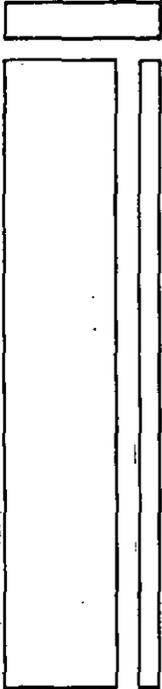




Universidad de la República
FACULTAD DE AGRONOMIA



**DESARROLLO DE LAS
CUBIERTAS DEL CARIOPSE DE
Paspalum dilatatum Poir.
(*Poaceae*)**

P. IZAGUIRRE - ARTUCIO y GONZALO ZILIANI

BOLETIN DE INVESTIGACION N° 14

MONTEVIDEO

1988

URUGUAY

El 'Boletín de Investigación' es una publicación seriada que recoge los resultados de las investigaciones realizadas por el personal académico de la Facultad de Agronomía, una vez que ellos fueron revisados y aprobada su publicación por la Comisión de Publicaciones Científicas. Las solicitudes de adquisición y de intercambio con este Boletín debe dirigirse al Departamento de Documentación, Facultad de Agronomía, Garzón 780, Montevideo - URUGUAY.

Comisión de Publicaciones Científicas:

Martín Buxedas, Primavera Azaguirre, Carlos Bentancourt (profesores),

Pablo Fernández (estudiante),

Roberto Malfatti (profesional).

Alicia Torres (comunicadora rural),

Desarrollo de las cubiertas del cariopse de *Paspalum dilatatum* Poir
(Poaceae)/ P. Izaguirre Artucio y Gonzalo Ziliani. -- Montevideo:
Facultad de Agronomía, 1988. --16 p. -- (Boletín de Investigación;
14)

CARIOPSE

EPIDERMIS

PASPALUM DILATATUM

TEGUMENTO

PERICARPO

Izaguirre de Artucio, Primavera

Ziliani, Gonzalo, coaut.

CDU 582.542.1

DESARROLLO DE LAS CUBIERTAS DEL CARIOPSE DE *Paspalum dilatatum* Poir. (Poaceae)

P. IZAGUIRRE - ARTUCIO* y GONZALO ZILIANI*

SUMMARY

The ontogenetic development of the caryopsis coat of *Paspalum dilatatum* Poir. is studied since the time of anthesis up to mature state, always in relation to the parallel development of embryo and endosperm. The major changes that take place in the following layers: aleurone layer, nucellus, ovule integuments and pericarp are described in detail.

Key words: caryopsis, coat, pericarp, epidermis, nucellus, integuments.

RESUMEN

Se presenta el desarrollo ontogenético de las cubiertas del cariopse de *Paspalum dilatatum* Poir, desde la antesis hasta la madurez, relacionándolas con el desarrollo paralelo del embrión y el endosperma. Se incluyen en detalle los cambios principales producidos en: capa de aleurona, nucelo, tegumentos del óvulo y pericarpo.

Palabras clave: cariopse, cubiertas, pericarpo, epidermis, nucelo, tegumentos.

INTRODUCCION

El desarrollo y la estructura del cariopse de las gramíneas ha merecido la atención de muchos investigadores (Narayanaswami 1954, 1955; Randolph 1936; Sanders 1955; Morrison 1975; Rost 1973; Rost et al. 1984; Bhatnagar & Chandra 1976; Bradbury et al. 1956; Anton, A. M., 1982; Izaguirre y Laguardia, 1987) y otros, encontrándose diferencias importantes no solamente en el embrión y el endosperma, sino

también en la estructura de las envolturas, relativas a las distintas especies estudiadas en cada caso.

El "pasto miel" (*Paspalum dilatatum* Poir.) en nuestro país ha sido estudiado en los aspectos citológicos (Albicette 1980, Coll 1976); embriológicos (Izaguirre y Ziliani 1979, Valdés 1976); de mejoramiento (Navarro 1976, Millot 1987; Rivas 1987) germinación (García 1971), etc. por su interés como excelente gramínea nativa a ser incorporada a praderas permanentes.

En el presente trabajo se estudia la ontogenia de la cubierta del cariopse, excluyendo las modificaciones que fueron estudiadas a nivel de la región placentaria por los mismos autores (Izaguirre y Ziliani, 1975) atendiendo principalmente a los cambios estructurales relacionados paralelamente con la evolución del embrión y del endosperma.

