

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

ESTUDIO DE FACTORES PLANTA Y AMBIENTALES AFECTANDO LA
CAPACIDAD GERMINATIVA DE SEMILLAS DE *Amaranthus palmeri*

por

Inés BIRRIEL SOSA
Florencia DAMBORIARENA SOLER

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2016

Tesis aprobada por:

Director: -----

Ing. Agr. Grisel Fernández

Ing. Agr. Juana Villalba

Ing. Agr. Sebastian Ponti

Fecha: 26 de abril de 2016

Autor: -----

Inés Birriel Sosa

Florencia Damboriarena Soler

AGRADECIMIENTOS

Estamos muy agradecidas con nuestra Directora, Grisel, que nos ayudó en todo momento y nos dedicó gran parte de su tiempo y paciencia para que pudiéramos cumplir nuestra meta.

A nuestras amigas que de alguna u otra manera nos ayudaron durante la parte práctica de nuestro trabajo.

Por último estamos especialmente agradecidas a nuestras familias ya que sin el apoyo y el esfuerzo de ellos a lo largo de toda nuestra carrera esto no hubiera sido posible.

Muchas Gracias!

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES	VI
1 <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2 <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1 <u>LA MALEZA <i>AMARANTHUS PALMERI</i></u>	3
2.1.1 <u>Origen y características de <i>Amaranthus palmeri</i></u>	3
2.1.2 <u>Descripción botánica</u>	3
2.1.3 <u>Bioecología</u>	5
2.1.4 <u>Producción de semillas</u>	6
2.2 <u>ASPECTOS GENERALES DE LOS PROCESOS DE GERMINACIÓN Y DORMANCIA</u>	11
2.2.1 <u>Dormancia</u>	11
2.2.2 <u>Factores que afectan la dormancia</u>	16
2.2.3 <u>Germinación</u>	17
3 <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	22
3.1 <u>LOCALIZACIÓN DE LOS EXPERIMENTOS</u>	22
3.2 <u>DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS EXPERIMENTOS Y METODOLOGÍAS DE INSTALACIÓN</u>	22
3.2.1 <u>Experimento 1</u>	22
3.2.2 <u>Experimento 2</u>	24
3.2.3 <u>Experimento 3</u>	25
3.3 <u>DETERMINACIONES</u>	26
3.4 <u>PROCESAMIENTO DE LA INFORMACIÓN</u>	27
3.5 <u>DISEÑO EXPERIMENTAL</u>	27
4 <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	28

4.1	EXPERIMENTO 1	28
4.2	EXPERIMENTO 2	39
4.3	EXPERIMENTO 3	40
5	<u>CONCLUSIONES</u>	43
5.1	EXPERIMENTO 1	43
5.2	EXPERIMENTO 2	43
5.3	EXPERIMENTO 3	43
6	<u>RESUMEN</u>	44
7	<u>SUMMARY</u>	46
8	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	47

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Tratamientos del experimento 1.....	23
2. Tratamientos del experimento 2.....	24
3. Tratamientos del experimento 3.....	25
4. Resumen de los análisis estadísticos.....	28
Figura No.	
1. Germinación (%) a los 12 DPI para luz y oscuridad.....	29
2. Germinación (%) a los 12 DPI según el grado de maduración de las panojas.....	30
3. Germinación (%) a los 12 DPI según la ubicación de la semilla en la panoja.....	31
4. Germinación (%) a los 12 DPI según la interacción luz- grado de maduración de las panojas.	32
5. Germinación (%) a los 12 DPI según interacción luz-posición de la panoja.....	33
6. Germinación (%) a los 12 DPI según interacción grado de maduración por posición de la panoja.....	34
7. Germinación (%) para el promedio de las fajas de evaluación (3, 6, 9 y 12 DPI) según grado de maduración de la panoja (6A) y según posición de la panoja (6B).....	35

8. Germinación (%) para el promedio de las fajas de evaluación (3, 6, 9 y 12 DPI) según interacción grado de maduración -posición de la panoja.	36
9. Germinación (%) a los 3, 6, 9, 12 DPI según grado de maduración de las semillas.....	37
10. Índice de velocidad de germinación (IVG) según grado de maduración (A) y según ubicación de la panoja en lateral y principal (B).	38
11. Plántulas (no.) en superficie según profundidad de entierro.....	39
12. Germinación (%) a los 7, 14, 21 días post- instalación según potenciales hídricos.....	41
13. Longitud (cm) de plúmula (A) y raíz (B) según distintos potenciales hídricos...	42

1 INTRODUCCIÓN

Amaranthus palmeri es una especie originaria de las áreas desérticas del centro sur de los Estados Unidos y norte de México, que comenzó a propagarse más allá de su lugar de origen a comienzos del siglo XX.

Es una maleza sumamente agresiva, de elevadísimo potencial de multiplicación y que produce grandes reducciones en los rendimientos de los cultivos con los que interfiere y poco se conoce sobre su posible control debido a la resistencia que ha generado a diferentes grupos de herbicidas.

Desde el año 2015 se han comenzado a encontrar importantes infestaciones en Uruguay y se cree que las mismas proceden de Argentina, ya que en éste país los problemas que están teniendo con la maleza son muy importantes, encontrándose vastas áreas pobladas por esta especie. La cercanía, así como la constante entrada de maquinaria y productos desde el país vecino pueden ser una de las tantas formas de ingreso de *A. palmeri* en nuestro país.

Actualmente es un tema que concierne mucho a los productores en Uruguay, los que en varios casos se encuentran alarmados y en búsqueda de soluciones efectivas. En este sentido se han realizado varias charlas por todo el país con enfoque en esta especie.

Las poblaciones de la especie generan rápidamente resistencia a herbicidas, entre otros factores debido a que presentan fecundación cruzada, la cual permite que la resistencia a ciertos herbicidas sea transferida vía polen de una planta glifosato resistente masculina a una glifosato- susceptible femenina y esto asegura una población genéticamente variable.

Las poblaciones presentes en Uruguay han demostrado tolerar herbicidas como glifosato y herbicidas del grupo de los inhibidores de la ALS. En consideración de este hecho y el conocimiento del riesgo de rápida creación de resistencias resulta de vital importancia implementar estrategias de control de tipo integrado que combine efectivamente medidas de control cultural. Esto requiere conocer extensivamente sobre las características de la biología de la especie en adaptación a los ambientes que invade.

En tal sentido, el presente estudio pretendió estudiar las características germinativas de semillas de una población colectada en una chacra en el país. Los

objetivos específicos fueron determinar el efecto del grado de maduración y posición en la inflorescencia en las características germinativas de las semillas así como el efecto de la intensidad y duración del estrés hídrico y el entierro en la implantación.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 LA MALEZA *AMARANTHUS PALMERI*

2.1.1 Origen y características de *Amaranthus palmeri*

Amaranthus palmeri es una especie anual, nativa del noroeste de México y sur de California, Nuevo México y Texas (Tuesca et al., 2015). Según Morichetti et al. (s.f.), la especie es nativa de las áreas desérticas de estas zonas, centro sur de los Estados Unidos y norte de México.

Esta maleza tiene una larga historia asociada con la humanidad. Las hojas y las semillas molidas de esta especie eran consumidas por las tribus nativas americanas (Moerman, 1998) y comenzó a propagarse más allá de su lugar de origen a comienzos del siglo XX, debido probablemente al transporte de semillas realizado por los humanos o a la expansión de la agricultura a nuevos hábitats (Culpepper et al., 2010)

2.1.2 Descripción botánica

El género *Amaranthus* pertenece a la familia Amaranthaceae y contiene aproximadamente 75 especies en todo el mundo (Steckel, 2007). Los *Amaranthus* dioicos de América del norte son actualmente clasificados en el subgénero *Acnida*.

Mosyakin y Robertson (1996), propusieron que basado en las características florales y frutales, *Amaranthus palmeri* debería ser colocado en la sección *Saueranthus* dentro de este subgénero. Sin embargo, otras evidencias sugieren que *A. palmeri* puede estar más relacionado a las especies monoicas espinosas de *Amaranthus* (*A. spinosus* L.).

Las semillas de *A. palmeri* son pequeñas (1 a 2 mm), lisas y redondas o con forma de disco (Sauer, 1955).

Según Villagrán et al. (2014), los tallos son estriados de 0,6 – 1,5 metros, pudiendo llegar a los 2,5 – 3 metros. Son verdes a rojizos, lignificados en la base en aquellos ejemplares que presentan gran tamaño. Hay cierta variabilidad morfológica puesto que se encuentran ejemplares con tallos ramificados desde la base y otros ramificados principalmente desde la parte superior. Según Sauer (1955), *Amaranthus*

palmeri tiene un tallo central rojizo-verdoso que puede medir hasta 2 m de alto con muchas ramas laterales.

Las hojas son simples, alternas con láminas de 1,5 – 11 cm de longitud por 1,0 – 5 cm de ancho; forma predominante rómbico lanceolada o rómbico obovada con base en forma de cuña (las superiores más bien lanceoladas) presentando algunos ejemplares una banda blanquecina en forma de V invertida, borde entero, ápice con pequeño mucrón (especialmente visible en hojas jóvenes), nervaduras prominentes en el envés (Villagrán et al., 2014).

Para Sauer (1955) las hojas alternas y glabras nacen de largos pecíolos que a menudo exceden el largo de la lámina de la hoja, son lanceoladas en plantas jóvenes convirtiéndose en más ovadas a medida que la planta madura, con nervaduras blancuzcas en el envés de la hoja.

Otra característica notable para Morichetti et al. (s.f.), es que el largo del pecíolo de la hoja es igual o mayor al largo de la lámina. Según Villagrán et al. (2014), presenta pecíolos largos, de hasta 15 cm de longitud, en hojas adultas supera ampliamente el tamaño de la lámina.

En cuanto a las inflorescencias, estas son largas y con escasas ramificaciones. Posee inflorescencias femeninas con brácteas espinosas al tacto y las masculinas son suaves al tacto y desprenden polen cuando se las mueven (Morichetti et al., s.f.). Las inflorescencias masculinas y femeninas pueden ser distinguidas al tacto; las masculinas son más suaves, mientras que las femeninas se sienten más ásperas y más espinosas debido a las brácteas rígidas (Sauer, 1955).

Para Villagrán et al. (2014), las flores se encuentran en fascículos reunidas en inflorescencias espiciformes terminales y axilares; espinescentes (pie femenino) o no espinescentes (pie masculino). La inflorescencia terminal generalmente es de mayor tamaño que las laterales (20 – 50 cm de largo), generalmente péndula a la madurez.

Las pequeñas flores (2 a 3.5 mm) pistiladas (hembra) y estaminadas (macho) se encuentran en plantas separadas, pero agrupadas para formar una inflorescencia cilíndrica terminal similar (Sauer, 1955). Según estudios realizados por Villagrán et al. (2014), las flores están rodeadas de una bráctea y dos bractéolas casi dos veces más largas que el perinato (4 – 6 mm), con nervadura central muy fuerte y terminando en

espina en la flor femenina y moderadamente fuerte en la masculina. Las flores femeninas presentan 5 tépalos recurvados, cada uno con nervadura central notable y ramificada. Los tépalos interiores de 2 – 2,5 mm espatulados, los tépalos exteriores agudos de 3 – 4 mm con nervadura central que sobresale con una punta rígida. El ovario está formado por dos ramas estigmáticas (pueden llegar a tener tres). Las flores masculinas presentan 5 tépalos desiguales, oblongos, acuminados de 2,5 – 4 mm, los internos con nervadura central notable y terminada en mucrón o punta, exhiben 5 estambres.

El fruto es un utrículo subgloboso de 1,5 – 3 mm, color castaño a castaño rojizo, lisos o rugosos en el ápice. A la madurez se abre por una sutura transversal. Las semillas de *A. palmeri* son lenticulares de 1 – 1,3 mm, castaño rojizas, brillantes (Villagrán et al., 2014).

Posee un sistema radicular muy extenso y profundo que le permite una exploración de volumen de suelo muy importante en detrimento de cualquier cultivo (Morichetti et al., s.f.).

2.1.3 Bioecología

Amaranthus palmeri es una especie C4 anual de rápido crecimiento (Morichetti et al., s.f.). Según este autor, la tasa fotosintética de esta especie es alta incluso en condiciones de altas temperaturas. Por ser una planta originaria de las zonas desérticas, está muy bien adaptada y soporta altas temperaturas y sequía. Bajo estrés por sequía no presenta limitaciones en cuanto a cierre estomático y ajuste osmótico en sus células que impida el proceso de fotosíntesis.

Sumado a la fotosíntesis C4, *A. palmeri* tiene la habilidad adaptativa de incrementar la concentración de solutos en las hojas para mantener la turgencia positiva y mantener los estomas abiertos bajo condiciones de sequía (Ehleringer, citado por Ward et al., 2013).

La fotosíntesis C4 es más común en especies monocotiledóneas que en dicotiledóneas; la distribución de las C4 monocotiledóneas está correlacionada con las altas temperaturas, mientras que la ocurrencia de C4 dicotiledóneas está fuertemente asociada con ambientes áridos (Ehleringer et al., citados por Ward et al., 2013).

La menor actividad de la enzima Rubisco a altas temperaturas, coincide con el incremento en el crecimiento de la planta. Esta respuesta puede indicar que una leve disminución en la actividad de la enzima Rubisco en las especies de *Amaranthus* a altas temperaturas no sea un factor limitante en el crecimiento de la planta (Weaver y McWilliams, 1980).

Mientras muchos de los cultivos estivales cesan la fotosíntesis a temperaturas mayores a 35°C, *A. palmeri* alcanza su máxima tasa entre los 36°C y 46°C. Esto nos indica que posee mecanismos de tolerancia a sequía y temperaturas altas que extienden su período de fotosíntesis que muchos de los cultivos estivales no logran mantener bajo estas condiciones. Puede tolerar temperaturas de suelo mucho mayores que el cultivo de soja (Morichetti et al., s.f.).

