



“La variabilidad en la dormición de semillas de los biotipos sexuales del grupo Dilatata (*Paspalum*, Poaceae) está asociada a su distribución geográfica.”

Trabajo final de la Licenciatura en Ciencias Biológicas.

Estudiante: Bach. Sofía Acosta Nabune.

Orientador: Lic. Bioquím. (Mag.) Nicolás Glison.

Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Septiembre, 2020.

Agradecimientos

A Nicolás, por orientarme en esta investigación y por todo lo que me ha acercado al bello mundo de las semillas. Por tenerme paciencia y dedicarme su tiempo.

A Pablo Speranza por sus valiosos aportes, a Fabiana y Rafael por sus enriquecedores comentarios y por ser parte del tribunal.

A mis padres, Carmen y Nelson, por su amor, por motivarme desde la infancia a saber y a estudiar, otorgándome lo que hoy es mi mayor herramienta de libertad.

A mis hermanas y a mis amigos del alma Brian y Laurita, que con su energía renovable me recargan siempre de felicidad.

A mi familia y a mí abuela Juanita, por todo su amor sin condición.

A los amigos, buenos compañeros y docentes que encontré e hicieron de este viaje una hermosa etapa en mi vida.

Y finalmente, a todos lo en algún momento de la historia hicieron posible que hoy culmine mis estudios en una institución pública.

Tabla de contenido

RESUMEN	4
1.1 Introducción.....	5
1.2 Los biotipos sexuales del grupo Dilatata (Paspalum, Poaceae).....	6
1.2.a Paspalum dilatatum subsp. flavescens biotipo “Flavescens”.....	6
1.2.b Paspalum dilatatum subsp. flavescens biotipo “Vacaria”.....	6
1.2.c Paspalum dilatatum subsp. flavescens biotipo “Virasoro”.....	7
1.2.d Paspalum dasypleurum.....	7
1.2.e Paspalum urvillei.....	8
1.3 Rasgos funcionales en ecología.....	9
1.4 Dormición de semillas	10
1.5 La dormición de semillas como rasgo funcional	12
2.1 Objetivo general	12
2.2 Objetivos específicos.....	12
2.3 Hipótesis.....	13
3.1 Material vegetal y cosecha de semillas	13
3.2 Ensayos de germinación	15
3.3 Variables y análisis de datos	15
4. RESULTADOS	17
4.1 Ensayos de germinación	17
4.1.1 Tratamientos de estratificación.....	17
4.1.2 Tratamientos con temperaturas alternantes	17
4.1.3 Viabilidad de las semillas	18
4.2 Selección de variables germinativas y bioclimáticas	21
4.3 Análisis de regresión múltiple	21
5. DISCUSIÓN	24
6. CONCLUSIONES.....	27
7. BIBLIOGRAFÍA.....	28
8. ANEXOS	36

RESUMEN

Paspalum dilatatum es una gramínea estival perenne nativa de América del Sur con gran valor forrajero. El material más común es pentaploide y apomíctico, pero forma parte de un complejo informal de especies conocido como grupo Dilatata. El grupo Dilatata (*Paspalum*) incluye cinco biotipos sexuales además de los apomícticos. Estos biotipos están estrechamente relacionados, pueden producir híbridos fértiles y ocupan un amplio rango geográfico en América del Sur, pero a excepción de *P. urvillei*, no son simpáticos entre sí. El modelo de diversidad funcional, el cual incluye el estudio de rasgos funcionales, es actualmente de gran interés para la comprensión de la diversidad de las comunidades y de las dinámicas de los ecosistemas con el fin de conservar la variabilidad natural. Particularmente, la dormición de semillas, asociada a la germinación, es el primer rasgo funcional que se expresan durante el ciclo de vida de las plantas, y existen evidencias de que este rasgo se encuentra bajo una fuerte selección natural. Por lo tanto, el análisis de la dormición de semillas como rasgo funcional y su relación con las características ambientales de su sitio de origen puede contribuir a entender, en parte, la actual distribución de estos biotipos. Evaluamos la dormición de las semillas de diez líneas de los cinco biotipos sexuales del grupo Dilatata (3 del biotipo Flavescens, 1 de Virasoro, 2 de Vacaria, 3 de Urvillei y 1 línea de Dasypleurum) en dos ensayos de germinación: uno a diferentes temperaturas alternantes con agua o nitrato, y otro de distintas temperaturas de estratificación con un control sin estratificación. Se observó variabilidad en la respuesta germinativa entre los biotipos ante diferentes condiciones de estratificación y temperaturas alternantes, con agua destilada o solución de nitrato, reflejando diferencias en los niveles de dormición. Los Urvillei mostraron altos porcentajes de germinación en todos los tratamientos, a diferencia del resto de los biotipos que mostraron limitantes en la germinación en temperaturas bajas y con estratificación cálida. Entre estos últimos se detectaron dos grupos, por un lado las del grupo austral con Dasypleurum y Flavescens, y por el otro el grupo norteño con Virasoro y Vacaria. Excluyendo a los datos de Urvillei, se registraron regresiones múltiples significativas de alguna variable germinativa con una combinación de hasta tres variables bioclimáticas (extraídas de www.worldclim.com), donde la temperatura y la precipitación en verano fueron las regresoras más recurrentes.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción

En nuestro país, uno de los principales problemas de la producción ganadera es la baja disponibilidad de forraje en verano y otoño. En el caso de las praderas permanentes, las gramíneas perennes disponibles a nivel comercial en nuestro país son en su gran mayoría de ciclo invernal. Esto hace que la producción de las pasturas sembradas presente fuertes déficits estivales. Dentro del género *Paspalum*, formado por gramíneas estivales con metabolismo fotosintético C4, la forma “común” de *P. dilatatum* (*P. dilatatum* Poir. subsp. *dilatatum*) ha sido propuesta para cubrir la demanda de forraje en esas estaciones (Pizarro, 2000). Entre las características que la destacan de otras especies de gramíneas estivales se encuentra una mayor tolerancia al frío y heladas (Campbell et al., 1999), lo que se refleja en un gran nivel de adaptación a las condiciones ambientales de la región. Sin embargo, su adopción como cultivo aún no se ha logrado, en parte por limitantes a nivel de la semilla. Por un lado, presentan alta proporción de espiguillas sin semilla (semillas vacías), y por otro las semillas poseen dormición (Tischler y Burson, 1999), lo que provoca que la emergencia a campo sea baja, asincrónica y muy dependiente de las condiciones ambientales.

Entre las gramíneas estivales, es frecuente encontrar géneros con complejidades en su división taxonómica, y en algunos casos se agrupan diferentes especies en complejos informales de especies emparentadas. Entre los complejos de especies del género *Paspalum* se encuentra el grupo Dilatata (Speranza, 2009), que está conformado por materiales apomícticos de diferente ploidía, entre ellos el biotipo “común” que es el clon pentaploide apomíctico dominante, y cinco biotipos sexuales tetraploides. Los biotipos que se encuentran disponibles como cultivares de *P. dilatatum* son apomícticos. Por esta razón, presentan dificultades para modificar los rasgos que pueden estar limitando su adopción productiva. En cambio, los biotipos sexuales, aunque con un menor valor forrajero, presentan algunos rasgos productivos mejores que los apomícticos, como una mayor producción de semillas (Speranza, 2017). Además, existe una importante variabilidad morfológica y genética entre estos biotipos, los cuales son mayormente autógamos y están genéticamente aislados (Speranza, 2009), pero pueden formar híbridos fértiles (Caponio y Quarín, 1990). Estos rasgos hacen posible que, por métodos tradicionales de mejoramiento, se pueda obtener

materiales más adaptados para su uso en cultivo (Schrauf et al., 2003). Este potencial explica el interés de estudiar la variabilidad genética y fenotípica entre y dentro de los biotipos sexuales, así como su distribución geográfica (Sandro et al., 2019).

1.2 Los biotipos sexuales del grupo Dilatata (*Paspalum*, Poaceae)

Los tetraploides sexuales del grupo Dilatata están clasificados en tres especies: *P. dilatatum* subsp. *flavescens* Roseng., Arrill. e Izag., que consta de tres biotipos: Flavescens, Virasoro y Vacaria, *P. urvillei* Steud. (Urvillei) y *P. dasypleurum* Kunze ex Desv. (Dasypleurum) (Williams et al., 2011). La taxonomía del grupo Dilatata está en revisión, debido a que algunos biotipos sexuales actualmente no son reconocidos como especies, a pesar de existir argumentos para hacerlo (Speranza, P., com. pers., 2019).

1.2.a *Paspalum dilatatum* subsp. *flavescens* biotipo “Flavescens”.

Flavescens se distribuye por el noreste de la provincia de Buenos Aires de la República Argentina y en el sur de Uruguay (Rosengurtt et al., 1970, Speranza 2009). Es frecuente en los departamentos de Maldonado, Canelones, San José y Montevideo donde se encuentra en parches densos en los bordes de las carreteras, particularmente a lo largo de pequeños arroyos (Sandro et., 2019). Flavescens se ha utilizado ampliamente para estudios citogenéticos (Bashaw y Holt, 1958; Burson et al., 1973; Quarín y Caponio, 1995). Recientemente se observó diversidad genética dentro de las poblaciones de Uruguay, y se sugirió que éstas presentaba un patrón espacial con una disminución de diversidad hacia los bordes de la distribución (Sandro et al., 2019).

1.2.b *Paspalum dilatatum* subsp. *flavescens* biotipo “Vacaria”.

Vacaria fue descrito por primera por Moraes-Fernandez et al. (1968). Este biotipo es originario de la zona de “Campos de Cima da Serra” en la provincia de Rio Grande del Sur y el Planalto Catarinense en Brasil (Valls y Pozzobon, 1987). Se diferencia del resto de los biotipos por ubicarse en zonas con altitudes medias, con estaciones frías de poca duración donde ocurren frecuentes heladas y ocasionales nevadas. Se ha evidenciado la presencia de híbridos naturales con Urvillei en zonas donde sus distribuciones son simpátricas (Valls y Pozzobon,

1987; Speranza, 2009). La alta perturbación ambiental por el uso del suelo y la mayor aptitud de los híbridos naturales con *Urvillei* han aumentado la dificultad de encontrar poblaciones del biotipo *Vacaria* (De Patta Pillar et al., 2009).

1.2.c *Paspalum dilatatum* subsp. *flavescens* biotipo "Virasoro".

Virasoro fue descrito por primera vez en la localidad de Gobernador Virasoro por Caponio y Quarín (1987). Se distribuye en Argentina, en el área de Gobernador Virasoro y en la región de las Misiones. Es el biotipo más frecuente en el "Planalto medio" de Rio Grande del Sur en Brasil. Hay evidencias de que se recolecta fácilmente en bordes de carreteras, hábitat donde crece vegetación ruderal (Hickenbick et al., 1992; De Patta Pillar et al., 2009). Difiere morfológicamente de los otros biotipos sexuales por la gran cantidad de costillas en la gluma foliácea (entre 9 y 11), que son prominentes y visibles a simple vista, por la inclinación de las ramas de sus inflorescencias y porque presenta espiguillas de mayor tamaño que *Flavescens* (Caponio y Quarín, 1987; De Patta Pillar et al., 2009). También, ha mostrado bajos síntomas de infección causados por el hongo *Claviceps paspali*, lo que sugiere que es más resistente que otros biotipos (Da Costa y Scheffer-Basso, 2003; Bárea et al., 2007).

