

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE CLONES RECOMBINANTES
DE *Paspalum Dilatatum* (Poir).

por

Oscar RODRÍGUEZ ETCHICHURI

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

MONTEVIDEO

URUGUAY

2010.

Tesis aprobada por:

Director:
Ing. Agr. (Ph.D.) Pablo Rafael Speranza Gastaldi

.....
Ing. Agr. (Ph.D.) Lucía Gutiérrez Chacón

.....
Ing. Agr. (M.Sc.) María Mercedes Rivas Latorre

Fecha: -----

Autor:

Oscar Rodríguez Etchichuri

AGRADECIMIENTOS

A mí familia, amigos, compañeros, docentes y todas aquellas personas que colaboraron de alguna forma u otra en todos estos años de carrera.

Gracias por los momentos compartidos, el apoyo, el sostén y principalmente por todo el cariño brindado.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES	VII
I. <u>INTRODUCCIÓN</u>	¡Error! Marcador no definido.
A. OBJETIVOS	¡Error! Marcador no definido.
1. <u>Objetivo general</u>	¡Error! Marcador no definido.
2. <u>Objetivos específicos</u>	¡Error! Marcador no definido.
II. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	¡Error! Marcador no definido.
A. RESEÑA HISTÓRICA SOBRE LA BASE FORRAJERA EN EL PAÍS.....	¡Error! Marcador no definido.
B. LA OFERTA ANUAL DE FORRAJE, LA CRISIS ESTIVAL Y UNA POSIBLE SOLUCIÓN.....	¡Error! Marcador no definido.
C. PASPALUM DILATATUM UN CANDIDATO PERENNE ESTIVAL ¡Error! Marcador no definido.	
D. ESTADO DE AVANCE DE LA ESPECIE P. DILATATUM EN EL PAÍS.....	¡Error! Marcador no definido.

E. DESCRIPCIÓN DE PASPALUM DILATATUM Y SUS ESPECIES

RELACIONADAS..... ¡Error! Marcador no definido.

1. El grupo Dilatata ¡Error! Marcador no definido.2. Relación entre biotipos del grupo Dilatata . ¡Error! Marcador no definido.

F. DESCRIPCIÓN BOTÁNICA DEL BIOTIPO PENTAPLOIDE.. ¡Error!

Marcador no definido.

G. ANTECEDENTES SOBRE VALOR AGRONÓMICO DE ALGUNOS

BIOTIPOS..... ¡Error! Marcador no definido.

H. VARIABILIDAD DENTRO DE BIOTIPOS..... ¡Error! Marcador no

definido.1. Variabilidad genética ¡Error! Marcador no definido.2. Variabilidad fenotípica ¡Error! Marcador no definido.

I. PORQUÉ REALIZAR UNA CARACTERIZACIÓN. ¡Error! Marcador

no definido.

J. CARACTERIZACIÓN DEFINICIÓN Y CONCEPTOS ¡Error!

Marcador no definido.

- K. DESCRIPTORES PARA LA ESPECIE ¡Error! Marcador no definido.
- III. MATERIALES Y MÉTODOS ¡Error! Marcador no definido.
- A. DESCRIPCIÓN DE LAS VARIABLES MEDIDAS.. ¡Error! Marcador no definido.
- B. ANÁLISIS DE DATOS..... ¡Error! Marcador no definido.
1. Análisis de varianza..... ¡Error! Marcador no definido.
2. Análisis estadístico multivariado ¡Error! Marcador no definido.
3. Otros análisis multivariados..... ¡Error! Marcador no definido.
- IV. RESULTADOS..... ¡Error! Marcador no definido.
- V. DISCUSIÓN ¡Error! Marcador no definido.
- VI. CONCLUSIONES..... ¡Error! Marcador no definido.
- VII. RESUMEN ¡Error! Marcador no definido.
- VIII. SUMMARY..... ¡Error! Marcador no definido.
- IX. BIBLIOGRAFÍA ¡Error! Marcador no definido.
- X. ANEXOS ¡Error! Marcador no definido.

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Variables medidas a campo, 5 medidas por parcela (planta).	¡Error!
Marcador no definido.	
2. Variables medidas a campo 1 medida por planta. ¡Error!	Marcador no
definido.	
3. Variables medidas en laboratorio, cinco medidas por planta.	¡Error!
Marcador no definido.	
4. Variables generadas utilizando variables ya descriptas. ¡Error!	Marcador no
definido.	
5. Variables medidas en las parcelas en diferentes períodos del crecimiento.	
¡Error! Marcador no definido.	
6. Descripción estadística general de las variables ¡Error!	Marcador no
definido.	
7. Manova para las variables medidas 1 vez por planta para el caso de los	
individuos pentaploides. ¡Error! Marcador no definido.	
8. Manova para las variables medidas 5 veces por planta para el caso de los	
individuos pentaploides. ¡Error! Marcador no definido.	

9. Variables más importantes en la discriminación de grupos genéticos a partir del análisis discriminante. **¡Error! Marcador no definido.**
10. Valores de heredabilidad (h^2) y repetibilidad (r), para las características medidas 5 veces por planta. **¡Error! Marcador no definido.**
11. Peso de cada variable en la generación de los Componentes Principales para el caso de los individuos pentaploides. **¡Error! Marcador no definido.**
12. Peso de las variables en la generación de los Componentes Principales para el caso de los 39 clones del ensayo. **¡Error! Marcador no definido.**

Figura No.

1. Evolución de los mejoramientos forrajeros totales a nivel nacional expresados en miles de hectáreas. **¡Error! Marcador no definido.**
2. Esquema de la oferta y la demanda de forraje, según la estación del año (Galli, 2004). **¡Error! Marcador no definido.**
3. Ciclos invernales y estivales de gramíneas perennes en la Estanzuela. Modificado de (Milot, 1969). **¡Error! Marcador no definido.**
4. Relaciones existentes entre estos biotipos sexuales y apomícticos, esquema sugerido. Modificado de (Speranza, 2009). **¡Error! Marcador no definido.**

5. Diseño del ensayo a campo..... **¡Error! Marcador no definido.**
6. Porcentaje de la variación explicada por cada componente principal para el análisis realizado en los 26 clones pentaploides. **¡Error! Marcador no definido.**
7. Porcentaje de la variación explicada por cada componente principal para el análisis realizado en los 39 clones del ensayo. **¡Error! Marcador no definido.**
8. Ordenamiento bidimensional para los 26 clones pentaploides (5X) perteneciente al ensayo, en base a los dos primeros componentes principales (Componentes 1 y 2). **¡Error! Marcador no definido.**
9. Ordenamientos bidimensionales para los 26 clones pentaploides (5X), en base a los Componentes 2 y 3..... **¡Error! Marcador no definido.**
10. Ordenamiento bidimensional para los 39 clones perteneciente al ensayo, en base a los dos primeros componentes principales que explican el 52,2% de la variabilidad..... **¡Error! Marcador no definido.**
11. Ordenamiento bidimensional para los 39 clones perteneciente al ensayo, en base a los componentes principales 1 y 3. **¡Error! Marcador no definido.**

I. INTRODUCCIÓN

Paspalum dilatatum es una gramínea perenne nativa de Uruguay que produce buena calidad de forraje (Rosengurtt, 1969) y presenta tolerancia al invierno, algo poco frecuente en gramíneas C4, por lo que ha sido objeto de prolongados esfuerzos de domesticación (Speranza, 2009). Ha sido propuesta y evaluada como componente de praderas sembradas en el Uruguay (Coll, 1991).

Si bien fueron desarrollados algunos cultivares de la especie en el país (Milot, 1969), existe hoy en día solo un mercado marginal de semillas a nivel mundial del género, situado principalmente en Australia.¹ En el Uruguay en la actualidad existe sólo un cultivar del género *Paspalum* en el registro nacional de cultivares de especies forrajeras de INASE, *Paspalum notatum* cultivar Pensacola.

La base forrajera del Uruguay está compuesta por campo natural como también por praderas artificiales (Carámbula, 2002), en la búsqueda del mejoramiento de los pastos se implantaron las praderas artificiales sembradas según el modelo neozelandés (Bertino et al., 2001), y no se incluyó una especie

¹ Speranza, P. 2009 Com. personal.

perenne estival que produzca el suficiente forraje en el período de reposo total o semitotal del verano (Milot, 1969). *Paspalum dilatatum* es un posible candidato ocupar este faltante, dentro de las limitantes para el uso comercial del género se menciona un escaso conocimiento de su potencial forrajero como también la interrupción de los trabajos de prospección, caracterización y evolución primaria (Formoso, 2003). Desde 1966 hasta la actualidad existen reportadas 17 tesis de grado relacionadas con el género *Paspalum* en la Facultad de Agronomía.

En esta investigación se presenta una caracterización morfológica para la colección probablemente más diversa, disponible de la especie *Paspalum dilatatum*.

A. OBJETIVOS

P. dilatatum es una especie con gran potencial a explotar. Hoy en día existe información reciente sobre la variabilidad que contiene el biotipo común desde el punto de vista genético. Se cuenta en la actualidad con una colección viva que incluye la mayor parte de la variabilidad genética conocida que contiene la especie.

Para este trabajo se plantean los objetivos:

1. Objetivo general

Describir las colecciones existentes en el país de *P. dilatatum* para facilitar el manejo del germoplasma en el momento de realizar selecciones como también proveer nuevos descriptores morfológicos para futuros cultivares.

2. Objetivos específicos

Caracterizar desde el punto de vista morfológico una colección ya caracterizada genéticamente de individuos pentaploides pertenecientes a la especie.

Identificar si existen diferencias morfológicas entre los grupos pentaploides diferenciados genéticamente.

Estimar el coeficiente de determinación genética de las variables morfológicas estudiadas.

II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

A. RESEÑA HISTÓRICA SOBRE LA BASE FORRAJERA EN EL PAÍS

En la década del 30 se toma como supuesto, que la salida al estancamiento ganadero; una de las limitantes para el desarrollo del sector; consistía en la mejora de la base forrajera del país, específicamente en el mejoramiento de las praderas naturales. Con tal motivo se genera un mapa de tapiz natural en el cual se estudian las diferentes especies como también sus modos de propagación. La sección Plantas Industriales y Forrajeras de La Estanzuela se crea para estimular la investigación en tal sentido, en aquel momento Boerger, Yahn, Spangenberg, Rosengurtt, citados por Bertino et al. (2001) señalan la falta de investigación y conocimientos en lo referente a nuestro suelo y su producción. En los años cincuenta, se reorienta la situación dirigiéndose a la incorporación de praderas artificiales como forma de mejorar la base forrajera, los componentes para estas praderas fueron tomados del modelo neozelandés (paquete neozelandés). Dicho paquete fue relanzado en los años sesenta con apoyo financiero del Banco Mundial (Bertino et al., 2001).

El paquete neozelandés junto a otras formas de mejoramientos forrajeros fue adoptado por los productores y con el correr de los años pasaron a formar parte de nuestro sistema productivo como se evidencia en la *Figura 1*. A partir

del 2000 se observa una notoria tendencia al alza de las hectáreas mejoradas a nivel nacional.

