

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**FENOTIPADO DE LA GERMINACIÓN Y DEL PESO DE SEMILLAS DE UNA
POBLACIÓN DE LÍNEAS PURAS RECOMBINANTES DE *PASPALUM
FLAVESCENS* Y *PASPALUM PLURINERVE***

por

**Alfonso Sebastián CORTABARRÍA TRUJILLO
Matías Alberto VIDAL MAZZA**

Trabajo final de grado presentado como
uno de los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2023

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director: _____

Lic. Bioq. (Mag.) Nicolás Glison

Ing. Agr. (PhD.) Pablo Speranza

Fecha: 1 de marzo de 2023

Autor: _____

Alfonso Sebastián Cortabarría Trujillo

Matías Alberto Vidal Mazza

AGRADECIMIENTO

Sebastián Cortabarría: Quiero agradecer a mis familiares y amigos por acompañarme en este largo camino, principalmente a mis dos padres Alfonso y Magdalena, y a mis dos hermanos Federica y Joaquín que me apoyaron incondicionalmente hasta el día de hoy. Gracias a ellos y a mis abuelos por los buenos deseos pude alcanzar uno de mis objetivos en la vida. A Nicolás Glison por su paciencia, confianza y por todo lo que nos enseñó en esta linda etapa. Y a todos mis compañeros que me cruce en esta carrera, en especial a Matías, mi compañero de tesis, que sin él, esto no podría haberse concretado.

Matías Vidal: Gracias a mi familia por acompañarme en todo momento, en especial a mi padre que hizo posibles mis estudios. Quiero agradecer a Yussara, mi pareja y madre de mi hijo, por ayudarme a hacer de esto una realidad, por el apoyo incondicional y por acompañarme en este camino. Además agradecer a su familia que siempre estuvo presente en el proceso. Gracias a Nicolás por su profesionalismo y compromiso para guiarnos en esta linda etapa, también agradecer a Sebastián, gran compañero de tesis, con gran disposición y esfuerzo clave para lograr el éxito.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTO	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
I. INTRODUCCION	1
II. OBJETIVOS.....	2
A. Objetivos generales.....	2
B. Objetivos específicos	2
1. Objetivo específico 1	2
2. Objetivo específico 2	2
3. Objetivo específico 3	2
III. REVISION BIBLIOGRAFICA	3
A. Problemas en la producción de pasturas en el Uruguay	3
B. Características fisiológicas, morfológicas y genéticas del <i>Paspalum dilatatum</i>	4
C. Potencial forrajero y limitantes del <i>P. dilatatum</i>	4
1. Potencial forrajero del <i>P. dilatatum</i> en la región	4
2. Limitantes para la adopción productiva del <i>P. dilatatum</i>	5
D. Potencial de mejoramiento dentro de especies de <i>Paspalum</i> del grupo Dilatata	6
1. Limitantes para el mejoramiento genético de <i>P. dilatatum</i>	6
2. Especies sexuales de <i>Paspalum</i> del grupo Dilatata como alternativa para el mejoramiento genético	6
E. Dormición de semillas	8
1. Definición de dormición	8
2. Tipos de dormición	8
3. Control hormonal de la dormición: ácido abscísico y giberelinas	8
4. Efecto materno afecta el nivel de dormición primaria.....	9
5. Heredabilidad de la dormición	9

6. Peso de semillas y dormición	10
7. Germinación y dormición en <i>P. dilatatum</i>	10
F. Bases genéticas de la dormición	11
1. Principales genes que determinan la dormición	11
2. Métodos usados para detectar genes de dormición	11
3. Poblaciones de mapeo para análisis de QTL	12
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	13
A. Material vegetal y experimento a campo	13
B. Cosecha, acondicionamiento y peso de 50 semillas	13
C. Ensayos de germinación	14
D. Variables de germinación	14
E. Análisis estadístico	15
1. Modelo:	15
F. Estimación de heredabilidad y correlaciones entre variables	15
V. RESULTADOS	16
A. Variables de germinación	16
B. Variable IGA	17
C. Variables peso de 50 semillas	18
D. Correlaciones	18
E. Heredabilidad	19
VI. DISCUSIÓN	20
A. Diferentes niveles de dormición entre la población RIL de <i>Paspalum</i> y los parentales	20
B. Peso de las semillas y dormición	20
C. Correlaciones entre variables de germinación y variables IGA	21
D. Heredabilidad de la dormición	22
VII. CONCLUSIONES	23
VIII. RESUMEN	24
IX. SUMMARY	25
X. BIBLIOGRAFÍA	26

XI. ANEXO	35
A. Diseño experimental.....	35
B. Resultado de los análisis de la varianza (ANAVA) para cada variable.....	35

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

- Figura 1: Histogramas de variables de germinación de la población de líneas endocriadas recombinantes de *Paspalum* 16
- Figura 2: Histograma del índice de germinabilidad (IGA) de la población de líneas endocriadas recombinantes de *Paspalum* y media e intervalo de confianza para cada parental 17
- Figura 3: Histograma del peso de 50 semillas de la población de líneas endocriadas recombinantes de *Paspalum* y media e intervalo de confianza para cada parental 18
- Cuadro 1: Correlaciones entre las variables. Gi: Germinación inicial; Gp: Germinación parcial; Gf: Germinación final; IGA: índice de germinabilidad; Peso50: peso de 50 semillas (mg)..... 19
- Cuadro 2: Análisis de la varianza genotípica y ambiental para Gi, Gp, Gf, IGA y peso de 50 semillas.. 19

I. INTRODUCCION

El campo natural en nuestra región representa la mayor superficie del país, constituyendo la principal fuente de alimento en los establecimientos ganaderos y la única en la gran mayoría de ellos.

La incorporación de una gramínea C4 estival perenne a las pasturas sembradas de nuestro país le daría resiliencia y estabilidad ecológica, entre otros servicios ecosistémicos, aportando a la intensificación sostenible de los sistemas pastoriles. Su incorporación permitiría cubrir la falta de forraje en verano y otoño, balanceando la oferta de forraje a lo largo del año e impidiendo la invasión de malezas (Dear y Ewing, 2008).

La especie nativa con mayor potencial para cumplir ese rol es el *Paspalum dilatatum* Poir. (Dall'Agnol y Gomes, 1987). Es una especie de reproducción apomíctica de origen nativo de América del Sur, vulgarmente conocido como "pasto miel". Presenta alta calidad de forraje y tolerancia al déficit hídrico y a inundaciones. Sin embargo, presenta problemas en la dormición de semillas (Schrauf et al., 1995) que causa una emergencia de plántulas lenta y poco uniforme lo que dificulta el establecimiento del cultivo. Por ser apomíctica, los intentos de mejoramiento genético no han tenido éxito.

Paspalum dilatatum pertenece a un complejo de especies aloploidales, conocido como grupo Dilatata, donde existen cinco especies tetraploides sexuales que no presentan las limitantes para el mejoramiento de los biotipos apomícticos. Estas especies sexuales presentan una amplia variabilidad para características de interés agronómico.

En el presente trabajo, se fenotipó el peso y la germinación de semillas recién cosechadas de una población de líneas puras recombinantes generada a partir de la hibridación entre dos especies sexuales de *Paspalum* del grupo Dilatata: *P. flavescens* y *P. plurinerve*. Se usaron dos condiciones de temperatura consecutivas. Primero, 14 días en una alternancia diaria de 12 h con 15°C en oscuridad y 25°C con luz (15/25°C), y luego las semillas no germinadas se colocaron en condiciones de alternancia de 12 horas con 20°C en oscuridad y 30°C con luz (20/30°C) durante 7 días adicionales. También se cuantificó el peso de 50 semillas con réplicas de 50 semillas llenas identificadas por palpación.

II. OBJETIVOS

A. Objetivos generales

Fenotipar características fisiológicas y morfológicas de semillas de una población de líneas puras recombinantes obtenidas a partir del cruzamiento entre *Paspalum flavescens* y *Paspalum plurinerve*.

B. Objetivos específicos

1. Objetivo específico 1

Fenotipar la germinación y el peso de semillas recién cosechadas de la población de líneas puras recombinantes y los parentales. La germinación se evaluará en dos condiciones de temperaturas consecutivas buscando obtener más información sobre la dormición que evaluando una sola condición.

2. Objetivo específico 2

Estimar si hay diferencias en las variables entre los parentales y obtener la distribución de frecuencias de la población para las variables fenotípicas evaluadas.

3. Objetivo específico 3

Estimar los componentes de la varianza genética y ambiental y estimar la heredabilidad de cada variable. Además, analizar las correlaciones entre las variables.

III. REVISION BIBLIOGRAFICA

A. Problemas en la producción de pasturas en el Uruguay

El territorio Nacional tiene una superficie total de pastoreo de 14,3 millones de hectáreas. La producción en base a pasto en Uruguay tiene 4 alternativas, el campo natural, campo natural mejorado (campo mejorado o fertilizado), las pasturas cultivadas y los cultivos forrajeros anuales. Las pasturas cultivadas, el campo natural mejorado y los cultivos forrajeros corresponden al 18,3%. El campo natural abarca el 81,7%, constituyendo la principal fuente de alimento en los establecimientos ganaderos y la única en la gran mayoría de ellos. Analizando por rubro el que presenta mayor superficie explotada de pasturas es la lechería con el 60%, seguido por la agrícola-ganadera 23,2% y finalmente la ganadería con un 12,7% del área (MGAP. DIEA, 2020).

En nuestra región, que presenta un clima templado a templado cálido con humedad todo el año, el campo natural está constituido mayoritariamente por gramíneas perennes estivales C4, resistentes al diente y al pisoteo, pero con problemas en la reducción de su producción, y cambios desfavorables en su composición botánica. El campo natural presenta algunos problemas, como la destrucción de las pasturas más productivas, la predominancia de especies ordinarias y malezas, la ausencia parcial de leguminosas producto del bajo contenido de fósforo en el suelo y la acentuación de diferencias estacionales de producción (Carámbula, 1991).

En invierno en campo natural es donde se da la menor producción de forraje, debido a las bajas temperaturas y al sobrepastoreo ejercido por los animales sobre las especies invernales que sufren la defoliación en momentos donde la temperatura no promueve el crecimiento (Carámbula, 1991). Pero también, las pasturas sembradas con gramíneas invernales presentan deficiencias de producción en verano y otoño. Las gramíneas estivales perennes de metabolismo C4, sea en una pastura pura o en una mezcla con leguminosas, pueden complementar a las especies invernales para cubrir la falta de forraje. De esta forma, se logra aprovechar el aumento de temperatura y la baja disponibilidad de agua que se da en el verano, y balancear la oferta de forraje a lo largo del año (Dear y Ewing, 2008).

La intensificación de los sistemas de producción ganaderos y la necesidad de cubrir el déficit del campo natural, motivó el cambio hacia los mejoramientos y pasturas cultivadas. Estas tecnologías ofrecen mayor cantidad de forraje y de mejor calidad, pero utilizando mayor costo de energía y tecnología. Otros problemas en la producción de pasturas cultivadas son: los bajos porcentajes de implantación, la falta de equilibrio entre gramíneas y leguminosas

(Santiñaque y Carámbula, 1981) y la corta duración de la rotación forrajera (González y Astigarraga, 2012).

