

EL DISEÑO DE MACOLLAMIENTO DE *CENCHRUS INCERTUS* (*C. PAUCIFLORUS*) (*POACEAE*) Y SUS RELACIONES CON EL MÉTODO REPRODUCTIVO, LA PRODUCCIÓN DE SEMILLAS Y LA DORMICIÓN DE LOS CARIOPSIS.

J.L. LEMES* Y J.L. VENTURA**

*IADIZA, CC 507 Mendoza

**Fac. Agr. U.N. La Pampa, CC 159 Santa Rosa

RESUMEN

El trabajo tiene por objeto asociar la arquitectura de plantas aisladas con el método reproductivo, la productividad de semillas y su germinación en una población de *Cenchrus incertus* Curtis determinada como *C. pauciflorus* Benth. de la provincia de La Pampa.

El diseño de macollamiento se infiere a partir de mediciones sobre la totalidad de macollos fértiles, al finalizar el ciclo reproductivo de una planta anual aislada. Luego es relacionado con resultados obtenidos en observaciones sobre biología floral, productividad potencial y efectiva de semillas y dormición diferencial de cariopsis en macollos individuales.

Se concluye que el acortamiento de los macollos de floración más tardía y mayor grado de ramificación, hace que produzcan menos fascículos por inflorescencia, pero con granos de mayor grado de dormición y autogamia. Este mecanismo permite a las plantas diseminar fascículos alógamos de menor grado de dormición y aportar al suelo fascículos más probablemente autógamos con mayor grado de dormición diferencial.

Finalmente se sugiere que el mecanismo adaptativo inferido podría extrapolarse a stands densos de la maleza.

INTRODUCCION

Caro y Sánchez (1967) describen a *Cenchrus pauciflorus* Benth. como anual con innovaciones intravaginales aéreas fértiles y basales estériles. Lemes, Ventura y Quiroga (1993) describen la población en estudio como bianual facultativa, con una alta variabilidad en su hábito de crecimiento. Las innovaciones intravaginales, son potencialmente fértiles presentando una reducción gradual en longitud hacia el centro de la planta, cuyo porte es decumbente.

Los fascículos, descritos por Ventura *et al.* (inédito), constan de una a cuatro espiguillas uniseminadas, rodeadas por estructuras involucrales estériles espinosas. Las espiguillas dentro de los fascículos varían permitiendo diferenciar a las superiores o primarias, de las inferiores o secundarias (Twentyman, 1974).

Las espiguillas de *Cenchrus* son sesquifloras, con una flor masculina y

otra hermafrodita, la antésis se produce por el ápice dando lugar a dicogamia protogina (Arber, 1931 y 1934), mecanismo que favorece la polinización cruzada haciendo que la alogamia sea común en las especies anuales del género. La posibilidad de autogamia está dada porque la antésis se produce en sucesión basípeta simultáneamente a la emergencia desde las vainas foliares (De Lisle, 1963). La apomíxis es típica de las especies perennes del género con alto nivel de ploidía (Bashaw, 1974), pero Brown y Emery (1958) no encuentran evidencias citológicas de apomíxis en *C. pauciflorus*.

Observaciones empíricas en la población estudiada, indican que la antésis se produce a veces dentro y a veces fuera de las vainas foliares. Esto llevó a buscar relaciones con factores ambientales y morfológicos, cuya importancia radica en detectar mecanismos de regulación del grado de autogamia.

Los cariopsis primarios y secundarios poseen dormición asociada a las estructuras involucrales. Las condiciones de conservación y de incubación (fotoblásticas, térmicas e hídricas) afectan en distinto grado la germinación de cariopsis primarios y secundarios en fascículos enteros lo que permite sugerir un mecanismo adaptativo tendiente a regular la calidad de cariopsis aportados al banco de semillas en el perfil edáfico (Ventura *et al.* inédito). Estas adaptaciones han sido estudiadas por Thompson y Grime (1976) y revisadas por Grime (1979).

Este trabajo busca detectar un diseño arquitectónico de las plantas de *C. incertus* (*C. pauciflorus*), y su importancia en los

mecanismos que regulan la productividad de semillas, la autogamia y la germinación. La comprensión de estos mecanismos y sus relaciones, es importante en el manejo de los bancos de semillas en el perfil del suelo y por ende en el control de la maleza.

MATERIAL Y MÉTODO

La presente comunicación incluye experiencias llevadas a cabo en la población descrita por Lemes, Ventura y Quiroga (1993), consistentes en: a) observaciones del momento de antésis, b) medición de parámetros en macollos fértiles y c) experimentos sobre dormición diferencial de los cariopsis.

a) Observaciones del momento de antésis.

Las observaciones se hicieron en inflorescencias emergentes en una parcela densa de 10 x 5 m. La fecha de muestreo y el tamaño de cada muestra figuran en la Tabla 1. En cada espiga se contaron las flores hermafroditas, primarias y secundarias, en antésis. Cada fascículo se ordenó por su posición en el raquis, considerando cero al primer fascículo visible y positivos a los que se encuentran dentro de las vainas. El 9/2/76 se ensobraron 100 espigas de las cuales solo se recolectaron 25 el 7/5/76 que se compararon con 100 de polinización libre, marcadas y cosechadas simultáneamente.

b) Mediciones sobre macollos fértiles.

Para verificar observaciones previas y fortalecer hipótesis surgidas del experimento anterior, referidas a elongación del macollo con la fecha de antésis, se tomaron datos en la totalidad de macollos

fértiles producidos por una planta anual espaciada, de la colección descrita por Lemes, Ventura y Quiroga (1993).

