

CONTRIBUCION A LA ANATOMIA FOLIAR DE ALGUNAS AGROSTIDEAS

LAS ESPECIES ARGENTINAS DE LOS GENEROS *MUEHLENBERGIA* Y *LYCURUS*, SUS RELACIONES CON ESPECIES AMERICANAS Y LAS RELACIONES INTEAGENERICAS DE *MUEHLENBERGIA*, *LYCURUS*, *SPOROBOLUS* Y *EPICAMPES*

Por HELGA SCHWABE

ABSTRACT

Contribution to leaf anatomy of some "Agrostideae".

The leaf anatomy of 22 species of *Muehlenbergia*, 2 species of *Lycurus* and 2 species of *Epicampes*, all of them of this hemisphere, has been investigated. The 3 genera are closely related among themselves, and also are to the genus *Sporobolus*, presenting the same characteristics as to morphology, anatomy and cytology; they are perfectly distinguished from most of the genera of the *Agrostideae* and should be incorporated into the tribe *Eragrosteae*. It can be observed, that leaf anatomy is related to the Habitat, and the author gives a division in 3 anatomical and oecological groups of the Argentine species of *Muehlenbergia*, which can be recognized by a key, based on the anatomical features of the leaves.

El género *Muehlenbergia* Schreber está representado en la Argentina por 12 especies, conociéndose en total unas 100 especies, cuya distribución geográfica abarca las regiones de clima templado-cálido hasta cálido del Nuevo Mundo, Japón e Himalaya, encontrándose en las zonas montañosas a veces a gran altura.

En la Argentina encontramos el género *Muehlenbergia* en las regiones de clima mencionado y en la Cordillera, desde el límite con Bolivia hasta Mendoza, llegando una especie, *M. asperifolia* f. *deserticola*, hasta el límite septentrional de la Patagonia.

La sistemática de las especies argentinas ha sido estudiada por L. R. Parodi¹ y en el presente trabajo he seguido su clasificación.

Las especies estudiadas son:

Especies Argentinas

M. asperifolia (Nees & Mey.) Parodi
M. atacamensis Parodi n. sp.²
M. breviaristata (Hack.) Parodi
M. circinata O. Kuntze³
M. coerulea (Gr.) Mez
M. fastigiata (Presl) Henr.
M. gracillima Torrey
M. Holwayorum Hitchc.⁴
M. ligularis (Hack.) Hitchc.
M. peruviana (Beauv.) Steud.
M. phragmitoides Gr.
M. quitensis (H.B.K.) Hitchc.⁶
M. Schreberi Gmelin
M. tenella (H.B.K.) Trin.

Especies Americanas

M. Bourgaei Fourn. ex Hemsl.
M. curtifolia Scribn.
M. filipes M. A. Curtis⁵
M. mexicana (L.) Trin.
M. microsperma (DC.) Kth.
M. pauciflora Buckl.
M. rigida (H.B.K.) Kth.
M. sylvatica Torr.

El género *Lycurus* Kunth, con dos especies, se encuentra en las zonas montañosas desde México hasta la Argentina. He estudiado *L. alopecuroides* Gr. y *L. phleoides* H.B.K.

El género *Epicampes* Benth. cuenta con alrededor 12 especies; habita la Cordillera desde California hasta la Argentina. He estudiado *E. Bourgaei* Fourn. ex Hemsl. y *E. stricta* Presl.

¹ Parodi, L. R., *Sinopsis de las Gramíneas argentinas del género Muehlenbergia*. Physis IX (1928).

² El material para estudiar esta especie no publicada aún, me fué cedido gentilmente por el Ing. Agr. L. R. Parodi.

³ Queda dudoso, si *M. circinata* es sinónimo de *M. gracillima*. Morfológicamente, no hay mayores diferencias, aunque anatómicamente sí.

⁴ *M. Holwayorum* no había sido citada para la Argentina. Sin embargo, A. Chase clasificó como tal el ejemplar de Rodríguez n° 467 de Tucumán, que es considerado por Parodi como *M. breviaristata*.

⁵ Según Hitchcock, el nombre correcto sería *M. capillaris* var. *filipes* (Curtis) Chapm.

⁶ *M. quitensis* no había sido citada para la Argentina, pero según datos obtenidos por el Ing. Parodi, se ha encontrado también en Tucumán, entre La Queñoa y Peñas Azules, San José (Schreiter n° 7239).

El género *Sporobolus* R. Br., cuya distribución geográfica abarca las regiones cálidas de América y Asia y templado-cálidas de América, fué estudiado anteriormente en cuanto a sus características anatómicas¹; por lo tanto incluyo aquí únicamente *Sp. virginicus* como material de comparación. Para más datos véase la publicación citada, donde ya me ocupé de algunas especies de *Muehlenbergia*, cuya estructura floral había dado lugar a confusiones con *Sporobolus*, lo cual por otra parte sucede con todos los géneros estudiados aquí.

La finalidad del presente trabajo es, complementar observaciones anteriores, señalando las particularidades anatómicas foliares desde varios puntos de vista:

- 1) describir las características histofoliares del género *Muehlenbergia*;
- 2) separar las diferentes especies argentinas en base a caracteres histofoliares;
- 3) señalar los diferentes tipos de anatomía histofoliar en relación al Habitat;
- 4) proporcionar nuevos datos para demostrar que el género *Muehlenbergia*, lo mismo que algunos otros (*Sporobolus*, *Lycurus*, *Heleochoa*, *Epicampes*, *Crypsis* etc.) tiene que ser removido de la tribu *Agrostideae*, para ocupar un lugar junto a *Eragrostis* en una tribu aparte, denominada *Eragrosteae* o *Sporoboleae*.

CARACTERÍSTICAS HISTOFOLIARES DEL GENERO
 MUEHLENBERGIA²

- a) El parénquima clorofiliano está dispuesto en forma de corona alrededor de los haces, vale decir que las láminas corresponden al tipo anatómico I de Avdulov, característico para la

¹ Parodi, L. R., *Revisión de las Gramíneas argentinas del género Sporobolus*, Rev. Arg. Fac. Vet. Agr. II, t. 6 (1928).

Schwabe, H., *Contribución al estudio anatómico de las especies argentinas del género Sporobolus y sus relaciones con los géneros afines*. Resumen de Tesis en Bol. Soc. Arg. Bot. II, 4 (1949).

² En las plantas perennes, los cortes han sido practicados preferentemente por la 2ª hoja de una macolla (innovación), en las plantas anuales, por hojas jóvenes.

subfamilia *Sacchariferae*, mientras que las verdaderas Agrostídeas poseen el tipo de anatomía foliar II, en el cual las células del clorénquima no están orientadas en ningún sentido. Este mismo tipo de distribución del parénquima verde se encuentra en las Agrostídeas además de *Muehlenbergia* en *Sporobolus*, *Lycurus*, *Heleochloa*, *Crypsis*, *Epicampes*, *Blepharoneuron*, *Aciachne*.

- b) Los haces están rodeados por dos vainas: una exterior, la vaina parenquimática, formada por células relativamente grandes, con membranas gruesas y con contenido clorofiliano. Dentro de esta vaina se observa, sobre todo en los haces primarios, una vaina interior, cerrada, de células esclerenquimáticas, isodiamétricas, que representan una vaina pseudo-mestomática¹. Las células de esta vaina se diferencian del esclerenquima extravasal por su tamaño y diferente comportamiento frente a colorantes, siendo la coloración de la vaina mucho más intensa.
- c) Cada haz líbero-leñoso corresponde a una costilla de la lámina; no se encuentran haces en los surcos. La nervadura media está representada generalmente por un haz primario más desarrollado que los demás. Siempre hay alternancia de haces primarios con haces secundarios y, si las láminas son anchas, con haces terciarios. En el último caso, la alternancia es de 1:8-9 (por ejemplo en *M. Schreberi*) mientras que en especies con hojas angostas, xerófilas, la alternancia es generalmente de 1:2, siendo el número total de haces en una lámina reducido (raras veces más de 10).
- d) Los surcos entre las costillas foliares son generalmente pronunciados y simétricos en ambas caras (aunque en cuanto a la cara inferior, es un carácter algo variable que depende de la hidratación de la hoja). Las células bulliformes, cuando existen, se encuentran en los surcos de la cara adaxial. Debajo de ellas, hasta la cara abaxial, generalmente se observa parénquima incoloro, de membranas gruesas. Con una excepción (*M. atacamensis*) no hay esclerenquima subepidermal en los surcos.
- e) Los estomas se encuentran generalmente en ambas caras, a los costados de los surcos, salvo el caso de las especies que

¹ Véase pág. 147.

poseen una capa continua de esclerenquima subepidermal en la cara inferior de la hoja (*M. phragmitoides*, *M. coerulea*, etc.). No presentan ninguna particularidad.

