

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE ESPECIES SUDAMERICANAS DE *ANDROPOGON* (GRAMINEAE)¹

Por GUILLERMO A. NORRMANN y CAMILO L. QUARIN²

Summary *Breeding systems in South American species of Andropogon* (Gramineae). Mode of reproduction, pollination behavior and fertility are reported for seven South American species of *Andropogon* "sensu stricto": *A. macrothrix* Trin., *A. selloanus* (Hack.) Hack., *A. leucostachyus* H.B.K., *A. bicornis* L., *A. hypogynus* Hack., *A. lateralis* Nees and *A. exaratus* Hack. Embryological survey showed these species reproduce sexually. Spikelets occur in pairs along the rachis, one sessile: **s**, the other pedicellate, **p**. Flowers may be hermaphrodite (**h**), female (**f**), male (**m**) or neuter (**o**). Hermaphroditism is recognized in *A. selloanus*, *A. macrothrix*, *A. leucostachyus* and *A. bicornis*, with a summarized array **s(h) + p(o)** per pair. Studies of pollen germination and pollen tube growth through fluorescence microscopy demonstrate these species to be selfcompatible. Seed setting in isolation also indicates they are self fertile and good seeders. Autogamy is suggested as their main breeding system. Floral arrangement in *A. lateralis* and *A. hypogynus* is **s(f) + p(m)** because sessile spikelets bear reduced indehiscent anthers. In both species, though self compatible and self fertile under experimental conditions, monoicism and partial protogyny account for geitonogamy and crosspollination. *A. exaratus* is an andromonoecious **s(h) + p(m)** that behaves as self sterile under self pollinated conditions. Fluorescence microscopy shows its own pollen incapable to penetrate the ovary and fertilize the egg. This self incompatibility barrier is overcome when another source of pollen is provided.

INTRODUCCION

La biología reproductiva de un organismo es un factor que regula la recombinación por generación, a través de un control operativo de la fertilización (Grant, 1975). Comprende el modo de reproducción (sexualidad, apomixis) y aquellas estructuras y respuestas ecofisiológicas que hacen que un vegetal se autofecunde o no (ver Darlington and Mather, 1949). Así, algunos sistemas restringen la recombinación génica y otros la promueven. La aplicación de estos fundamentos ha creado las herramientas clásicas del mejoramiento genético convencional. Su conocimiento no sólo es útil a fitomejoradores sino a sistemáticos, fitogeógrafos y ecólogos (Fryxell, 1957).

En este trabajo se presentan resultados concernientes a la biología reproductiva de siete especies sudamericanas de *Andropogon* L. Consideramos *Andropogon* en su sentido estricto, excluyendo *Bothriochloa*, *Schizachyrium*, *Hypogynium* y

Diectomis. De acuerdo al criterio de Pilger (1940), las especies aquí tratadas involucran a dos secciones del género: pertenecen a la sección *Leptopogon* Stapf: *A. bicornis* L., *A. leucostachyus* H.B.K., *A. macrothrix* Trin., *A. selloanus* (Hack.) Hack., *A. lateralis* Nees y *A. hypogynus* Hack. y a la sección *Notosolen* Stapf: *A. exaratus* Hack. La citogenética básica e importancia económica de algunas especies sudamericanas ya fueron tratadas anteriormente (Norrman, 1985). Esta información contribuye al conocimiento de la estructura reproductiva de gramíneas nativas que integran las pasturas naturales de grandes regiones de América subtropical.

De acuerdo a la bibliografía consultada, no existiría información relativa al método de reproducción y biología de la polinización de estas especies.

MATERIAL Y METODOS

Las plantas utilizadas en este trabajo fueron obtenidas a partir de semillas o trozos de matas coleccionadas en el nordeste de Argentina y sur de Brasil. Estas son las mismas utilizadas anteriormente (Norrman, 1985) y las localidades precisas de origen figuran en la Tabla 1, como asimismo los herbarios de depósito. Todas fueron cultivadas en el Jardín Experimental e Invernáculo de la Facultad

¹ Trabajo realizado en el Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE), Casilla de Correo 209, 3400 Corrientes, Argentina.