La planta del muestreo 77/78, se marcó al macollar y desde el 22/12/77 se identificó semanalmente cada inflorescencia emergida, cosechándose los fascículos dehiscentes de fechas anteriores. A fin de ciclo la planta se disectó tomándose datos de cada macollo codificado por grado de ramificación y posición en el padre. Se midió: longitud total del macollo (Lt), de la inflorescencia (Li), del último entrenudo (Le), de la vaina foliar de la hoja bandera (Lv); y números de entrenudos o fitómeros (clasificados en "fértiles" cuando dan lugar a una innovación fértil (Nf), "estériles" cuando su yema produce una innovación, pero sin fascículos (Ne) y "vacíos" cuando su yema no se movió (Nv) y fascículos (separados en "normales" los dehiscentes (Fn) y "abortivos" si quedaron en el raquis sin desarrollar granos (Fa)).

Los datos se analizaron por correlación múltiple, previo cálculo de la varianza en cada parámetro. Se tomaron como variables: la fecha de floración (Xi), el grado de ramificación (Xj), el número de orden sobre el macollo padre (Xk), el número de fitómeros del macollo padre (XI) y el parámetro medido (Xm).

c) Experimentos sobre dormición diferencial de los cariopsis.

Se realizaron dos experimentos en los cuales se estudió la asociación de la dormición de los cariopsis con la arquitectura de la planta. Uno compara el grado de dormición de los cariopsis con la fecha de formación de los fascículos.

El otro compara el ambiente directamente sobre las inflorescencias en desarrollo.

En el primer experimento, se tomaron muestras de fascículos de 82 plantas anuales espaciadas en las que se identificaron, a partir del 6/1/78 y cada 20 días, unas 200 inflorescencias por fecha eligiendo aquellas con mayor número de flores hermafroditas en antésis. La cosecha se realizó a los 20 días de la antésis, período detectado previamente como necesario para la dehiscencia de los fascículos. Debido a la estrecha relación entre fecha de floración y posición del macollo sobre la planta, se identificó siempre el mismo número de inflorescencias por planta. A partir de la cosecha, cada muestra se conservó en oscuridad, dentro de sobres cuádruples de papel madera, atmosfera seca y temperatura constante de 25 °C, manipulándose siempre en luz verde. La dormición de los cariopsis se determinó de acuerdo a la metodología empleada por Ventura *et al.* (inédito). Los ensayos de germinación se realizaron cada 20 días a partir del 18/4/78 y hasta el 6/9/78.

Las fechas de cosecha y de ensayo figuran en la Tabla 5. El tamaño de las muestras de fascículos disminuyó con la fecha de cosecha, por esta razón, las últimas muestras solo intervinieron en el primer ensayo de germinación y la muestra cosechada el 7/3/78 no intervino en el último ensayo de germinación.

El porcentaje de cariopsis viables se determinó sobre los cariopsis no germinados al finalizar cada ensayo. En éstos se utilizaron 5 repeticiones de 20 fascículos cada una. La velocidad de germinación se calculó por medio de un índice propuesto

por Evetts y Burnside (1972) y utilizado por Ventura *et al.* (inédito).

En el segundo experimento, los tratamientos consistieron en extirpar involúcos y aplicar sobres cuádruples de papel madera y simples de celofán. Los días 10, 11 y 12 de enero de 1978, se procedió a seccionar los involúcos de fascículos en antésis, efectuando una incisión en la base sin interesar las espiguillas, al mismo tiempo se marcó igual número de testigos por planta. Estos tratamientos en adelante se denominarán E (extirpado) y T (testigo). Tanto en E como en T se extirparon además los fascículos apicales y la lámias de las hojas superiores. El 16/1/78 se colocaron sobres a la tercera parte de las inflorescencias marcadas. La aplicación de sobres cuádruples de papel madera, se denominó OS (oscuridad sobres), la de sobres de celofán LS (luz sobres), y LT (luz testigo) a los tratamientos sin aplicación de sobres. De este modo se obtuvieron los tratamientos E x OS, E x LS, E x LT, T x OS, T x LS, T x LT.

Simultáneamente se marcaron 5 espigas en antésis, en cada una de 56 plantas anuales distintas de las anteriores; en cada planta se sortearon 2 para cada tipo de sobre y 1 como testigo. La aplicación de sobres se realizó el 17/1/78 y a los 15 días se intercambiaron los de celofán por los de papel madera y viceversa, en la mitad de las espigas ensobradas. Así se obtuvo una inflorescencia por planta de cada uno de los tratamientos: antésis en oscuridad, dehiscencia en oscuridad (AO x DO); antésis en oscuridad y dehiscencia en luz (AO x DL); antésis en luz, dehiscencia en oscuridad (AL x DO);

antésis en luz, dehiscencia en luz (AL x DL); y testigos sin aplicación de sobres (T x T). Se cosechó el 13/4/78, cuando el cuerpo de los involúcos estuvo visiblemente seco en los testigos, y las muestras se conservaron como en el caso anterior.

La viabilidad, vigor y germinación de las muestras de fascículos se evaluaron en dos ensayos de laboratorio. El primero del 8/7/78, incluyó los pretratamientos: E y T por OS y LT. LS se eliminó porque inhibió la formación de cariopsis. Se incubaron sin repeticiones, el total de fascículos normales de cada muestra.

El segundo ensayo del 18/11/78, evaluó los restantes tratamientos excepto AL, incubándose 4 repeticiones de 20 fascículos cada una con tratamientos de incubación en luz, por medio de 5 tubos Phillips TL de 15 w/54 luz día cada uno (IL) y oscuridad (IO).