Es relevante que la especie C4 elegida sea del tipo productivo tierno o fino de buena aptitud para la producción de carne. Sin embargo, en el mercado nos encontramos con que la gran mayoría de especies comerciales perennes, son gramíneas C3 de ciclo invernal, que presentan picos de producción de forraje en primavera y otoño con fuertes déficits estivales e invernales.

B. Características fisiológicas, morfológicas y genéticas del *Paspalum dilatatum*

Paspalum dilatatum Poir. es una especie de origen nativo de América del Sur, vulgarmente conocido como “pasto miel”. Es una gramínea estival perenne con reproducción apomíctica. Su hábito de crecimiento es cespitoso y se presenta en forma de mata. Sus rizomas son cortos con manchas violáceas en sus hojas y su sistema radicular es muy extenso (Pizarro, 2000). Su inflorescencia está formada por 3 a 5 racimos que surgen de un eje central, unilateral de 4 a 11cm de longitud, con el raquis estrechamente alado. Presenta espiguillas en pares, regularmente empaquetadas y dispuestas en 2 a 4 filas, las cuales están formadas por una flor basal estéril y otra fértil sin raquilla.

Esta especie puede habitar en lugares variables, pero está muy bien adaptada a suelos profundos y fértiles. La planta que todos conocemos y con mayor distribución geográfica es el clon pentaploide apomíctico dominante, *P. dilatatum* var. *dilatatum* cuya fórmula genómica es $2n=2x=50$ (IIJJX). Al tener la capacidad de reproducirse por apomixis, sus semillas son idénticas a la planta madre (Bashaw y Forbes, 1958, Bashaw y Holt, 1958, Burson, 1991).

C. Potencial forrajero y limitantes del *P. dilatatum*

1. Potencial forrajero del *P. dilatatum* en la región

Al igual que otras especies con metabolismo C4, *P. dilatatum* muestra su máxima actividad fotosintética a altas temperaturas (Blaikie et al., 1988) lo que explica que su crecimiento óptimo este alrededor de los 30°C (Mitchell y Lucanus, 1962). Se distingue de otras especies de metabolismo C4 por la buena calidad de su forraje (Venuto et al., 2003), pero sobre todo por su capacidad de sobrevivir en invierno manteniendo los tejidos verdes, ya que presenta baja sensibilidad al congelamiento y resistencia a las heladas (Campbell et al., 1999). También, muestra tolerancia al déficit hídrico, justificado por la alta eficiencia en el uso del

agua (como otras plantas C4), y tolerancia a las inundaciones comunes en invierno.

La presencia de *P. dilatatum* en una mezcla de pasturas permite reducir la incidencia de malezas estivales como el *Cynodon dactylon* (L) Pers y dado que *P. dilatatum* presenta una capacidad competitiva moderada, su presencia no afecta a gramíneas invernales como *Festuca arundinacea* Schreb. (Tejera et al., 2016). Se ha evaluado que *P. dilatatum* puede alcanzar producciones de forraje entre 10 y 12,6 toneladas de materia seca por hectárea por año (Millot, 1969), considerándose uno de los mejores cultivos forrajeros potenciales ya que, además, permite alargar la vida de la pastura. Presenta buena aptitud engordadora por ser del tipo productivo “fino” (Rosengurt, 1979).

2. Limitantes para la adopción productiva del *P. dilatatum*

Al igual que otras gramíneas estivales perennes, *P. dilatatum* presenta problemas en la producción de semillas. El periodo de producción de semillas va desde el principio de la primavera y el fin del otoño, que además de extenso es irregular (Campbell et al., 1999, Pizarro, 2000). El período de cosecha no se debe retrasar demasiado ya que las semillas se desprenden naturalmente a los 15 a 18 días después de la antesis (Burson et al., 1978). El momento de mayor desprendimiento sucede entre los 300 y 400 grados-día posteriores a la emergencia de la panoja (Cuña et al., 2012). La falta de diferenciación entre la fase vegetativa y reproductiva condiciona la producción de forraje, el manejo del pastoreo y la fecha óptima de cosecha de semillas. Es por eso que el momento de cosecha de semillas debe definirse por genotipo, porque si se define un manejo uniforme se estaría perdiendo un gran volumen de semilla.

Otro problema es la calidad de la semilla. Presenta una baja cantidad de espiguillas llenas generalmente afectada por la temperatura, la humedad relativa mínima, la disponibilidad hídrica del suelo (Bennett, 1959, Pearson y Shah, 1981, Coll, 1991). Además, la infección de espiguillas por el hongo *Claviceps paspali* Stevens y Hall dificulta la cosecha por una miel que produce (Luttrell, 1977). Por último, las semillas viables presentan dormición (Schrauf et al., 1995) que provoca una emergencia de plántulas lenta y poco uniforme lo que dificulta el establecimiento del cultivo.

D. Potencial de mejoramiento dentro de especies de *Paspalum* del grupo Dilatata

1. Limitantes para el mejoramiento genético de *P. dilatatum*

Las gramíneas perennes estivales han sido postergadas en su domesticación y han tenido menor éxito en el mejoramiento en comparación a las especies templadas debido a las dificultades de su manejo reproductivo (Miles, 2001). *Paspalum dilatatum* no puede ser mejorado de forma tradicional porque su forma de reproducción apomíctica es una barrera genética para el mejoramiento (Burson, 1991). A lo largo de la historia, el objetivo del mejoramiento ha sido obtener materiales con resistencia a *Claviceps*, aunque no se obtuvieron materiales con significativo grado de resistencia (Reusch, 1961, Owen, 1951, Pearson y Shah, 1981, Burson, 1991). Se intentó generar variabilidad genética sobre la variedad apomictica “común” por medio de mutaciones por radiaciones (Bashaw y Hoff, 1962, Burton y Jackson, 1962) o mediante variación somaclonal y fusión de protoplastos (Davies y Cohen, 1992, Akashi y Adachi, 1992, Burson y Tischler, 1993) sin tener éxitos relevantes. Otra alternativa de mejoramiento podría ser captar la variabilidad de los clones apomícticos recombinantes, dado que hay reportes de variedades pentaploides fenotípicamente diferentes al “común”, fruto de la recombinación entre especies sexuales muy relacionadas (Machado et al., 2005). Esta opción se ve limitada por la poca frecuencia de la recombinación y la dificultad de identificarlos morfológicamente en el campo.

2. Especies sexuales de *Paspalum* del grupo Dilatata como alternativa para el mejoramiento genético

Paspalum dilatatum pertenece a un complejo de especies aloploiploides, conocido como grupo Dilatata (*Paspalum*, Poaceae) donde se reconocen especies apomícticas como *P. pauciciliatum*, la variedad “común” y la variedad Chirú de *P. dilatatum*. Además, en este complejo se reconocen 5 especies sexuales: *P. dasyleurum* Kunze ex. Desv., *P. flavescens* (Roseng, Arr. et Izag) Speranza y G. H. Rua conocido previamente como *P. dilatatum* subsp. *flavescens*, *P. plurinerve* Quarín, Valls y V. C. Rosso, antes conocido como *P. dilatatum* biotipo Virasoro, *P. vacarianum* Valls y V. C. Rosso, conocido como *P. dilatatum* biotipo Vacaria, y *P. urvillei* Steud. (Speranza et al., 2009, Rosso et al., 2022). Estas especies ocupan distribuciones geográficas particulares en zonas sub-tropicales y templadas de América del Sur (Rosso et al., 2022). *Paspalum dasyleurum* se encuentra en regiones centrales de Chile, *Paspalum flavescens* es nativo del sur de Uruguay y este de la Provincia de Buenos Aires. *Paspalum plurinerve* se encuentra en la Provincia de Corrientes y en el oeste del Estado de Rio Grande do Sul. *P. vacarianum* en el noreste de Rio Grande do Sul y en la

región del Planalto del Estado de Santa Catarina, y *P. urvillei* se ubica en todas las regiones mencionadas, excepto en Chile, y cubre, además, otras zonas en latitudes medias del continente (Rosso et al., 2022).

Al comienzo, las especies sexuales de *Paspalum* del grupo Dilatata se utilizaron para estudios citológicos como fuente de sexualidad para el mejoramiento de los apomícticos, sin ser considerados una alternativa agronómicamente viable (Bennett y Bashaw, 1966, Millot, 1969). La combinación de apomixis-sexualidad puede resultar una ventaja para el mejorador (Burton y Hanna, 1992), porque sería una forma de fijar por apomixis un vigor híbrido potencial como resultado de la combinación con los sexuales.

Actualmente, se maneja la alternativa de cruzamientos entre los sexuales porque pueden hibridarse artificialmente con distintos grados de fertilidad y brindan la oportunidad de explorar un pool genético más amplio (Schrauf et al., 2003, Speranza et al., 2009, Monteverde et al., 2022). Por más que algunas coexisten en el territorio, en la naturaleza el flujo génico es muy escaso. A pesar de ser tetraploides, presentan herencia disómica, o sea, se comportan como diploides como ocurre con el trigo (Speranza et al., 2009, Vaio et al., 2019). El mejoramiento podría basarse en seleccionar atributos vinculados a la floración, a la producción de semillas y a la calidad del forraje. La prioridad de mejoramiento para esta especie debe estar asociado a la producción de semilla de calidad y a mejorar el establecimiento a campo. La hibridación entre los parentales se realiza de forma manual, colocando polen de una planta en el otro parental. Se obtiene una F1 que comparte caracteres de ambos parentales, paso siguiente la F1 se autofecunda y se obtiene una F2. El método usado descendencia de una sola semilla tiene el objetivo de evitar pérdidas de genotipos durante las generaciones segregantes. Por autofecundaciones consecutivas llegamos a las generaciones F5 o F6 donde han alcanzado un estado de homocigosidad tal que su progenie tendrá una apariencia y un comportamiento uniforme (Poehlman y Allen, 2003).

En trabajos recientes en cruzamientos entre *P. flavescens* y *P. plurinerve* se observó que existe potencial de producir individuos con segregación transgresiva (Monteverde et al., 2022). La segregación transgresiva sucede cuando las plantas de la progenie poseen nuevas combinaciones de genes múltiples con efectos más positivos o más negativos para un carácter cuantitativo que los de las combinaciones presentes en uno o en otro progenitor. La segregación transgresiva es usada por los fitomejoradores para obtener individuos que son superiores a las líneas parentales en caracteres que se heredan de forma cuantitativa (Poehlman y Allen, 2003).

E. Dormición de semillas

1. Definición de dormición

Se define como un impedimento interno de la semilla para germinar en condiciones adecuadas de temperatura, humedad y oxígeno (Benech-Arnold et al., 2000). Cabe destacar que las semillas de las especies silvestres presentan mayor dormición que las de especies domesticadas (Gepts, 2004). Por tanto, no sorprende que la gran mayoría de las gramíneas perennes estivales presentan niveles de dormición significativos (Adkins et al., 2002).