- f) La epidermis tiene estructura complicada, del tipo panicoido resp. cloroideo¹. Se observan acoplamientos de células silíceas y suberosas, las membranas son muy onduladas, hay profusión de papilas, púas, ampollas, pelos¹.

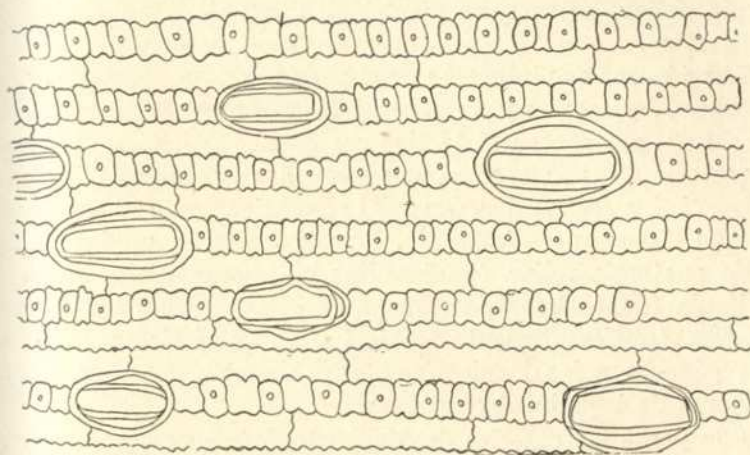


Fig. 1. — Trozo de la epidermis inferior de una lámina de *M. phragmitoides*. Los óvalos corresponden a las células dilatadas en (X) en el corte transversal de la Lám. 2, H. No hay estomas.

- g) En los haces primarios, el floema se encuentra generalmente dividido en dos porciones ovaladas, separadas del xilema y entre ellas por esclerenquima vasal. En algunas especies (*M. asperifolia*, *M. atacamensis*, *M. fastigiata*) esta subdivisión no se observa, mientras que en *Lycurus* se insinúa y está netamente desarrollada en *Epicampes*.

Todo lo antedicho tiene también valor para el género *Lycurus*, mientras que no quisiera generalizar todavía para el género *Epicampes*, por haber estudiado únicamente dos especies, las cuales por su estructura anatómica corresponden a la descripción hecha para el género *Muehlenbergia*. Comparando la descripción de la anatomía del género *Sporobolus* (l.c.) con la de *Muehlenbergia*, se comprueba la analogía anatómica.

¹ Véase prat. H., *L'epiderme des Graminées*. Ann. Sc. Nat. sér. 10, XIV (1932).

ESTUDIOS CITOLOGICOS

Al tratar el género *Sporobolus* (l.c.), ya me he ocupado en forma más extensa de los problemas cariológicos de la tribu Agrostídeas. Se pueden distinguir tres grupos, diferentes en cuanto a número básico de cromosomas, y tamaño de cromosomas, caracteres éstos que coinciden con diferencias en la anatomía foliar, estructura morfológica exterior y distribución geográfica.

Los géneros que interesan en el presente caso, *Muehlenbergia*, *Lycurus*, *Epicampes* y *Sporobolus* (lo mismo que *Crypsis* y *Helechloa*), pertenecen al 1º tipo cariológico de las Agrostídeas, caracterizado por cromosomas pequeños y número básico 9 (*Sporobolus*, *Helechloa*, *Crypsis*) respectivamente 10 (*Muehlenbergia*, *Lycurus*, *Epicampes*). Estos caracteres, unidos al tipo I de anatomía foliar (parénquima en corona), estructura de la lígula (generalmente en forma de pelos) y distribución geográfica (preferentemente tropical o subtropical), acercan estos géneros a las Panicoideas, separándolos de los restantes géneros de la tribu Agrostídeas.

Son pocas las especies de *Muehlenbergia*, cuyos cromosomas han sido estudiados, pero todos los investigadores coinciden en el número básico 10, siendo el poliploide más común igual a 40 cromosomas.

Muehlenbergia

<i>mexicana</i> Trin.	40	Avdulov 1931
<i>racemosa</i> (= <i>M. glomerata</i> Trin.)	40	Avdulov 1931
<i>Richardsonis</i> (Trin.) Rydb.	40	Stebbins & Love 1941
<i>rigida</i> (Benth.) Hitchc.	40	Stebbins & Love 1941
<i>sylvatica</i> (= <i>M. umbrosa</i> Scribn.)	40	Avdulov 1931
<i>pungens</i>	60	Nielsen 1939 ¹
<i>diffusa</i> (= <i>M. Schreberi</i> Gm.)	40	Hunter 1934

Lycurus

<i>phleoides</i> H. B. K.	40	Avdulov 1931
---------------------------	----	--------------

¹ Nielsen & Humphrey habían publicado anteriormente (1937) un número diferente, 42 cromosomas, que luego fué rectificado por Nielsen.

AGRUPACION DE LAS ESPECIES DE *MUEHLENBERGIA* SEGUN CARACTERES ANATOMICOS Y HABITAT

Theo. Holm (1901) estudió algunas especies norteamericanas del género *Muehlenbergia*, lo mismo que de *Lycurus* y *Sporobolus*. Según el Habitat y los caracteres anatómicos de las láminas, separó las especies de *Muehlenbergia* en dos grupos. A estos habría que agregar un tercer grupo, descrito primeramente por Kearney¹, y que comprende especies de suelos arenosos.

1) especies silváticas:

- M. diffusa* (= *M. Schreberi* Gmelin)
- M. mexicana* (L.) Trin.
- M. sobolifera* (Muehl.) Trin.
- M. sylvatica* Torr.
- M. Willdenowii* Trin. (= *M. tenuiflora* (Willd.) BSP)

2) especies xerófilas y saxícolas:

- M. gracilis* (probablem. = *M. montana* (Nutt.) Hitchc.)
- M. gracillima* Torr. (= *M. Torreyi* (Kth.) Hitchc.)
- M. distichophylla*
- M. glomerata* Trin. (= *M. racemosa* (Michx.) BSP).

3) especies psamófilas:

- M. filipes* M. A. Curtis
- M. capillaris* (Michx.) Kth.
- M. trichopodes* (Ell.) Champ. (= *M. expansa* (Poir.) Trin.)

En términos generales, se puede aceptar esta división y los caracteres anatómicos en que se basa, con excepción de un punto: según Holm, en todas las especies de *Muehlenbergia* se encuentra una vaina mestomática en los haces, mientras que Kearney interpreta esta vaina como una formación del parénquima mestomático. El presente trabajo no da lugar para discutir el problema, pues se trata de un carácter anatómico fundamental para todas las Gramíneas; abordaré el tema en otra ocasión, pero quiero anticipar que, según mi opinión, en *Muehlenbergia* no se encuentra una vaina mestomática verdadera, cuyas células ostentan un marcado engrosamiento de la pared interior, sino que la interpretación de Kearney es correcta, tratándose de una pseudo-vaina mestomática, formada por parénquima mestomático.

La división de Holm para las especies norteamericanas coincide con la de Parodi para las especies argentinas: el primer

¹ *The plant covering of Ocracoke Island.*

grupo de Holm corresponde a las "especies de las selvas y bosques subtropicales hidrófilos", representado en la Argentina por una sola especie, *M. Schreberi*. El segundo grupo de Holm corresponde a las "especies de la región montañosa del noroeste" y a las "especies de la llanura pampeana y del Monte" de Parodi, con la excepción de *M. breviaristata*, *M. coerulea* y *M. phragmitoides*, que corresponden por su anatomía al tercer grupo de Holm y Kearney, representado en EE. UU. por *M. filipes* (Lámina 2).

