

**UNIVERSIDAD DE LA  
REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**POTENCIAL DE LA HIBRIDACIÓN INTERESPECÍFICA PARA EL  
MEJORAMIENTO DE PASPALUM GRUPO DILATATA**

**por**

**Lucas Ivan MOURA BENTANCOR**

**TRABAJO FINAL DE GRADO  
presentado como uno de los  
requisitos para obtener el título  
de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2022**

Trabajo final de grado aprobado por:

Director: -----

Ing. Agr. (PhD) Pablo Speranza

-----

Lic. (PhD) Eliana Monteverde

-----

Ing. Agr. (PhD) Javier García Favre

-----

Ing. Agr. (MSc) Andrés Locatelli

Fecha: 18 de noviembre de 2022

Autor: -----

Lucas Ivan Moura Bentancor

## AGRADECIMIENTOS

A Macarena, mi compañera de vida y responsable fundamental de haber llegado hasta aquí, a mis viejos y abuelos, quienes han sido base de mi formación como persona y nunca dudaron de mi para cumplir la meta de lograr la profesión que me enorgullece. A los funcionarios Matías y Yolanda quienes me ayudaron con el trabajo de campo. A mis tutores Pablo y Eliana quienes me dieron la oportunidad y fueron mis guías en el presente trabajo.

## TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN .....	II
AGRADECIMIENTOS .....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES .....	VI
1 INTRODUCCIÓN .....	1
2 OBJETIVOS .....	3
2.1    Objetivos generales .....	3
2.2    Objetivo específico .....	3
3 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA .....	4
3.1    Incorporación de especies C4 en la matriz forrajera .....	4
3.2 <i>Paspalum dilatatum</i> , ventajas productivas y de adaptación .....	7
3.2.1    Efecto del <i>P. dilatatum</i> en las mezclas .....	9
3.3 <i>P. dilatatum</i> en Uruguay .....	12
3.3.1    Breve historia, cultivares y mercado. ....	12
3.4    Limitantes específicas de <i>P. dilatatum</i> .....	13
3.5    Recursos genéticos y biología reproductiva de <i>P. dilatatum</i> .....	15
3.5.1    El grupo Dilatata .....	15
3.5.2    Las especies sexuales .....	16
3.5.3    Mejoramiento dentro del grupo Dilatata .....	18
3.5.4    Mejoramiento como apomíctica .....	20
3.5.5    Mejoramiento como sexual .....	22
3.6    Mejoramiento de autógamias .....	23
3.6.1    Métodos y objetivos .....	23
3.6.2    Segregación transgresiva .....	24
4 MATERIALES Y MÉTODOS .....	26

5 RESULTADOS .....	30
5.1 Componentes de la varianza y heredabilidad .....	30
5.2 Cálculo de medias .....	31
5.3 Comparación de las líneas parentales.....	34
5.4 Comparación de las líneas F6 con las líneas parentales.....	36
6 DISCUSIÓN .....	38
7 CONCLUSIONES .....	44
8 RESUMEN .....	45
a. Componentes de la varianza y heredabilidad .....	30
b. Cálculo de medias .....	31
c. Comparación de las líneas parentales .....	34
d. Comparación con las líneas parentales .....	36
9 SUMMARY .....	47
10 BIBLIOGRAFÍA .....	49
11 ANEXOS .....	65

## LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Tabla No.	Página
1. Componentes de la Varianza, porcentaje de la Varianza explicada y heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) para 3 características: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> .....	31
2. Media, desvío y coeficiente de variación para las características: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> .....	32
3. Test de Student, medias de los padres, estadístico t y grados de libertad (df). para cada característica: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> .....	35
4. Correlaciones entre las características: Peso de Hoja, Peso de Tallo y Peso Total, de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> .....	36
5. Test de Dunnet, media de línea segregante transgresiva, media de <i>P. plurinerve</i> y <i>P. flavescens</i> y p-valor, para las características: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> .....	37
Figura No.	Página
1. Histograma de las medias para la característica Peso de Tallo (g), de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> señalados con flechas rojas.....	32

2. Histograma de medias para Peso de Hoja (g), de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> , señalado con flechas rojas.....	33
3. Histograma de medias para Peso Total (g), de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre <i>P. flavescens</i> y <i>P. plurinerve</i> , señalado con flechas rojas.....	34

## 1. INTRODUCCIÓN

El género *Paspalum* comprende una gran diversidad de gramíneas perennes estivales originarias de zonas tropicales y subtropicales (Quarín & Normann, 1987) incluyendo el Uruguay. *P. plurinerve* Quarín, Valls & V.C. Rosso y *P. flavescens* (Roseng., B.R. Arrill. & Izag) Speranza & G.H. Rua son dos de los tetraploides sexuales que junto a otras formas sexuales y apomíticas de diferente nivel de ploidía, componen el complejo Dilatata del género *Paspalum* (Speranza, 2009). Su forraje de calidad, la extensa estación de crecimiento (Holt, 1956) y la tolerancia a las primeras heladas del otoño (McWilliam, 1978), son características que definen al grupo como especies de interés agronómico.

Generalmente la necesidad de incluir una pastura perenne invernal dentro de la rotación planificada, en detrimento de las perennes estivales como el *Paspalum* está muy extendida en el Uruguay, aunque la inclusión de estas últimas tiene diferentes ventajas, como la competencia sobre malezas estivales (Tejera et al., 2017) y otras características agronómicas de interés, mencionadas anteriormente. Los productores no contemplan incluir este tipo de alternativas forrajeras, ya que en dicho momento, la coyuntura de sus sistemas de producción los conduce a sembrar un verdeo, como puede ser el caso del sorgo, sorgo forrajero o maíz, entre otros ejemplos, permitiéndoles la generación de reservas para los momentos de déficit forrajero (Carámbula, 1991), sumado a aspectos negativos como las dificultades al cosechar la semilla de especies estivales y su baja disponibilidad de esta en nuestro país, la toxicidad generada por *Claviceps paspali* al momento del pastoreo y la lenta implantación. A pesar de estos aspectos negativos, las demás ventajas han justificado durante muchos años los programas de mejoramiento con estas especies.

El mejoramiento de las especies del complejo *Paspalum* principalmente se basa en el uso de métodos que parten de materiales apomícticos, difíciles de llevar a cabo y que no han tenido éxito significativo (Monteverde et al., 2022), dados los problemas que han persistido hasta la actualidad, como la baja producción de semilla y la susceptibilidad al hongo *Claviceps paspali* (Bennett, 1944; Carámbula, 2002-2004). Consecuentemente se generó la idea de incorporar métodos que utilizan materiales sexuales a través de la hibridación interespecífica, la cual es una herramienta poco utilizada a pesar de su gran potencial (Mason & Batley, 2015).

La posibilidad de mejorar las especies del grupo Dilatata como sexual ya fue explorada, por ejemplo, en un trabajo de Monteverde et al. (2022) donde se hace referencia a un cruzamiento entre dos especies tetraploides sexuales del complejo (que incluye 5 especies tetraploides). Estas especies fueron *P. flavescens* y *P. plurinerve*, cuya cruzabilidad ya había sido reportada (Caponio & Quarín, 1990). La F3 de dicho cruzamiento permitió predecir la ocurrencia segregación transgresiva para la mayoría de los caracteres, como consecuencia, ese estudio abre la posibilidad a futuras investigaciones sobre el potencial de hibridación interespecífica en este grupo (Monteverde et al., 2022).

En el presente trabajo, se pone a prueba el método de hibridación interespecífica entre los nombrados materiales sexuales, capaz de generar líneas promisorias, que expresen valores fenotípicos por fuera del rango de los padres, en términos de buena producción de hojas y baja producción de tallos, pensando en mayor producción y calidad de forraje. Para eso se llevó a cabo la medición de la MS total compuesta por MS de hojas y MS de tallos, realizando cortes durante el estado reproductivo; una nueva característica que no había sido estudiada, y que se suma a las expuestas en el trabajo de Monteverde et al. (2022), en este caso aplicado a generaciones más avanzadas.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. Objetivos generales

Determinar el potencial de una metodología de mejoramiento, a través de la hibridación interespecífica entre dos materiales sexuales del grupo *Dilatata*, como alternativa a los cruzamientos con materiales apomícticos.

### 2.2. Objetivo específico

Determinar en particular si entre las líneas derivadas de un cruzamiento realizado entre *P. flavescens* y *P. plurinerve* hubo segregación transgresiva en la generación F6 para la producción de forraje medida a través de la producción de materia seca (MS) y sus componentes, MS de hojas y MS de tallos.

### 3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

#### 3.1 Incorporación de especies C4 en la matriz forrajera.

Las perspectivas de aumento de la población mundial en el mediano plazo son importantes; dando lugar a la necesidad de intensificar la producción agrícola, mediante el uso de nuevos cultivares que produzcan más, con menos cantidad de recursos, lo que sólo es posible mediante las técnicas de mejoramiento genético (De los Reyes, 2019). Este aumento en la población, también viene siendo acompañado de un cambio climático a paso acelerado en el que el aumento de las temperaturas ha sido sostenido a lo largo de los últimos años, sobre todo durante la época estival lo cual coincide con la estación de crecimiento del grupo funcional de las gramíneas C4, como las del género *Paspalum*. Se predice que el cambio climático signifique una ventaja para estas especies tropicales y subtropicales frente a otros grupos funcionales (Bettolli et al., 2010). De esa manera, se espera que el uso de pastos C4 en las mezclas forrajeras aumente; estas especies están adaptadas a condiciones de mayor temperatura y estrés hídrico, y se espera que sean cada vez más usadas en zonas subtropicales como las de Uruguay (Bettolli et al., 2010), de donde muchas de ellas son originarias (Quarín & Normann, 1987).

En Uruguay, en el promedio de los años, la producción de forraje durante el invierno es la que demuestra menos variación, pero a su vez es la época en que las pasturas crecen en menor medida siendo una de las principales limitantes de la ganadería uruguaya (Beretta, 1991). Es en primavera-verano donde se observan las mayores producciones del campo natural, dadas por el crecimiento de las especies estivales más importantes (Bemhaja, 2006). Los factores suelo y clima son los principales determinantes de las variaciones en la disponibilidad de forraje. Los sistemas pastoriles basados sobre campo natural en las zonas de Rio Grande del Sur y Uruguay (Da Costa et al., 2003), sufren el problema de la crisis invernal de forraje, el cual fue solucionado gracias a la inclusión de especies de origen mediterráneo como la festuca, que tiene gran crecimiento invernal,

siendo una de las especies exóticas más utilizadas en las praderas sembradas (Vaz Jauri et al., 2020), o en base a otras alternativas como *Dactylis* (*D. glomerata*) y raigrás anual (*L. multiflorum*) (Carámbula, 1991). Si se observa la producción de forraje a lo largo del año con respecto a las pasturas cultivadas en el promedio de los años, se genera un pico de producción en otoño y primavera, con disminuciones en la producción de forraje en los meses de invierno y verano (Carámbula, 2002-2004). Las típicas mezclas utilizadas en los sistemas de producción, mantienen producciones invernales mayores a las de la época estival, como es el caso de una mezcla típica como trébol blanco, lotus y una gramínea perenne invernal (Carámbula, 1987).

Dada esta situación de déficit estival en los sistemas de producción compuestos por pasturas, se ha propuesto ya hace algunos años la inclusión de especies forrajeras estivales de manera de complementar el sistema en términos de aprovechamiento de los recursos durante el verano (Carámbula, 2002-2004), precisamente con especies adaptadas nativas de nuestros campos, que alcanzan niveles mayores de producción que las especies exóticas mejoradas (Dall'Agnol & Gomes, 1987). *Paspalum* demuestra una buena producción estival de forraje combinada con una alta calidad (Rowley et al., 1975; Campbell et al., 1999). La mencionada estacionalidad de las pasturas naturales (Carámbula, 1991) conlleva efectos negativos, que podrían ser subsanados por la inclusión de pasturas cultivadas y verdeos anuales además de solucionar el problema de la baja cantidad y calidad del forraje producido (Carámbula., 2002-2004). A su vez la inclusión de pasturas cultivadas dentro de un sistema de producción de forraje basados en campo natural, podría traer aparejados aspectos negativos, como el efecto sobre la resiliencia y la estabilidad del sistema de producción (Zanoniani & Lattanzi, 2017), problemas de implantación, el desequilibrio entre gramíneas y leguminosas, el enmalezamiento prematuro y los problemas con las siembras asociadas (Carámbula., 2002-2004). La resiliencia se refiere a la capacidad que tenga el ecosistema de tolerar perturbaciones, y la velocidad con la que vuelve al estado previo a la perturbación, que es mayor, cuanto mayor sea la diversidad de especies presentes (Fernández et al., 2014). Los requerimientos

energéticos que conllevan algunos procesos elementales para lograr una ganadería rentable en determinadas situaciones de producción, no pueden ser satisfechas únicamente por el aporte del campo natural, y requieren inevitablemente de la inclusión de pasturas cultivadas (Zanoniani & Lattanzi, 2017). Sin embargo, la estacionalidad de las pasturas cultivadas, va en aumento, a medida que su edad avanza, con mínimos y máximos de producción cada vez más notorios, disminuyendo su producción a temprana edad y dando como consecuencia una distribución estacional aún más marcada que las pasturas naturales, perdiendo la capacidad de suministrar forraje a los animales, en los momentos críticos (Carámbula, 1991).

En las pasturas naturales de nuestro país a pesar de los desbalances que se pueden observar en algunas situaciones, dadas por el tipo de suelo, y las condiciones climáticas existe una complementariedad entre las especies estivales e invernales, que se da en condiciones de clima templado como el nuestro (Johnston, 1996). Dicho balance que se da en el campo natural, puede ser de alguna manera simulado en los sistemas de producción mediante la inclusión de especies perennes estivales (Tejera et al., 2016). La falta de forraje durante el verano, podría ser solucionada mediante la utilización de especies nativas con crecimiento durante la época estival (Pizarro, 2000). De ese modo las especies invernales dentro del sistema de producción como la festuca podrán complementarlas, ya que sus ciclos no se superponen, generando un mejor aprovechamiento de los recursos y evitando la competencia entre las especies, lo que se traduce en un mayor rendimiento en forraje (Millot, 1969). Además, en climas templados como el nuestro, las gramíneas C4 ayudan a mantener la estabilidad ecológica, como consecuencia de dicha complementariedad, en términos de crecimiento, capacidad de utilizar los recursos en diferentes momentos y a su vez en cuanto a la calidad (Johnston, 1996).

Una de las alternativas más atractivas para los productores en la época primavero-estival son las leguminosas como la alfalfa, que expresa altas producciones y calidad, aunque es sensiblemente dependiente de niveles altos de pH en el suelo y por consiguiente

de la disponibilidad de P (Moron, 2000), condiciones no comunes en los suelos de nuestro país (Hernández et al., 1995). La inclusión del *Paspalum* en una mezcla con alfalfa, incluyendo un componente C4 y manteniendo la cuota de calidad de la pastura, genera una composición más balanceada asegurando un pastoreo más seguro, así como una mayor producción de MS y mayor efectividad en el uso de los recursos (Cinar & Rustu, 2014). En promedio las pasturas alcanzan su máxima producción en el segundo año, seguido por un período de rendimientos decrecientes asociado a la pérdida de leguminosas (Carámbula, 2002-2004); lo importante es que estos componentes estivales de la mezcla lleguen con reservas para el reposo invernal, y para ello, hay que evitar los pastoreos tardíos de otoño (Carámbula, 2002-2004).

### 3.2 *Paspalum dilatatum*, ventajas productivas y de adaptación

El género *Paspalum* comprende varias especies de interés, con un importante potencial forrajero (Shaw et al., 1965; Valls, 1987). Según Bennett y Bashaw (1966), casi todas las características que se desean en una planta forrajera pueden ser encontradas en las especies del género *Paspalum*, las cuales pueden ser explotadas a través del mejoramiento. Además, *Paspalum* es el género más representativo del ecosistema campo en Uruguay (Milot et al., 1987); de grandes dimensiones presentando el mayor número de especies forrajeras en la región (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003). El género *Paspalum* es originario de las regiones templadas y más calientes de América del Sur, aunque ha ido colonizando otras partes del mundo, como por ejemplo el sur de Estados Unidos (Burson, 1991; Caponio & Quarín, 1990; Venuto et al., 2003; Shaw et al., 1965), inclusive países de Oceanía y también la isla de Hawai, existiendo aproximadamente 400 especies conocidas (Rua et al., 2010).

El género *Paspalum* cuenta con plantas con tipo vegetativo perenne y ciclo de vida estival, cespitosa, erecta a decumbente, con inflorescencias compuestas por 2-20 racimos (Rosso et al., 2022), generalmente tienen un crecimiento primavero-estival.