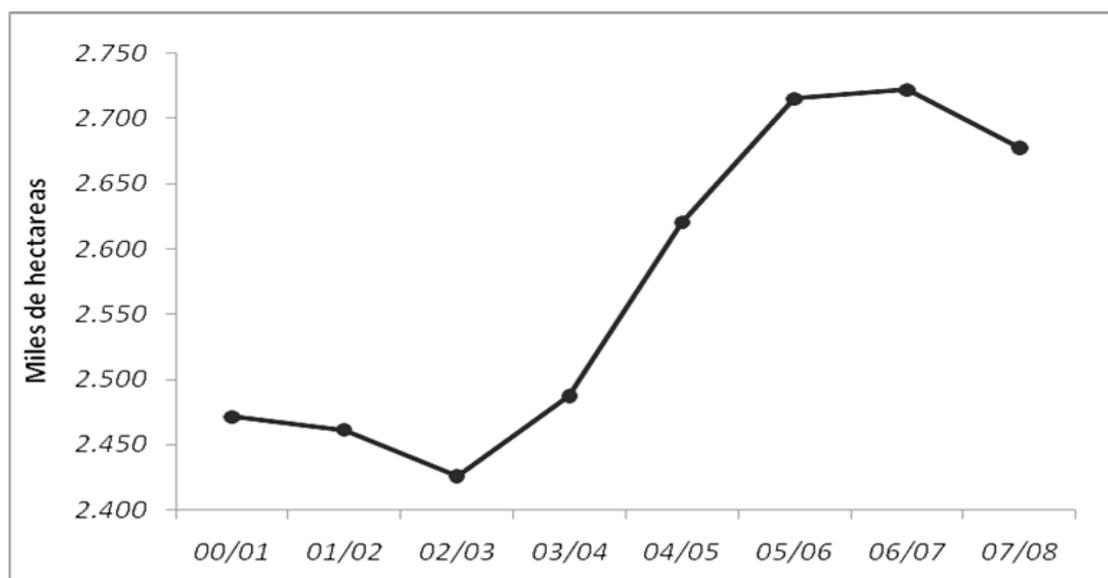


Figura 1: Evolución de los mejoramientos forrajeros totales a nivel nacional expresados en miles de hectáreas.

Fuente: adaptado URUGUAY. MGAP. DICOSE por URUGUAY. MGAP. DIEA (2010)..

B. LA OFERTA ANUAL DE FORRAJE, LA CRISIS ESTIVAL Y UNA POSIBLE SOLUCIÓN

Anualmente la producción de forraje en nuestro país muestra una curva en la cual se destacan dos períodos o estaciones donde la producción superior genera, en ocasiones, excedentes. Estos lapsos temporarios se presentan en las estaciones de otoño y primavera (Figura 2). Los excedentes, cuando

existen, permiten trasladar alimento mediante diferentes tecnologías de conservación hacia los momentos donde escasea. Por contraparte existen dos períodos o estaciones en las cuales la disminución de la producción genera un déficit de alimento para el ganado (Figura 2), invierno donde la baja temperatura y el menor número de horas de luz determinan un descenso en la producción de fotoasimilados y un reposo total o casi total en el verano (Millot, 1969).

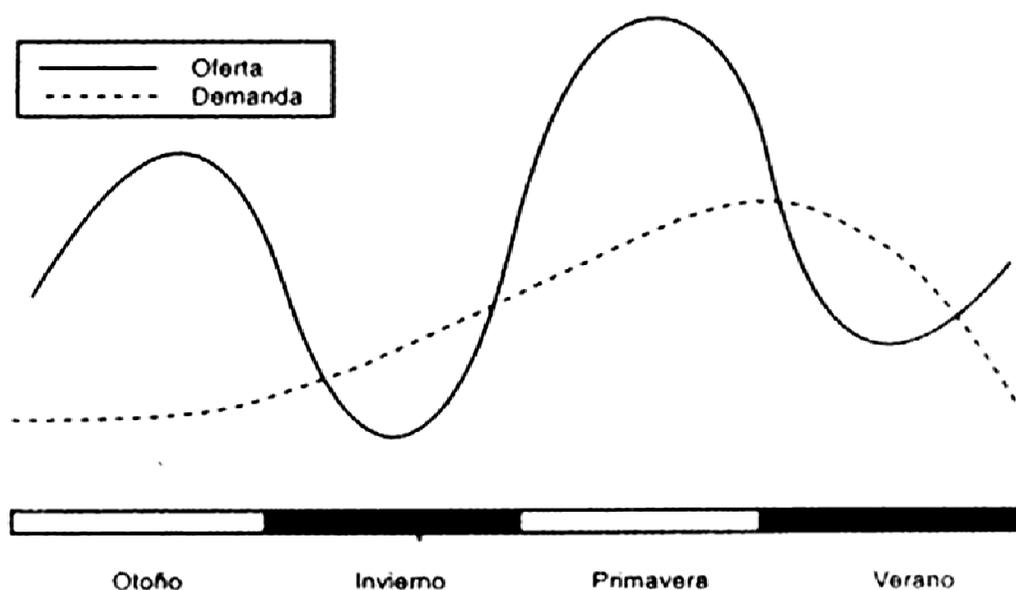


Figura 2: Esquema de la oferta y la demanda de forraje, según la estación del año (Galli, 2004).

El reposo estival genera una crisis de forraje que dificulta el manejo de pastoreo, debido a la falta de alimento disponible para los animales. Una posible salida a esta crisis es la incorporación en la base forrajera de especies con ciclo productivo estival. Estas complementan la oferta que brindan las

especies invernales, además de disminuir el grado de competencia, puesto que sus ciclos no se superponen entre sí (Millot, 1969).

La inclusión de especies estivales da como resultado un incremento productivo durante el verano, por otra parte también contribuyen reduciendo significativamente la invasión de malezas principalmente *Cynodon dactylon* (gramilla) en esta época (Santiñaque, 1979). En el año 1995 se realizó una investigación en el INIA La Estanzuela; cuyo objetivo fue cuantificar la pérdida de productividad de las praderas sembradas como consecuencia de distintos niveles de infestación inicial de *C. dactylon* y estudiar el efecto de las variables manejables de la pastura como tipo de mezcla, en cuanto a su reacción frente a la gramilla y su relación con los rendimientos de forraje. Se concluye que usando mezclas con gramíneas perennes de buen crecimiento estival, en el forraje producido se observa un efecto aditivo de MS (Materia Seca). Se observó que considerando los datos desde el segundo hasta el cuarto año, la elección de la mezcla presenta mayor relevancia cuando se baja la infestación inicial de la gramilla. Como también que las mezclas forrajeras con un objetivo temporal planificado superior a los dos años, deben incluir especies perennes con capacidad de crecer en verano, recomendando entre otras a *Paspalum* (García, 1995).

Que las praderas mixtas cuenten con una especie de gramínea perenne en la mezcla, no sólo aumenta la productividad de forraje, estabiliza el aporte a lo largo del año y compite con las malezas brindando mayor cobertura, sino que también permite acumular materia orgánica en el suelo, con las ventajas que esto presenta en la sustentabilidad del esquema productivo (Durán, 2009).

C. *PASPALUM DILATATUM* UN CANDIDATO PERENNE ESTIVAL

Es importante que a la hora de evaluar una especie estival, como candidato a componente de una pradera sembrada, se tome en cuenta su respuesta a las bajas temperaturas de los meses de invierno. Si bien algunas especies tropicales por lo general sucumben, existen algunas como es el caso de *P. dilatatum* que sobreviven en estas condiciones (Colman, 1971).

El pasto miel (*P. dilatatum*) presenta una importante producción de forraje en los meses cálidos debido al proceso de fotosíntesis del tipo C4, que le permite un crecimiento muy activo en condiciones de temperaturas entre 25° y 30° y con buena luminosidad. Además posee alta eficiencia en el uso del agua del suelo (Orbea, 1982). *P. dilatatum* se adapta a un amplio rango de suelos y condiciones de los mismos, siendo tolerante a la humedad excesiva como también a sequías moderadas (Carámbula, 1977), lo cual en parte es consecuencia de su extenso desarrollo radicular (Judd, 1975). Se adapta bien en regiones de suelos bajos y bien drenados, como también en áreas que reciben al menos 900 mm o más de lluvia anual (Holt y Bashaw, 1963).

Resultados de la inclusión en pasturas de *P. dilatatum* en una investigación realizada por Acosta et al. (1994) sugieren que en mezclas con especies mesotérmicas (Especies con ciclo vegetativo en Otoño-Invierno-Primavera), ocupa un nicho térmico existente, contribuyendo a una mayor producción de forraje (reduciendo la biomasa de las especies espontáneas) y mejor distribuida estacionalmente Millot (1969) sugiere que las praderas naturales presentan menos fluctuaciones en la producción de forraje anual que las praderas sembradas, atribuyendo esta característica a que en ellas se ha establecido el equilibrio entre especies invernales y estivales, esto se evidencia en la Figura 3.

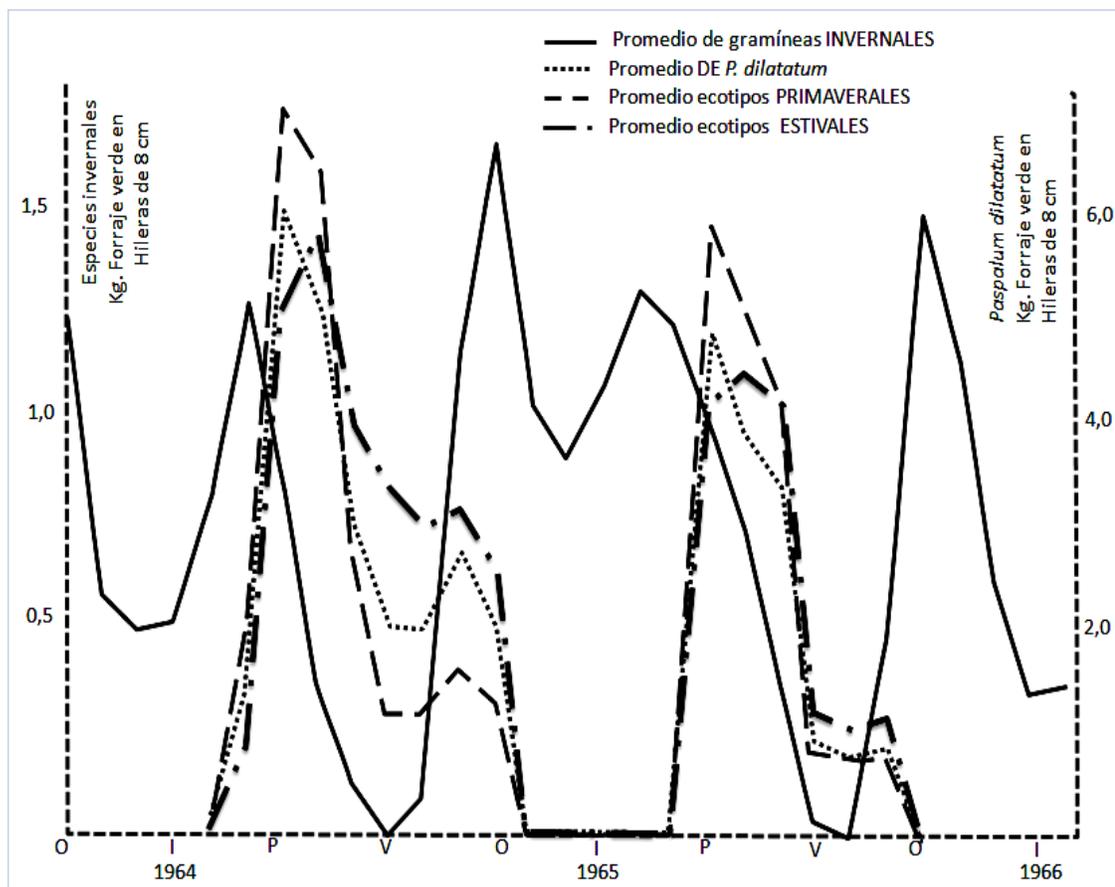


Figura 3: Ciclos invernales y estivales de gramíneas perennes en la Estanzuela. (modificado de Millot, 1969).