RESULTADOS

a) Observaciones sobre el momento de antésis

Nuestras observaciones confirman lo comunicado por De Lisle (1963), al describir la biología floral del género. Las flores presentan dicogamia protogina y sucesión basípeta de la antésis. Las masculinas poseen anteras de mayor tamaño y maduran una vez comenzada la esclerificación. En inflorescencias que aún no han emergido, las vainas foliares se abren por la presión ejercida por las espinas al separarse del cuerpo del involucre. En adelante solo se considerarán datos de flores hermafroditas.

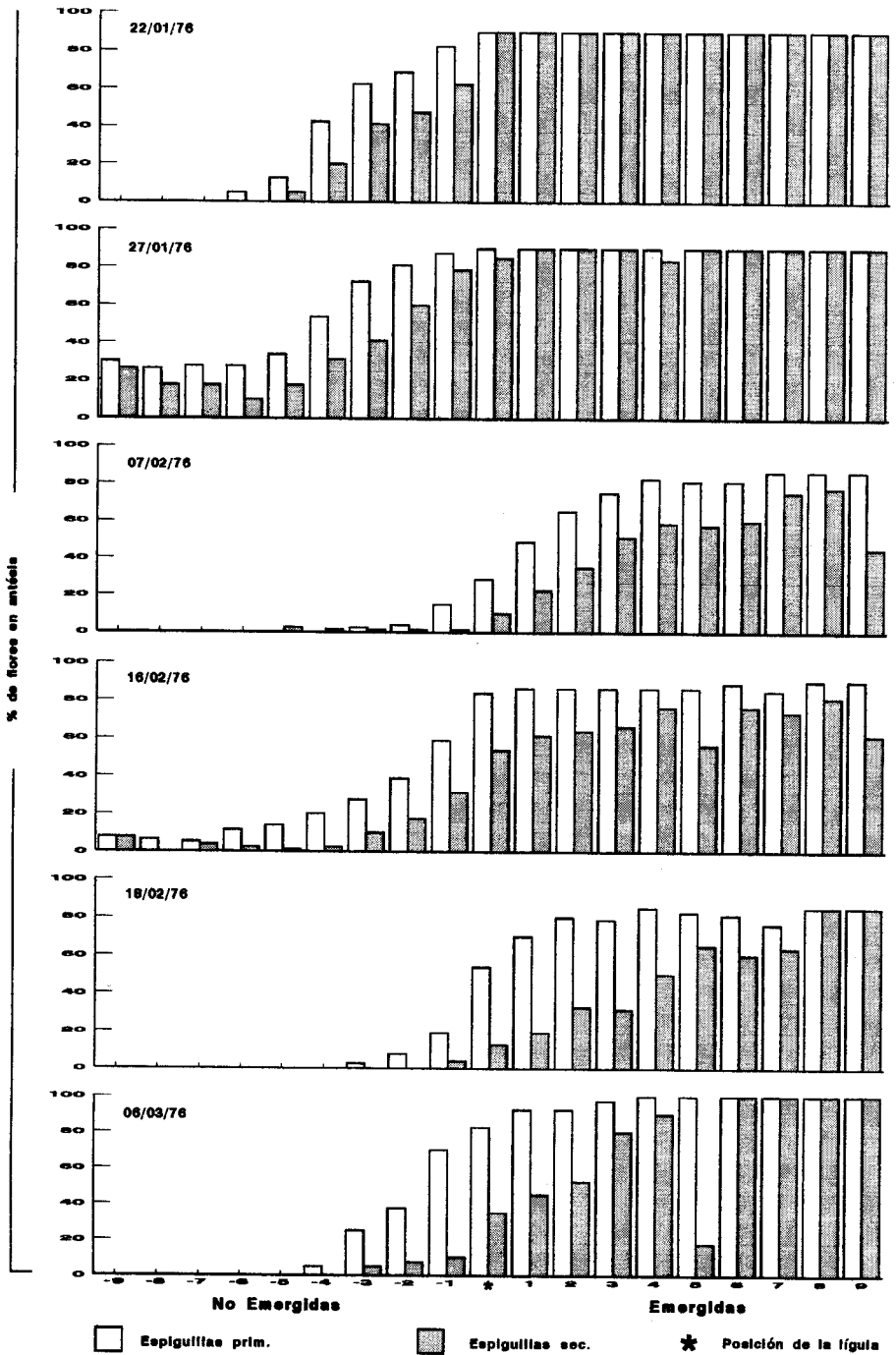


Figura 1. Porcentaje de flores en antesis según posición respecto a la lígula de la hoja en bandera

La Figura 1 representa en cada fecha de observación, el porcentaje de flores en antésis referida a su posición respecto de la ligula de la hoja bandera. Cero es la posición de la ligula. La antésis dentro de las vainas varía entre fechas y entre espiguillas primarias y secundarias. En ambos casos las diferencias son altamente significativas con $P_x < .005$.

La Tabla 1 presenta los tamaños de muestra y los principales parámetros climáticos por fecha y la Tabla 2 las proporciones de flores en antésis o preantésis dentro y fuera de las vainas foliares respectivamente. Comparandolas surge que el mayor porcentaje de flores que entran en antésis fuera de las vainas, se produce luego de períodos con precipitación. La correlación entre milímetros de lluvia y el porcentaje de flores en preantésis fuera de las vainas, es altamente significativa. Comparando las dos primeras fechas con el porcentaje de flores en antésis dentro de las vainas, las tempe-

raturas inciden en el momento de antésis respecto de la emergencia. El porcentaje disminuye porque la antésis se produce en sucesión basípeta.