Amaranthus palmeri presenta diaheliotropismo (es capaz de seguir los movimientos solares), lo que permite a las hojas orientarse perpendicularmente a los rayos del sol, maximizando la intercepción de la luz y el potencial fotosintético. Esto es una adaptación que permite a las especies maximizar su crecimiento y completar rápidamente su ciclo de vida, antes de que ocurran condiciones ambientales desfavorables como la sequía o las altas temperaturas. Las altas tasas fotosintéticas, junto con el diaheliotropismo, permiten que *A. palmeri* acumule biomasa a mayores tasas que las especies que no presentan estas características. Una de las consecuencias del diaheliotropismo es el incremento de la temperatura de las hojas y el mayor potencial de pérdida de agua (Ehleringer y Forseth, 1980).

Es una especie dioica, o sea, que existen pies femeninos y masculinos separados; esta es una característica muy particular de esta maleza (Tuesca et al., 2015). Al ser una especie dioica, *A. palmeri* obligatoriamente presenta fecundación cruzada, pero los mecanismos que controlan la dioecia son desconocidos. Por esta característica es que se diferencia muy bien de las otras especies de *Amaranthus* que son todas monoicas (flores femeninas y masculinas en la misma planta) (Morichetti et al., s.f.).

2.1.4 Producción de semillas

Según Morichetti et al. (s.f.), produce abundante cantidad de semillas que germinan rápidamente ante la presencia de una pequeña lluvia. Estudios realizados en Estados Unidos demuestran que es capaz de producir entre 200.000 y 600.000 semillas

por planta. Por otro lado, Horak y Loughin, citados por Jha (2008b) remarcan que *A. palmeri* puede llegar a producir 1 a 1,5 millones de semillas por planta.

2.1.4.1 Diseminación, invasión y dominancia

Para Sauer, citado por Ward et al. (2013), de todos los *Amaranthus* dioicos, *A. palmeri* ha sido por lejos el más exitoso como maleza invasora de hábitats artificiales, así hayan sido preparados por tecnologías primitivas o modernas.

Usualmente, *A. palmeri* es anemófila, y las plantas masculinas producen grandes cantidades de polen (Walkington, citado por Ward et al., 2013).

Si bien la fecundación cruzada asegura una población genéticamente variable, puede también servir para que haya más adaptabilidad a los distintos ambientes. Un estudio de campo demostró que la resistencia al glifosato fue transferida vía polen desde una planta glifosato-resistente masculina a una glifosato-susceptible femenina a una distancia de aproximadamente 300 m (Sosnoskie et al., 2012). La distancia que recorre el polen es afectada por la aerodinámica del grano de polen y las condiciones atmosféricas locales. Ha sido estimado que el polen de *A. palmeri* puede viajar hasta 46 km desde la planta fuente (Sosnoskie et al., citados por Ward et al., 2013).

Al igual que otras especies de *Amaranthus*, las semillas de *A. palmeri* son predominantemente dispersadas por gravedad pero también pueden ser propagadas por agua, mediante aves, mamíferos y a través de distintas prácticas agrícolas (Costea et al., 2004, 2005)

El rápido crecimiento es una característica de *A. palmeri* (Culpepper et al., 2010). Horak y Loughin (2000), notaron que la rápida tasa de crecimiento de esta especie proporciona una ventana de tiempo más pequeña para el óptimo control comparado con otras especies de *Amaranthus*.

El largo del período de persistencia de la semilla de *A. palmeri* en el banco de semillas del suelo es desconocido, pero según Ward et al. (2013), la semilla puede sobrevivir por períodos extensos, especialmente en mayores profundidades; si son traídas hacia la superficie del suelo por labranza, esta semilla puede ser una fuente de re-infestación.

Por otro lado, Cook (1980) y luego Thompson et al. (1998), indicaron que la persistencia de las semillas en el suelo es favorecida por una disminución en el tamaño de la semilla y un relativo aumento en el espesor de la cubierta, porque una disminución proporcional del tamaño de la semilla aumenta la fuerza de cubierta de la semilla relativo a la fuerza de crecimiento del embrión durante la germinación.

2.1.4.2 Características germinativas

En su ambiente xérico nativo, *Amaranthus palmeri* es oportunista, germina rápidamente y completa su ciclo de vida en respuesta a la humedad disponible (Ehleringer y Forseth, 1980).

La germinación de las semillas de malezas junto con el tiempo de emergencia están muy afectados por la temperatura. *A. palmeri* llegó a completar la germinación en el primer día, a diferencia de la mayoría de las especies de *Amaranthus* que en algunos casos en el día 8 habían alcanzado a germinar solo en un 50% (Steckel et al., 2004).

La temperatura base para *A. palmeri* fue estimada en 16,6 °C, mayor que para otras anuales estivales evaluadas que tienen una temperatura base de 12,6°C (Steinmaus et al., citados por Ward et al., 2013). La germinación de *Amaranthus palmeri* se incrementa con la temperatura, con menos de 8% de emergencia a 5°C y más de 71% a 35°C (Steckel et al., 2004).

En un estudio realizado por Steckel et al. (2004), se demostró que *A. palmeri* tiene mayor germinación bajo un régimen de temperaturas alternas que bajo un régimen de temperaturas constantes a 10, 15 y 30 °C.

Con la reducción de la dormancia luego del invierno, las semillas pueden germinar a temperaturas mayores o iguales a los 25°C y amplitudes térmicas de 15°C a fines de primavera, en presencia de luz (Jha et al., 2008a).

A 15/10 °C (día/noche), no se observó germinación de semilla en ninguna de las especies de *Amaranthus*, indicando que la germinación es muy susceptible a bajas temperaturas (Guo y Al – Khatib, 2003).

Las semillas pequeñas de malezas incluidas las de las especies de *Amaranthus* que pueden emerger solo de profundidades superficiales, a menudo requieren luz para romper la dormancia y germinar (Baskin y Baskin, 1998).

La germinación de las semillas frescas de *A. palmeri* se incrementa con la luz natural comparado con aquellas en la oscuridad, pero no hubo diferencias en la germinación entre semillas expuesta a fuentes de rojo y rojo lejano (Jha et al., 2010a).

La cantidad de luz experimentada por la planta madre también tuvo un efecto en la germinación de las semillas de *A. palmeri*; las plantas femeninas que crecieron con un 87% de sombra produjeron semillas viables, de las cuales solo el 12% germinó en ausencia de luz, mientras que las plantas femeninas que crecieron sin sombra produjeron semillas que alcanzaron un 25% de germinación bajo condiciones de oscuridad (Jha et al., 2010b).

Según Keeley et al. (1987), debido al pequeño tamaño de la semilla de *A. palmeri*, la misma necesita una posición relativamente superficial en el perfil del suelo para el éxito de su establecimiento. Los mismos autores reportaron que a profundidades menores o iguales a 1,3 cm, las semillas de *A. palmeri* tuvieron una emergencia de más del 40%, comparado con semillas enterradas a más de 5,1 cm, en donde se obtuvieron emergencias menores al 7%. Morichetti et al. (s.f.) afirman que *Amaranthus palmeri* germina en los primeros centímetros de suelo con temperaturas mayores a 18°C, alcanzando su máxima tasa de germinación con temperaturas fluctuantes de 32 – 38°C con lo cual puede germinar por un largo período de tiempo. Según este autor *A. palmeri* necesita luz para germinar por lo que es importante lograr una rápida cobertura o cierre de surco en los cultivos para disminuir la presencia de esta maleza en los campos cultivados.

Resultados de un estudio realizado por Jha et al. (2010b), mostraron que los requerimientos de temperatura para germinar variaron con el tiempo de madurez de la semilla de *A. palmeri*.

Según Baskin y Baskin (1998), las semillas madurando en lugares separados dentro de la inflorescencia o en las inflorescencias nacidas en distintas ubicaciones de la planta madre, pueden exhibir variaciones en la germinación.

Jha et al. (2010a), demostraron que no todas las inflorescencias en las tres localizaciones dentro de la planta madre fueron sincronizadas, y no todas las semillas producidas en las tres localizaciones maduraron al mismo tiempo o en el mismo rango, lo que era de esperarse. Las diferencias en el tiempo de maduración de las semillas localizadas en la parte superior y en el medio comparadas con el tercio inferior contribuirían a la variación en la germinación de las semillas. Para estos mismos autores, el sombreado de la planta madre reduce la germinación de las semillas frescas y viables de *A. palmeri*. Las semillas que maduraron en el tercio inferior de la planta mostraron una menor germinación que las semillas localizadas en el tercio medio y superior de la planta madre.

Sin embargo, Grey y Steckel et al., citados por Jha et al. (2010a), creen que basado en el orden fenológico del desarrollo de las inflorescencias, la maduración de las semillas ocurre en diferentes momentos, exponiendo a las semillas a variaciones ambientales, causando diferencias en la germinación de las semillas producidas por la planta.

2.1.4.3 Características de crecimiento

La tasa de crecimiento de *Amaranthus palmeri* puede alcanzar hasta 4 cm por día (Tuesca et al., 2015). Según estos autores, en condiciones ideales *A. palmeri* puede crecer 5 a 7 cm por día. Por otro lado, según Morichetti et al. (s.f.), existen algunos individuos que llegan a crecer más de 2 -3 cm por día en óptimas condiciones.

El agresivo hábito de crecimiento y la prolífica producción de semillas permiten que las especies de *Amaranthus* compitan fuertemente con los cultivos por luz, agua y nutrientes (Barkley, 1986). Estas especies provocan una reducción en el rendimiento, calidad y eficiencia de cosecha en los cultivos (Klingaman y Oliver, 1994). A su vez, las especies de *Amaranthus* han mostrado tener químicos alelopáticos que reducen el vigor de las semillas de varios cultivos y malezas (Menges, 1987, 1988).

El mayor crecimiento de *A. palmeri* a altas temperaturas, puede estar atribuido en parte al extenso crecimiento de las raíces y una mayor termo estabilidad en su aparato fotosintético (Guo y Al-Khatib, 2003).

Según Guo y Al-Khatib (2003), *Amaranthus retroflexus*, *Amaranthus palmeri* y *Amaranthus tuberculatus* responden de manera diferente a la temperatura. A 15/10° C (día/noche), las tres especies producen menos biomasa que a 25/20 o 35/25° C.

2.1.4.4 Características de la dormancia en semillas de *Amaranthus palmeri*

Semillas de *Amaranthus palmeri* desarrollándose bajo condiciones de sombra (87% de reducción en PAR.) mostraron un incremento en la dormancia, un mecanismo de sobrevivencia en ambientes con poca luz. Además de exhibir un aumento en la dormancia de las semillas, *A. palmeri* muestra una aclimatación fotosintética y morfológica a la sombra (Jha, 2008b).

En muchas anuales estivales, luego de la maduración de las semillas, las bajas temperaturas durante el invierno causan la ruptura de la dormancia, mientras que exposiciones a altas temperaturas durante el verano causan re-inducción de la dormancia (Baskin y Baskin, 1998). Con el alivio de la dormancia, las semillas sometidas a amplios rangos de temperatura disminuyen la temperatura mínima requerida para la germinación (Baskin y Baskin, 1985).

2.2 ASPECTOS GENERALES DE LOS PROCESOS DE GERMINACIÓN Y DORMANCIA

2.2.1 Dormancia

La dormancia es el fracaso temporario de la germinación de las semillas viables bajo condiciones externas del medio ambiente, que más tarde desencadena en la germinación cuando las condiciones restrictivas concluyen. La dormancia es efectivamente dispersa a través del tiempo y es especialmente crítica para las plantas anuales, en contraste con las perennes, porque la semilla de las plantas anuales representa el único nexo entre las generaciones de esas especies (Radosevich et al., 2007).

Baskin y Baskin (1998) definen a la dormancia como una forma que tienen las malezas de sobrevivir y persistir en el banco de semillas del suelo. Según estos autores, esta es por lo general regulada por factores genéticos, fisiológicos y factores propios del ambiente. La dormancia puede ser influida por estos factores mientras la semilla se está desarrollando en la planta madre, y en ese caso se hace referencia a efectos maternos.

Según Baskin y Baskin (2001) la dormancia de la semilla resulta de la ausencia de germinación, sin embargo esto puede deberse a características propias de la semilla

que determinan que ésta sea no viable o por factores ambientales desfavorables para la germinación. Si bien puede considerarse que la dormancia de las semillas significa simplemente que la misma no germina, esto es una definición inadecuada según dichos autores.

Azcón-Bieto y Talón (2008) definen la dormancia como el bloqueo que tiene una semilla viable que le impide completar la germinación en condiciones favorables.

Debido a que la dormancia es regulada en diferentes fases del desarrollo de las plantas y en interacción con los factores ambientales, es difícil detectar cuándo se establecen las diferencias genéticas y fisiológicas. Esta dificultad surge debido a que muchos ensayos están basados en la germinación de la semilla, que es el resultado del balance entre el grado de dormancia y la capacidad del embrión de superar la misma. Mecánicamente uno puede distinguir factores que influyen en la dormancia y en la germinación sobre la base de su efecto en este último, así sea inhibiéndola o promoviéndola. Mutantes que germinan mejor o más rápido pueden presentar genes que promuevan la dormancia o que repriman la germinación (Bentsink y Koornneef, 2008).

Ha sido documentado que en algunas especies, la posición de la semilla dentro del fruto está relacionado con el mecanismo de dispersión, germinación o dormancia, demostrando la importancia ecológica de este rasgo (Baskin y Baskin, 2001).

En algunas especies, como *Xanthium pennsylvanicum*, la germinación y dormancia están restringidos a la posición de la semilla. Como una estrategia de sobrevivencia, estas especies pueden producir pequeñas semillas con dormancia y semillas más grandes sin dormancia en el mismo fruto, un estilo de dimorfismo en germinación (Esashi y Leopold, 1968). Adicionalmente, un estudio sobre *Eremopyrum distans* mostró que las semillas basales de la espiga con más grandes y más numerosas, con una mayor proporción de semillas durmientes, mientras que las semillas distales son más pequeñas e incluyen menores proporciones de semillas durmientes. Este fenómeno está asociado con la historia de vida de las especies (Wang et al., 2010).