1.2.d *Paspalum dasypleurum*

Dasypleurum tiene la distribución geográfica más austral de los biotipos. Se encuentra comúnmente en el centro y sur de Chile, y también ocasionalmente en Argentina. Se ha descrito en Mendoza y Neuquén (Zuloaga y Morrone, 2005; Williams et al., 2011). Taxonómicamente, posee varios sinónimos: *Paspalum cumingii* Nees ex Steud., *Paspalum pachyrrhizum* Steud., *Paspalum paradisiacum* Steud. y los nombres comunes de "maicillo", "chépica", y "pasto miel" en Chile. Se encuentra usualmente en hábitats húmedos, y en zonas cultivadas, comportándose como maleza en algunas áreas cultivadas con arroz (Matthei et al., 1995), sin embargo en Uruguay ha sido difícil cultivarla a campo (Sandro, 2014; Rebollo, 2017). Quarín y Caponio (1995) determinaron que el cruzamiento e intercambio genético de *Dasypleurum* con los biotipos *Flavescens* y *Urvillei* es posible.

1.2.e *Paspalum urvillei*

Urvillei es el único biotipo que se distribuye de manera simpática con todos los biotipos sexuales del grupo Dilatata. Es nativa en Argentina, Brasil y Uruguay (Speranza, 2009) y se ha distribuido ampliamente en América del Norte, África, Asia y Europa encontrándose como invasora en varios sitios (Williams et al., 2011; CABI, 2014). Su nombre común en inglés, altamente utilizado, es “vaseygrass”. Se destaca morfológicamente de los otros biotipos ya que sus espiguillas y semillas son más pequeñas y el tamaño de la planta es mayor, creciendo entre 1 y 2,5 metros de altura (Rosengurt et al., 1970). Urvillei crece principalmente en las áreas húmedas aunque también se encuentra en áreas perturbadas (Scheffer-Basso et al., 2002). Se encuentra a lo largo de los bordes de las carreteras, tanto en los campos cultivados en barbecho como en zonas bajas con plantaciones de arroz (Quadros y Bandinelli, 2005). Su crecimiento vigoroso y erecto le permite competir con éxito con otras plantas, convirtiéndose en algunas situaciones en malezas (CABI, 2014). En nuestro país es uno de los biotipos con mayor área de distribución, que parece haberse ampliado si se compara su distribución actual con exploraciones realizadas en la década de 1990, las que reportaron que su presencia en las zonas costeras era escasa o nula (Speranza et al., 2017). Se han realizado estudios de cruzamiento de este biotipo con Virasoro, obteniendo híbridos con variabilidad genética (Caponio y Quarín, 1990). A su vez, se encontró que Urvillei posee una alta resistencia a la infección por el hongo *Claviceps paspali* (Madia y Schrauf, 1999).

Actualmente, se sugiere que los biotipos sexuales del grupo Dilatata constituyen unidades evolutivas independientes (Speranza, 2009). A pesar de esto, se cree que los biotipos sexuales comparten un origen común relativamente reciente ya que presentan muy escasa variabilidad en el ADN plastidial (Speranza y Malosetti, 2007). Los complejos de especies están compuestos por linajes recientemente divergentes y su estudio puede brindar información relevante acerca de procesos de especiación y adaptación por presiones selectivas de los diferentes ambientes (Pinheiro et al., 2018).

1.3 Rasgos funcionales en ecología

Los modelos clásicos para entender las comunidades y la distribución de las especies se han basado en el análisis de la diversidad taxonómica de sus componentes a través de considerar la abundancia, la riqueza de especies, y/o los índices de diversidad y equidad (Mouchet et al., 2010). Estos modelos suponen una equivalencia ecológica entre las especies lo cual es una gran limitante, dado que implica que tienen la misma probabilidad de reproducirse y sobrevivir (Chave 2004). Dadas estas limitantes, surge el modelo de diversidad funcional, el cual incorpora los rasgos funcionales de la planta, junto con la distribución y abundancia relativa de la especie, para comprender la diversidad y la estructura de las comunidades y los ecosistemas (Tilman et al., 1997; Díaz y Cabido, 2001; Díaz et al, 2007; Mouchet et al., 2010). Entonces como resultado de su importancia, la diversidad funcional se constituye como una dimensión de la diversidad biológica de gran interés para la comprensión de las dinámicas de los ecosistemas.

Violle (2007) define a los rasgos o atributos funcionales como características tanto morfológicas, fisiológicas como fenológicas, que impactan en el éxito biológico a través de sus relaciones con el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de las plantas y de la población. Un rasgo funcional tomará un valor o categoría, en un espacio y tiempo dado, siendo este valor del individuo (Violle et al., 2007).

Se ha propuesto que las comunidades biológicas son un subconjunto del conjunto potencial de especies que ha sido capaz de tolerar o superar diferentes filtros ambientales para ocurrir y permanecer en una comunidad (Weiher y Keddy, 1995; McGill et al., 2006). Estos filtros pueden ser tanto condiciones abióticas como interacciones bióticas (Keddy, 1992). En otras palabras, una población podrá o no ser parte de una comunidad, siempre y cuando los valores de uno o más rasgos funcionales se encuentren dentro de un rango limitado por determinados filtros ambientales. Por lo tanto, el análisis de la distribución de los niveles de los rasgos funcionales y su relación el hábitat puede contribuir a entender los mecanismos de estructuración de las comunidades vegetales (McGill et al., 2006; Garnier et al., 2004; Suding et al., 2008).

Los rasgos de las semillas desempeñan un papel importante ya que determinan en gran medida los procesos de dispersión, colonización y establecimiento de las

plántulas (Vandelook, 2012) pero a pesar de su gran relevancia han sido los menos explorados (Poschlod et al., 2013). El tamaño y el modo de dispersión de las semillas son algunos de los pocos rasgos funcionales de las semillas analizados, pero brindan información limitada sobre el ensamblaje y la dinámica de la comunidad vegetal. Por esto, se ha argumentado sobre la necesidad de realizar más estudios en rasgos funcionales asociados a la germinación de las semillas (Jiménez-Alfaro et al., 2016).

La dormición de semillas es el primer rasgo funcional asociado a la germinación que se expresa durante el ciclo de vida de las plantas. Este rasgo funcional puede ser un determinante crítico para la colonización y el éxito del establecimiento. Para que una población perdure, las semillas deben inicialmente germinar para lograr establecer plántulas en un hábitat donde puedan sobrevivir y los rasgos posteriores a los germinativos se podrán adaptar según la plasticidad de la especie (Donohue et al., 2010; Willis et al., 2014). La dormición regula fuertemente el momento de la germinación y existen evidencias de que se encuentra bajo una fuerte selección natural (Donohue, 2002; Donohue et al., 2010). Como consecuencia, este rasgo funcional puede incidir en la historia evolutiva de las especies vegetales y por lo tanto en su distribución geográfica.

1.4 Dormición de semillas

La dormición es una condición interna de la semilla que impide su germinación en condiciones hídricas, térmicas y gaseosas adecuadas (Benech-Arnold et al., 2000). Es un rasgo cuantitativo que evita la germinación en condiciones estacionales desfavorables para el correcto establecimiento de las plántulas (Vleeshouwers et al., 1995). Según el sistema de clasificación propuesto por Baskin y Baskin (2014), el tipo de dormición más común y más estudiado es la dormición fisiológica, que es el tipo de dormición que presentan las gramíneas (Gibson, 2009). La dormición fisiológica es causada por diversos mecanismos de inhibición del crecimiento del embrión que impide la emergencia de la radícula, en donde participan el embrión, las cubiertas de la semilla y también otras estructuras que cubren las semillas (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006).

Dentro de las especies, la variación de la dormición se relaciona principalmente con factores genéticos heredables y ambientales que tienen efecto en las

poblaciones (Baskin y Baskin, 2014; Mitchell et al., 2016). Debido a la variabilidad de la dormición se han desarrollado diferentes clasificaciones, una de ellas divide a la dormición en primaria y secundaria. La primaria se refiere a la dormición innata que poseen las semillas cuando se dispersan de su planta madre, la cual es sensible a los procesos involucrados en el desarrollo de la planta madre, y la secundaria ocurre luego de la dispersión de la semilla, es la inducida por condiciones desfavorables para la germinación (Benech-Arnold et al., 2000). El nivel de dormición fisiológica de semillas dispersadas puede estar asociada a la estación del año. Por ejemplo, en las especies estivales anuales, la exposición de las semillas húmedas a baja temperatura (estratificación en frío), que simulan las condiciones del suelo en invierno, produce la pérdida de dormición. Mientras que las altas temperaturas, como las que pueden registrarse en verano, provocan la inducción de dormición (Batlla y Benech-Arnold, 2010; Baskin y Baskin, 2014). Por otro lado, las especies anuales de invierno reducen su dormición durante las estaciones cálidas, por el efecto de las altas temperaturas que actúan sobre las semillas con baja humedad (posmaduración en seco) y se induce la dormición en invierno por el efecto de las temperaturas frías (Baskin y Baskin, 2014).

El nivel de dormición de una población de semillas se puede inferir según el rango de temperaturas o potenciales hídricos a los cuales puede germinar: si dicho rango donde ocurre la germinación aumenta, el nivel de dormición será menor y viceversa. También el nivel de dormición se puede visualizar según la sensibilidad a los factores que terminan la dormición (temperatura alternante, luz, nitrato, etc.) (Benech-Arnold et al., 2000). Se plantean a los factores que terminan la dormición como un mecanismo efectivo para la detección de espacios vacíos en el dosel, dado que estos varían simultáneamente cuando se crean espacios sin vegetación (Donohue et al., 2010).

Se sabe que las semillas de *P. dilatatum* germinan y emergen a temperaturas cálidas y buena disponibilidad de agua (Schrauf et al., 1995; Cornaglia et al., 2005). Se conoce que la alternancia de temperaturas, la presencia de nitrato y/o luz y la estratificación en frío son condiciones que reducen la dormición (Johnston y Miller, 1964; Schrauf et al., 1995; Glison et al., 2015)

1.5 La dormición de semillas como rasgo funcional

La dormición tiene una importante función ecológica porque es un componente relevante de la historia de vida de cada planta, ya que determina esencialmente el entorno que experimenta la plántula luego de la germinación (Donohue, 2002). La presencia de dormición le otorga a la especie cierta protección contra entornos variables e impredecibles. Alternativamente, las especies sin dormición podrían ser más capaces de explorar sitios novedosos, debido a que su germinación es independiente de requerimientos específicos para la disminución y terminación de la dormición. De esta manera se maximizaría la temporada de crecimiento y sería menor el riesgo de depredación de las semillas que podría promover la diversificación al fomentar la divergencia y la especiación alopátrica (Willis et al., 2014).