2. Tipos de dormición

Las semillas de gramíneas presentan dormición fisiológica, que es una clase de dormición donde el agua no está impedida de ingresar al embrión, como el caso de la dormición física, y el embrión está completamente desarrollado, diferente a lo que ocurre en la dormición morfológica (Baskin y Baskin, 2004). La dormición fisiológica es la más extendida entre las plantas con semilla. A diferencia de los otros tipos, la dormición fisiológica es variable, lo cual se refleja en el concepto de niveles de dormición (Vegis, 1964). Un lote de semillas de una especie puede presentar diferentes niveles de dormición en el tiempo, afectado por condiciones del ambiente, dentro de una escala continua entre un máximo y un mínimo propio de la especie (Benech-Arnold et al., 2000). El nivel de dormición se puede visualizar al hacer germinar las semillas ante un rango de temperaturas, donde si las semillas germinan en un amplio rango de temperaturas, el nivel de dormición será bajo, y viceversa.

3. Control hormonal de la dormición: ácido abscísico y giberelinas

El ácido abscísico (ABA) y las giberelinas (GA) son hormonas vegetales que participan en la regulación de la dormición. Existen diversos trabajos y revisiones realizados mayoritariamente sobre especies modelo, como en *Arabidopsis*, tomate, tabaco (*Nicotiana* spp.), girasol (*Helianthus annuus* L.), cebada (*Hordeum vulgare* L.), y avenas (*Avena sativa* L.) (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). En dichos trabajos, se compararon fenotipos contrastantes en su dormición o mutantes con alteraciones en la síntesis, degradación y sensibilidad al ABA y a las GA. Estos estudios señalan al ABA como la hormona que induce y mantiene la dormición de las semillas. En algunos casos, la dormición primaria (dormición de las semillas al momento de ser cosechadas) se asocia al contenido de ABA endógeno. Sin embargo, es más común que la sensibilidad al ABA sea el indicador del nivel de dormición de una población de semillas (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). En

contraposición, las GA se conocen como las promotoras de la germinación (Hilhorst, 1995, Bewley, 1997, Foley, 2001, Kermodé, 2005, Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Las GA participan aumentando el potencial de crecimiento del embrión y debilitando los tejidos que lo envuelven (Bewley, 1997).

4. Efecto materno afecta el nivel de dormición primaria

La dormición primaria se impone sobre la planta madre durante el desarrollo de la semilla. El efecto materno refiere al fenómeno en el que el entorno materno donde las semillas se desarrollan influye en el fenotipo de su progenie. Los efectos maternos incluyen a tejidos de las semillas que son de herencia exclusivamente materna, como las cubiertas de las semillas, a los efectos del aprovisionamiento materno durante el desarrollo de las semillas, con recursos nutritivos, hormonas y proteínas, todos capaces de ser suministrados a las semillas por la madre (Fenner, 1991). Se debe considerar, también, la competencia entre semillas y la conexión vascular de cada una que es responsable del suministro de agua y de nutrientes durante el desarrollo. Finalmente, los factores de ambiente como la temperatura, el sombreado, el fotoperíodo, entre otros, son los factores relevantes para modificar la proporción de semillas maduras que exhiben dormición, comprobado en una amplia gama de especies. La temperatura aparece como el factor de mayor relevancia sobre la variación de la dormición año a año para plantas con mismo genotipo (Black et al., 1987, Nakamura et al., 2011).

5. Heredabilidad de la dormición

La dormición de semillas es una característica heredable cuantitativa. Esto implica que está determinada por un gran número de genes, que son muy influenciados por el ambiente (Jannink et al., 2009, Hilhorst, 2011, Bewley et al., 2013). A pesar de la incidencia del efecto materno, cabe aclarar que, para definir la dormición de una especie, lo genético suele ser más importante que lo ambiental (Meyer y Allen, 2009, Goggin et al., 2009, Wagmann et al., 2012). Dada la influencia del genotipo y del ambiente sobre la dormición, es esperable que exista variabilidad intra-específica entre poblacional (Andersson y Milberg, 1998, Wagmann et al., 2012). Esto implica que individuos de una misma especie presentan características morfológicas o fisiológicas distintas. En algunos casos, se encontraron diferencias dentro de las poblaciones tan grandes como entre las poblaciones (Jones y Nielson, 1999).

6. Peso de semillas y dormición

Una característica de las semillas que puede influir sobre la dormición, y que depende de los factores genéticos y ambientales, es el peso de las semillas. Hay estudios que se enfocan en buscar la relación entre el peso de las semillas y la germinación. En trabajos con *Stenocereus beneckeii* (Ehrenb.) A. Berger y Buxb., se obtuvieron los menores valores de germinación (11%) para semillas más pequeñas y mayores porcentajes, para semillas de tamaño intermedio (84%) (Ayala-Cordero et al., 2004). Otros trabajos en *Capsicum annum* muestran correlaciones positivas entre peso de semillas y germinación para colecciones de determinadas zonas, pero para colecciones de otras zonas las correlaciones son negativas (Hernández et al., 2010).

7. Germinación y dormición en *P. dilatatum*

Las semillas de *P. dilatatum* germinan y los plantines emergen a temperaturas cálidas con buena disponibilidad de agua (Schrauf et al., 1995, Cornaglia et al., 2005). Se conoce que la alternancia de temperaturas, la presencia de nitrato y luz, la estratificación en frío y el almacenamiento en seco son condiciones que permiten reducir el nivel de dormición (Johnston y Miller, 1964, Glison et al., 2015). La alternancia a 15/25°C es más restrictivo para la germinación que 20/30°C (Schrauf et al., 1995). En especies de *Paspalum* se sugiere una o dos semanas de estratificación en frío, o 6 meses de almacenamiento en seco para reducir significativamente el nivel de dormición (Glison et al., 2015). Hay diferencias en la dormición entre las distintas especies y la misma varía entre estaciones y años (Tischler y Burson, 1999, Glison et al., 2015). Hay registros de que *P. plurinerve* presenta un nivel de dormición menor a *P. flavescens* y a otros biotipos apomícticos de *P. dilatatum*, permitiendo mayor germinación en una misma condición o tratamiento (Glison et al., 2015, Glison et al., 2017).

Las semillas de las paníceas (Poaceae, Panicoideae) presentan espiguillas con cariopses completamente encerrados por dos brácteas rígidas: la lema y la palea del antecio fértil (Loch et al., 2004). Uno de los tratamientos más usado para debilitar la lema y la palea que envuelven al cariopse es la escarificación ácida o mecánica (West y Marousky, 1989, Glison et al., 2017). La extracción o debilitamiento de estas cubiertas produce un importante incremento en la germinación en un amplio rango de condiciones, por lo que la resistencia mecánica ha sido postulada como el mecanismo predominante de dormición (Fulbright y Flenniken, 1988, West y Marousky, 1989). Sin embargo, también existe un componente de la dormición a nivel de cariopse (Gallart et al., 2008, Duclos et al., 2013). *Paspalum flavescens* muestra una dormición impuesta por la lema más alta que *P. plurinerve* y también mayor dormición de semillas a nivel

del cariopse, reflejada en diferencias en la sensibilidad al ABA. El grosor de la lema no explica las diferencias para este rasgo (Glison et al., 2017).

F. Bases genéticas de la dormición

1. Principales genes que determinan la dormición.

Los genes que participan en el metabolismo y sensibilidad al ABA son importantes para la dormición. Están aquellos que codifican para enzimas de síntesis de ABA (NCED), de degradación de ABA (CYP707) y vías de señalización (ABI5, entre otros). El gen NCED es considerado el paso regulador clave en la biosíntesis de ABA en plantas (Rodríguez et al., 2015). CYP707A participa en la inactivación por hidroxilación del ABA. Mientras que en granos inmaduros de varias líneas de *Sorghum bicolor* (L.) Moench se observó que la sensibilidad al ABA del embrión tiene una fuerte correlación con la dormición del grano, siendo el ABI5 uno de los genes que participa en la señalización para producir abundante ABA (Rodríguez et al., 2009). GA2ox2 y GA3ox1 participan en el catabolismo de las GA. En estudios con líneas de sorgo se encontró que el contenido de GA aumentaba en la imbibición y antes de finalizar la germinación por la reducción en la expresión del gen GA2ox. El gen VP1 es expresado en semillas en desarrollo, y codifica un factor transcripcional que es un determinante clave de expresión génica específica de la semilla, y regula positivamente la señalización del ABA (McCarty et al., 1989). En arroz se descubrió que la proteína SDR4 está involucrada con la variabilidad de la dormición, cumple su rol en el establecimiento de la dormición y presenta distintos alelos (SDR4-k y SDR4-n) (Sugimoto et al., 2010). En arroz rojo, se identificó al gen SD7-1, que regula varias vías de síntesis de ABA y da como resultado un pico de ABA 10 días después de la polinización (Gu et al., 2011). En Arabidopsis, se identificó al gen DOG1 (DELAY OF GERMINATION 1) como el principal regulador de la dormición (Nakabayashi et al., 2012). Mientras que en trigo, se identificó al MFT (MOTHER OF FT AND TLF1, Nakamura et al., 2011), capaz de regular la germinación de las semillas a través de las vías de señalización del ABA y las GAs.

2. Métodos usados para detectar genes de dormición

En un principio, se usaron genotipos mutantes en un gen de interés para la detección de genes de la dormición, en particular, genes asociados a la síntesis, degradación y sensibilidad al ABA y a las giberelinas (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Más adelante, se comenzaron a usar métodos de genómica funcional, como por ejemplo: el análisis de QTL usando una población de mapeo genotipada es una herramienta poderosa para detectar genes

relevantes de características cuantitativas (Alonso-Blanco et al., 2006, Cantoro et al., 2016). Un QTL (Quantitative Trait Loci) es una porción de ADN que se correlaciona con la variación en el fenotipo de un carácter cuantitativo. En los últimos años, se publicaron numerosos estudios sobre la localización y detección de los QTLs relacionados a la dormición de semillas. Los análisis de QTL han brindado suficiente información para identificar varios componentes genéticos exclusivos para la dormición, como algunos asociados al metabolismo, a la sensibilidad a ABA, a las GA, y al control del desarrollo reproductivo (Nakabayashi et al., 2012, Liu et al., 2013).

3. Poblaciones de mapeo para análisis de QTL

Una población de mapeo se puede obtener cruzando parentales diferentes para algún fenotipo, y de su progenie y tras algunas generaciones, se puede obtener una población de líneas recombinantes endocriadas (RIL). Poblaciones de este tipo se han obtenido para *Arabidopsis* como para varias especies cultivadas (Alonso-Blanco et al., 2006, Nakamura et al., 2011, Cantoro et al., 2016). En los últimos años, se logró obtener una población de RIL (F6) derivada de la cruce entre una línea *P. flavescens* y *P. plurinerve*. Debido a que estas especies de *Paspalum* se diferencian en la dormición de semillas (como también en otras características), esperamos que dentro de esta población de RIL haya distintos comportamientos fenotípicos de germinación, con individuos ubicados a lo largo de rango de niveles de dormición posibles. Es decir que esperamos encontrar líneas con combinaciones distintas de alelos para cada loci que aporten o no a una mayor dormición. Las líneas recombinantes con mayor dormición estarán más asociadas genéticamente al parental con mayor dormición (*P. flavescens*), mientras que las líneas con menores restricciones en la germinación estarán más asociadas genotípicamente al parental con menor dormición (*P. plurinerve*).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

A. Material vegetal y experimento a campo

La población de RIL recombinante entre *P. flavescens* y *P. plurinerve* se obtuvo usando el método de descendencia de una sola semilla (DUS), que consiste en tomar al azar una semilla en cada generación por línea hasta alcanzar la F6. En esta generación, se espera que los individuos de la población alcancen un porcentaje de homocigosis lo suficientemente grande como para poder ser considerados líneas puras. Se lograron 176 RIL, las cuales utilizamos como material vegetal junto a los parentales.