Se propone que la colecta de las muestras se realice de acuerdo a los 6 estadios morfológicos indicados en Materiales y Métodos relacionados con las diferentes etapas de la evolución interna del ovario en desarrollo. Se entiende que de ese modo se tiene una medida comparativa distinta que la de horas o días después de la polinización, como lo hacen otros autores, eliminando así las modificaciones que se producirían por influencia de factores ambientales varios (clima, suelo, época y toma de la muestra, región geográfica, altitud, etc.).

MATERIALES Y METODOS

Se trabajó con plantas de distinta procedencia, cultivadas en el Jardín Botánico de la Facultad de Agronomía que en distintas etapas de desarrollo fueron coleccionadas según los siguientes estadios morfológicos:

estadio 1: con panoja aún totalmente incluida dentro de la hoja bandera.

estadio 2: con panoja con la base incluida dentro de la hoja bandera, con polen maduro (antesis).

estadio 3 espiguillas con antenas maduras, dehiscentes (post-antesis).

estadio 4 espiguillas con anteras caídas y estigmas marchitos

estadio 5 espiguillas con cariopse de tamaño definitivo pero inmaduro

estadio 6 cariopse maduro

Las muestras representativas de los distintos estadios después de la fijación en FAA (95 cc. de alcohol 70°, 5 cc de ácido acético glacial y 5 cc de formaldehído) son pasadas por eritrosina a saturación en alcohol 70° y luego por la serie de deshidratación del alcohol butílico terciario para su inclusión en parafina. Los bloques de parafina se sec-

cionan a 10-15 micras con micrótopo American Optical M 26. Los cortes se colorean con safranina-fast green. Se hace el montaje definitivo en bálsamo de Canadá. Los cariopses maduros en estadio 6 se embeben en agua tibia durante 2 a 3 horas antes de la fijación.

Las microfotografías se obtuvieron con películas Panatomic X en microscopio Olympus Vanox, de las siguientes zonas del cariopse: a) porción opuesta a la región placentaria (dorsal mediana), b) porción ventral distal del cariopse y c) porción marginal del cariopse donde se encuentran los haces vasculares que innervan los estigmas, en sección longitudinal o transversal, según se indica en cada caso.

RESULTADOS

1. *Correlación de la morfología de la espiguilla con el desarrollo del cariopse* (Figura No. 1)

Los estadios morfológicos externos que se mencionan en materiales y métodos corresponden a determinadas estructuras internas del cariopse en desarrollo que se detallan a continuación.

Estadio 1. Es la etapa de megasporogénesis y gametogénesis descritas en trabajos anteriores (Izaguirre y Ziliani, 1979) que por muy tempranas, no se describen en este trabajo.

Estadio 2. Desde la formación completa del saco embrionario hasta las primeras etapas de la embriogénesis (embrión 32 - celular), pasando por la temprana formación del endosperma en etapa nuclear y principio de la degeneración nucelar (Fig. 1, 2a y 2 b).

Estadio 3. El proembrión es globoso, multicelular y el endosperma celular no alcanza a ocupar todo el volumen interno de la cavidad del óvulo, dejado por el agrandamiento de éste acompañado de la casi total desaparición del nucelo; en estado avanzado, comienza la formación de la capa de aleurona (Fig. 1, 3a y 3 b).

Estadio 4. En el embrión se esbozan, escudete, radícula y coleoptile; el endosperma ocupa todo el volumen del cariopse que aún no ha alcanzado su tamaño final (Fig. 1, 4a y 4b).

Estadio 5. Ambos, embrión y endosperma alcanzan tamaño definitivo; se esbozan comienzos de vascularización en el eje del embrión y en el escudete, pero las cubiertas del cariopse no han llegado a la reducción definitiva (Fig. 1, 5a y 5 b).

Estadio 6. Cariopse maduro, como en época de la cosecha. (Fig. 1, 6a y 6 b).

II. Modificaciones de la cubierta del cariopse

A. Capa de aleurona

Se origina en la periferia del endosperma central; es visible desde el estadio 3 avanzado y está formada por una sola capa de células (Fig. 3a, A), persistiendo así hasta la madurez del cariopse (Fig. 3 c y 3 d., A), con excepción de la zona placentaria, donde las células se hipertrofian (células de transferencia de aleurona) y pueden presentarse en dos o más capas (Izaguirre y Ziliani, 1975).

En el estadio 4 se ha observado con alguna frecuencia la invaginación de esta capa hacia el endosperma central, formando una estructura similar al endosperma lobado citado ya para *Paspalum scrobiculatum* (Narayanaswami, 1957). (Fig. 2d, Ai y Ei).

