estaminadas, lo cual trae como consecuencia una reducción en el número de flores funcionales de la espiguilla (Cuadro I). De este modo,

aquellas espiguillas formadas por 1 ó 2 flores neutras y sólo 1 flor perfecta son funcionalmente unifloras.

Si se considera que la flor inferior en una espiguilla típica de Paniceae es estaminada o neutra y las glumelas membranáceas, en *Panicum irregulare* al igual que en *Isachne*, se han observado algunas variantes. Teniendo en cuenta la sexua-

lidad, ambos taxones presentan flor inferior perfecta (Cuadro I). En cuanto a la consistencia de las glumelas, en *P. irregulare* son membranáceas, lo cual constituiría una variante si se considera que una flor perfecta frecuentemente está acompañada por glumelas endurecidas. Algo similar se observa en *Reimarochloa acuta*, donde la espiguilla típica tiene un único antecio completo y perfecto, con

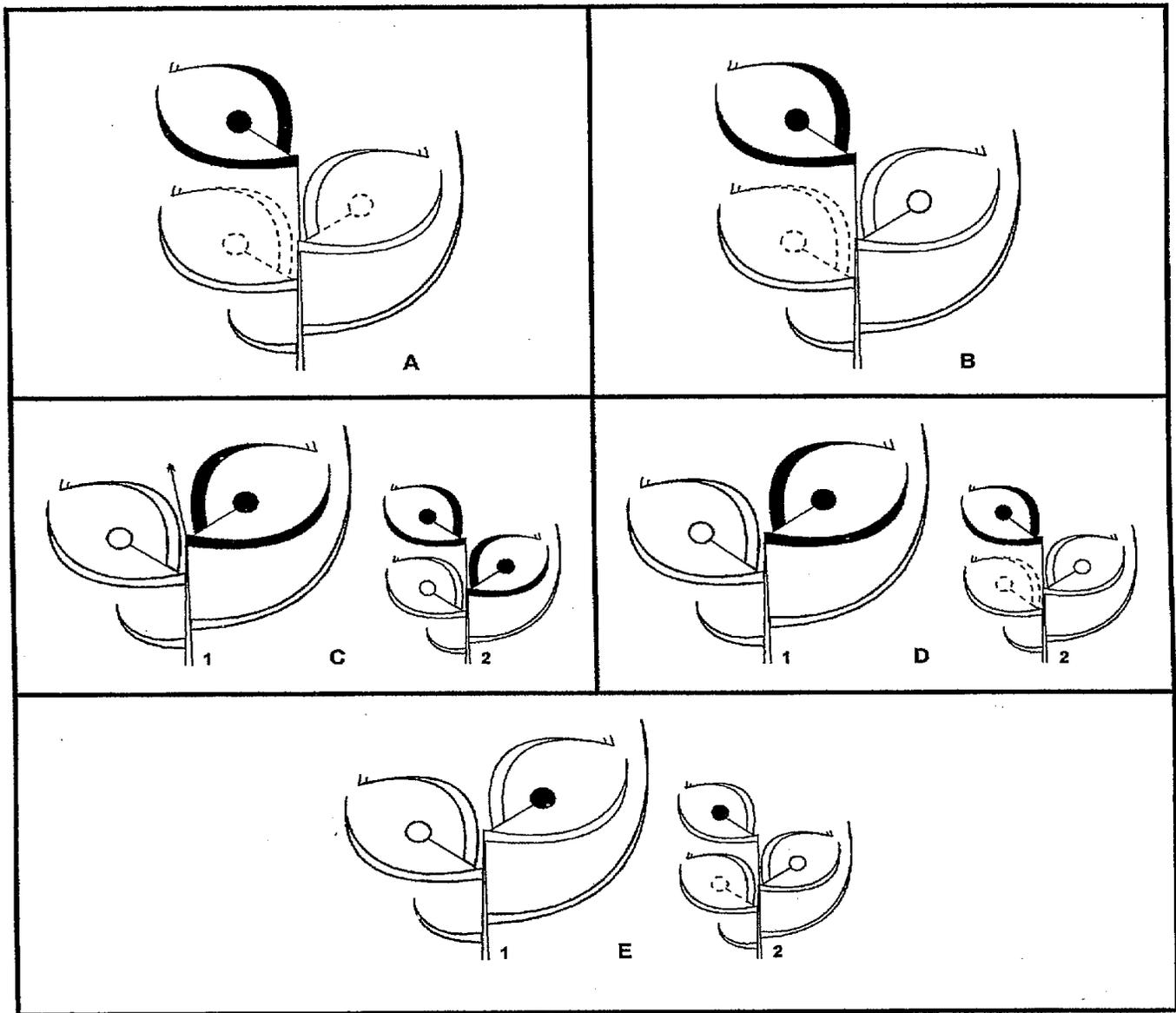


Fig. 2.- A-B: Estructura de las espiguillas trifloras. A, *Panicum quadriglume* (Döll) Hitchc.; B, *Lasiacis anomala* Hitchc. C-E: Espiguillas bifloras (1), excepcionalmente trifloras (2). C, *Anthaenantiopsis fiebrigii* Parodi y *Anthaenantiopsis perforata* (Nees) Parodi var. *perforata*; D, *Panicum crateriferum* Sohns; E, *Panicum grumosum* Nees. Referencias: ■ : brácteas de consistencia crustácea o cartilaginosa; □ : brácteas de consistencia membranácea; □ : brácteas ausentes; ● : flor perfecta; ○ : flor estaminada; ○ : flor neutra.

glumelas membranáceas. Teniendo en cuenta que esta última especie habita en suelos arenosos, temporalmente inundados (Judziewicz, 1990), es probable que la presencia de glumelas membranáceas facilite la dispersión de la diáspora.

Otra variante es la que Palacios (1968) observó en *Panicum sabulorum* Lam. Este autor encontró algunas espiguillas semejantes a las de *Isachne* en cuanto a consistencia y sexualidad, y otras donde la

flor inferior es estaminada y la lema inferior presenta una transición entre endurecida y membranácea. Una variación semejante a la de *P. sabulorum* se observó en el género *Anthaenantiopsis* en cuanto a la consistencia de la lema inferior correspondiente al antecio estaminado. La lema usualmente es membranácea y similar a la gluma superior, otras veces es crustácea y consecuentemente muy semejante a la lema y pálea superiores, o bien