El ensayo se instaló en setiembre de 2019 en el predio de Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay (34° 51' S, 56° 12' O, composición del suelo: 30% arcilla, 50% limo, 20% arena, 2,2% materia orgánica). El diseño del ensayo es de bloques completamente al azar. El ensayo consta de 3 bloques separados por 2 m. Cada bloque presenta 10 surcos, separados entre sí por 0,9 m, con 18 parcelas de 1 m lineal por surco, formando en total 180 parcelas por bloque (ver Anexo A). De estas, 176 parcelas fueron para las diferentes RIL, y 4 parcelas para los parentales (dos para *P. flavescens* y dos para *P. plurinerve*). Cada parcela se conformó con tres plantas F6 - F7 de una RIL o plantas de los parentales. Las plantas del ensayo crecieron en invernáculo y se trasplantaron en fase de macollaje. En toda el área del experimento, se instaló un cobertor de suelo negro para minimizar la emergencia de malezas y de otras especies de *Paspalum*.

B. Cosecha, acondicionamiento y peso de 50 semillas

La cosecha de semillas fue de forma manual, para aumentar la chance de recolectar semillas viables y de calidad. La cosecha se realizó en enero de 2020 y, dada la baja sincronía en la floración y emergencia de panojas entre genotipos y bloques, se requirió tres semanas para completar la cosecha de un número suficiente de semillas de todas las parcelas.

Las semillas cosechadas se guardaron en sobres de papel con su respectiva identificación. Cada sobre se dejó a temperatura de cuarto por una semana para que las semillas pierdan buena parte de la humedad que tenían al momento de ser cosechadas. Luego, se guardaron en heladera (4 a 6°C), dentro de bolsas herméticas con gel de sílice para su conservación en condiciones de frío y seco para que mantengan las características fisiológicas iniciales (Hopkinson y English, 2005). El peso de 50 semillas fue registrado para cada parcela, tomando de cada una dos réplicas de 50 semillas llenas. Las semillas

fueron seleccionadas por palpación para excluir semillas vacías o con esclerotos de *Claviceps paspali*.

C. Ensayos de germinación

Tres réplicas de 50 semillas de cada parcela fueron muestreadas. Cada réplica se colocó dentro de una placa de Petri de plástico de 10 cm de diámetro, con dos hojas de papel filtro y 5 mL de agua destilada.

Los germinadores fueron sometidos a dos períodos consecutivos con diferentes condiciones de germinación. Primero, se colocaron en cámaras durante 14 días con una alternancia diaria de temperaturas de 12 h a 15°C en oscuridad y 12 h a 25°C con luz (15/25°C). Estas condiciones son algo restrictivas para la germinación de estas especies. Al finalizar el primer período, se colocaron las placas de Petri en otra cámara en condiciones con 12 horas a 20°C en oscuridad y 12 horas a 30°C con luz (20/30°C) durante 7 días adicionales, que son condiciones más permisivas para la germinación. En total las placas estuvieron durante 21 días dentro de las cámaras. Las placas fueron envueltas con film para evitar pérdidas de humedad y en aquellas que fuera necesario se agregó agua destilada.

Luego de finalizados los 21 días del ensayo de germinación, se continuó con los germinadores a los que se les agregó 4 mL de una solución de KNO₃ al 0,2% y se los puso en cámaras con alternancia 20/30°C por 7 días extras para permitir la germinación de muchas semillas que se contaron como semillas viables. Las semillas que continuaron sin germinar, se cortaron longitudinalmente para visualizar la integridad del embrión y clasificarla como viable o muerta. El número total de viables es la suma de las germinadas en todas las condiciones más el número de semillas consideradas como viables en el corte longitudinal.

D. Variables de germinación

Para cada réplica se cuantificó el porcentaje acumulado de germinación a los 8 días (germinación inicial, G_i), y a los 14 días (germinación parcial, G_p) dentro del periodo con temperatura de 15/25°C. Luego, se contó a los 21 días luego del tiempo adicional a 20/30°C (germinación final, G_f). Se registró como germinada a la semilla que exhibía como mínimo la radícula o el coleoptile de 1 mm. El porcentaje de germinación se estimó como el número de semillas germinadas dividido el total de semillas viables. Además, se estimó un índice de germinabilidad (IGA) como una variable aditiva de G_p y G_f que pondera la germinación obtenida en las condiciones más restrictivas (15/25°C), donde $IGA = 2 \times G_p + (G_f - G_p)$ y el máximo valor posible es igual a dos ($IGA_{max} = 2$).

E. Análisis estadístico

Se usaron las herramientas estadísticas Infostat y Rstudio para analizar los resultados. Las variables de germinación, excepto IGA, fueron transformadas previo a los análisis con la función Logit ($\text{Logit}(y) = \ln[y / (1 - y)]$) para aproximar a una distribución normal. La significancia de cada factor fue estimada a través de análisis de la varianza, siendo significativo un p-valor menor a 0,05.

1. Modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + \beta_j + \epsilon_{ijk}$$

$$i = 1, \dots, 178$$

$$j = 1, 2, 3$$

$$k = 1, 2, 3$$

Donde Y_{ijk} es la variable de respuesta en el i -ésimo tratamiento el j -ésimo bloque y la k -ésima réplica, μ es la media poblacional, G_i es el efecto relativo del i -ésimo genotipo, β_j es el efecto relativo del j -ésimo bloque y ϵ_{ijk} es el error experimental entre replicas. Se asume que: el modelo es correcto, aditivo y que no hay interacción entre bloques y genotipos, y que el error experimental es una variable aleatoria con distribución normal ($E(\epsilon_{ijk}) = 0$, $V(\epsilon_{ijk}) = \sigma_\epsilon^2$), y son independientes. Para identificar si hubo diferencias entre los parentales en cada variable, se construyeron contrastes ortogonales y se definió el umbral de significancia en un p-valor de 0,05.

F. Estimación de heredabilidad y correlaciones entre variables

Para estimar la heredabilidad de cada variable, se realizó un análisis de varianza con un modelo lineal con el genotipo como único factor, de efecto aleatorio. Se estimó la heredabilidad en sentido amplio como $H^2 = V_g / [V_g + (V_e / n)]$, donde V_g es la varianza por genotipo, V_e es la varianza ambiental y n es el número de bloques ($n = 3$). El análisis de varianza se realizó en Rstudio con la función *lmer*. Cuando mayor es el valor de heredabilidad la característica está más afectada por el genotipo y menos por el ambiente.

Para establecer si hay alguna relación entre las variables, se analizaron las correlaciones entre variables usando las medias ajustadas por genotipo. Se estimó el coeficiente de correlación de Pearson (r) para cada par de variables y la significancia se estimó por medio de un análisis de regresión lineal con una de las variables del par como regresora.

V. RESULTADOS

A. Variables de germinación

Hubo diferencias significativas (p -valor $< 0,05$) entre genotipos para las diferentes variables de germinación estimadas (ver ANEXO para tablas de análisis de la varianza).

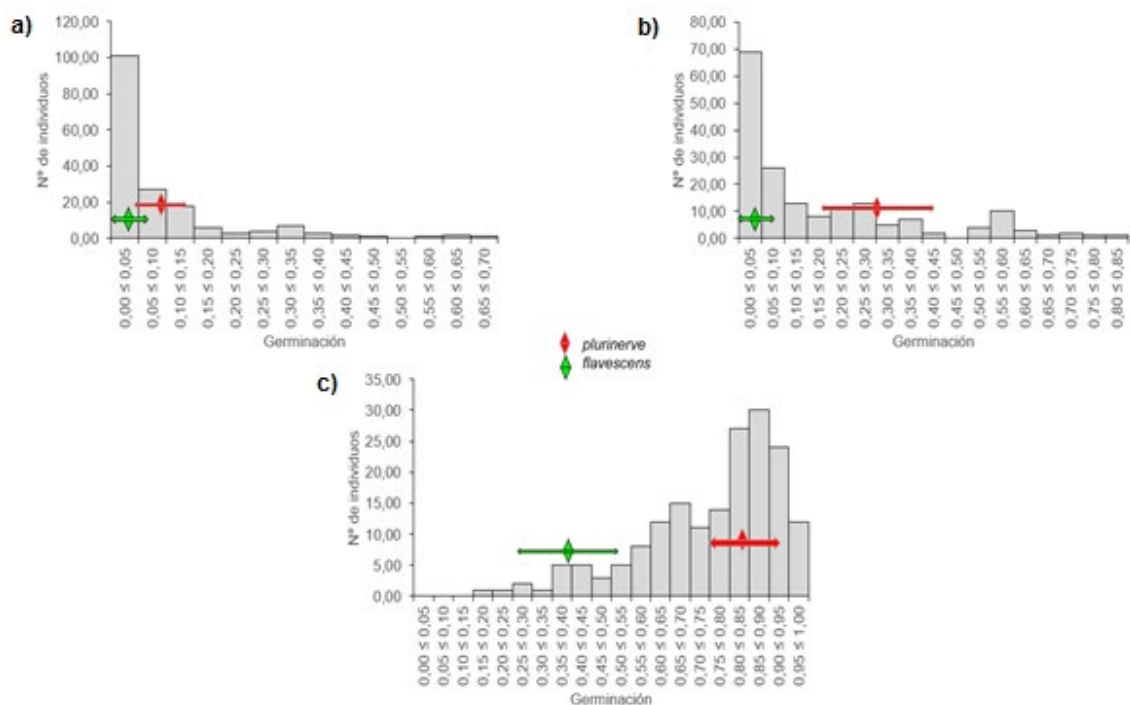


Figura 1: Histogramas de variables de germinación de la población de líneas endocriadas recombinantes de *Paspalum*. a) Germinación inicial (Gi); b) germinación parcial (Gp); c) germinación final (Gf). Las barras grises muestran el número de individuos dentro de intervalos de proporción de germinación. Las cañas de cada gráfica indican la media de cada parental para cada variable, mientras que las líneas horizontales muestran el intervalo de confianza al 95%. Rojo = *P. plurinerve*, verde = *P. flavescens*.

La población mostró un muy bajo Gi con una media de 0,09 (Figura N°1a). No hay diferencias significativas en Gi entre los parentales (p -valor = 0,07). Para Gp, la media de la población fue de 0,18, siguiendo con la tendencia de baja germinación similar a Gi, pero el 34% de las RIL de la población presentaron una Gp mayor a 0,2 (Figura N°1b). Se observaron diferencias significativas entre los

parentales para Gp (p -valor = 0,0002), donde *P. plurinerve* germinó más que *P. flavescens*. Para Gf, la población mostró un sesgo hacia valores más altos de germinación, con una proporción media de 0,76 (Figura N°1c). También hubo diferencias entre los parentales para esta variable, siendo mayor para *P. plurinerve* (p -valor= 0,0001).