B. Nucelo

En la embriogenia temprana (estadio 2), el nucelo comienza a degenerar. La epidermis nucelar (Fig. 2a, Ne), uniseriada, de células alargadas axialmente, tiene pared tangencial externa más engrosada y cutinizada que la interna, con núcleo prominente. En el estadio 4 esta capa también se desorganiza por ruptura de las paredes radiales y de la tangencial interna en parte, persistiendo algo del contenido celular (Fig. 3b, Ne). Como resultado final en el cariopse prematuro (estadio 5) aparece una línea a veces doble formada por los restos persistentes de las paredes cutinizadas (Fig. 3c, Rc).

C. Tegumentos - Cubierta seminal

En el estadio 2 se observa que de los dos tegumentos del óvulo, el interno presenta dos capas de células y el externo tres o más según la zona (Fig. 2a, Te). Luego de la fecundación comienzan a desorganizarse; el externo lo hace en primer término, al producirse la ruptura de las paredes de las células conservando restos de contenido celular. En la iniciación del estadio 3, se observan ambos en la zona ventral y sólo el interno en la zona dorsal, donde se ha producido la destrucción en parte de las paredes radiales de las células, persistiendo restos dispersos de ellas aún en el estadio 3 avanzado. El tegumento interno es el último en desaparecer manteniendo la capa cuticularizada, que en el estadio 4 aparece ondulada como consecuencia del crecimiento del órgano (Fig. 3b, R y 3c, Rc). Esta capa constituye en el cariopse maduro (estadio 6), la cubierta seminal, comprimida, acelular (Fig. 3d, Rc).

D. Pericarpo

Corresponde a la pared carpelar, que rodea a la semilla propiamente dicha. El espesor del pericarpo es variable según la zona del grano considerada. En este trabajo consideramos:

<i>zona ventral</i>	la de la región placentaria que tiene el mayor espesor.
<i>zonas marginales</i>	a las dos que corresponden a los márgenes de las piezas que conforman el antecio. Tienen espesor intermedio entre la anterior y la zona dorsal.
<i>zona dorsal</i>	la opuesta a la ventral; es la que presenta el menor espesor
<i>zona basal</i>	la de la base del grano que es compacta y amplia
<i>zona apical</i>	la de la base del estilo, más laxa que la anterior en el curso de la ontogenia.

Antes de la fecundación (estadio 2 temprano) el pericarpo está formado por tres capas: la epidermis interna, el parénquima intermedio y la epidermis externa (Fig. 2a). Después de la fecundación, comienzan a delimitarse las siguientes: a) epidermis interna (células tubulares), b) células cruzadas, c) parénquima intermedio, d) hipodermis y e) epidermis externa.

a) epidermis interna. (células tubulares). Estrato uniseriado formado por células tubulares cuyo eje mayor es paralelo al eje longitudinal del grano y al de las células epidérmicas externas. En el estadio 2 tienen paredes poco engrosadas y mantienen restos del núcleo y contenido celular (Fig. 2a, Ct). En las zonas basal y apical, donde hay más masa de tejido subyacente, las células mantienen su forma prismática primitiva. En las zonas dorsal y ventral, se aplastan, esbozando ya la forma que adoptarán en lo sucesivo. En el estadio 3 joven tienen ya la conformación definitiva, inclusive en las zonas basal y apical, aunque el estrato es aún continuo y los núcleos comienzan a mostrar principios de degeneración. En el curso de la ontogenia las células se espacian (estadio 4, Fig. 3a. y 3 b, Ct) y las paredes se engrosan, lignificándose en el estadio 5 (Fig. 3c, Ct), quedando en el cariopse maduro comprimidas contra la cubierta seminal.

b) células cruzadas. Estrato de una o dos hileras de células alargadas con el eje mayor perpendicular al eje longitudinal del grano. En la zona marginal y ventral pueden tener más de una capa y su diámetro es mayor que en la zona dorsal y que en las células del estrato más arriba mencionado. En el estadio 2 son nucleadas, circulares en sección longitudinal del grano y de tamaño regular (Fig. 2a, Cc). En estadio 3 aún

conservan el núcleo, pero a causa del crecimiento rápido del grano y por ruptura de las paredes de las células vecinas externas (parénquima), se intercalan ambas capas entre sí (Fig. 3b, Cc). En corte transversal se ven en los estadios 3 y 4, las paredes engrosadas y lignificadas con notables puntuaciones. En los últimos estadios (5 y 6) se ven desorganizadas quedando sólo restos de paredes (Fig. 3c, Cc).