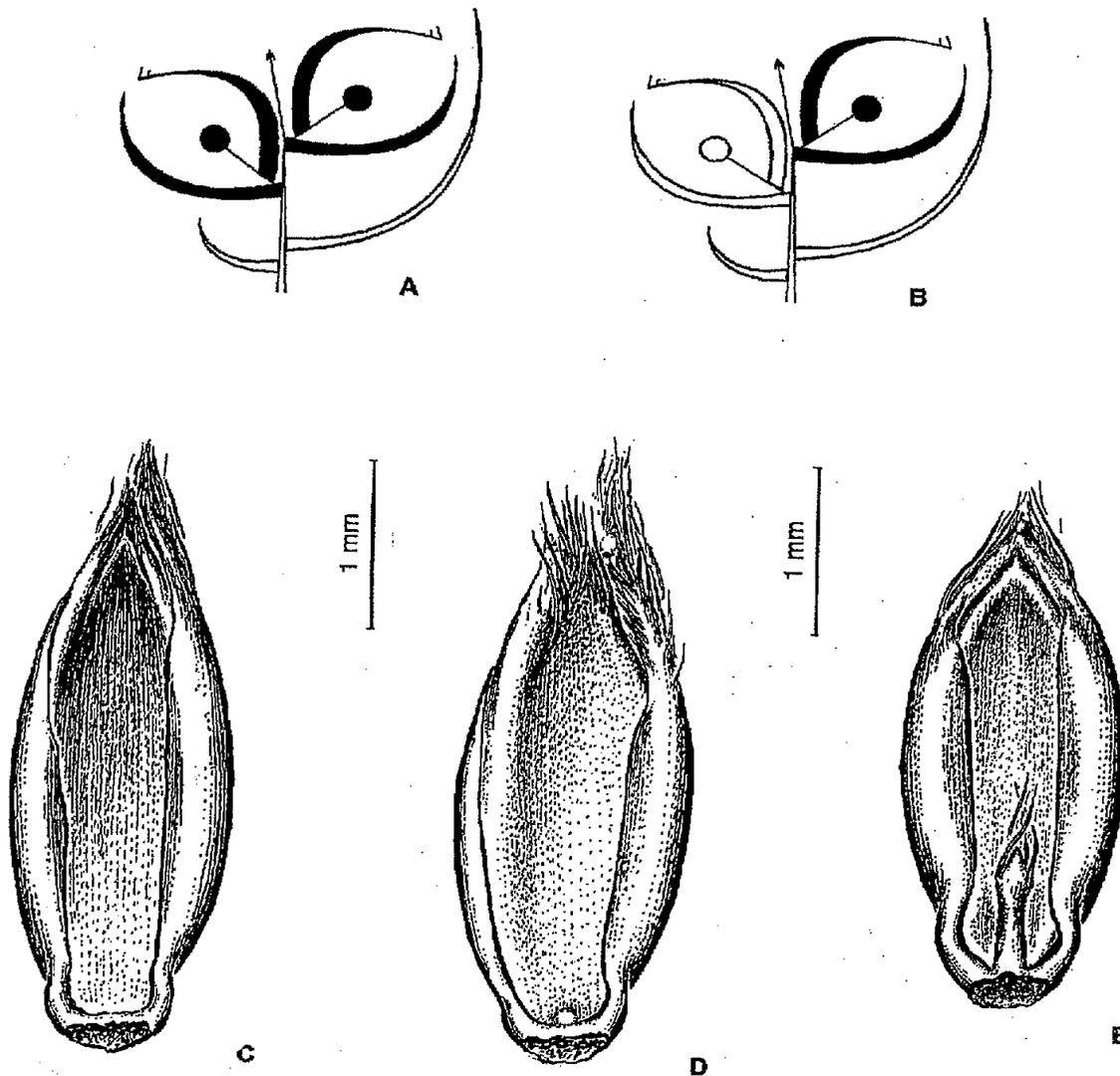


Fig. 3.- A-B: Espiguillas bifloras, comúnmente con extensión de la raquilla. A, *Isachne* R. Br. (Isachneae); B, *Lasiacis divaricata* (L.) Hitchc. var. *divaricata*, *Lasiacis divaricata* (L.) Hitchc. var. *austroamericana* Davidse, *Lasiacis harrisii* Nash, *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase, *Lasiacis nigra* Davidse, *Lasiacis oaxacensis* (Steud.) Hitchc., *Lasiacis ruscifolia* (H.B.K.) Hitchc., *Lasiacis sorghoidea* (Desv.) Hitchc. & Chase y *Lasiacis standleyi* Hitchc. y *Urochloa acuminata* (Renvoize) Morrone & Zuloaga. C-E: Antecio superior en *Anthaenantiopsis perforata* (Nees) Parodi. C, sin extensión de la raquilla en *A. perforata* (Nees) Parodi var. *camporum* Morrone, Filgueiras & Zuloaga; D-E, con extensión de la raquilla en *A. perforata* (Nees) Parodi var. *perforata*. Referencias: ■: brácteas de consistencia crustácea o cartilaginosa; □: brácteas de consistencia membranácea; ●: flor perfecta; ○: flor estaminada.

puede ser parcialmente crustácea y membranácea. Excepcionalmente puede encerrar, junto con la pálea inferior, una flor perfecta.

El endurecimiento y la especialización del antecio superior podría interpretarse como una consecuencia de la reducción en el número de brácteas que conforman las espiguillas, a excepción de *Reimarochloa