No se encontraron diferencias significativas para la formación de cariopsis entre inflorescencias autofecundadas y de polinización libre, pero la aplicación de sobres de farmacia disminuyó la elongación de los entrenudos del macollo.

b) Mediciones sobre macollos fértiles.

Si bien los datos provienen de una sola planta, consideramos que corresponden al universo estadístico definido por los 744 macollos producidos y medidos. La Tabla 3 muestra la variación total de cada parámetro y sus medias. La variabilidad, expresada como coeficiente de variación es muy alta.

Wainagii (1973) recomienda separar el concepto "productividad de semillas"

Tabla 1. Tamaño de muestras y parámetros climáticos para cada fecha de observación del momento de antésis en flores hermafroditas de *C. incertus* (*C. pauciflorus*). * = temperaturas del día anterior a la fecha de observación. ** = precipitaciones caídas entre dos fechas (el primer período considera los 7 días anteriores a la fecha).

Fecha	Espigas	Fascículos	Espiguillas	Temperatura		Lluvia
	n°	n°	n°	máxima °C*	mínima °C*	mm**
22/01/76	16	167	314	27,7	13,7	0,0
27/01/76	69	533	1074	24,3	8,1	0,0
07/02/76	127	965	1923	32,0	12,0	59,6
16/02/76	151	1218	2054	32,8	17,1	0,0
18/02/76	52	464	941	32,0	17,0	70,5
06/03/76	101	678	1291	23,1	9,8	63,7

Tabla 2 Porcentajes de flores hermafroditas en preantésis y antésis fuera y dentro de las vainas foliares en cada fecha de observación.

	P prim	S sec	total	P prim	S sec	total
22/01 76	0,0	0,0	0,0	41,3	27,0	34,1
27/01 76	0,0	0,1	0,6	66,9	45,9	52,3
07/02 76	30,3	56,3	43,5	4,0	0,8	2,9
16/02 76	5,8	27,6	16,9	43,9	14,8	26,5
18/02 76	20,1	64,6	45,5	4,6	0,6	2,5
06/03 76	8,2	44,9	27,4	35,4	5,9	20,3

Tabla 3. Descripción, medias y variación de los parámetros utilizados para definir el diseño de macollamiento.

* Lv se refiere a long. de la vaina foliar de la hoja bandera. ** Fn(v) se refiere al número de fascículos normales que maduran dentro de las vainas foliares. C.V. = coeficiente de variación

Código	parámetro medido	Promedio	C.V.
	longitudes	cm	%
Lt	total de la innovación	13,51 ± 1,20	93,82
Li	total de la inflorescencia	1,46 ± 0,13	85,77
Lv	*de la vaina foliar	3,64 ± 0,20	47,63
Le	del último entrenudo	4,00 ± 0,47	118,39
	número de fitómeros	n°	%
Nt	totales	2,48 ± 0,20	73,25
Nf	fértiles	0,97 ± 0,16	148,12
Ne	estériles	0,25 ± 0,06	210,19
Nv	vacíos	1,25 ± 0,14	104,35
	número de fascículos	n°	%
Ft	totales	6,17 ± 0,40	61,00
Fn	normales	5,29 ± 0,44	78,50
Fa	abortivos	0,82 ± 0,13	147,41
Fn(v)	**normales dentro de las vainas	0,59 ± 0,11	192,88

en, "productividad potencial de semillas" (PPS) y "productividad efectiva de semillas" (PES). PPS/PES estima la "productividad relativa de semillas" PRS.

PPS en nuestro caso estaría dada por

el número total de ovulos, igual a número de espiguillas, por fascículo (e), el total de fascículos por inflorescencia ($Ft = Fn + Fa$), y el total de fitómeros o yemas laterales ($Nt = Nf + Ne + Nv$); PES está

Tabla 4. Componentes de la productividad de semillas expresado como productividad relativa PR.
PR = productividad relativa, PE = productividad efectiva y PP = productividad potencial.

Producción relativa de semillas	Media	C.V.
$PR_E = Nf/Nt =$ PR de espigas	0,359 ± 0,043	110,00 %
$PR_F = Fn/Ft =$ PR de fascículos	0,790 ± 0,032	37,42 %
$PR_c = c/e =$ PR de cariopsis	0,908 ± 0,012	20,71 %

dada por el número de cariopsis por fascículo (c), el número de fascículos normales por inflorescencia (Fn) y el número de fitómeros fértiles por planta, equivalente a número de espigas (Nf). La Tabla 4 presenta la productividad relativa de fitómeros ($PR_E = Nf/Nt$), fascículos ($PR_F = Fn/Ft$) y cariopsis ($PR_c = c/e$), producidos por la planta analizada.

La producción relativa de semillas ($PRS = PR_E \times PR_F \times PR_c = 0,2575$) es baja respecto al PPS cuyo valor es 1. La variabilidad entre macollos para los componentes de la productividad de semillas, está en relación inversa a la PRS (compárese medias y C.V. Tabla 4). La mayor variación en la producción de semillas está determinada por PR_E . PR_F se aproxima al potencial, PR_c es alta y poco variable. Quiere decir que la diferenciación de innovaciones regula en mayor medida la productividad de semillas.