² Docentes de la Cátedra de Genética y Fitotecnia de la Facultad de Ciencias Agrarias, UNNE, y Miembros de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET.

Tabla 1.— Procedencia del material

<i>A. selloanus</i>	— ARGENTINA. Prov. Corrientes, 9 km W de Ituzaingó, ruta 12, N-45 (BAA, CTES, LIL, US). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, 30 km S de Cruzú Cuatiá, ruta 14, N-73 (BAA, CTES). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, ciudad de Corrientes, N-99 (CTES). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, San Cosme, Laguna Totorá, Q-3692 (BAA, CTES, ICN, US).
<i>A. leucostachyus</i>	— BRASIL. Est. Rio Grande do Sul, 10 km W de Sao Pedro do Sul, N-41 (BAA, CTES, US). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, 50 km NW de Virasoro, ruta 38, N-43 (BAA, CTES, US). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, 45 km E de Ituzaingó, N-46 (CTES).
<i>A. macrothrix</i>	— ARGENTINA. Prov. Corrientes, 17 km S de Santo Tomé, N-76 (BAA, CTES, US). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, ruta 40 y Ao. Chimiray, N-77 (CTES, US). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, Villa Olivari, 24 km W de Ituzaingó, N-78 (CTES, US).
<i>A. lateralis</i>	— ARGENTINA. Prov. Corrientes, 27 km E de Corrientes, N-70 (CTES). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, 20 km NW de Virasoro, ruta 38, N-71 (CTES, HUT). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, 17 km S de Santo Tomé N-72 (BAA, BAB, CTES, MICH, WIS). — BOLIVIA. Dpto. Chiquitania, K-1550 (CTES, F, IPB, ISC, MO, NY, SI, US).
<i>A. hypogynus</i>	— ARGENTINA. Prov. Corrientes, 36 km E de Ituzaingó, N-36 (BAA, CTES, US).
<i>A. exaratus</i>	— ARGENTINA. Prov. Corrientes, 45 km E de Ituzaingó, N-38 (BAA, CTES). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, 11 km N de San Carlos, N-100 (CTES). — ARGENTINA. Prov. Corrientes, Villa Olivari, 24 km E de Ituzaingó, N-101 y 102 (BAA, CTES, US).
<i>A. bicornis</i>	— ARGENTINA. Prov. Corrientes, San Cosme, Laguna Totorá, Q-3691 (BAA, CTES, ICN, US).

Los números de colección corresponden a G. Normann (N-); C. Quarín (Q-) y T. Killeen (K-) y las siglas entre paréntesis indican los herbarios.

de Ciencias Agrarias (Corrientes), donde se realizaron las observaciones de antesis, trabajos experimentales de polinización y se fijó material para estudios embriológicos y de fertilidad. Asimismo se realizaron observaciones a campo en poblaciones naturales de Argentina, Brasil y Uruguay, durante viajes de colección. Plantas de *A. lateralis* de Bolivia fueron coleccionadas por Timothy Killeen (n° 1550) y cultivadas en Corrientes. Material seco de varios herbarios (CTES, SI, LIL, BAA, CEN, ICN) fue utilizado para observaciones de estructura floral.

El modo de reproducción fue determinado a través del estudio de la megasporogénesis y desarrollo del saco embrionario, según las técnicas descritas por Normann y Quarín (1987). La germinación del polen fue determinada "in vivo" por autofluorescencia ultravioleta, de acuerdo a la técnica de Kho y Baer (1968). La misma técnica se utilizó en polinizaciones controladas para analizar la penetración y recorrido de los tubos polínicos.