Existen evidencias de variabilidad en la respuesta a los tratamientos de germinación mencionados entre los biotipos Virasoro y Flavescens en donde se concluye que Virasoro presenta un nivel de dormición menor al de Flavescens y a otros biotipo apomícticos (Glison et al., 2015; Glison et al., 2017). Esta variabilidad interespecífica o interpoblacional en los niveles de dormición podría estar asociada con factores ambientales, climáticos y geográficos. Existen análisis que comprueban la asociación de variables germinativas con la temperatura media anual, las precipitaciones y/o la altitud, por medio de modelos lineales de múltiples variables, análisis de componentes principales y análisis de agrupamientos (Grime et al., 1981; Meyer et al., 1997; Wagmann et al., 2012; Poschlod et al., 2013; Marques et al., 2014).

2. HIPOTESIS Y OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Analizar la dormición de semillas de los biotipos sexuales del grupo Dilatata (*Paspalum*, Poaceae), y asociar esta característica a la distribución geográfica de los biotipos.

2.2 Objetivos específicos

1. Analizar la variabilidad en la dormición de semillas entre los biotipos sexuales Dilatata, a través de la respuesta germinativa a diferentes temperaturas de

estratificación, a diferentes temperaturas alternantes y a la presencia o no de nitrato en la solución.

2. Analizar la asociación entre las variables de la germinación con las variables climáticas del sitio de origen de cada biotipo.

2.3 Hipótesis

1. Existe variabilidad en la respuesta germinativa entre los biotipos sexuales del grupo Dilatata que reflejan diferencias en el nivel de dormición.

2. Existen variables de germinación (como la proporción final, el tiempo medio y la sincronía, obtenidas para cada nivel de los tratamientos de germinación) que muestra una relación lineal con las variables bioclimáticas correspondientes al sitio de origen de cada accesión.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Material vegetal y cosecha de semillas

Se plantaron diez plantas para cada una de las diez líneas de los cinco biotipos sexuales del grupo Dilatata (Figura 1, Tabla 1), en un experimento con diseño de jardín común instalado en Facultad de Agronomía, Montevideo (56.2214905 O y 34.8368379 S). La cosecha de semillas fue realizada del 12 al 19 de diciembre del 2017 mediante trilla manual. Las semillas se seleccionaron a mano para descartar espiguillas vacías y con *Claviceps*. Luego, fueron almacenadas en sobres de papel y conservadas en frío y con sílica gel para mantener la dormición inicial hasta ser utilizadas.

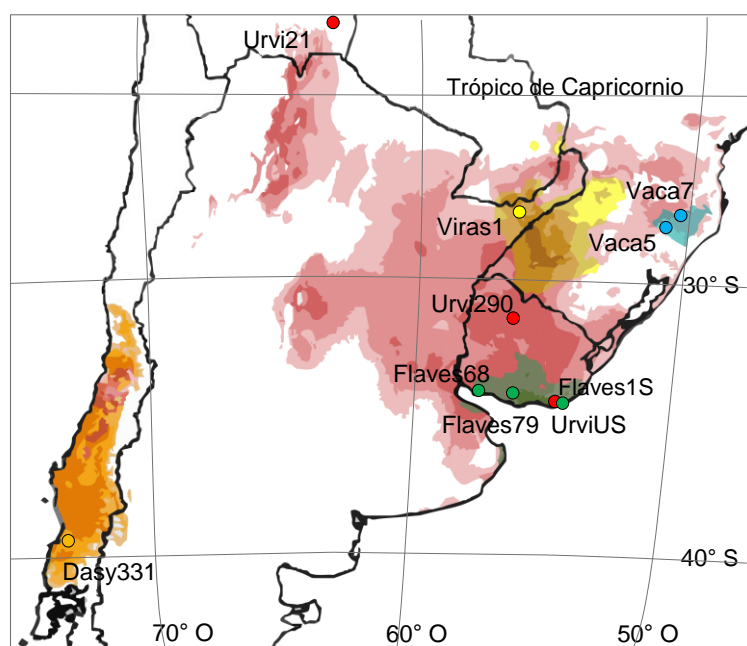


Figura 1. Mapa con la distribución geográfica potencial de cada uno de biotipos sexuales del grupo Dilatata. Esta distribución se obtuvo con registros de presencia en América del Sur y datos climáticos de la plataforma *WorldClim* con el programa MaxEnt (Bonosora, Rúa, Speranza, s/p). Los puntos corresponden a la localización de cada una de las líneas usadas en este trabajo. Mayor intensidad de color representa mayor probabilidad de abundancia. Rojo: Urvillei, verde: Flavescens, naranja: Dasypleurum, celeste: Vacaria y amarillo: Virasoro.

Tabla 1. Lista de las líneas de los biotipos sexuales del grupo Dilatata (*Paspalum*, Poaceae) seleccionadas. Se especifica el sitio y la localización geográfica en longitud y latitud de cada accesión

Biotipo	Línea	Sitio de origen	Longitud	Latitud
Vacaria	Vaca5	Estación Experimental Agrícola, Rio Grande do Sul, Brasil.	50.908033 O	28.516632 S
	Vaca7	Km 27 NW de Sao Joaquim, Santa Catarina, Brasil.	50.071823 O	28.064262 S
Urvillei	UrvUS	Ruta 10 km 0.200, Solís, Maldonado, Uruguay.	55.384036 O	34.792902 S
	Urv290	Ruta 5, km 279. Tacuarembó, Uruguay.	56.250660 O	32.343117 S
	Urv21	A 32 Km de Villa Montes. Tarija, Bolivia.	63.459093 O	21.247660 S
Flavescens	Flaves1S	Ruta 10, km 0.200, Solís. Maldonado, Uruguay.	55.384036 O	34.792902 S
	Flaves68	Ruta 1, Riachuelo. Colonia, Uruguay.	57.706838 O	34.437918 S
	Flaves79	Ruta 11, km 65.600. San José, Uruguay.	56.548919 O	34.391055 S
Virasoro	Viras1	Al N de Gobernador Virasoro. Corrientes, Argentina.	56.025889 O	28.041429 S
Dasypleurum	Dasy331	Al E de Valdivia. Los Ríos, Chile.	73.203787 O	39.820823 S

3.2 Ensayos de germinación

Se realizaron dos ensayos de germinación con tres réplicas para cada una de las diez líneas. La germinación se llevó a cabo sobre papel de filtro, dentro de placas plásticas de Petri y fueron utilizadas aproximadamente cuarenta semillas por réplica.

El primer ensayo consistió en evaluar el efecto de dos temperaturas de estratificación. Los tratamientos de estratificación se realizaron colocando las placas de Petri con las semillas humedecidas 7 días en la oscuridad en heladera a 9°C (estratificación en frío), o en cámara a 20 °C (estratificación cálida). A su vez, se realizó un control (sin estratificación). Al finalizar los tratamientos de estratificación las semillas pasaron 10 días a 20/30°C.

El otro ensayo de germinación consistió en evaluar el efecto de cuatro temperaturas alternantes: 10/20, 15/25, 20/30 y 25/35°C con ciclos de 12 h oscuridad/12 h luz, tanto con 5 mL de agua destilada o solución de nitrato (KNO₃ al 0,2%) como soluciones de germinación. Se utilizó una cámara de crecimiento diferente para cada nivel de temperatura alternante. El periodo de evaluación de la germinación dentro de cada nivel de temperatura fue diferente (de la temperatura más fría a la más cálida: 28, 21, 17 y 14 días) buscando que en todos recibieran un tiempo térmico acumulado similar.

En cada ensayo de germinación los conteos de semillas germinadas se realizaron cada 2 o 3 días. Se consideró que las semillas germinaron cuando se visualizó la radícula o coleoptile de 1 mm. Al finalizar cada ensayo se evaluó la viabilidad de las semillas no germinadas mediante un test de tetrazolio.

3.3 Variables y análisis de datos

Con los resultados germinativos de cada ensayo de germinación se obtuvo la proporción de germinación final (Gf), el tiempo medio de germinación (MGT) y la sincronía de germinación (Es), siendo:

$$MGT = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i} \quad (1)$$

donde n_i es el número de semillas germinadas en el tiempo i , t_i es el tiempo desde el inicio del experimento de la i -ésima observación, y k es el tiempo de la última germinación, y siendo:

$$Es = - \sum_{i=1}^k f_i \log_2 f_i \quad \text{donde } f_i = n_i / \sum_{i=1}^k n_i \quad (2)$$

donde f_i es la frecuencia relativa de germinación y n_i es el número de semillas germinadas en el día i , y k es el momento de la última germinación. Los valores bajos de Es indican una germinación más sincronizada, mientras que los valores altos indican menor sincronización.

Para cada una de estas variables se realizó un análisis de devianza para modelos lineales en el software "R" (R Core Team, 2018), con el biotipo y los tratamientos como factores principales, más las interacciones significativas. Para la variable Gf se asumió distribución binomial (p = germinadas, q = no germinadas viables) y se analizó usando la función glm con logit como función de enlace. Para MGT y Es , se asumió distribución normal y se analizaron con la función lm . Las medias ajustadas se obtuvieron por mínimos cuadrados, y las diferencias entre niveles de los factores fueron analizadas por contrastes ortogonales, ambos usando el paquete $lsmeans$ (R Core Team, 2018).

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con los valores promedio de las variables germinativas para cada nivel de los factores para seleccionar un subconjunto de estas variables. El análisis se realizó con el paquete $FactoMineR$ y la selección de variables fue en base a la contribución a componentes principales, tomando como criterio que el coseno cuadrado (\cos^2) > 0,7.

Se extrajeron los datos de las 19 variables bioclimáticas ($bios$) de la base de datos *WorldClim* (www.worldclim.org) para el sitio de origen de cada línea. Para reducir el número de variables, se estimó el coeficiente de correlación de Pearson (r) entre cada par. Se seleccionaron las $bios$ que no correlacionaron con otras, y las que mostraron $r > |0,7|$ y explican la mayor cantidad de $bios$ para cada grupo asociado a temperaturas ($bio1 - 11$) o a precipitaciones ($bio12 - 19$).

Se analizó la asociación entre cada una de las variables germinativas con el conjunto de las variables bioclimáticas seleccionadas utilizando un análisis de regresiones múltiples con el paquete leaps, función *regsubset*. Para cada variable de germinación, se buscaron las regresiones con mayor coeficiente de determinación ajustado ($AdjR^2$) y menor criterio de información bayesiano (BIC) con hasta tres variables *bios*. En un inicio, estos análisis se harán incluyendo todas las líneas, pero no se descarta realizarlos para un subconjunto de líneas.