Producen forraje durante el verano, pero no tanto como en primavera, aunque varía mucho con respecto a este comportamiento (Millot, 1969). Su tipo productivo generalmente es fino (dependiendo de la especie en particular a la que nos estemos refiriendo), lo que le confiere una ventaja al ser más apetecible para el ganado. Además, resiste sequías y condiciones de exceso hídrico, tiene buen comportamiento bajo pastoreo, gran persistencia, y al no cubrir totalmente el suelo, se comporta bien en mezclas (Carámbula, 2002-2004).

Las especies del género *Paspalum*, poseen una serie de características beneficiosas desde el punto de vista pastoril, teniendo buena resistencia al pisoteo por parte de los animales, buen rendimiento, palatabilidad y rusticidad (Baréa et al., 2007). Dentro del género, la especie *P. dilatatum* tiene un alto valor como productor de forraje de buena calidad y además tiene la capacidad de soportar el pastoreo intenso. Mantiene una estación de crecimiento más prolongada que otras gramíneas estivales (Holt, 1956) con un gran potencial forrajero, y un buen valor nutritivo no menor al de los materiales exóticos (Da Costa et al., 2003). Su composición química, así como la distribución del forraje, pueden ser modificadas a través del manejo del pastoreo, con diferentes frecuencias de defoliación (Baréa et al., 2007). Al momento del pastoreo, hay que tener en cuenta el estado fenológico en que se encuentren las plantas, ya que este condiciona su calidad nutritiva, además de ser una referencia para poder pensar el manejo en función de la producción de semillas (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003). La forma en que concentra el material muerto en conjunto con la forma en que genera sus rebrotes, resulta en buenas condiciones de luminosidad activando las yemas basales, lo que le confiere ventajas ante este (Baréa et al., 2007). Todos estos aspectos relacionados al pastoreo y al buen rendimiento, determinan que se trate de una de las especies más importantes del campo natural en el sur de Brasil y países vecinos, Argentina y Uruguay. En Estados Unidos, *P. dilatatum* fue tomada como una alternativa forrajera permanente que inicia su crecimiento de manera más prematura en la primavera, en comparación con otras especies perennes

estivales además de un crecimiento más extendido durante el otoño (Holt, 1956; Venuto et al., 2003).

Al igual que en Uruguay, en el sur de Brasil, las primeras heladas en el otoño significan una gran desventaja que condiciona el éxito de la inclusión de especies tropicales (Da Costa & Scheffer, 2003). *P. dilatatum* es una de las gramíneas C4 más tolerantes a las heladas, una característica poco esperada para especies integrantes de este grupo funcional, además sigue produciendo entrada el invierno (Hacker et al., 1974; McWilliam, 1978). Las plantas de *P. dilatatum* demostraron también su tolerancia a las bajas temperaturas y su adaptación al frío (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003) característica poco frecuente entre las especies estivales disponibles en el mercado (Campbell et al., 1999; Pizarro, 2000). Este nivel de tolerancia a las heladas, les permite seguir produciendo acompañando el crecimiento de las especies invernales, y cuanto mayor es el nivel de tolerancia, el vigor con el que crecen en primavera también tiende a ser mayor. Dentro del género existe una amplia variabilidad en cuanto al nivel de dicha tolerancia (Shaw et al., 1965). Algunas especies como por ejemplo, *P. notatum*, muestran una tolerancia mucho menor que *P. dilatatum* (Tejera, 2014).

### 3.2.1 Efecto del *P. dilatatum* en las mezclas

La vida útil de las praderas en los sistemas de producción uruguayos es limitada, no superando los 3 o 4 años, momento en el cual comienza a mermar su producción de biomasa con la consecuente colonización de varias malezas, además de la baja habilidad para sobrevivir en los meses de verano. Una solución a este problema sería la inclusión de un pasto estival adaptado a las condiciones locales dentro de la rotación como *P. dilatatum*, el cual aportaría a mantener una producción mayor en la época estival, así como una mayor estabilidad de ésta en el tiempo (Tejera et al., 2016; Costa Ricagno, 2015).

La presencia de estas especies en el sistema de producción genera una mayor estabilidad en términos de distribución estacional del forraje, dada por la complementariedad de producción entre la época invernal y la estival (Tejera et al., 2016), con la ventaja de que las especies de *Paspalum* son capaces de producir también en otoño e invierno dada su mencionada tolerancia a las heladas (Dall’Agnol & Gomes, 1987). Se dan aumentos en la producción de MS de las mezclas, dando como resultado una menor infestación de malezas, debido a la mayor efectividad en el uso de los recursos por parte del Pasto Miel, en detrimento de estas; la calidad de la pastura disminuye, pero se logra una mejor distribución del forraje de calidad (Acosta, 2003).

La inclusión de una especie en una mezcla forrajera, puede traer aparejados algunos puntos negativos, como por ejemplo, la alteración del balance gramíneas-leguminosas, junto con la desaparición de especies menos competidoras, aunque la inclusión de *Paspalum* resultó siempre positiva (Terra, 1973). Además, las especies perennes estivales en detrimento de las anuales presentan una mayor adaptación a condiciones climáticas cada vez más tropicales, además de una mayor productividad al incluirlas en las mezclas (Giménez et al., 2009). Dicha complementariedad de ciclos entre especies invernales y estivales tiene que ser tomada en base a un enfoque integrado y debe ser explotada en el caso de que la especie estival introducida no genere una competencia excesiva sobre la especie invernal. *P. dilatatum* es un claro ejemplo, generando una mezcla con menor variación estacional, obteniéndose de esta manera pasturas más estables en producción disminuyendo el déficit estival (Tejera, 2014). Se trata de una especie con una capacidad moderada de competir por los recursos, por lo tanto, no afectaría al componente invernal de la mezcla, permitiendo una rápida recuperación de la pastura cuando se empiezan a expresar las condiciones más propicias del otoño (Tejera et al., 2016). De todos modos, los efectos positivos que pueda generar la inclusión de la especie dentro de la mezcla dependen en gran medida de que las condiciones durante el verano no sean demasiado extremas (Tejera et al., 2016).

Para potenciar esa complementariedad, la inclusión de especies estivales fomentaría además la ocupación de nichos ecológicos que son favorables para malezas gramíneas estivales, muy importantes en nuestro país como la gramilla (*Cynodon Dactylon*), distribuida en toda el área cultivada, que es catalogada como una de las principales malezas estivales en Uruguay (Ríos & Giménez, 1991; Costa Ricagno, 2015). Su alta agresividad, y su gran capacidad colonizadora, le confieren ventajas adaptativas en detrimento de las pasturas cultivadas (Ríos et al., 1990) durante la época estival, ya que durante la época invernal permanece latente, reiniciando su crecimiento en primavera (Ríos & Giménez, 1991). La presencia de gramilla es una importante limitante para la producción de forraje afectando la persistencia de las pasturas cultivadas, por lo que requiere ser tratada prioritariamente (Cárambula, 2007). A pesar del sobrepastoreo, sobrevive bajo el suelo y vuelve a infestar en el corto plazo (Durán & La Manna, 2009). La expansión del problema con esta maleza, se ha ido acompasando junto con la expansión de la agricultura en base a la dominancia del cultivo de soja y el uso de praderas (García, 1995). Debemos tener en cuenta que a pesar de los efectos negativos que la gramilla tiene debido a su fuerte interferencia como maleza, de no ser por su presencia en la época estival y gran capacidad de colonización de los espacios, la erosión hubiera generado grandes problemas en varias zonas agrícolas, además de que puede ser aprovechada para pastoreo (Formoso, 2011), aunque su forraje es de baja calidad. Si pretendemos que la mezcla perdure, y no se derive en un engramillamiento abundante, la mezcla debe contener una gramínea con crecimiento estival (García, 1995). Como en todos los casos de malezas problemáticas, el problema debe ser afrontado desde una perspectiva integrada, combinando controles mecánicos, culturales y químicos (Ríos & Giménez, 1991); por ejemplo, el control químico debe ser complementado junto con la elección de una especie que le ejerza un buen nivel de competencia, produciendo un buen volumen de forraje. (Duran & La Manna, 2009). De todas maneras, es fundamental que la chacra esté libre de gramilla al momento de la siembra de *Paspalum*, dada la baja capacidad de competencia que este ejerce en el primer año, como consecuencia de su latencia, no permitiendo germinaciones y emergencias concentradas, derivando en bajo vigor inicial; problema que

pasa a ser menor en el segundo año, en el que probablemente se evite el control de malezas (Carámbula, 2002-2004).

Al momento de incluir una nueva especie hay que tener en cuenta diversos factores, no solo la producción total (que no aumenta significativamente con la inclusión de *Paspalum*) sino también la distribución de forraje (menos susceptible a las condiciones ambientales oscilantes) durante todo el año compensando la baja en la producción estival, dada por la predominancia de especies templadas y las posibles interacciones con otras especies (Tejera, 2014). Bresciano et al. (2019) demostraron que en general la inclusión de una especie de *Paspalum* en la mezcla, independientemente de cuál sea la especie, aumenta la biomasa de raíces y los niveles de carbono secuestrado en el suelo. La inclusión de leguminosas y pastos C4 tiene efectos significativos en la acumulación neta de carbono y nitrógeno (Fornara & Tilman, 2008). La interferencia sobre las malezas por una mayor cobertura de los espacios y la mayor acumulación de materia orgánica en el suelo entre otras virtudes, contribuyen a la sustentabilidad del sistema de producción (Durán & La Manna, 2009).

### 3.3 *P. dilatatum* en Uruguay

#### 3.3.1 Breve historia, cultivares y mercado.

La inclusión de especies nativas como *Paspalum* en los sistemas de producción uruguayos, ha sido intentada sin éxito significativo (Pizarro, 2000), sumado a que los trabajos en pasturas relacionados a la especie en la Facultad de Agronomía, no estuvieron orientados a ella durante casi la totalidad de la segunda mitad del siglo XX (Pizarro, 2000). De todos modos, existieron trabajos por parte de Millot y García entre los años 1965 y 1975, los cuales tenían como objetivo desarrollar semilla integral y atractiva para el productor (Coll, 1991).

En la actualidad, están disponibles en nuestro país, solo dos cultivares de la especie *Paspalum dilatatum*, Sureño y Tweed Grass (Extraído de registro nacional de cultivares Inase), originarios de Australia, los cuales han sido importados en mayor medida en los últimos años (INASE-estadística). A principios de los 2000, el cultivar de mayor difusión era *P. dilatatum* var. chirú, caracterizado por su ciclo largo, alto potencial de producción, porte erecto y aceptable producción de semillas (Millot, comunicación personal a Formoso, 2003). En el INIA, pese a los problemas de cosecha, se multiplicó, y durante 5 años se dispuso semilla, sin embargo, debido a la falta de demanda se descontinuaron los trabajos; de todos modos, la cosecha se dificultaba por la miel, por lo tanto los productores se desinteresaron y ya no hubo disponibilidad de semilla (Formoso, 2003) sumado a los problemas generados a la hora del procesamiento, elevando los costos de producción (Cuña et al., 2012).

#### 3.4 Limitantes específicas de *P. dilatatum*.

Una de las principales limitantes de estas especies es la baja y errática producción de semillas dificultando la realización de ensayos, lo cual actúa como barrera frente a su mejoramiento (Bennett, 1944; García, 1971), dada por la sintomatología generada por *Claviceps paspali* que también genera dificultades de cosecha (Baréa et al., 2007; Holt, 1956; Pizarro, 2000). El hongo conocido como "cornezuelo" es un ascomicete perteneciente al género *Claviceps*, su epíteto *paspali*, es debido a que afecta exclusivamente a gramíneas del género *Paspalum* (Stevens & Hall, 1910). Una gran proporción de los biotipos que componen el complejo, son susceptibles, a excepción por ejemplo de *P. plurinerve* (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003) aunque existen contradicciones con respecto a la susceptibilidad de este biotipo, ya que Schrauf et al. (2003) inocularon plantas de *P. plurinerve* con el hongo, evidenciando susceptibilidad. Además, se ha informado que accesiones de *P. malacophyllum* y *P. urvillei* son las únicas especies que presentan inmunidad o tolerancia a *C. paspali* respectivamente (Dalla Rizza et al., 2020). La susceptibilidad a esta enfermedad es la que ha derivado al nombre común

de la especie como "pasto miel", como consecuencia de la exudación líquida y pegajosa que se genera en las inflorescencias mientras la enfermedad se está desarrollando (Baréa et al., 2007). Ese líquido viscoso con aspecto de miel sobre las glumas, atrae insectos, los cuales actúan como dispersores del hongo hacia los ovarios de las flores (Madia & Schrauf, 1999). El agente causal de la enfermedad, produce un alcaloide llamado ergovalina, el cual puede generar problemas en la salud de los animales que la consumen, como la reducción del flujo sanguíneo a las extremidades, efectos neurológicos y otros problemas sanitarios (Mayland et al., 2007). Al consumir los esclerotos presentes en la semilla, los animales sufren una pérdida de peso importante, generando pérdidas en la producción animal (Dalla Rizza et al., 2020). Este problema sanitario, ha significado una barrera para el normal mejoramiento y domesticación de estas especies y ha significado un esfuerzo muy importante con el objetivo de obtener resistencia (Burton, 1943). A pesar de estas limitantes importantes, las especies del género poseen una serie de ventajas que le confieren un panorama promisorio para el futuro, incentivando su mejoramiento genético.

La baja producción de semillas y la baja calidad (Carámbula, 2002-2004) es motivo en cierta medida del método de reproducción que presentan los diferentes biotipos, sexuales y apomícticos, que determinan el número de cariósides desarrollados. Por ejemplo, las especies del grupo Dilatata con anteras amarillas (especies sexuales y autógamias) son las que presentan mayor cantidad de cariósides maduros (Pizarro, 2000). Lograr una buena producción de semillas, depende de encontrar el momento justo de cosecha, teniendo en cuenta el estado de desarrollo de la panoja y la distribución de caída de la semilla, la cantidad que retiene y la cantidad que desgrana, y teniendo en cuenta la proporción de semillas llenas, ya que son estas las que van a germinar (Cuña et al., 2012).

Una gran proporción de las semillas posee dormición, la cual es superada a medida que pasa el año de almacenamiento (Villar, 1985). De todos modos, la germinación de semillas sin lema no se incrementa a medida que aumenta el tiempo de

almacenamiento para *P. plurinerve* y *P. flavescens*; aunque para semillas enteras, este último demuestra una menor germinabilidad, demostrando una mayor incidencia de las cubiertas (Glison, 2013). Las semillas pueden ser escarificadas mecánicamente, rompiendo el tegumento para que el agua y el aire entre más fácilmente en contacto con el endospermo y de esa manera acelerar el proceso de germinación (Coll, 1991); se trata del método más usado (aunque no el único) para poder levantar la dormancia en semillas de gramíneas forrajeras estivales (Adkins et al., 2002). El crecimiento inicial es muy lento, comienza a aportar forraje recién al finalizar el segundo año, y a su vez en mezclas con leguminosas como la alfalfa o el lotus, tiende a dominar totalmente el *Paspalum* hacia el tercer año, por último, no es una especie apetecida por el ganado, ya que frecuentemente es lo último que consumen en la mezcla (Formoso, 2003).

### 3.5 Recursos genéticos y biología reproductiva de *P. dilatatum*

El género *Paspalum*, es un género de grandes dimensiones conteniendo aproximadamente entre 350 y 400 especies principalmente de las regiones tropicales y subtropicales (Quarín & Normann, 1987). El género *Paspalum*, se encuentra dividido en grupos informales de especies morfológicamente relacionadas (Rua et al., 2010). *P. dilatatum* forma parte de un grupo de especies relacionadas denominado Grupo Dilatata (Rosso et al., 2022). Las especies de este grupo están cercanamente relacionadas y constituyen recursos genéticos útiles para el mejoramiento, consistiendo de especies morfológica y evolutivamente relacionadas (Vaio et al., 2019).

#### 3.5.1 El grupo Dilatata

El grupo Dilatata es un complejo aloploiploide de tetraploides sexuales mayormente autógamos, y varios híbridos apomícticos muy relacionados (Speranza, 2009; Vaio et al., 2019); las formas sexuales tetraploides son de anteras amarillas y los materiales apomícticos tetraploides, pentaploides, hexaploides y heptaploides, de anteras violetas (Speranza, 2009). El comportamiento agronómico de varias de estas especies y

biotipos aún no se conoce en nuestras condiciones (Speranza, 2017). Los tetraploides sexuales de anteras amarillas son al menos cinco, ej. *P. flavescens* (Roseng., B.R. Arrill. & Izag.) Speranza & G.H. Rua, previamente *P. dilatatum subsp. flavescens*, Roseng., B.R. Arrill. & Izag. y *P. plurinerve* Quarín, Valls & V.C. Rosso (previamente *P. dilatatum* biotipo “Virasoro”), mayormente autógamos, de igual forma genómica; muy relacionados con *P. dilatatum*, los cuales pueden ser hibridados en diferentes combinaciones (Rosso et al., 2022). *P. dilatatum var. dilatatum* es el biotipo pentaploide más común, el cual posee problemas reproductivos por su baja producción de semilla dados los efectos de *Claviceps* (Speranza, 2017). Como ya fue indicado anteriormente, en el complejo *Paspalum*, coexisten especies con diferentes modos de reproducción, sexuales y apomícticos (Bennett & Bashaw, 1966; Valls & Pozzobon, 1987). *P. dilatatum var. dilatatum* “común” es el biotipo apomíctico pentaploide más abundante y variable de la especie, formado por varios clones derivados de la hibridación entre un clon dominante con los biotipos tetraploides (Quintans & Speranza, 2017). El método de reproducción por apomixis, está presente en el género; los diploides son sexuales y los poliploides apomícticos, pero hay algunos poliploides que se reproducen sexualmente (Burson, 1997).