D. ESTADO DE AVANCE DE LA ESPECIE *P. DILATATUM* EN EL PAÍS

Desde la década del 60 se iniciaron esfuerzos por obtener en el país materiales genéticamente más promisorios, en cuanto a la producción de forraje y de semilla, basados en la prospección de biotipos, estudios de hibridación y segregación sexual (Millot, 1977). La Estanzuela en el año 1962 se orientó a la evaluación, selección y mejoramiento de especies forrajeras, en búsqueda de

materiales que se adaptaran mejor a nuestro clima y que mantuvieran, mediante sus características intrínsecas, altos niveles de producción para los momentos deficitarios. Se inicia entonces la prospección de nuestras especies autóctonas, aprovechando su adaptación y su capacidad para desarrollarse en distintos períodos del año. Se realizó un muestreo estratificado de acuerdo a la geología y el suelo, sobre nuestras praderas naturales, para reunir ecotipos adaptados por selección natural a condiciones ambientales diferentes. En el Programa de Semillas de La Estanzuela se comenzó con la multiplicación de cinco ecotipos seleccionados de *P. dilatatum* para aumentar el stock de semilla madre (Milot, 1969). En el año 1976 se publicó en una miscelánea del CIAAB (actualmente INIA) la descripción de cuatro cultivares liberados de *P. dilatatum*. Estos fueron: Chirú, biotipo seleccionado de ecotipos hallados en el departamento de Paysandú, de ciclo más largo y con alta producción primaveral, factible de utilizar como reserva de forraje en pie en el verano. Presenta porte erecto, muy buena producción de semilla, pero muy susceptible al hongo *Caviceps paspali*. Yasú, biotipo seleccionado de ecotipos provenientes de Lavalleja, de ciclo tardío, pero más corto que Chirú, porte semierecto, con mayor proporción de hojas largas recomendado para pastoreos y mediano productor de semillas. Caracé, biotipo seleccionado de ecotipos provenientes de Colonia, de ciclo corto, con buen comportamiento estival. Porte rastrero, panojas decumbentes a la madurez, apto para mezclas con especies forrajeras invernales. Y Tabobá, biotipo seleccionado de ecotipos del departamento de

Artigas, ciclo relativamente corto, porte rastrero, cañas rectas fuertes que se mantienen semierectas hasta la madurez, apto para mezcla con especies invernales en el norte del país. De las evaluaciones realizadas en La Estanzuela se observó que el cv. Chirú manifestaba un comportamiento apomítico facultativo inaugurando una nueva etapa de grandes posibilidades de mejoramiento de la especie (Milot, 1977). En cuanto a su calidad estos materiales brindaron resultados promisorios, por la variabilidad obtenida a través de la segregación sexual y la selección entre los nuevos clones apomíticos (Rivas, 1989).

Un importante requisito para que esta especie estival nativa del Uruguay se incorpore a pasturas sembradas, es contar con una producción de semillas rentable y a precio razonable (Coll, 1991). Por ello Coll (1991) revisó y publicó los resultados de una serie de estudios sobre la producción de semilla de *P. dilatatum*, en los cuales se detectó que la pérdida de calidad y cantidad en los semilleros se relacionaban a la presencia de malezas semilladas en la chacra en el momento de cosechar la semilla y que la imposibilidad práctica de alcanzar estándares de calidad establecidos podía determinar el rechazo de lotes.

Es también preciso mejorar, como atributo de calidad de semilla, la presencia casi invariable del hongo *Claviceps paspali*, que ataca en el momento de la floración produciendo esclerotos en reemplazo de semillas (Orbea, 1982).

Este hongo ascomycete perteneciente al género *Claviceps* (cornezuelo) fue denominado como *paspali* por afectar exclusivamente a gramíneas del género *Paspalum* (Stevens, 1910). Esta enfermedad produce pérdidas de significancia en la producción de semillas de todo el mundo, requiriendo regulares aplicaciones de fungicida (Ryley, 1997). Existe una fuerte correlación ($r = 0.87$) entre el porcentaje de flores no polinizadas y la infección por *Claviceps*. Una alternativa que disminuye el riesgo de infección es el escape por la época de floración (Bandyopadhyay et al., 1998), por lo cual todo factor que disminuya el período “ventana” entre la apertura de las flores y la fertilización, reduciría la intensidad de la infección (Futrell y Webster, 1965). Se maneja que el uso de semillas libres de esclerotos del hongo, y también promover el macollaje otoñal, sumado a la elección de individuos con una rápida fertilización de sus óvulos podrían minimizar tanto la incidencia como la severidad de la enfermedad (Schrauf, 1993).

Por otra parte un porcentaje importante de la semilla presenta dormición, pero esta se levanta progresivamente durante el año de almacenamiento (Villar, 1984). La información disponible sobre instalación y manejo de semilleros muestra que el cultivar Chirú produjo 150 kg/ha de semilla limpia cuando fue cosechado mecánicamente y hasta 600 kg/ha cuando las cosechas fueron manuales (Coll, 1991), por otra parte se obtuvo una producción media de 1535

kg/ha en los cultivares Yasú y Chirú cuando fueron irrigados y de 900 kg/ha cuando no lo fueron (Hofstadter, 1975).

No hubo difusión en Uruguay de la semilla generada para los diferentes cultivares liberados y solo existe un mercado marginal de semillas, tal vez debido a la escasa variabilidad genética conocida de la especie¹, se han hecho intentos de superar esta limitante con otras metodologías incluyendo la ingeniería genética. Aunque se han comunicado diferentes sistemas exitosos de cultivo *in vitro*, la obtención de plantas transgénicas ha sido dificultosa habiéndose comunicado sólo la obtención de callos transformados (Schrauf, 2002).

Dentro de las limitantes para el uso comercial del género Formoso (2003) menciona el escaso conocimiento de su potencial forrajero, el desconocimiento de las características fisiológicas de la especie con aplicación de tratamientos inadecuados, la interrupción de los trabajos de prospección caracterización y evolución primaria de la década de los 60, como también la falta de semilla y difusión (señalado por productores lecheros neozelandeses).

E. DESCRIPCIÓN DE *PASPALUM DILATATUM* Y SUS ESPECIES RELACIONADAS

1. El grupo Dilatata

La especie *Paspalum dilatatum* pertenece a la tribu de las Paníceas, subfamilia de las Panicoideas, Familia Poaceae. La especie forma parte del grupo taxonómico informal que incluye todos los biotipos del género *Paspalum* que presentan la combinación genómica IIJJ, *P. dilatatum*, *P. urvillei*, *P. pauciciliatum* y *P. dasypleurum* (Burson et al., 1973)

P. dilatatum es una especie que combina diferentes grados de ploidía conjuntamente con diferentes métodos reproductivos. Se encuentran en forma natural individuos tetra, penta y hexaploides, como también individuos apomícticos, sexuales o intermedios.

Entre las especies sexuales tetraploides de fórmula genómica IIJJ encontramos: *P. dilatatum* Poir, *P. urvillei* Steud y *P. dasypleurum*. Para la especie *P. dilatatum* las formas tetraploides encontradas son: *P. dilatatum* ssp. *fravescens*, *P. dilatatum* “Virasoro” y *P. dilatatum* “Vacaría”, presentando todos ellos anteras amarillas (Bashaw y Holt, 1958).

El biotipo pentaploide específicamente está constituido por un clon dominante *P. dilatatum* ssp. *dilatatum* y una serie de genotipos recombinantes mayoritariamente originados por hibridaciones del clon dominante con especies

relacionadas sexualmente compatibles, su fórmula genómica general es IIJJX, los genotipos recombinantes están relacionados geográficamente con las contrapartes sexuales involucradas que funcionaron en algún momento como progenitores. Todos ellos presentan reproducción apomíctica y sus anteras son de color violáceo (Speranza, 2005).

Dentro de los biotipos hexaploides encontramos a los biotipos Chirú, Torres y Uruguiana, los cuales presentan la fórmula genómica IIJJXX y presentan anteras violáceas. Dentro de ellos, *P. dilatatum* Chirú hasta el momento es el biotipo de mayor interés, presentando apomixis facultativa y produciendo descendientes fuera de tipo ocasionalmente (Milot, 1977). En este biotipo el restante genomio X es homólogo al de *P. dilatatum*.

2. Relación entre biotipos del grupo Dilatata

En cuanto a la relación de los biotipos del grupo Dilatata sexuales y apomícticos se describe que: *P. pauciciliatum*, como los biotipos pentaploides y hexaploides de *P. dilatatum* compartirían en parte su fórmula genómica IIJJ, a la cual se le suma otro genomio, aún sin identificar, denominado X (Speranza, 1995). *P. dilatatum ssp. dilatatum* la forma “común” de *P. dilatatum* tiene 50 cromosomas y se reproduce por apomixis con pseudogamia (Bashaw y Forbes, 1958). Recientemente se realizó un trabajo en el cual se proponen relaciones filogenéticas entre estos biotipos sexuales y apomícticos (Speranza, 2009). A través de un análisis de variabilidad genética realizado con 11 loci de

microsatélites en una colección de 95 accesiones se demostró la existencia de un clon dominante y algunos genotipos recombinantes del mismo, estos últimos fueron denominados como: grupo a, grupo b y grupo c (Speranza, 2005).

Se propone que varios de los biotipos tetraploides del Grupo Dilatata, se originaron mediante los procesos evolutivos de hibridación interespecífica y ploidia, a partir de dos especies diploides ya existentes: *P. jurgensii* del Grupo Paniculata y *P. intermedium* del Grupo Quadrifaria, quienes presentan genomios denominados JJ e II (Burson et al. 1973, Quarin 1993). Los biotipos pentaploides y hexaploides de *P. dilatatum* presentan también esta fórmula genómica, sumando además un genomio extra, sin identificar aún, al cual se le denomina X.