Según Bewley et al. (2013) la dormancia le provee a la semilla estrategias para diferir la germinación en el tiempo, en el orden de reducir el riesgo de una muerte prematura en un ambiente desfavorable. Para Bentsink y Koornneef (2008), la dormancia permite a las semillas superar períodos que son desfavorables para el establecimiento de las mismas y por consiguiente es importante también para la ecología de las plantas y la agricultura.

Una semilla madura y seca se dice que está quiescente, generalmente tienen bajos contenidos de humedad (5-15%) y con baja actividad metabólica. Esto le da

capacidad de sobrevivir en este estado por varios años y posteriormente reanudar con su metabolismo. Para que estas semillas quiescentes puedan germinar y reanudar su metabolismo, requieren condiciones de humedad, temperatura y oxígeno. La quiescencia no se puede confundir con dormancia, la cual se refiere a la incapacidad de las semillas embebidas y metabólicamente activas de germinar en condiciones ambientales favorables (Bewley et al., 2013).

2.2.1.1 Tipos de dormancia

La dormición se divide en primaria y secundaria, dependiendo de si la capacidad germinativa de una semilla esté bloqueada antes o después de su dispersión, respectivamente (Azcón-Bieto y Talón, 2008). La dormancia secundaria se refiere a un estado de dormancia inducido en una semilla sin dormancia o con dormancia primaria por condiciones desfavorables para la germinación (Baskin y Baskin, 1998).

Para Azcón-Bieto y Talón (2008) la dormición secundaria está vinculada fundamentalmente a las condiciones medioambientales y se induce una vez que la semilla ha sido diseminada y la dormición primaria ha disminuido. Esta se induce cuando una semilla no durmiente no recibe la/s señal/es externas necesarias para germinar.

Baskin y Baskin (1989), sugieren que existen cinco tipos de dormancia que pueden ser exhibidas por las semillas maduras. Estos tipos de dormancia se distinguen en base a las siguientes características:

- Permeabilidad o impermeabilidad de la cubierta de la semilla al agua (dormancia física).
 - Si el embrión está completamente desarrollado o no, lo que es, desarrollo incompleto de embrión cuando la semilla está madura.
 - Si la semilla es fisiológicamente inactiva o activa.

Potencialmente, semillas de los tres tipos descriptos entran en lo que es el banco de semillas del suelo, pero la mayoría de las semillas que se encuentran en el banco de semilla en regiones templadas presentan dormancia fisiológica, mientras que en segundo lugar está la dormancia física.

Según Baskin y Baskin (1989, 1998), las semillas con dormancia fisiológica, luego de que transitan el período de tiempo desde la maduración de la semilla hasta la germinación, pasan a través de una serie de estados conocidos como dormancia

condicional antes de que finalmente se conviertan en semillas activas, es decir, semillas que no están en dormancia. En la transición desde dormancia a no-dormancia, la semilla primero adquiere la habilidad de germinar a través de un estrecho rango de condiciones ambientales. Luego de que la semilla pasa al estado de no-dormancia, las mismas pueden germinar a través de un gran rango de condiciones ambientales posibles para la especie. Sin embargo, si las condiciones ambientales (por ejemplo la oscuridad) evitan la germinación de semillas en no-dormancia cambios subsecuentes en las condiciones ambientales, como sean bajas o altas temperaturas, hacen que se induzca una dormancia secundaria. Mientras las semillas entran en la dormancia secundaria, el rango de condiciones a través del cual pueden germinar disminuye hasta que finalmente las semillas no pueden germinar bajo ningún tipo de condición ambiental. Según Azcón-Bieto y Talón (2008) la dormición fisiológica puede a su vez, dividirse en profunda o no profunda, dependiendo de si el tratamiento con giberelinas es efectivo o no para eliminarla.

Otra clasificación propuesta por Azcón-Bieto y Talón (2008) es la de dormancia morfológica, la cual se debe a un defecto en el crecimiento del embrión, el cual permanece durmiente hasta que su desarrollo ha finalizado con éxito. Si la dormancia se debe a una anomalía en el desarrollo del embrión y a la intervención de un componente fisiológico, se denomina morfofisiológica; para eliminarla se necesita calor y estratificación en frío, aunque en algún caso puede ser efectivo solamente un tratamiento con giberelinas.

La dormancia física se debe a la impermeabilidad al agua de las células del tejido empalizada de la cubierta seminal, responsable del control del movimiento del agua de imbibición; las cubiertas seminales duras comprimen el embrión, que no suele ser durmiente y le impiden germinar. Para romper dicha dormancia es necesario proceder a la estratificación física o química de la cubierta (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Según Radosevich et al. (2007), algunas semillas tienen una combinación de dormancia física y fisiológica, por ejemplo presentan una cubierta impermeable y el embrión bajo dormancia. Claramente, romper la dormancia en esta situación es función de las condiciones internas del embrión más que de condiciones del ambiente externo. Sin embargo, esas causas internas de dormancia quizá hayan sido creadas por severas restricciones externas.

Las semillas típicamente se desarrollan por completo mientras todavía se encuentran unidas a la planta madre y son suficientemente maduras para germinar una vez que se desprenden. En algunas plantas sin embargo, el embrión se encuentra subdesarrollado pero en no-dormancia y el completo desarrollo del embrión ocurre después que la semilla se dispersa de la planta madre (Radosevich et al., 2007). Después de que el embrión se encuentra completamente desarrollado, se procede a la germinación. Baskin y Baskin (1998) señalan que este tipo de dormancia existe tanto en familias de plantas tropicales como templadas.

Se conocen muchos aspectos relacionados con el inicio de la dormición primaria, aunque la señal de su terminación no se conoce en detalle. No obstante, Azcón-Bieto y Talón (2008) afirman que puede estar relacionada con la pérdida de sensibilidad de la hormona ABA y también con un incremento de la sensibilidad de las giberelinas.

2.2.1.2 Interrupción de la dormancia

Sea cual fuere el tipo de dormición que adquiriera una semilla, debe ser eliminada mediante el mecanismo adecuado para que pueda efectuarse la germinación.

La dormición primaria, puede ser eliminada en laboratorio mediante un tratamiento de frío (estratificación), luz, giberelinas, etileno, sustancias presentes en el humo del tabaco y óxido nítrico, entre otros. Durante la estratificación de semillas de algunas especies se produce un descenso en la forma fisiológicamente activa del ABA (ABA-libre), con el consiguiente incremento de la capacidad germinativa. En cuanto a la dormición secundaria esta suele estar relacionada con los ciclos anuales de dormancia en los bancos de semillas del suelo. Su eliminación suele producirse cuando las condiciones medioambientales en el suelo son las adecuadas para germinar (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

En las malezas anuales estivales, la liberación de la dormancia se cree que ocurre a bajas temperaturas durante el invierno, mientras que la re-inducción de la dormancia ocurre a elevadas temperaturas durante comienzos del verano (Baskin y Baskin, 1985).

La estratificación es la exposición de las semillas a la variación de longitudes de tiempo a bajas y altas temperaturas. Puede influenciar en el nivel de dormancia y sensibilidad a la luz de las semillas de muchas especies de malezas (Noronha et al., citados por Jha, 2008b).

2.2.2 Factores que afectan la dormancia

2.2.2.1 Factores internos

La mayoría de las plantas producen semillas incapaces de germinar antes de su dispersión. Se dice que estas semillas están durmientes. Algunas semillas mantienen la incapacidad incluso después de la dispersión; en cambio, otras pueden germinar en la planta madre. Este fenómeno se conoce como viviparismo, y en él está implicada la inhibición de la síntesis de ABA (niveles 25-50% menores) o la falta de sensibilidad a éste durante la fase media-final de la embriogénesis zigótica. El ABA está implicado en la aparición de la dormición primaria en semillas ortodoxas, la cual se produce durante la maduración de los órganos de dispersión en la planta madre (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

2.2.2.2 Factores externos dormancia

Suelo

La cantidad de nitrato acumulado en las semillas secas está directamente relacionado a la cantidad de nitrato en el suelo durante su desarrollo y determina el grado de su germinación (Bewley et al., 2013).

Luz

La cantidad de luz, su distribución diaria y calidad espectral pueden tener una profunda influencia en el desarrollo de la dormancia. Efectos fotoperiódicos en el comienzo de la dormancia son muy conocidos en varias especies. No solo es el patrón de dormancia el que es afectado por el largo del día sino también la estructura de la semilla. Las mismas son más pequeñas y tienen la cubierta más gruesa cuando están madurando en días largos, comparadas con las que maduran en condiciones de día corto (Bewley et al., 2013).

Temperatura

En general la dormancia está promovida por temperaturas relativamente bajas. Sin embargo, hay especies en las que la dormancia es inducida por temperaturas elevadas (Bewley et al., 2013).

En muchas de las anuales estivales, el alivio de la dormancia ocurre durante un aumento en la amplitud térmica, con una disminución en la temperatura mínima requerida para germinar (Baskin y Baskin, 1985).

Todas las especies de malezas tienen una temperatura mínima requerida para la germinación, y algunas especies responden positivamente a las fluctuaciones de temperatura para germinación y el alivio de la dormancia (Baskin y Baskin, 1998).

2.2.3 Germinación

Azcón-Bieto y Talón (2008) definen a la germinación como el proceso que se inicia con la toma de agua por la semilla seca (imbibición) y termina cuando una parte de ésta (eje embrionario en dicotiledóneas o radícula en monocotiledóneas y gimnospermas) atraviesa las estructuras envolventes que la rodean (emergencia).

La toma de agua por una semilla madura es trifásica: toma rápida inicial, fase meseta y nuevo incremento en la absorción de agua, que se corresponde con el período de elongación del embrión o de la radícula. La duración de cada fase dependerá de las características de la semilla (tamaño, contenido de sustratos hidratables, permeabilidad de la cubierta seminal, toma de O₂, etcétera) y de las condiciones externas en las que se produce la imbibición (temperatura, composición del sustrato del suelo, contenido de humedad (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Según Bewley et al. (2013) la población de semillas tiende a germinar de una forma característica, dando como resultado una curva sigmoide, la cual representa el porcentaje de semillas germinadas en función del tiempo. Cabe destacar que el tiempo requerido para completar la germinación de la primera mitad de la población es más corto que para la segunda.

La germinación de la semilla involucra la iniciación de una rápida actividad metabólica, el crecimiento del embrión, la emergencia de la radícula y finalmente la emergencia de porciones aéreas de la planta. La emergencia de la radícula es más a menudo utilizada como un indicador de que la germinación ha comenzado. Antes de que los brotes emerjan del suelo tienen lugar considerables elongaciones debajo del suelo. Este patrón de crecimiento es importante para las malezas y plantas invasivas porque las semillas de muchas de estas especies están adaptadas a germinaciones superficiales o muy poco profundas. La supervivencia de las plántulas, por lo tanto, depende de la

habilidad de que sus raíces primarias extraigan agua de niveles cada vez más bajos del perfil del suelo (Radosevich et al., 2007).

Por otro lado, Bewley et al. (2013) mencionan que en bibliografía científica muchas veces se utiliza el término germinación de forma incorrecta; por lo que hay que aclarar que la germinación no incluye el crecimiento de plántulas; éste comienza después que se complete la germinación.

Debido a la asignación reproductiva común a la mayoría de las malezas y plantas invasivas, un gran número de semillas y/o propágulos vegetativos son usualmente producidos y dispersos en el suelo. Incuestionablemente, muchos de esos propágulos se convierten en plántulas. La germinación, transición de semilla a plántula, es la manera más significativa en la que se pierden las semillas del banco de semillas del suelo. Es también la fase más susceptible del desarrollo de una planta. El tiempo y la cantidad de semillas de malezas germinadas indudablemente influyen en el espectro de especies dentro de una comunidad de plantas. La germinación también puede influir en la cantidad de control alcanzado así como en la composición de plantas nativas y exóticas en las poblaciones (Radosevich et al., 2007).

Según Baskin y Baskin (1989), la germinación de la semilla es regulada por la interacción entre las condiciones medioambientales y el estado fisiológico. Cada planta tiene un rango específico de requerimientos ambientales necesarios para la germinación.

Las semillas de muchas anuales estivales requieren temperaturas fluctuantes para incrementar la germinación (Baskin y Baskin, 1977).

Para Baskin y Baskin (1977, 1987, 1990), la germinación de la semilla bajo condiciones de campo está mediada por los cambios estacionales en dormancia, lo que afecta los patrones de emergencia de las malezas.

El ciclo anual de la dormancia de las semillas de malezas, es regulado por factores ambientales como la temperatura y la luz, esto implica que las semillas en el banco de semillas del suelo muestren cambios en la germinación en respuesta a la temperatura y la luz con el tiempo. Estos cambios evitan que la semilla germine bajo condiciones desfavorables para el crecimiento y reproducción y aseguran la supervivencia y persistencia de las semillas de malezas en el banco de semillas del suelo (Baskin y Baskin, 1998).

Cuando una semilla germina en condiciones naturales, la planta esencialmente trata de buscar lugares con gran solidez en las condiciones ambientales para el establecimiento de la plántula (Probert, 1992). Por lo tanto, la selección natural probablemente favorezca los mecanismos que disminuyan la probabilidad de que las semillas crezcan y germinen en condiciones desfavorables. Sin duda que estos patrones de sobrevivencia de la plántula involucran mecanismos de dormancia, polimorfismo y restricciones ambientales. La literatura científica que habla de germinación de semillas es extensa y demuestra que la germinación está influenciada por factores ambientales como la calidad y cantidad de la luz, temperatura (incluyendo fluctuaciones), humedad, entre otros (Baskin y Baskin, 1998). En adición, la edad y el status fisiológico de la semilla así como las condiciones ambientales luego de que la semilla madura también son importantes reguladores de la germinación.