4. RESULTADOS

4.1 Ensayos de germinación

4.1.1 Tratamientos de estratificación

Hubo diferencias entre los tratamientos de estratificación sobre la germinación para la mayoría de las líneas ($P < 0,01$). En general, con la estratificación fría se obtuvo mayor proporción de germinación que con la cálida y el control sin estratificación (Figura 2). Las líneas Dasy331, Urvi21 y Urvi290 no mostraron diferencias entre los tratamientos de estratificación en ninguna ocasión. Las líneas de Urvillei alcanzaron proporciones muy altas ($> 0,8$), a diferencia de Dasy331 que registró siempre bajas proporciones ($< 0,1$). En las restantes líneas, la estratificación cálida no mostró diferencias con el control, excepto para Flav79. Para estos tratamientos, Vaca7, Flaves1S, Flaves68 y Flaves79 presentaron valores menores a 0,2, mientras que las líneas Vaca5 y Viras1 mostraron valores entre 0,4 y 0,7.

4.1.2 Tratamientos con temperaturas alternantes

Hubo diferencias en la germinación final en los factores principales (líneas, temperatura, nitrato) y sus interacciones ($P < 0,01$). Las líneas de Dasypleurum, Flavescens y Vacaria en agua destilada no mostraron casi germinación en temperaturas bajas (10/20 y 15/25°C). Mientras que en temperaturas más altas (20/30 y 25/35°C), la línea de Dasypleurum y las de Flavescens obtuvieron proporciones bajas y medias (entre 0,1 y 0,6), en cambio, las líneas de Vacaria alcanzaron proporciones altas ($> 0,6$). Por otro lado, también con agua destilada, Viras1 y UrviUS presentaron proporciones medias de germinación (entre 0,3 y 0,5) en 15/25, 20/30 y 25/35°C, y no germinaron en 10/20°C. Los restantes Urvillei,

Urvi290 y Urvi21, germinaron en todas las temperaturas con bajas proporciones a 10/20°C, altas a 15/25 y 20/30°C, y altas o medias a 25/35°C.

Las líneas de *Dasypleurum*, *Flavescens* y *Vacaría* en temperaturas bajas (10/20 y 15/25°C) con nitrato mostraron una germinación similar a la descrita con agua destilada (Figura 3). En cambio, en las temperaturas altas (20/30 y 25/35°C) la proporción fue generalmente muy alta (> 0,6). Para las líneas de *Urvillei* y *Viras1* con nitrato, también se obtuvo altas proporciones en 15/25°C y temperaturas mayores, mientras que hubo diferencias en la germinación con 10/20°C, donde la proporción fue alta para Urvi290 y Urvi21 y baja para UrviUS y Viras1 (< 0,4).

4.1.3 Viabilidad de las semillas

Sin tomar en cuenta las semillas vacías la viabilidad promedio mostró una proporción de 0,98, su rango fue entre un valor mínimo de 0,88 y con máximos de 1,0.

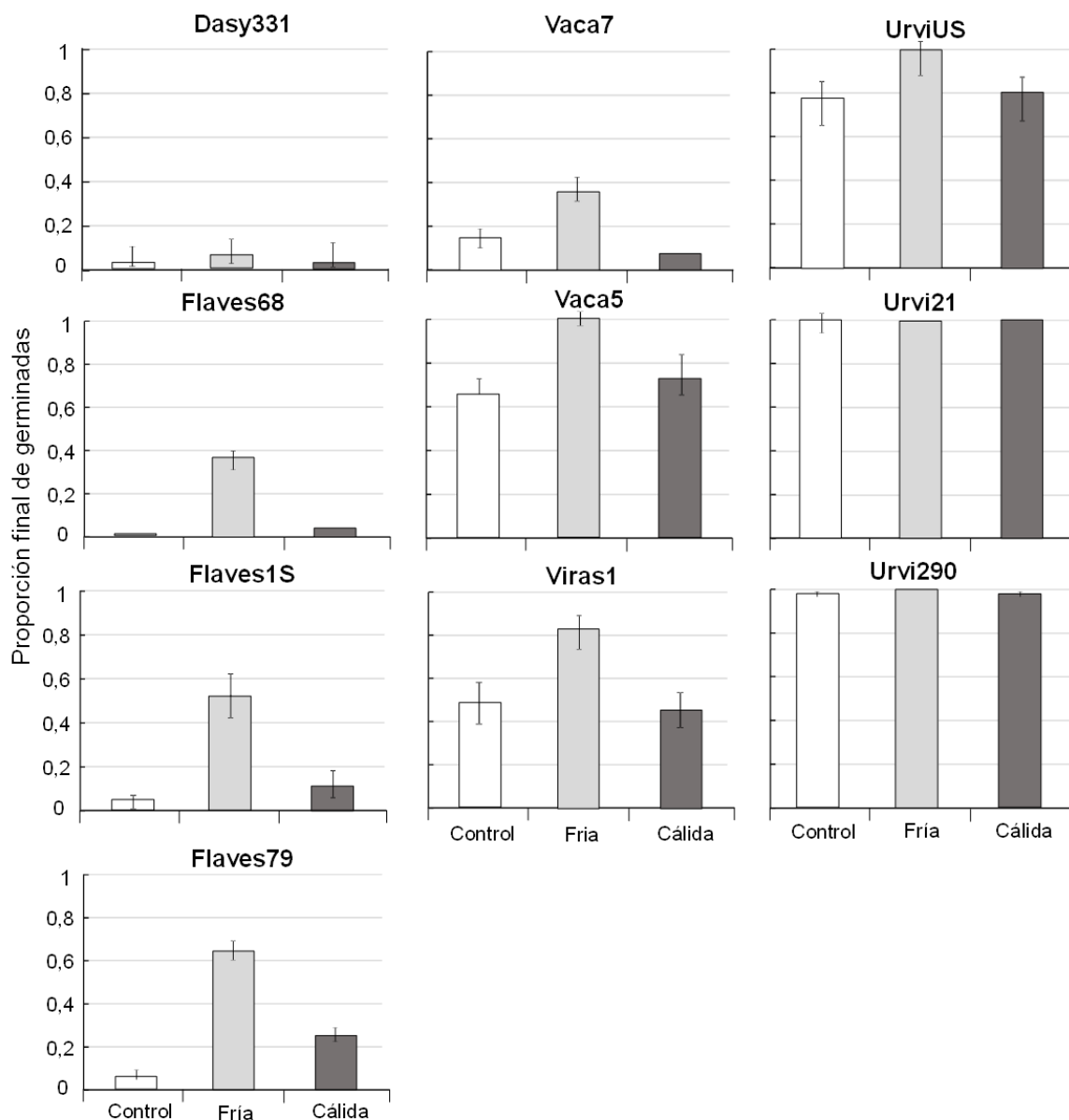


Figura 2. Proporción final de germinación para las diez líneas de los cinco biotipos luego de tratamientos de estratificación: i) sin estratificación (Control, barras blancas), ii) estratificación fría de 7 días a 9°C (Fría, barras grises), y iii) estratificación cálida de 7 días a 20°C (Cálida, barras negras). La germinación final se registró luego de 10 días de incubación en temperaturas alternantes 20/30°C (barras blancas). Las líneas verticales en cada barra muestran el límite de confianza al 95%.

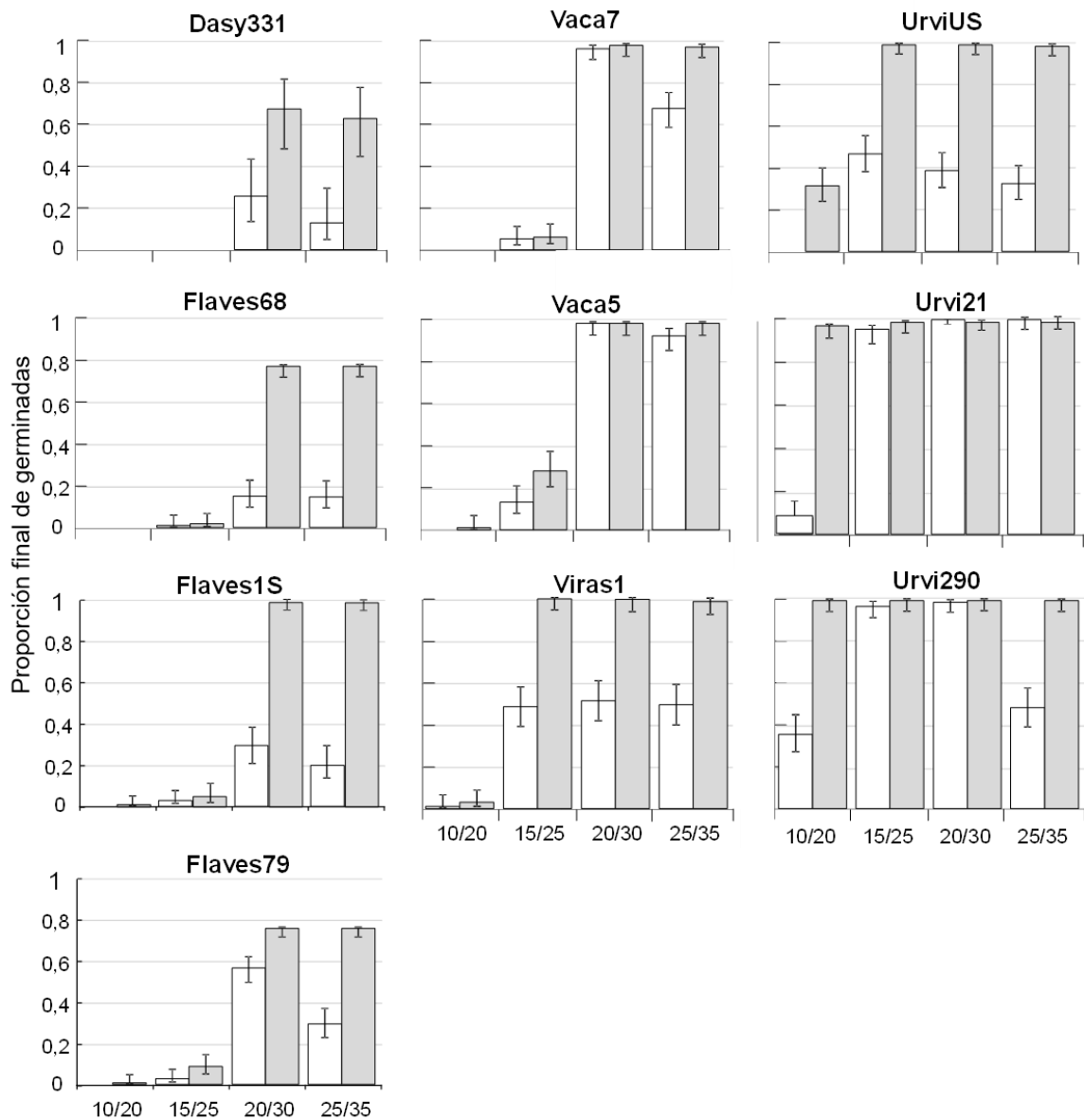


Figura 3. Proporción final de germinación para las diez líneas de los cinco biotipos, a diferentes temperaturas alternantes (10/20, 15/25, 20/30 y 25/35°C, con 12 h de oscuridad/ 12 h de luz), con o sin nitrato (barras grises y blancas respectivamente). Las líneas verticales en cada barra muestran el límite de confianza al 95%.