B. Variable IGA

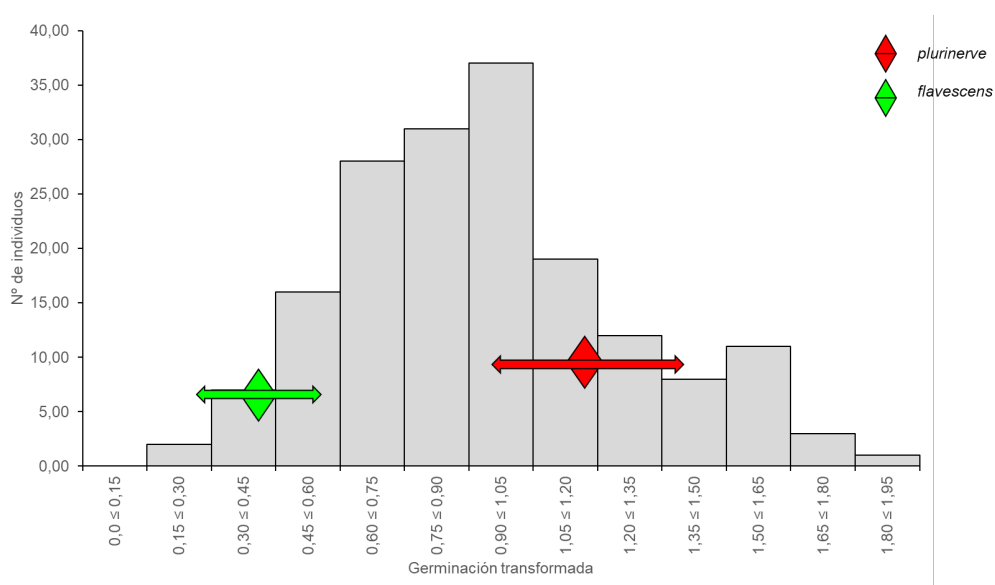


Figura 2: Histograma del índice de germinabilidad (IGA) de la población de líneas endocriadas recombinantes de *Paspalum* (barras grises) y media e intervalo de confianza para cada parental (rojo= *P. plurinerve*, verde= *P. flavescens*). Los detalles son similares a la Figura N°1.

La variable índice de germinación (IGA) presentó una distribución semejante a una normal, con la población con una media de 0,94 (Figura N°2). Hubo diferencias significativas entre los parentales (p -valor = 0,0001). El parental *P. plurinerve* presenta mayor valor de IGA (1,13) en comparación con *P. flavescens* (0,42).

C. Variables peso de 50 semillas

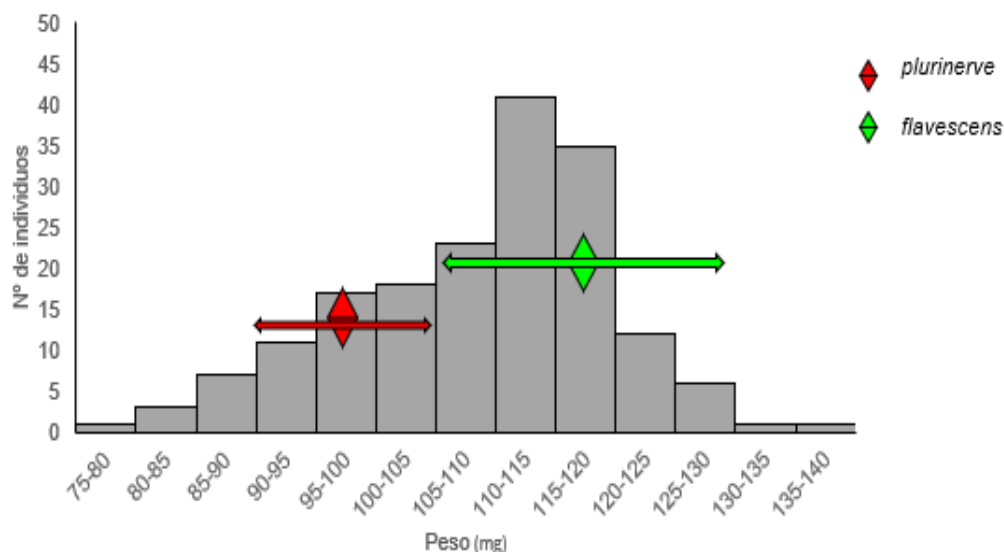


Figura 3: Histograma del peso de 50 semillas de la población de líneas endocriadas recombinantes de *Paspalum* (barras grises) y media e intervalo de confianza para cada parental (rojo= *P. plurinerve*, verde= *P. flavescens*). Los detalles son similares a la figura N°1.

El peso de 50 semillas presentó una distribución, donde la media de la población fue 108 mg. El 67,4% de la población de RIL se encuentra en valores entre 100 y 120 mg (Figura N°3). El mínimo peso fue un poco menor a 80 mg y el máximo un poco mayor a 130 mg. *Paspalum plurinerve* presentó menor peso que *P. flavescens* (96 y 117 mg, respectivamente).

D. Correlaciones

Todas las correlaciones entre las variables de germinación fueron significativas (p -valor < 0,001). Se registraron altas correlaciones ($r > 0,8$) entre G_i con G_p , y entre IGA con G_i , G_p y G_f (Cuadro N°1). También hubo correlación entre G_i con G_f , y G_p con G_f , pero con menores magnitudes (0,62 y 0,67, respectivamente). Mientras que el peso de 50 semillas no mostró correlación con las variables de germinación (Cuadro N°1).

Cuadro 1: Correlaciones entre las variables. Gi: Germinación inicial; Gp: Germinación parcial; Gf: Germinación final; IGA: índice de germinabilidad; Peso 50: peso de 50 semillas (mg). Se usó la transformada Logit de las variables Gi, Gp y Gf. De la diagonal hacia arriba, se reporta el valor del coeficiente de Pearson (r), mientras que hacia abajo se reporta la significancia.

Variables	Gi	Gp	Gf	IGA	Peso 50
Gi	-	0,95	0,62	0,85	0,01
Gp	*** (†)	-	0,67	0,90	0,00
Gf	***	***	-	0,90	0,09
IGA	***	***	***	-	0,04
Peso 50	ns	ns	ns	ns	-

(†): Correlaciones significativas con p-valor < 0,001 (***), p-valor < 0,01 (**), p-valor < 0,05 (*). La correlación no es significativa = ns (p-valor > 0,05).

E. Heredabilidad

Cuadro 2: Análisis de la varianza genotípica y ambiental para Gi, Gp, Gf, IGA y peso de 50 semillas. La heredabilidad de cada una de las variables se estimó en sentido amplio ($H^2 = Vg / [Vg + (Ve / n)]$).

Variables	Vg (varianza genotípica)	Ve (varianza ambiental)	Heredabilidad (H²)
Gi	1,49	0,90	0,83
Gp	2,49	1,03	0,88
Gf	1,46	1,54	0,74
IGA	0,11	0,05	0,87
Peso 50 semillas	104,8	75,0	0,81

La heredabilidad en sentido amplio fue alta para todas las variables analizadas. Considerando todas las variables, se obtuvo un rango de heredabilidad de entre 0,74 y 0,88 (Cuadro N°2). Las variables con mayores heredabilidades fueron Gp e IGA (0,88 y 0,87 respectivamente), mientras que la variable con menor heredabilidad fue Gf (0,74).

VI. DISCUSIÓN

A. Diferentes niveles de dormición entre la población RIL de *Paspalum* y los parentales

Obtuvimos diferencias en germinación entre parentales en varias variables de germinación. Las semillas de *P. plurinerve* presentaron mayor germinación que *P. flavescens* en Gp, Gf e IGA. Los resultados obtenidos coinciden con evidencias previas donde *P. flavescens* presenta mayor dormición que *P. plurinerve* (Glison et al., 2015). Se observaron líneas recombinantes endocriadas con comportamientos más extremos que los parentales en estas variables de germinación, o sea, menor germinación que *P. flavescens* o mayor germinación que *P. plurinerve*. Esto sugiere que hay eventos de segregación transgresiva para la dormición de semillas, similar a lo predicho para otras características más asociadas a la producción de forraje, como la producción de materia seca, el número de tallos fértiles y el largo de las láminas (Monteverde et al., 2022).

Dentro de la población, encontramos diferencias en el nivel de dormición entre las distintas líneas. Esto puede sugerir que el genotipo de cada línea es determinante para la característica, donde puede ocurrir que algunas líneas tienen más alelos que suman para un mayor nivel de dormición. No podemos concluir si el ambiente juega un rol importante sobre el nivel de dormición, porque se evaluó un solo año y momento de cosecha. El nivel de dormición puede ser variable entre años o cosechas por efecto materno (Fenner, 1991). Sin embargo, las evidencias en *P. dilatatum* sugieren que el efecto materno no es muy importante sobre la dormición (Glison et al., 2015).

B. Peso de las semillas y dormición

En otras especies, es posible encontrar relaciones entre el peso de las semillas y su germinabilidad. Por ejemplo, para *Astrophytum myriostigma* de la familia Cactaceae, se demostró que la germinación es afectada por el peso de semillas (Sánchez-Salas et al., 2006). Otros trabajos en gramíneas, como por ejemplo en raigrás italiano, mostraron que la longitud de la plántula se correlacionó positivamente con el peso de 100 semillas, pero negativamente con la dormición de semillas (Maity et al., 2021). En cultivos comerciales, es esperable que el peso de semillas se correlacione con la germinación, como lo muestran trabajos en trigo donde se encontraron efectos significativos del tamaño de las semillas sobre la germinación (Shahwani et al., 2014).

Sin embargo, en esta población de *Paspalum* no hubo correlación entre el peso de las semillas y las variables de germinación. Aunque las líneas mostraron una variabilidad del peso de semillas de un rango importante, esta característica no puede ser tomada como un indicador de la dormición de las semillas para estas especies. Lo mismo sucede en *Panicum virgatum* L., donde estudios con el cultivar Pathfinder mostraron que no hay relación entre el peso y la germinación de las semillas (Kimura et al., 2015). Además hay estudios en *Urochloa*, donde se registró para el cultivar Basilisk las tasas más altas de germinación y los mayores pesos de mil semillas, mientras que para una línea experimental (N01) se registró una alta tasa de germinación pero el menor peso de mil semillas (Clémence-Aggy et al., 2021). Otros trabajos en arroz rojo asociaron la coloración del pericarpo a la dormición en semillas (Gu et al., 2011). Esto sustenta que debe haber otras causas que el peso o tamaño de semillas para definir la dormición de las semillas.