acuta*, anteriormente mencionada. La función de protección, ejercida por la lema y pálea superiores, disminuiría la importancia de las glumas. Sin embargo, en algunos géneros de Paniceae dicha protección aumenta debido al endurecimiento de la gluma superior, de la lema inferior o bien de ciertas zonas de la pálea inferior (Clayton & Renvoize, 1986). En cuanto a la especialización del antecio superior, las glumelas crustáceas que encierran a la flor perfecta y las glumas y lema inferior membranáceas se observan frecuentemente en la mayoría de las especies estudiadas. En algunos géneros de Paniceae dichas características facilitan la dispersión de las diásporas a través de herbívoros y pájaros granívoros (Davidse, 1987). Una especialización aún mayor se observa en *Lasiacis*, donde las glumas y la lema estéril son negras y brillantes por acumulación de lípidos, lo cual favorece la dispersión por pájaros granívoros (Davidse & Morton, 1973).

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer especialmente a los Dres. Fernando O. Zuloaga y Osvaldo Morrone quienes sugirieron el tema, nos brindaron constante estímulo y realizaron la lectura crítica del manuscrito. Agradecemos también al Sr. Vladimiro Dudás por la elaboración de las ilustraciones, como así también al D. G. Tomás E. Aversa por la preparación de los esquemas.