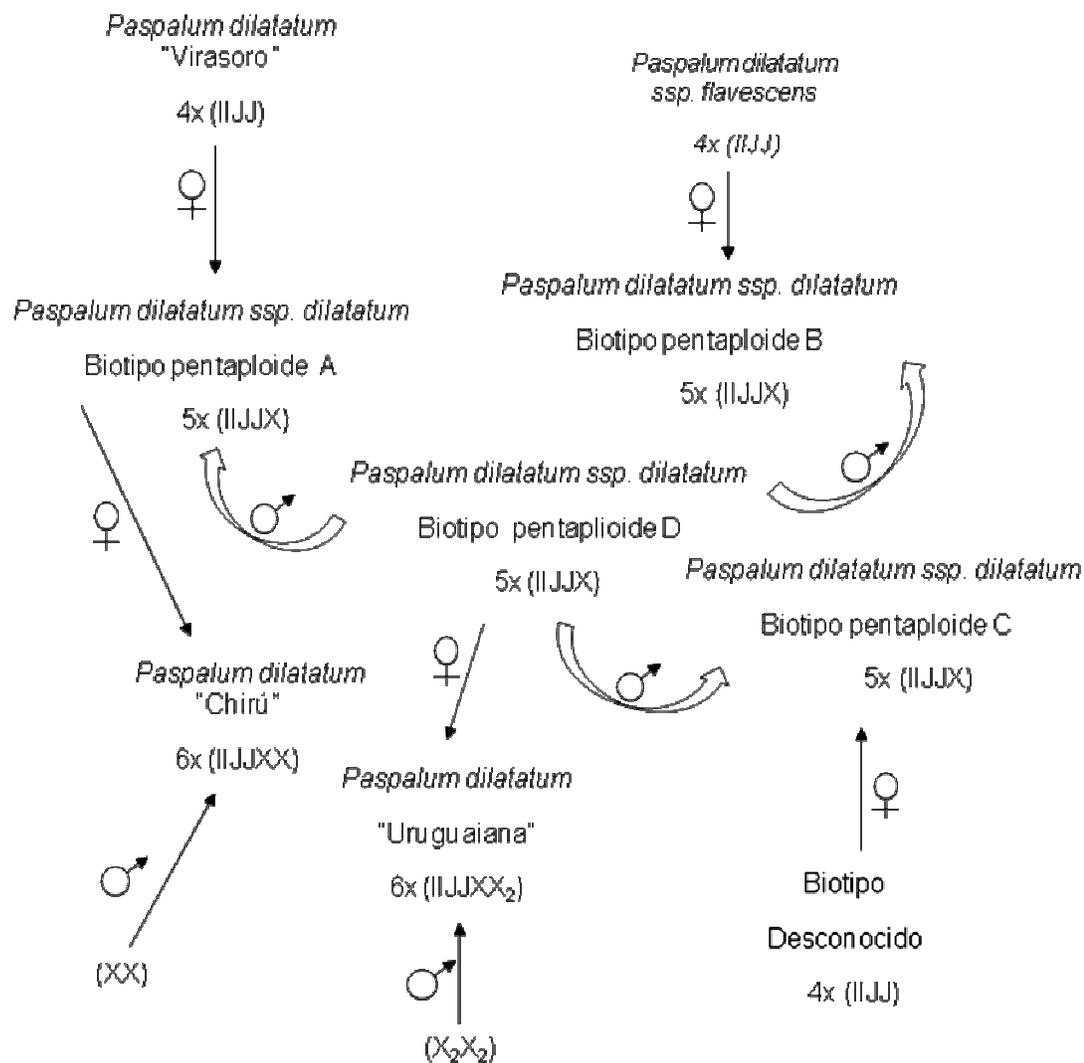


Figura 4: Relaciones existentes entre estos biotipos sexuales y apomícticos, esquema sugerido (modificado de Speranza, 2009).

F. DESCRIPCIÓN BOTÁNICA DEL BIOTIPO PENTAPLOIDE

Desde el punto de vista morfológico Lombardo (1984) describe al biotipo pentaploide (nombre común "Pasto miel", "Pata de gallina") como: perenne, cespitosa, innovaciones intravaginales, gruesas y casi rollizas en la base, comprimida en lo demás. Caña con 3, 4 nudos. Hojas frecuentemente con matices violáceos vaina con vello corto y pelos largos, lámina de 15, 40 (5-66) centímetros de longitud y 6, 12 (15) mm, de ancho, plana, canaliculada, de margen frecuentemente ondulado, nervio medianamente grueso en la base; lígula de 3-5 (8) mm. de longitud, obtusa o truncada, blanca de color castaño, prefoliación convoluta. Panoja con 3-10 espigas, abiertas. Espigas de 5-12 centímetros, sésiles. Raquis con pelos largos y cortos en la base, con asperezas en lo demás. Espiguilla oval, aguda, de 3-4 (2.7-4.2) mm. de longitud y 2-2.3 (1.6-2.6) mm. de ancho. Cariopse de 1.7-2 mm. Florece desde noviembre y fructifica desde diciembre hasta marzo o abril. Vegeta con ciclo estival. Originario de Uruguay y regiones vecinas. Se ha extendido en muchas regiones subtropicales, y es cultivado en el Sur de EE.UU., Australia, Nueva Zelanda, Sud-África, etc. En nuestra flora vive en suelos muy variables siendo frecuente en campos fértiles.

Datos preliminares sugieren la existencia de mayor variabilidad que la descrita por Lombardo (Speranza y Rodríguez, ²).

Por otra parte Zuloaga y Morrone (2005) aportan nueva información, difiriendo en los siguientes parámetros: caña florífera de 0,5 a 1,5 m de alto, entrenudos de 9 - 30 cm de largo, inflorescencias terminales de 8 - 23 por 3 - 8 cm., espiguillas en pares, imbricadas, distribuidas en 4 series de 2,8 - 4 y 1,8 - 2 mm, anteras purpúreas o amarillas, lámina de hoja de 9 - 40 y 0,3 - 1 cm, lemma inferior de 3 - 5 nervias.

G. ANTECEDENTES SOBRE VALOR AGRONÓMICO DE ALGUNOS BIOTIPOS

Como ya fue mencionado, en el año 1962 se reorganizó en La Estanzuela (CIAAB) la tarea de evaluación selección y mejoramiento de especies forrajeras, con el objeto de encontrar las especies que se adapten mejor a nuestro clima y que al mismo tiempo reúnan características que les permitan mantener altos niveles de producción en las épocas en que ésta se

² Rodríguez, O.; Speranza, P. 2007. Caracterización morfológica de clones recombinantes naturales de *Paspalum dilatatum* (Poir). In:

hace deficitaria. Con tal motivo se inició la prospección de nuestras especies autóctonas, aprovechando su adaptación y su capacidad para desarrollarse en distintos períodos del año. Frente al problema de la crisis estival de forraje, se consideró que la solución definitiva debería encontrarse en la utilización de especies nativas de ciclo estival, que se caracterizan por su capacidad de producir forraje desde la primavera, de florecer hacia fines de la primavera y de continuar con la floración, fructificación y producción de forraje hasta el comienzo de las primeras heladas otoñales. Una de las especies nativas colectadas fue *Paspalum dilatatum* el cual tiene un comportamiento primavero-estival. Se calculó una relación verano/primavera para cada ecotipo, considerando su forraje producido y a este indicador se le llamó índice de “estivalidad”, el total de ecotipos de *Paspalum dilatatum* fue clasificado en 12 clases de acuerdo al resultado de su curva de producción. Si se considera solamente las extremas para dicha relación, se observa que los ecotipos más estivales están geográficamente localizados en las cercanías de La Estanzuela y el litoral Norte del Río Uruguay (Milot, 1969). Si bien no es objetivo de esta investigación encontrar algún tipo de relación entre los ecotipos clasificados según su estivalidad por Milot (1969) y los grupos diferenciados por Speranza (2005) dentro de los individuos pentaploides, sería un aporte interesante generar esta información en futuros estudios para determinar la existencia de alguna relación o correspondencia entre las dos clasificaciones.

En un estudio realizado en dos localidades de los EE.UU. (Sur de Louisiana y Sureste de Texas), Venuto et al. (2003) encontraron variabilidad en caracteres agronómicos entre los 3 biotipos hexaploides del grupo Uruguaiana, Chirú y Torres, el/los pentaploide/s de la especie *P. dilatatum* y otro integrante del grupo Dilatata *P. pauciciliatum*. Para el carácter “persistencia” en ambas localidades los mejores resultados fueron encontrados en Chirú y *pauciciliatum*, mientras que los biotipos Torres y Uruguaiana no lograron establecerse. En cuanto al Valor nutricional las accesiones del biotipo común (pentaploide) presentaron valores de proteína cruda por encima de los biotipos *pauciciliatum* y similares a todas las accesiones de Chirú, la comparación para fibra detergente neutra, entre los biotipos, común y Chirú no revelaron separación consistente aunque algunas accesiones del biotipo Chirú estuvieron en los mayores registros. Por otra parte los resultados de digestibilidad *in vitro* indicaron diferencias entre las localidades, y el biotipo común fue superior a Chirú. Las diferencias en el carácter rendimiento; para los biotipos común y Chirú; entre las dos localidades y durante los años 1997,1998 y el promedio de 3 años fueron grandes, los rendimiento promedios presentaron mayores valores de materia seca para todas las accesiones de común y Chirú en la localidad de Texas (Venuto et al., 2003).

H. VARIABILIDAD DENTRO DE BIOTIPOS

1. Variabilidad genética

En un análisis morfológico y citogenético de 6 accesiones del germoplasma pertenecientes al grupo *Dilatata*, las cuales fueron colectadas dentro del territorio de Río Grande do Sul, Machado et al. (2005) describieron nuevas accesiones (del grupo *Dilatata*) y clasificaron a los individuos en dos nuevos biotipos pentaploides, a partir de este momento se sugiere un origen semejante para tres biotipos pentaploides (“común”, “Virasoro x Uruguaiana”, y “Torres” x *P. urvillei*) todos probablemente originarios de cruzamientos entre tetraploides sexuales y hexaploides apomícticos del grupo *Dilatata*, partiendo de tres combinaciones distintas. El descubrimiento de dos nuevas accesiones pentaploides en sitios distantes y la postulación de su origen por cruzamientos naturales entre biotipos tetraploides sexuales y hexaploides apomícticos sugieren que la producción de gametos masculinos balanceados y reducidos, en individuos que se reproducen por apomixis no sería un evento raro (Machado et al., 2005). Por otra parte si bien en trabajos anteriores se presentaba a *Paspalum dilatatum* “común” como el único biotipo de *Paspalum* pentaploide existente (Burson et al., 1991). Speranza (2005) mostró a través de un análisis de variabilidad genética usando marcadores moleculares SSR, que el biotipo pentaploide común está constituido por un clon dominante al que se le suman algunos genotipos recombinantes originados por hibridaciones entre el

clon común y algunas especies parentales compatibles sexualmente. Esta información permitió clasificar a los individuos pentaploides en cuatro grupos genéticos Figura 4 (denominados: a, b, c y d), los cuales presentan una relación geográfica con sus contrapartes sexuales, e indican que existe un importante reservorio de variabilidad genética aún por conocer y analizar. Entre estos materiales, los incluidos en el grupo A corresponderían morfológicamente a los descritos por Machado et al. (2005) como provenientes del cruzamiento de Virasoro y Uruguiana. Speranza (2009) propone para estos materiales un origen alternativo (Figura 4). Estudios posteriores demostraron que tanto el filocrón, el aporte nutricional y la respuesta al estrés hídrico, presentaron diferencias significativas entre los 4 grupos anteriormente definidos (Speranza et al., 2009). Existe por otra parte evidencia a nivel fenotípico que demuestra la existencia de variabilidad en la especie, la misma se presenta a continuación.