c) parénquima intermedio. Este parénquima constituye la mayor parte del volumen del pericarpo por lo menos hasta el estadio 4. En etapa joven (estadio 2) tiene 4-5 filas de células isodiamétricas en las zonas apical y basal y alargadas longitudinalmente en las otras zonas; tienen paredes delgadas, celulósicas. Se vuelve gradualmente laxo a medida que crece el órgano (estadio 3) quedando sus capas separadas por grandes espacios intercelulares. En la zona basal se mantiene como tejido compacto mientras que en la apical (Fig. 2c, Ppi) y marginales, las células se distorsionan perdiendo esa estructura más rápidamente. En la zona ventral (Fig. 3b, Ppi) tiene más capas y los espacios intercelulares son menores que en la zona dorsal (Fig. 3a, Ppi). En el estadio 4 comienza la ruptura de las paredes comprimiéndose el tejido notablemente. En los estadios 5 y 6 se convierte en 1-2 capas acelulares muy colapsadas (Fig. 3c, Ppi).

d) hipodermis. Estrato uniseriado de células grandes conspicuas de forma alargada en el sentido longitudinal del grano. En el estadio 2 no se ha diferenciado de las restantes capas subyacentes. En el estadio 3 temprano comienzan a engrosarse débilmente las paredes radiales y a lignificarse en parte (Fig. 2 b, H). En el estadio 4 se discontinúan (Fig. 3 b, H), espaciándose y se constata en ellas la presencia de almidón; en el 5, se visualiza cada vez menos, quedando por último (estadio 6), comprimidas contra el resto del parénquima.

e) epidermis externa. Estrato uniseriado más externo del cariopse, de células tabulares orientadas en el mismo sentido que la epidermis interna. En estadio 2 tienen las paredes engrosadas y las tangenciales externas cutinizadas (Fig. 2a, Pee). En el estadio 3 comienza la lignificación (Fig. 2b, Pee) de las paredes celulares. Al igual que en la capa anterior, fueron observados granos de almidón. Hasta el estadio 5 continúan engrosando las paredes, en mayor proporción las radiales y la capa mantiene aún su carácter celular (Fig. 3c, Pee). En el estadio 6 al producirse la ruptura de algunas de las paredes radiales, parecen alternarse células más largas con otras de menor dimensión (Fig. 3d, Pee).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El examen de los cortes seriados de cariopse en el estadio 4 mostró, no muy frecuentemente, la presencia de endosperma lobado, sobre todo en la zona media a distal, como consecuencia de la invaginación de la capa de aleurona, dando así evidencia de actividad mersitemática para esa capa celular (Fig. 2d, El). Se corroboran en este trabajo

las observaciones de Narayanaswami (1957) para *Paspalum scrobiculatum* y de Sass (1946) para una variedad de maíz.

La epidermis nucelar, donde Izaguirre y Ziliani (1975) observaron en la región placentaria células de transferencia, se reduce en la madurez del cariopse a la pared tangencial externa cuticularizada, apareciendo a veces como una doble línea. A nivel de microscopía óptica, es difícil discernir si corresponde sólo a restos nucleares o si además incluye capas cuticulares derivadas de la desorganización del tegumento interno. Según Morrison (1975) en trigo, la capa interna sería de origen nucelar y la capa externa de cutícula correspondería, a partir de sus observaciones con microscopía electrónica, a la cubierta seminal. Para Rost (1973) en *Setaria lutescens* esta capa electrónicamente densa correspondería a la cubierta seminal.

El tegumento externo persiste por lo menos hasta el estado de proembrión globoso (32-celular), a diferencia de lo observado en *Paspalum scrobiculatum* en que desaparece mucho antes.

En el pericarpo, la epidermis interna uniseriada, denominada "células tubulares" de Vogl (Percival 1921) fueron vistas por Narayanaswami en *Paspalum scrobiculatum* aunque Bhatnagar y Chandra en trigo, consideran que están ausentes y que la epidermis interna corresponde a las "células cruzadas", término propuesto por Percival (1921). Estas se encontrarían como capa adyacente a la epidermis interna.

El parénquima intermedio en el cariopse maduro, en nuestro material, queda reducido a restos de paredes comprimidas (una a dos capas), luego de pasar por varias etapas de transición ya descritas, mientras que en *Paspalum scrobiculatum* se describen como las mismas capas celulares para el grano maduro que las del grano joven, aunque algo colapsadas. Esto sugeriría que tal observación ha sido hecha sobre cariopse que no había alcanzado todavía el estado de madurez total.

En la epidermis e hipodermis se encontraron células conteniendo granos de almidón señalados sólo para la hipodermis en *Echinochloa frumentacea* (Narayanaswami, 1955) y para el mesocarpo en *Sorghum bicolor* (L.) Moench, envueltos en una matriz citoplasmática (Zeleznač y Varriano, 1982).