Las temperaturas fluctuantes con amplitudes mayores o iguales a 10°C mejoran la germinación de especies estivales anuales, sin embargo los requerimientos para amplitud térmica son dependientes del período posterior a la madurez (Cristaudo et al., 2007).

2.2.3.1 Factores externos que afectan la germinación

Luz

Las semillas de muchas plantas tienen un requerimiento de luz que debe ser completado antes de que pueda ocurrir la germinación. Este criterio es especialmente verdadero para semillas de malezas y especies colonizadoras. Sauer y Struik, citados por Radosevich et al. (2007) especulan en la significancia ecológica de este fenómeno luego de notar la diferencia en las emergencias de especies exóticas colectadas por la noche con muestras de suelo. Ya que los hábitats abiertos producen abundantes plántulas, éstos autores sugirieron que un flash de luz como mecanismo para romper la dormancia puede ayudar a las plantas pioneras en la explotación de ambientes perturbados.

Agua

El agua absorbida por la semilla es un pre-requisito para la germinación, y bajo condiciones normales, el agua tomada del suelo húmedo depende de las propiedades del agua, de la semilla y el suelo (Hegarty 1978, Koller y Hadas 1982).

El agua entra a la semilla debido a una diferencia de potencial hídrico entre la semilla y el suelo y es controlado por la conductividad del agua en el suelo (Hegarty 1978, Koller y Hadas 1982, Benech – Arnold y Sánchez 2004, García Breijo et al. 2006, Herrera et al. 2006).

En general se acepta que para germinar, una semilla debe llegar a un contenido mínimo de agua conocido como el nivel de hidratación crítica, definida como la mínima cantidad de agua tomada por una semilla que va a inducir la germinación. El potencial hídrico crítico se define como el potencial externo por debajo del cual las semillas no pueden alcanzar el nivel de hidratación crítica. Semillas completamente embebidas pueden germinar y empezar a crecer, incluso cuando el potencial hídrico del suelo está muy por debajo del valor crítico (Mc Donough, Bradford, citados por Benech – Arnold y Sánchez, 2004).

Si bien el agua es requerida para la rehidratación de la semilla, un exceso de la misma puede ser contraproducente a la germinación, al reducir la cantidad de oxígeno para el embrión (García Breijo et al. 2006, Herrera et al. 2006).

Temperatura

Benech – Arnold y Sánchez (2004), Sierra Posada (2005), García Breijo et al. (2006), Herrera et al. (2006), coinciden en que existe una temperatura óptima, una máxima y una mínima para la germinación. Estos afirman que la temperatura óptima es la más adecuada para conseguir el mayor porcentaje de germinación en el menor tiempo posible. La temperatura máxima es aquella que por encima de la cual se anula el proceso de germinación, mientras que la mínima sería aquella por debajo de la cual la germinación no se produce.

La temperatura es un factor decisivo en el proceso germinativo, interfiriendo con la disponibilidad de oxígeno para el embrión, a la vez influye sobre las enzimas que regulan la velocidad de las reacciones bioquímicas que ocurren en la semilla luego de la rehidratación. Conforme se incrementa la temperatura aumenta la intensidad de las reacciones metabólicas y a la vez disminuye la solubilidad del oxígeno en el agua de imbibición, lo que reduce la cantidad de oxígeno disponible para el embrión. Si bien la temperatura aumenta la velocidad de imbibición de la semilla, no afecta la tasa final de absorción (García Breijo et al. 2006, Herrera et al. 2006).

Profundidad

Para Radosevich et al. (2007) es interesante especular en la razón ecológica de los requerimientos de luz de las semillas de malezas. Es sabido que las semillas de muchas especies de malezas germinan mejor a profundidades superficiales del suelo. Además, una causa importante de mortalidad es la germinación profunda, la que evita que las plántulas alcancen la superficie del suelo. Parece probable, por lo tanto, que los requerimientos de luz puedan actuar como indicadores predictivos de áreas alteradas apropiadas para su posterior colonización. La presencia de luz puede indicar proximidad a la superficie del suelo, suelo mineral desnudo o la ausencia de una cubierta vegetal arbórea.

La luz es requerida para romper la dormancia y para la germinación de pequeñas semillas de malezas como las de las especies de *Amaranthus*, las cuales germinan solo desde profundidades superficiales de 0.5 a 2.5 cm (Buhler et al., citados por Jha, 2008b).

Las fluctuaciones de temperaturas diurnas disminuyen con el aumento de la profundidad del suelo y puede actuar como un mecanismo de detección de profundidad para las semillas de malezas (Baskin y Baskin, 1998).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo consistió en la realización de 3 experimentos complementarios que tuvieron por objetivo de evaluar las características germinativas de *Amaranthus palmeri*.

3.1 LOCALIZACIÓN DE LOS EXPERIMENTOS

Los experimentos fueron llevados a cabo en el laboratorio de malezas de la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni” localizada en Paysandú bajo condiciones controladas en cámara de crecimiento.

3.2 DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS EXPERIMENTOS Y METODOLOGÍAS DE INSTALACIÓN

3.2.1 Experimento 1

Este experimento en el que se evaluarán los efectos del grado de maduración de las semillas, la ubicación de las semillas en la inflorescencia y la interacción con la luz sobre el porcentaje de germinación de las semillas de *Amaranthus palmeri*, se compuso de un total de 12 tratamientos como se detalla a continuación

Cuadro 1. Tratamientos del Experimento 1

Tratamientos	Tipo de cosecha	Régimen de luz
T1	VP	Luz
T2	VL	Luz
T3	AP	Luz
T4	AL	Luz
T5	MP	Luz
T6	ML	Luz
T7	VP	Oscuridad
T8	VL	Oscuridad
T9	AP	Oscuridad
T10	AL	Oscuridad
T11	MP	Oscuridad
T12	ML	Oscuridad

(*)VP: semilla verde, ramo principal; VL: semilla verde, ramo lateral; AP: semilla amarilla, ramo principal; AL: semilla amarilla, ramo lateral; MP: semilla marrón, ramo principal; ML: semilla marrón, ramo lateral.

El experimento tuvo una duración de 14 días siendo instalado el 5 de mayo de 2015. Los tratamientos fueron instalados en cajas de Petri de 9 cm de diámetro previamente esterilizadas con una solución de hipoclorito y rayos UV.

En cada caja de Petri se colocaron 50 semillas sobre una capa de algodón esterilizado cubierto con papel Whatman No. 1 y se agregaron 14 ml de agua desionizada. Luego fueron selladas con papel film para evitar pérdidas de agua por evaporación y llevadas a cámara de crecimiento.

En la cámara el régimen térmico fue de 8 horas a 18° C, 16 horas a 30° C y luz constante. En el caso de los tratamientos 7 a 12, los que fueron conducidos con oscuridad, las placas fueron cubiertas con papel de aluminio.

Las semillas utilizadas fueron cosechadas en un establecimiento cercano a la ciudad de Paysandú, en la localidad de Porvenir el 26 de marzo de 2015. Se colectaron panojas a campo y se llevaron a un compartimento aislado del invernáculo, en donde se identificaron para colecta por separado de semillas según maduración de las panojas. Los distintos grados de maduración fueron identificados según color en: panojas verdes, amarillas y marrones y según ubicación de las semillas en la inflorescencia en ramos principales y laterales. Las semillas después de trilladas fueron clasificadas como se

detallara anteriormente y luego se almacenaron en recipientes en condiciones sin humedad y temperatura ambiente.

En el caso de las semillas, éstas fueron sometidas a un pre tratamiento (estratificación) que consistió en colocarlas durante 5 días en un régimen de 12 horas diarias a una temperatura de 4° C con el objetivo de levantar dormancia y las restantes 12 horas a temperatura ambiente.

3.2.2 Experimento 2

En este experimento se intentó evaluar el efecto de la profundidad de entierro de la semilla en la implantación de *Amaranthus palmeri* según distintas profundidades de entierro. Tanto en este experimento como en el 3, se utilizaron semillas de las panojas verdes, las que resultaron con mayor porcentaje de germinación en el experimento 1. Estas semillas fueron expuestas a frío (4°C) durante 55 días para romper dormancia (estratificación).

En este caso se evaluaron 6 tratamientos, en donde las unidades experimentales fueron los tubos de ensayo en donde se sembraron 4 semillas por tubo y se colocaron a distintas profundidades.

Cuadro 2. Tratamientos del experimento 2

Tratamientos	Profundidad (cm)
T1	0 (superficie)
T2	1
T3	2
T4	3
T5	4
T6	5

El experimento se instaló el día 30 de junio y se extendió hasta el 9 de julio del 2015. El mismo tuvo una duración de 9 días.

Para éste se utilizaron tubos de ensayo previamente esterilizados, en los cuales se enterraron las semillas a distintas profundidades. Los tubos se colocaron en dos soportes de madera, se sembraron 4 semillas por tubo y debajo se les colocó una bandeja con agua des ionizada, la que se controlaba para que no faltara.

3.2.3 Experimento 3

En este experimento se quiso evaluar el efecto de distintos niveles de potencial hídrico sobre la germinación de la semilla de *Amaranthus palmeri*.

El experimento estuvo compuesto por 6 tratamientos. En cada tratamiento se colocaron distintas concentraciones de manitol las que fueron calculadas para 500 cc de agua des-ionizada. Esto determina distintos potenciales hídricos, tal como se puede observar en el siguiente cuadro.

Cuadro 3. Tratamientos del experimento 3.

Tratamientos	Bar	gr Manitol/500 cc Agua
T0	0	0
T1	-3	10,93
T2	-6	21,92
T3	-9	32,88
T4	-12	43,84
T5	-15	54,8

Este experimento se instaló el día 30 de junio del 2015 y tuvo una duración de 21 días. El mismo constó de 6 tratamientos con 5 repeticiones cada uno.

La parcela experimental estuvo constituida por la placa de petri donde se colocaron 50 semillas, previamente esterilizadas y acondicionadas como se mencionó anteriormente. Las semillas recibieron un pre-tratamiento (estratificación), en donde fueron expuestas a 4°C durante 49 días para levantar la dormancia.

Una forma de simular diferentes niveles de potencial hídrico es utilizando manitol. Este actúa absorbiendo las partículas de agua del sustrato. Cuanto más se aumentaba la concentración de manitol, mayor era el déficit hídrico. Para definir los niveles de manitol a utilizar se tomó como referencia un trabajo realizado por Maldonado et al. (2002).

3.3 DETERMINACIONES

En el experimento 1 se realizaron una serie de determinaciones que se mencionan a continuación.

-Germinación (%): Para presentar los resultados del experimento 1 se procesaron 3 ANAVAS; el primero para el estudio de la variable porcentaje de germinación de las semillas de *A. palmeri* a los 12 DPI que incluyó la estimación de los efectos de la luz, del grado de maduración y de la posición de las semillas en la panoja. En el segundo ANAVA se analizaron los efectos del grado de maduración de las semillas y su posición en la panoja a los 3, 6, 9 y 12 DPI bajo condiciones de siempre luz en las variables porcentaje de germinación y en el ANAVA 3 se analizaron los efectos del grado de maduración y posición de las semillas en la panoja a nivel del IVG.

-IVG (Índice de velocidad de germinación): Maguire (1962), presentó la tasa de germinación en condiciones de campo o laboratorio para evaluar el vigor de las semillas.

$$IVG=P1/T1+P2/T2+Pn/Tn$$

Dónde:

P=Semillas germinadas

T=Tiempo para esa germinación

Altos valores obtenidos utilizando esta expresión significa altos vigores de semilla de una muestra en relación a otra. En la tecnología de las semillas este valor, llamado índice de velocidad de germinación o emergencia, es utilizado para predecir el vigor relativo de muestras, especialmente para especies cultivadas dado que muestras con la misma cantidad de semillas germinadas pueden presentar valores diferentes para este índice. El valor calculado mediante la expresión propuesta denota un número de plántulas normales por día (Maguire, 1962).

Según Brown y Mayer (1988), el índice de Maguire es una germinación acumulativa ponderada en el tiempo que mide la velocidad de germinación y cuantifica el vigor de las plántulas.

En el caso del experimento 2, se determinó el número de plántulas que salían a la superficie del tubo de ensayo, a los 9 días post-instalación del experimento.

Para el experimento 3, las determinaciones se realizaron en intervalos de 7 días (7, 14, 21 días post-instalación). Se observó el total de semillas germinadas por placa

mediante la fórmula que se mencionó anteriormente y se midió la longitud de la plúmula y de la raíz.

3.4 PROCESAMIENTO DE LA INFORMACIÓN

Luego de obtenidos los resultados se calculó el porcentaje de germinación mediante la fórmula siguiente: %germinación = (No. semillas germinadas – No. semillas no germinadas/No. semillas total) * 100.

3.5 DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental utilizado en los 3 experimentos correspondió a un diseño de bloques completos al azar (DBCA). El número de repeticiones en el caso del experimento 1 fue de 4 para cada uno de los 12 tratamientos. El experimento 2 constó de 6 repeticiones por tratamiento y para el experimento 3 se realizaron 5 repeticiones por tratamiento.

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación se presentan y discuten por separado los resultados de los tres experimentos que compusieron el presente trabajo de tesis.