Por mi parte, basándome en caracteres de la anatomía foliar¹ agruparía a las especies argentinas de la siguiente manera:

especies argentinas	especies americanas ²
A — <i>M. Schreberi</i>	<i>M. mexicana</i> y <i>M. sylvatica</i>
B — a) <i>M. atacamensis</i> ³	<i>M. ligulata</i> (Fourn.) Scribn. ⁴
<i>M. peruviana</i>	
<i>M. ligularis</i>	
<i>M. fastigiata</i>	
b) <i>M. quitensis</i> }	<i>M. curtifolia</i> , <i>M. microsperma</i>
<i>M. tenella</i> }	
c) <i>M. asperifolia</i> }	<i>M. Bourgaei</i> , <i>M. pauciflora</i>
<i>M. circinata</i> }	
<i>M. gracillima</i> }	
C — <i>M. breviaristata</i>	<i>M. rigens</i> , <i>M. Holwayorum</i> y
<i>M. coerulea</i>	<i>M. filipes</i>
<i>M. phragmitoides</i>	

Lycurus alopecuroides y *L. phleoides* corresponden a la estructura del grupo B, c; *Epicampes stricta* al grupo C, *Epicampes Bourgaei* y *Sporobolus virginicus* al grupo B, c.

En el grupo A, las láminas son anchas, delgadas, más o menos planas, un haz primario alterna con 5 a 9 haces secundarios,

¹ Los caracteres histofoliare se refieren al aspecto de la lámifa en general, la estructura epidérmica, distribución del parénquima incoloro y alternancia de los haces primarios y secundarios.

² He puesto aquí las especies que se encuentran fuera de la Argentina y cuya estructura anatómica es parecida o, a veces, idéntica, a la de especies argentinas.

³ Las especies de los sub-grupos a y b, con excepción de *M. fastigiata*, son plantas anuales.

⁴ Según datos obtenidos por L. R. Parodi, *M. ligulata* no presenta ninguna diferencia morfológica con la espiga de *M. atacamensis*, de manera que es de suponer que también anatómicamente serán equivalentes.

siendo el número total de haces generalmente mayor de 40, la epidermis es relativamente poco complicada (carece de pelos y púas en cantidades) y no hay parénquima incoloro en los surcos ni en las costillas.

En el grupo B, las láminas son angostas, el número de haces es reducido (generalmente mucho menor que 20), las láminas son conduplicadas o convolutas, la epidermis es más o menos complicada (pelos, púas, etc.).

El grupo C se caracteriza por la presencia de parénquima incoloro en las costillas muy pronunciadas, haces primarios muy grandes alternando con haces secundarios y terciarios pequeños; la epidermis inferior es continúa (salvo la especie norteamericana *M. filipes*) con una franja de esclerénquima subepidermal.

CLAVE PARA DETERMINAR LAS ESPECIES ARGENTINAS DE MUEHLENBERGIA EN BASE A CARACTERES HISTOFOLIARES

A) Parénquima incoloro únicamente en los surcos o ausente¹

I) Hojas anchas, planas, de más de 30 haces *M. Schreberi*

II) Hojas angostas, conduplicadas o convolutas, costillas pronunciadas, con surcos en las dos caras, número reducido de haces (generalmente mucho menor que 20), epidermis complicada.

a) Epidermis generalmente sin pelos y púas (por lo menos en la epidermis inferior), predominan las papilas, poco esclerénquima.

1) Epidermis inferior lisa, sin papilas *M. atacamensis*

2) Epidermis inferior con numerosas papilas

x) Vainas parenquimáticas formadas por pocas células grandes, muy poco esclerénquima en las costillas.

φ) menos que 10 haces (generalmente 7) ... *M. ligularis*

φφ) 10 o más haces *M. ligularis* f. *caespitosa*

xx) Vainas parenquimáticas formadas por más

o) menos 8 células, menores que las anteriores

φ) muy poco esclerénquima *M. peruviana*

φφ) fascículos mayores de esclerénquima *M. fastigiata*

¹ Puede darse el caso de algunas células de parénquima incoloro encima del haz primario mediano, en *M. Schreberi*, donde por lo demás falta por completo.

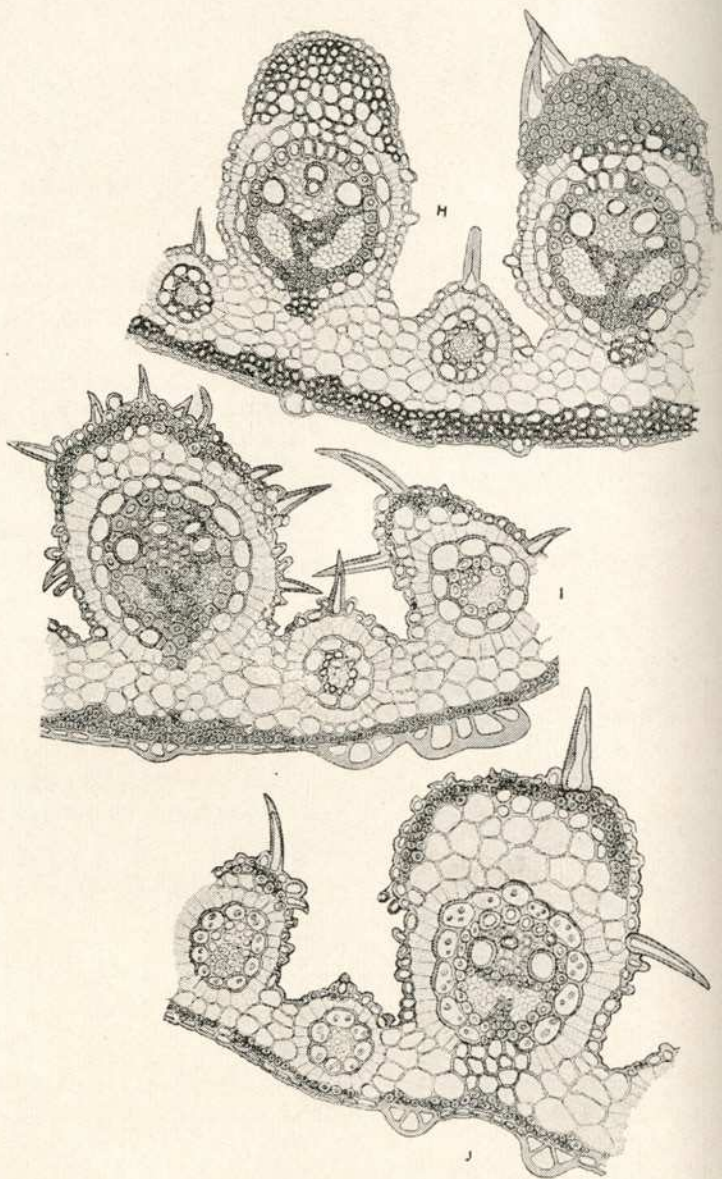
- b) Epidermis generalmente con profusión de pelos y púas, relativamente mucho esclerenquima
- 1) Hojas generalmente conduplicadas, epidermis con pelos cortos, costillas de sección subcuadrada.
- x) menos que 10 haces, el haz mediano muy pronunciado.
- φ) Vaina parenquimática de los haces primarios cerrada, o abierta únicamente hacia la cara abaxial *M.circinata*
- φφ) Vaina parenquimática de los haces primarios en forma de 2 guías laterales *M.gracillima*
- xx) más de 10 haces (alrededor de 20), el haz mediano poco o nada pronunciado *M.asperifolia*
- 2) Hojas generalmente convolutas (a veces el número de haces es algo mayor que 20).
- x) Epidermis superior e inferior con pelos muy largos, costillas de sección semicircular aplanaada *M.tenella*
- xx) Epidermis superior e inferior con púas muy grandes, costillas de sección ovalada hasta romboidal *M.quitensis*
- B) Parénquima incoloro también en las costillas, encima y debajo de los haces (por lo menos en las costillas más pronunciadas).
- I) Corte transversal de la hoja más o menos semilunar, franja ancha de esclerenquima debajo de la epidermis inferior, entre cada 2 haces primarios un haz secundario. *M.coerulea*
- II) Corte transversal de la hoja más o menos en forma de cuchilla curva, menor cantidad de esclerenquima subepidermal que en la anterior, generalmente un haz primario alterna con un haz secundario y uno a dos haces terciarios (véase pág. 154).
- a) El parénquima incoloro que separa los haces primarios del esclerenquima subepidermal de la cara superior, tiene membranas gruesas, pero no esclerificadas *M.breviaristata*
- b) El parénquima incoloro que separa los haces primarios del esclerenquima subepidermal de la cara superior, tiene membranas esclerificadas y tiende a confundirse por lo menos en las costillas laterales con el esclerenquima (en este caso, los haces primarios están trabados con la epidermis superior). *M.phragmitoides*

Especies higrófilas.