La mayor velocidad de llenado de grano, en estrecha relación con la síntesis y acumulación de hidratos de carbono, almidón en particular, se constata en nuestro material en los estadios 3 y 4, correspondientes a embrión globoso y principio de la diferenciación de sus órganos. En estas etapas se producen los mayores cambios a nivel de la estructura interna del cariopse, mientras que las cubiertas se van adaptando a este desarrollo. Es en estos estadios que se verifica el mayor incremento en volumen del grano. Esto es coincidente con lo observado en maíz (Randolph, 1936), donde la mayor velocidad de crecimiento ocurre entre los 10 y 20 días posteriores a la fertilización, correspondiendo a los estadios 3 y 4 de nuestro material.

En la cubierta del cariopse de *Paspalum dilatatum*, al igual que en las de la mayoría

de las gramíneas, las capas que la componen, sufren diversas modificaciones a lo largo de la ontogenia. Estas modificaciones son producto de la destrucción, colapso y presiones que ejercen unas capas contra otras durante el crecimiento del grano, sobre todo en las últimas etapas. Así, es evidente que estas capas resultarán discontinuas en la madurez y ubicarlas implica estudiar muchos niveles de cortes ya que no es posible encontrar todas las capas descritas en todas las secciones y microfotografías. La Figura 2b ilustra lo dicho más arriba, pues si bien se trata de un corte transversal, en ese sector no se observan las células tubulares como epidermis interna del pericarpo.

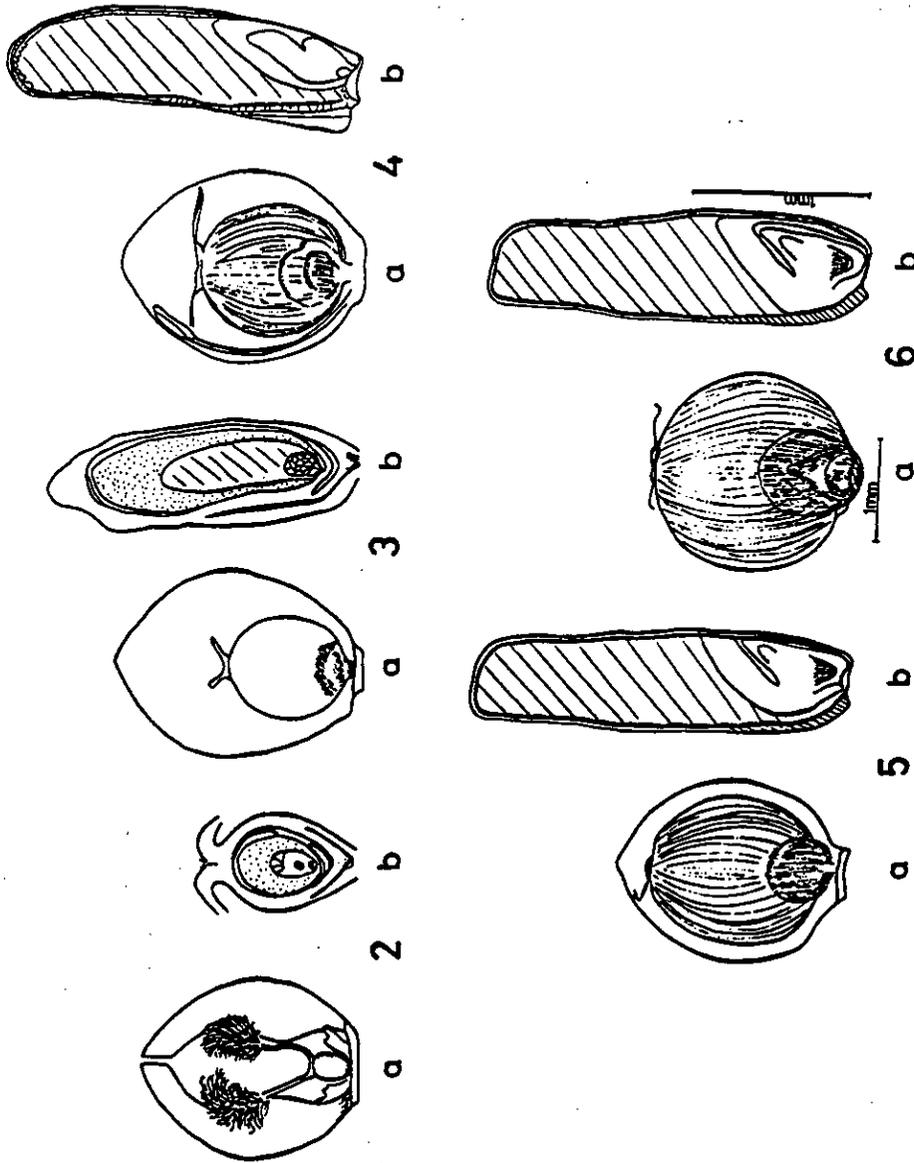


Figura No. 1. Correlación de la morfología de la espiguilla con el desarrollo del cariospe