La fertilidad de cada planta —porcentaje de espiguillas pistiladas que producen fruto— fue determinada bajo diferentes condiciones de polinización (Tabla 2). La condición de autopolinización

se refiere a la restricción absoluta a la entrada de polen foráneo durante la floración; se logró embolsando inflorescencias antes de la antesis (inflorescencias aisladas) o colocando plantas en aislamiento (plantas aisladas). En plantas monoicas se utilizó la geitonogamia forzada mediante la polinización manual de flores con polen de otras de la misma planta, como medida adicional de autopolinización. La condición de polinización cruzada se obtiene al asegurar la presencia de polen foráneo; ello se logró colocando juntas plantas de la misma especie cuando existe sincronía de antesis (polinización cruzada libre) o bien espolvoreando manualmente flores de una planta con polen de otra (polinización cruzada forzada). En ninguno de los métodos la autopolinización fue impedida.

Una vez establecido el modo de reproducción, el análisis de la secuencia autopolinización -auto-compatibilidad-autofertilidad, así como la detección de barreras en algunos de estos procesos, permiten establecer en las plantas sexuales la tendencia hacia la autogamia o alogamia. Se utilizan estos términos en su acepción funcional, donde el punto de referencia es el individuo y no la flor. Así, una planta es autógama cuando sus óvulos son fecun-

Tabla 2.— Porcentajes de producción de frutos en especies americanas de *Andropogon*.

	Autopolinización			Polinización cruzada	
	Inflorescencias aisladas	Plantas aisladas	Geitonogamia forzada	Libre	Forzada
<i>A. selloanus</i>	82,5	84,2		83,0	
<i>A. leucostachyus</i>	88,9	89,0		86,9	
<i>A. macrothrix</i>	85,9	80,0		88,0	
<i>A. bicornis</i>	89,0	84,2		86,0	
<i>A. lateralis</i>	1,5	7,0	78,8	32,0	72,4
<i>A. hypogynus</i>	7,0	11,0	70,6	37,5	75,3
<i>A. exaratus</i>	0,1	0,1		33,0	65,9

Para explicación de términos, ver Material y Métodos.

dados por polen de la misma planta y es alógama cuando el polen que fecunda sus óvulos proviene de otro individuo (Robles Sánchez, 1971).

RESULTADOS

1. Modo de reproducción

Cada ovario es uniovlado. A la madurez, el óvulo es hemiacpilótropo y está rodeado por dos tegumentos: sólo el interno está completamente desarrollado y el externo deja sin cubrir gran parte del óvulo. El canal micropilar está ocluido por células hipertrofiadas, tal como ocurre en otros géneros de gramíneas (Norrmann y Quarín, 1987). Estas células permanecen activas hasta la antesis; en ese momento se las observa deterioradas. Es posible que su función se relacione con la entrada del tubo polínico.

La célula arquesporial es única y subepidérmica. Se la reconoce por su forma alargada, su mayor tamaño en relación a células adyacentes y su citoplasma más claro; esta célula inicia el proceso meiótico y da lugar a la tétrada lineal de megáspo-

ras. Las tres ubicadas hacia la micrópila degeneran y sólo permanece activa aquella ubicada hacia la calaza; esta megáspora dará lugar por sucesivas divisiones mitóticas a un saco embrionario constituido por dos sinérgidas, una oosfera, dos núcleos polares y un conjunto de aproximadamente 15 antípodas. Este es el modelo típico de megasporogénesis y formación del saco embrionario en las gramíneas de reproducción sexual.