Es bueno aclarar, que en base a un trabajo de Saldanha et al. (2017) los materiales sexuales no son ni mejores ni peores en términos de producción de forraje cuando los comparamos con materiales apomícticos como el *P. dilatatum* común. En el caso que existan diferencias significativas, estas están dadas por el estado fenológico en el que se encuentran las plantas al momento de la evaluación, o dependiendo de la disponibilidad hídrica previamente. Donde también se concluyó que todos los materiales se adaptan a un amplio rango de situaciones productivas.

### 3.5.2 Las especies sexuales

Los tetraploides sexuales que componen al grupo Dilatata probablemente sean derivados de un ancestro común (Vaio et al., 2019) pero son diferentes genéticamente, o

sea son diferentes especies (Speranza, 2009); dado esto, pueden ser fácilmente utilizados en cruzamientos entre ellos, generando híbridos con alto grado de fertilidad y meiosis regular (Caponio & Quarín, 1990). Ellos son *P. dasypleurum* originario de la zona sur de Chile (una de las especies más australes dentro del género), *P. urvillei*, fácilmente reconocible por sus inflorescencias piramidales, y *P. vacarianum* originaria del sur de Brasil (Rosso et al., 2022), de todos modos el foco de la mayoría de los estudios agronómicos, ha sido puesto en *P. flavescens* y *P. plurinerve* (Venuto et al., 2003; Baréa et al., 2007; Da Costa et al., 2003) ya que son los que más se parecen a los bien conocidos apomícticos (Monteverde et al., 2022), los cuales difieren a su vez en varias características agronómicas (Glison et al., 2015). Estas cinco especies sexuales comparten la misma fórmula genómica IIJJ, el biotipo pentaploide apomíctico *P. dilatatum* var. *dilatatum* de fórmula genómica IIJJX además de otros biotipos apomícticos con diferentes niveles de ploidía (Speranza, 2005).

### *P. flavescens*

El nombre "flavescens" hace referencia al color de sus anteras amarillas (Rosso et al., 2022); característica que junto con la forma de la panoja y el tamaño de las espiguillas le permite diferenciarse de otras especies dentro del grupo (Sandro García, 2014). Este tetraploide sexual fuertemente autógeno (Speranza, 2009), introducido en Estados Unidos, ha sido estudiado ampliamente; es el clasificado como *Paspalum dilatatum* subsp. *flavescens* Roseng., B.R. Arrill. & Izag Arrri (Caponio & Quarín, 1990). Se distribuye en el sur de Uruguay donde es frecuente en los costados de carreteras (Sandro et al., 2019) y en las provincias de Buenos Aires y Córdoba en la República Argentina (Rosso et al., 2022), presentando un menor potencial forrajero que *P. dilatatum* var. *dilatatum* (Millot, 1969).

### *P. plurinerve*

A fines de los años 80 se encontró un biotipo sexual tetraploide, caracterizado por sus anteras amarillas, espiguillas más largas y de mayor tamaño que la subespecie *P. flavescens*, además con un mayor número de nervaduras en la gluma (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003), y un menor nivel de dormición en las semillas (Glison et al., 2015). Esta especie fue llamada originalmente biotipo Virasoro, en función del lugar donde fue descubierto (localidad de Gobernador Virasoro en la República Argentina) por Caponio y Quarín (1987), siendo renombrado luego a *Paspalum plurinerve* Quarín, Valls & V.C.Rosso, sp. nov. (Rosso et al., 2022). *P. plurinerve* al igual que *P. flavescens* es perenne cespitosa y se diferencian, en que tiene espiguillas más largas y con vellosidades; otra diferencia es la cantidad de nervaduras que presentan en sus glumas y lemas lo que le confiere el nombre de "plurinerve" (Caponio & Quarín, 1987). Se distribuye en el sur de Brasil, más precisamente en la parte oeste del estado de Rio grande del Sur en el "planalto medio", incluyendo también áreas de la provincia argentina de Corrientes y Misiones (Hickenbick et al., 1992). Al igual que *P. flavescens*, se trata de una especie sexual alotetraploide (Speranza, 2009) fuertemente autógama (Hickenbick, 1992; Speranza, 2009), típicamente estival, con una gran tolerancia a las heladas (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003), motivo de varios estudios, además de su buen potencial de rendimiento (Da Costa & Scheffer-Basso, 2003; Da Costa et al., 2003; Baréa et al., 2007) y producción de semillas (Scheffer-Basso et al., 2007). *P. plurinerve* y *P. flavescens* difieren en la temperatura óptima de germinación, lo que explicaría en parte, que se encuentren en zonas diferentes (Speranza, 2009; Glison et al., 2015).

### 3.5.3 Mejoramiento dentro del grupo Dilatata

Ha existido mucho interés en cuanto a estas especies dado su potencial de producción de forraje (Bashaw & Holt, 1958) lo que ha incrementado su interés (Bennett, 1944), y eso ha motivado a muchos estudios de estos complejos de *Paspalum* (Speranza, 2009). Los principales objetivos de los mejoradores, eran aumentar la fertilidad y la

producción de semillas, la resistencia a *Claviceps* y una mejor persistencia de la pastura (Burton & Jackson, 1962). También existen otros objetivos alcanzables en relación a la calidad del forraje y los hábitos de crecimiento para generar mayores posibilidades de adopción en los sistemas pastoriles (Rivas, 1987). Es esencial conocer el sistema reproductivo de los accesos en el germoplasma, para de esa manera proseguir con el mejor método de mejoramiento (Valls & Pozzobon, 1987)

Burton inició a mediados de siglo XX un programa de mejoramiento a través del uso de hibridaciones interespecíficas en *P. dilatatum*, con poco éxito debido a que obtenía híbridos poco fértiles como consecuencia de la presencia de apomixis. Posteriormente, en otros trabajos, notaron que la probabilidad de mejoramiento se lograba a través de los biotipos sexuales (Burton, 1948; Bashaw & Holt, 1958). La historia de las hibridaciones interespecíficas se continuó a través de más esfuerzos tratando de romper la barrera de la apomixis aunque no tuvo éxito (Burton & Jackson, 1962). La presencia de este tipo reproductivo muy común dentro de las gramíneas perennes estivales, genera una especie de atraso en su progreso genético (Burton & Hanna, 1992) sin embargo, la presencia de dicho modo de reproducción, abre la posibilidad a la utilización de las hibridaciones interespecíficas, sin éxito debido a que los híbridos obtenidos son estériles (Bennett & Bashaw, 1966). Los métodos de creación de variabilidad como los programas de retrocruzas con los materiales sexuales ha sido utilizado por Schrauf et al. (2003), en el que obtuvo el cultivar Primo, con el objetivo de incrementar el nivel de resistencia a *Claviceps*. En otro sentido, Monteverde et al. (2022) utilizaron la segregación transgresiva como una herramienta, dando indicios de que se pueden obtener individuos que se expresen fuera del rango de sus padres para determinadas características. En dicho trabajo, los resultados al cruzar 2 biotipos tetraploides sexuales, evidencian la potencialidad de generar líneas recombinantes con fenotipos segregantes transgresivos. Esto, sumado a la mayor producción de semilla y menor susceptibilidad al cornezuelo comparados con los materiales apomícticos, favorece y actúa como punto de partida para la realización de experimentos como en el presente trabajo, en el cual se trata de evidenciar la presencia de

segregación transgresiva en generaciones más avanzadas luego de haber generado una hibridación interespecífica entre los mismos biotipos utilizados en el trabajo de Monteverde et al. (2022).

#### 3.5.4 Mejoramiento como apomíctica

La apomixis es común en especies forrajeras estivales (Quero Carrillo et al., 2010). Se trata de un sistema reproductivo por el cual las plantas se reproducen vegetativamente a través de la semilla, la cual es formada de manera asexual en el ovario (Savidan, 1987; Bashaw, 1980). En este caso el embrión es formado sin la unión de los gametos femenino y masculino dando como resultado descendencia que es copia del progenitor materno, generándose una progenie homogénea con el fenotipo maternal (Quero Carrillo et al., 2010; Savidan, 1987; Bashaw & Holt, 1958). No es posible la hibridación entre especies apomícticas obligadas (a excepción de algunos casos), entonces de no ser por el hecho de que se pueden encontrar algunos biotipos sexuales, no habría esperanza de poder lograr un mejoramiento genético (Bashaw, 1980). Los pastos apomícticos como *Paspalum*, son generalmente pseudógamos, entonces necesitan en la mayoría de las especies, que el núcleo polar sea fertilizado antes de que el endosperma se puede empezar a desarrollar (Bashaw, 1980).

Hoy en día, no existe ningún programa de mejoramiento con *Paspalum* apomíctico, aunque se ha intentado reiteradamente (Monteverde et al., 2022). La apomixis se creía era una barrera para el mejoramiento genético en relación a las especies de este complejo (Burson, citado por Caponio & Quarín, 1990), pero se puede transformar en una buena manera de realizar mejoramiento, en el caso de que hayan formas sexuales disponibles. En el caso de que existan formas sexuales, el éxito del programa de mejoramiento dependerá si la especie es una apomíctica obligada o facultativa (Bashaw, 1980). Las plantas sexuales dentro de las especies apomícticas, son de baja frecuencia (Quero Carrillo et al., 2010); dichas plantas sexuales son las que pueden actuar como

parental femenino en la hibridación, los biotipos apomícticos producen polen viable y pueden ser utilizados como parentales masculinos (Bashaw, 1980).

Las hibridaciones interespecíficas han sido un camino en el mejoramiento del género *Paspalum*, aunque también se han intentado otras alternativas, como el uso de métodos con radiación con el objetivo de incrementar los niveles de fertilidad, que terminaron afectando negativamente el vigor de las plantas (Bashaw & Hoff, 1962; Bashaw & Patrick, 1966). Por otro lado, Burton y Jackson (1962) no lograron inducir la sexualidad en las apomícticas obligadas, sumado a la falta de evidencia de una mejora en la resistencia al cornezuelo también utilizando métodos con radiación. Inclusive, se ha tratado de usar métodos de biotecnología con el objetivo de disminuir el contenido de lignina de las plantas (Giordano et al., 2014) o las perspectivas de modificación genética de cultivares sexuales y apomícticos mediante ingeniería genética (Schrauf et al., 2022). De todas maneras, la mayor proporción de los trabajos se ha orientado al mejoramiento utilizando las formas apomícticas y sexuales. En el caso de la mejora de las formas apomícticas (Burson, 1991; Burson, 1995) cruzó formas tetraploides con hexaploides y tetraploides con pentaploides, en el intento de cumplir uno de los objetivos claves del mejoramiento de *Paspalum*, la resistencia a *Claviceps*, sin éxito significativo; además la progenie se seguía reproduciendo por apomixis y no hubo aumento de la producción de semillas.

La mayoría de los genotipos de alto valor forrajero poseen el sistema reproductivo apomíctico estricto que es frecuente en el grupo (Bashaw & Holt, 1958; Valls & Pozzobon, 1987), lo que impide combinar características que están en plantas diferentes. La presencia de biotipos sexuales significa una oportunidad para incorporar variación genética (Caponio & Quarín, 1990; Rivas, 1987). La detección de individuos sexuales es clave para que actúen como receptores del polen de otros individuos sexuales o apomícticos pseudógamos; en muchas especies promisorias del género, la sexualidad

está presente y puede ser utilizada en programas de cruzamiento (Valls & Pozzobon, 1987).

### 3.5.5 Mejoramiento como sexual

Los tetraploides sexuales del grupo contienen una gran variabilidad genética, que puede surtir y complementar el mejoramiento genético de estas especies. La herramienta utilizada en este caso es la hibridación interespecífica, la cual genera frecuentemente individuos segregantes transgresivos valiosos para determinadas características de interés (Morgan et al., 2011). Como ya fue mencionado anteriormente, estos están fuertemente relacionados; pueden haberse generado a partir de un ancestro común (Vaio et al., 2019), pero según Speranza (2009), aparecen como especies genéticamente distintas pudiendo hibridarse con diferentes grados de fertilidad. *P. flavescens* y *P. plurinerve* poseen la misma fórmula genómica IIJJ y pueden ser cruzados produciendo híbridos fértiles (Caponio & Quarín, 1990) significando una de las principales ventajas de los materiales sexuales. Al generar un cruzamiento entre estos dos biotipos sexuales, se abre la posibilidad de generar hibridaciones interespecíficas entre ellos, sumando los genes favorables de uno y otro para determinada característica (Fehr, 1991). La presencia de semillas vanas, es decir espiguillas sin cariopse es más frecuente en materiales apomícticos, mientras que en materiales sexuales como *P. flavescens* y *P. plurinerve*, existe mayor proporción de semillas llenas; es decir no presentan problemas de producción de semillas, y además presentan una baja infección por *Claviceps* (Tischler & Burson, 1999; Schrauf et al., 2003). Probablemente posean estas ventajas debido a su autogamia (Monteverde et al., 2022). El cruzamiento entre especies diferentes aunque emparentadas está asociado con la probabilidad de obtener segregación transgresiva (Rieseberg et al., 1999), que podría ser capitalizada por hibridaciones interespecíficas entre estos materiales sexuales, además de hacer uso de la transferencia de genes y establecer un programa de mejoramiento en el largo plazo (Monteverde et al., 2022).

### 3.6 Mejoramiento de autógamias.

#### 3.6.1 Métodos y objetivos

Posterior a un cruzamiento, es necesario avanzar generacionalmente para arribar a la homocigosis requerida permitiendo seleccionar las líneas más promisorias. La identificación de dichos individuos de interés luego de la hibridación, se pueden realizar en base a diferentes procedimientos de selección, como pueden ser, el método masal, genealógico, descendencia de una sola semilla y haploides, los cuales difieren en el modo en que manejan a las diferentes generaciones (Fehr, 1991; Poehlman & Allen, 2005).

El método de descendencia por una semilla (SSD por su sigla en inglés) fue propuesto por Goulden (1941) con el objetivo de autofecundar poblaciones segregantes posteriores a un cruzamiento de manera rápida, con el fin de evaluar cada una de las líneas resultantes. Consiste en la cosecha de una sola semilla por planta en cada generación, para luego volver a plantarlas y generar la siguiente generación, hasta que se alcance el nivel de homocigosis requerido (Fehr, 1991; Brim, 1966). El método masal se probó originalmente para lograr que las plantas más resistentes a las condiciones invernales puedan sobrevivir, y así ir eliminando las plantas más sensibles. Este método consiste en la cosecha total de las semillas en cada generación, una muestra de dicha cosecha es sembrada para generar la siguiente generación, así sucesivamente hasta alcanzar la homocigosis buscada (Fehr, 1991). El método SSD, arrojó una mayor cantidad de variación y una mayor cantidad de segregantes transgresivos que el método masal (Haddad & Muehlbauer, 1981) debido entre otras cosas, a que este último es más influenciado por problemas de muestreo y además por la selección natural. Dado el efecto que tiene la selección natural sobre el método masal, debemos tener en consideración si esta nos puede facilitar o no los objetivos que tengamos en el mejoramiento. A los efectos de este trabajo, por ejemplo, favorecería a aquellas plantas que produzcan mayor cantidad de semillas, además de las que se verían beneficiadas por la selección natural dada en el

ambiente en el que están creciendo. Nuestro objetivo es el potencial forrajero, por lo tanto, estaríamos favoreciendo la persistencia de genotipos que no nos interesan. En nuestro caso, buscamos que todas las plantas sobrevivan, con el fin de poder probar que existe la posibilidad de obtener individuos segregantes transgresivos mediante este método. Para dicho propósito, el método SSD es más adecuado, ya que no es afectado por la selección natural. Además, se trata de un método más efectivo en términos de espacio y tiempo de trabajo, haciéndolo más eficiente; varias generaciones pueden ser llevadas a cabo por año (Arbelaez et al., 2019; Brim, 1966). Otro de los métodos de mejoramiento llamado método genealógico, se basa en la selección de aquellos individuos más promisorios en términos de la característica que queramos mejorar y así promover su descendencia mediante la autofecundación manteniendo una especie de trazabilidad. En el caso de las autógamias esto ocurre naturalmente, pero no así en las alógamas en la que debemos provocarlo manualmente (Fehr, 1991).