2a y b, estadio 2; 3a y b, estadio 3; 4a y b, estadio 4; 5a y b, estadio 5; 6a y b, estadio 6.

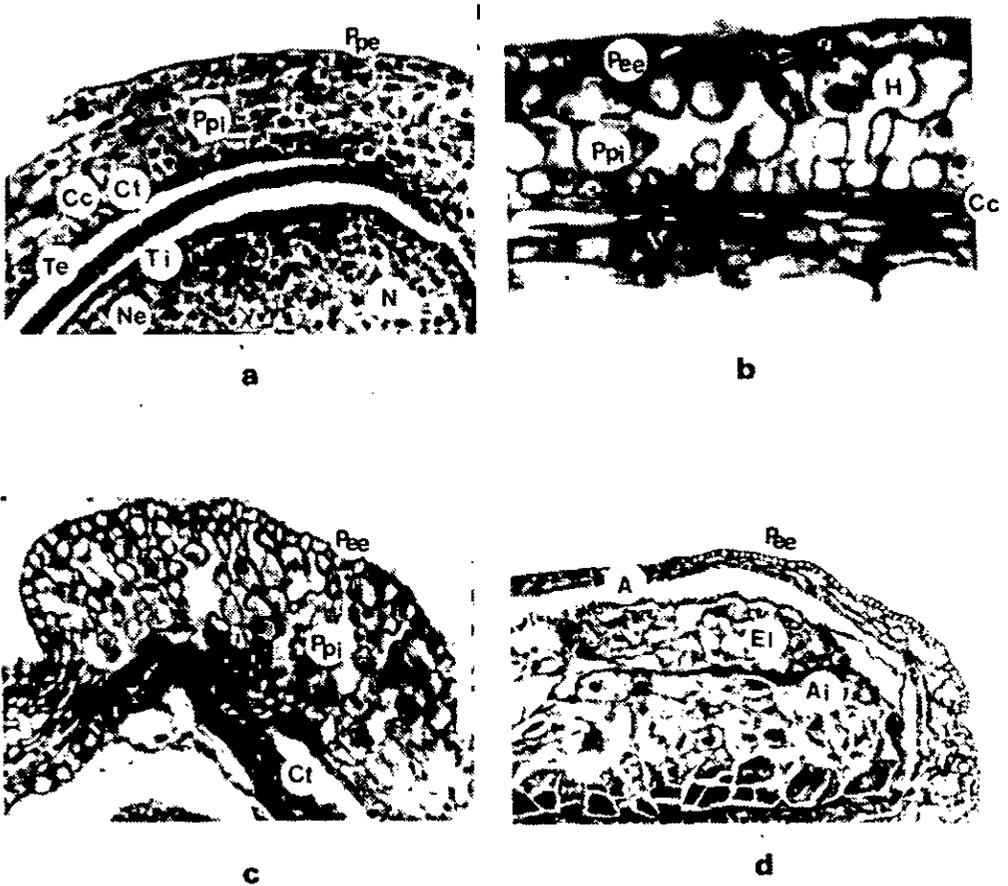


Figura No. 2 - 2 a) Sección longitudinal de ovario joven en estadio 2, mostrando pericarpio con epidermis externa e interna (células tubulares) y parénquima intermedio de células isodiamétricas, homogéneo. El tegumento externo de dos capas celulares y el interno adnado a la epidermis nucelar, ésta con grandes núcleos. 2b) Sección transversal de grano joven en estadio 3 avanzado, mostrando epidermis externa del pericarpio comenzando a lignificarse, hipodermis de células prominentes con paredes engrosadas, células cruzadas en dos estratos. Esta región del corte ño muestra en un estrato continuo las células tubulares correspondientes a la epidermis interna. 2c) Sección longitudinal de zona apical del grano en estadio 3, mostrando espeso parénquima intermedio del pericarpio, laxo. 2d) Sección transversal de zona apical del grano en estadio 4, mostrando endosperma lobado por invaginación de la capa de aleurona.