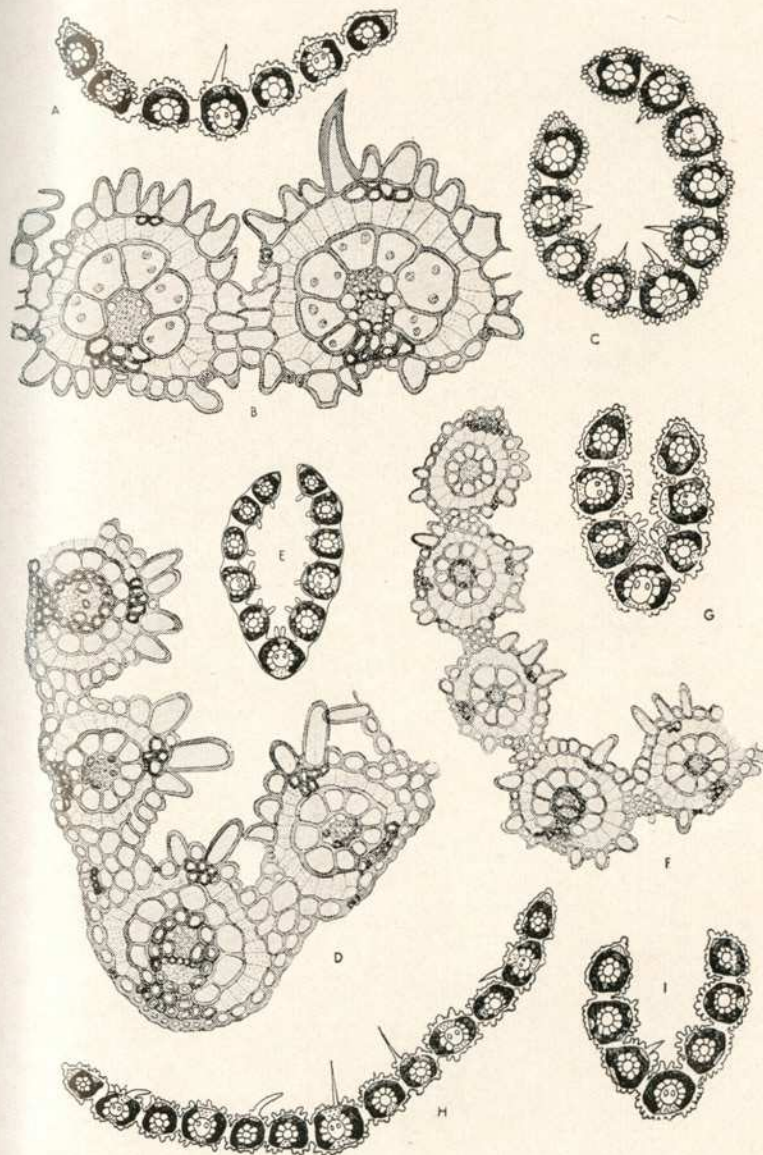
Muehlenbergia Schreberi (Lam. 6, M y N) se caracteriza por sus láminas anchas, con numerosos haces. Se diferencia muy poco de las especies norteamericanas, *M.sylvatica* y *M.mexicana*, que poseen idéntica configuración. Por el material que pude estudiar, parece que el único carácter diferencial es la presencia de mayor o menor cantidad de esclerenquima en las costillas y de púas y pelos en la epidermis.

Especies xerófilas anuales.

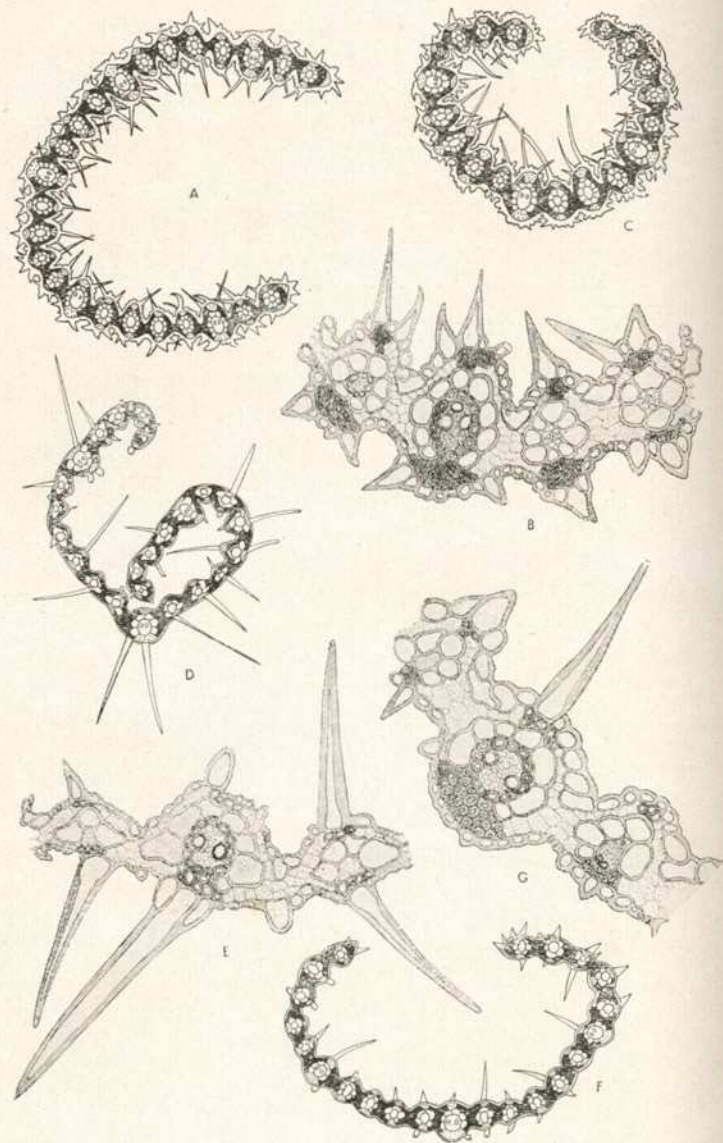
1) *M.atacamensis* (Lam. 3 D y E), *M.ligularis* (Lam. 3 A, B, y C), *M.peruviana* (Lam. 3 F hasta I) se caracterizan por la cantidad muy reducida de esclerenquima y por su epidermis formada por células muy dilatadas (papilas), careciendo de pelos y púas (o con algunos pelos cortos, ralos). El aspecto general de un corte transversal es mucho más delicado que en las especies perennes, cuya estructura es más compacta. En general, hay gran variabilidad en estas especies, como se puede apreciar en el caso de *M.peruviana*. Comúnmente las matas no sobrepasan 5 cm de altura y las hojas son cortas, estrechas, y más o menos conduplicadas. Sin embargo, es posible observar casos (como el material de Rodríguez N° 486) de plantas de 20 cm de alto y láminas anchas, casi planas (3, H) con el doble número de haces que en las plantas enanas. Las condiciones locales influyen notablemente, lo mismo en cuanto a la morfología externa que a la interna, hecho éste que se expresa también en la cantidad de sinónimos existentes para *M.peruviana* (P. Beauv.) Steudel = *M.clomena* Kunth, *M.nana* Benth, *M.pusilla* Steud. para nombrar algunos. Anatómicamente, es una especie muy polimorfa, que varía mucho en cuanto al número de haces foliares, configuración de la vaina parenquimática, que puede ser abierta hacia la cara abaxial, abierta hacia las dos caras o completamente cerrada. También la epidermis presenta diferencias si se compara material de diversa procedencia. Otro caso de polimorfismo, tan frecuente en este género, es el de *M.ligularis* (3, A) con la forma *caespitosa* (3, B y C). *M.ligularis*, creciendo en lechos de ríos en Tucumán (Parodi N° 2836) forma