### 3.6.2 Segregación transgresiva

Al momento de realizar un cruzamiento entre dos padres de una especie autógrama, una proporción de la progenie podría ser mejor o peor en términos de determinada característica comparado con el mejor o peor padre. En ese caso los valores de la progenie estarían por fuera del rango de las líneas parentales manifestándose lo que llamamos segregación transgresiva. Si este fenómeno no existiera, no sería posible el mejoramiento (Mackay et al., 2021). Parte de la progenie expresa características cuantitativas, que quedan fuera del rango de los progenitores (Poehlman & Allen, 2005), es decir, son mejor fenotípicamente que el mejor de los padres, o peores que el peor (De los Reyes, 2019). Es generalmente observada en progenies derivadas de hibridaciones interespecíficas, evidenciando la presencia de alelos diferentes para la misma característica en cada uno de los padres (Vega & Frey, 1980). La segregación transgresiva en parte es explicada por la heterosis, en la que los individuos híbridos superan fenotípicamente sólo en dirección positiva a los dos padres, la cual es más prominente en

las primeras generaciones (Rieseberg et al., 1999). La segregación transgresiva se diferencia a la heterosis en que esta última, es la superación por parte del híbrido del promedio entre los padres para determinada característica (Poehlman & Allen, 2005).

Si existen dos especies diferentes con alelos complementarios, la hibridación interespecífica entre esas dos especies aumentará el potencial de generar individuos segregantes transgresivos, que podrán ser de interés para determinada característica (De Vicente & Tanksley, 1993). Lo importante es que los padres tengan alelos diferentes para determinada característica y que los alelos favorables y desfavorables están distribuidos entre los dos padres para loci distintos, de manera que en la progenie se pueden capturar algunas plantas que acumulen una proporción mayor de alelos favorables que cualquiera de los dos padres para dicha característica (Mackay et al., 2021). La segregación transgresiva puede ser más probable cuando la diferencia entre las líneas parentales es grande (Stelkens & Seehausen, 2009). La generación de fenotipos extremos puede darse en dirección positiva o negativa, lo que nos puede o no favorecer, dependiendo del objetivo del mejoramiento; si este fenómeno se da frecuentemente, la hibridación toma un rol importante en la evolución (Rieseberg et al., 1999).

Los cultivares disponibles hoy en día sólo demuestran una pequeña proporción del potencial genético que las especies podrían alcanzar. La segregación transgresiva sería una de las vías por las cuales ese potencial podría ser alcanzado (De los Reyes, 2019). Los individuos segregantes transgresivos, pueden ser deseados o no deseados por el mejorador, dependiendo de la característica de interés que estemos intentando mejorar (Morgan et al., 2011).

#### 4. MATERIALES Y MÉTODOS

##### Descripción de la población:

Se llevó a cabo una hibridación interespecífica (cruzamiento) entre líneas de dos especies depositados en el Banco de Germoplasma de la Facultad de Agronomía. cuyos padres fueron las especies *P. flavescens* (accesión 7218) y *P. plurinerve* (accesión 7207) (Monteverde et al., 2022). Se emasculó manualmente la planta de *P. flavescens* utilizándola como madre, con la posterior colecta de polen de *P. plurinerve* para realizar la polinización (Speranza & Malosetti, 2007). Este trabajo se basa en la F6 derivada a partir de dicho cruzamiento realizado en el año 1993, la cual fue obtenida a partir de la F2 mediante el método de descendencia de una sola semilla. Posterior a dicho proceso de avance generacional realizado a nivel de invernáculo, las plantas F6 fueron trasplantadas al campo. La población F6 sobre la cual fueron realizados los cortes de biomasa, fue plantada en 2016 en Facultad de Agronomía en Sayago Montevideo, Uruguay; en un ensayo de bloques completos al azar (DBCA) con 3 repeticiones. Cada uno de los bloques compuesto por 10 surcos de 18 parcelas (cada parcela contaba con 3 plantas de la misma línea, genéticamente iguales). El ensayo constó de 177 líneas en total, incluyendo los padres (Sandro García, 2020).

##### Colecta de muestras:

Los cortes de biomasa comenzaron a principios de mayo del 2021, momento en el cual las plantas ya habían detenido su crecimiento y sobrepasado la etapa de semillazón. La cosecha fue realizada por parcela entera a una altura de 5 cm, sin mezcla de material entre éstas, evitando así, sobreestimaciones o subestimaciones en las medidas. El material cosechado fue colocado en bolsas de papel, las cuales fueron rotuladas con el número de bloque, surco y parcela. Se tomaron muestras de dos o tres surcos por día, dos días por

semana evitando los momentos de mayor humedad y en los cuales se dificulta el corte y el posterior almacenamiento de las muestras (por eventual generación de hongos).

Luego de finalizada la toma de muestras, se procedió a colocar la totalidad de un surco (18 bolsas aproximadamente dependiendo del tamaño de las plantas) en estufa a una temperatura de 60 °C durante dos días con el objetivo de disminuir el porcentaje de humedad de la muestra durante el procesamiento. Los tiempos de secado se determinaron en primera instancia, aumentando el tiempo de secado hasta que las muestras llegaban a un peso constante.

La etapa de separación consistió en separar las hojas de las cañas y vainas endurecidas (en este último caso, solo la lámina pasaba a formar parte de la proporción de hojas). Dichas muestras fueron nuevamente colocadas en la estufa a 60 °C, durante otros dos días. Posterior a este segundo secado, las muestras de hojas y cañas fueron pesadas por separado mediante la utilización de una balanza de precisión electrónica. Se registraron los valores de peso de tallo y peso de hoja para cada parcela, además del peso total de la muestra.

#### Análisis estadístico:

Se utilizó el siguiente modelo lineal mixto:

$$\psi_{ijklm} = \mu + G_i + \beta_j + R_k + C_l + \varepsilon_{ijkl}$$

donde  $\psi_{ijklm}$  es la variable de respuesta (ya sea peso de tallo, peso de hoja o peso total),  $\mu$  es la media general,  $G_i$  es el efecto en el  $i_{mo}$  genotipo,  $\beta_j$  es el efecto en el  $j_{mo}$  bloque,  $R_k$  es el efecto en la  $k_{ma}$  fila,  $C_l$  es el efecto en la  $l_{ma}$  columna,  $\varepsilon_{ijkl}$  es el error experimental. Los términos  $\beta_j$ ,  $R_k$ ,  $C_l$  y  $\varepsilon_{ijkl}$  fueron tomados como efectos aleatorios con distribución

normal con media 0 y varianzas  $\sigma_{\beta}^2$ ,  $\sigma_R^2$ ,  $\sigma_C^2$ ,  $\sigma_e^2$ , respectivamente. El efecto genotipo ( $G_i$ ) fue tomado como aleatorio para el cálculo de las heredabilidades, y como efecto fijo para el cálculo de las medias de cada línea.

La heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) de cada característica fue calculada siguiendo a Holland et al. (2003) mediante el uso de la siguiente ecuación:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + (\sigma_e^2/r)}$$

donde  $H^2$  es la heredabilidad en sentido amplio,  $\sigma_g^2$  es la varianza genotípica,  $\sigma_e^2$  es la varianza residual y  $r$  el número de repeticiones.

#### Test de Student

Se realizaron comparaciones entre los padres mediante la realización de un Test de Student. Para determinar las diferencias en términos de las tres características para ambos padres, se planteó el siguiente juego de hipótesis estadísticas:

- $H_0: \mu P. plurinerve = \mu P. flavescens$
- $H_a: \mu P. plurinerve \neq \mu P. flavescens$

#### Test de Dunnet

El test de Dunnet, sirve como una herramienta para determinar si existen diferencias significativas entre las líneas respecto a un control (en este caso las líneas parentales) para cada característica. Para determinar las diferencias en términos de las tres características entre las líneas y ambos padres, se planteó el siguiente juego de hipótesis estadísticas:

- $H_0: \mu \text{ Línea} = \mu \text{ Línea parental}$
- $H_a: \mu \text{ Línea} \neq \mu \text{ Línea parental}$

El análisis estadístico fue llevado a cabo mediante el uso del programa estadístico R Core Team, 2022 con la inclusión de los paquetes, lme4 (Bates et al., 2015), emmeans (Lenth et al., 2022) y DescTools (Signorell et al., 2022).

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Componentes de la varianza y heredabilidad

La varianza atribuida a surco, parcela y bloque fue baja para las tres características, sin superar el 10% (Tabla 1). Para peso de tallo, la proporción de la varianza explicada por el efecto genotipo fue alta (37,5 %) resultando en una alta  $H^2$ , siendo de 0,69 (Tabla 1). De la misma manera, para Peso de Hoja y Peso Total, la proporción de la varianza genotípica fue de 44% y 47% respectivamente (Tabla 1), por lo tanto, se asume que gran parte de toda la variación que existe en el ensayo se debe a diferencias entre genotipos. Para Peso de Hoja la  $H^2$  fue aún más alta (0,75), diferenciándose también una alta proporción del error residual con respecto a Peso de Tallo (Tabla 1). Peso Total es una característica construida a partir de los datos de Peso de Tallo y Peso de Hoja sumados, pero no se midió como tal durante el trabajo de campo. Los componentes de la varianza para esta característica eran esperables, dado que es la suma de las otras dos características (Tabla 1). La variabilidad total del ensayo estuvo principalmente distribuida entre las líneas (genotipos) y efectos residuales relacionados a efectos ambientales que no fueron controlados por el modelo, pero de todos modos la  $H^2$  fue alta en los tres casos.

Tabla 1: Componentes de la Varianza, porcentaje de la Varianza explicada y heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) para 3 características: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*.

Característica	Fuente de variación	Comp. Varianza	%	$H^2$
Peso Tallo	Línea	1147.4	37,5	0.69
	Surco	81.2	2,7	
	Parcela	50.7	1,7	
	Bloque	285.4	9,3	
	Residual	1499.1	48,9	
Peso Hoja	Línea	8652,8	47,1	0.75
	Surco	757,6	4,1	
	Parcela	0,00002	-	
	Bloque	406,2	2,2	
	Residual	8570,8	46,6	
Peso Total	Línea	14465.5	44,3	0.74
	Surco	1360.6	4,2	
	Parcela	184.7	0,6	
	Bloque	1573.1	4,8	
	Residual	15059.8	46,1	

## 5.2 Cálculo de medias

Existió una alta dispersión con respecto a la media, para las tres características. Este resultado refleja la gran variabilidad observada en el ensayo, en la que se podrían encontrar segregantes transgresivos (Tabla 2; Anexo 1, 2 y 3).

Tabla 2: Media, desvío y coeficiente de variación para las características: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*.

Característica	Media (g)	SD	CV
Peso Tallo	96.001559	41.798268	0.435391
Peso Hoja	265.710845	108.640583	0.408868
Peso Total	362.898446	141.639493	0.390301

El rango de distribución de los valores de Peso de Tallo fue amplio observándose un sesgo hacia valores altos donde algunas líneas sobrepasaron el valor de 200 g. Las líneas parentales, expresaron valores de medias aparentemente similares (Figura 1), siendo 105 g para *P. flavescens* y 120 g para *P. plurinerve* (Tabla 4).

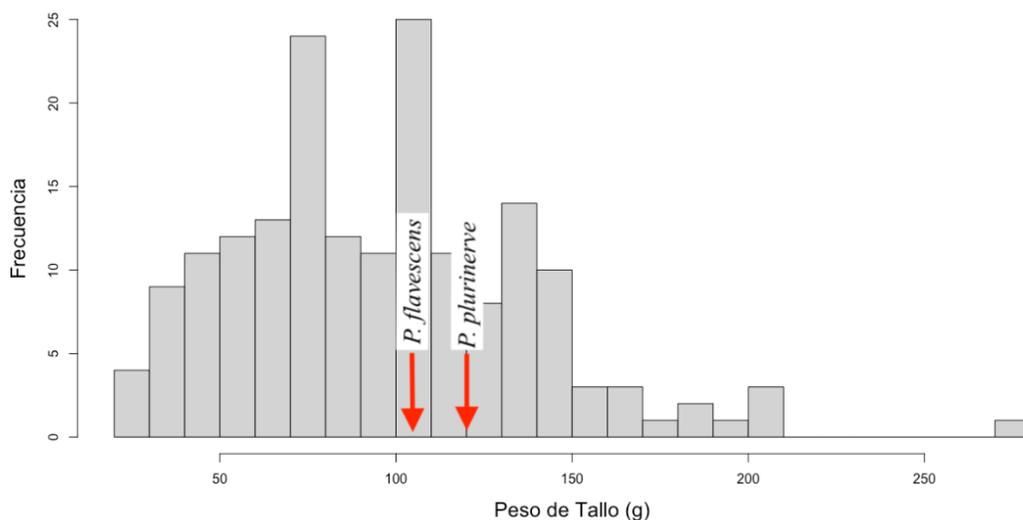


Figura 1: Histograma de las medias para la característica Peso de Tallo (g), de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve* señalados con flechas rojas.

Para la característica Peso de Hoja la distribución de las medias también fue amplia, con valores distribuidos en un rango de 50g hasta más de 600g, aunque solo unas pocas líneas se situaron en posiciones extremas sobrepasando los 450 g (Figura 2). A simple vista, fue posible observar genotipos que se situaron hacia el extremo de pesos altos. Las líneas parentales expresaron valores de media para esta característica de 370g para *P. flavescens* y 267g para *P. plurinerve* (Tabla 3)

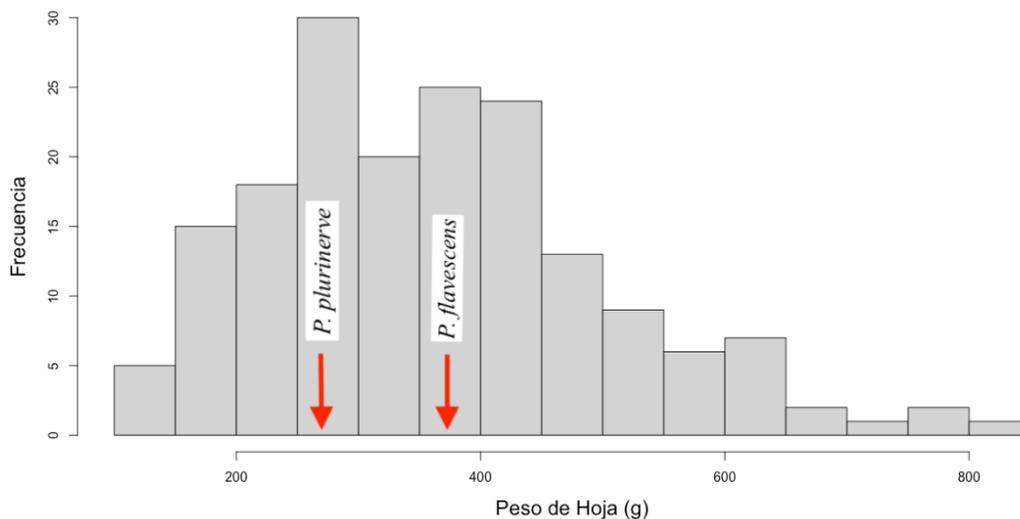


Figura 2: Histograma de medias para Peso de Hoja (g), de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*, señalado con flechas rojas.

Para Peso Total, algunas líneas presentaron valores muy altos, dando como consecuencia una distribución sesgada, al igual que lo observado en las Figuras 1 y 2. Los rangos de Peso Total de las plantas, variaron desde pesos muy bajos (de alrededor de 100

gramos), hasta pesos altos (cercanos al 1kg), característica fenotípica que se observó a simple vista a nivel del ensayo (Figura 3).

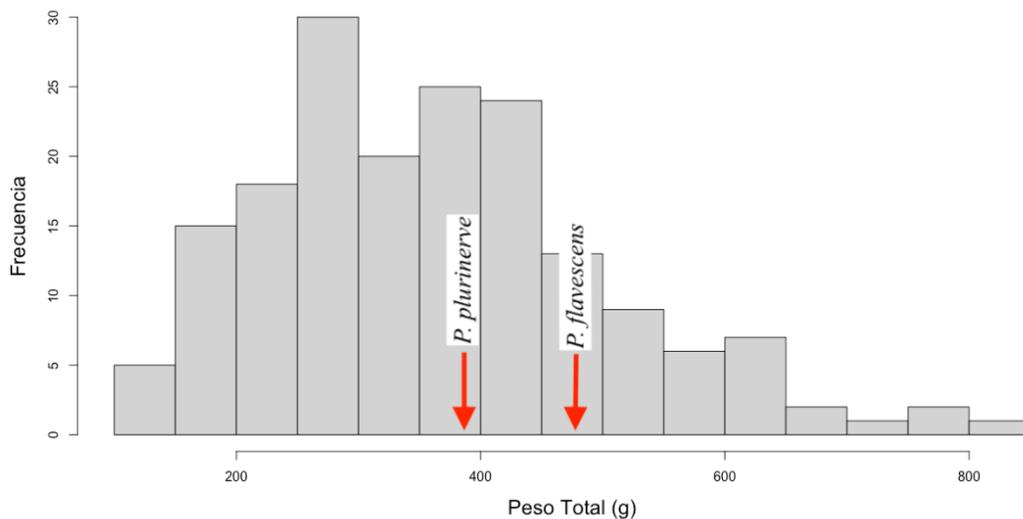


Figura 3: Histograma de medias para Peso Total (g), de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*, señalado con flechas rojas.