Los componentes de la productividad de semillas, llevan a cuestionar si la misma está asociada a los parámetros del macollo fértil. La Tabla 5 presenta los coeficientes de correlación entre los parámetros del macollo fértil y la producción de fascículos totales, normales y abortivos. Las correlaciones son altamente

significativas. Los coeficientes de correlación se contrastaron todos contra todos, las mas estrechas son las calculadas con fascículos normales (Fn) como variable X_1 y las longitudes: total del macollo (Lt), de la inflorescencia (Li) y del último entrenudo (Le) como variable X_2 . Entre éstas las diferencias son no significativas. Nt está menos correlacionado con Fn.

Comparando coeficientes de correlación en los que Ft y Fn intervienen como variables X_1 , se aprecia que las diferen-

Tabla 5. Coeficientes de correlación entre los parámetros del macollo fértil y la producción de fascículos totales, normales y abortivos por inflorescencia.

** nivel de significación del coeficiente de correlación. Letras iguales indican diferencias no significativas al 1% entre r cuando "ro" es igual al "r" mayor.

	Ft	Fn	Fa
Lt	+ 0,90**a	+ 0,90**a	- 0,31**ef
Li	+ 0,78**ab	+ 0,90**a	- 0,33**def
Lv	+ 0,68**bc	+ 0,40**de	- 0,17**ef
Le	+ 0,79**ab	+ 0,83**ab	- 0,32**def
Nt	+ 0,68**bc	+ 0,56**cd	- 0,11**f

cias son no significativas excepto para Lv, pero son significativas entre Lv y fascículos abortivos (Fa) como variable X_1 .

Para establecer si las variaciones de los parámetros finales del macollo fértil responden a un diseño o son aleatorios, se han considerado cuatro ordenamientos de los macollos. El primero los agrupa por fecha de floración (X_1), el segundo por el grado de ramificación (X_2), en este caso cero es el tallo principal y los macollos que derivan de éste poseen grado de ramificación uno, etc., el tercero por la posición en el macollo padre (X_3), aquí se han numerado los nudos del padre en sentido acrópeto, y el cuarto por el número de fitómeros del padre como variable X_4 . Estos ordenamientos se ana-

lizaron por correlación múltiple utilizando como quinta variable (X_m) a cada parámetro medido.

La Tabla 6 muestra los coeficientes de correlación simple (r) y los múltiple (R) que aumentaron significativamente respecto de los "r". Los "R" indican la asociación de dos variables al restar la variabilidad asociada a las restantes (Snedecor y Cochran, 1971).

La mayoría de los parámetros están correlacionados a los cuatro ordenamientos, pero en mayor medida a X_1 y X_2 . Las correlaciones por X_3 y X_4 son independientes de las otras dos. El hecho de que los "R" se incrementen significativamente en los ordenamientos X_1 y X_2 y no en X_3 y X_4 , indica que la fecha de

Tabla 6. Coeficientes de correlación simples y múltiples entre cada uno de los parámetros del macollo fértil y los ordenamientos que determinan posición sobre la planta madre. r = coeficiente de correlación simple; R = coeficiente de correlación múltiple. ° = correlación no significativa. * = correlación significativa a $P_x < .05$; ** = correlación altamente significativa a $P_x < .01$; NS = indica que R es estadísticamente igual a r .

	i= fecha de floración		j= grado de ramificación		k= orden sobre el padre		l= n° nudos del padre	
	rm.i	Rmi.jkl	rm.j	Rmj.ikl	rm.k	Rmk.ijl	rm.l	Rml.ijk
Lt	-.80**	-.88**	-.68**	-.76**	+.47**	NS	+.39**	NS
Li	-.73**	-.83**	-.10*	-.29**	+.50**	+.70**	+.56**	+.78**
Lv	-.87**	-.99**	-.63**	-.82**	+.50**	NS	+.26**	+.80**
Le	-.74**	-.81**	-.71**	NS	+.46**	NS	+.54**	NS
Nt	-.37**	NS	-.64**	NS	+.23**	NS	+.58**	NS
Ft	-.78**	-.93**	-.73**	-.88**	+.66**	NS		NS
Fn	-.69**	-.77**	-.69**	NS	+.48**	NS	+.47**	+.13**
Fa	+.20**	NS	+.12**	NS	+.06*	NS	+.60**	NS
Fn(v)	+.27**	NS	+.31**	+.31**	-.01*	-.01*	+.02*	-.11*

floración altera la arquitectura de la planta determinada por el grado de ramificación y viceversa; por lo tanto la morfología de los macollos se asocia mayormente a estos.

Los "r", entre parámetro dentro de agrupamiento menores son: Nt, Fa y Fn(v), además son independientes entre agrupamientos. Nt se aparta de este comportamiento en los ordenamientos Xj y XI; Fa y Fn(v) en cambio están asociados solo a Xi y Xj.

Le y Fn están asociados a Xi exclusivamente, puesto que este es el único ordenamiento en que "R" es significativamente mayor que "r". Lv lo está al ordenamiento XI, nótese que en este caso se da el mayor incremento de "R"; Li presenta aumentos de "R" en los

cuatro ordenamientos y además es el único parámetro con grado de correlación menor a Xj, que a los restantes ordenamientos.

c) Experimentos sobre dormición diferencial de los cariopsis.

La Tabla 7 resume resultados del muestreo periódico de fascículos. Los porcentaje de viabilidad no difieren entre fechas ni tipo de cariopse y todas las muestras superan el 93% de viabilidad.