2. Polinización: estructuras y eventos

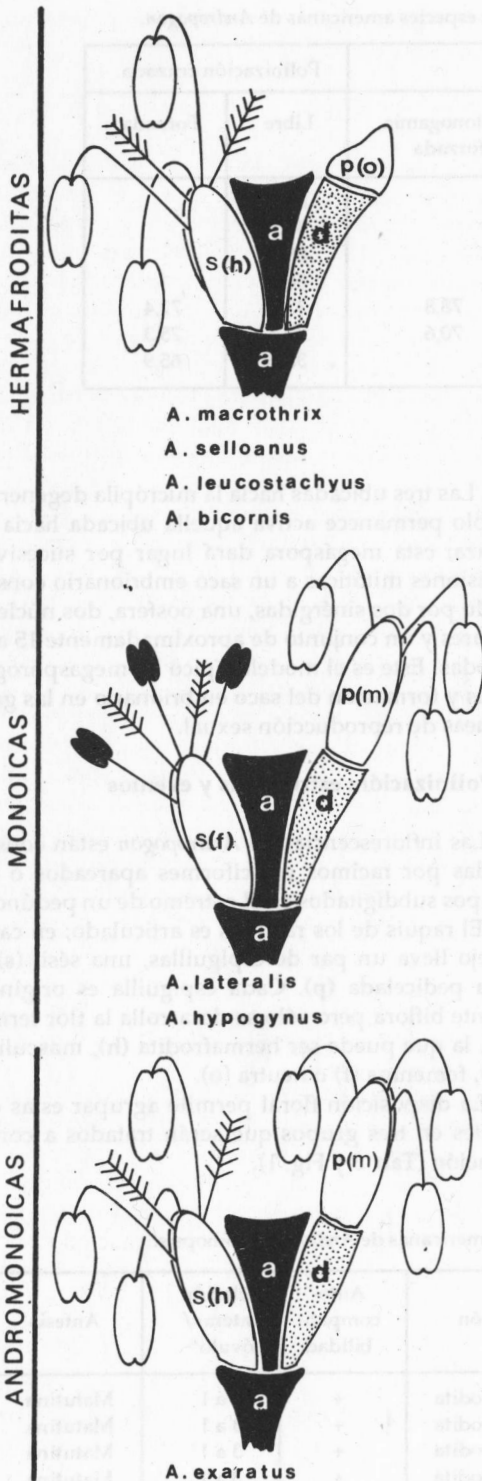
Las inflorescencias de *Andropogon* están constituidas por racimos espiciformes apareados o en grupos subdigitados en el extremo de un pedúnculo. El raquis de los racimos es articulado; en cada artejo lleva un par de espiguillas, una sésil (s) y otra pedicelada (p). Cada espiguilla es originalmente biflora pero sólo se desarrolla la flor terminal, la que puede ser hermafrodita (h), masculina (m), femenina (f) o neutra (o).

La disposición floral permite agrupar estas especies en tres grupos que serán tratados a continuación (Tab. 3 y Fig. 1).

Tabla 3.— Biología reproductiva en especies americanas de *Andropogon*. Sinopsis.

Especie	Cromosomas (2n)	Fórmula floral	Condición	Auto-compatibilidad	Relación anteras/ óvulo*	Antesis
<i>A. selloanus</i>	20	s(h) + p(o)	Hermafrodita	+	3 a 1	Matutina
<i>A. leucostachyus</i>	20	s(h) + p(o)	Hermafrodita	+	3 a 1	Matutina
<i>A. macrothrix</i>	20	s(h) + p(o)	Hermafrodita	+	3 a 1	Matutina
<i>A. bicornis</i>	60	s(h) + p(o)	Hermafrodita	+	3 a 1	Matutina
<i>A. lateralis</i>	60	s(f) + p(m)	Monoica	+	3 a 1	Vespertina
<i>A. hypogynus</i>	60	s(f) + p(m)	Monoica	+	3 a 1	Vespertina
<i>A. exaratus</i>	60	s(h) + p(m)	Andromonoica	—	6 a 1	Matutina

* Por par de espiguillas.



a. *Especies afines a Andropogon selloanus*: hermafroditismo

Fórmula floral: $s(h) + p(o)$. Relación anteras/óvulo por par de espiguillas 3:1. Cada par está conformado por una espiguilla sésil con una flor hermafrodita y otra pedicelada reducida a apéndices glumiformes (Fig. 1). La antesis es matutina y ocurre entre las 4 y 7 hs.

Son hermafroditas *A. selloanus*, *A. macrothrix*, *A. leucostachyus* y *A. bicornis*. Ellas poseen inflorescencias formadas por 2-8 racimos apareados o subdigitados, cada uno con 6-12 pares de espiguillas.