Se pudo observar en los histogramas que la ubicación de los padres en cada uno de ellos fue aproximadamente centrada, existiendo además una cantidad considerable de líneas que arrojaron valores tanto por encima, como por debajo de los valores que ellos expresaron para cualquiera de las tres características.

### 5.3 Comparación de las líneas parentales

Para la característica Peso de Hoja, *P. flavescens* expresó una media mayor a la de *P. plurinerve* con una diferencia significativa; teniendo en cuenta un  $\alpha = 0,05$ , se rechazó

la hipótesis nula con un 95% de confianza ( $p\text{-valor} < 0,05$ ). Para las restantes características, Peso Total y Peso de Tallo, con un  $\alpha = 0,05$ , no se rechaza la hipótesis nula ( $p\text{-valor} > 0,05$ ) concluyendo que las medias de los padres no son diferentes (Tabla 3).

Tabla 3: Test de Student, medias de los padres, estadístico t y grados de libertad (df). para cada característica: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*.

Característica	Media <i>P. plurinerve</i>	Media <i>P. flavescens</i>	Estadístico t	df	p-valor
Peso Tallo	120.06	105.27	-0.68	5.45	0.52
Peso Hoja	267.34	370.80	2.71	8.26	0.03
Peso Total	387.40	476.07	1.59	6.36	0.16

Para estudiar la relación entre las diferentes características en la población de líneas recombinantes se calculó el coeficiente de correlación de Pearson. La correlación entre las características Peso de Tallo y Peso de Hoja, fue de media a alta. A su vez la correlación entre estas dos características y Peso Total también fue alta, dado que esta última está compuesta por la suma de las otras dos (Tabla 4).

Tabla 4: Correlaciones entre las características Peso de Hoja, Peso de Tallo y Peso Total, de la F6 compuesta por 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*.

Característica	Peso Hoja	Peso Tallo	Peso Total
Peso Hoja	-		
Peso Tallo	0,63***	-	
Peso Total	0,97***	0,79***	-

\*\*\* Valor significativamente diferente de 0,  $\alpha = 0.001$

#### 5.4 Comparación de las líneas F6 con las líneas parentales

Se generaron dos líneas segregantes significativamente transgresivas únicamente en dirección positiva, siendo I354 para Peso de Tallo e I050 para Peso de Hoja y Peso Total (Tabla 5). La línea segregante transgresiva para Peso de Hoja y Peso Total (I050) no fue la misma que para Peso de Tallo, y a su vez, la línea segregante transgresiva para Peso de Tallo (I354) no lo fue para Peso de Hoja ni para Peso Total. Las líneas parentales no presentaron diferencias significativas para la característica Peso de Tallo (Tabla 3), determinando que una línea será segregante transgresiva para esta característica independientemente del padre que supere en cualquiera de los sentidos. En este caso la línea I354 expresó un valor mayor a los padres para Peso de Tallo, y por otro lado la línea I050 mostró un valor de Peso de Hoja mayor al mejor de los padres (*P. flavescens*). En ambos casos, teniendo en cuenta un  $\alpha = 0,05$ , se rechazó la hipótesis nula con un 95% de confianza (p-valor < 0,05) (Tabla 5).

No existieron líneas segregantes transgresivas en el sentido negativo para ninguna de las tres características (inferiores al peor de los padres), pero si se manifestaron varias líneas que demostraron diferencia significativa con solo uno de los padres, ya sea superando al peor o siendo inferior al mejor, determinando que se situaran fenotípicamente en el intervalo comprendido entre ellos para Peso de Hoja y Peso Total.

Si observamos el comportamiento de la línea I354 con respecto a peso de Hoja, esta no supera significativamente al mejor de los padres en esta característica (*P. flavescens*) y aunque si supere al peor (*P. plurinerve*), no la tomamos como segregante transgresiva, al igual que para Peso Total donde dicha línea se encuentra dentro del intervalo entre las dos líneas parentales.

A simple vista, varias líneas se encontraron en el extremo superior de la disitribución de los histogramas (Figuras 1, 2 y 3) superando la media del mejor padre para las tres características, pero dado que no superaron el test de significancia, no fueron tomadas como segregantes transgresivas. Es el caso de 29 líneas que sobrepasan a *P. flavescens* para Peso de Hoja y Peso Total, entre ellas se destacan: I047, I156, I234, I315 e I354. Para Peso de Tallo 42 líneas expresan valores fenotípicos por encima de *P. plurinerve* resaltando las líneas: I039, I144, I156, I234 e I431 (Anexos 1,2 y 3).

Tabla 5: Test de Dunnet, media de línea segregante transgresiva, media de *P. plurinerve* y *P. flavescens* y p-valor, para las características: Peso de Tallo, Peso de Hoja y Peso Total, medidas en una población F6 compuesta de 177 líneas, resultantes del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve*.

	Segregante	Diferencia con el mejor de los padres (g)	Media	Media <i>P. plurinerve</i> (g)	Media <i>P. flavescens</i> (g)	p-valor
Peso Tallo	I354	158.94	276,31	115.72	105.17	0.0025
Peso Hoja	I050	274.93	646,06	259.21	363.58	0,014
Peso Total	I050	337,07	814,45	371.63	467.13	0,056

## 6. DISCUSIÓN

La obtención de nuevos cultivares de *Paspalum* consiste de un proceso con varios años y arduo trabajo. En este trabajo se estudió la potencialidad de encontrar segregación transgresiva como resultado de la hibridación interespecífica entre materiales tetraploides sexuales dentro del grupo Dilatata. Se analizó la progenie de un cruzamiento interespecífico encontrando gran variabilidad para materia seca, y subsecuente expresión de líneas segregantes transgresivas cumpliendo el objetivo específico de encontrar la presencia de ésta en la población F6. Dicha variabilidad, también fue observada a simple vista en el ensayo a nivel morfológico, con diferencias en cuanto a hábito de crecimiento, morfología de hoja, fecha a floración, entre otras características, resultando en la identificación de líneas promisorias conformando un germoplasma que puede ser evaluado en futuros ensayos.

La amplia variabilidad encontrada en relación a las tres características estudiadas en este trabajo, es una condición imprescindible para el éxito del programa de mejoramiento. El efecto genotipo fue dominante dentro de la varianza total y las tres características estudiadas demostraron una alta heredabilidad, lo que se traduce en una mayor probabilidad de que estas características de tipo cuantitativo se transmitan a la progenie. La alta heredabilidad resulta en una mayor eficiencia en el proceso de selección de los individuos más promisorios ya que lo observado a nivel fenotípico es en gran parte explicado por el efecto genotipo (Poehlman & Allen, 2005). Dicha variabilidad también es acompañada por la misma variabilidad en otras características como el largo de ciclo de los diferentes genotipos de la población. Sandro García (2020) determinó que no existen diferencias en el largo del ciclo a floración entre *P. plurinerve* y *P. flavescens*, pero sí un amplio rango de duración de ciclo con respecto a las líneas recombinantes generadas a partir del cruzamiento entre dichas líneas parentales, sugiriendo segregación

transgresiva para esta característica y encontrando una alta heredabilidad. El pasaje a estado reproductivo genera cambios en la composición de los tejidos y por lo tanto en la calidad, a medida que las gramíneas pasan a estado reproductivo disminuyen su contenido de proteína y carbohidratos no estructurales aumentando la cantidad de fibras estructurales (Bosch et al., 1992). En estado vegetativo existe un mayor contenido de hoja con más minerales y proteína y esas proporciones disminuyen cuando se acerca el período reproductivo, aumentando la de tallos, con fibras como la lignina y la celulosa (Carámbula, 2002-2004). La disminución en el contenido de proteína cruda genera una baja en la digestibilidad del forraje y por lo tanto en la disponibilidad de nutrientes (García, 1991). La digestibilidad determina en cierta medida el valor nutritivo de la pastura, el cual tiene un efecto directo en el consumo por parte de los animales en pastoreo, significando el principal determinante de la performance animal (Poppi et al., 1987). En el presente trabajo los cortes de biomasa fueron realizados al momento en que todos los genotipos habían alcanzado su estado reproductivo, de manera que no es posible inferir el comportamiento de los diferentes genotipos en cuanto a su relación hoja/tallo durante su estado vegetativo. Es posible que algunos de los genotipos que expresaron los valores más altos de Peso de Tallo al momento de alcanzar su estado reproductivo, hayan tenido una alta proporción de hojas previo a su floración, lo cual es deseable para poder lograr una buena producción de forraje. De todos modos, hay que tener en cuenta que un mayor Peso de Tallo no necesariamente implica mayor producción de tallo ya que aquellas plantas de gran porte con alta proporción de hojas, también expresaran altos valores en la primer característica. En términos prácticos, en este trabajo se hace foco en aquellas líneas que mostraron una alta proporción de hojas en el estado reproductivo, sin tener en cuenta cómo fueron produciendo su forraje a medida que transcurrían su etapa vegetativa. A medida que los diferentes genotipos avanzan en su ciclo de vida, pueden aumentar o disminuir su proporción de hojas (Quintans & Speranza, 2017). Dicho esto, se podría plantear en el mismo ensayo varios cortes de biomasa en etapas tempranas del ciclo con el objetivo de evaluar la evolución de la relación hoja/tallo de los materiales durante su ciclo de activo crecimiento.

Como era de esperar, la característica Peso Total mantiene una alta correlación con las otras dos que la conforman: Peso de Hoja y Peso de Tallo. Cuando la correlación entre Peso de Hoja y Peso de Tallo es alta, seleccionar por una característica significará estar seleccionando indirectamente por la otra. De esta manera, en un programa de mejoramiento a largo plazo, probablemente obtendremos plantas con alto peso de hoja y excesivo peso de tallo. En nuestro caso, el nivel de correlación entre las mencionadas características es medio, determinando que, en algunas líneas, seleccionar por una característica no necesariamente podría estar generando un efecto colateral en la otra. Hasta cierto punto, las plantas que producen más tallo también producen más hojas, pero también hay muchas plantas que producen mucho tallo y poca hoja o viceversa. Estas correlaciones se ven reflejadas cuando observamos las líneas segregantes transgresivas resultantes del cruzamiento, ya que la línea que expresa altos valores para Peso de Tallo, no es la misma que para Peso de Hoja y viceversa. A su vez la línea segregante transgresiva para Peso Total fue la misma para Peso de Hoja, porque a nivel ensayo general, el Peso Total está principalmente determinado por el Peso de Hoja. Conocer el nivel de correlación entre las diferentes características estudiadas es una buena herramienta que permite establecer los posibles objetivos en el mejoramiento y no tomar caminos sin sentido que tal vez no den resultados promisorios.

Se llevó a cabo un test de Student mediante el cual se testeó la diferencia significativa entre los padres, la cual fue corroborada para Peso de Hoja pero no para Peso de Tallo, característica para la cual no son significativamente diferentes. A partir del cruzamiento entre ellos se obtuvo una línea segregante transgresiva para Peso de Tallo, y otra para Peso Total y Peso de Hoja. Uno de los indicios de la presencia de segregación transgresiva es que para la característica que estemos mejorando, los padres no sean muy distintos fenotípicamente, es decir que ambos sean buenos para dicha característica de interés comprendiendo alelos favorables para ella, pero situados en loci distintos para que se puedan unir aditivamente. La variabilidad genética con la subyacente segregación

transgresiva, está determinada por muchos genes que aditivamente conforman fenotipos mejores al de los padres (Mackay et al., 2021). En este sentido, se podría inferir que si generamos un cruzamiento entre padres con diferencias genóticas aún más marcadas que en este caso, probablemente obtendríamos una mayor cantidad de líneas segregantes transgresivas con las cuales poder trabajar en futuros ensayos.

Si bien el test de Dunnet arrojó como resultado que sólo dos líneas son significativamente distintas al mejor de los padres para cada característica, hay otras líneas que se distribuyen por encima del mejor o del peor de los padres dependiendo de la característica a la que nos estemos refiriendo. En el marco de la gran variabilidad observada, algunas de las líneas que se situaron en los extremos de los histogramas (hacia pesos mayores y menores) no expresaron diferencias significativas al ser evaluadas en el Test de Dunnet dado que contenía una extensa cantidad de testeos. Dichas líneas podrían ser interesantes para las diferentes características, ya que, si bien no atravesaron el umbral estadístico establecido por el test, podrían ser tomadas en cuenta para evaluaciones en futuros ensayos donde fueran plantadas y comparadas con los padres. También se identificaron líneas que expresaron valores fenotípicos que se encuentran entre los valores de las líneas parentales, las cuales no presentan segregación transgresiva en ninguno de los dos sentidos.

En términos de producción de forraje sería deseable que las nuevas líneas produjeran menor cantidad de tallos. Si lo analizamos desde el punto de vista de producción de semilla, la segregación transgresiva en este sentido no nos ayudaría ya que, en realidad, deseáramos que las líneas produzcan mayor cantidad de tallos que puedan generar un mayor número de inflorescencias, superando la media de Peso de Tallo para *P. plurinerve*. En el caso de Peso de Hoja, nos interesan aquellas líneas que segreguen hacia valores mayores combinado con poca cantidad de tallos, ya que, bajo esta condición, mejor será la pastura en términos de calidad y disponibilidad de forraje, y por lo tanto, será más atractiva desde el punto de vista morfológico para ser incluida en los sistemas de

producción. De todos modos, es pertinente tener en cuenta que las especies C4 en general, se caracterizan por presentar una baja relación hoja/tallo (Skerman & Riveros, 1992). En este sentido, no se contemplan las comparaciones que podrían ser realizadas entre las líneas en términos de la proporción entre MS de hojas y MS de tallos según el genotipo, dado que el objetivo no es compararlas entre sí, sino que, con sus líneas parentales, tratando de determinar si se expresan fenotípicamente en mayor o menor proporción en una característica u otra. A los efectos de este trabajo, no se está buscando que la segregación transgresiva sea favorable o desfavorable, sólo se trata de determinar su existencia independientemente del sentido en que se exprese. Dada la potencialidad en términos de producción de forraje, que podrían tener aquellas plantas que produzcan más cantidad de hoja, son de interés aquellos segregantes transgresivos que sobrepasen al mejor de los padres en Peso de Hoja, dado que para esta característica existe diferencia significativa entre los padres. En este sentido, la línea I050 es la que se comporta como segregante transgresivo con valores de Peso de Hoja que sobrepasan al mejor de los padres para dicha característica (*P. flavescens*) (Tabla 5). Esta línea a su vez se presenta como segregante transgresiva para Peso Total, como es esperable dado los niveles de correlación entre las características. Monteverde et al. (2022) estimaron una alta probabilidad de obtener segregación transgresiva en generaciones futuras para las características peso seco, fertilidad de tallos y largo de hoja, lo cual fue comprobado con los resultados de este trabajo en relación a Peso de Hoja.

Si bien el resultado del presente trabajo es promisorio, se trató de solo un cruzamiento, por lo tanto, es fundamental plantear más cruzamientos dentro de los tetraploides sexuales, para poder encontrar nuevas combinaciones además de una mayor cantidad de cortes, de manera de obtener mediciones con diferente nivel de efecto por parte del ambiente. Los resultados demuestran que existe un gran potencial genético presente en el pool de germoplasma sexual, dentro del cual se podrían realizar otros cruzamientos que generen también una gran variabilidad, abriendo la posibilidad de encontrar otras líneas interesantes, ya que han demostrado la capacidad de generar

individuos segregantes transgresivos en generaciones tempranas (Monteverde et al., 2022) o más avanzadas como en el caso de este estudio, con los que se puede seguir generando ensayos. Dichas líneas interesantes desde el punto de vista de la proporción hoja/tallo, deberán ser integradas también por otras características de interés, como la buena producción de semillas con buen vigor inicial evitando problemas de implantación, la baja susceptibilidad a *Claviceps*, un largo de ciclo que asegure un buen aprovechamiento por parte de los animales y bajos niveles de dormición de las semillas. Los nuevos cruzamientos probablemente permitirán en algún punto encontrar dentro de las nuevas recombinaciones líneas que expresen la mejor combinación de estas características que también deberán ser medidas en los ensayos, de manera de poder fijarlas y obtener nuevos cultivares atractivos a los productores.