Los porcentajes de germinación arrojan diferencias altamente significativas entre fechas de cosecha, fechas de ensayo, y entrecariopsis primarios y secundarios. Las interacciones: fecha de cosecha por fecha de ensayo, fecha de ensayo por tipo de cariopsis y fecha de cosecha por tipo de cariopsis son altamente significa-

Tabla 7. Porcentajes y velocidad de germinación en muestras de fascículos cosechados según su antésis, y evaluados periódicamente. Letras iguales indican diferencias no significativas a $P_x = .05$

Fechas de ensayo	Cariopsis	Porcentajes de germinación fechas de cosecha			Velocidad de germinación fechas de cosecha		
		26/01/78	15/02/78	07/03/78	26/01/78	15/02/78	07/03/78
18/04/78	Primarios	83,1 c	68,9 g	35,3 m	0,238 bc	0,216 g	0,183 g-i
	Secundarios	70,6 fg	5,3 p	0,0 r	0,182 g-k	0,113 p	0,000 r
08/05 78	Primarios	68,9 gh	75,2 de	35,8 m	0,241 de	0,235 bc	0,197 fg
	Secundarios	54,1 kl	33,1 m	3,2 q	0,166 k-n	0,168 j-m	0,051 q
28/05 78	Primarios	81,6 cd	89,5 a	58,3 i-k	0,249 b	0,247 b	0,234 bc
	Secundarios	70,1 f	56,9 jk	8,9 o	0,191 f-h	0,174 h-l	0,165 l-o
17/06 78	Primarios	77,3 d	74,2 ef	51,8 l	0,240 bc	0,234 bc	0,205 ef
	Secundarios	74,2 ef	51,1 l	18,4 n	0,178 h-k	0,187 g-i	0,156 m-o
07/07 78	Primarios	77,7 c	85,5 ab	61,8 h-j	0,281 a	0,248 b	0,189 f-h
	Secundarios	65,1 gh	62,6 hi	34,9 m	0,151 no	0,161 l-o	0,189 f-h
27/07 78	Primarios	88,4 ab	85,3 b	48,9 l	0,240 bc	0,238 bc	0,228 cd
	Secundarios	85,3 b	70,4 fg	23,4 n	0,148 o	0,171 ij	0,157 l-o

Tabla 8. Porcentajes de germinación y viabilidad de cariopsis desarrollados bajo pretratamientos aplicados sobre la inflorescencia en desarrollo
 Letras iguales indican diferencias no significativas a $P_x = .05$
 E = extirpación de involucros; T = testigo sin extirpación; OS = aplicación de sobres de papel madera; LT = sin aplicación de sobres.

	% de viabilidad		% de germinación	
	Primarios	Secundarios	Primarios	Secundarios
T x LT	100,0	96,0	100,0 a	50,0 d
E x OS	92,4	100,0	93,9 ab	65,4 c
T x OS	100,0	97,1	91,4 ab	39,4 f
E x LT	97,6	95,6	90,0 b	45,5 e

tivas, indicando que la dormición de los granos estaría afectada por las condiciones sobre la planta madre y la posición de los macollos. La interacción triple es no significativa. La germinación merma con la fecha de cosecha y es mas marcada en los cariopsis secundarios cualquiera sea la fecha de ensayo, pero aumenta con la edad, cualquiera sea la dormición inicial de las muestras, hasta cerca de los 100 dias de la antésis. La velocidad de germinación tiene igual patrón que la germinación con interacciones altamente significativas.

En la experiencia con inflorescencias en desarrollo, produjeron semilla los pretratamientos OS, LT, DL, AO y DO pero aquellos en los que se aplicaron sobres de celofán (AL y LS), la formación de granos fué inhibida. La Tabla 8 muestra porcentaje de viabilidad y germinación para E y T combinados con OS y LT. Debido a que no hubo repeticiones los datos se analizaron por test de independencia. Entre tratamientos no hay diferencias en viabilidad pero si en los por-

centajes de germinación, siendo mayores en cariopsis secundarios.

Las hipótesis de independencia fueron: E y T por OS y LT; OS por cariopsis P y S; E y T por cariopsis P y S. Extirpación por sobres y sobres por cariopsis se aceptan y extirpación por cariopsis se rechaza con $P_x < .05$. Entre E y T la hipótesis de independencia se acepta al igual que entre OS y LT, pero se rechazó entre cariopsis primarios y secundarios. Los únicos tratamientos que afectaron la germinación fueron los de extirpación mas sobres. Aumentó la germinación de cariopsis secundarios en E x OS y disminuyó en T x OS.

La aplicación de sobres a la antésis y a la dehiscencia, presenta un comportamiento distinto del anterior (Tabla 9). En este caso la viabilidad bajó anormalmente en los testigos (TT), indicando que los tratamientos directos sobre inflorescencias en desarrollo, afectan la formación de fascículos. En este caso se seleccionaron fascículos normales de dos espiguillas para los ensayos, lo que habría provocado

Tabla 9. Viabilidad, germinación y velocidad de germinación de cariopsis desarrollados y madurados bajo pretratamientos directos sobre las inflorescencias. Letras iguales indican diferencias no significativas a $P \times = .05$ en cada variable. AO = aplicación de sobres de papel madera a la antésis; DO = aplicación de sobres de papel madera a la dehiscencia; DL = aplicación de sobres de celofán; IO = incubación en oscuridad; IL = incubación en luz; T = testigo sin pretratamiento. (Los pretratamientos AL fueron eliminados por no producir semillas).