C. Correlaciones entre variables de germinación y variables IGA

Las correlaciones entre variables de germinación fueron positivas y relativamente altas. Sin embargo, la correlación entre la germinación en temperaturas restrictivas (15/25°C, Gp), y la germinación en temperaturas óptimas (20/30°C, Gf) fue algo más baja. Esto puede estar indicando que Gp y Gf pueden tomarse como fenotipos de germinación o dormición diferentes, y por tanto, que cada uno este determinado por diferentes QTL. En trabajos hechos con una población de doble haploides de trigo se evaluaron tres variables de germinación tomadas en distintos días. Los resultados del análisis de QTL dieron que una misma variable tomada en días diferentes pueden marcar lugares diferentes en el mapa genético, y se concluye que el uso de múltiples medidas de dormición de semillas logró mejorar la identificación de QTL (Kumar et al., 2015). Otros trabajos también respaldan estas ideas. Por ejemplo, se tomó el porcentaje de germinación a diferentes días de iniciada la incubación en temperaturas frías (15 °C) como variables diferentes para una población segregante de arroz con padres contrastantes para esta respuesta. Las medidas de la germinación a diferentes días dieron lugar a diferentes QTL, concluyendo que muchos genes se expresan selectivamente en diferentes tiempos de incubación de la germinación (Jiang et al., 2006). En nuestro trabajo, el índice de germinabilidad (IGA) se construyó a partir de las variables Gp y Gf. Por tanto, contempla el comportamiento germinativo de cada individuo de la población a las dos condiciones de temperatura ensayadas, lo cual es una mejor aproximación para conocer el nivel de dormición que evaluar la germinación ante una única temperatura (Batlla y Benech-Arnold, 2015). Es posible que IGA sea útil para detectar QTL de Gp y Gf al mismo tiempo. IGA correlacionó muy bien con Gp y Gf, dado que se construyó con esas variables.

D. Heredabilidad de la dormición

Las heredabilidades en la población de *Paspalum* analizada fueron muy altas para todas las variables de germinación estimadas, y resultaron más altas que para otras características como la producción de materia seca o la longitud de láminas (Monteverde et al., 2022) Estos resultados coinciden con otros trabajos en colecciones de *P. dilatatum* para variables de días a floración (González Barrios et al., 2016). También concuerdan con resultados de estudios en otras especies, como *Nothofagus alpina* donde la heredabilidad de la germinación fue muy alta (Medina e Ipinza Carmona, 2012). Además, en *Amaranthus* la heredabilidad de la dormición profunda es alta a nivel familiar, oscilando entre 0,76 y 0,91 (Leon et al., 2006). Entre las variables de germinación, la heredabilidad fue algo mayor para Gp e IGA que para Gi y Gf. (Cuadro N°2). Las variables con mayor heredabilidad pueden ser útiles para identificar diferencias en la dormición entre genotipos porque presentan una baja incidencia del ambiente sobre el fenotipo.

La heredabilidad en sentido amplio refleja cuánto de la variación fenotípica de una población depende del genotipo de cada individuo, donde la variabilidad genética es el resultado de la acción de los genes individuales y sus interacciones (Poehlman y Allen, 2003). A pesar que es preferible tener datos de más de un ambiente o año, la estimación de la heredabilidad en sentido amplio es útil para la población analizada por varios motivos. La varianza aditiva aumenta con las generaciones de autofecundación, es la variabilidad utilizable en mejoramiento y sólo los efectos aditivos son heredables cuando hay reproducción sexual. Por otra parte, se descarta un efecto de dominancia de un alelo sobre otro, dado que son líneas puras autofecundadas que presentan genes homocigotos.

VII. CONCLUSIONES

Con los métodos y variables usadas, logramos encontrar importantes diferencias en el comportamiento germinativo entre los genotipos de la población de RIL de *Paspalum* y los parentales. La estrategia de analizar la germinación en dos condiciones de temperatura permitió una mayor diferenciación entre genotipos que el haber usado una única condición.

Las variables más informativas para estudios genéticos sobre el nivel de dormición en estas especies fueron Gp, Gf e IGA. El peso de semillas no es un predictor de la germinabilidad.

Hubo líneas puras recombinantes que mostraron evidencias de segregación transgresiva para la dormición de semillas.

Actualmente, se está trabajando en la construcción del mapa genético para realizar un análisis de QTL de estas características. Creemos que Gp, Gf e IGA pueden ser variables para detectar QTL significativos en esta población. Como la correlación entre Gp y Gf no fue alta, especulamos que cada uno de estos fenotipos esté controlado por distintos QTL.

VIII. RESUMEN

El campo natural en nuestra región representa la mayor superficie del país. La incorporación de una gramínea C4 estival perenne a las pasturas sembradas de nuestro país junto con la incorporación de pasturas invernales le aportaría al sistema pastoril, resiliencia y estabilidad ecológica, entre otros servicios ecosistémicos. *Paspalum dilatatum* es una especie nativa que presenta gran potencial forrajero y puede cubrir déficit de forraje estivo-otoñal. Sin embargo, la especie presenta dificultades para su mejoramiento por ser apomíctica. Sus semillas presentan problemas en la dormición que llevan a una emergencia lenta y poco sincronizada y limita su adopción productiva. *Paspalum dilatatum* forma parte del grupo Dilatata, un complejo aloploide de especies, donde existe cinco especies tetraploides sexuales que no presentan las limitantes al mejoramiento que si tiene las especies apomícticas. Estos tetraploides sexuales presentan una alta variabilidad para características de interés agronómico. En el presente trabajo, se cosecharon semillas de una población de líneas puras recombinantes obtenidas del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*. Para la población y los parentales, se fenotipó el peso de las semillas y la germinación en dos condiciones de temperatura consecutivas: una más restrictiva primero (14 días en alternancia 15/25°C, Gp) y otra óptima después (7 días en alternancia 20/30°C, Gf), además de construir un índice de germinabilidad (IGA) que es un producto aditivo de Gp y Gf. Se estimó la heredabilidad en sentido amplio de cada variable y la correlación entre ellas. Para todas las variables, hubo diferencias significativas entre los parentales, que apoya lo evidenciado que *P. plurinerve* tiene menor dormición de semillas que *P. flavescens*. También hubo líneas puras recombinantes que mostraron evidencias de segregación transgresiva. La heredabilidad en sentido amplio fue alta para todas las variables con valores mayores para Gp e IGA (0,88 Y 0,87, respectivamente), lo que señala que estos fenotipos son poco afectados por factores de ambiente. Hubo correlaciones significativas entre todas las variables de germinación, pero no hubo correlación entre estas y el peso de las semillas. La correlación entre las variables Gp con Gf fue algo más baja que otras ($r = 0,65$), indicando que pueden tomarse como fenotipos diferentes.

Palabras clave: especies sexuales, grupo Dilatata de *Paspalum*, gramíneas forrajeras estivales nativas, análisis de QTL, dormición de semillas

IX. SUMMARY

The native field in our region represents the majority of the area in our country. Incorporating warm-season C4 perennial grass into the pastures sowed in our country with winter pastures would add ecological stability to the systems, among other ecosystem services. *Paspalum dilatatum* is a native species with great forage potential and could cover the forage deficiency from summer to autumn. However, this species shows difficulties for its improvement because of being apomictic. The seeds have dormancy that results in a slow and little synchronized emergence, limiting their productive adoption. *Paspalum dilatatum* is part of the Dilatata group, an allopolyploid species complex. This complex includes five sexual tetraploids species that do not show breeding limitations, like the apomictic species. These sexual tetraploids present high variability for characteristics with agronomic interest, including seed dormancy. For this task, we harvested seeds from 176 recombinant inbred lines (RIL) obtained from crossing *P. flavescens* and *P. plurinerve*. For the RIL population and the parental lines, the weight of 50 seeds and the germination phenotype in two consecutive temperature conditions was measured: First, a more restrictive temperature condition (14 days in alternating 15/25°C, Gp), and later, the optimum temperature condition (7 days in alternating 20/30°C, Gf). A germination index (IGA) was built as an additive product of Gp and Gf. The broad-sense heritability of each variable and the correlations among them were estimated. For all the variables, there were significant differences between the parental lines, which supports previous results that *P. plurinerve* has lower seed dormancy than *P. flavescens*. Also, some recombinant inbred lines showed evidence of transgressive segregation. The heritability was high for all variables, among which Gp and IGA showed the higher ones (0.88 and 0.87, respectively), highlighting them as phenotypes with little environmental influence. Significant correlations among all the germination variables were found, but there was no correlation between them and the weight of 50 seeds. The correlation between the variables Gp with Gf was lower than other correlations ($r = 0,65$), indicating that they may be considered different phenotypes.

Keywords: sexual species, Dilatata group of *Paspalum*, native warm-season forage grasses, QTL analysis, seed dormancy

X. BIBLIOGRAFÍA

1. Adkins, S. W.; Bellairs, S. M.; Loch, D. S. 2002. Seed dormancy mechanisms in warm season grass species. *Euphytica*. 126: 13 - 20.
2. Akashi, R.; Adachi, T. 1992. Embriogénesis somática y regeneración vegetal a partir de inflorescencias inmaduras cultivadas de dallisgrass apomítico (*Paspalum dilatatum* Poir.). *Ciencia de las plantas*. 82(2): 213 - 218.
3. Alonso-Blanco, C.; Koornneef, M.; Ooijen, J. W. V. 2006. QTL analysis. In: Salinas, J.; Sanchez-Serrano, J. eds. *Arabidopsis protocols*. 2nd. ed. Nueva Jersey, Humana. pp. 79 - 99.
4. Andersson, L.; Milberg, P. 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research*. 8(1): 29 - 38.
5. Ayala-Cordero, G.; Terrazas, T.; López-Mata, L.; Trejo, C. 2004. Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia*. 29(12): 692 - 697.
6. Bashaw, E. C.; Forbes, I. 1958. Chromosome numbers and microsporogenesis in dallisgrass *Paspalum dilatatum* Poir. *Agronomy Journal*. 50(8): 441 - 445.
7. _____; Holt, E. 1958. Megasporogenesis, embryo sac development and embryogenesis in dallisgrass, *Paspalum dilatatum*, Poir. *Agronomy Journal*. 50(12): 753 - 756.
8. _____; Hoff, B. J. 1962. Effects of irradiation on apomictic common dallisgrass. *Crop science*. 2(6): 501 - 504.
9. Baskin, J. M.; Baskin, C. C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14(1): 1 - 16.
10. Batlla, D.; Benech-Arnold, R. L. 2015. A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. *Seed Science Research*. 25(2): 147 - 158.
11. Benech-Arnold, R. L.; Sánchez, R. A.; Forcella, F.; Kruk, B. C.; Ghersa, C. M. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*. 67(2): 105 - 122.