4.1 EXPERIMENTO 1

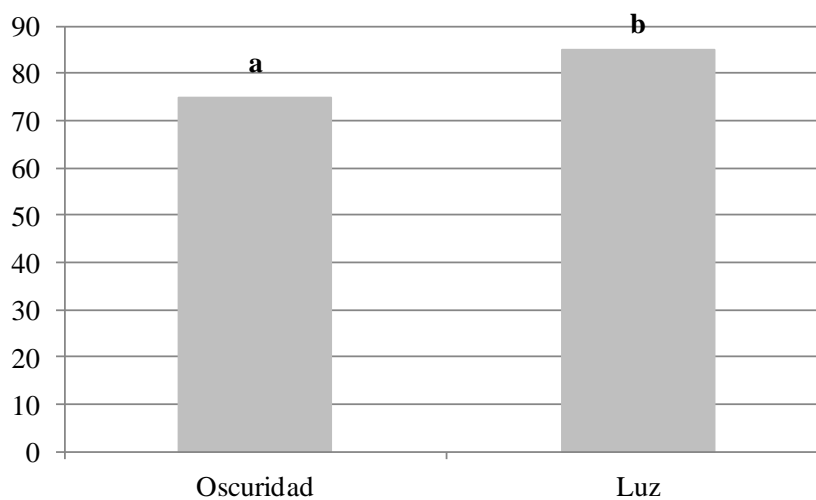
En la tabla que sigue figura un resumen de los 3 ANAVAS procesados para el análisis de los resultados de este experimento.

Cuadro 4. Resumen de los análisis estadísticos.

ANAVA 1			
Fuentes de variación	gl	CM	p-valor
Luz/ oscuridad	1	1240,33	0,0033
Grado madurez	2	5239,75	<0,0001
Posición	1	320,33	0,1136
Luz/osc. * gr. madurez	2	38,08	0,7303
Luz/ osc. * posición	1	108	0,3508
Gr. madurez * posición	2	474,08	0,0311
Error	27	119,78	
ANAVA 2			
Fuentes de variación	gl	CM	p-valor
Grado madurez	2	12558,88	<0,0001
Posición	1	2090,67	<0,0001
DPI	3	288,28	0,0085
Gr. madurez * posición	2	1018,79	<0,0001
Gr. madurez * DPI	6	85,15	0,2969
Posición*DPI	3	4,56	0,9776
Error	75	68,8	
ANAVA 3			
Fuente de variación	gl	CM	p-valor
Grado madurez	2	437,85	<0,0001
Posición	1	67,23	0,0261
Gr. madurez * posición	2	35,73	0,0679
Error	15	11,04	

Como puede observarse, el ANAVA 1 detectó efecto significativo de la luz, efecto muy significativo para grado de maduración de las semillas y significativo para la interacción del grado de maduración y posición de las semillas

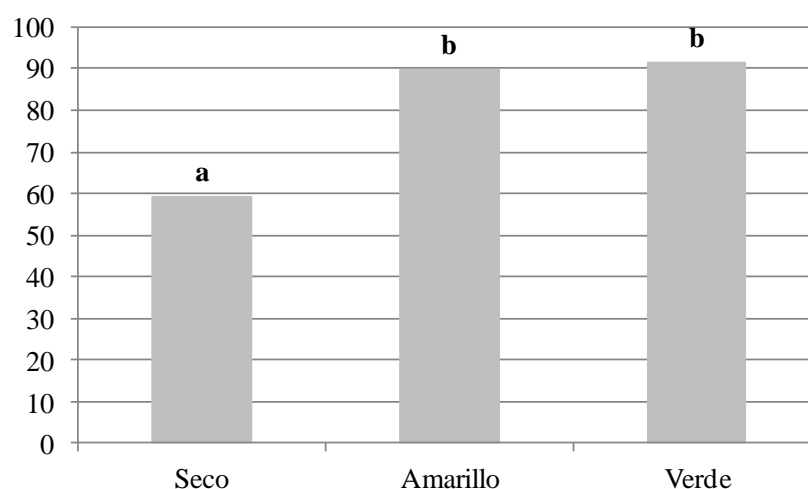
Los porcentajes de germinación en luz (Figura 1) aun siendo significativamente mayores que en oscuridad, sólo resultaron un 10 % superiores a los obtenidos en oscuridad. Esta tendencia es coincidente con lo encontrado por Jha et al. (2010a) quienes llegaron a resultados similares.



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 1. Germinación (%) a los 12 DPI para luz y oscuridad.

En cuanto al grado de maduración de las panojas se comprobó que las semillas con mayor grado de maduración, tipificadas como secas, presentaron menores porcentajes de germinación que las semillas provenientes de panojas tanto amarillas como verdes, las que no mostraron diferencias entre sí (Figura 2).



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 2. Germinación (%) a los 12 DPI según el grado de maduración de las panojas.

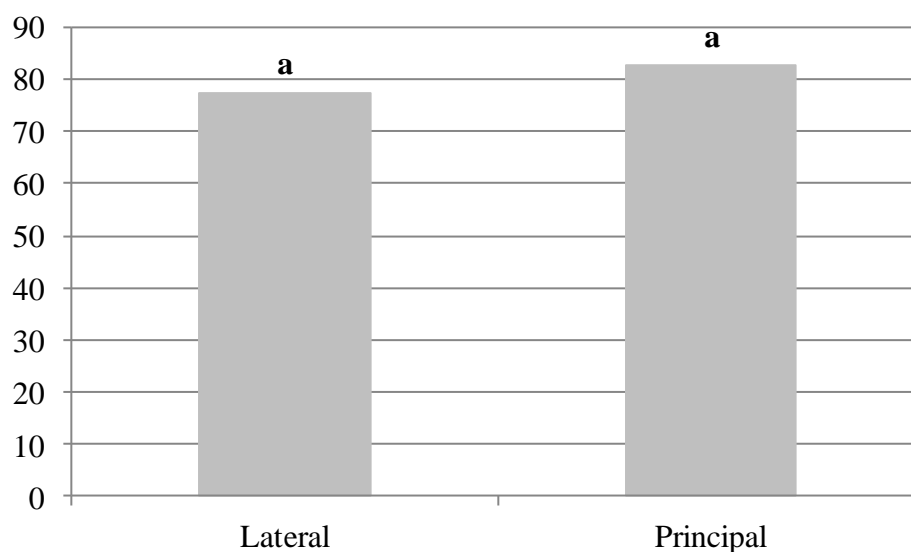
Estos resultados podrían tener dos explicaciones. Por un lado, las semillas más secas, de las panojas con mayor grado de maduración, podrían haber presentado una dormancia más profunda y de esta forma los tratamientos previos realizados con el fin de levantar la dormancia pudieron no haber sido suficientemente efectivos. Esto ha sido citado por Raz et al. (2001), quienes sostienen que la dormancia inicia temprano durante la maduración de la semilla y aumenta hasta que la semilla está totalmente desarrollada. La maduración de la semilla se completa cuando los compuestos de almacenamiento se han acumulado, el contenido de agua ha disminuido, los contenidos de ABA han aumentado y la tolerancia a la desecación así como la dormancia primaria se han establecido.

Por otra parte y tal como lo mencionan Grey y Steckel et al., citados por Jha et al. (2010a), el orden fenológico del desarrollo de las inflorescencias y la maduración de las semillas ocurre en diferentes momentos, exponiendo a las semillas a variaciones ambientales, lo cual puede imponer diferencias en la germinación.

Con respecto a las exposiciones a diferentes ambientes, Holdsworth et al. (2008) explican que la dormancia en las semillas o la germinación están determinadas por un balance entre las vías asociadas con el ABA y la GA, señales ambientales

externas y señales internas. Bajas temperaturas y exposición a la luz son los principales factores ambientales asociados a la liberación de la dormancia permitiendo la germinación de las semillas (Ali-Rachedi et al., 2004).

En relación al tercer factor estudiado, no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la posición de las semillas ubicadas tanto en las panojas principales como en las laterales (Figura 3).

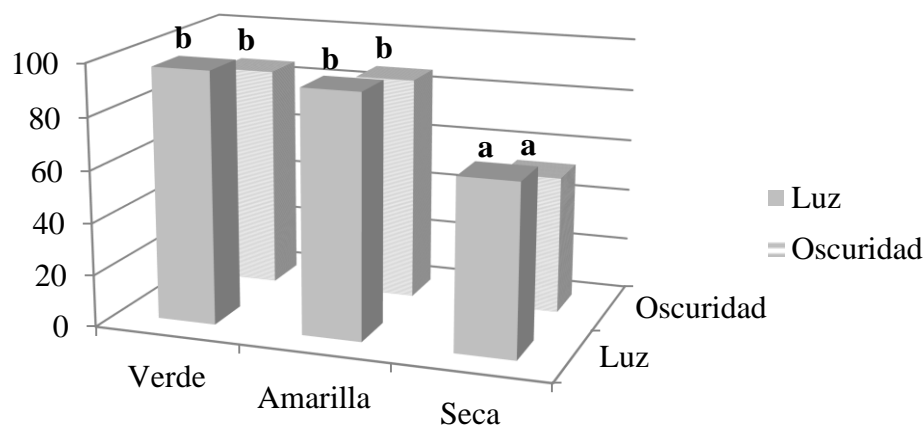


Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 3. Germinación (%) a los 12 DPI según la ubicación de la semilla en la panoja.

El estudio de este factor fue incluido en el presente trabajo porque en la bibliografía se encontraron varias investigaciones en las que se comprobó el efecto de la posición de las semillas en la inflorescencia en distintas especies (Esashi y Leopold 1968, Baskin y Baskin 1998, Wang et al. 2010, González-Esquinca 2015).

Cabe recordar que la interacción luz/oscuridad por grado de maduración no fue significativa por lo que, independientemente de las condiciones de luz, las semillas secas mantuvieron menores porcentajes de germinación que las amarillas y las verde (Figura 4).

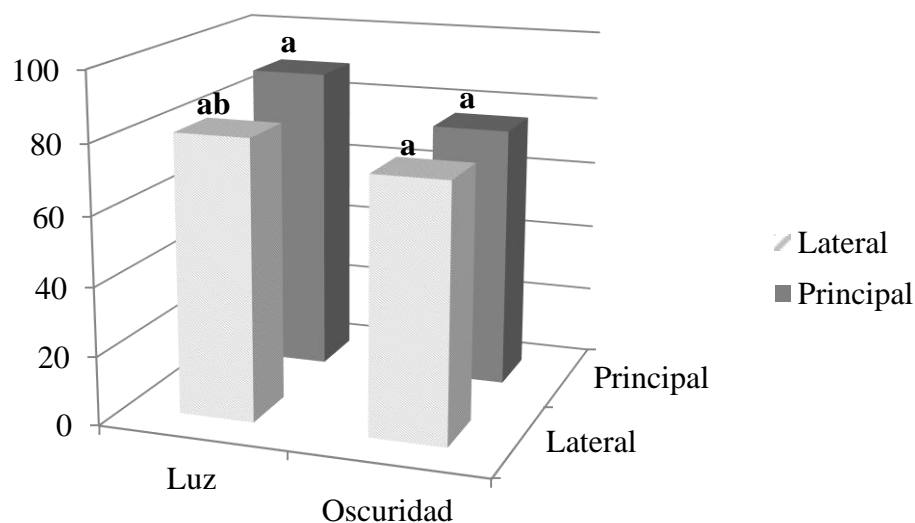


Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 4. Germinación (%) a los 12 DPI según la interacción luz- grado de maduración de las panojas.

Por otra parte analizando estos resultados, parecería que la respuesta a la luz encontrada (Figura 1) es fundamentalmente consecuencia de la respuesta que presentan las semillas secas. Aún sin diferencias estadísticas el promedio de las semillas secas en luz es un 20% superior que en oscuridad mientras que en el caso de las semillas más inmaduras, amarillas y verdes es de sólo un 11% y 12 respectivamente superior cuando las mismas son puestas a germinar con luz.

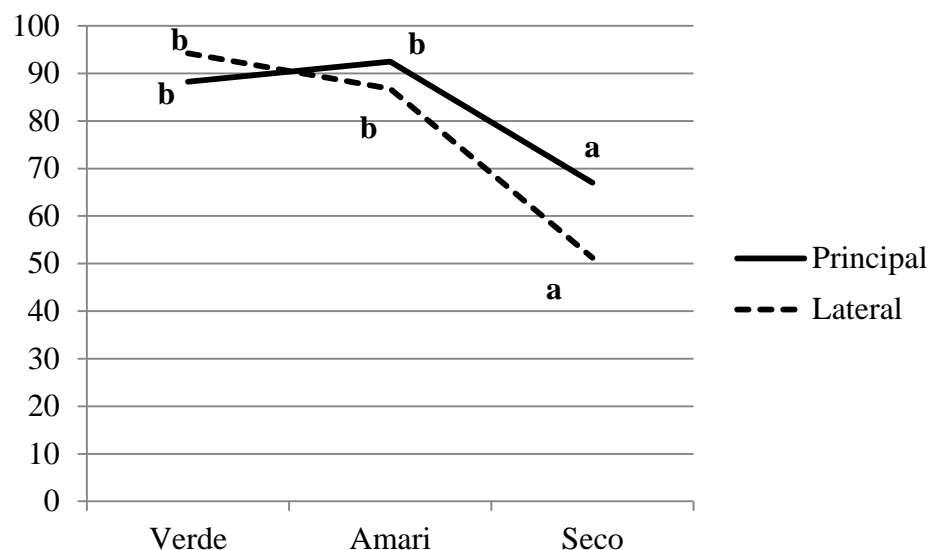
Lo mismo ocurre cuando se analiza la interacción luz/oscuridad por posición (Figura 5). La respuesta a la posición también parece estar determinada por la respuesta que presentan las semillas a la luz en el ramo principal. Las semillas en el ramo principal germinando en condiciones de oscuridad no presentan diferente comportamiento germinativo comparado con las de los ramos laterales ya sea en luz u oscuridad. En cuanto a las semillas de las panojas laterales germinando en condiciones de luz, estas presentan un comportamiento intermedio, pudiendo germinar como las principales cuando son sometidas a luz o como las que se encuentran en condiciones de oscuridad independientemente de la posición.



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 5. Germinación (%) a los 12 DPI según interacción luz-posición de la panoja.