Tratam.	% viabilidad		% germinación		velocidad germ.	
	Prim.	Sec.	Prim.	Sec.	Prim	Sec.
AOxDOxIO	96,0 a	98,4 a	100,0 d	41,3 d	0,283 ab	0,206 b
AOxDOxIL	98,5 b	94,2 b	24,3 e	0,0 h	0,230 a-d	0,000 f
AOxDLxIO	88,4 c	87,5 c	89,8 b	44,1 d	0,245 ab	0,208 b-e
AOxDLxIL	95,9 ab	89,0 c	39,8 d	13,7 fg	0,234 a-c	0,187 c-e
TxTxIO	56,4 d	62,2 d	58,0 c	18,3 ef	0,306 a	0,134 e
TxTxIL	63,0 d	65,3 d	11,9 g	2,1 h	0,183 d	0,050 ef

un aumento de viabilidad en las muestras de cariopsis sobre inflorescencias tratadas.

El análisis de la varianza para porcentajes de germinación arrojó diferencias altamente significativas entre pretratamientos, entre tratamientos de incubación y entre cariopsis. Las interacciones son altamente significativas. Los datos muestran una tendencia similar a la que siguen los porcentajes de viabilidad, debido a que la germinación está corregida por cariopsis viables.

Los testigos (Tabla 9), responden a incubación en luz y oscuridad (IL e IO). Los pretratamientos (AO x DO y AO x DL) siguen la misma tendencia que los testigos, pero las diferencias entre tratamientos IO e IL en cariopsis primarios (P) y secundarios (S), son más marcadas en los pretratamientos AO x DO, que en AO x DL. La velocidad de germinación, pre-

sentó diferencias significativas entre cariopsis y tratamientos de incubación solamente en los testigos.

DISCUSIÓN

El diseño de macollamiento, se explica por un efecto del mecanismo de dominancia apical entre macollos y un efecto ambiental sobre el crecimiento, dando lugar a variaciones en longitud final de los fitómeros y en el desarrollo de ápices reproductivos y yemas laterales. Es decir que los parámetros finales del macollo, serían consecuencia de procesos de diferenciación y crecimiento celular de los órganos individuales. La diferenciación de fascículos y óvulos merma la productividad potencial de semillas en macollos de mayor grado de ramificación y más tardíos, por lo tanto más cortos.

El desarrollo de primordios es afectado por las condiciones ambientales en

mayor medida que su diferenciación, lo que explica que las correlaciones con fascículos abortivos sean de signo negativo y mas estrechas que en los demás casos (Tabla 5). Es decir que la planta diferencia mas primordios de los que desarrolla. Para Fisher y Turner (1978), ésta es una estrategia optimista de las plantas que les permite aumentar la productividad efectiva de semillas tanto como las condiciones ambientales se lo permitan.

Si la interpretación anterior es correcta, el desfasaje entre la antésis y la elongación del último entrenudo aportaría a la magnitud de dichos parámetros, por lo que en macollos cortos la autopolinización es mas probable debido al efecto de barrera ejercido por las vainas foliares, esta equivaldría a autogamia teniendo en cuenta los resultados del ensobrado. El mecanismo de dicogamia protogina y maduración tardía de las anteras de flores masculinas favorecería la polinización cruzada en macollos mas largos, lo que equivale a alogamia. Estas consideraciones son especulativas porque los parámetros del macollo se midieron en plantas aisladas y las observaciones sobre momento de antésis se efectuaron en macollos provenientes de un stand denso, donde interactúan la edad, el estado de desarrollo y el tamaño de las plantas, con factores ambientales y el diseño de macollamiento.

Aún en caso de existir un grueso error de método, las condiciones ambientales sobre las inflorescencias en desarrollo afectan la respuesta fotoblástica de los cariopsis germinantes. Estas condiciones ambientales no pueden desglosarse debi-

do a que los sobres de papel madera, además de dar oscuridad, hacen variar la temperatura, la concentración de CO², la humedad relativa ambiente etc., afectando con ello el mecanismo de apertura de estomas e influyendo en el intercambio gaseoso.

Los resultados de la Tabla 7 sugieren que el grado de ramificación y la fecha de antésis, es decir el macollamiento y las condiciones sobre la planta madre, afectan la germinación aumentando la dormición con la fecha de antésis. La germinación es afectada por el ambiente prevalente durante la formación del grano y por su localización en la planta (Mayer y Shain, 1974). Macollos tardíos y por lo tanto mas cortos, producen fascículos con mayor grado de dormición. El efecto del ambiente sobre la planta madre está sugerido también por dichos resultados.

Post-antésis y post-dehiscencia son fases de crecimiento con procesos fisiológicos diferentes, en la primera se desarrolla el grano desde la doble fecundación y en la segunda se completa la maduración y esclerificación del fascículo. Entre antésis y dehiscencia transcurren de 15 a 20 días dependiendo de la fecha de antésis. El fascículo dehisciente posee tejidos verdes en el cuerpo de los involucros y los cariopsis una alta humedad, por lo que la maduración, se caracteriza por la esclerificación de los involucros y la pérdida de humedad.

Las Tablas 8 y 9 sugieren un efecto del ambiente sobre las inflorescencias, además del ejercido sobre la planta durante la formación del grano. El mismo se localiza en las estructuras involucrales

estériles y afecta la formación de los fascículos, el grado de dormición y la dormición diferencial entre cariopsis primarios y secundarios. En el período post-antésis, la aplicación de sobres disminuyó la dormición de los cariopsis viables respecto del testigo, pero en el período post-dehiscencia afectó la respuesta fotoblástica, dando lugar a una mayor dormición diferencial. Si las estructuras estériles aportan asimilados al grano, podrían a su vez determinar la concentración de inhibidores activos de la germinación durante su formación o la degradación de estos durante su maduración. Puesto que muchos fascículos maduran dentro de las vainas y que la respuesta fotoblástica se ve afectada por el ensobrado, en forma independiente del ambiente sobre la planta entera; se puede argumentar que las vainas foliares afectan la germinación por medio de una acción de filtro a la radiación incidente y alteran de esta forma las concentraciones relativas de fitocromos.