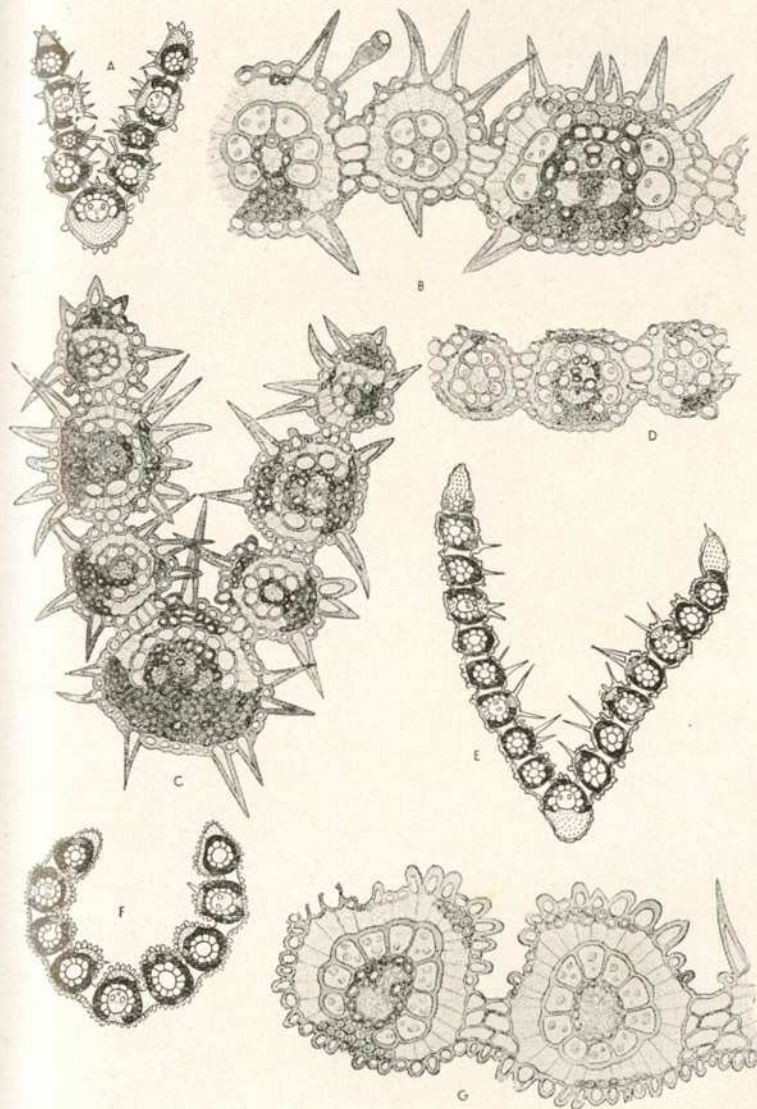
H — *Muehlenbergia phragmitoides*, 150 × (detalle de 1, F).
 I — *Muehlenbergia breviaristata*, 200 × (detalle de 1, B).
 J — *Muehlenbergia Holwayorum*, 200 × (detalle de 1, G).



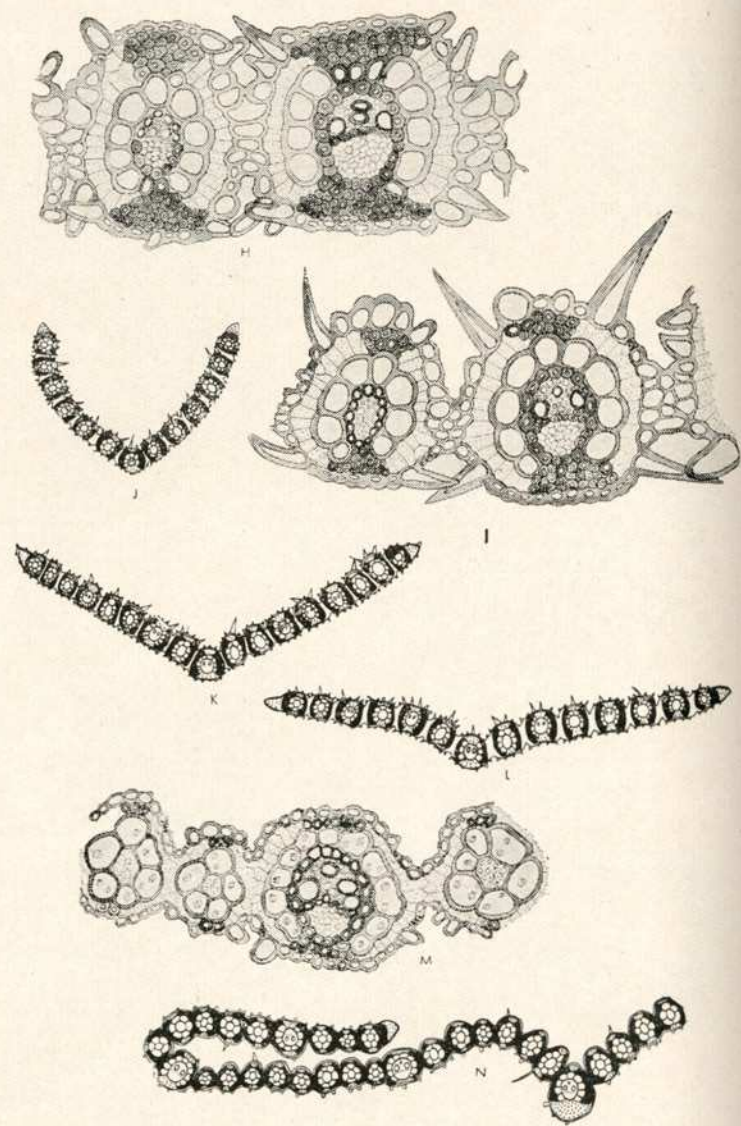
A — *Muehlenbergia ligularis*, 58 × (Parodi nº 2836).
 B — *M. ligularis* f. *caespitosa*, 183 × (Hunziker nº 1326).
 C — *idem*, 58 ×.
 D — *Muehlenbergia atacamensis*, 58 × (Parodi nº 9656).
 E — *idem*, 58 ×.
 F — *Muehlenbergia peruviana*, 133 × (Burkart nº 7774).
 G — *idem*, 58 ×.
 H — *idem*, 58 ×, (Parodi nº 2847).
 I — *idem*, 58 × (M. L. P. s/núm. Jujuy).



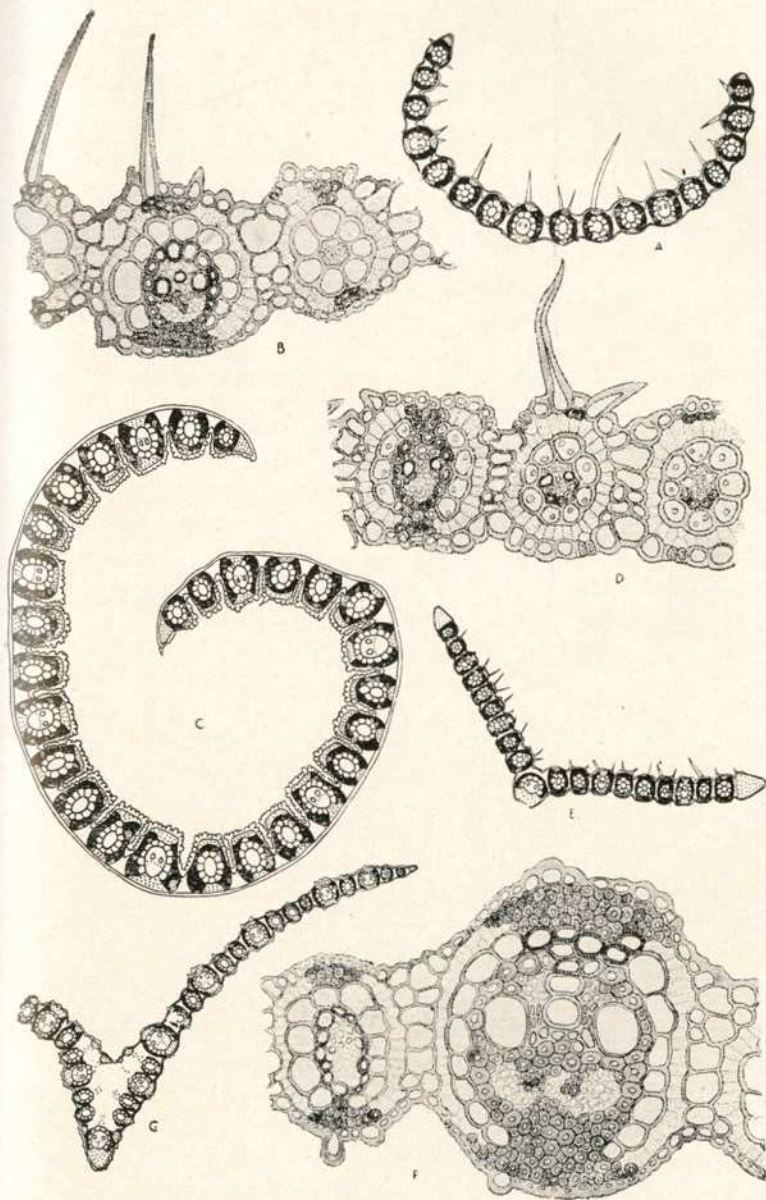
A — *Muehlenbergia quitensis*, 58 × (M. St. Pierre n° 834).
 B — *idem*, 150 × (detalle del anterior).
 C — *Muehlenbergia curtifolia*, 58 × (M. L. P. n° 035060).
 D — *Muehlenbergia tenella*, 58 × (Venturi n° 9368).
 E — *idem*, 183 × (detalle del anterior).
 F — *Muehlenbergia microsperma*, 58 × (Hitchcock n° 20399).
 G — *idem*, 183 × (detalle del anterior).