2. Variabilidad fenotípica

En la Estación experimental agropecuaria INTA Balcarce, Alonso y Monterrubianesi (2006) reportan la existencia de variabilidad fenotípica entre y dentro de subespecies *P. dilatatum* ssp. *dilatatum* y *P. dilatatum* ssp. *flavescens*, para las características largo de hoja, ancho de hoja y área de hoja. Compararon 7 clones tetraploides de la ssp. *flavescens*, 6 clones pentaploides de la ssp. *dilatatum* y un clon hexaploide de la ssp. *dilatatum* (cv. "Chiru"), durante verano y otoño. En este trabajo se obtuvieron herramientas de interés

utilizables a la hora de seleccionar un germoplasma. En promedio los clones de la ssp. *dilatatum* presentaron valores más elevados en todas las características medidas. Los mayores valores de largo y de área fueron encontrados a finales del verano. Los genotipos de ssp. *dilatatum* presentaron diferencia significativa para las características largo y área, mientras que los de ssp. *flavescens* lo hicieron en las tres características medidas en verano. Los valores hallados en este estudio se encuentran dentro de los rangos reportados por Zuloaga y Morrone (2005). Existe una notoria superposición entre el crecimiento vegetativo y reproductivo observado por Carámbula (1982) para esta especie, esto fue confirmado en este trabajo. Fueron observadas para ambas subespecies diferencias en las medidas de hojas, considerando positiva la relación entre área de hoja y producción de forraje, las medias de la subespecie “común” producirían mayor cantidad de forraje en verano. En ambas estaciones y subespecies las diferencias entre los clones para las mediciones de largo, ancho y área demuestran la existencia de variabilidad fenotípica a nivel de subespecie y también dentro de ellas (Alonso y Monterrubianesi, 2006).

En 2002 en Argentina, García et al. estimaron la variabilidad fenotípica y genética en poblaciones de *P. dilatatum*. El objetivo de la investigación fue obtener información de la variabilidad dentro y entre poblaciones del biotipo común, para tres accesiones provenientes de diferentes sitios de la Depresión del Salado provincia de Buenos Aires. Se midieron seis caracteres y se

realizaron dieciocho comparaciones de medias entre las tres poblaciones, mostrando diferencias significativas siete de ellas. Promedialmente más del 25% de la varianza fenotípica, fue explicada por la varianza genética. Se concluye en la investigación que la variabilidad intrapoblacional no superó la variabilidad interpoblacional. Un análisis de componentes principales arrojó resultados sincrónicos con las pruebas de comparación de medias t, con respecto al poder discriminante de los caracteres. Teniendo mayor poder los caracteres número de nudos por macolla, largo y ancho de lámina de la hora bandera, largo del raquis de la espiga basal y número de semillas por espiga basal (García et al., 2002).

Por otra parte Alonso y Clausen (2003), caracterizaron morfológicamente 29 individuos de las subespecies *fravescens* y *dilatatum*, mediante un estudio de ACP (análisis de componentes principales), utilizando 31 atributos morfológicos, lograron observar diferencias que les permitieron separar grupos, en dicho estudio los primeros tres componentes explicaron el 40% de la variabilidad existente entre individuos. Fue suficiente utilizar solamente al primer componente para separar a los individuos a nivel subespecie, este componente primario explicó el 20,5% de la variación. La caracterización de los clones fue más clara para la subespecie *dilatatum* que para *fravescens*. En la subespecie *dilatatum* los individuos como cuentan con reproducción apomíctica, el flujo polínico está restringido y las diferencias entre clones se mantienen en el

tiempo y en el espacio, posibilitando su diferenciación. Los autores nombran como importante en futuros trabajos aumentar el tamaño de plantas en estudio. Este trabajo además de posibilitar observar la similitud entre individuos por subespecie, mencionadas por Rosengurtt et al. (1968), permitió analizar la variación entre clones así como estructurar entidades de distintos orígenes ambientales (Alonso y Clausen, 2003).

I. PORQUÉ REALIZAR UNA CARACTERIZACIÓN

El objetivo de una caracterización es identificar accesiones a través del conocimiento de la diversidad genética de una especie para poder utilizarla. Siendo esta una herramienta esencial en los programas de mejoramiento genético y en los planes de conservación de una especie ya sea in situ como ex situ (Von Bothmer y Seberg, 1995).

La máxima riqueza en recursos fitogenéticos del Uruguay son las gramíneas forrajeras; siendo *P. dilatatum* un componente importante de estos recursos. A partir de la introducción de la ganadería vienen ocurriendo procesos de erosión genética en las especies más valiosas de la pradera, este proceso junto con otros han permitido que la selección natural varíe la presencia y frecuencia de genotipos (Milot, 1987).

Fue mencionado anteriormente en la introducción de este trabajo que una de las limitantes para el uso comercial del género *Paspalum*, es el escaso conocimiento de su potencial forrajero (Formoso, 2003).

El país, como fue demostrado en la Figura 1, evoluciona incrementando sus mejoramientos forrajeros especialmente en la última década, a pesar de ello aún cuenta con el faltante perenne estival dentro de las praderas sembradas que permita mejorar o disminuir el impacto de la crisis estival y *P. dilatatum* es un excelente candidato para suplir esta carencia. En la actualidad se cuenta con información no disponible en anteriores trabajos de selección y mejora de la especie, por lo cual a modo de puntapié inicial para la génesis de un nuevo cultivar, como también por lo mencionado en anteriores párrafos, surge la necesidad de realizar una caracterización morfológica de la colección más importante a nivel mundial; tanto en número de materiales como en variabilidad de *Paspalum dilatatum*.

J. CARACTERIZACIÓN DEFINICIÓN Y CONCEPTOS

Una caracterización es una descripción de la variación existente en una colección, a través de sus características morfológicas de alta heredabilidad, o sea aquellas características cuya expresión es, en menor medida influenciada por el ambiente (Hinthum van, 1995). La caracterización diferencia accesiones a través de descriptores morfológicos, los cuales a su vez, deben ser útiles para describir a una población o muestra de la misma (Abadie et al., 2001). Los

descriptores utilizados en una caracterización, cuentan con atributos; importantes en la variabilidad de poblaciones nativas, utilizables a la hora de realizar mejoramientos genéticos en diferentes especies, permitiendo identificar características específicas factibles a ser incorporadas mediante hibridación u otras técnicas a individuos sobresalientes que no cuenten con ellas (Steiner et al., citados por Morales Nieto et al., 2008). Por lo cual al utilizar estos descriptores, se generan grupos definidos morfológicamente y se detectan los caracteres con mayor peso a la hora de explicar la variabilidad de poblaciones nativas (Morales et al., 2009). Las características con las que debe contar un descriptor para realizar una caracterización son las siguientes: ser fácilmente observables, tener una alta acción discriminante y baja influencia ambiental (Abadie et al., 2001).

En resumen, al caracterizar una especie se estima la variabilidad existente en la población de individuos que la conforman (Franco e Hidalgo, 2003). Esta especie cuenta con un valor fitogenético importante y disponible en el cual encontrar genotipos superiores a los que se siembran actualmente en otras regiones del mundo.

K. DESCRIPTORES PARA LA ESPECIE

Una lista de descriptores fueron elaborados por Valls y Faraco, la cual fue propuesta para ser utilizada en el CENARGEN (EMBRAPA, Brasil) dado la importancia otorgada a la especie y ecotipos del grupo Dilatata (Valls, 1990).

Vaio y Speranza³ realizaron un análisis estadístico de un ensayo a campo de una colección de *P. dilatatum* utilizando una serie de descriptores para ello. García et al. (2002) observaron que las características número de nudos por macolla, largo y ancho de lámina de la hora bandera, largo del raquis de la espiga basal y número de semillas por espiga basal, presentaron mayor poder discriminante en un Análisis de Componentes Principales realizado para estimar variabilidad fenotípica y genética en poblaciones de *P. dilatatum*. Alonso y Monterrubianesi (2006) demostraron variabilidad para las características largo, ancho y área de hoja en un estudio de variabilidad fenotípica entre y dentro de subespecies de *P. dilatatum*. Se realizó a partir de estos trabajos una selección de descriptores ajustados a la realidad y necesidades de esta investigación.

³ Vaio, M.; Speranza, P 2001. Análisis estadístico de un ensayo a campo de la colección de *Paspalum dilatatum* Poir. (Gramineae) de la Facultad de Agronomía (sin publicar).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se realizó en un ensayo instalado en el predio de Facultad de Agronomía, Universidad de la República, departamento de Montevideo. En la primavera verano 2005/2006 se produjeron en invernáculo los plantines de 39 clones de *Paspalum dilatatum* (Figura 5), para asegurar su implantación y un determinado vigor al momento del transplante. El transplante se realizó en el otoño de 2006, utilizando un diseño de dos bloques completos al azar con 2 repeticiones (plantas) por bloque. Se le realizó a las plantas un corte con tijera al nivel del suelo previo a la toma de mediciones como forma de nivelar el crecimiento e igualar las condiciones de los diferentes individuos al comienzo del periodo vegetativo en primavera 2006. En el momento de la medición de datos morfológicos se realizó la cosecha de panojas (verano de 2007) las cuales se evaluaron al año siguiente (2008) en el laboratorio.

Figura 5: Diseño del ensayo a campo

Bloque I									
109-5	Ch4	44	Dil62-8	63	Dil62-8	21	69-1		
33-2	111	73-7	59A	33-7	Pf1xCoM.2	VxCh4.1	59H		
72	Pf1xCh4.6	Pf1xCh4.6	42b	117	Pf1xCoM.1	Dil44-1	108		
113	67	109-1	59H	114	108	33-7	109-5		
VxCh4.1	Dil47	Ch4	Pf1sxCh4.1	69-1	59C	58-2	(Pf1sxV.5)xCh4.1		
V	72	63	111	Dil47	59C	Pf1xCoM.2	44		
VxCh4.2	Pf3sxCh4.1	Pf1xCoM.1	Pf1sxCh4.10	49	VxCh4.2	28	28		
117	113	Dil44-1	Dil19-1	114	Pf1sxCh4.1	Pf1sxCh4.10	109-1		
21	V	33-1	49	67	73-7	42b	111		
59A	33-2	58-2	Dil19-1	Pf3sxCh4.1	(Pf1sxV.5)xCh4.1	33-1	Ch4		
Bloque II									
109-5	59H	V	Dil62-8	Pf1xCh4.6	67	49	VxCh4.1		
73-7	28	69-1	Ch4	Dil62-8	42b	113	(Pf1sxV.5)xCh4.1		
V	67	109-1	108	111	28	Dil44-1	113		
Pf3sxCh4.1	69-1	72	33-2	21	42b	Pf3sxCh4.1	Pf1xCh4.6		
33-1	Pf1xCoM.2	33-1	63	(Pf1sxV.5)xCh4.1	42b	VxCh4.2	59C		
Dil47	63	Pf1sxCh4.1	59A	Ch4	21	111	Dil44-1		
44	Pf1xCoM.2	59C	33-7	Dil47	Pf1xCoM.1	49	114		
Pf1sxCh4.10	117	VxCh4.2	33-2	44	109-1	Dil19-1	114		
33-7	Dil19-1	Pf1sxCh4.10	108	58-2	58-2	109-5	111		
Pf1sxCh4.1	VxCh4.1	Pf1xCoM.1	117	73-7	59A	42b	Ch4		

A. DESCRIPCIÓN DE LAS VARIABLES MEDIDAS

A campo se marcaron 5 panojas por parcela (planta) con un papel de color diferente y en estas 5 panojas marcadas se registraron las mediciones de: largo de primer racimo (Lpr), largo del segundo racimo (Lsr), largo del último racimo (Lur), largo del eje (Leje), número de racimos (NoR), distancia entre el primer y segundo racimo (Dpysr), distancia entre el segundo y tercer racimo (Dsytr), distancia entre el último y el penúltimo racimo (Duypr), número de racimos dobles (NoRd), ángulo del segundo racimo (Asr), ángulo del tercer racimo (Atr), largo de segunda hoja (Lsh), ancho medio de la segunda hoja (Amsh), número de nudos (NoN), largo de panoja (Lp) y distancia entre el último nudo y el final de la espiga (Dunyfe) Tabla 1.