Con respecto a la interacción grado de maduración por posición de las semillas en las panojas, como se mencionó anteriormente la misma es significativa. Las amarillas y verdes presentan mayor porcentaje de germinación que las semillas secas ya sea en el tallo principal como en el lateral. Esto muestra un claro comportamiento diferencial de las semillas secas que se pudo comprobar a lo largo de todos los análisis anteriormente vistos (Figura 6).



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 6. Germinación (%) a los 12 DPI según interacción grado de maduración por posición de la panoja.

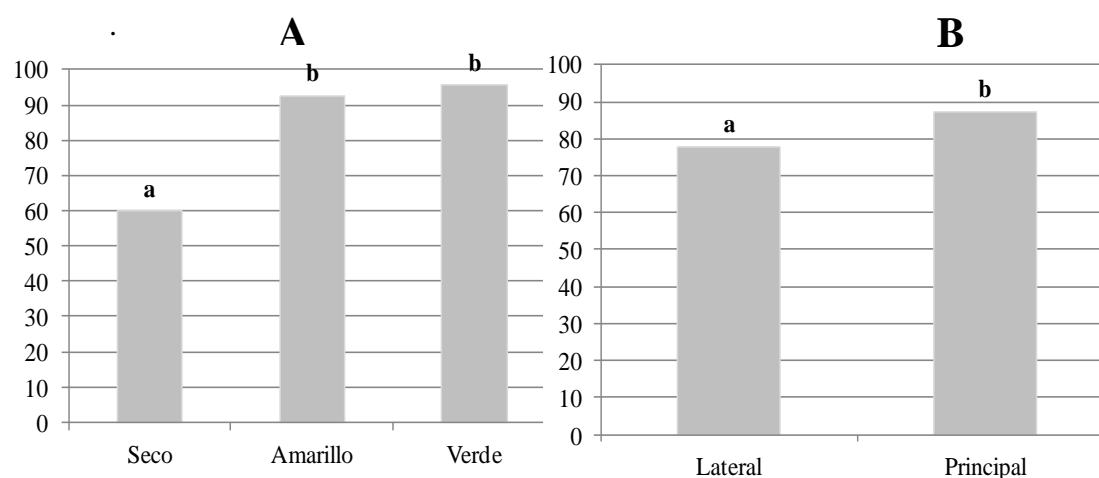
Considerando los resultados para los tres factores estudiados podría concluirse que el factor de mayor incidencia comparativa es el grado de maduración de las semillas, siendo la luz un factor de menor importancia y la posición intrascendente.

En lo que respecta a la asociación germinación y grado de maduración que resultó el factor de mayor impacto resulta difícil con la forma que se realizó el presente estudio afirmar si existe una relación directa del grado de madurez con la germinación o si la menor germinación en las panojas secas tiene relación con una dormancia más profunda y termina germinando a iguales niveles con el paso del tiempo. Para corroborar esto, hubiera sido necesario mantener el experimento por mayor tiempo. De cualquier manera lo que es claro es que existe un importante potencial de infestación aun en las panojas inmaduras (verdes) lo cual está indicando la necesidad de eliminar la estructura reproductiva desde el inicio de su desarrollo.

Los resultados del ANAVA 2 mostraron efecto significativo del grado de maduración como de la posición de la panoja e interacción entre grado de maduración y

posición de la panoja en la germinación de las semillas de *A. palmeri*. También se detectó efecto muy significativo del tiempo a la estimación del porcentaje de germinación pero ningún efecto de la interacción entre fecha de estimación (DPI) y grado de maduración o posición pudiendo concluirse que el efecto fue de similar e igual magnitud en todas las fechas de evaluación.

Como era esperable existen coincidencias con el ANAVA 1. También en este caso, para el promedio de las 4 fechas estudiadas, el efecto del grado de maduración resultó más pronunciado que el efecto de la posición de las panojas (Figura 7 A y 7 B), aunque en este análisis este último factor llegó a determinar diferencias significativas.

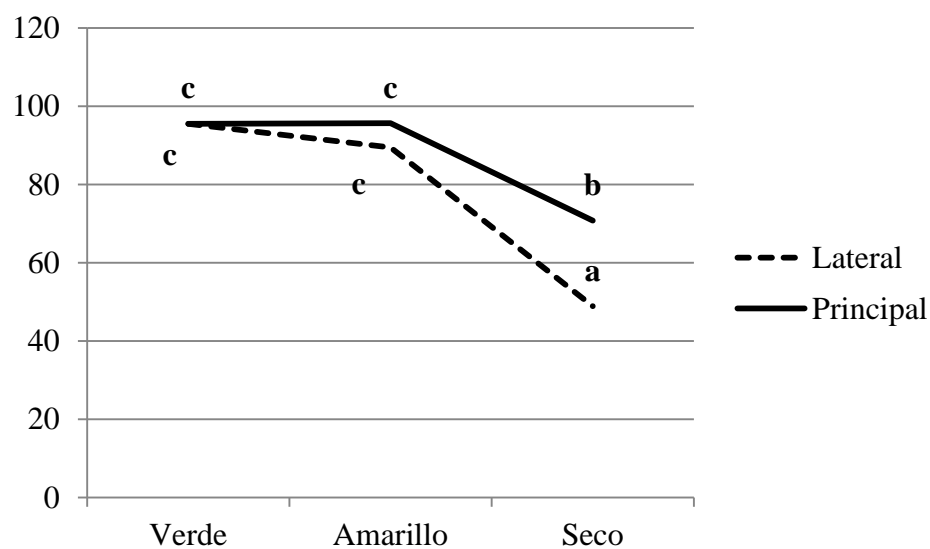


Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 7. Germinación (%) para el promedio de las fechas de evaluación (3, 6, 9 y 12 DPI) según grado de maduración de la panoja (6A) y según posición de la panoja (6B).

La significancia encontrada para la posición en este caso está explicada muy posiblemente por el hecho de la mayor sensibilidad de detección que permite este análisis con más datos (promedio de 4 fechas) y por incluirse únicamente los resultados del análisis en luz. Como se viera anteriormente en condiciones de luz se observa mayor sensibilidad de respuesta al posicionamiento en la panoja que al grado de maduración.

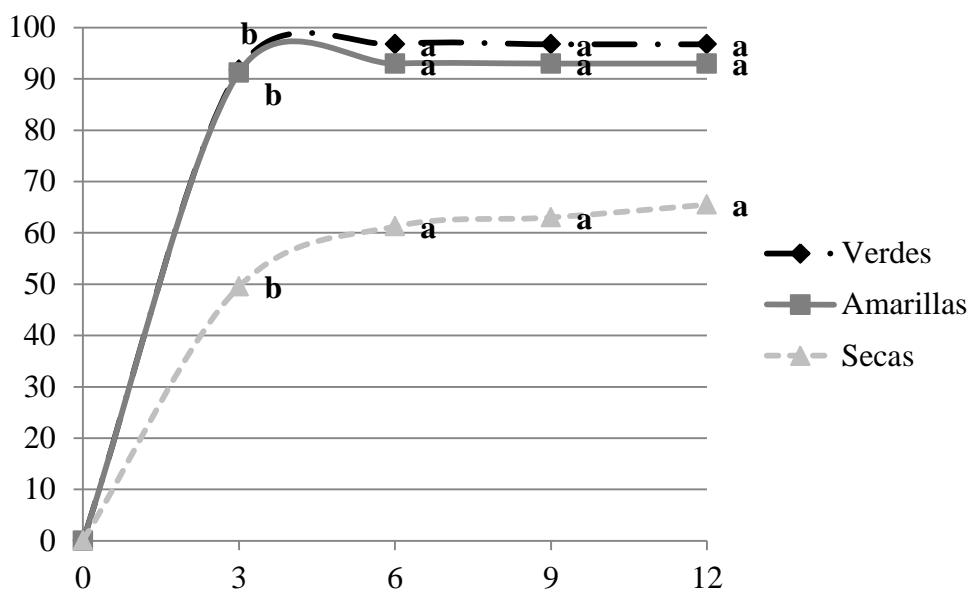
Tal como muestra la Figura 8, las semillas más inmaduras, es decir, las amarillas y las verdes, mostraron iguales porcentajes de germinación ya sea si la semilla está ubicada en el ramo principal o en el ramo lateral. Por el contrario las semillas más maduras (secas), lograron un 22% más de germinación en el ramo principal que en el lateral.



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 8. Germinación (%) para el promedio de las fajas de evaluación (3, 6, 9 y 12 DPI) según interacción grado de maduración -posición de la panoja.

En cuanto al efecto del tiempo a la estimación (DPI) el ANAVA detecto efecto muy significativo de la fecha de evaluación y sin efectos de interacción con grado ni con posición, resultando similares evoluciones en la germinación independientemente de la maduración o posicionamiento de las semillas (Figura 9).



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 9. Germinación (%) a los 3, 6, 9, 12 DPI según grado de maduración de las semillas.

Como puede observarse a los 6 días se alcanzó prácticamente la germinación que resultara a los 12 días con muy altas germinaciones ya a los 3 días.

Estos resultados están mostrando un importante vigor en las semillas amarillas y verdes de *A. palmeri* y una alta concentración en la germinación que podría estar explicada en el caso del presente estudio por los pre-tratamientos realizados y en consecuencia una efectiva disrupción

Según Bewley et al. (2013), la población de semillas tiende a germinar de una forma característica, dando como resultado una curva sigmoidea, la cual representa el porcentaje de semillas germinadas en función del tiempo. Cabe destacar que el tiempo requerido para completar la germinación de la primera mitad de la población es más corto que para la segunda. Esto coincide con los resultados obtenidos, ya que en el caso de las semillas verdes que fueron las que presentaron mayor porcentaje de germinación, a los 3 días ya se obtuvo un 92% de germinación y a partir de entonces con tasas mucho menores llegando al 97% de germinación a los 12 DPI. En la misma línea, Steckel et al. (2004) obtuvieron como resultado que *A. palmeri* llegó a completar la germinación en el

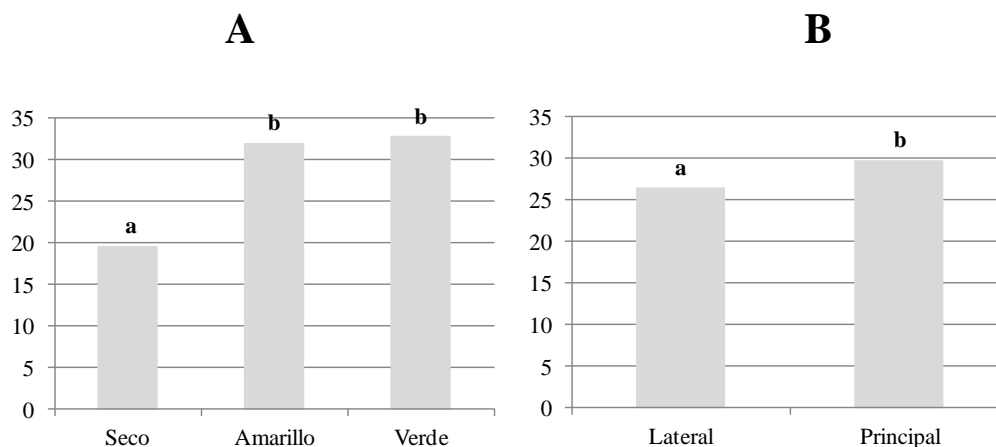
primer día, a diferencia de la mayoría de las especies de *Amaranthus* que en algunos casos en el día 8 habían alcanzado a germinar solo en un 50%

Por otra parte, resulta destacable que los porcentajes de germinación a los 3 días en las semillas secas son sustancialmente menores que los alcanzados por las semillas verdes y amarillas (49,5% vs 92% y 91%) corroborándose las tendencias ya discutidas en relación a los efectos del grado de maduración.

Queda la duda de si efectivamente las secas presentan menor capacidad germinativa o si de haber continuado el experimento, podrían haberse alcanzado valores de germinación similares a los otros grados de maduración. Esto estaría indicando que las semillas más maduras requieren mayor tiempo para completar la germinación.

Tal como lo menciona Jha (2008b), con la reducción de la dormancia luego del invierno, las semillas pueden germinar a temperaturas mayores o iguales a los 25°C y amplitudes térmicas de 15°C a fines de primavera, en presencia de luz, esto es consistente con las condiciones a las cuales fueron sometidas las semillas de *A. palmeri* en los experimentos.

En cuanto al ANAVA 3, los resultados muestran que hay un efecto muy significativo para grado de maduración y significativo para la posición de la panoja. Al igual que en los experimentos anteriores, el efecto maduración es el más pronunciado (Figuras 10A y 10B).



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

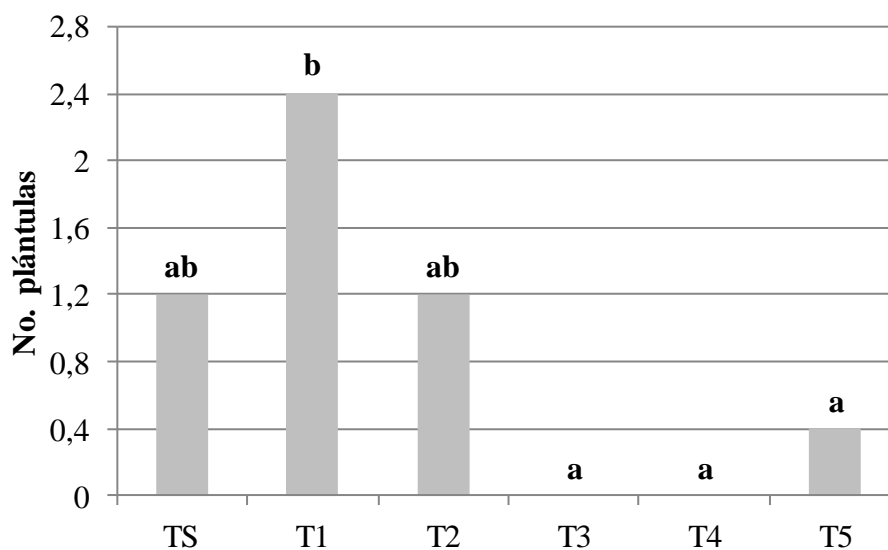
Figura 10. Índice de velocidad de germinación (IVG) según grado de maduración (A) y según ubicación de la panoja en lateral y principal (B).