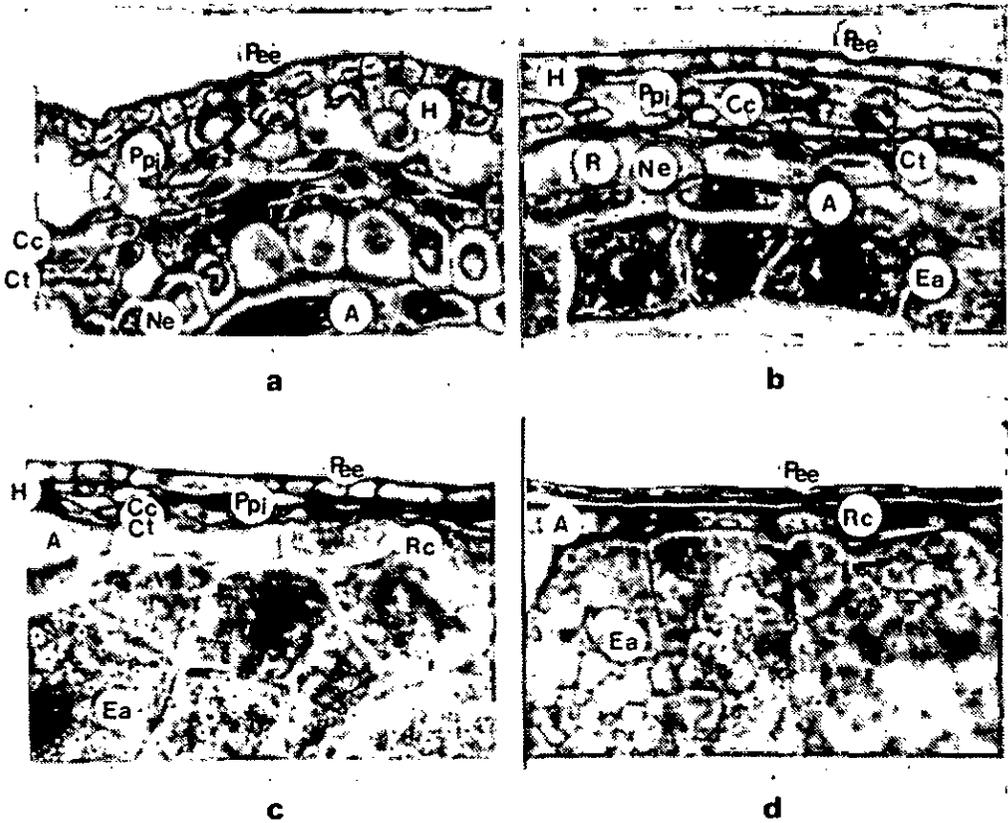


Figura No. 3 - 3a) Sección transversal del grano en estadio 3 avanzado, zona dorsal, mostrando parénquima intermedio del pericarpo laxo, hipodermis comenzando a discontinuarse, células cruzadas aún con núcleo, epidermis interna del pericarpo o células tubulares comenzando a espaciarse. La epidermis nucelar es aún de células grandes con paredes tangenciales gruesas. 3b) Sección longitudinal del grano en estadio 4, zona ventral, mostrando epidermis externa del pericarpo de células engrosadas, hipodermis discontinua con células espaciadas, parénquima intermedio con espacios intercelulares menores que en 3a, intercaladas con las células cruzadas. El nucelo se desorganiza y la cara tangencial externa aparece ondulada conjuntamente con restos del tegumento interno. 3c) Sección longitudinal del cariosome pre-maturo en estadio 5, zona dorsal. Se observan células cruzadas algunas desorganizadas intercaladas con células tubulares. Resto de epidermis del nucelo y del tegumento interno aparecen como una doble línea de cutículas, onduladas. 3d) Sección longitudinal del grano maduro en estadio 6, zona dorsal. Se observa continuidad de la epidermis externa del pericarpo y sólo las cutículas de nucelo y tegumento interno totalmente colapsadas.