Se tomó una medida por parcela de las variables: altura de follaje (Hfoll) y ángulo de las panojas (Ángpan) Tabla 2, utilizando una herramienta construida con tal fin (plancha de cartón plast a la cual se la graduó y centimetró), la misma se ubicó por detrás de la planta y se apreció la medida a una distancia de 1 metro aproximadamente.

Se cosecharon las panojas semilladas de todas las parcelas del ensayo en un lapso de 15 días y se guardaron en bolsas de papel. Se tomaron 5 panojas al azar por parcela (planta) en las cuales, se midieron en laboratorio bajo lupa las variables: largo de espiguilla (EspL), ancho de espiguilla (EspA),

largo de antecio (AntL), número de nervaduras (Nonerv) y ancho de antecio (AntA) Tabla 3.

Se generaron nuevas variables a partir de arreglos entre los datos de las variables medidas en el ensayo, como también de valores registrados durante la implantación y el desarrollo de las plantas. Las mismas fueron: El porcentaje que ocupa el racimo más corto en el racimo más largo de la panoja (Disfrac), el cociente entre Largo del eje/No de racimos (Distrac), el cociente entre Largo de segunda hoja/Ancho máximo de la segunda hoja (Lash), el cociente entre Largo espiguilla/Ancho espiguilla (Espla), el cociente entre Largo antecio/Ancho antecio (Antla), el cociente entre distancia entre primer y segundo racimo/distancia entre último y penúltimo racimo (Difdr), número total (final) de panojas por parcela (Npan), día que observaban en promedio 1/5 de las panojas finales (FechaEm), día en el cual existían más de 5 panojas (Díapl).

Tabla 1: Variables medidas a campo, 5 medidas por parcela (planta).

Abreviatura	Definición
Lpr.	Largo del primer racimo, es el largo en cm. del primer racimo medido con regla, contado desde la base hacia el ápice.
Lsr.	Largo del segundo racimo, es el largo en cm. del segundo racimo medido con regla, contado desde la base hacia el ápice.

-
- Lur. Largo del racimo apical, es el largo en cm. del último racimo medido con regla desde la base al ápice.
- Leje. Largo del eje central en el cual se insertan los racimos, medido con regla en cm. desde la base donde se inserta el primer racimo hasta la punta apical del racimo apical.
- NoR Número de racimos insertos en el eje.
- Dpysr Distancia entre el primer y segundo racimo medido en cm. con regla, medido desde el punto de inserción de la base del raquis del racimo primero hasta el punto de inserción de la base del raquis del racimo dos.
- Dsytr Distancia entre el segundo y tercer racimo medido en cm. con regla, medido desde el punto de inserción de la base del raquis del racimo segundo hasta el punto de inserción de la base del raquis del racimo tres.
- Duypr Distancia entre el último y penúltimo racimo medido en cm. con regla, desde el punto de inserción de la base del raquis del racimo penúltimo hasta el punto de inserción de la base del raquis del racimo apical.
- NoRd Número de racimos insertos dobles.
-

-
- Asr Ángulo del segundo racimo, medido con semicírculo colocando la línea correspondiente al valor cero del instrumento apoyado sobre el eje central de la panoja.
- Atr Ángulo del tercer racimo, medido con semicírculo colocando la línea correspondiente al valor cero del instrumento apoyado sobre el eje central de la panoja.
- Lsh. Largo de la segunda hoja correspondiente a la panoja sin contar la hoja bandera medido con regla en cm., medida desde la base hasta el extremo apical.
- Amsh Ancho máximo de la segunda hoja, medido en el segmento donde se hace máximo el ancho de la segunda hoja, con regla en cm.
- NoN Número de nudos de la panoja medida.
- Lp Largo de la panoja, medido desde la base del nudo en donde se hace plagiotropa la panoja, hasta la base del último racimo (apical).
- Dunyfe Distancia entre el último nudo (nudo más cercano al extremo apical), y el final de la espiga (extremo apical del racimo apical).
-

Tabla 2: Variables medidas a campo 1 medida por planta.

Abreviatura	Definición
Hfoll.	Es la altura de la planta, medida desde el piso hasta el extremo más alto en cm. con la planta en su forma habitual o sea sin levantar hojas ni panojas ni ninguna otra estructura de la planta.
Angpan.	Es el ángulo promedio de inserción de las panojas medido con una plantilla por detrás de la planta en estado habitual o sea sin levantar hojas, panojas ni otra estructura de la planta y evitando el movimiento del viento.

Tabla 3: Variables medidas en laboratorio, cinco medidas por planta.

Abreviatura	Definición
Espl	Largo de espiguilla, en mm., medido con una cartilla de papel milimetrado, utilizando lupa.
Espa	Ancho de espiguilla, en mm., medido con una cartilla de papel milimetrado, utilizando lupa.
Antl	Largo de antecio, en mm., medido con una cartilla de papel milimetrado, utilizando lupa.

Anta	Ancho de antecio, en mm., medido con una cartilla de papel milimetrado, utilizando lupa.
Nonerv.	Número de nervaduras por espiguilla.

Tabla 4: Variables generadas utilizando variables ya descriptas.

Abreviatura	Definición
Difrac	Porcentaje que ocupa el racimo más corto en el racimo más largo.
Distrac	Largo del eje/No de racimos.
Lash	Es el valor correspondiente al cociente entre el largo de la segunda hoja sobre y el ancho de la segunda hoja ($Lsh/Amsh$).
Espla	Es el valor correspondiente al cociente entre el largo de espiguilla sobre el ancho de espiguilla Les/Aes .
Antla	Es el valor correspondiente al cociente entre el largo de antecio sobre el ancho de antecio Lan/Aan .
Difdr	Es el valor correspondiente al cociente entre la distancia entre primer y segundo racimo/distancia entre último y penúltimo racimo.

Tabla 5: Variables medidas en las parcelas en diferentes períodos del crecimiento.

Abreviatura	Definición
Npan	Número total de panojas por parcela.
FechaEm.	Fecha de emergencia de las panojas, día que llegan a haber en promedio 1/5 de las panojas finales.
Díapl.	Diámetro de planta.

B. ANÁLISIS DE DATOS

1. Análisis de varianza

a) Cálculo de heredabilidad y repetibilidad de las variables

Se utilizó el siguiente modelo de efectos mixtos, para las variables que fueron medidas en 1 panoja por parcela:

$$\square_{ijk} = \mu + G_i + P_{j(i)} + \beta_k + \varepsilon_{ijk}$$

Mientras que para las variables que fueron medidas en 5 panojas por parcela:

$$\square_{ijkl} = \mu + G_i + P_{j(i)} + R_{k(ij)} + \beta_l + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde μ es la media general, G_i es el efecto del i -ésimo genotipo, $P_{j(i)}$ es el efecto de la j -ésima planta dentro del i -ésimo genotipo y $R_{k(ij)}$ es el efecto de la k -ésima panoja dentro de la i -ésima planta del j -ésimo genotipo, β_l es el efecto del l -ésimo bloque y ε_{ijkl} el error experimental asociado.

Se consideraron todos los componentes como aleatorios y se estimaron los componentes de la varianza asociados a genotipo, planta dentro de genotipo y panoja dentro de planta, para ello se utilizó el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS (SAS Institute,2004).

A partir de este modelo, se obtuvieron los coeficientes asociados a cada componente de las esperanzas de los cuadrados medios de cada factor, donde

a_1 = coeficiente asociado a panoja dentro de planta

a_2 = coeficiente asociado a planta dentro de genotipo

a_3 = coeficiente asociado a genotipo

Se calcularon las heredabilidades (h^2) y las repetibilidades (r) siguiendo a Falconer y Mc Kay (1996) de la siguiente manera:

$$h^2 = \frac{VG}{VG + \frac{a_2}{a_3} VE_t + \frac{a_1}{a_3} VE_p}$$

$$r = \frac{VG + VE_p}{VG + \frac{a_2}{a_3} VE_t + \frac{a_1}{a_3} VE_p}$$

Donde VG es la varianza genética, VE_t es la varianza de ambiente temporal y VE_p la varianza de ambiente permanente, a₁, a₂ y a₃ son los coeficientes anteriormente mencionados. Por varianza de ambiente temporal se considera a aquella que afecta a las medidas en forma diferente y con distinta intensidad, mientras que por varianza permanente se considera a aquella que permanece igual y afecta a todas las medidas (Cardellino y Rovira, 1988).

2. Análisis estadístico multivariado

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis simplifica y representa el universo en estudio mediante una transformación de un conjunto de variables independientes en otro conjunto de menor dimensión llamados componentes principales. Este nuevo grupo de variables son combinaciones lineales de las variables originales sintetizando la varianza del conjunto original de datos (Chatfield y Collins, 1992).

Los componentes principales entonces tendrán la forma:

$$Z_i = a_{1i}X_1 + a_{2i}X_2 + \dots + a_{pi}X_p$$

Donde, Z_i será la nueva variable o componente, X_p las variables originales y a_{pi} son los vectores de los coeficientes.

Este procedimiento normalizador asegura que la transformación sea ortogonal, o sea que las distancias en el espacio de p -dimensiones se conserven (Chatfield y Collins, 1992). En los resultados del análisis la primera transformación lineal o primera variable generada sintetiza la máxima variabilidad posible, la segunda transformación lineal o segundo componente sintetiza la máxima variabilidad residual sujeta a la condición de no correlación con el componente primero y así hasta el j -ésimo componente. La varianza explicada por el primer componente será la mayor (Pla, 1986). Se realizó el ACP sobre las medias ajustadas por clon a través de MANOVA, con el paquete estadístico Statistica versión 6.0.

Se realizaron dos análisis de componentes principales uno para el conjunto de los individuos pentaploides (5x) y otro con la totalidad de los clones incluidos en el ensayo.

3. Otros análisis multivariados

a) Manova

El análisis multivariado de la varianza o MANOVA es una extensión del ANOVA para cubrir los casos donde hay más de una variable dependiente que no pueden ser combinadas de manera simple. Las distribuciones estadísticas más comunes son: la lambda (Λ) de Samuel Stanley Wilks, la traza de Pillai-M. S. Bartlett, la traza de Lawley-Hotelling y la raíz mayor de Roy (Bock, 1975). Para esta investigación se realizó un MANOVA con el objetivo de probar si existen diferencias entre las medias de los grupos para todas las variables estudiadas. También se realizó un análisis de varianza para cada variable individual a partir del modelo estadístico:

$$Y_{ijkl} = \mu + A_i + G_{j(i)} + P_{k(ij)} + R_{l(ijkl)} + \beta_m + \varepsilon_{ijklm}$$

Donde μ es la media general, G_i es el efecto del i -ésimo genotipo, A_i es el efecto del i -ésimo grupo genético, $P_{k(ij)}$ es el efecto de la k -ésima planta dentro del i -ésimo genotipo y $R_{l(ijkl)}$ es el efecto de la l -ésima panoja dentro de la i -ésima planta del j -ésimo genotipo, β_m es el efecto del l -ésimo bloque y ε_{ijklm} el error experimental asociado.

b) Discriminante

Esta técnica permite informar que variables (independientes) permiten clasificar (diferenciar) a los grupos y cuántas de estas variables son necesarias para alcanzar la mejor clasificación posible. Las variables en las que se supone se diferencian los grupos (independientes) también son llamadas variables discriminantes o de clasificación, por lo que estas variables deben ser cuantitativas continuas. El objetivo esencial del análisis discriminante es encontrar la función o combinación lineal de las variables independientes (función discriminante), que mejor permita clasificar a los elementos de una muestra en dos o más grupos o categorías diferentes, previamente definidas por la variable dependiente no métrica. Una vez encontrada esta función discriminante, puede utilizarse para clasificar y/o predecir con que categoría de la variable dependiente se correspondan los nuevos casos objeto de la investigación (Pérez, 2004).