4.2 Selección de variables germinativas y bioclimáticas

Los componentes principales 1 y 2 explicaron el 80,4% de la variación dada por las variables germinativas, y hubo un componente 3 que aportó un 9% más. Se observa que las líneas que corresponden a un biotipo se encuentran muy próximas entre si, a excepción de Vaca5 y Vaca7 que muestran posiciones diferentes con respecto a ambos componentes (Figura 4).

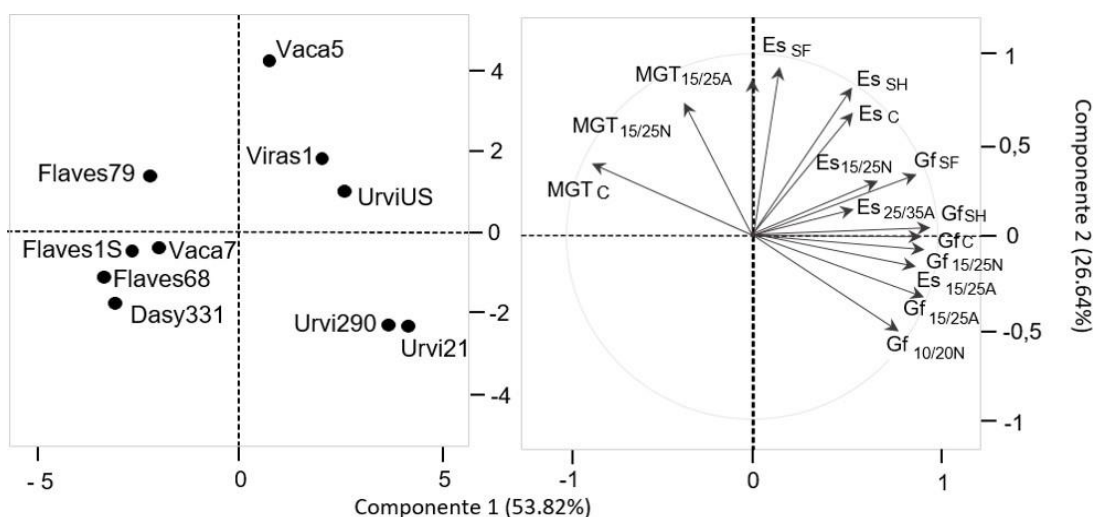


Figura 4. Biplots del PCA para las variables de los ensayos de germinación. i) Biplot con la ubicación espacial de cada línea. ii) Biplot con los vectores de las 15 variables germinativas con mayor contribución ($\cos^2 > 0,7$). Cada variable posee un sub-índice correspondiente a un nivel de los tratamientos de estratificación (SF = estratificación fría, SH = estratificación cálida, C = sin estratificación), o de temperaturas alternantes (10/20, 15/25, 25/35°C) con un nivel de solución (A = agua destilada, N = con 0,2% de nitrato).

4.3 Análisis de regresión múltiple

El análisis de regresión múltiple para las diez líneas mostró modelos con valores de $AdjR^2$ bajos ($< 0,5$), excepto para la mayoría de las variables de sincronía (*Es*) donde algunos modelos con dos o tres variables ajustaron mejor (ver tabla A2 en anexos). Se resolvió hacer el mismo análisis sin las líneas de Urvillei dado que mostraron una respuesta germinativa notoriamente diferente a los restantes biotipos (Figura 2 y 3). Las regresiones sin Urvillei mostraron valores de $AdjR^2$ más altos para todos los modelos obtenidos. Las variables bioclimáticas que resultaron en mayor frecuencia como regresoras de las distintas variables germinativas fueron *bio5* y *bio17*. La *bio5* predominó en las variables germinativas extraídas de los ensayos con temperaturas alternantes y la *bio17* predominó para las variables germinativas de los ensayos de estratificación (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los modelos de regresión múltiple para las variables de germinación con hasta tres variables bioclimáticas (*bios*). Estos modelos se ajustaron para las siete líneas de los cuatro biotipos (*Dasypleurum*, *Flavescens*, *Vacaría* y *Virasoro*), excluyendo las tres líneas del biotipo *Urvillei*. Para cada modelo, se detalla el valor del intercepto y de los coeficientes para cada *bios*. Además se reporta coeficiente de determinación ajustado ($AdjR^2$) y el criterio de información Bayesiano (BIC) como criterios de ajuste.

Variable de germinación	Variables bioclimáticas							AdjR ²	BIC
	Intercepto	Coef.1	Variable1	Coef.2	Variable2	Interc epto	Coef.1		
<i>Gf15/25A</i>	-0,772	0,032	<i>bio5</i>					0,32	-0,1
	-0,851	-0,002	<i>bio4</i>	0,064	<i>bio5</i>			0,80	-8,1
	-1,414	-0,002	<i>bio4</i>	0,079	<i>bio5</i>	0,000	<i>bio19</i>	0,95	-18,0
<i>Gf10/20N</i>	-0,057	0,002	<i>bio5</i>					0,53	-2,7
	-0,121	0,010	<i>bio3</i>	0,003	<i>bio5</i>			0,76	-6,8
	-0,112	0,004	<i>bio5</i>	-0,001	<i>bio15</i>	0,000	<i>bio19</i>	0,86	-1,1
<i>Gf15/25N</i>	-1,653	0,068	<i>bio5</i>					0,35	-0,4
	-1,809	-0,004	<i>bio4</i>	0,132	<i>bio5</i>			0,78	-7,5
	-3,058	-0,004	<i>bio4</i>	0,165	<i>bio5</i>	0,001	<i>bio19</i>	0,96	-20,0
<i>GfC</i>	-0,814	0,004	<i>bio17</i>					0,82	-9,3
	-0,900	0,006	<i>bio17</i>	-0,002	<i>bio18</i>			0,84	-9,7
	-2,289	0,002	<i>bio4</i>	0,008	<i>bio15</i>	0,006	<i>bio17</i>	0,89	-13,0
<i>GfSF</i>	-0,493	0,004	<i>bio17</i>					0,54	-2,9
	-2,000	0,003	<i>bio4</i>	0,005	<i>bio17</i>			0,93	-16,0
	-1,992	0,003	<i>bio4</i>	0,007	<i>bio17</i>	-0,002	<i>bio18</i>	0,98	-24,0
<i>GfSH</i>	-0,718	0,003	<i>bio17</i>					0,69	-5,5
	-0,889	0,008	<i>bio17</i>	-0,003	<i>bio18</i>			0,88	-12,0
	-2,855	0,003	<i>bio4</i>	0,006	<i>bio17</i>	0,001	<i>bio19</i>	0,92	-15,0
<i>MGT15/25A</i>	-0,601	0,007	<i>bio17</i>					0,15	1,2
	-9,548	0,014	<i>bio4</i>	0,019	<i>bio17</i>			0,80	-7,2
	-9,242	0,015	<i>bio4</i>	-0,086	<i>bio9</i>	0,020	<i>bio19</i>	0,96	-18,0
<i>MGT15/25N</i>	2,604	-0,090	<i>bio9</i>					0,16	1,2
	3,305	-1,388	<i>bio3</i>	0,016	<i>bio17</i>			0,46	-1,4
	4,761	-1,267	<i>bio3</i>	-0,116	<i>bio9</i>	0,014	<i>bio19</i>	1,00	-35,0
<i>MGTC</i>	1,470	-0,107	<i>bio3</i>					0,51	-2,4
	1,323	-0,003	<i>bio15</i>	-0,001	<i>bio17</i>			0,75	-6,7
	1,548	-0,007	<i>bio5</i>	-0,004	<i>bio15</i>	-0,001	<i>bio17</i>	0,78	-7,5
<i>EsC</i>	-1,414	0,008	<i>bio17</i>					0,91	-14,0
	-2,270	0,033	<i>bio5</i>	0,008	<i>bio17</i>			0,95	-18,0
	-3,623	0,270	<i>bio3</i>	0,052	<i>bio5</i>	0,006	<i>bio17</i>	0,97	-22,0
<i>EsSF</i>	-0,779	0,008	<i>bio17</i>					0,64	-4,5
	-3,397	0,005	<i>bio4</i>	0,010	<i>bio17</i>			0,94	-16,0
	-0,350	0,016	<i>bio17</i>	-0,007	<i>bio18</i>	-0,001	<i>bio19</i>	0,98	-24,0
<i>EsSH</i>	-1,478	0,008	<i>bio17</i>					0,66	-4,9
	-1,890	0,018	<i>bio17</i>	-0,007	<i>bio18</i>			0,85	-10,0
	-6,835	0,008	<i>bio4</i>	0,014	<i>bio17</i>	0,002	<i>bio19</i>	0,90	-16,0
<i>Es15/25A</i>	-3,358	0,135	<i>bio5</i>					0,29	0,2
	-4,185	-0,008	<i>bio4</i>	0,271	<i>bio5</i>			0,95	-15,0
	-0,762	-0,613	<i>bio3</i>	-0,014	<i>bio4</i>	0,333	<i>bio5</i>	0,99	-28,0
<i>Es25/35A</i>	-0,721	0,006	<i>bio18</i>					0,89	-13,0
	-3,273	1,073	<i>bio3</i>	-0,002	<i>bio19</i>			0,94	-16,0
	-2,647	1,053	<i>bio3</i>	-0,038	<i>bio9</i>	-0,002	<i>bio19</i>	0,99	-29,0
<i>Es15/25N</i>	-3,188	0,137	<i>bio5</i>					0,22	0,8
	-4,138	-0,009	<i>bio4</i>	0,293	<i>bio5</i>			0,95	-16,0
	-7,755	0,208	<i>bio5</i>	0,027	<i>bio9</i>	0,006	<i>bio18</i>	0,96	-17,0