El proceso de antesis comienza con el aumento de turgencia de las lodículas que contribuye a la separación de glumas y glumelas; quedan así descubiertos dos estigmas plumosos rodeados por tres estambres. Luego, los estigmas y estilos emergen y los filamentos estaminales experimentan una rápida elongación que distancia los estambres de las espiguillas; inmediatamente se produce la dehiscencia de las anteras y el polen es liberado. Si bien todas las flores son casmógamas, a simple vista es posible observar que la autopolinización es posible pues los estigmas se ven colmados de polen.

El análisis experimental de la polinización y fertilización se inició aislando inflorescencias antes de la antesis; aproximadamente 2 horas después de producida la misma se fijaron pistilos. El estudio de los mismos con fluorescencia mostró un elevado porcentaje de granos de polen germinados sobre los estigmas (superior al 90%) y evidenció que el avance de los tubos a través de estigmas, estilos y ovario es normal, observándose tubos en la micrópila dentro de las dos horas posteriores a la polinización. El porcentaje de frutos formados (ver Tab. 2) en condiciones de autopolinización es similar al obtenido en polinización libre y superior al 80% en las cuatro especies. Todo ello indica que las mismas son autocompatibles, autofértiles y carecen de barreras a la autofecundación. La polinización cruzada es posible al ser las flores casmógamas; aún así, para que la misma fuese efectiva, debería existir alguna ventaja biológica del polen foráneo sobre el propio. En caso de no haberla, la autogamia parece inevitable.

b. *Especies afines a A. lateralis*: monoicismo

Fórmula floral $s(f) + p(m)$. Relación anteras/óvulo por par de espiguillas de 3:1. Las espiguillas séviles poseen una flor funcionalmente femenina por reducción de estambres; éstos son pequeños (1-1,5 mm) y con muy poco polen de baja vitalidad; consecuentemente la dehiscencia no se produce. Las espiguillas pediceladas llevan una flor mas-

Fig. 1.— Disposición floral en especies sudamericanas de *Andropogon*. a = artejo; d = pedicelo; s = espiguilla sésil; p = espiguilla pedicelada; m = masculina; f = femenina; o = neutra. Más explicaciones en el texto.

culina con 3 estambres de aproximadamente 3 mm. Este monoicismo se encuadra en el sistema de Connor (1979) como "espiguillas masculinas y femeninas mezcladas en una inflorescencia" y ocurre en *A. lateralis* y *A. hypogynus* (Fig. 1).

Las inflorescencias de *A. lateralis* están formadas por 2-7 racimos simples hasta con 14 pares de espiguillas por racimo; las de *A. hypogynus* por 8-20 racimos ramificados hasta de 20 pares de espiguillas por racimo. Ambas florecen al atardecer y poseen asimismo una separación temporal de los sexos, pues cada espiguilla sétil femenina florece antes que su correspondiente pedicelada masculina, constituyendo una protoginia parcial. El proceso de antesis comienza en las espiguillas sésiles del tercio distal de los racimos; 24-48 hs después florecen las pediceladas de esa misma zona de los racimos. Dependiendo del número y ramificación de racimos, una inflorescencia completa la floración de las espiguillas pistiladas sésiles en 3-4 días; otro tanto demoran las pediceladas, lo que implica un total de 7 u 8 días por inflorescencia.

Ambas especies pueden autopolinizarse por eitonogamia, ya sea con polen de otras inflorescencias o entre flores de una misma inflorescencia. Lo último es raro en *A. lateralis* pero más frecuente en *A. hypogynus*, debido a su elevada ramificación de racimos que permite la ocasional sincronía entre flores de diferente sexo. Consecuentemente, la producción de frutos es muy baja en inflorescencias aisladas de *A. lateralis* (1,5%; ver Tab. 2) y ligeramente superior en *A. hypogynus* (7%); la tendencia se mantiene al aislar plantas, con pobre producción de fruto en ambas especies (7% y 11% respectivamente).