## 7. CONCLUSIONES

El método de hibridación interespecífica entre materiales sexuales dentro del grupo *Dilatata* es capaz de generar una gran variabilidad con una alta heredabilidad explicada principalmente por el efecto genotipo para todas las características, en la que se pueden encontrar varios individuos con valores fenotípicos extremos en ambos sentidos.

Específicamente en el caso del cruzamiento entre *P. flavescens* y *P. plurinerve* se obtuvieron 2 líneas promisorias dentro de la generación F6, expresando segregación transgresiva en términos de las características Peso de Hoja y Peso de Tallo, consecuentemente también para Peso Total.

El presente trabajo no es más que la validación del método de mejoramiento a través de las hibridaciones interespecíficas, en este caso a través de un solo cruzamiento modelo a partir del cual se pueden replicar nuevos ensayos, cruzando otros materiales tetraploides sexuales dentro del género con los cuales producir aún más variabilidad. Es fundamental generar mediciones de otras características de interés que combinadas puedan conformar un cultivo atractivo agronómicamente, además de realizar una mayor cantidad de cortes de biomasa que permitan disminuir el efecto ambiental permitiendo a su vez conocer la evolución de la relación hoja/tallo. De esta manera se genera un punto de partida para seguir obteniendo un amplio abanico de nuevas líneas promisorias, a partir de las cuales poder obtener nuevas variedades futuras.

## 8. RESUMEN

En nuestro país, los sistemas pastoriles generalmente no contemplan la inclusión de gramíneas perennes estivales como las del género *Paspalum*. La incorporación de este grupo funcional de especies C4 podría contribuir a la mayor biodiversidad del sistema, así como a la estabilidad estacional de la producción de manera de aprovechar los recursos disponibles durante el verano. Dentro de este género se encuentran materiales que han demostrado diferentes ventajas como la extensa estación de crecimiento, la tolerancia a las primeras heladas del otoño y la ocupación de nichos que podrían ser aprovechados por malezas estivales de gran importancia como *Cynodon dactylon*. De todos modos, poseen algunas desventajas como la baja producción de semilla y la susceptibilidad a *Claviceps paspali*, las cuales difieren según el material al cual nos estemos refiriendo. En base a los beneficios que podría significar incluir estas especies dentro de los sistemas de producción, se justifican trabajos de mejoramiento genético, los cuales han sido abordados con diferentes estrategias. En este marco, el objetivo de este trabajo fue determinar la potencialidad del método de hibridación interespecífica entre dos materiales sexuales del grupo Dilatata, *P. flavecesns* y *P. plurinerve*, de manera de encontrar caminos alternativos al uso de materiales apomícticos, que conllevan las desventajas especificadas anteriormente. Un trabajo similar a partir del mismo cruzamiento, fue realizado previamente dentro de la Facultad de Agronomía, donde se obtuvo segregación transgresiva para otros caracteres de interés en generaciones mas tempranas. En dicho trabajo se estimaron altas probabilidades de obtener líneas segregantes transgresivas en generaciones mas avanzadas, sirviendo como punto de partida para el presente trabajo. Se realizaron cortes de biomasa iniciando en el mes de mayo momento en el cual todas las plantas de la población habían alcanzado el estado reproductivo, con el posterior secado de las muestras, finalizando con la separación de láminas y vainas endurecidas para determinar los pesos de hoja y tallo respectivamente. A partir de un solo cruzamiento se obtuvo una gran variabilidad, dentro de la cual los resultados demostraron líneas segregantes transgresivas en la generación F6 a nivel de las tres características estudiadas.

Estas líneas podrán ser evaluadas agronómicamente con el objetivo de obtener nuevos cultivares en el largo plazo. Además, se observó un amplio abanico de líneas promisorias que, si bien no superaron el umbral de significancia establecido por el test, podrían ser de interés para tener en cuenta en futuros ensayos. Este cruzamiento en particular es una muestra de lo que es capaz de generar el método de hibridaciones interespecíficas, abriendo la posibilidad de seguir estudiando otros cruzamientos dentro del pool de tetraploides sexuales que componen el grupo Dilatata.

Palabras clave: *Paspalum*; hibridación interespecífica; materiales sexuales; variabilidad; segregación transgresiva

## 9. SUMMARY

Grazing systems in Uruguay do not generally contemplate the inclusion of summer perennial grasses such as those of the *Paspalum* genus. The incorporation of this functional group of C4 species could contribute to greater biodiversity, as well as to the seasonal stability of production in order to take advantage of the resources available in the summer. Within this genus there are materials that have shown different advantages such as long growing season, tolerance to early frost, and the occupation of niches that could be used by summer weeds of great importance such as *Cynodon dactylon*. However, they have some disadvantages such as low seed production and susceptibility to *Claviceps paspali*, which differ depending on the material to which we are referring. Based on the benefits that could mean including these species within the production systems, genetic improvement programs are justified, which have been approached with different strategies. In this matter, the objective of this study was to determine the potential of the interspecific hybridization method between two sexual materials of the Dilatata group, *P. flavescesns* and *P. plurinerve*, in order to find alternative ways to the use of apomictic materials, which entail the disadvantages specified above. The same crossing was previously carried out within the Faculty of Agronomy, where transgressive segregation was obtained for other characters of interest in earlier generations. High probabilities of obtaining transgressive segregating lines in more advanced generations were estimated, serving as a starting point for the present work. Biomass cuts were made beginning in the month of May, when all the plants in the population had reached reproductive status, with subsequent drying of the samples, ending with the separation of hardened sheets and sheaths to determine leaf weights and stem respectively. From a single cross, a great variability was obtained, within which the results showed transgressive segregating lines in the F6 generation at the level of the three characteristics studied. These lines may be agronomically evaluated with the aim of obtaining new cultivars in the long term. In addition, a wide range of promising lines was observed that, although they did not exceed the threshold of significance established by the test, could be of interest to take into

account in future trials. This cross in particular is a sample of what the interspecific hybridization method is capable of generating, opening the possibility of continuing to study other crosses within the pool of sexual tetraploids that make up the Dilatata group.

Keywords: *Paspalum*; interspecific hybridization; sexual materials; variability; transgressive segregation

## 10. BIBLIOGRAFÍA

1. Acosta, G. (2003). Efecto del Pasto Miel sobre la producción y calidad nutritiva de la pastura. *Revista Argentina de Producción Animal*, 23(3-4), 136-143.
2. Adkins, S. W., Bellairs, S. M., & Loch, D. S. (2002). Seed dormancy mechanisms in warm season grass species. *Euphytica*, 126, 13-20.
3. Arbelaez, J. D., Tandayu, E., Reveche, M. Y., Jarana, A., van Rogen, P., Sandager, L., Stolt, P., Ng, E., Varshney, R. K., Kretschmar, T., & Cobb, J. (2019). Methodology: ssb-MASS: a single seed-based sampling strategy for marker-assisted selection in rice. *Plant Methods*, 15, e78.  
<https://doi.org/10.1186/s13007-019-0464-2>
4. Baréa, K., Scheffer-Basso, S., Dall'Agnol, M., & De Oliveira, B. (2007). Manejo de *Paspalum dilatatum* Poir. biótipo *Virasoro*: 1. Produção, composição química e persistência. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 36(4), 992-999.  
<https://doi.org/10.1590/S1516-35982007000500002>
5. Bashaw, E. C. (1980). Apomixis and its application in crop improvement. En W. R. Fehr, & H. H. Hadley (Eds.), *Hybridization of Crop Plants* (pp. 45-63). American Society of Agronomy.
6. Bashaw, E. C., & Hoff, B. J. (1962). Effects of Irradiation on Apomictic Common Dallasgrass. *Crop science*, 2(6), 501-504.
7. Bashaw, E. C., & Holt, E. C. (1958). Megasporogenesis, Embryo Sac Development and Embryogenesis in Dallisgrass, *Paspalum Dilatatum*, Poir. *Agronomy Journal*, 50(12), 753-756.
8. Bashaw, E. C., & Patrick, K. H. (1966). Radiation Studies with Sexual Yellow-Anthered Dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. *Crop Science*, 6(2), 195-199.

9. Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
10. Bemhaja, M. (2006). Productividad forrajera de comunidades de campo natural. En M. Bemhaja, & O. Pittaluga (Eds.), *30 años de investigación en suelos de areniscas*. INIA.
11. Bennett, H. W. (1944). Embryology of *Paspalum dilatatum*. *Botanical Gazette*, 106(1), 40-45. <http://www.jstor.org/stable/2472289>
12. Bennett, H. W., & Bashaw, E. C. (1966). Interspecific Hybridization with *Paspalum* spp. 1. *Crop Science*, 6(1), 52-54.
13. Beretta, E. J. (1991). Producción de pasturas naturales en el basalto: producción mensual y estacional del forraje de cuatro comunidades nativas sobre suelos de basalto. En M. Carámbula, D. Vaz Martins, & E. Indarte (Eds.), *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva* (pp. 12-18). INIA.
14. Bettolli, M., Altamirano Del Carmen, M. A., Cruz Brasesco, G., Rudorff, F., Martínez Ortiz, A., Arroyo, J., & Armoa, J. (2010). Pastura natural de Salto (Uruguay): relación con la variabilidad climática y análisis de contextos futuros de cambio climático. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 25(2), 248-259.
15. Bosch, M. W., Tamminga, S., Post, G., Leffering, C. P., & Muylaert, J. M. (1992). Influence of stage of maturity of grass silages on digestion processes in dairy cows. 1. Composition, nylon bag degradation rates, fermentation characteristics, digestibility and intake. *Livestock Production Science*, 32(3), 245-264.

16. Bresciano, D., Del Pino, A., Borges, A., Tejera, M., Speranza, P., Astigarraga, L., & Picasso, V. (2019). Perennial C4 grasses increase root biomass and carbon in sown temperate pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 62(3), 332-342. <https://doi.org/10.1080/00288233.2018.1504089>
17. Brim, C. A. (1966). A modified pedigree method of selection in soybeans. *Crop science*, 6(2), 220-220.
18. Burson, B. L. (1991). Homology of chromosomes of the X genomes in common and Uruguayan dallisgrass, *Paspalum dilatatum*. *Genome*, 34(6), 950-953. <https://doi.org/10.1139/g91-147>
19. Burson, B. L. (1995). Genome Relationship and Reproductive Behavior of Intraspecific *Paspalum dilatatum* Hybrids: Yellow-Anthered x Uruguiana. *International Journal of Plant Sciences*, 156(3), 326-331. <https://doi.org/10.1086/297254>
20. Burson, B. L. (1997). Apomixis and sexuality in some *Paspalum* species. *Crop Science*, 37(4), 1347-1351.
21. Burton, G. W. (1943). Factors influencing seed setting in several southern grasses. *Agronomy Journal*, 35(6), 465-474.
22. Burton, G. W. (1948). method of reproduction in common bahia grass, *Paspalum notatum*. *Journal of the American Society of Agronomy*, 40(5), 443-452.
23. Burton G. W., & 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.
24. Burton, G. W., & Jackson, J. E. (1962). Radiation Breeding of Apomictic Prostrate Dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Var. *Pauciciliatum*. *Crop Science*, 2(6), 495-497.

25. Campbell, B. D., Mitchell, N. D., & Field, T. R. O. (1999). Climate profiles of temperate C3 and subtropical C4 species in New Zealand pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 42(3), 223-233.  
<https://doi.org/10.1080/00288233.1999.9513373>
26. Caponio, I., & Quarín, C. L. (1987). El sistema genético de *Paspalum simplex* y de un híbrido interespecífico con *P. dilatatum*. *Kurtziana*, 19, 35-45.
27. Caponio, I., & Quarín, C. L. (1990). Intra- and interspecific hybridization between dallisgrass and Vaseygrass. *Crop Science*, 30(2), 362-364.
28. Carámbula, M. (1987). Producción de pasturas en Uruguay. En C. J. Molestina (Ed.), *Reunión sobre producción y utilización de pasturas para engorde y producción de leche* (pp. 95-112). IICA.
29. Carámbula, M. (1991). *Aspectos relevantes para la producción forrajera*. INIA.
30. Carámbula, M. (2002-2004). *Pasturas y forrajes*. Hemisferio Sur.
31. Cinar, S., & Rustu, H. (2014). Forage yield and botanical composition of mixtures of some perennial warm season grasses with alfalfa (*Medicago sativa* L.) under Mediterranean conditions. *Turkish Journal of Field*, 19, 13-18.
32. Coll, J. (1991). *Producción de semilla de Paspalum dilatatum*. INIA.
33. Costa Ricagno, N. (2015). *Efecto de la incorporación de dos gramíneas perennes estivales en mezclas forrajeras convencionales* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
34. 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 sspp Flavescens* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.

35. Da Costa, D. I., & Scheffer-Basso, S. M. (2003). Caracterização morfofisiológica e agronômica de *Paspalum dilatatum* Poir. biótipo *Virasoro* e *Festuca arundinacea* Schreb: 1. Desenvolvimento morfológico. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(5), 1054-1060.
36. Da Costa, D. I., Scheffer-Basso, S. M., Favero, D., & Fontaneli, R. S. (2003). Caracterização morfofisiológica e agronômica de *Paspalum dilatatum* Poir. biótipo *Virasoro* e *Festuca arundinacea* Schreb: 2. Disponibilidade de forragem e valor nutritivo. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(5), 1061-1067.
37. Dall'Angol, M., & Gomes, K. E. (1987). Avaliação inicial da produção de matéria seca de espécies do gênero *Paspalum*. En *Anais do Encontro Internacional sobre Melhoramiento Genético de Paspalum* (pp. 51-55). Instituto de Zootecnia.
38. Dalla Rizza, M., Oberti, H., Murchio, S., Do Canto, J., Abreo, E., Rossi, C., Ayala, W., & Reyno, R. (2020). Nuevos caminos para aportar soluciones a problemas en el "Pasto Miel". *Revista INIA*, (63), 68-72.  
<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/14896/1/Revista-INIA-63-Diciembre-2020-p-68-72.pdf>
39. De los Reyes, B. G. (2019). Genomic and epigenomic bases of transgressive segregation - New breeding paradigm for novel plant phenotypes. *Plant Science*, 288, e110213. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110213>
40. De Vicente, M. C., & Tanksley, S. D. (1993). QTL Analysis of Transgressive Segregation in an Interspecific Tomato Cross. *Genetics*, 134(2), 585-596.  
<https://academic.oup.com/genetics/article/134/2/585/6011124>
41. Durán, H., & La Manna, A. (2009). Criterios para rehacer las rotaciones forrajeras en el tambo. *Revista INIA*, (17), 48-50.

42. Fehr, W. (1991). *Principles of Cultivar Development: Theory and Technique*. MacMillan Publishing Company.
43. Fernández, G., López, L., & Altesor, A. (2014). Servicios ecosistémicos y resiliencia del pastizal natural. En Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (Ed.), *Producción animal sostenible en pastoreo sobre campo natural* (pp. 131-140). MGAP. <https://www.researchgate.net/publication/313792050>
44. Formoso, F. (2003). Importancia de *Paspalum dilatatum* en Uruguay. *Revista Argentina de Producción Animal*, 23(3-4), 134-136.
45. Formoso, F. (2011). *Manejo de mezclas forrajeras y leguminosas puras: producción y calidad del forraje: efectos del estrés ambiental e interferencia de Gramilla (Cynodon dactylon, (L) Pers.)*. INIA.
46. Fornara, D. A., & Tilman, D. (2008). Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, 96(2), 314-322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01345.x>
47. García, A. (1991). Valor nutritivo de los suplementos disponibles en Uruguay. En M. Carámbula, D. Vaz Martins, & E. Indarte (Eds.), *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva* (pp. 204-214). INIA.
48. García, J. A. (1971). *Influencia de factores ambientales sobre el rendimiento y calidad de semilla en tres biotipos de Paspalum dilatatum poir* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
49. García, J. A. (1995). *Gramilla y praderas*. INIA.
50. Giménez, A., Castaño, J. P., Baethgen, W., & Lanfranco, B. (2009). *Cambio climático en Uruguay, posibles impactos y medidas de adaptación en el sector agropecuario*. INIA.
51. Giordano, A., Liu, Z., Panter, S. N., Dimech, A. M., Shang, Y., Wijesinghe, H., Fulgueras, K., Ran, Y., Mouradov, A., Rochfort, S., Patron, N. J., &

- Spangenberg, G. C. (2014). Reduced lignin content and altered lignin composition in the warm season forage grass *Paspalum dilatatum* by down-regulation of a Cinnamoyl CoA Reductase Gene. *Transgenic Research*, 23(3), 503-517. <https://doi.org/10.1007/s11248-014-9784-1>
52. Glison, N. A. (2013). *Variabilidad en el comportamiento germinativo y en la dormición por cubiertas entre diferentes genotipos de Paspalum dilatatum Poir* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
53. 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. <https://doi.org/10.1111/gfs.12119>
54. Goulden, C. H. (1941). Problems in plant selection. En R. C. Punnett (Ed.), *Proceedings of the Seventh International Genetical Congress* (pp. 132-133). Cambridge University Press.
55. Hacker, J. B., Forde, B. J., & Gow, J. M. (1974). Simulated frosting of tropical grasses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 25, 45-57.
56. Haddad, N. I., & Muehlbauer, F. J. (1981). Comparison of random bulk population and single-seed-descent methods for lentil breeding. *Euphytica*, 30(3), 643-651.
57. Hernández, J., Otegui, O., & Zamalvide, J. P. (1995). *Formas y contenidos de fósforo en algunos suelos del Uruguay*. Universidad de la República.
58. Hickenbick, M. C. M., Flores, A. I. P., Cavalli-Molina, S., Weber, L. H., Kersting, A. C. O., Costa, L. S., Chies, T., & Albarus, M. H. (1992). Mode of reproduction and seed production in *Paspalum dilatatum* Poir Virasoro biotype-Dilatata Group (Gramineae). *Revista Brasileira de Genética*, 15(1), 85-102.