12. Bennett, H. 1959. The effect of temperature upon flowering in *Paspalum*. *Agronomy Journal*. 51(4): 191 - 193.
13. _____.; Bashaw, E. C. 1966. Interspecific hybridization with *Paspalum* spp. *Crop Science*. 6(1): 52 - 54.
14. Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*. 9(7): 1055 - 1066.
15. _____.; Bradford, K. J.; Hilhorst, H. W.; Nonogaki, H. 2013. *Seed: Physiology of development, germination and dormancy*. 3rd. ed. Berlín, Springer. 445 p.
16. Black, M.; Butler, J.; Hughes, M. 1987. Control and development of dormancy in cereals. *In*: Symposium on pre-harvest sprouting in cereals (4th., 1987, Boulder, United States). *Proceedings*. Boulder, Westview Press. pp. 379 - 392.
17. Blaikie, S.; Martin, F.; Mason, W.; Connor, D. 1988. Effects of soil water supply and temperature on the photosynthesis of white clover and *Paspalum* in irrigated pastures. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 28(3): 321 - 326.
18. Burson, B. L.; Correa, J.; Potts, H. 1978. Anatomical study of seed shattering in bahiagrass and dallisgrass. *Crop Science*. 18(1): 122 - 125.
19. _____. 1991. Genome relationships between tetraploid and hexaploid biotypes of dallisgrass, *Paspalum dilatatum*. *Botanical Gazette*. 152(2): 219 - 223.
20. _____.; Tischler, C. R. 1993. Regeneration and somaclonal variation in apomictic *Paspalum dilatatum* Poir. *Euphytica*. 67(1): 71 - 78.
21. Burton, G. W.; Jackson, J. E. 1962. Reproducción por radiación de dallisgrass postrado apomictico, *Paspalum dilatatum* var. *pauciciliatum*. *Ciencia de cultivos*. 54(1): 40 - 43.
22. _____.; Hanna, W. W. 1992. Using apomictic tetraploids to make a self-incompatible diploid pensacola bahiagrass clone set seed. *Journal of Heredity*. 83(4): 305 - 306.
23. Campbell, B. D.; Mitchell, N.; Field, T. 1999. Climate profiles of temperate C3 and subtropical C4 species in New Zealand pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 42(3): 223 - 233.

24. Cantoro, R.; Fernández, L. G.; Cervigni, G. D.; Rodríguez, M. V.; Gioco, J. O.; Paniego, N.; Heinz, A.; Benech-Arnold, L. 2016. Seed dormancy QTL identification across a *Sorghum Bicolor* segregating population. *Euphytica*. 211: 41 - 56.
25. Carámbula, M. 1991. Aspectos relevantes para la producción forrajera. Montevideo, INIA. 46 p. (Serie Técnica no. 19).
26. Clémence-Aggy, N.; Fidèle, N.; Raphael, K. J.; Agbor, E. K.; Ghimire, S. R. 2021. Quality assessment of *Urochloa* (syn. *Brachiaria*) seeds produced in Cameroon. *Scientific Reports*. 11(1): 1-11.
27. Coll, J. 1991. Producción de semilla de *Paspalum dilatatum*. Montevideo, INIA. 20 p. (Serie Técnica no. 4).
28. Cornaglia, P. S.; Schrauf, G. E.; Nardi, M.; Deregibus, V. A. 2005. Emergence of dallisgrass as affected by soil water availability. *Rangeland Ecology and Management*. 58(1): 35 - 40.
29. Cuña, M.; Muguruza, M.; Rocha, F. 2012. Determinación del desarrollo fenológico de la panoja, curva de caída y calidad de semilla en *Paspalum dilatatum* cv. Chirú y *Paspalum dilatatum* ssp. *flavescens*. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 91 p.
30. Dall'Agnol, M.; Gomes, K. 1987. Avaliação inicial da produção de matéria seca de espécies do gênero *Paspalum*. In: Encontro internacional sobre melhoramiento genético de *Paspalum* (1987, Nova Odessa, Brasil). Anais. Nova Odessa, Instituto de Zootecnia. pp. 15 - 21.
31. Davies, L. J.; Cohen, D. 1992. Phenotypic variation in somaclones of *Paspalum dilatatum* and their seedling offspring. *Canadian Journal of Plant Science*. 72(3): 773 - 784.
32. Dear, B.; Ewing, M. 2008. The search for new pasture plants to achieve more sustainable production systems in southern Australia. *Animal Production Science*. 48(4): 387 - 396.
33. Duclos, D. V.; Ray, D. T.; Johnson, D. J.; Taylor, A. G. 2013. Investigating seed dormancy in switchgrass (*Panicum virgatum* L.): Understanding the physiology and mechanisms of coat-imposed seed dormancy. *Industrial Crops and Products*. 45(3): 77 - 87.
34. Fenner, M. 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research*. 1(2): 75 - 84.

35. Finch-Savage, W. E.; Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. 171(3): 501 - 523.
36. Foley, M. E. 2001. Seed dormancy: An update on terminology, physiological genetics, and quantitative trait loci regulating germinability. *Weed Science*. 49(3): 305 - 317.
37. Fulbright, T.; Flenniken, K. 1988. Causes of dormancy in *Paspalum plicatulum* (Poaceae) seeds. *The Southwestern Naturalist*. 33(1): 35 - 39.
38. Gallart, M.; Verdú, A. M. C.; Mas, M. T. 2008. Dormancy breaking in *Digitaria sanguinalis* seeds: the role of the caryopsis covering structures. *Seed Science and Technology*. 36(2): 259 - 270.
39. Gepts, P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. *Plant breeding reviews*. 24: 1 - 44.
40. Glison, N.; Viega, L.; Cornaglia, P.; Gutiérrez, L.; Speranza, P. 2015. Variability in germination behaviour of *Paspalum dilatatum* Poir. seeds is genotype dependent. *Grass and Forage Science*. 70(1): 144 - 153.
41. _____.; _____.; Speranza, P. 2017. Differential incidence of the lemma on seed germination among different *Paspalum dilatatum* genotypes. *Journal of Seed Science*. 39(2): 133 - 141.
42. Goggin, D. E.; Steadman, K. J.; Emery, R. J.; Farrow, S. C.; Benech-Arnold, R. L.; Powles, S. B. 2009. ABA inhibits germination but not dormancy release in mature imbibed seeds of *Lolium rigidum* Gaud. *Journal of Experimental Botany*. 60(12): 3387 - 3396.
43. González, P.; Astigarraga, L. 2012. Productividad de vacas lecheras en pasturas de *Festuca* o de *Dactylis*. *Agrociencia (Uruguay)*. 16(1): 160 - 165.
44. González Barrios, P.; Speranza, P.; Glison, N.; Piccardi, M.; Balzarini, M.; Gutiérrez, L. 2016. Analysis of flowering dynamics heritability in the perennial warm-season grass *Paspalum dilatatum*. *Grass and Forage Science*. 71(1): 123 - 131.
45. Gu, X. Y.; Foley, M. E.; Horvath, D. P.; Anderson, J. V.; Feng, J.; Zhang, L.; Mowry, C. R.; Ye, H.; Suttle, J. C.; Kadowaki, K.; Chen, Z. 2011. Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice. *Genetics*. 189(4): 1515 - 1524.

46. Hernández, S.; López, F.; Porras, F.; Parra, S.; Villarreal, M.; Osuna, T. 2010. Variación en la germinación entre poblaciones y plantas de chile silvestre. *Agrociencia (Uruguay)*. 44(6): 667 - 677.
47. Hilhorst, H. 1995. A critical update on seed dormancy: I. Primary dormancy. *Seed Science Research*. 5(2): 61 - 73.
48. _____. 2011. Standardizing seed dormancy research. *In*: Kermode, S. R. ed. *Seed dormancy: Methods and protocols*. Berlín, Springer. pp. 43 - 52.
49. Hopkinson, J. M.; English, B. H. 2005. Influence of storage conditions on survival and sowing value of seed of tropical pasture grasses: 1. Longevity. *Tropical Grasslands*. 39(3): 129 - 139.
50. Jannink, J. L.; Moreau, L.; Charmet, G.; Charcosset, A. 2009. Overview of QTL detection in plants and tests for synergistic epistatic interactions. *Genetica*. 136(2): 225 - 236.
51. Jiang, L.; Liu, S.; Hou, M.; Tang, J.; Chen, L.; Zhai, H.; Wan, J. 2006. Analysis of QTLs for seed low temperature germinability and anoxia germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*. 98(1): 68 - 75.
52. Johnston, M. E. H.; Miller, J. G. 1964. Investigations into techniques for the germination of *Paspalum dilatatum*. *Proceedings of the International Seed Testing Association*. 29(1): 145 - 148.
53. Jones, T.; Nielson, D. 1999. Intrapopulation genetic variation for seed dormancy in Indian ricegrass. *Journal of Range Management*. 52(6): 646 - 650.
54. Kermode, A. R. 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. *Journal of Plant Growth Regulation*. 24(4): 319 - 344.
55. Kimura, E.; Fransen, S. C.; Collins, H. P.; Guy, S. O.; Johnston W. J. 2015. Breaking seed dormancy of switchgrass (*Panicum virgatum* L.): A review. *Biomass and Bioenergy*. 80: 94 - 101.
56. Kumar, S.; Knox R. E.; Clarke, F. R.; Pozniak, C. J.; DePauw, R. M.; Cuthbert, R. D.; Fox, S. 2015. Maximizing the identification of QTL for pre-harvest sprouting resistance using seed dormancy measures in a white-grained hexaploid wheat population. *Euphytica*. 205: 287 - 309.
57. Leon, R. G.; Bassham, D. C.; Owen, M. D. K. 2006. Inheritance of deep seed dormancy and stratification-mediated dormancy alleviation in *Amaranthus tuberculatus*. *Seed Science Research*. 16(3): 193 - 202.

58. Liu, A.; Gao, F.; Kanno, Y.; Jordan, M. C.; Kamiya, Y.; Seo, L.; Ayele, B. 2013. Regulation of wheat seed dormancy by after-ripening is mediated by specific transcriptional switches that induce changes in seed hormone metabolism and signalling. (en línea). Plos one. 8(5): 56570. Consultado dic. 2022. Disponible en <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056570>.
59. Loch, D. S.; Rethman, N. F. G.; Van Neikerk, W. A. 2004. Rhodesgrass. In: Moser, L. E.; Burson, B. L.; Sollenberger, L. E. eds. Warm season (C4) grasses. Winsconsin, ASA. pp. 833 - 872.
60. Luttrell, E. 1977. The disease cycle and fungus-host relationships in Dallisgrass ergot. Phytopathology. 67(12): 1461 - 1468.
61. McCarty, D. R.; Carson, C. B.; Stinard, P. S.; Robertson, D. S. 1989. Molecular analysis of Viviparous: 1. An abscisic acid-insensitive mutant of maize. The Plant Cell. 1(5): 523 - 532.
62. Machado, A.; Valls, J.; Peñaloza, A.; Santos, S. 2005. New pentaploid biotypes of the dilatata group of *Paspalum* L. (Gramineae) from Southern Brazil. Ciência Rural. 35(1): 56 - 61.
63. Maity, A.; Singh, V.; Jessup, R.; Bagavathiannan, M. 2021. Seed traits correlate with herbicide resistance in Italian ryegrass (*Lolium perenne* ssp. *multiflorum*). Pest Management Science. 77(6): 2756 - 2765.
64. Medina, A.; Ipinza Carmona, R. 2012. Análisis genético de rasgos morfológicos de la semilla, germinación y crecimiento inicial en raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst.) y roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) en Chile. Ciencia e Investigación Forestal. 18(3): 7 - 24.
65. Meyer, S. E.; Allen, P. S. 2009. Predicting seed dormancy loss and germination timing for *Bromus tectorum* in a semi-arid environment using hydrothermal time models. Seed Science Research. 19(4): 225 - 239.
66. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2020. Anuario Estadístico Nacional. Montevideo. 364 p.
67. Miles, J. W. 2001. Achievements and perspectives in the breeding of tropical grasses and legumes. In: International Grassland Congress (19th., 2001, São Paulo, Brasil). Proceedings. São Paulo, Brazilian Society of Animal Husbandry. pp. 509 - 515.