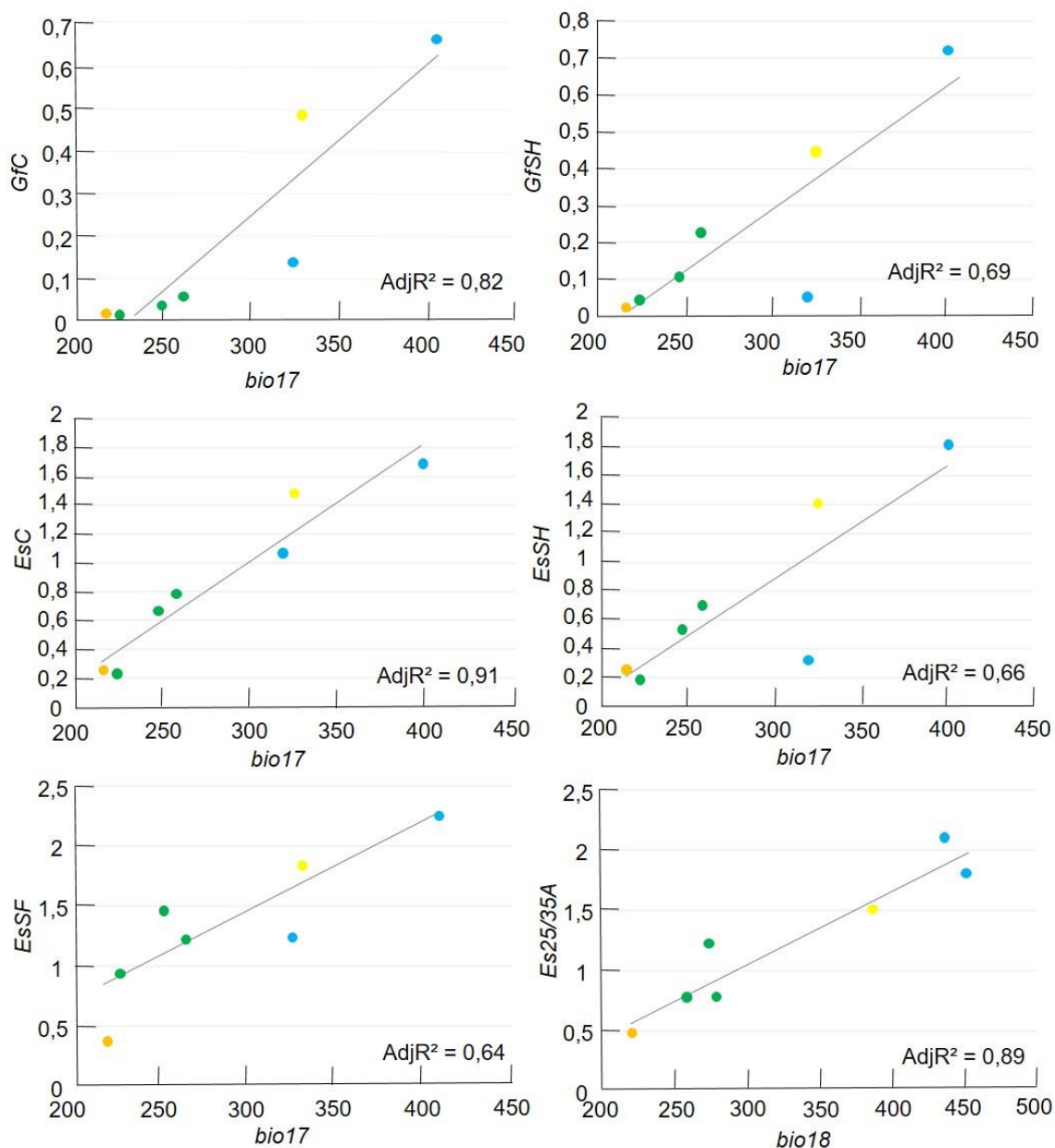


Figura 5. Regresiones entre una variable de germinación y una variable bioclimática con alto ajuste (alto coeficiente de determinación ajustado, $AdjR^2$), tomando los resultados promedio de siete líneas de los biotipos sexuales del grupo *Dilatata Dasypleurum*, *Flavescens*, *Vacaria* y *Virasoro*. Se excluyeron las tres líneas del biotipo *Urvillei*. Se observan las variables bioclimáticas *bio17* (precipitación del trimestre más seco) y *bio18* (precipitación del trimestre más cálido) en correlación con las variables germinativas *GfC* (proporción de germinación final sin estratificación), *GfSH* (proporción de germinación final con estratificación cálida), *EsC* (sincronía de germinación sin estratificación), *EsSH* (sincronía de germinación con estratificación fría), *EsSF* (sincronía de germinación con estratificación fría) y *Es25/35A* (sincronía de germinación de 25/35°C con agua). El color representa al biotipo: verde = *Flavescens*, naranja = *Dasypleurum*, celeste = *Vacaria* y amarillo = *Virasoro*.

5. DISCUSIÓN

Las diez líneas analizadas de los biotipos sexuales del grupo *Dilatata* presentan variabilidad en el nivel de dormición (Figura 2 y 3). Las diferencias entre los biotipos fueron mayores que entre las líneas que componen cada biotipo, excepto para *Vacaria* (Figura 4). De todos los biotipos, *Vacaria* presentó las mayores diferencias interespecíficas. Sin embargo, en resultados de cosechas posteriores se han encontrado menores diferencias entre las mismas líneas de *Vacaria* (Glison, N., com. pers., 2019). Las diferencias presentadas en las dos líneas, podrían ser porque la dormición de las semillas es modificada por factores del ambiente que interactúan con el genotipo, logrando una respuesta diferencial entre genotipos a los cambios ambientales. En este trabajo, consideramos los resultados de una sola cosecha, por lo tanto el nivel de dormición registrado podría ser afectada por el microambiente que experimentaron las semillas en su posición particular en la planta (Fenner y Thompson, 2005).

El biotipo *Urvillei*, en comparación con el resto de los biotipos, mostró un nivel de dormición menor al mostrar un amplio rango de condiciones donde logran germinar una alta proporción de las semillas (Figura 2 y 3). Es probable que un alto número de hábitats, con distintas combinaciones de características ambientales, cumplan con los requisitos para su germinación permitiendo que suceda en diversos entornos. Esta característica coincide con su amplia distribución en América del Sur, llegando incluso a distribuirse en el sur de EE.UU. donde en su especie es considerada maleza (Jeffries et al., 2017). A su vez, estos resultados en los tratamientos de germinación podrían estar relacionados con las características de sus semillas. Este biotipo presenta semillas de menor tamaño pero un mayor número de semillas en comparación a los otros biotipos (Burson, 1992). El tamaño o la masa de la semilla pueden ser una ventaja competitiva y puede estar correlacionado con el éxito del establecimiento (Westoby, 1998). Actualmente se ha demostrado que la mayor mortalidad de las plántulas de especies con semillas pequeñas a menudo se compensa con un mayor número de semillas producidas (Moles y Westoby, 2004), lo que aumenta la posibilidad de supervivencia de al menos algunas semillas hasta la siguiente temporada que sea favorable para su germinación. Por lo anteriormente descrito, *Urvillei* mostró tener características similares a una estrategia de germinación del tipo generalista. Las especies con esta estrategia se caracterizan por presentar un rango de nichos de

germinación más amplios, ya que presentan poca especificidad por las características ambientales del hábitat de un sitio particular (Brown y Pavlovic, 1992), por eso se podría esperar que estén asociadas a menores niveles de dormición.

El resto de los biotipos, *Flavescens*, *Dasypleurum*, *Vacaria* y *Virasoro*, mostraron requisitos más específicos de germinación, evidenciando una posible estrategia de germinación semejante al tipo especialista. Las especies con esta estrategia se caracterizan por presentar un rango de nichos de germinación más estrecho (Boulangeat et al., 2012), y necesitan ciertas condiciones para disminuir sus niveles de dormición. Los requisitos específicos de germinación son importantes, ya que permiten que una especie encuentre un sitio adecuado para evitar la competencia y/o el estrés por recursos limitados o para disminuir el riesgo de mortalidad por fluctuaciones ambientales (Poschold et al., 2013).

Entre estos biotipos se observaron dos tendencias en el comportamiento germinativo; por un lado los biotipos *Dasypleurum* y *Flavescens* (grupo austral), y por el otro *Virasoro* y *Vacaría* (grupo norteño). El grupo austral mostró un mayor requerimiento de estratificación en frío para reducir su dormición y la ausencia de germinación en temperaturas frescas. Esto podría estar reflejando una adaptación a una mayor variación ambiental de sus sitios de distribución (Wagmann et al., 2012). Este grupo se caracteriza por presentar las ubicaciones con los inviernos de temperaturas más bajas (Weather Spark, 2020), y presentar altos requisitos de estratificación fría podría impedir la germinación en una época susceptible para la plántula como el otoño. También este grupo tuvo una baja germinación con la estratificación cálida, lo cual puede prevenir su germinación el verano, estación con menor precipitación, principalmente en el hábitat en que se desarrolla *Dasypleurum* (Weather Spark, 2020). Por otro lado, las líneas del grupo norteño presentaron una mayor proporción de germinación en un amplio rango de temperaturas y un menor requerimiento de frío para reducir su dormición en comparación con las australes. La respuesta de este grupo puede estar asociada a que presentan una estación fría de menor duración (Weather Spark, 2020).

En las regresiones múltiples sin considerar las líneas de *Urvillei*, la variable *bio17*, que corresponde a la precipitación del trimestre más seco, predominó en los modelos de regresión para las variables germinativas tomadas de los ensayos de

estratificación. Esto puede estar relacionado a la variación de la disponibilidad de agua en los hábitats donde se distribuyen. En el grupo austral, *Dasypleurum* presentó los mayores requisitos de estratificación para germinar y su hábitat presenta al recurso hídrico como limitante en el primer trimestre del año (enero, febrero y marzo), que corresponde al verano (Weather Spark, 2020). Los biotipos del grupo norteño, que presentaron menores requisitos de estratificación en frío, se encuentran en sitios con mayor cantidad y frecuencia de precipitaciones durante todo el año (Weather Spark, 2020).

La variable *bio5* corresponde a la temperatura máxima del mes más cálido, que correspondió a enero para todos los sitios, y predominó en las variables germinativas extraídas de los ensayos con temperaturas alternantes. Esta variable correlacionó positivamente y de manera significativa con gran parte de las *bios* correspondientes al grupo de variables de temperatura, entre ellas con *bio6* que es la temperatura mínima del mes más frío (ver figura A1 y tabla A1 en anexos). En el tratamiento de temperaturas alternantes el grupo austral se caracterizó por no germinar en temperaturas frías a frescas (10/20 y 15/25°C) ni con agregado de nitrato que reduce su dormición. Estas temperaturas son frecuentes en invierno, primavera temprana u otoño tardío, y la dormición que poseen controla que la germinación no suceda en esas condiciones. El grupo norteño mostró tener un control de la germinación menor al grupo austral, dado que mostró germinación con 15/25°C con nitrato. Las temperaturas del invierno en los sitios norteños no son tan bajas como las de sitios australes, por lo tanto, parece razonable que *Virasoro* y *Vacaria* no tengan el mismo control de germinación que *Dasypleurum* y *Flavescens*.

El impacto del cambio climático sobre la biodiversidad en los pastizales está aumentando en todo el mundo (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Actualmente, es importante conocer los rasgos funcionales de las plantas que nos proporcionen información ecológica relevante. Conocer estos rasgos puede ser útil para predecir respuestas a escala de la población, la comunidad y/o el ecosistema, frente a la variación de las condiciones ambientales (Díaz et al., 2004). A medida que cambia el clima, las poblaciones a lo largo de los gradientes ambientales se verán afectadas de manera desproporcionada, con amenazas a diferentes hábitats y a especies con diferentes estrategias de vida. Por lo tanto,

generar esta información puede ser útil para conocer posibles respuestas de las especies a los climas futuros (Walck et al., 2011).