El IVG calculado en las semillas secas resultó 36% más bajo que el calculado para amarillo y verde, los cuales no mostraron diferencias entre sí. En el caso de la posición de las panojas, las semillas correspondientes a la panoja principal, obtuvieron un 11% más de vigor que las semillas de las panojas laterales. Esto concuerda con lo analizado anteriormente tanto a los 12 DPI, como para el promedio de las cuatro fechas estudiadas.

Esto significa, que las semillas provenientes de las panojas tanto verdes como amarillas presentan mayor vigor respecto a las provenientes de las panojas secas, debido a que fueron las que obtuvieron mayores IVG. No es claro si este efecto se debe a que las secas se encontraban en una mayor dormancia o si esto efectivamente sucede siempre.

4.2 EXPERIMENTO 2

En este experimento se estudió el efecto de la profundidad de entierro en la emergencia de *A. palmeri*. El ANAVA detectó efecto muy significativo del entierro ($p < 0.0001$) (Figura 11) y el test de Tukey mostró que las mayores emergencias se alcanzan a 1 cm de profundidad.



S: Superficial; T1: 1 cm; T2: 2 cm; T3: 3 cm; T4: 4 cm; T5: 5 cm.

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 11. Plántulas (No.) en superficie según profundidad de entierro.

La baja implantación lograda con el tratamiento en superficie, que resulta menor que a 1 cm de profundidad, puede estar explicado porque en ese caso la semilla quedó muy expuesta, lo que pudo haber determinado un ambiente de desecación al encontrarse las semillas en superficie sin ningún resguardo.

Cuando las semillas fueron enterradas a profundidades mayores a 3 cm, el número de plántulas en superficie fue significativamente menor. Esto concuerda con lo mencionado por Buhler et al., citados por Jha (2008b) en cuanto a que la germinación de pequeñas semillas de malezas como las de las especies de *Amaranthus* germinan solo desde profundidades superficiales de 0.5 a 2.5 cm.

Los resultados obtenidos fueron comprobados también por Keeley et al. (1987) quienes sostienen que las semillas de *A. palmeri* requieren de una posición relativamente superficial en el perfil del suelo para el éxito de su establecimiento. En su trabajo reportaron que a profundidades menores o iguales a 1,3 cm, las semillas de *A. palmeri* tuvieron una emergencia de más del 40%, comparado con semillas enterradas a más de 5,1 cm, en donde se obtuvieron emergencias menores al 7%.

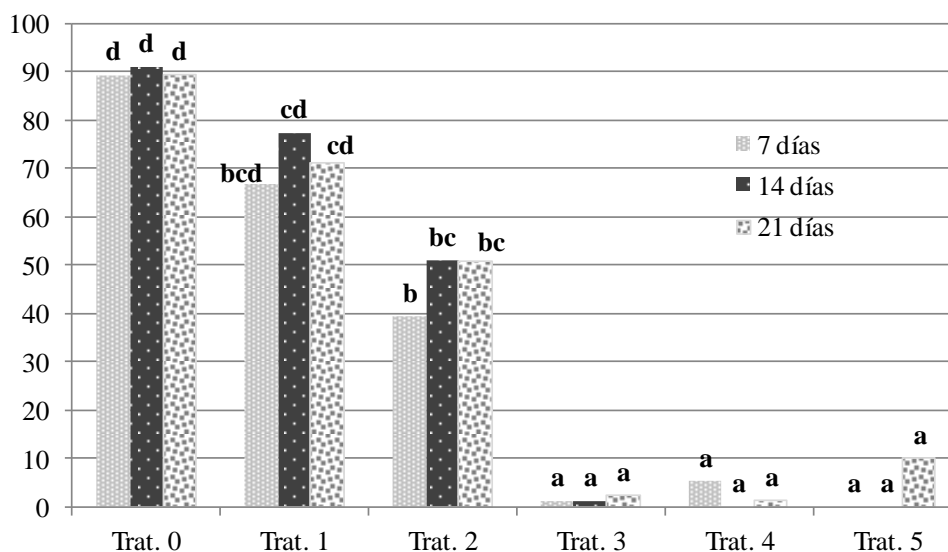
Por otro lado, Radosevich et al. (2007) especulaban en la razón ecológica de los requerimientos de luz de las semillas de malezas y afirmaban que las semillas de muchas especies de malezas germinan mejor a profundidades superficiales del suelo. Además, aseguraban que una causa importante de mortalidad es la germinación profunda, la que evita que las plántulas alcancen la superficie del suelo.

4.3 EXPERIMENTO 3

La germinación de las semillas de *A. palmeri* se vio fuertemente afectada por las deficiencias hídricas impuestas detectando el análisis efecto muy significativo ($p < 0.0001$).

En consideración del mismo análisis no existió efecto de la duración del estrés impuesto. Las medias para los resultados de porcentaje de germinación fueron similares con 7, 14 y 21 días de estrés hídrico ($p > 0.05$).

Como muestra la Figura 12 los porcentajes de germinación en los tratamientos a potenciales hídricos de -9, -12 y -15 fueron iguales e insignificantes y sustancialmente diferentes a los tratamientos restantes.



T0: 0 bares; T1: -3 bares; T2: -6 bares; T3: -9 bares; T4: -12 bares; T5: -15 bares.

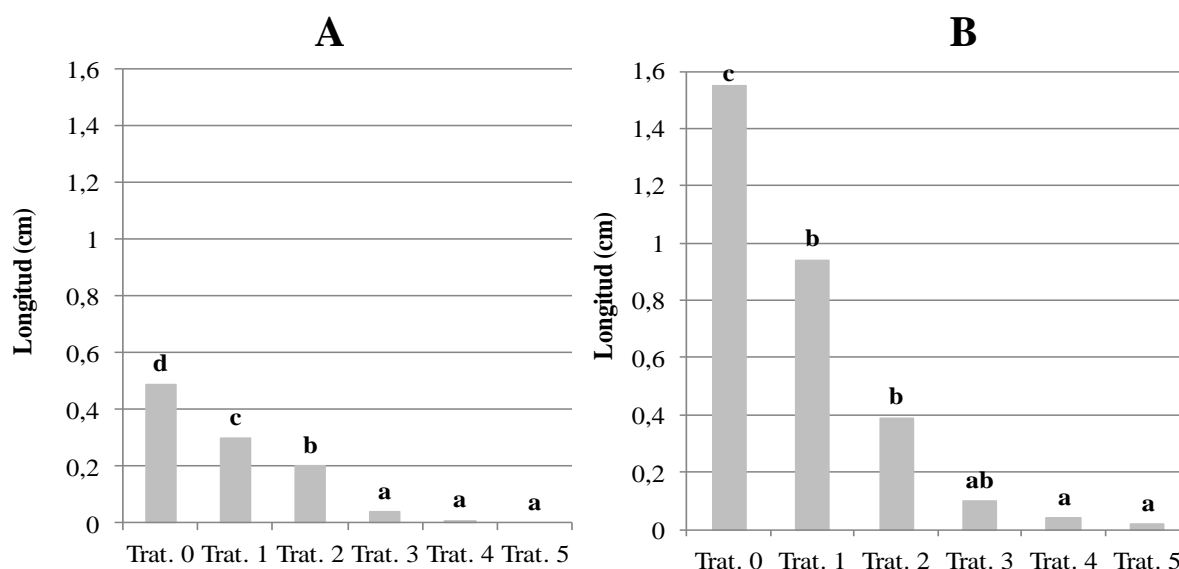
Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Figura 12. Germinación (%) a los 7, 14, 21 días post- instalación según potenciales hídricos.

Como se observa, las semillas en el tratamiento 2 presentaron la mitad del porcentaje de germinación que las semillas del tratamiento 1 y a su vez éste presentó menor porcentaje de germinación que las del tratamiento 0, es decir, que la germinación fue disminuyendo de manera gradual a medida que las deficiencias hídricas aumentaban. Esto demuestra una clara sensibilidad de las semillas de *A. palmeri* a las deficiencias hídricas. Si la comparamos con otra especie como ser *Eragrostis plana* en la tesis de Damboriarena y García Pintos (2010), cuando sometieron las semillas a potenciales de -12 bares obtuvieron porcentajes de germinación del 31%, es decir, aunque la germinación disminuyó en un 67%, claramente la misma no se vio tan afectada como en este caso. Con esto se concluye que a pesar de ser una especie originaria de zonas desérticas parecería que *A. palmeri* presentara baja tolerancia a la germinación en condiciones de estrés hídrico.

A nivel del largo de raíz y de la plúmula también se detectaron efectos del estrés hídrico y ningún efecto de la duración del estrés ni de la interacción estrés por duración estrés.

La respuesta al estrés hídrico observada tanto en el largo de raíz como en la plúmula mostró igual comportamiento (Figura 13).



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

T0: 0 bares; T1: -3 bares; T2: -6 bares; T3: -9 bares; T4: -12 bares; T5: -15 bares.

Figura 13. Longitud (cm) de plúmula (A) y raíz (B) según distintos potenciales hídricos.

La reducción en el largo de la plúmula fue de 39 %, 60% y 92%, y para el caso de la raíz la reducción fue de 40%, 75% y 94% ambas reducciones a los 3, 6 y 9 respectivamente. Con estrés por encima de -9 bares puede afirmarse que no existió crecimiento ni de plúmula ni de raíz.

Al igual que se comentara para el porcentaje de germinación considerando estos resultados puede afirmarse que el mínimo tiempo de estrés evaluado (7 días) ya fue suficiente para la expresión de los efectos y no se constatan variaciones con el incremento del periodo de estrés.

5 CONCLUSIONES

5.1 EXPERIMENTO 1

- La capacidad germinativa de la semilla de *A. palmeri* fue afectada en mayor magnitud por el grado de maduración de las semillas que por la luz y el posicionamiento de la panoja.
- Los mayores porcentajes de germinación e IVG se determinaron en las semillas amarillas y verdes mientras que los menores valores se obtuvieron en las semillas secas.
- La germinación fue 10% superior en condiciones de luz que en oscuridad.
- El efecto de la posición de las semillas en la panoja solo se evidenció en la germinación de las semillas secas y bajo condiciones de luz siendo de baja magnitud.
- Las semillas de *A. palmeri* muestra altos vigores iniciales alcanzando elevados porcentajes de germinación a los 3 días post instalación del experimento.

5.2 EXPERIMENTO 2

- La profundidad de entierro afecta la emergencia de las semillas de *A. palmeri* encontrándose mínima emergencia a partir de los 3 cm.

5.3 EXPERIMENTO 3

- La germinación de las semillas de *A. palmeri* mostró alta sensibilidad al estrés hídrico reduciéndose en un 50% a -6 bares y sin presentar germinación a menores potenciales hídricos.
- Igual comportamiento se observó tanto para el crecimiento de la plúmula como de la raíz
- No se observó efecto de la duración de estrés hídrico resultando similares los efectos de las distintas intensidades de estrés para los 7, 14 y 21 días de duración.

6 RESUMEN

Amaranthus palmeri es una maleza sumamente agresiva, de elevadísimo potencial de multiplicación y que produce grandes reducciones en los rendimientos de los cultivos con los que interfiere. Desde el año 2015 se han constatado en Uruguay grandes infestaciones de esta maleza, cuyas poblaciones han demostrado tolerar herbicidas como glifosato y herbicidas del grupo de los inhibidores de la ALS. En consideración de este hecho y el conocimiento del riesgo de rápida creación de resistencias, resulta de vital importancia implementar estrategias de control de tipo integrado que combine efectivamente medidas de control cultural. Esto requiere conocer características de la biología de la especie en adaptación a los ambientes que invade. El presente trabajo tuvo como objetivo estudiar las características germinativas de semillas de una población colectada en una chacra del país, para determinar el efecto del grado de maduración y posición en la inflorescencia en las características germinativas de las semillas, así como el efecto de la intensidad y duración del estrés hídrico y el entierro en la implantación. A tales efectos, se instalaron tres experimentos complementarios en el laboratorio de Malherbología de la EEMAC. En el experimento 1 se evaluaron los efectos del grado de maduración de las semillas, la ubicación de las semillas en la inflorescencia y la interacción con la luz sobre el porcentaje de germinación de las semillas de *Amaranthus palmeri*, en el experimento 2 se evaluaron los efectos de la profundidad de entierro de la semilla en la implantación de la misma especie, y en el experimento 3 se evaluaron los efectos de distintos niveles de potencial hídrico sobre la germinación de la semilla de dicha especie. El diseño experimental utilizado en los 3 experimentos correspondió a un diseño de bloques completos al azar (DBCA). El número de repeticiones realizadas por tratamiento fueron 4, 6 y 5, para los experimentos 1, 2 y 3 respectivamente. En el experimento 1 se detectó que la capacidad germinativa de la semilla de *A. palmeri* fue afectada en mayor magnitud por el grado de maduración de las semillas que por la luz y el posicionamiento de la panoja. Los mayores porcentajes de germinación e IVG se determinaron en las semillas amarillas y verdes mientras que los menores valores se obtuvieron en las semillas secas. La germinación fue 10% superior en condiciones de luz que en oscuridad. El efecto de la posición de las semillas en la panoja solo se evidenció en la germinación de las semillas secas y bajo condiciones de luz siendo de baja magnitud. Las semillas de *A. palmeri* muestran altos vigos iniciales alcanzando elevados porcentajes de germinación a los 3 días post instalación del experimento. En el experimento 2 se detectó que la profundidad de entierro afecta la emergencia de las semillas de *A. palmeri* encontrándose mínima

emergencia a partir de los 3 cm. Por último, en el experimento 3 se detectó que la germinación de las semillas de *A. palmeri* es altamente sensible al estrés hídrico reduciéndose en un 50% a -6 bares y sin presentar germinación a menores potenciales hídricos. Igual comportamiento se observó tanto para el crecimiento de la plúmula como de la raíz. No se observó efecto de la duración de estrés hídrico resultando similares los efectos de las distintas intensidades de estrés para los 7, 14 y 21 días de duración.