68. Millot, J. 1969. Mejoramiento de gramíneas forrajeras. In: MGAP (Ministerio de Ganadería y Agricultura, UY). ed. Producción y conservación de pasturas y forraje. Colonia, CIAAB. pp. 101 - 110. (CIAAB Miscelánea no. 7).
69. Mitchell, K.; Lucanus, R. 1962. Growth of pasture species under controlled environment: III. Growth at various levels of constant temperature with 8 and 16 hours of uniform light per day. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 5: 37 - 41.
70. Monteverde, E.; Olveyra, M.; Speranza, P. 2022. Could the dilatata group of *Paspalum* be bred as sexual species: A preliminary assessment. *Grass and Forage Science*. 77(1): 100 - 106.
71. Nakabayashi, K.; Bartsch, M.; Xiang, Y.; Miatton, E.; Pellengahr, S.; Yano, R.; Seo, M.; Soppe, W. J. J. 2012. The time required for dormancy release in Arabidopsis is determined by DELAY OF GERMINATION1 protein levels in freshly harvested seeds. *The Plant Cell*. 24(7): 2826 - 2838.
72. Nakamura, S.; Abe, F.; Kawahigashi, H.; Nakazono, K.; Tagiri, A.; Matsumoto, T.; Utsugi, S.; Ogawa, T.; Handa, H.; Ishida, H.; Mori, M.; Kawaura, K.; Ogihara, Y.; Miura, H. 2011. A wheat homolog of MOTHER OF FT AND TFL1 acts in the regulation of germination. *The Plant Cell*. 23(9): 3215 - 3229.
73. Owen, C. R. 1951. Improvement of native dallisgrass (*Paspalum dilatatum*). *Louisiana Agricultural Experimental State Bulletin*. 449(1): 1 - 40.
74. Pearson, C. J.; Shah, S. G. 1981. Effects of temperature on seed production, seed quality and growth of *Paspalum dilatatum*. *Journal of Applied Ecology*. 18(3): 897 - 905.
75. Pizarro, E. 2000. Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas Tropicales*. 22(1): 38 - 46.
76. Poehlman, J.; Allen, D. 2003. Mejoramiento genético de las cosechas. 2a. ed. Mexico D. F., Limusa. 511 p.
77. Reusch, J. D. H. 1961. The relationship between reproductive factors and seed set in *Paspalum dilatatum*. *South African Journal of Agricultural Science*. 4(4): 513 - 530.

78. Rodríguez, M. V.; Mendiando, G. M.; Maskin, L.; Gudesblat, G. E.; Lusem, N. D.; Benech-Arnold, R. L. 2009. Expression of ABA signalling genes and ABI5 protein levels in imbibed *Sorghum bicolor* caryopses with contrasting dormancy and at different developmental stages. *Annals of Botany*. 104(5): 975 - 985.
79. _____; Barrero, J. M.; Corbineau, F.; Gubler, F.; Benech-Arnold, R. L. 2015. Dormancy in cereals (too much, not so little): about the mechanisms behind this trait. *Seed Science Research*. 25(2): 99 - 119.
80. Rosengurtt, B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Udelar. 86 p.
81. Rosso, V. C.; Valls, J. F.; Quarín, C. L.; Speranza, P. R.; Rua, G. H. 2022. New entities of *Paspalum* and a synopsis of the Dilatata group. *Systematic Botany*. 47(1): 125 - 139.
82. Sánchez-Salas, J.; Flores, J.; Martínez-García, E. 2006. Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia*. 31(5): 371 - 375.
83. Santiñaque, F.; Carámbula, M. 1981. Productividad y comportamiento de distintas mezclas y forrajeras. *Investigaciones Agronómicas*. 2(1): 16 - 21.
84. Schrauf, G. E.; Cornaglia, P. S.; Deregibus, V. A.; Ríssola, M. G. 1995. Improvement in germination behaviour of *Paspalum dilatatum* Poir. seeds under different pre-conditioning treatments. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 38(4): 501 - 509.
85. _____; Blanco, M.; Cornaglia, P. S.; Deregibus, V.; Madia, M. G.; Pacheco, M.; Padilla, J. M.; García, A.; Quarín, C. 2003. Ergot resistance in plants of *Paspalum dilatatum* incorporated by hybridisation with *Paspalum urvillei*. *Tropical Grasslands*. 37(3): 182 - 186.
86. Shahwani, A. R.; Baloch, S. U.; Baloch, S. K.; Mengal, B.; Bashir, W.; Baloch, H. N.; Mengal B.; Bashir W.; Baloch, H. N.; Baloch, R. A.; Sial, A. H.; Sabiel, S. A.; Razzaq, K.; Shahwani, A. A.; Mengal, A. 2014. Influencia del tamaño de la semilla en la germinabilidad y el rendimiento de grano de las variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.). *Revista de Investigación en Ciencias Naturales*. 4(23): 147 - 155.

87. Speranza, P.; Michelini, D.; Pezzani, F.; Rodríguez, O.; Elorga, G.; Viega, L.; Trujillo, A. I. 2009. Introducción y domesticación de gramíneas forrajeras estivales perennes nativas. Montevideo, INIA. 67 p.
88. Sugimoto, K.; Takeuchi, Y.; Ebana, K.; Miyao, A.; Hirochika, H.; Hara, N.; Ishiyama, K.; Kobayashi, M.; Ban, Y.; Hattori, T.; Yano, M. 2010. Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 107(13): 5792 - 5797.
89. Tejera, M.; Speranza, P.; Astigarraga, L.; Picasso, V. 2016. Forage biomass, soil cover, stability and competition in perennial grass-legume pastures with different *Paspalum* species. *Grass and Forage Science*. 71(4): 575 - 583.
90. Tischler, C.; Burson, B. L. 1999. Seed dormancy and germination of dallisgrass, *Paspalum dilatatum*, stored under differing conditions. *Seed Science and Technology*. 27(1): 263 - 271.
91. Vaio, M.; Mazzella, C.; Guerra, M.; Speranza, P. 2019. Effects of the diploidisation process upon the 5S and 35S rDNA sequences in the allopolyploid species of the Dilatata group of *Paspalum* (Poaceae, Paniceae). *Australian Journal of Botany*. 67(7): 521 - 530.
92. Vegis, A. 1964. Dormancy in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 15(1): 185 - 224.
93. Venuto, B. C.; Burson, B. L.; Hussey, M. A.; Redfearn, D. D.; Wyatt, W. E.; Brown, L. P. 2003. Forage yield, nutritive value, and grazing tolerance of dallisgrass biotypes. *Crop Science*. 43(1): 295 - 301.
94. Wagmann, K.; Hautekèete, N-C; Piquot, Y.; Meunier, C.; Schmitt, S. E.; Van Dijk, H. 2012. Seed dormancy distribution: Explanatory ecological factors. *Annals of Botany*. 110(6): 1205 - 1219.
95. West, S.; Marousky, F. 1989. Mechanism of dormancy in Pensacola bahiagrass. *Crop Science*. 29(3): 787 - 791.

XI. ANEXO

A. Diseño experimental

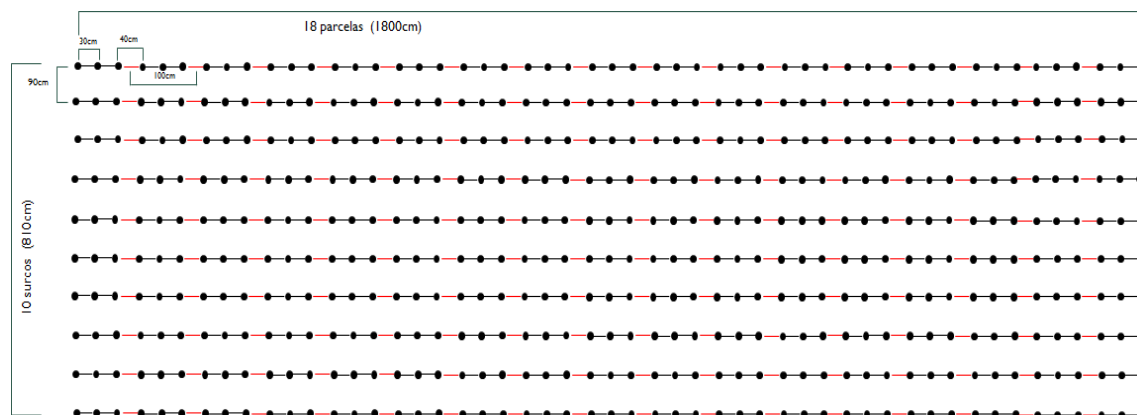


Figura No. 1. Representación del diseño de un bloque. Cada bloque presentó 10 surcos, separados entre sí por 0,9 m, con 18 parcelas de 1 m lineal por surco, formando en total 180 parcelas por bloque. El experimento consistió en tres bloques separados entre sí por 2 m.

B. Resultado de los análisis de la varianza (ANAVA) para cada variable

Tabla Anexo B 1. ANAVA de Gi

	gl	SC	CM	F	Pr(>F)
Genotipo	177	2582,64	14,59	31,03	< 0,001 ***
Bloque	2	226,65	113,32	240,99	< 0,001 ***
Genotipo:Bloque	353	815,22	2,31	4,91	< 0,001 ***
Residuales	1087	511,13	0,47		

Significancia: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrado medio, F = CM factor/ CM error, Pr(> F) = P-valor.

Tabla Anexo B 2. ANAVA de Gp

	gl	SC	CM	F	Pr(>F)
Genotipo	177	4186,4	23,65	52,17	< 0,001 ***
Bloque	2	347,1	173,56	382,80	< 0,001 ***
Genotipo:Bloque	353	1037,4	2,94	6,48	< 0,001 ***
Residuales	1087	492,8	0,45		

Significancia: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrado medio, F = CM factor/ CM error, Pr(> F) = P-valor.

Tabla Anexo B 3. ANAVA de Gf

	gl	SC	CM	F	Pr(>F)
Genotipo	177	2624,60	14,83	15,58	< 0,001***
Bloque	2	12,47	6,24	6,55	0,001 **
Genotipo:Bloque	353	1452,28	4,11	4,32	< 0,001 ***
Residuales	1087	1034,55	0,95		

Significancia: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrado medio, F = CM factor/ CM error, Pr(> F) = P-valor.

Tabla Anexo B 4. ANAVA de IGA

	gl	SC	CM	F	Pr(>F)
Genotipo	177	180,06	1,02	46,29	< 0,001 ***
Bloque	2	4,38	2,19	99,69	< 0,001 ***
Genotipo:Bloque	353	49,56	0,14	6,39	< 0,001 ***
Residuales	1087	23,89	0,022		

Significancia: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrado medio, F = CM factor/ CM error, Pr(> F) = P-valor.

Tabla Anexo B 5. ANAVA de peso de 50 semillas

	gl	SC	CM	F	Pr(>F)
Genotipo	177	125783	710,6	62,04	< 0,001 ***
Bloque	2	9054	4526,8	395,17	< 0,001 ***
Genotipo:Bloque	354	66427	187,6	16,38	< 0,001 ***
Residuales	546	6255	11,5		

Significancia: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrado medio, F = CM factor/ CM error, Pr(> F) = P-valor.