59. Holland, J. B., Nyquist, W. E., & Cervantes-Martínez, C. T. (2003). Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update. En J. Janick (Ed.), *Plant breeding reviews* (22<sup>nd</sup> ed., pp. 9-112). Wiley.
60. Holt, E. C. (1956). *Dallisgrass*. Texas Agricultural Experiment Station.
61. Johnston, W. H. (1996). The place of C4 grasses in temperate pastures in Australia. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 39(4), 527-540.  
<https://doi.org/10.1080/00288233.1996.9513213>
62. Lenth, R. V., Buerkner, P., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., & Singmann, H. (2022). Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means (version 1.8.1-1) [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
63. Mackay, I. J., Cockram, J., Howell, P., & Powell, W. (2021). Understanding the classics: the unifying concepts of transgressive segregation, inbreeding depression and heterosis and their central relevance for crop breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 19(1), 26-34. <https://doi.org/10.1111/pbi.13481>
64. Madia, M., & Schrauf, Y. G. (1999). Prospección de enfermedades de Pasto Miel (*Paspalum dilatatum* Poir) detectadas en la Región Pampeana de la República Argentina. *Boletín de sanidad vegetal. Plagas*, 25(4), 435-443.
65. Mason, A. S., & Batley, J. (2015). Creating new interspecific hybrid and polyploid crops. *Trends in Biotechnology*, 33(8), 436-441.  
<https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2015.06.004>
66. Mayland, H. F., Cheeke, P. R., Majak, W., & Goff, J. P. (2007). Forage-induced Animal Disorders. En R. F. Barnes, C. J. Nelson, M. Collins, & K. J. Moore *Forages: Vol. 2. The Science of Grassland Agriculture* (6<sup>th</sup>. ed., pp. 687-707). Wiley-Blackwell. <https://eprints.nwisrl.ars.usda.gov/id/eprint/829/4/1197.pdf>

67. McWilliam, J. R. (1978). Response of pasture plants to temperature. En J. R. Wilson (Ed.), *Plant relations in pastures* (pp. 17-34). Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization.
68. Millot, J. C. (1969). Mejoramiento de gramíneas forrajeras. En Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (Ed.), *Producción y conservación de pasturas y forrajes* (pp. 101-110). Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger.
69. Millot, J. C., Risso, D., & Methol, R. (1987). *Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay*. MGAP.
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. Morgan, E. R., Timmerman-Vaughan, G. M., Conner, A. J., Griffin, W. B., & Pickering, R. (2011). Plant Interspecific Hybridization: Outcomes and Issues at the Intersection of Species. En J. Janick (Ed.), *Plant breeding reviews* (34<sup>th</sup> ed., pp. 161-228). Wiley.
72. Moron, A. (2000). Alfalfa: Fertilidad de suelos y estado nutricional en sistemas agropecuarios de Uruguay. En M. Rebuffo, D. F. Risso, & E. Restaino (Eds.), *Tecnología en alfalfa* (pp. 37-51). INIA.
73. Pizarro, E. A. (2000). Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas tropicales*, 22(1), 38-46.
74. Poehlman, J. M., & Allen, S. D. (2005). *Mejoramiento genético de las cosechas*. Limusa.
75. Poppi, D. P., Hughes, T. P., & L'Huillier, P. J. (1987). Intake of pasture by grazing ruminants. En A. M. Nicol (Ed.), *Livestock feeding on pasture* (pp. 55-64). New Zealand Society of Animal Production.

76. Quarín, C., & Normann, G. (1987). A survey con Paspalum genetic system: progress and prospects. En *Anais do Encontro Internacional sobre Melhoramiento genético de Paspalum* (pp. 23-25). Instituto de Zootecnia.
77. Quero Carrillo, M., Enríquez Quiroz, J., Morales Nieto, C., & Miranda Jiménez, L. (2010). Apomixis y su importancia en la selección y mejoramiento de gramíneas forrajeras tropicales: Revisión. *Técnica Pecuaria en México*, 48(1), 25-42. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61312094003>
78. Quintans, I., & Speranza, P. (2017) Evaluación agronómica primaria de una colección de *P. dilatatum*. En P. Speranza (Ed.), *Utilización y domesticación de gramíneas forrajeras del género Paspalum en Uruguay* (pp. 55-64). INIA.
79. Rieseberg, L. H., Archer, M. A., & Wayne, R. K. (1999). Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity*, 83(4), 363-372. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6886170>
80. Ríos, A., & Giménez, A. (1991). Situación de la gramilla (*Cynodon dactylon*) en Uruguay. En E. Restaino, & E. Indarte (Eds.), *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería intensiva* (pp. 17-30). INIA.
81. Ríos, A., Giménez, A., Carámbula, M., & Cibils, R. (1990). *Dos malezas problema: Cuscuta y Gramilla*. INIA.
82. Rivas, M. (1987). Perspectivas de mejoramiento en Paspalum. En *Anais do Encontro Internacional sobre Melhoramiento genético de Paspalum* (p. 59). Instituto de Zootecnia.
83. Rosso, V. C., Valls, J. F. M., 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. <https://doi.org/10.1600/036364422X16442668423437>

84. Rowley, J. A., Tunnicliffe, C. G., & Taylor, A. (1975). Freezing sensitivity of leaf tissue of C4 Grasses. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2(2), 447-451.
85. Rua, G. H., Speranza, P. R., Vaio, M., & Arakaki, M. (2010). A phylogenetic analysis of the genus *Paspalum* (Poaceae) based on cpDNA and morphology. *Plant Systematics and Evolution*, 288(3-4), 227-243.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-010-0327-9>
86. Saldanha, S., Viega, L., & Speranza, P. (2017). Comparación productiva de tres especies de *Paspalum* en Uruguay. En P. Speranza (Ed.), *Utilización y domesticación de gramíneas forrajeras del género Paspalum en Uruguay* (pp. 11-15). INIA.
87. Sandro, P., Gutiérrez, L., & Speranza, P. (2019). Distribution of genetic and phenotypic diversity in the autogamous perennial *Paspalum dilatatum* subsp. *flavescens* Roseng., Arrill. & Izag.(Poaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(6), 1205-1216.
88. Sandro García, P. (2014). *Caracterización genotípica y fenotípica de una colección de Paspalum dilatatum ssp. Flavescens* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
89. Sandro García, P. (2020). *Desarrollo de poblaciones de mapeo para uso y domesticación de recursos fitogenéticos nativo* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
90. Savidan, Y. (1987). La apomixia de las gramíneas forrajeras tropicales y subtropicales. En *Anais do Encontro Internacional sobre Melhoramiento genético de Paspalum* (pp. 31-35). Instituto de Zootecnia.
91. Scheffer-Basso, S. M., Trentini, V., & Baréa, K. (2007). Manejo de *Paspalum dilatatum* Poir. biótipo Virasoro: 2. Produção de sementes. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 36, 1022-1028.

92. Schrauf, G. E., Blanco, M. A., Cornaglia, P. S., Deregibus, V. A., Madia, M., Pacheco, M. G., Padilla, J., García, A. M., & Quarín, C. (2003). Ergot resistance in plants of *Paspalum dilatatum* incorporated by hybridisation with *Paspalum urvillei*. *Tropical Grasslands*, 37(3), 182-186.
93. Schrauf, G. E., Voda, L., Zelada, A. M., García, A. M., Giordano, A., Roa, P. P., Guitian, J., Rebori, J., Ghio, S., Couso, L., Castro, L., Musacchio, E., Rush, P., Nagel, J., Wang, Z. Y., Cogan, N., & Spangenberg, G. (2022). Development of Protocols for Regeneration and Transformation of Apomictic and Sexual Forms of Dallisgrass (*Paspalum dilatatum* Poir.). *Frontiers in plant science*, 12, e787549. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.78754>
94. Shaw, N. H., Elich, T. W., Haydock, K. P., & Waite, R. B. (1965). A comparison of seventeen introductions of *Paspalum* species and naturalized *P. dilatatum* under cutting at Samford, south-eastern Queensland. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 5(19), 423-432.
95. Signorell, A., Aho, K., Alfons, A., Anderegg, N., Aragon, T., Arachchige, C., Arppe, A., Baddeley, A., Barton, K., Bolker, B., Borchers, H., Caeiro, F., Champely, S., Chessel, D., Chhay, L., Cooper, N., Cummins, C., Dewey, M., Doran, H., ... Zeileis, A. (2022). *DescTools: Tools for descriptive statistics* (Version 0.99.47) [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/DescTools/index.html>
96. Skerman, P. J., & Riveros, F. (1992). *Gramíneas Tropicales*. FAO.
97. Speranza, P. (2005). The challenges of the exploration of genetic resources in apomictic plants: lessons from *Paspalum dilatatum*. *Agrociencia (Uruguay)*, 9(1-2), 73-76.

98. Speranza, P. (2009). Evolutionary patterns in the Dilatata group (Paspalum, Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 282(1-2), 43-56.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0205-5>
99. Speranza, P. (2017) Caracterización productiva de las especies de Paspalum y su comportamiento en mezclas forrajeras. En P. Speranza (Ed.), *Utilización y domesticación de gramíneas forrajeras del género Paspalum en Uruguay* (pp. 9-10). INIA.
100. Speranza, P., & Malosetti, M. (2007). Nuclear and cytoplasmic microsatellite markers for the species of the Dilatata group of Paspalum (Poaceae). *Plant Genetic Resources*, 5(1), 14-26. <https://doi.org/10.1017/S1479262107192145>
101. Stelkens, R., & Seehausen, O. (2009). Genetic distance between species predicts novel trait expression in their hybrids. *Evolution*, 63(4), 884-897.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00599.x>
102. Stevens, F. L., & Hall, J. G. (1910). Three interesting species of Claviceps. *Botanical Gazette*, 50(6), 460-463.
103. Tejera, M. D. (2014). *Inclusión del género Paspalum en mezclas forrajeras; efectos sobre la disponibilidad de forraje, la resistencia a la invasión, y la estabilidad* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
104. 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.  
<https://doi.org/10.1111/gfs.12208>

105. Tejera, M., Speranza, P., Astigarraga, L., & Picasso, V. (2017). Efecto de la inclusión de dos gramíneas estivales con hábitos de crecimiento contrastante en mezclas forrajeras perennes. En P. Speranza (Ed.), *Utilización y domesticación de gramíneas forrajeras del género Paspalum en Uruguay* (pp. 16-23). INIA.
106. Terra, R. 1973. *Evaluación de mezclas forrajeras con inclusión de Paspalum dilatatum* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
107. Tischler, C. R., & Burson, B. L. (1999). Seed dormancy and germination of dallisgrass, *Paspalum dilatatum*, stored under differing conditions. *Seed science and technology*, 27, 263-272.
108. 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.  
<https://doi.org/10.1071/BT18236>
109. Valls, S. F. M. (1987). Recursos genéticos de especies de *Paspalum* en Brasil. En *Anais do Encontro Internacional sobre Melhoramento Genético de Paspalum* (pp. 3-13). Instituto de Zootecnia.
110. Valls, S. F. M., & Pozzobon, M. (1987). Variación apresentada pelos principais grupos taxonómicos de *Paspalum* com interesse forrageiro no Brasil. En *Anais do Encontro Internacional sobre Melhoramento Genético de Paspalum* (pp. 15-21). Instituto de Zootecnia.
111. Vaz Jauri, P., Taulé, C., De los Santos, M. C., Fernandez, B., di Paolo, A., Sotelo, J., & Battistoni, F. (2020). Interactions between putatively endophytic bacteria and tall fescue (*Festuca arundinacea*): plant growth promotion and colonization in host and non-host cultivars. *Plant and Soil*, 451(1-2), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04359-5>

112. Vega, U., & Frey, A. J. (1980). Transgressive segregation in inter and intraspecific crosses of barley. *Euphytica*, 29(3), 585-594.
113. 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 dailisgrass biotypes. *Crop Science*, 43(1), 295-301.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2003.2950>
114. Villar, A. D. (1985). *Evaluación de germoplasma de forrajeras nativas y su aprovechamiento en el mejoramiento genético: Paspalum dilatatum*. INTA.
115. Zanoniani, R., & Lattanzi, F. (2017). Rol de las pasturas cultivadas en sistemas de producción basados en campo natural. En W. Ayala, & P. Boggiano (Eds.), *XXIV Reunión del grupo técnico en forrajeras Cono Sur* (pp. 24-28). INIA.

## 11. ANEXOS

Anexo 1: Medias e intervalo de confianza para Peso de Tallo (g) para cada línea.

Línea	Media	Intervalo de confianza		Línea	Media	Intervalo de confianza	
I001	49,46	-0,55	99,47	I234	200,89	150,87	250,91
I003	38,94	-11,09	88,98	I237	94,18	44,15	144,21
I005	146,55	96,13	196,97	I240	99,50	49,45	149,56
I006	105,13	55,06	155,21	I243	144,98	94,95	195,01
I007	74,47	24,44	124,50	I249	138,57	88,50	188,64
I008	130,53	80,47	180,58	I253	113,43	54,10	172,77
I009	108,89	58,89	158,90	I257	105,99	55,96	156,03
I010	86,13	35,75	136,50	I258	116,91	57,53	176,29
I011	56,06	6,01	106,10	I261	126,66	76,62	176,70
I014	108,96	58,90	159,02	I262	63,69	13,64	113,74
I016	83,54	33,51	133,57	I268	100,19	49,77	150,61
I018	101,10	51,09	151,12	I269	50,14	0,10	100,18
I019	139,52	89,49	189,56	I271	137,25	87,22	187,28
I026	108,70	58,66	158,74	I273	78,34	28,31	128,38
I027	148,60	98,53	198,66	I275	186,24	135,77	236,70
I029	78,13	28,13	128,13	I276	64,50	14,49	114,51
I031	40,87	-9,18	90,93	I277	43,73	-6,33	93,79
I037	101,31	51,29	151,34	I278	134,21	74,89	193,54
I039	208,73	158,69	258,77	I280	93,11	43,06	143,17
I043	149,59	99,54	199,64	I281	121,27	71,24	171,30
I044	70,70	20,63	120,77	I283	77,68	27,61	127,75
I047	161,64	111,61	211,68	I284	95,79	36,47	155,11
I050	170,70	120,27	221,12	I288	95,33	45,29	145,37
I051	163,04	103,69	222,39	I289	66,95	16,89	117,02
I053	41,70	-8,32	91,72	I291	69,67	19,64	119,70
I055	119,12	69,11	169,14	I293	78,37	28,33	128,41
I061	130,57	80,54	180,60	I296	102,03	51,97	152,10
I064	77,94	27,91	127,97	I298	60,62	10,58	110,67
I072	106,09	56,08	156,10	I299	61,25	11,22	111,28
I076	73,23	13,93	132,53	I301	40,36	-10,06	90,79
I077	132,34	82,30	182,37	I304	20,58	-38,72	79,88
I079	132,05	81,98	182,11	I306	143,03	93,00	193,06