Se forzó la geitonogamia para la determinación experimental de compatibilidad y fertilidad. Bajo estas condiciones, la germinación del polen es elevada (mayor del 90%) y la penetración de los tubos es normal, observándose tubos en la micrópila dentro de dos horas posteriores a la polinización. Otras inflorescencias con idéntico tratamiento fueron ensobradas hasta la cosecha y produjeron un alto porcentaje de frutos (78,8% en *A. lateralis*, 70,6% en *A. hypogynus* - Tab. 2). Las experiencias de polinización cruzada forzada no revelaron diferencias con la experiencia anterior en relación a polinización, germinación de polen, penetración de tubos polínicos y producción de grano (72,4% en *A. lateralis*, 75,3% en *A. hypogynus*). Todos estos elementos indican que ambas especies son experimentalmente autocompatibles y autofértiles. Sin embargo, la baja producción de frutos en aislamiento y la variabilidad existente en polinización libre (desde 14% hasta 53% de fruto formado) revela la existencia de barreras funcionales a la polini-

zación, representadas por el mismo monoicismo y la protoginia parcial.

c. *Andropogon exaratus*: andromonoicismo

Fórmula floral $s(h) + p(m)$. Relación anteras/óvulo por par de espiguillas 6:1. Las espiguillas sésiles son hermafroditas como en el grupo *a*; las pediceladas desarrollan una flor masculina que excepcionalmente es también hermafrodita y hace el par homógamo. El tamaño de estambres es similar en espiguillas sésiles y pediceladas. La antesis es matutina; las espiguillas sésiles florecen 24-48 hs antes que sus correspondientes pediceladas del par. Dado que ambas son estaminadas, la relación anteras/óvulo implica un "exceso de masculinidad".

A. exaratus forma menos del 1% de fruto en condiciones de autopolinización, evidenciando una clara autoesterilidad (Tab. 2). Las experiencias de autopolinización y posterior análisis con fluorescencia indican que la germinación de los granos así como la penetración de los tubos en los estigmas ocurren; sin embargo, antes de llegar al estilo, éstos son detenidos y muestran una típica reacción de incompatibilidad en sus ápices. En cambio, cuando el polen de otros genotipos es aplicado manualmente, la reacción de incompatibilidad no se manifiesta y los tubos llegan a la micrópila dentro de las dos horas posteriores a la polinización. Consecuentemente, la producción de grano se eleva a un 65,9%. Todas estas evidencias sugieren un sistema de autoincompatibilidad polen-pistilo controlado genéticamente.

DISCUSION

De acuerdo a Connor (1979), las *Andropogóneas* presentan gran variación en su estructura floral (hermafroditismo, monoicismo, andromonoicismo, ginomonoicismo) y sistemas reproductivos (sexualidad, apomixis). Aún a pesar de su minuciosa revisión, la carencia de información respecto a *Andropogon* es llamativa, pues se trata de un género bien representado mundialmente. En especies americanas, recién a partir de la presente década se publican estudios de biología reproductiva; cleistogamia en el grupo de *A. virginicus* de Norteamérica (Campbell, 1982) y poliploidía impar permanente en *A. ternatus* de Sudamérica (Normann y Quarín, 1987).

Como fuera planteado por Fryxell (1957), la descripción morfológica de la estructura floral es insuficiente para la determinación de un sistema de polinización. *A. exaratus* es un buen ejemplo de esta aseveración, pues aún cuando su disposición

floral y antesis aseguran la autopolinización, esta especie es autoestéril debido a autoincompatibilidad polen-pistilo. Con las especies monoicas ocurre algo similar. Así, mientras *A. hypogynus* fue reconocida como tal desde su descripción (Hackel 1883: "anteris rudimentis polline destitutis"), *A. lateralis*, en cambio, fue siempre considerada andromonoica (Nees, 1829; Hackel, 1889; Barcellos y Valls, 1980; Burkart y Toursarkissian, 1969). En general, dichos autores reconocen el dimorfismo estaminal pero ninguno hace referencia a la funcionalidad de las anteras en las espiguillas pistiladas. Campbell y Windisch (1987), en un estudio sobre hibridaciones naturales de *A. lateralis* en Brasil, cuantifican el contenido de granos de polen por antera en espiguillas pediceladas (2300) y sésiles (200) pero desafortunadamente tampoco hacen mención alguna a su funcionalidad. En material argentino el monoicismo funcional está generalizado, puesto que las anteras de las espiguillas sésiles son indehiscentes; lo mismo ocurre en las poblaciones de Brasil, Uruguay y Bolivia que pudimos observar en floración.