BIBLIOGRAFIA

- Clayton, W. D. & Renvoize, S. A. 1986. Genera Graminum grasses of the world. *Kew Bulletin Additional Series* 13: 1-389.
- Cocucci, A. E. 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a Angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 75-81.
- Cocucci, A. E. & Anton, A. M. 1988. The grass flower: suggestions on its origin and evolution. *Flora* 181: 353-362.
- Connor, H. E. 1981. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 48-86.
- Davidse, G. 1978. A systematic study of the genus *Lasiacis* (Gramineae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 1133-1254.
- 1987. Fruit dispersal in the Poaceae. En Soderstrom, T. R. & al. (Eds.), *Grass Systematics and Evolution*, pp. 143-155, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Davidse, G. & Morton E. 1973. Bird-mediated fruit dispersal in the tropical grass genus *Lasiacis* (Gramineae: Paniceae). *Biotropica* 5: 162-167.
- Goebel, K. 1931. *Campanulaceen und Gramineen als Beispiele für die Infloreszenzbildung*. 2 Kapitel: Die Blütenstände der Gräser: 73-80.
- Gould, F. W. & Shaw, R. B. 1983. *Grass Systematics*, (2nd edition). 397 pp., A & M. University Press, Texas.
- Henrard, J. Th. 1941. Notes on Nomenclature of some Grasses. II. *Blumea* 4 (3): 496-535.
- Judziwicz, E. J. 1990. Poaceae. En Görts-Van Rijn, A. R. A. (Ed.), *Flora of the Guianas, Series A: Phanerogams*, pp. 1-727, Koeltz Scientific Books, Federal Republic of Germany.
- Morrone, O., Filgueiras, T. S., Zuloaga, F. O. & Dubcovsky, J. 1993. Revision of *Anthaenantiopsis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Syst. Bot.* 18 (3): 434-453.
- Morrone, O. & Zuloaga, F. O. 1994. *Lasiacis*. En Spichiger, R. y Ramella, L. (Eds.), *Flora del Paraguay* 23: 187-193, Conservatoire et Jardin Botaniques, Ville de Genève, Missouri Botanical Garden.
- Nicora, E. G. & Rúgolo de Agrasar, Z. E. 1987. *Los géneros de Gramíneas de América Austral*. 611 pp. Ed. Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires.
- Palacios, R. A. 1968. Variaciones en la estructura de las espiguillas en algunas especies argentinas de *Panicum*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 12: 38-43.
- Rosengurtt, B., Arrillaga de Maffei, B. R. & Izaguirre de Artucio, P. 1970. *Gramíneas uruguayas*. 489 pp. Universidad de la República, Dpto. de Publicaciones, Colección Ciencias 5. Montevideo.
- Rúgolo de Agrasar, Z. E. 1994. *Digitaria*. En Spichiger, R. y Ramella, L. (Eds.), *Flora del Paraguay* 23: 75-138, Conservatoire et Jardin Botaniques, Ville de Genève, Missouri Botanical Garden.
- Rúgolo de Agrasar, Z. E., Morrone, O. & Zuloaga, F. O. 1993. Clave de los géneros de la tribu Paniceae (Gramineae) presentes en Paraguay. En Ramella, L. y Perret, P. (Eds.). *Notulae ad Floram Paraquaiensem*, 41-42. *Candollea* 48: 237-243.
- Parodi, L. R. 1958. *Gramíneas Bonaerenses*, (5ta. edición). 142 pp. Ed. Acme, Buenos Aires.
- Stebbins, G. L. 1982. Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance. En Estes, J. R. & al. (Eds.), *Grasses and Grasslands*, pp. 3-36, University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

- Takhtajan, A. 1991. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. 241 pp. Columbia University Press, Columbia.
- Vegetti, A. C. 1991. Notes on monotely in Poaceae inflorescences. *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 347-350.
- Wernham, H. F. 1913 (1912). Floral evolution with particular reference to the sympetalous dicotyledons. *New Phytol.* Reprint 5: 1-151.
- Zuloaga, F. O. & Soderstrom, T. R. 1985. Classification of the outlying species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 59: 1-63.
- Zuloaga, F. O. & Morrone, O. 1991. New species of *Panicum* subgenus *Dichantheium* (Poaceae: Paniceae) from South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 152-163.
- Original recibido el 12 de septiembre 1996; aceptado el 2 de noviembre de 1996.*