Es probable que especies con nichos de germinación más amplios como *Urvillei* logren germinar bajo las futuras condiciones de mayor temperatura generadas por el cambio climático. Mientras tanto, especies con nichos de germinación más estrechos, los restantes biotipos, pueden ser más vulnerables a la extinción principalmente si no ocurre más esa combinación estacional de señales para la germinación (Jiménez-Alfaro, 2016). Por lo tanto, conocer la amplitud del nicho a través de los requisitos de germinación puede ser útil para enfocar diferentes programas de conservación. Gran parte de las estrategias de restauración de hábitats amenazados se basan en el conocimiento de la dormición y otras características de la germinación de las semillas (Merritt y Dixon, 2011).

6. CONCLUSIONES

Los biotipos sexuales del grupo *Dilatata* presentaron respuestas germinativas diferentes entre sí, con presencia de variabilidad dentro de cada biotipo. Los análisis de regresión múltiple nos permitieron encontrar una alta asociación entre variables germinativas y una combinación de variables bioclimáticas tomadas de los sitios de origen cuando se consideraron aquellos biotipos que mostraron un comportamiento de tipo especialista de nicho. Mientras tanto, *Urvillei* mostró un rango amplio de ambientes donde logró germinar, mostrando un comportamiento generalista de nicho. Por lo tanto, junto con las evidencias anteriores, se sugiere que las condiciones climáticas de los distintos sitios fueron los filtros para moldear los requerimientos particulares de la germinación de cada biotipo. Estos requerimientos para germinar, controlados por la dormición, pueden tener un rol importante en la determinación de las distribuciones geográficas de los biotipos más especialistas y, también, de la composición de las comunidades vegetales.

7. BIBLIOGRAFÍA

Baréa, K., Scheffer-Basso, S., Dall'Angol, M. y de Oliveira, B.N. (2007). Manejo de *Paspalum dilatatum* Poir. biotipo Virasoro. Produção, composição química e persistência. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 36(4): 992-999.

Bashaw, E.C., y Holt, E. (1958). Megasporogenesis, embryo-sac development and embryogenesis in dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. *Agronomy Journal*, 50:753-756.

Baskin, C.C. y Baskin, J.M. (2014). Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. *Academic Press*, San Diego, CA.

Batlla, D. y Benech-Arnold, R.L. (2010). Predicting changes in dormancy level in natural seed soil Banks. *Plant Molecular Biology*, 73: 3-13.

Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., Forcella, F., Kruk, B.C. y Ghersa, C.M. (2000). Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67: 105-122.

Boulangeat, I., Lavergne, S., Van-Es, J., Garraud, L. y W. Thuiller. (2012). Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 39(1): 204-214.

Brown, J. y Pavlovic, N. (1992). Evolution in heterogeneous environments: effects of migration on habitat specialization. *Evolutionary Ecology*, 6: 360-382.

Burson B.L., Lee, H.S. y Bennet H.W. (1973). Genome relations between tetraploid *Paspalum dilatatum* and four *Paspalum* species. *Crops Science*, 13: 739: 743.

Burson, B.L. (1992). Cytology and reproductive behavior of hybrids between *Paspalum urvillei* and two hexaploid *P. dilatatum* biotypes. *Genome*, 35: 1002-1006.

CABI (Commonwealth Agricultural Bureau International, GB). (2014). Invasive species compendium *Paspalum urvillei*. Boston, MA. Consultado 22 set 2019. Disponible en <http://www.cabi.org/isc/datasheet/109621>

Campbell, B.D., Mitchell, N.D. y Field, T. (1999). Climate profiles of temperate C3 and subtropical C4 species in New Zealand pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 42(3): 223-233.

- Caponio, I. y Quarín, C. (1987). Genetic system of *Paspalum simplex* and of an interspecific hybrid with *Paspalum dilatatum*. *Kurtziana* 19:35-45.
- Caponio, I. y Quarín, C. (1990). Intra and interspecific hybridization between dallisgrass and vaseygrass. *Crops Science*, 30(2): 362-364.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7(3): 241-253.
- Cornaglia, P.S., Schrauf, G.E., Nardi, M. y Deregibus, A.V. (2005). Emergence of Dallisgrass as affected by soil water availability. *Rangeland Ecology Management*, 58: 35-40.
- De Patta Pillar, V., Muller, C., De Souza, S. y Ávila Jacques, A.V. (2009). Campos Sulinos-conservação e uso sustentável da biodiversidade. Brasília, Ministerio Medio Ambiente, 403. Consultado el 19 de octubre de 2019. Disponible en <http://www.mma.gov.br/publicacoes/biomas/category/64>
- Díaz, S. y Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11): 646-655.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Banda, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A. y Zak, M.R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, (15): 295-304.
- Da Costa, I.S., y Scheffer-basso, S.M. (2003). Caracterização morfofisiológica e agronômica de *Paspalum dilatatum* Poir. biótipo Virasoro e *Festuca arundinacea* Schreb Desenvolvimento morfológico. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(5): 1054-1060.
- Debeaujon, I., Leon-Kloosterziel, K.M. y Koornneef, M. (2000). Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 122: 403-414.
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. y Robson, M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *National Academy of Sciences*, 104(52):20684-20689.

- Donohue, K. (2002). Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecological Society of America*, 83(4): 1006-1016.
- Donohue, K., Casas, R.R., Burghart, L., Kovach K. y Willis, CG. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 41: 293-319.
- Fenner, M. y Thompson, K. (2005). The ecology of seeds. *Cambridge University press*.
- Finch-Savage, W.E y Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501-523.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L.y Roumet, C., (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630-2637.
- Gibson, D.J. (2009). Grasses and Grassland Ecology. Oxford university press, Oxford, pp. 323.
- Glison, N., Viega, L., Cornaglia, P., Gutiérrez, L. y Speranza, P. (2015). Variability in germination behaviour of *Paspalum dilatatum* Poir. seeds is genotype dependent. *Grass and Forage Science*, 70: 144-153.
- Glison, N., Viega, L., Speranza P. (2017) Differential incidence of the lemma on seed germination among different *Paspalum dilatatum* genotypes. *Journal of Seed Science*, 9(2): 133-141.
- Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S. R. y Mowforth, M.A.G. (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69(3): 1017-1059.
- Hickenbick, M., Flores, A., Cavalli-Molina, S., Weber, L., Kersting, A., Costa, L., Souza-Chies, T. y Albarus, M. (1992). Mode of reproduction seed production in *Paspalum dilatatum* Poir. Virasoro biotype Dilatata group (Gramineae). *Revista Brasileira de Genetica*. 15: 85-102.
- Jeffries, M.D., Gannon, T.W. y Yelverton, F.H. (2017). Herbicide inputs and mowing affect vaseygrass (*Paspalum urvillei*) Control. *Weed Technology*, 31(1): 120-129.

- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F., Fidelis, A, Poschlod y P., Commander, L.E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27: 637-645.
- Johnston M. y Miller J. (1964), Investigations into techniques for the germination of *Paspalum dilatatum*. *Proceedings of the International Seed Testing Association*, 29: 145-148.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 157-164.
- Madia, M. y Schrauf, G. (1999). Prospección de enfermedades de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir) detectadas en la región pampeana de la República Argentina. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, 25: 435-443.
- Matthei, O., Marticorena, C. y Rodríguez, R.R. (1995). Manual de las malezas que crecen en Chile. *Alfabeta Impresores*, Santiago, Chile.
- Marques, A.R., Atman, A., Silveira, F. y Lemos-Filho, J.P. (2014). Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous neotropical montane vegetation. *Plant Ecology*, 215: 517-529.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178-185.
- Merritt, D.J. y Dixon, K.W. (2011). Conservation. Restoration seed banks a matter of scale. *Science*, 332: 424-425.
- Meyer, S., Allen, P. y Beckstead, J. (1997). Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos*, 78: 475-485.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. Washington, D.C., *World Resources Institute*.
- Mitchell, J., Iain, Johnston I.G., y Bassel, G.W. (2016). Variability in seeds: biological, ecological, and agricultural implications. *Journal of Experimental Botany*.

- Moles, A. T. y Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92(3): 372-383.
- Moraes-Fernandes, M.I.B., Barreto, I.L. y Salzano, F.M. (1968). Cytogenetic, ecologic and morphologic studies in Brazilian forms of *Paspalum dilatatum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 10: 131-138.
- Mouchet, M., Villéger, S., Mason, S.M. y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4): 867-876.
- Pinheiro, F., Dantas-Queiroz y M., Palma-Silva C. (2018). Plant species complexes as models to understand speciation and evolution: a review of south american studies. *Critical Reviews in Plant Sciences*, pp. 27.
- Pizarro E. (2000). Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas Tropicales*, 22(1): 38-45.
- Poschlod, P., Abedi, M., Bartelheimer, M., Drobnik, J., Rosbakh, S. y Saatkamp, A. (2013). Seed ecology and assembly rules in plant communities En: Eddy van der Maarel y Janet Franklin (eds). *Vegetation Ecology*, 2:164-202.
- Quadros, F.L.F y Bandinelli, D.G. (2005). Efeitos da adubação nitrogenada e de sistemas de manejo sobre a morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud. em ambiente de Várzea. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 34(1): 44-53.
- Quarín C. y Caponio, I. (1995). Cytogenetics and reproduction of *Paspalum dasypleurum* and its hybrids with *P. urvillei* and *P. dilatatum* ssp. *flavescens*, *International Journal of Plant Sciences*, 156: 232-235.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rebollo, M.I. (2017). Diseño y transferencia de microsátélites en los tetraploides sexuales del grupo Dilatata de *Paspalum* (Poaceae). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía.
- Roach, D.A. y Wulff, R.D. (1987). Maternal effects. *Plants Annual Review in Ecology and Systematics*, 18:209-235.

- Rosengurtt, B., Arrillaga, B. R. y Izaguirre, P. (1970). Gramíneas uruguayas. Montevideo, Uruguay, Universidad de la República, 347-383.
- Sandro, P. (2014). Caracterización genotípica y fenotípica de una colección de *Paspalum dilatatum* ssp. *flavescens*. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía.
- Sandro, P., Gutiérrez, L., y Speranza, P. (2019). Distribution of genetic and phenotypic diversity in the autogamous perennial *Paspalum dilatatum* subsp. *flavescens* Roseng., Arrill. & Izag. (Poaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(6): 1205-1216.
- Scheffer-Basso, S.M., Ávila Jacques, A.V. y Dall'Agnol, M. (2002). Aloçao da biomassa e correlaçes morfofisiologicas em leguminosas forrageiras com hábitos de crescimento contrastantes. *Revista de Scientia Agrícola*, 59: 629-634.
- Schrauf, G.E., Cornaglia, P.S., Deregibus, V.A. y Ríssola, M.G. (1995). Improvement in germination behaviour of *Paspalum dilatatum* Poir. seeds under different pre-conditioning treatments. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 38: 501-50.
- Schrauf, G.E., Blanco, M.A., Cornaglia, P., Deregibus, V., Madia, M, Pacheco y M., Padilla, J. (2003). Ergot resistance in plants of *Paspalum dilatatum* incorporated by hybridisation with *Paspalum urvillei*. *Tropical Grasslands*, 37: 182-186.
- Speranza, P. y Malosetti, M. (2007). Nuclear and cytoplasmic microsatellite markers for the species of the Dilatata group of *Paspalum* (Poaceae). *Plant Genetic Resources*, 5(1): 14-26.
- Speranza, P. (2009). Evolutionary patterns in the Dilatata group (*Paspalum*, Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 282(2): 43-56.
- Speranza, P. (2017). Introducción y domesticación de gramíneas forrajeras estivales perennes nativas. Proyecto FPTA-177, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, pp 69.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. y Navas, M.L. (2008). Scaling

environmental change through the community level: a trait based response and effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14: 1125-1140.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. y Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.