De lo anterior se desprende que el diseño de macollamiento es parte de un mecanismo que permite regular la producción de semillas, así como el grado de dormición y de autogamia.

Los fascículos de macollos largos, por estar mas expuestos son mas accesibles para su transporte, por lo que el acortamiento de macollos, permite el aporte local de cariopsis con mayor grado de dormición y autogamia y su alargamiento la diseminación de los menos inhibidos y mas probablemente alógamos. Las relaciones de la longitud total y la producción de fascículos con el diseño de macollamiento, discutidas mas arriba lle-

van a considerar que ya establecida, la planta tiende a fijar su diámetro máximo a través de los macollos de mayor longitud, que florecen mas temprano y poseen menor grado de ramificación, luego produce macollos fértiles mas cortos, menos reproductivos y con menor número de hojas (fitómeros), dando lugar al porte decumbente con crecimiento centrípeto.

Este mecanismo sugerido por el estudio de plantas aisladas, requiere de comprobación experimental en poblaciones densas. Pero resultados inéditos indican que el diámetro de planta está muy correlacionado a la productividad de semillas, por ende, si el mismo es afectado por competencia en stands densos, también es de esperar un efecto sobre los macollos, que repercutiría en las respuestas asociadas a la longitud final de éstos. En este caso el mecanismo adaptativo acá propuesto sería densidad dependiente.

Puede especularse que la elongación celular, determinante de la elongación de entrenudos, responde al potencial agua de la planta, en mayor medida que la diferenciación de primordios reproductivos (Zeevart, 1976; Zimerman, 1978); y que el diámetro es buen estimador de la productividad de semillas por planta, entonces el diseño de macollamiento interactúa con los factores ambientales también en stands densos de la maleza y explicarían el hecho de que la antésis fuera de las vainas foliares esté correlacionada con las precipitaciones, dado que el momento de antésis respecto de las vainas foliares se ha interpretado como un desfase entre la diferenciación de primordios y la elongación de entrenudos.

El efecto de los factores ambientales y la densidad de plantas estaría dado a nivel de individuos, en cambio el diseño de macollamiento afectaría a los macollos dentro de cada planta.

BIBLIOGRAFÍA

- ARBER A., 1931. Studies in the *Gramineae*: X 1 *Pennisetum*, *Setaria* and *Cenchrus*; 2 *Alopecurus*; 3 *Lepturus*. Ann. Bot. XLV (CLXXIX): 401-420.
- ARBER A., 1934. The *Gramineae*. A Study of Cereal, Bamboo and Grass. New York. Cambridge. 480 pp.
- BASHAW E.C., 1974. The Potential of Apomitic Mechanisms in Grass Breeding. Proc. XIIth Int. Grassld. Congr. Vol III (Part II): 698-1116.
- BROWN W.V. and W.H.P. EMERY, 1958. Apomixis in the *Gramineae*: *Panicoideae*. Amer. J. Bot. 45: 253-263.
- CARO J. y E. SANCHEZ, 1967. Notas críticas sobre especies de *Cenchrus* (*Gramineae*). Kurtziana 4: 37.
- DE LISLE D.G., 1963. Taxonomy and Distribution of the Genus *Cenchrus*. Iowa St. J. of Science 37(3): 259-351.
- EVETS L.L. and O.C. BURNSIDE, 1972. Germination and Seedling Development of Common Milkweed and other Species. Weed Sci. 20: 371-378.
- FISHER R.A. and N.C. TURNER, 1978. Plant Productivity in the Arid and Semiarid Zones Ann. Rev. Plant. Physiol. 29: 277-317
- GRIME J.P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes New York Wiley and Sons 222 pp.
- LEMES J.L.; J.L. VENTURA y A. QUIROGA, 1993. El hábito de crecimiento de *Cenchrus incertus* Curtis (*C. pauciflorus* Benth.) (*Poaceae*) en la provincia de La Pampa. Multequina 3: 183-194
- MAYER A.M. and Y. SHAIN, 1974. Control of Seed Germination. Am. Rev. Plant Physiol 25: 167-193.
- SNEDECOR G.W. y W.G. COCHRAN, 1977. Métodos estadísticos 1ª. Ed. 4ª. Impr. Esp. México CECSA
- THOMPSON K. and J.P. GRIME, 1976. Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats. J. Ecol. 67(3): 893-921.
- TWENTYMAN J.D., 1974. Environmental control of dormancy and germination in the seeds of *Cenchrus longispinus* (HACK.) FERN. Weed Res. 14:1-11
- VENTURA J.L.; A. QUIROGA; C. CABEZA y J.L. LEMES, 1980. La estructura de los diásporos de *Cenchrus incertus* M.A. CURTIS (*C. pauciflorus* BENTH.) y sus relaciones con la germinación y la dormición de los cariopsis. inéd.
- WAINAGII I.V., 1974. Sobre los métodos de estudio de la productividad de semillas en plantas (Trad. del Ruso) Botanicheskii Zhurnal 59(6): 826-831.
- ZEEVART J.A.D., 1976. Fisiology of Flower Formation Ann. Rev. Plant. Physiol. 27: 321-348.
- ZIMMERMAN V., 1978. Physics of Turgor and Osmoregulation. Ann. Rev. Plant. Physiol. 29: 121-148.

Este artículo es el tercero de una serie de trabajos ejecutados entre 1975 y 1979 y redactados en 1980, habiendo permanecido inéditos hasta la fecha.