A — *Muehlenbergia gracillima*, 58 × (M. L. P. n° 043418).
 B — *idem*, 183 × (detalle del anterior).
 C — *Muehlenbergia circinata*, 133 × (M. L. P. n° 007786).
 D — *Muehlenbergia pauciflora*, 133 × (Darw.s/núm., Mexico).
 E — *Muehlenbergia Bourgaei*, 58 × (Darw.s/núm., Morelos).
 F — *Muehlenbergia fastigiata*, 58 × (M. L. P. n° 047120).
 G — *idem*, 183 × (detalle del anterior).



H — *Muehlenbergia asperifolia*, 183 × (M. L. P. n° 007788).
 I — *idem*, 183 × (M. L. P. n° 002965).
 J — *idem*, 33 ×.
 K — *idem*, 33 × (esquema de la 2ª hoja de una innovación de H).
 L — *idem*, 33 × (esquema de una hoja desarrollada de H).
 M — *Muehlenbergia Schreberi*, 183 × (M. L. P. n° 048471).
 N — *idem*, 58 ×.



A — *Lycurus alopecuroides*, 58 × (Dinelli n° 637).
 B — *idem*, 183 × (detalle del anterior).
 C — *Sporobolus virginicus*, 30 × (M. L. P. s/núm., Brasil).
 D — *Lycurus phleoides*, 183 × (M. L. P. n° 016505).
 E — *idem*, 33 ×.
 F — *Epicampes Bourgaei*, 183 × (Darw.s/núm., Mexico).

plantas individuales de 30 cm de alto con láminas planas, mientras que *M. ligularis* f. *caespitosa* forma pequeñas matas de 3 cm de alto, con láminas convolutas y mayor cantidad de pelos.

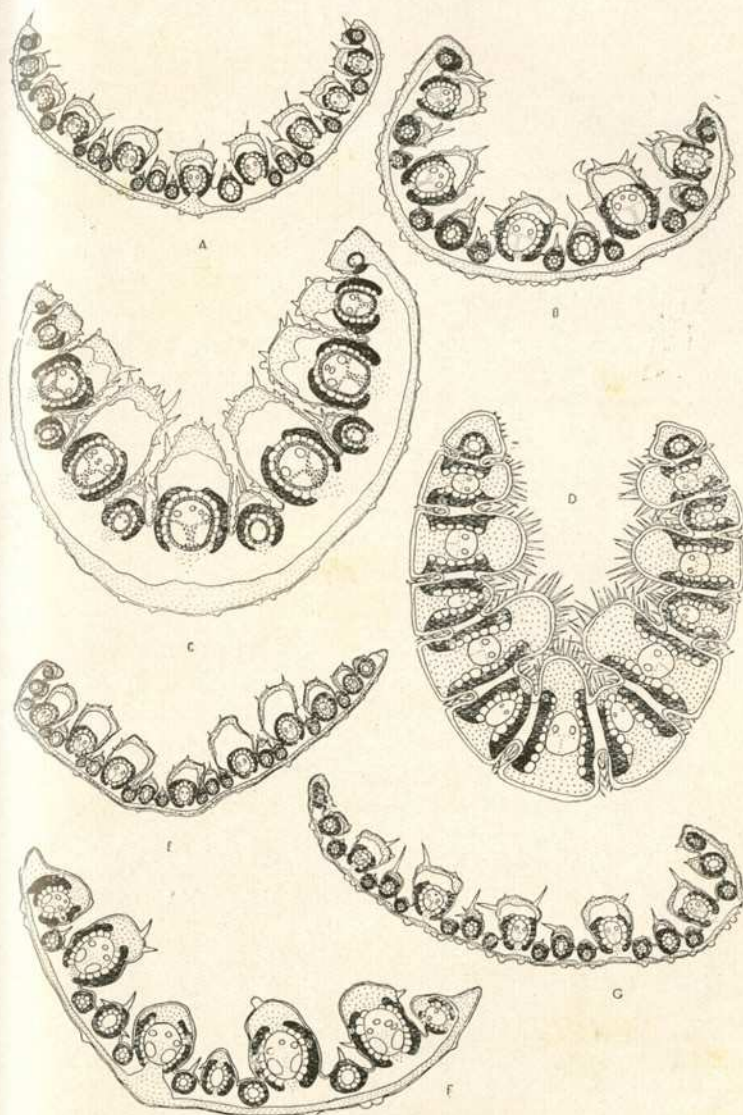
2) *M. tenella* y *M. quitensis*, si bien poseen más esclerénquima y epidermis más complicada que las especies anteriores, caracteres que los asemejan a las especies perennes, se diferencian por la ausencia de parénquima incoloro, de membranas gruesas, en los surcos. Comparando *M. quitensis* (HBK) Hitchc. (4, A y B) con *M. curtifolia* Scribn. (4, C), una especie norteamericana, se observa que anatómicamente hay muy poca diferencia: pelos más largos y menor número de haces en *M. curtifolia* parecen constituir la única diferencia, caracteres éstos que son muy poco constantes y no pueden ser utilizados como diferenciales en este género tan variable. Probablemente se trate de una sola especie, *M. quitensis*. Son mayores las distinciones anatómicas que se pueden hacer entre *M. tenella* (4, D y E), de Jujuy, y *M. microsperma* (4, F y G), de Ecuador, a pesar de que la estructura de la espiguilla es idéntica¹. Comparando los cortes transversales de las láminas, se nota que *M. microsperma* carece de pelos en la cara inferior y que el espesor de las láminas es algo mayor que en *M. tenella*. Este último carácter no tiene mucha importancia, por las posibles variaciones en el desarrollo individual de las dos plantas en cuestión. Para poder juzgar con exactitud las condiciones anatómicas de las dos especies, habría que comparar más material de diferente procedencia, para poder establecer los caracteres constantes.

Especies xerófilas perennes.

M. fastigiata (5 F y G), *M. asperifolia* (6, H-L), *M. gracillima* (5, A y B), *M. circinata* (5, C).

Si bien *M. fastigiata* a primera vista parece poseer una estructura anatómica idéntica a la de las especies anuales del tipo *M. ligularis*, observando detalladamente se nota, que las células

¹ Algunos autores consideran que la verdadera *M. microsperma* no pasa de Méjico, ocupando *M. tenella* su lugar en Sudamérica. No pude obtener material de *M. microsperma* de Méjico, para estudiar las probables diferencias con material sudamericano.



A — *Muchlenbergia rigida*, 27 × (Hitchcock n° 22165).
 B — *Muchlenbergia breviaristata*, 50 × (M. L. P. n° 04987).
 C — *Muchlenbergia coerulea*, 50 × (Parodi n° 10682).
 D — *Muchlenbergia filipes*, 58 × (Fredholm, n° 6091).
 E — *Epicampes stricta*, 27 × (Pringle, n° 11729).
 F — *Muchlenbergia phragmitoides*, 50 × (Min. Arg. n° 33016).
 G — *Muchlenbergia Holcyporua*, 33 × (Rodríguez n° 467).