I081	129,94	70,67	189,22	I307	72,15	22,10	122,20
I082	96,15	45,70	146,60	I308	111,94	61,88	162,00
I089	142,43	92,41	192,46	I312	129,54	79,51	179,58
I093	65,84	15,81	115,88	I315	155,51	105,48	205,54
I095	39,58	-10,84	90,01	I316	77,60	27,54	127,66
I101	89,28	29,27	149,29	I321	108,05	48,77	167,33
I104	160,84	110,83	210,84	I322	78,88	19,58	138,18
I107	106,72	47,38	166,06	I326	87,40	37,34	137,47
I109	110,57	60,55	160,59	I327	88,98	38,95	139,01
I111	47,64	-2,41	97,69	I329	105,79	55,78	155,80
I116	37,54	-12,49	87,58	I330	66,44	16,41	116,47
I118	24,57	-25,89	75,02	I331	131,97	81,93	182,00
I120	113,45	63,44	163,46	I337	53,10	3,02	103,18
I122	92,35	42,32	142,38	I345	46,04	-3,99	96,07
I129	104,13	54,09	154,18	I347	79,47	29,41	129,53
I133	155,57	105,53	205,61	I349	52,45	2,43	102,48
I135	80,34	30,29	130,40	I350	78,20	28,16	128,23
I139	71,97	21,93	122,01	I351	28,47	-21,58	78,51
I143	74,23	23,83	124,64	I354	276,31	216,97	335,65
I144	186,63	136,56	236,71	I355	55,09	5,04	105,15
I145	58,71	8,67	108,74	I356	131,16	71,91	190,42
I147	108,51	58,46	158,55	I359	73,20	23,17	123,23
I148	128,07	77,98	178,16	I367	98,56	48,54	148,58
I149	34,31	-24,98	93,60	I369	119,78	74,63	164,93
I152	71,07	21,03	121,12	I370	69,85	19,79	119,90
I153	157,07	107,03	207,11	I376	140,68	90,25	191,11
I156	200,95	141,64	260,26	I382	121,22	71,18	171,26
I160	43,22	-7,22	93,66	I384	47,58	-11,73	106,89
I164	86,53	36,50	136,57	I388	30,09	-29,92	90,11
I165	53,49	3,43	103,56	I389	108,99	58,58	159,39
I167	123,90	64,59	183,21	I391	82,77	32,75	132,80
I168	148,03	97,98	198,08	I395	101,87	51,81	151,93
I169	66,99	16,96	117,01	I396	63,71	13,67	113,76
I171	58,77	8,73	108,82	I397	100,05	49,60	150,50
I172	25,00	-25,48	75,48	I401	133,01	82,95	183,06
I173	54,08	4,00	104,15	I404	102,76	52,35	153,16
I175	103,53	53,49	153,57	I405	58,94	8,85	109,02

I177	41,71	-8,72	92,14	I406	57,37	7,30	107,44
I178	39,31	-10,71	89,33	I407	74,58	24,50	124,66
I181	144,82	94,78	194,86	I409	34,13	-15,95	84,21
I182	79,44	29,37	129,51	I410	101,07	41,77	160,37
I185	84,87	34,84	134,90	I411	77,74	27,70	127,79
I189	71,14	21,08	121,20	I412	74,30	24,27	124,33
I193	130,13	80,07	180,18	I413	138,74	79,44	198,05
I194	90,23	40,20	140,26	I414	34,04	-16,43	84,52
I195	40,77	-9,29	90,83	I416	147,67	97,26	198,09
I209	83,27	33,25	133,29	I419	111,03	60,96	161,09
I210	54,51	4,09	104,93	I420	104,65	54,58	154,71
I213	105,73	55,69	155,77	I422	76,69	26,67	126,70
I214	89,95	39,91	139,99	I424	138,04	87,99	188,10
I216	114,65	64,61	164,69	I426	93,61	43,54	143,69
I219	97,95	47,86	148,03	I427	70,42	20,38	120,45
I220	30,82	-19,22	80,85	I429	102,01	51,97	152,04
I222	121,65	71,63	171,67	I431	196,93	146,86	247,00
I228	63,03	13,01	113,05	I434	83,00	23,75	142,26
I230	64,63	14,58	114,68	PF1S	105,17	65,89	144,46
I231	113,31	63,27	163,36	Vir1	115,72	74,25	157,19

Anexo 2: Medias e intervalo de confianza para Peso de Hoja (g) para cada línea.

Línea	Media	Intervalo de confianza		Línea	Media	Intervalo de confianza	
I001	255,14	144,13	366,15	I234	529,20	418,16	640,23
I003	129,58	18,52	240,65	I237	319,01	207,97	430,05
I005	241,45	130,05	352,85	I240	258,04	146,91	369,17
I006	212,11	100,92	323,29	I243	469,46	358,49	580,43
I007	110,16	-0,83	221,15	I249	270,84	159,72	381,95
I008	280,19	169,08	391,30	I253	435,61	324,51	546,72
I009	294,73	183,64	405,83	I257	118,14	7,02	229,27
I010	300,71	189,21	412,20	I258	261,45	126,30	396,60
I011	324,39	213,16	435,61	I261	331,78	220,71	442,85
I014	165,39	54,28	276,51	I262	207,00	96,02	317,98
I016	169,06	57,96	280,16	I268	263,97	152,28	375,66

I018	189,06	78,07	300,04	I269	109,71	-1,43	220,84
I019	310,05	199,03	421,08	I271	489,37	378,39	600,34
I026	433,84	322,72	544,96	I273	344,59	233,47	455,70
I027	379,73	268,68	490,78	I275	374,13	262,70	485,56
I029	250,37	139,34	361,40	I276	177,81	66,83	288,79
I031	119,30	8,17	230,44	I277	218,14	106,99	329,28
I037	307,95	196,88	419,03	I278	253,13	118,03	388,24
I039	445,28	334,09	556,48	I280	356,05	245,08	467,01
I043	367,99	256,95	479,03	I281	238,95	127,98	349,92
I044	217,25	106,07	328,44	I283	327,67	216,54	438,81
I047	467,57	356,65	578,48	I284	183,15	48,13	318,16
I050	646,06	534,36	757,76	I288	410,23	299,19	521,27
I051	284,16	149,15	419,17	I289	370,89	259,85	481,93
I053	108,07	-3,00	219,14	I291	128,61	17,56	239,65
I055	192,68	81,73	303,62	I293	200,70	89,67	311,72
I061	274,51	163,56	385,46	I296	160,14	48,98	271,30
I064	174,56	63,45	285,68	I298	219,84	108,70	330,98
I072	339,45	228,41	450,50	I299	234,65	123,61	345,69
I076	190,36	55,44	325,28	I301	187,31	75,80	298,83
I077	283,10	172,08	394,12	I304	102,29	-32,64	237,22
I079	345,94	234,87	457,02	I306	296,77	185,66	407,88
I081	317,64	182,72	452,57	I307	185,71	74,67	296,75
I082	245,41	133,95	356,87	I308	214,87	103,75	325,98
I089	376,87	265,87	487,87	I312	398,58	287,47	509,68
I093	170,51	59,41	281,61	I315	536,86	425,69	648,02
I095	148,48	37,08	259,88	I316	199,99	88,85	311,12
I101	424,32	288,58	560,07	I321	332,65	197,91	467,40
I104	216,37	105,45	327,28	I322	246,22	111,32	381,13
I107	407,95	296,85	519,04	I326	117,48	6,38	228,59
I109	245,37	134,34	356,40	I327	157,99	46,84	269,15
I111	101,21	-9,99	212,41	I329	350,48	239,40	461,55
I116	91,65	-19,36	202,66	I330	187,82	76,72	298,92
I118	192,75	81,18	304,31	I331	342,47	231,39	453,55
I120	423,13	312,06	534,21	I337	499,15	387,99	610,31
I122	393,27	282,08	504,45	I345	141,74	30,60	252,88
I129	373,84	262,79	484,89	I347	162,31	51,13	273,49
I133	231,09	120,06	342,12	I349	230,67	119,67	341,68

I135	195,83	84,68	306,98	I350	159,96	48,79	271,13
I139	238,00	126,90	349,11	I351	147,65	36,64	258,66
I143	155,07	43,63	266,52	I354	519,76	384,75	654,78
I144	423,97	312,84	535,11	I355	173,89	62,83	284,95
I145	205,72	94,63	316,81	I356	438,66	303,66	573,66
I147	248,89	137,82	359,95	I359	386,81	275,71	497,92
I148	338,69	227,46	449,92	I367	230,85	119,80	341,90
I149	185,52	50,57	320,47	I369	294,74	196,57	392,92
I152	196,73	85,54	307,92	I370	242,95	131,87	354,03
I153	477,34	366,31	588,36	I376	244,83	133,28	356,38
I156	523,27	412,19	634,35	I382	269,12	158,02	380,23
I160	109,43	-2,18	221,03	I384	259,66	124,53	394,78
I164	173,07	61,95	284,19	I388	73,04	-62,79	208,86
I165	155,77	44,60	266,95	I389	353,14	241,65	464,63
I167	130,06	-4,78	264,89	I391	305,35	194,34	416,37
I168	274,69	163,42	385,97	I395	259,28	148,21	370,35
I169	268,56	157,54	379,58	I396	175,97	65,07	286,87
I171	368,93	257,81	480,05	I397	178,21	66,72	289,71
I172	252,09	140,47	363,71	I401	425,33	314,16	536,51
I173	363,75	252,48	475,02	I404	368,55	257,10	480,01
I175	288,06	176,98	399,15	I405	194,76	83,65	305,87
I177	133,23	21,68	244,78	I406	176,73	65,58	287,87
I178	200,30	89,21	311,39	I407	231,47	120,25	342,69
I181	289,17	178,07	400,27	I409	90,75	-20,34	201,84
I182	320,82	209,65	431,99	I410	189,01	54,10	323,93
I185	221,82	110,85	332,78	I411	221,59	110,50	332,68
I189	146,19	35,04	257,33	I412	160,33	49,31	271,36
I193	281,02	169,88	392,17	I413	313,97	178,98	448,96
I194	204,54	93,48	315,60	I414	105,94	-5,63	217,51
I195	306,90	195,74	418,07	I416	301,01	189,61	412,41
I209	227,76	116,75	338,76	I419	284,68	173,53	395,83
I210	264,28	152,80	375,75	I420	269,77	158,66	380,87
I213	190,86	79,79	301,92	I422	226,64	115,61	337,66
I214	293,38	182,32	404,44	I424	307,89	196,85	418,94
I216	459,52	348,45	570,60	I426	188,05	76,91	299,19
I219	180,36	69,09	291,63	I427	257,13	146,18	368,07
I220	140,77	29,64	251,89	I429	289,57	178,45	400,69

I222	380,96	269,97	491,96	I431	391,83	280,76	502,91
I228	111,25	0,17	222,32	I434	291,05	156,13	425,97
I230	104,93	-6,12	215,99	PFIS	363,58	282,81	444,35
I231	318,60	207,42	429,78	Vir1	259,21	171,68	346,73

Anexo 3: Medias e intervalo de confianza para Peso Total (g) para cada línea.

Línea	Media	Intervalo de confianza		Línea	Media	Intervalo de confianza	
I001	309,23	157,17	461,29	I234	733,14	581,05	885,23
I003	172,79	20,63	324,94	I237	414,01	261,89	566,13
I005	387,71	234,70	540,73	I240	357,71	205,44	509,98
I006	320,24	167,91	472,57	I243	618,28	466,23	770,34
I007	184,35	32,29	336,41	I249	410,36	258,10	562,63
I008	411,24	259,00	563,49	I253	621,09	468,88	773,29
I009	407,08	254,95	559,20	I257	221,34	69,14	373,55
I010	387,58	234,59	540,57	I258	373,35	189,99	556,72
I011	381,64	229,31	533,97	I261	456,63	304,46	608,80
I014	273,43	121,18	425,68	I262	266,88	114,78	418,97
I016	257,35	105,18	409,52	I268	369,49	216,22	522,75
I018	292,99	140,97	445,01	I269	162,96	10,73	315,19
I019	447,94	295,82	600,05	I271	626,75	474,69	778,81
I026	542,04	389,82	694,26	I273	422,89	270,70	575,08
I027	528,49	376,32	680,66	I275	560,99	407,86	714,12
I029	328,14	176,09	480,20	I276	248,73	96,71	400,76
I031	161,81	9,54	314,07	I277	261,45	109,18	413,72
I037	410,72	258,56	562,87	I278	386,28	203,04	569,52
I039	656,94	504,65	809,24	I280	451,26	299,16	603,37
I043	516,51	364,34	668,69	I281	357,02	204,97	509,07
I044	291,13	138,81	443,46	I283	408,34	256,03	560,64
I047	626,64	474,63	778,66	I284	276,10	92,96	459,24
I050	814,45	661,16	967,74	I288	504,40	352,27	656,54
I051	445,28	262,08	628,47	I289	440,27	288,08	592,45
I053	151,61	-0,52	303,74	I291	196,89	44,77	349,00
I055	310,05	158,05	462,04	I293	276,05	123,93	428,17
I061	398,30	246,27	550,33	I296	266,38	114,09	418,67

I064	246,93	94,74	399,12	I298	285,03	132,79	437,27
I072	442,59	290,50	594,67	I299	296,11	143,98	448,24
I076	262,23	79,21	445,25	I301	228,06	74,95	381,18
I077	415,01	262,90	567,12	I304	124,59	-58,46	307,63
I079	479,01	326,78	631,25	I306	438,89	286,69	591,09
I081	438,09	255,13	621,05	I307	255,28	103,12	407,43
I082	340,17	187,06	493,28	I308	325,46	173,22	477,70
I089	517,55	365,48	669,63	I312	527,45	375,25	679,66
I093	237,91	85,71	390,10	I315	693,45	541,22	845,68
I095	192,65	39,65	345,64	I316	280,29	128,02	432,56
I101	517,88	333,15	702,61	I321	443,83	261,01	626,64
I104	377,14	225,17	529,11	I322	316,76	133,77	499,76
I107	610,28	458,07	762,50	I326	208,11	55,88	360,35
I109	357,52	205,42	509,62	I327	250,12	97,92	402,33
I111	150,80	-1,51	303,12	I329	458,03	305,93	610,14
I116	122,83	-29,27	274,93	I330	255,21	103,02	407,39
I118	215,37	62,13	368,60	I331	476,78	324,60	628,96
I120	541,07	388,97	693,17	I337	555,57	403,23	707,91
I122	483,45	331,19	635,72	I345	192,78	40,59	344,98
I129	475,78	323,64	627,92	I347	241,81	89,54	394,08
I133	385,49	233,35	537,63	I349	280,56	128,48	432,64
I135	279,80	127,55	432,05	I350	232,69	80,44	384,94
I139	309,17	156,96	461,38	I351	177,82	25,70	329,94
I143	226,45	73,43	379,47	I354	796,18	612,96	979,39
I144	615,00	462,70	767,29	I355	230,78	78,59	382,96
I145	260,31	108,13	412,49	I356	571,27	388,27	754,28
I147	354,72	202,54	506,90	I359	457,45	305,29	609,62
I148	468,40	315,97	620,82	I367	331,61	179,50	483,72
I149	223,29	40,28	406,30	I369	415,19	279,47	550,92
I152	265,79	113,50	418,08	I370	311,01	158,80	463,22
I153	630,45	478,33	782,57	I376	387,77	234,63	540,91
I156	779,52	627,33	931,71	I382	387,13	234,92	539,34
I160	153,51	0,27	306,76	I384	309,38	126,14	492,62
I164	262,87	110,67	415,08	I388	100,67	-84,15	285,49
I165	211,66	59,34	363,98	I389	461,41	308,36	614,45
I167	250,34	67,36	433,31	I391	390,55	238,46	542,64
I168	421,55	269,16	573,95	I395	357,06	204,86	509,27

I169	337,29	185,19	489,38	I396	239,29	87,26	391,31
I171	424,24	272,00	576,47	I397	278,56	125,42	431,71
I172	280,43	127,12	433,74	I401	558,59	406,30	710,88
I173	416,78	264,35	569,21	I404	470,70	317,68	623,72
I175	388,16	235,96	540,36	I405	251,63	99,32	403,94
I177	176,42	23,25	329,59	I406	232,13	79,80	384,45
I178	238,40	86,27	390,54	I407	303,48	151,07	455,88
I181	435,88	283,69	588,08	I409	130,21	-22,08	282,49
I182	398,30	245,98	550,62	I410	286,97	103,97	469,98
I185	307,39	155,33	459,44	I411	295,91	143,72	448,11
I189	216,55	64,26	368,84	I412	234,04	81,93	386,15
I193	410,85	258,58	563,12	I413	446,55	263,47	629,62
I194	301,00	148,89	453,12	I414	138,95	-14,33	292,24
I195	345,69	193,39	497,99	I416	450,44	297,45	603,42
I209	308,96	156,88	461,04	I419	392,40	240,11	544,70
I210	316,37	163,28	469,45	I420	372,26	220,00	524,53
I213	298,23	146,06	450,40	I422	300,31	148,24	452,38
I214	386,87	234,72	539,01	I424	444,83	292,65	597,02
I216	575,59	423,41	727,78	I426	284,14	131,86	436,43
I219	275,30	122,84	427,77	I427	327,30	175,27	479,33
I220	169,48	17,26	321,71	I429	392,14	239,94	544,34
I222	506,95	354,90	658,99	I431	583,88	431,64	736,12
I228	175,85	23,73	327,98	I434	379,39	196,46	562,32
I230	162,71	10,54	314,87	PF1S	467,13	352,88	581,39
I231	429,90	277,61	582,19	Vir1	371,63	249,24	494,02