Tischler C. y Burson B.L. (1999). Seed dormancy and germination of dallisgrass, *Paspalum dilatatum*, stored under differing conditions. *Seed Science and Technology*, 27: 263-271

Valls, S. F. M y Pozzobon, M. (1987). Variação apresentada pelos principais grupos taxonômicos de *Paspalum* com interesse forrageiro no Brasil. En: Encontro internacional sobre melhoramiento genético de *Paspalum*. São Paulo, Brasil, Instituto de Zootecnia, 15-21.

Vandelook, F., Verdu, M. y Honnay, O. (2012). The role of seed traits in determining the phylogenetic structure of temperate plant communities. *Annals of Botany*, 110(3), 629-636.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou E., Fortunel, C., Hummel, L. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.

Vleeshouwers, L.M., Bouwmeester, H.J. y Karssen, C.M. (1995). Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *The Journal of Ecology*, 83 (6), 1031.

Wagmann, K., Hautekèete, N.C., Piquot, Y., Meunier, C., Schmitt, S.E., Van Dijk, H. (2012). Seed dormancy distribution: explanatory ecological factors. *Annals of Botany*, 110: 1205-1219.

Walck, J.I., Hidayati, S., Dixon, K.W., Thompson, K. y Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17: 2145-2161.

Weather Spark. (2020). The typical weather anywhere on Earth. Consultado el 16 abril de 2020. Disponible en <https://weatherspark.com/>

Weiher, E. y Keddy, P.A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74(1): 159-164

Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199:213-217.

Williams, W.M., Williamson M.L. y Real D. (2011). *Paspalum*. Wild crop relatives: genomic and breeding resources. *Millets and Grasses*, 197-217.

Willis, C.G., Baskin, C., Baskin, J.M., Auld, J., Venable, L., Cavender-Bares, J., Donohue K., Rubio de Casas. R. y The NESCent Germination Working Group. (2014). The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist*, 203: 300-309.

Zuloaga, F. y Morrone, O. (2005). Revisión de las especies de *Paspalum* para América del Sur austral (Argentina, Bolivia, sur del Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 102:1-297.

8. ANEXOS

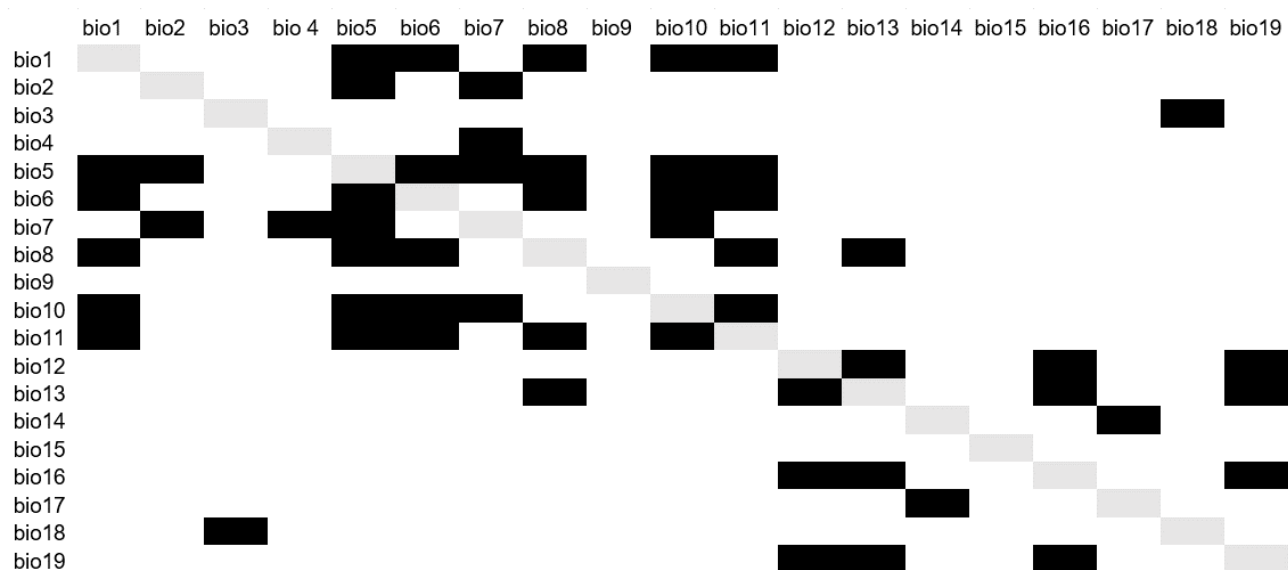


Figura A1. Correlaciones significativas ($r > |0,7|$, celdas negras) entre las 19 variables bioclimáticas extraídas de WorldClim. Las celdas grises muestran la diagonal.

Tabla A1. Lista de variables bioclimáticas extraídas de WorldClim.

Grupo de variables bioclimáticas	Código	Descripción
Variables de temperatura	<i>bio1</i>	Temperatura media anual
	<i>bio2</i>	Rango de temperatura media diaria
	<i>bio3</i>	Isotermalidad ($bio2/bio7$)*100
	<i>bio4</i>	Estacionalidad de la temperatura (desv. estándar de la temp. media mensual*100)
	<i>bio5</i>	Temperatura máxima del mes más cálido
	<i>bio6</i>	Temperatura mínima del mes más frío
	<i>bio7</i>	Rango de temperatura anual ($bio5-bio6$)
	<i>bio8</i>	Temperatura media del trimestre más húmedo
	<i>bio9</i>	Temperatura media del trimestre más seco
	<i>bio10</i>	Temperatura media del trimestre más cálido
	<i>bio11</i>	Temperatura media del trimestre más frío
Variables de precipitación	<i>bio12</i>	Precipitación anual
	<i>bio13</i>	Precipitación del mes más húmedo
	<i>bio14</i>	Precipitación del mes más seco
	<i>bio15</i>	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
	<i>bio16</i>	Precipitación del trimestre más húmedo
	<i>bio17</i>	Precipitación del trimestre más seco
	<i>bio18</i>	Precipitación del trimestre más cálido
	<i>bio19</i>	Precipitación del trimestre más frío

Tabla A2. Resultados de los mejores modelos de regresión para las variables de germinación seleccionadas usando hasta tres de las variables bioclimáticas seleccionadas. Modelos ajustados con todos los biotipos estudiados. Para cada modelo se detalla el intercepto y las variables bioclimáticas con su coeficiente correspondiente. Además se reporta coeficiente de determinación ajustado ($AdjR^2$) y el criterio de información Bayesiano (BIC) como criterios de ajuste.

Variable de germinación	Variables bioclimáticas							AdjR ²	BIC
	Intercepto	Coef.1	Variable1	Coef.2	Variable2	Coef.3	Variable3		
Gf15/25A	-1,835	0,075	bio5					0,48	-3,1
	-1,813	0,071	bio5	0,004	bio15			0,48	-2,1
	-5,983	0,852	bio3	0,007	bio4	-0,001	bio17	0,51	-2,1
Gf10/20N	-1,663	0,066	bio5					0,3	-0,1
	-0,692	0,046	bio5	-0,002	bio17			0,37	-0,2
	-4,839	0,707	bio3	0,006	bio4	-0,002	bio17	0,49	-1,5
Gf15/25N	-2,101	0,089	bio5					0,44	-2,3
	-2,387	0,083	bio5	0,029	bio9			0,42	-1,1
	-8,29	1,007	bio3	0,008	bio4	0,049	bio9	0,43	-0,5
GfC	-1,293	0,059	bio5					0,22	1,0
	-2,83	0,28	bio3	0,066	bio5			0,24	1,6
	-6,619	0,879	bio3	0,006	bio4	0,031	bio9	0,22	2,7
GfSF	-1,013	0,059	bio5					0,37	-1,1
	-1,655	0,072	bio5	0,001	bio17			0,39	-0,5
	-2,28	0,004	bio4	0,031	bio9	0,003	bio18	0,42	-0,4
GfSH	-1,321	0,061	bio5					0,25	0,5
	-5,877	0,82	bio3	0,006	bio4			0,24	1,6
	-6,486	0,84	bio3	0,006	bio4	0,031	bio9	0,24	2,4
MGT15/25A	0,26	0,004	bio19					0,36	1,6
	-3,54	0,107	bio5	0,006	bio19			0,21	1,9
	-7,833	0,01	bio4	0,047	bio15	0,016	bio19	0,16	0,6
MGT15/25N	0,219	0,003	bio19					0,24	0,7
	3,642	-0,004	bio4	-0,069	bio9			0,3	0,8
	2,132	-1,451	bio3	0,059	bio15	0,017	bio19	0,54	-2,4
MGTC	1,723	-0,031	bio5					0,2	1,2
	1,7	-0,027	bio5	-0,004	bio15			0,33	0,4
	3,557	-0,416	bio3	-0,003	bio4	0,001	bio17	0,37	0,5
EsC	0,172	0,003	bio17					0,22	0,9
	-1,315	0,076	bio9	0,004	bio17			0,38	-0,3
	-3,415	0,064	bio5	0,076	bio9	0,005	bio17	0,5	-1,7
EsSF	0,467	0,003	bio17					0,28	0,1
	0,452	-0,012	bio15	0,004	bio18			0,53	-3,1
	-0,58	0,064	bio9	0,005	bio17	-0,001	bio19	0,64	-5,1
EsSH	0,159	0,003	bio17					0,1	2,4
	-1,498	0,084	bio9	0,004	bio17			0,29	0,9
	-3,71	0,067	bio5	0,084	bio9	0,005	bio17	0,42	-0,3
Es15/25A	-3,96	0,163	bio5					0,43	-1,9
	-4,338	0,148	bio5	0,054	bio9			0,45	-1,3
	-6,448	0,412	bio3	0,152	bio5	0,055	bio9	0,46	-1,0
Es25/35A	-0,532	0,006	bio18					0,68	-7,9
	-3,186	1,072	bio3	-0,002	bio19			0,94	-24
	-2,901	1,073	bio3	-0,018	bio9	-0,002	bio19	0,95	-25
Es15/25N	-1,945	0,092	bio5					0,22	1,0
	-6,004	0,188	bio5	0,005	bio19			0,59	-4,1
	-3,865	-0,008	bio4	0,282	bio5	-0,02	bio15	0,78	-9,0