La expresión funcional del análisis discriminante es la siguiente:

$$Y=F(X_1, X_2, X_3, \dots, X_n)$$

Donde Y es la variable dependiente no métrica, $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$ son las variables independientes métricas.

IV. RESULTADOS

Los estadísticos descriptivos: Media, Error estándar de la media, Varianza, Máximo, Mínimo y Coeficiente de variación, se presentan a continuación.

Tabla 6: Descripción estadística general de las variables

Variable	Media	Error est. de la media	Varianza	Máx.	Mín.	C.V.
AmsH	1,12	9,01	0,04	2,0	0,8	0,04
Anta	2,03	0,01	0,02	2,8	1,5	0,01
Antl	2,57	0,01	0,10	4,0	0,3	0,04
Antla	1,26	0,01	0,03	2,0	0,2	0,02
Asr	90,10	1,11	943,54	180,4	0	10,47
Atr	67,23	1,18	1059,69	163,0	0	15,76
Difdr	0,58	0,01	0,04	1,7	0	0,07
Difrac	0,62	0,01	0,03	2,0	0	0,05
Distrac	2,33	0,02	0,22	3,7	0,5	0,09
Dpysr	3,98	0,03	0,61	6,7	0,8	0,15
Dsytr	3,34	0,02	0,39	5,5	0,6	0,12
Dunyfe	59,10	0,40	119,57	91,2	10,6	2,02
Duypr	2,27	0,03	0,57	5,5	0,1	0,25
Espa	2,20	0,01	0,07	3,0	0,3	0,03
Espl	3,18	0,01	0,16	4,8	2,3	0,05
Espla	1,45	0,01	0,04	2,0	0,2	0,03
Lash	17,77	0,21	32,06	46,0	1,3	1,80
Leje	12,06	0,11	8,80	24,3	2,9	0,73
Lp	116,03	0,70	373,70	172,0	9,6	3,22
Lpr	8,51	0,06	2,74	18,0	1,5	0,32
Lsh	21,76	0,23	41,17	51,1	9,0	1,89
Lsr	7,23	0,05	1,73	12,7	1,3	0,24
Lur	5,12	0,05	1,93	10,1	0,4	0,38
NoN	3,76	0,02	0,42	6,0	2,0	0,11
Nonerv.	1,51	0,02	0,47	4,0	1,0	0,31

NoR	5,38	0,69	3,64	13,0	1,0	0,68
NoRd	0,14	0,02	0,2	4,0	0	1,43
Hfoll	42,66	0,96	139,57	90,0	20,0	3,27
Angpan.	63,74	0,92	127,66	82,5	30,0	2,00
FechaEm	20,12	0,43	25,59	45,0	6,0	4,73
Diapl	13,19	0,64	62,47	45,0	6,0	0,61
Npan	71,27	2,59	947,57	182,0	3,0	1,27

Se observa que las variables Atr y Asr presentaron los mayores valores de CV, por contraparte Anta, Antl, Antla, Amsh, Difrac, Espa, Espl y Espla fueron las que presentaron los menores valores para este parámetro Tabla 6, con respecto a los valores máximos y mínimos se detectaron valores tanto mayores como menores a los presentados en las descripciones taxonómicas de la especie.

Se presenta a continuación la descripción de las heredabilidades y repetibilidades para la totalidad de las variables analizadas.

Tabla 7: Valores de heredabilidad (h^2) y repetibilidad (r), para las características medidas 5 veces por planta.

Variable	h^2	r
Amsh	0,782	0,956
AntA	0,757	0,868
AntL	0,688	0,916
AntLA	0,664	0,926
Asr	0,627	0,700
Atr	0,560	0,842
DifDr	0,710	0,710
Difrac	0,638	0,796
Distrac	0,852	0,977

Dpysr	0,656	0,899
Dsytr	0,755	0,845
Dunyfe	0,750	0,880
Duypr	0,823	0,823
EspA	0,626	0,815
EspL	0,730	0,947
EspLA	0,635	0,679
LAsh	0,438	0,929
Leje	0,799	0,906
Lp	0,770	0,915
Lpr	0,746	0,871
Lsh	0,393	0,981
Lsr	0,791	0,921
Lur	0,736	0,915
NoN	0,576	0,839
Nodenerv	0,803	0,925
NoR	0,921	0,969
NoRd	0,722	0,752
Hfollaje	0,483	---
Angpan.	0,329	---
FechaEm.	0,562	---
Diapl.	0,550	---
Flor 1/5	0,369	---

La variable Lsh se destaca por ser la que presentó el valor de heredabilidad más bajo de este conjunto de variables, sin embargo su valor de repetibilidad fue el mayor de los calculados. Por otra parte Ash (característica asociada a la anterior) presentó valores altos tanto en heredabilidad como en repetibilidad. En las variables NoR y NoRd se observa que los valores calculados de h^2 y r son muy cercanos entre sí, la variable NoR fue la que presentó mayor h^2 , Tabla 7.

De las variables que fueron medidas en espiguilla y antecio: Espl, Espa, Antl, Anta, y Nonerv., esta última se destacó por ser la que presentó mayor valor de heredabilidad, este valor fue cercano al de repetibilidad, característica que para el resto de estas variables sólo se observó en Anta.

Tabla 8: Análisis de varianza ANOVA para cada variable individual

	Grupo	Clón
AmsH	*	**
AntA	*	*
AntL	**	*
AntLA	*	**
Asr	*	*
Atr	*	
DifDr	*	*
Difrac	**	**
Distrac		*
Dpysr	*	*
Dsytr	*	*
Dunyfe	*	*
Duypr	**	*
EspA	**	*
EspL	*	*
EspLA	*	*
LAsh	*	*
Leje	*	*
Lp	*	*
Lpr	*	*
Lsh	*	**
Lsr	**	*
Lur	*	*
NoN	*	*
Nodenerv	*	**
NoR	*	*
NoRd	*	*

Hfollaje	*	**
Angpan.		*
FechaEm.	*	**
Dipl.	*	*
Flor 1/5		*

La columna grupo corresponde a la significancia encontrada para cada variable individual, las diferencias observadas se refieren a los grupos genéticos, la columna clon corresponde a la significancia encontrada para cada variable individual cuyas diferencias observadas se refieren a los clones dentro de grupos. En el caso de * la significancia corresponde a un valor de $F < 0,05$, en el caso de ** la significancia corresponde a un valor de $F < 0,001$.

Dentro de los análisis estadísticos multivariados, como forma de complementar las diferencias encontradas en el ACP para establecer la separación de los grupos observados, se realizó un análisis multivariante de la varianza (Manova), por el cual se detectó variabilidad para todas las características medidas en este trabajo Tabla 9 y 10.

Tabla 9: Manova para las variables medidas 1 vez por planta para el caso de los individuos pentaploides.

Distribuciones estadísticas	Estimador	F	Gl Num	Gl Den	p-valor
Wilks' Lambda	0,01	3,16	136	205,7	4,496E-14
Pillai's Trace	2,52	2,70	136	216,0	3,361E-11
Hotelling-Lawley Trace	9,91	3,61	136	162,3	7,057E-15
Roy's Greatest Root	5,05	8,03	34	54,0	1,280E-11

Tabla 10: Manova para las variables medidas 5 veces por planta para el caso de los individuos pentaploides.

Distribuciones estadísticas	Estimador	F	GI Num	GI Den	p-valor
Wilks' Lambda	0,0003	3,41	884	6125,4	3,126E-171
Pillai's Trace	5,90	2,71	884	8164,0	1,301E-114
Hotelling-Lawley Trace	13,52	4,39	884	3957,8	1,999E-225
Roy's Greatest Root	4,18	38,57	34	314,0	3,971E-92

Las variables analizadas que mejor discriminaron entre grupos según el resultado del análisis multivariado discriminante fueron: (Díapl) diámetro de planta, (Hfoll) altura de follaje, NoR (número de racimos, (Angpan) ángulo de panojas, (Anta) ancho de antecio, (FechaEm) fecha de emergencia de las panojas, (Leje) largo del eje, (Nonerv) número de nervaduras por espiguilla, (Espa) ancho de espiguilla y (Asr) ángulo de segundo racimo, las mismas se presentan en la siguiente tabla.

Tabla 11: Variables más importantes en la discriminación de grupos genéticos a partir del análisis discriminante.

	F	Pr > F
Díapl.	109,34	< 0,0001
Hfoll.	116,21	< 0,0001
NoR	61,43	< 0,0001
Angpan.	43,17	< 0,0001
Anta	27,89	< 0,0001
FechaEm.	25,67	< 0,0001
Leje	22,52	< 0,0001
Nonerv.	13,4	< 0,0001
Espa	11,92	< 0,0001
Asr	10,79	< 0,0001

Dentro de las variables que presentaron mayor peso para diferenciar entre grupos se encuentran: (Díapl.) diámetro de planta, (Hfoll.) altura de follaje y (Angpan.) ángulo promedio de las panojas, dejando de manifiesto que existe una forma diferenciada observable para los distintos grupos genéticos.

Para los dos análisis de componentes principales realizados, según el criterio de elección definido, se decidió llegar hasta el componente tres, puesto que, para ambos casos, en ese valor se dio el punto de máxima curvatura variación Figura 6 Y 7.

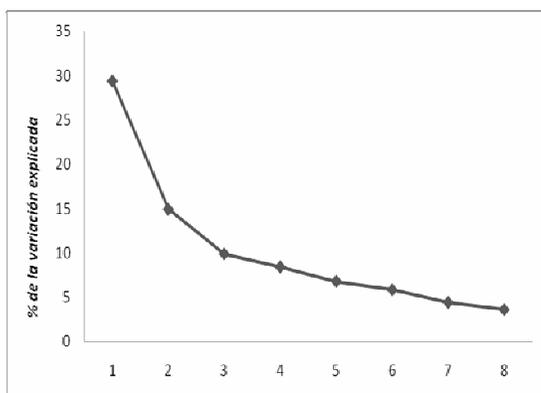


Figura 6: Porcentaje de la variación explicada por cada componente principal para el análisis realizado en los 26 clones pentaploides.

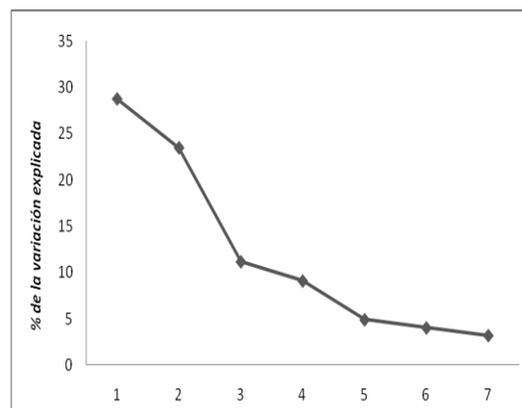


Figura 7: Porcentaje de la variación explicada por cada componente principal para el análisis realizado en los 39 clones del ensayo.