En los dibujos esquemáticos significa:

- parénquima clorofiliano
- ▣ esclerénquima
- parénquima incoloro

epidérmicas son mucho menores y las membranas más gruesas, y que además posee fascículos mayores de esclerénquima, caracteres que se destacan aún más en ejemplares provenientes de lugares más secos que este material. Considero a *Muehlenbergia circinata* O. Ktze. como diferente a *M. gracillima* Torrey (= *M. nardifolia* Gr.). Si bien es muy afín a esta última, la anatomía de la lámina permite diferenciarlos de mejor manera de lo que sucede en algunas otras especies, que según sus autores, morfológicamente son netamente diferentes. Si bien es fácil identificar las especies de *Muehlenbergia* bajo el microscopio según su pertenencia a alguno de los tres grupos de la clave, no sucede lo mismo en cuanto a la determinación de la especie. Los grupos son muy homogéneos, presentándose además una gran variabilidad individual en las diferentes especies; en algunos casos estas variaciones no sólo se observan en material de diferente procedencia, sino también en una misma planta, según el desarrollo de la hoja¹, observándose láminas con diferente número de haces, mayor o menor cantidad de esclerénquima, haces rodeados por vainas parenquimáticas abiertas y cerradas, mayor o menor cantidad de pelos, etc. etc. El caso típico lo encontramos en *M. asperifolia*: se distinguen por su distribución geográfica y por ligeras variaciones en la morfología de la espiguilla, dos formas en la Argentina, *M. asperifolia f. typica* en la región del monte y de la llanura pampeana (preferentemente en suelos salobres) y *f. deserticola* en la zona montañosa del noroeste, desde la Puna de Atacama hasta Mendoza y el norte de la Patagonia. No existe ningún carácter fijo para establecer morfológicamente ni siquiera variedades de *M. asperifolia*, a pesar de que Philippi quiso separar la forma *deserticola* como *Sporobolus deserticolus*. Lo mismo que en la morfología externa sucede en la interna: hay variaciones, que se pueden apreciar en los dibujos que acompañan (6,H—L), pero no son ni suficientemente conspicuos ni constantes, como para

¹ Por esta razón, en lo posible he elegido la 2ª hoja de una innovación, practicando los cortes transversales más o menos a un centímetro de la ligula, pues únicamente de esta manera se tiene relativa seguridad de comparar material en igualdad de condiciones, pero aun así hay bastantes variaciones según el desarrollo del ejemplar. Además, en las plantas anuales no se puede seguir esta norma por razones obvias.

justificar una división sistemática. Por otra parte, estudiando la anatomía de especies americanas extra-argentinas y comparándolas entre ellas y con las especies argentinas, se podría llegar a pensar, que algunas especies tendrían que ser consideradas mas bien como razas geográficas de una sola especie. *M. Bourgaei* (5, E) por ejemplo, podría ser considerada anatómicamente otra forma de *M. asperifolia*.

Especies psamófilas perennes

Lo que se explicó en el párrafo anterior, puede aplicarse también al caso de *M. breviaristata*, *M. Holwayorum*, *M. phragmitoides*, *M. rigida* y *M. coerulea*. Como se aprecia en los dibujos (láminas 1 y 2), el parecido en la estructura anatómica es notable. La especie que más se diferencia de las otras es *M. coerulea* (1, C), especie argentina, por la configuración de la lámina en cuanto a espesor y alternancia de los haces: un haz primario grande alterna con un haz secundario pequeño, mientras que en las otras especies un haz primario grande alterna con haces secundarios y terciarios pequeños, siendo las láminas en general más anchas y menos espesas. Sin embargo, estos caracteres no tienen la importancia en este caso como la tienen en otros géneros y especies, donde son rasgos constantes de la anatomía foliar. Tomando como ejemplo *M. breviaristata* (1, B y 2, I), la configuración de la lámina varía notablemente según la distancia de la lígula a la que se practican los cortes, y según el material elegido. Por supuesto que no varían las características generales, enunciadas anteriormente para el grupo III, pero sí el ancho, el espesor, la alternancia de los haces, la cantidad de esclerénquima, etc. Lo mismo parece suceder en la morfología floral, porque un ejemplar de herbario, proveniente de Tucumán, La Lagunita, Rodríguez n° 467, fué clasificado por Parodi como *M. breviaristata*, mientras que A. Chase lo clasificó como *M. Holwayorum*, agregando "first seen from Argentine". Esto significa que, estudiando las especies en cuestión detalladamente se llegue posiblemente a la conclusión que se trate de una sola especie, *M. breviaristata* (Hackel) Parodi

cuya distribución geográfica abarcaría Bolivia y Argentina.⁽¹⁾ Por otra parte, *M. rigida* (1, A) tampoco se diferencia anatómicamente lo suficiente de *M. Holwayorum*, de manera que posiblemente haya una sola especie, desde México hasta la Argentina, con razas geográficas o formas². *M. phragmitoides* (1, F y 2, H) podría constituir muy bien un tal caso, y hasta talvez también *M. coerulea*. Las diferencias anatómicas existentes se podrían explicar en base a diferencias del habitat. Comparando *M. filipes* (1, D) de Norteamérica, con las especies antes citadas, se observa que si bien reúne las características del grupo, es la única especie que verdaderamente presenta un carácter diferencial, por tener escotaduras en la epidermis inferior, provistas de pelos, y por la configuración diferente de las vainas parenquimáticas de los haces.

La lámina 7, presenta ejemplos de géneros afines. Como se observa, *Lycurus alopecuroides* (7, A y B) y *Lycurus phleoides* (7, D y E), lo mismo que *Sporobolus virginicus* (7, C) corresponden al tipo anatómico de las especies xerófilas perennes de *Muehlenbergia*. *Epicampes Bourgaei* (7, E y F) ocupa un lugar algo diferente, por el aspecto general de la lámina, ya que ninguna de las especies aquí estudiadas posee una nervadura media de este tipo. Sin embargo, observando la estructura de un haz en particular, no se nota ninguna diferencia con las especies psamófilas. Probablemente se puede considerar como afin.⁽³⁾

CONCLUSIONES

Habiendo estudiado la anatomía foliar de 22 especies de *Muehlenbergia*, 2 especies de *Lycurus*, 2 especies de *Epicampes*, y conociendo además las características histofoliarias del género *Sporobolus*, llego a las siguientes conclusiones:

- ¹ Lámina B y G y lámina 2, I-J.
- ² Estudiando *Epicampes stricta* Presl de México, he comprobado que en la anatomía foliar no existe ninguna diferencia con *M. breviaristata*, salvo que las láminas son más anchas. Es posible que también esta especie, como ya algunas otras, tenga que ser referida al género *Muehlenbergia*, como por ejemplo *M. coerulea* (Gr.) Mez (= *Epicampes coerulea* Gr.).
- ³ *M. pauciflora* (5, D) es prácticamente idéntica a *Sporobolus virginicus*. No quisiera sacar conclusiones, antes de haber visto más material.

Todos estos géneros coinciden en la misma estructura anatómica de las láminas: parénquima clorofiliano en corona (tipo I de anatomía foliar), carácter que se opone a la estructura de las Agrostídeas en general. Como también los caracteres citológicos de estos géneros difieren fundamentalmente del resto de la tribu, se deduce que su posición sistemática natural es cerca de aquellos géneros con los que comparten características comunes, en este caso *Eragrostis*; en uno de sus últimos trabajos, R. Pilger¹ propone un cambio fundamental en la sistemática de las Agrostídeas, disolviendo la tribu y refiriendo los diferentes géneros a otras tribus, en las cuales se encontrarían entonces géneros con espiguillas uni- y plurifloras. Los géneros que interesan aquí tienen que ser incorporados en la tribu *Eragrostae* en varias subtribus. Las *Sporobolinae*, según Pilger, comprenderían los géneros *Sporobolus*, *Epicampes*, *Sphaerocarpyum*, *Blepharoneuron*; a las *Lycurinae* pertenecerían *Lycurus* y *Perieilema*. La posición exacta de *Crypsis* y *Heleochloa* queda por establecer todavía, lo mismo que la de *Muehlenbergia*. De todas maneras, el estudio anatómico demuestra que se trata de géneros muy emparentados, resultado que es confirmado por la cariología.

Las especies tratadas en este estudio demuestran poseer estrechas relaciones entre su habitat y la estructura anatómica foliar. Se pueden establecer 3 grupos: especies higrófilas, especies xerófilas (diferenciándose las especies anuales de las perennes) y especies psamófilas. Las especies argentinas pueden ser identificadas según su anatomía foliar. Probablemente algunas especies americanas tengan que ser consideradas como formas de adaptación a diferentes habitat de otras especies.

Especies higrófilas son: *M. Schreberi* (en la Argentina) y *M. sylvatica*, *M. mexicana* en Norte América; especies xerófilas, o mejor dicho xeromorfos, *M. asperifolia*, *M. circinata*, *M. gracillima*, *M. fastigiata* (en la Argentina), *M. Bourgaei*, *M. pauciflora* en Norte América; de estas especies xeromorfos perennes se distinguen las especies xeromorfos anuales por su diferente estructura anatómica: epidermis menos protegida, menor cantidad de esclerénquima, aspecto general de un corte de la

¹ *Additamenta agrostologica*. - *Bot. Jahrb.* 74, Heft 1. 1948.

lámina menos compacto que en las especies perennes: *M. atacamensis*, *M. peruviana*, *M. ligularis*, (en la Argentina) que tienen su equivalente americano en *M. ligulata*; y *M. quitensis* y *M. tenella* en la Argentina que corresponden a *M. curtifolia* y *M. microsperma* en Norte y Sud América. El grupo de especies psamófilas está representado en la Argentina por *M. coerulea*, *M. breviaristata* y *M. phragmitoides* siendo *M. rigida*, *M. Holwayorum* y *M. filipes* extra-argentinas. Las especies argentinas pueden ser identificadas por una clave en base a caracteres anatómicos. Probablemente, la lista de especies puede ser reducida, ya que algunas pueden ser consideradas como formas o razas geográficas de una misma especie, dada la vasta distribución por 2 hemisferios. El género *Lycurus* es muy afín al género *Muehlenbergia*, teniendo las mismas características histofoliales; además es probable que las especies del género *Epicampes* tengan que ser incluídas en el género *Muehlenbergia*.