Palabras clave: *Amaranthus palmeri*; Germinación; Dormancia; Potencial hídrico; Profundidad.

7 SUMMARY

Amaranthus palmeri is a very aggressive weed, of extremely high potential multiplication that produces large reductions in crop yields with interfering. Since 2015 in Uruguay have been found large infestations of this weed, whose populations have been shown to tolerate herbicides as glyphosate and herbicides from the group of ALS inhibitors. In consideration of this fact and the knowledge of the risk of rapid development of resistance, it is vital to implement control strategies that effectively combine integrated type of cultural control measures. This requires knowledge of characteristics of the biology of the specie in adaptation to environments that invades. This study aimed to study the germination characteristics of seeds of a collected population on a farm in the country to determine the effect of ripeness and position on the inflorescence in the germinating seed characteristics and the effect of intensity and duration of water stress and burial in implantation. For this purpose, three complementary experiments were installed in the Malherbology laboratory of the EEMAC. In experiment 1, the effects of the degree of maturation of seeds, the location of the seeds in the inflorescence and the interaction with the light on the germination percentage of the seeds of *Amaranthus palmeri* were evaluated, in experiment 2 the effects of the depth of burial of the seed in the implementation of the same species were evaluated, and in experiment 3 the effects of different levels of water potential on seed germination of that species were evaluated. The experimental design used in the 3 experiments corresponded to a randomized complete design blocks (DBCAs). The number of repetitions per treatment was 4, 6 and 5, for experiments 1, 2 and 3 respectively. In experiment 1, it was found that the seed germination of *A. palmeri* was affected to a greater extent by the maturation degree of the seeds than by light and the position of the panicle. The highest percentage of germination and IVG were determined in the yellow and green seeds while the lowest values were obtained in dry seeds. Germination was 10% higher in conditions of light than darkness. The effect of the position of the seeds in the panicle was evident only in the germination of seeds and dried under conditions of light being low magnitude. *A. Palmer* seeds show high initial vigours achieving high germination rates at 3 days post installation experiment. In experiment 2 it was detected that the depth of burial affects the emergence of the seeds of *A. palmeri* emergency meeting minimum from 3 cm. And finally, in experiment 3 it was detected that the germination of the seeds of *A. palmeri* is highly sensitive to water stress reduced by 50% to -6 bars and without presenting potential germination under water. Similar behavior was observed for both growth plumule and root. No effect of duration of water stress resulting like the effects of different intensities of stress for 7, 14 and 21 days duration was observed.

Keywords: *Amaranthus palmeri*; Germination; Dormancy; Water potential; Depth.

8 BIBLIOGRAFÍA

1. Ali-Rachedi, S.; Bouinot, D.; Wagner, M. H.; Bonnet, M.; Sotta, B.; Grappin, P.; Jullien, M. 2004. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds; studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*. 219: 479–488.
2. Azcón – Bieto, J.; Talon, M. 2008. fundamentos de fisiología vegetal. 2ª. ed. Madrid, Mc Graw-Hill. 651 p.
3. Barkley, T. M. 1986. Flora of the Great Plains. Lawrence, Kansas, University of Kansas. pp. 179-184.
4. Baskin, J. M.; Baskin, C. C. 1977. Role of temperature in the germination ecology of three summer annual weeds. *Oecología*. 30:377-382
5. _____.; _____.1985. The annual dormancy cycle in buried seeds: a continuum. *Bioscience*. 35:492-498.
6. _____.; _____.1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: Allesio Leck, M.; Parker, V. T.; Simpson, R. L. eds. *Ecology of soil seed banks*. San Diego, CA, Academic Press. pp. 53-66.
7. _____.; _____.1990. The role of light and alternating temperatures on germination of *Polygonum aviculare* seeds exhumed on various dates. *Weed Research*. 30:397-402.
8. _____.; _____.1998. Seeds; ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. New York, Academic Press. 666 p.
9. _____.; _____.2001. Seeds; ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, CA, Academic Press. 666 p.
10. Benech - Arnold, R. L.; Sánchez, R. A. 2004. Handbook of seed physiology; applications to agriculture. New York, Routledge. 484 p.
11. Bentsink, L.; Koornneef, M. 2008. Seed dormancy and germination. Wageningen, The Netherlands, Utrecht University. Department of Molecular Plant Physiology. s.p.

12. Bewley, J. D.; Bradford, K. J.; Hilhorst, H. W. M.; Nonogaki, H. 2013. Seeds, physiology of development, germination and dormancy. 3rd. ed. New York, Springer. 392 p.
13. Brown, R. F.; Mayer, D. G. 1988. Representing cumulative germination. A critical analysis of single-value germination indices. *Annals of Botany*. 61:117-125.
14. Burgos, N. R.; Kuk, Y. I.; Talbert, R. E. 2001. *Amaranthus palmeri* resistance and differential tolerance of *Amaranthus palmeri* and *Amaranthus hybridus* to ALS-inhibitor herbicides. *Pest Management Science*. 57:449–457.
15. Cook, R. 1980. The biology of seeds in the soil. In: Solbrig, O. T. ed. *Demography and evolution in plant populations*. Berkeley, University of California Press. pp. 107-129.
16. Costea, M.; Weaver, S. E.; Tardif, F. J. 2004. The biology of Canadian weeds. *Canadian Journal of Plant Science*. 84:631–668.
17. _____; _____; _____. 2005. The biology of invasive alien plants in Canada. *Canadian Journal of Plant Science*. 85:507–522.
18. Cristaudo, A. F.; Gresta, F. L.; Restuccia, A. 2007. Effects of after-harvest period and environmental factors on seed dormancy of *Amaranthus* species. *Weed Research*. 47:327-334.
19. Culpepper, A. S.; Webster, T. M.; Sosnoskie, L. M.; York, A. C. 2010. Glyphosate-resistant Palmer amaranth in the US. In: Nandula, V. K. ed. *Glyphosate resistance; evolution, mechanisms, and management*. Hoboken, New Jersey. pp. 195-212.
20. Damboriarena, F.; García Pintos, N. 2010. Características germinativas de semillas de Capimannoni 2 (*Eragrostis plana* Ness). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 50 p.
21. Ehleringer, J.; Forseth, I. 1980. Solar tracking by plants. *Science*. 210:1094–1098.
22. Esashi, Y.; Leopold, A. C. 1968. Physical forces in dormancy and germination of *Xanthium* seeds. *Plant Physiology*. 43:871-876.

23. _____. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. In: Chabot, B. F.; Mooney, H. A. eds. *Physiological ecology of North American plant communities*. New York, Chapman and Hall. pp. 162–180.
24. García Breijo, F. J.; Roselló Caselles, J.; Santamarina Ciurana, M. P. 2006. *Introducción al funcionamiento de las plantas*. Valencia, Universidad Politécnica de Valencia. 182 p.
25. González-Esquinca, A. R.; De La Cruz-Chacón, I.; Domínguez-Gutú, L. M. 2015. Dormancy and germination of *Annona macrophyllata* (Annonaceae); the importance of the micropylar plug and seed position in the fruits. *Botanical Science*. 93 (3): 509-515.
26. Guo, P.; Al-Khatib, K. 2003. Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), palmer amaranth (*A. palmeri*), and common waterhemp (*A. rudis*). *Weed Science*. 51 (6): 869-875.
27. Hegarty, T. W. 1978. The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination; a review. *Plant and Cell Environment*. 1: 101 – 119.
28. Herrera, J.; Alizaga, R.; Guevara, E.; Jiménez, V. 2006. *Germinación y crecimiento de la planta*. San José, CR, Universidad de Costa Rica. 48 p.
29. Holdsworth, M. J.; Bentsink, L.; Soppe, W. J. J. 2008. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination. Nottingham, University of Nottingham. 54 p.
30. Horak, M. J.; Loughin, T. M. 2000. Growth analysis of four *Amaranthus* species. *Weed Science*. 48:347–355.
31. Jha, P.; Norsworthy, J. K.; Riley, M. B.; Bielenberg, D. G.; Bridges, W. 2008a. Acclimation of palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) to shading. *Weed Science*. 56:729–734.
32. _____. 2008b. *Biology and ecology of palmer amaranth (Amaranthus palmeri)*. Thesis PhD. Plant and Environmental Sciences. South Carolina, USA. Clemson University. 182 p.
33. _____.; Norsworthy, J. K.; Riley, M. B.; Bridges, W.; Jr. 2010a. Annual changes in temperature and light requirements for germination of palmer

- amaranth (*Amaranthus palmeri*) seeds retrieved from soil. *Weed Science*. 58:426–432.
34. _____.; _____.; _____.; _____. 2010b. Shade and plant location effects on germination and hormone content of palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) seed. *Weed Science*. 58:16–21.
35. Keeley, P. E.; Carter, C. H.; Thullen, R. J. 1987. Influence of planting date on growth of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*). *Weed Science*. 35:199– 204
36. Klingaman, T. E.; Oliver, L. R. 1994. Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) interference in soybeans (*Glycine max*). *Weed Science*. 42:523- 527.
37. Koller, D.; Hadas, A. 1982. Water relations in the germination of seeds. In: Lange, O. L.; Nobel, S.; Osmond, C. B.; Ziegler, H. eds. *Encyclopedia of plant physiology*. Berlin, Springer-Verlag. v.12 B, pp. 401 – 431.
38. Maguire, J. D. 1962. Speed of germination - aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*. 2:176-177.
39. Maldonado, C.; Pujardo, E.; Squeo, F. A. 2002. El efecto de la disponibilidad de agua durante el crecimiento de *Lycopersicon chilense* sobre la capacidad de sus semillas para germinar a distintas temperaturas y concentraciones de manitol y NaCl. *Revista Chilena de Historia Natural* .75: 651-660.
40. Menges, R. M. 1987. Allelopathic effects of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) and other plant residues in soil. *Weed Science*. 35:339-347.
41. _____. 1988. Allelopathic effects of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) on seedling growth. *Weed Science*. 36:325-328.
42. Moerman, D. E. 1998. *Native american ethnobotany*. Portland, Timber Press. s.p.
43. Morichetti, S. A.; Cantero, J. J.; Núñez, C.; Barboza, G. E.; Espinar, L. A.; Amuchastegui, A.; Ferrell, J. s.f. *Amaranthus palmeri* (Amaranthaceae) en Argentina. Córdoba, Sociedad Argentina de Botánica. s.p.
44. Mosyakin, S. L.; Robertson, K. R. 1996. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* (Amaranthaceae). *Annales Botanici Fennici*. 33:272– 281.

45. Probert, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. *In*: Fenner, M. ed. *Seeds; the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK, CAB International. pp. 285-325.
46. Radosevich, S. R.; Ghersa, C. M.; Holt, J. S.; 2007. *Ecology of seeds and invasive plants; relationship to agriculture and natural resource management*. 3rd. ed. New Jersey, John Wiley. 454 p.
47. Raz, V.; Bergervoet, J. H. W.; Koornneef, M. 2001. Sequential steps for developmental arrest in *Arabidopsis* seeds. *Development*. 128:243–252.
48. Sauer, J. D. 1955. Revision of the dioecious amaranths. *Madrono*. 13: 5- 46.
49. Sierra Posada, J. O. 2005. *Fundamentos para el establecimiento de pasturas y cultivos forrajeros*. Antioquia, Universidad de Antioquia. 244 p.
50. Sosnoskie, L. M.; Webster, T. M.; MacRae, A. W.; Grey, T. L.; Culpepper, A. S. 2012. Pollen-mediated dispersal of glyphosate-resistance in Palmer amaranth under field conditions. *Weed Science*. 60:366–373
51. Steckel, L. E.; Sprague, C. L.; Stoller, E. W.; Wax, L. M. 2004. Temperature effects on germination of nine *Amaranthus* species. *Weed Science*. 52 (2): 217–221.
52. _____. 2007. The dioecious *Amaranthus* spp.; here to stay. *Weed Science*. 21:567–570.
53. Thompson, K.; Bakker, J. P.; Bekker, R. M. 1998. Ecological correlates of seed persistence in the soil in the NW European flora. *Journal of Ecology*. 86:163-170.
54. Tuesca, D.; Papa, J. C.; Méndez, J. M. 2015. *Amaranthus palmeri* S. Watson en el sur de la provincia de Santa Fe. (en línea). Santa Fe, Ar, INTA Olivos. s.p. Consultado dic. 2015. Disponible en <http://www.aapresid.org.ar/rem/wp-content/uploads/sites/3/2015/03/INTA-Alerta-Amaranthus-palmeri-2015.pdf>
55. Villagrán, L. F.; Cabrera, C.; de la Vega, M.; Figueroa, O.; Castro, E.; Rossi, D. 2014. Características y distribución de la maleza *Amaranthus palmeri* S. Watson (Amaranthaceae) en cultivos de soja y maíz de la Provincia de

Tucumán y del NOA. Revista Agronómica del Noroeste Argentino. 34 (2): 256-258.

56. Wang, A. B.; Tan, D. Y.; Baskin, C. C.; Baskin, J. M. 2010. Effect of seed position in spikelet on life history of *Eremopyrum distans* (Poaceae) from the cold desert of north-west China. *Annals of Botany*. 106:95-105.
57. Ward, S. M.; Webster, T. M.; Steckel, L. E. 2013. Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*); a review. *Weed Technology*. 27: 12–27.
58. Weaver, S. E.; McWilliams, E. L. 1980. The biology of Canadian weeds. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powellii* S. Wats. and *A. hybridus* L. *Canadian Journal of Plant Science*. 60:1215-1234.