Podemos concluir que las especies hermafroditas *A. macrothrix*, *A. selloanus*, *A. leucostachyus* y *A. bicornis* carecen de barreras a la autopolinización y autofecundación; consecuentemente son grandes productoras de frutos en aislamiento y sus poblaciones son relativamente homogéneas morfológicamente. Estas evidencias sugieren una fuerte tendencia a la autogamia. Las especies monoicas *A. lateralis* y *A. hypogynus*, aún cuando son autofértiles en condiciones de geitonogamia forzada, manifiestan dificultades en la autopolinización debidas al monoicismo y a la protoginia parcial. Estas barreras implican una fuerte tendencia a la alogamia que puede explicar la gran variabilidad existente en poblaciones naturales y que va desde el color de los estigmas hasta el vigor general de las plantas. Esta misma variabilidad natural permite alentar expectativas de mejora genética, las que pueden ser llevadas a cabo por métodos convencionales de fitotecnia. Por último, la andromonoica y

autoincompatible *A. exaratus* carece de la plasticidad y éxito adaptativo de las anteriores ya que vive restringida a determinadas zonas pantanosas del NE Argentino, Paraguay y Brasil.

BIBLIOGRAFIA

- BARCELLOS, A. M. & J. F. VALLS, 1980. O gênero *Andropogon* L. (Gramineae) no Rio Grande do Sul. Anuario Técnico de I.P.Z. "F. Osorio" 7: 317-410.
- BURKART, A. & M. TOURSARKISSIAN, 1969. *Andropogoneae*, in Burkart, A. (ed.) "Flora Ilustrada de Entre Ríos", Parte II: Gramíneas. Colección Científica INTA 6: (3): 447-508, Buenos Aires.
- CAMPBELL, C. S., 1982. Cleistogamy in *Andropogon* L. (Gramineae). Amer. J. Bot. 69: 1625-1635.
- & P. WINDISCH, 1987. Hybridization among three species of *Andropogon* (Poaceae, Andropogoneae) in Southern Brazil. Bull. Torrey Bot. Club 114: 402-406.
- CONNOR, H. E., 1979. Breeding systems in the grasses: a survey. New Zealand J. of Botany 17: 547-574.
- DARLINGTON, C. D. & K. MATHER, 1949. The elements of genetics. George Allen & Unwin Ltd., London.
- FRYXELL, P. A., 1957. Mode of reproduction of higher plants. Bot. Review 23: 135-233.
- GRANT, V., 1975. Genetics of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- HACKEL, E., 1883. Gramineae in Martius, C.F.P. Flora Brasiliensis 2 (3): 245-319.
- 1889. Andropogoneae in De Candolle, A. C.: Monographie Phanerogamarum 6: 359-499.
- KHO, Y. & J. BAER, 1968. Observing pollen tubes by means of fluorescence. Euphytica 17: 298-302.
- NEES ab ESENBECK, C., 1829. Agrostologia brasiliensis. 608 pgs. Stuttgart & Tübingen.
- NORRMANN, G. A., 1985. Estudios citogenéticos en las especies de *Andropogon* (Gramineae) de Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot. 24: 137-149.
- & C. QUARIN, 1987. Permanent odd polyploidy in a grass (*Andropogon ternatus*). Genome 29: 340-344.
- PILGER, R., 1940. Gramineae III, Upterfam. Panicoideae en Engler & Prantl, Die Natürl. Pflanzenfam. ed. 2, 14e: 1-208. Leipzig.
- ROBLES SANCHEZ, R., 1971. Terminología fitogenética y citogenética. Herrero Hnos., México.