MATERIAL ESTUDIADO

Darw. - Instituto Botánica "Darwinion"; M.L.P. - Museo La Plata. - M.A.N. - Ministerio de Agricultura, Instituto de Botánica.

Muehlenbergia asperifolia (Nees & Mey.) Parodi

Catamarca, Antofagasta de la Sierra, 3400 m, a orillas de acequias, Cabrera n° 8333; Mendoza, M.L.P. 007788; Mendoza, Dep. Junín, 820 m, ex Herbario Ruiz Leal n° 3718, M.L.P. 002965.

Muehlenbergia atacamensis Parodi nov. spec.

Jujuy, La Quiaca, L. R. Parodi n° 9656 (Typus!)

Muehlenbergia Bourgaei Fourn.

Mexico, Morelos, Tres Marias, 10000 ft., Pringle, Pl. Mexicana 1903. Darw.s/número.

Muehlenbergia breviaristata (Hackel) Parodi

Salta, Sierra de Anta, M.L.P. n° 049847.

Muehlenbergia circinata O. Ktze.

Argentina: 1500 m desde Paso Cruz, O. Kuntze n° I 92, M.L.P. n° 007786.

Muehlenbergia coerulea (Gr.) Mez

Tucumán, Rio San José, 2200 m, L. R. Parodi n° 10682.

Muehlenbergia curtifolia Scribn.

Charleston, Nevada, Kyle Canyon, rock ledges, 2300 m. M. L.P. n° 035060.

Muehlenbergia fastigiata (Presl) Henr.

Jujuy, Dep. Yavi, Cangrejillos, suelo húmedo, Cabrera n° 9471; Jujuy, Puesto del Marqués, Dep. Chochinoca, 3500 m, césped en la llanura, M. L. P. n° 047120.

Muehlenbergia filipes M. A. Curtis

Florida, Osciola Co., Fredholm n° 6091, 1903, Darw. s/número.

Muehlenbergia gracillima Torr. (=M.nardifolia Gr.)

Catamarca, Cumbre de Ancasti, 1600 m, común en la estepa, M.L.P., n° 043418; Catamarca, El Viscote, M.L.P. n° 042925; Córdoba, Toledo, leg. Niedfeld 1928, L. R. Parodi no 8544; Mendoza, entre Rio Hondo y Arroyo La Faja, Covas n° 2068, Darw. s/número.

Muehlenbergia Holwayorum Hitch.

Tucumán, La Lagunita, 2200 m, Rodríguez n° 467, Darw. s/número (clasificado por A. Chase, con la observación: first seen from Argentina, 1938); el mismo material, L. R. Parodi n° 2851, clasificado por Parodi como M. breviaristata.

Muehlenbergia ligularis (Hack.) Hitchc.

Tucumán, Quebrada de la Queñoa, Rodríguez n° 452, hab. lechos de ríos, L. R. Parodi n° 2836.

Muehlenbergia ligularis f. *caespitosa* Parodi.

Córdoba, Pampa de Achala, Hunziker n° 1326, Darw. s/número; idem, 2200 m, Hunziker n° 6377, ex Herb. L. R. Parodi.

Muehlenbergia mexicana (L.) Trin.

St. Mary, Ohio, U.S.A., Darw. s/número.

Muehlenbergia microsperma (DC.) Kth.

Ecuador, Chimborazo, 1200 m, Hitchcock n° 20399, ex Herb. L. R. Parodi.

Muehlenbergia pauciflora Buckl.

Mexico, Chihuahua, Darw. s/número.

Muehlenbergia peruviana (Beauv.) Steudel (=M. nana Benth.)

Jujuy, Santa Catalina, 4000 m, M.L.P. s/número; Córdoba, Pampa de Achala, Burkart n° 7774; Tucumán, La Lagunita, 2200 m, Rodríguez n° 486, L. R. Parodi n° 2847.

Muehlenbergia phragmitoides Gr.

Catamarca, M. A. N. n° 33015 y 33016; La Rioja, Chilecito, Sierra Famatina, 2250 m, Parodi n° 8042.

Muehlenbergia quitensis (HBK) Hitchc.

Mexico, Mixcoac D.F., 834 M. St. Pierre (ex Herb. L. R. Parodi).

Muehlenbergia rigida (HBK) Kth.

Perú, Tarma, 3000 m, Hitchcock n° 22165, ex Herb. L. R. Parodi; Bolivia, La Paz, Buchtien n° 819, ex Herb. L. R. Parodi.

Muehlenbergia Schreberi Gmelin (= M. difussa Willd.)

Salta, Dep. Guachipas, Quebrada del Rio Grande, 1600 m, rara, M.L.P. n° 048471; Tucumán, Trancas, 1700 m, M.L.P. n° 017721.

Muehlenbergia sylvatica Torr.

Pennsylvania, U.S.A. Darw. s/número.

Muehlenbergia tenella (HBK) Trin.

Jujuy, Humahuaca, Tres Cruces, 2500 m, Venturi n° 8770, Darw. s/número; Jujuy, Cochinocha, Abra Pampa, 3400 m, Venturi n° 9368, Darw. s/número.

Lycurus alopecuroides Gr.

Tucumán, Tafí del Valle, Dinelli n° 637, ex Herb. L. R. Parodi.

Lycurus phleoides H.B.K.

Salta, Sierra de la Candelaria, 2500 m, M.L.P. n° 016505.

Epicampes Bourgaei Fourn.

Mexico, Jalisco, 4500 ft., Pringle, Pl. Mexicanae n° 11738, Darw. s/núm.

Epicampes stricta Presl

Mexico, D. F., lava fields near Cima, 10000 ft., Pringle n° 11739.

Sporobolus virginicus (L.) Kth.

Brasil, Rio de Janeiro, M.L.P. s/número.

BIBLIOGRAFIA

- AVDULOV, N. P., *Karyosystematische Untersuchungen der Familie Gramineen.* Bull. Appl. Bot. 43, supd. Leningrad 1931.
- DUVAL-JOUVE, *Histotaxie des feuilles des Graminées.* Ann. Sc. Nat. sér. 6, Bot. 1, 1875.
- HOLM, THEO, *Some new anatomical characters from certain Gramineae.* Beih. Bot. Ctrbl. 1901.

- HUNTER, A., *A Caryosystematic investigation in the Gramineae*. *Canad. Journ. Res.* 11, August 1934.
- HITCHCOCK, A. S., *Manual of the grasses of the United States*. 1935.
— *The grasses of Ecuador, Peru & Bolivia*. *Contrib. U. S. Nat. Herb.* 24, 1927.
- KEARNEY, TH., *The plant covering of Ocracoke Island*. *Contrib. U. S. Nat. Herb.* 1902.
- NIELSEN, E. L., *Grass studies. III: Additional somatic chromosome complements*. *Am. Journ. Bot.* 26, nº 6, 1939.
- PARODI, L. R., *Sinopsis de las Gramíneas argentinas del género Muehlenbergia*, *Physis* 9, 1928.
- PILGER, R., *Additamenta agrostologica*. *Bot. Jahrb* 74, Heft 1. 1948.
- PRAT, H., *La systématique des Graminées*. *Ann. Sc. Nat. sér. 10*, Bot. 17, 1935.
— *L'épiderme des Graminées, étude anatomique et systématique*. *Ann. Sc. Nat. sér. 10*, Bot. 14, 1932.
- STEBBINS, G. L. & LOVE, R. M., *A cytological study of California forage grasses*. *Am. Journ. Bot.* 28, nº 5, 1941.
- SCHWABE, H., *Contribución al estudio anatómico de las especies argentinas del género Sporobolus y sus relaciones con géneros afines*. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 2,4 1949.

(Presentado al II Congreso Sudamericano de Botánica, Sección Anatomía y Morfología Vegetal, en la sesión del 14 de octubre de 1948).