ABREVIATURAS DE LAS LEYENDAS

P	pericarpo
Pee	epidermis externa del pericarpo
Ct	epidermis interna del pericarpo (células tubulares)
Ppi	parénquima intermedio del pericarpo
Te	tegumento externo del óvulo
Ti	tegumento interno del óvulo
Ne	epidermis nucelar
N	nucelo
A	capa de aleurona
Ai	aleurona invaginada
Ea	endosperma amiláceo
El	endosperma lobado o lóbulo del endosperma
Cc	células cruzadas
H	hipodermis
R	restos de epidermis nucelar y/o tegumento interno
Rc	restos cuticulares

BIBLIOGRAFIA

1. ALBICETTE, M. M. Estudio citogenético de *Paspalum dilatatum* tipo "Chiru" e híbridos interespecíficos con *Paspalum proliferum*. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía, 1980. 69 p.
2. ANTON, A. M. Estudios sobre la biología reproductiva de *Axonopus fissifolius* (Poaceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 21 (1/4): 130-181. 1982
3. BHATNAGAR, S. P. and SUDIR CHANDRA. Reproductive biology of *Triticum*. V. Post pollination development of nucellus, integument and pericarp in relation to time. Phytomorphology 26 (2): 139-144. 1976.
4. BRADBURY, D. M.; MAC MASTERS, M. and MAC CULL, I. Structure of the mature wheat kernell II. Microscopic structure of Pericarp, Seed Coat and other coverings of the Endosperm and Germ of Hard Red Winter Wheat. Cereal Chemistry 33: 342-360. 1956.
5. COLL, J. Citología de algunas especies nativas del género *Paspalum*. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía, 1976. 28 p.
6. GARCIA, J. A. Influencia de factores ambientales sobre el rendimiento y calidad de semillas en tres biotipos de *Paspalum dilatatum* Poir. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía, 1971. 28 p.
7. IZAGUIRRE, P. y ZILIANI, G. La región placentaria en la ontogenia del cariopse de *Paspalum dilatatum* (Gramineae). Revista de Biología del Uruguay 3 (2): 161-167. 1975.
8. ----- Tipos de megagametófito en *Paspalum dilatatum* Poir. ssp. *dilatatum* (Gramineae). Boletín de la Facultad de Agronomía (Uruguay) No. 132. 1979. 15p.
9. ---- y LAGUARDIA, A. Un nuevo enfoque hacia la definición del fruto de las gramíneas. Boletín de Investigación No. 3. Montevideo, Facultad de Agronomía, 1987. 16 p.
10. MILLOT, J. C. Perspectivas de mejoramiento en *Paspalum* a través de hibridación interespecífica. In Encuentro Internacional sobre Mejoramiento Genético de *Paspalum*. Nova Odessa, 1987. Resumos. Nova Odessa, S. P., Brasil, Instituto de Zootecnia, 1987.
11. MORRISON, I. N. Ultrastructure of the cuticular membranes of the developing wheat grain. Canadian Journal of Botany 53 (18): 2077-2087. 1975.

12. NARAYANASWAMI, S. The structure and development of the caryopsis of some Indian Millets. II. *Paspalum scrobiculatum*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 81 (4): 288 - 300. 1954.
13. - - - -. V. *Echinochloa frumentacea* Link. Phytomorphology 5 (2/3): 161-171. 1955
14. NAVARRO, G. et al. Poliembriones en *Paspalum dilatatum*. In Jornadas Argentinas de Botánica. Buenos Aires, Argentina, 1976. Resumen. Buenos Aires, Sociedad Argentina de Botánica, 1976.
15. PERCIVAL, J. The wheat plant. London, Duckworth, 1921. 463 p.
16. RANDOLPH, L. F. Developmental morphology of the caryopsis in maize. Journal of Agricultural Research 53 (12): 881-916. 1936.
17. RIVAS, M. Perspectivas de mejoramiento en *Paspalum* a través de hibridación intraespecífica. In Encuentro Internacional sobre Mejoramiento Genético de *Paspalum*. Nova Odessa, 1987. Resumos. Nova Odessa, S.P., Brasil, Instituto de Zootecnia, 1987.
18. ROST, T.L. Anatomy of the caryopsis coat in *Setaria lutescens*. Botanical Gazette 134 (1): 32-38. 1973.
19. - - - -; IZAGUIRRE DE ARTUCIO, P. and RISLEY, E. Transfer cells in the placental pad and caryopsis coat of *Pappophorum subbulbosum* Arech. (Poaceae). American Journal of Botany 71 (7): 948-957. 1984.
20. SANDERS, E. H. Developmental morphology of the kernel in grain sorghum. Cereal Chemistry 32: 12-25. 1955.
21. SASS, J. E. The development of endosperm and antipodal tissue in Argentine waxy maize. American Journal of Botany 33: 791-795. 1946.
22. VALDES BARREIRO, E. Desarrollo y ontogenia de la semilla de *Paspalum dilatatum*. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía, 1976. 19 p.
23. ZELEZNAK, K. y E. VARRIANO-MARSTON. Pearl Millet (*Pennisetum americanum* (L.) Lee) and Grain Sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) ultrastructure. American Journal of Botany 69 (8): 1306-1313. 1982.