Tabla 12: Peso de cada variable en la generación de los Componentes

Principales para el caso de los individuos pentaploides.

Variable	Com 1	Com 2	Com 3
AmsH	0,534	-0,554	-0,423
Angmac	-0,542	-0,165	0,219
Anta	0,487	0,561	0,074
Antl	0,711	0,107	0,011
Antla	0,655	-0,028	-0,012
Asr	0,195	-0,516	-0,238
Atr	0,278	-0,376	0,133
Diapl	0,646	0,075	-0,426
Difdr	-0,143	0,783	-0,181
Difrac	-0,083	0,527	-0,382
Distrac	0,784	0,468	0,261
Dpysr	0,838	0,130	0,352
Dsytr	0,647	0,391	0,270
Dunyfe	0,724	-0,354	0,162
Duypr	0,475	0,727	0,060

Espa	0,090	0,574	-0,007
Espl	0,505	-0,062	0,309
Espla	0,455	-0,455	0,321
FechaEm	-0,165	-0,308	0,516
Hfoll	0,312	0,112	0,511
Leje	0,858	-0,257	0,079
Lp	0,661	-0,124	0,042
Lpr	0,884	-0,075	0,040
Lsh	0,225	-0,005	0,562
Lsr	0,823	-0,041	-0,159
Lur	0,677	0,392	-0,324
Nonerv	-0,162	-0,521	0,573
NoR	0,369	-0,782	-0,171
NoN	0,252	0,063	-0,038
NoRd	0,511	-0,285	-0,551
Npan	0,039	0,060	0,246

Las variables originales que presentaron mayor peso en la generación del primer componente principal para el caso de los individuos pentaploides fueron: Lpr, Leje, Dpysr, Lsr, Distrac, Dunyfe, Antl, Lur y Lp. Por otra parte las que presentaron un peso casi nulo fueron Espa, Difrac y Npan. En el caso del componente dos, las variables Difdr, NoR y Duypr fueron las que presentaron mayor participación en su generación. La variable Lsh (largo de segunda hoja) que se ubicó en el último puesto en el caso del componente dos y en el último tercio en el caso del componente uno, fue la segunda en importancia en el caso del componente tres (Tabla 12).

Tabla 13: Peso de las variables en la generación de los Componentes

Principales para el caso de los 39 clones del ensayo.

Variable	Com 1	Com 2	Com 3
Amsb	0,754	-0,226	0,402
Angmac	-0,067	0,357	-0,181
Anta	-0,215	-0,262	-0,156
Antl	0,482	-0,601	0,238
Antla	0,603	-0,422	-0,478
Asr	0,254	-0,495	-0,101
Atr	0,404	-0,488	-0,143
Diapl	0,153	-0,525	-0,056
Difdr	-0,852	-0,200	-0,107
Difrac	-0,839	-0,076	-0,021
Distrac	-0,618	-0,735	0,041
Dpysr	-0,064	-0,849	-0,270
Dsytr	-0,409	-0,757	-0,192
Dunyfe	0,689	-0,456	-0,025
Duypr	-0,716	-0,585	0,548
Espa	-0,040	-0,322	0,312
Espl	0,258	-0,665	-0,537
Espla	0,352	-0,511	0,066
FechaEm	0,105	0,408	-0,110
Hfoll	0,779	0,247	-0,427
Leje	0,820	-0,409	-0,340
Lp	0,747	-0,174	-0,676
Lpr	0,260	-0,906	-0,002
Lsh	0,655	0,016	-0,768
Lsr	0,369	-0,812	0,065
Lur	-0,564	-0,697	0,013
Nonerv	0,014	-0,180	-0,121
NoR	0,950	0,232	-0,628
NoN	0,343	0,302	0,424
NoRd	0,845	0,314	0,414
Npan	-0,183	-0,178	-0,249

Las variables originales que presentaron mayor peso en la generación del primer componente para el caso de los 39 clones pertenecientes al ensayo

fueron: NoR, Difdr, NoRd, Difrac, Leje, Hfoll, Amsh, Lp, Duypr, Dunnyfe y Lsh. Por otra parte se ubicaron en la últimas posiciones las variables Angmac, Dpysr, Espa y Nonerv. En el caso del componente dos, solo dos variables no tuvieron incidencia en su generación, fue el caso de: Difrac y Lsh. Para la generación del componente 3 las dos variables que presentaron mayor peso fueron ambas relacionadas con el ancho de las semillas: Anta y Espa (Tabla 13). Las 3 variables: NoR, Leje y Hfoll, que presentaron un importante aporte en la generación del componente 1, también presentaron alto poder para discriminar entre grupos en el análisis de Manova.

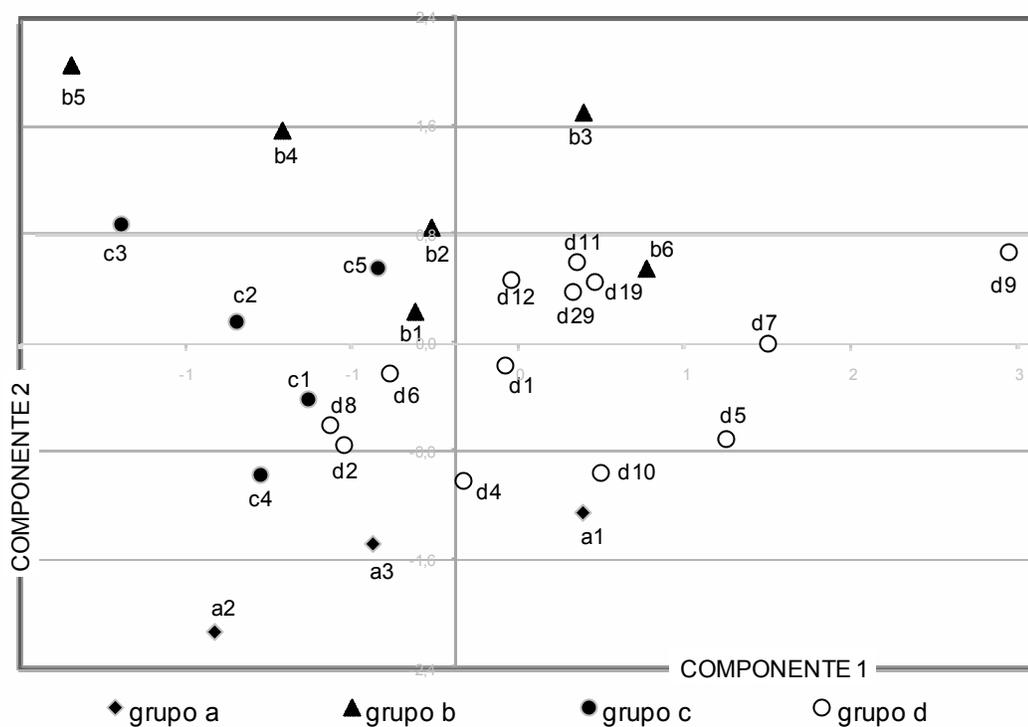


Figura 8: Ordenamiento bidimensional para los 26 clones pentaploides (5X) perteneciente al ensayo, en base a los dos primeros componentes principales (Componentes 1 y 2). Las series a, b, c y d corresponden a los grupos genéticos.

Al analizar mediante el ACP la variabilidad existente entre los individuos pentaploides que fueron utilizados en el ensayo se observa que los dos primeros componentes principales explicaron el 44,3% de la variabilidad. En el ordenamiento bidimensional de estos dos primeros componentes se observa que los 4 grupos detectados por Speranza (2005), se encuentran agrupados

entre si y separados unos de otros (Figura 8 y 9). Los grupos a y c presentan en el gráfico límites poco definidos con el grupo d, solapándose en ocasiones.

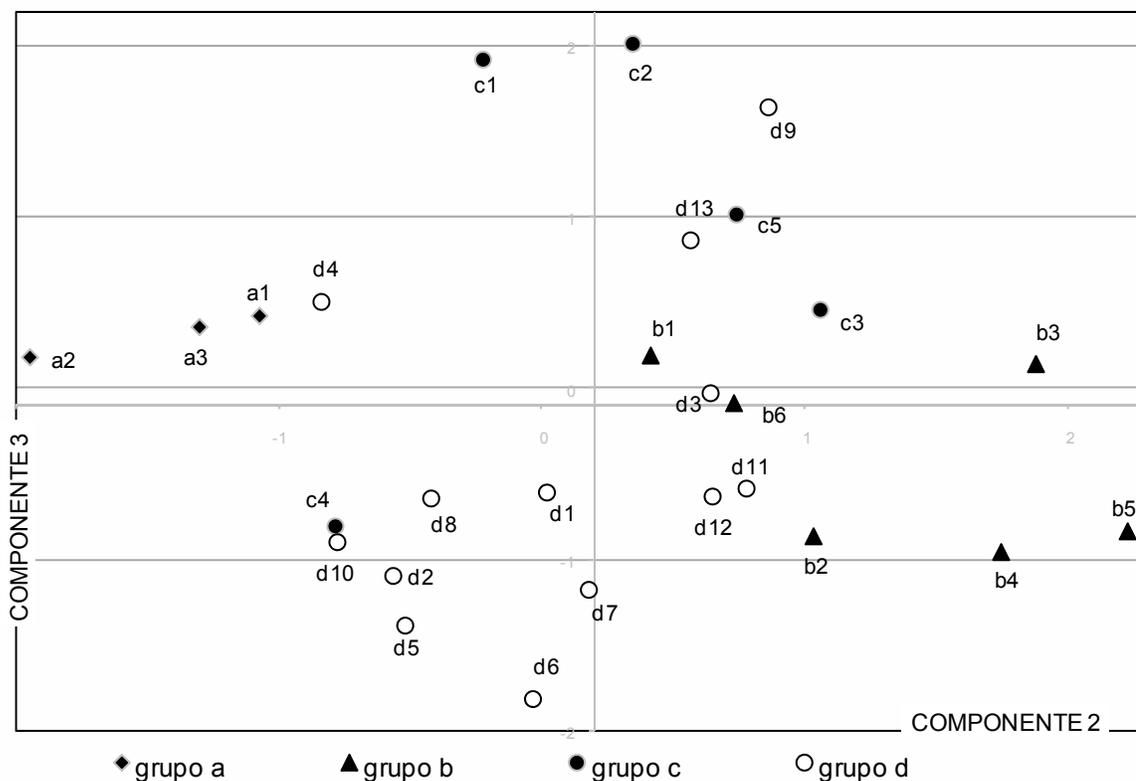


Figura 9: Ordenamientos bidimensionales para los 26 clones pentaploides (5X), en base a los Componentes 2 y 3. Las series a, b, c y d corresponden a los grupos genéticos.

En el ordenamiento bidimensional de los componente 2 y 3 es posible evidenciar las agrupaciones en una forma más marcada, ya que el grupo a se separó en su totalidad en un cuadrante, ubicado hacia la izquierda del gráfico, ocurriendo lo mismo con la mayor parte de los individuos del grupo b que se

ubicaron en el extremo derecho del mismo en el caso del grupo c, los mismos se ubicaron dentro de los dos cuadrantes superiores salvo el clon 44 (c4) que si bien fue englobado en este grupo, desde el punto de vista genético su afiliación no es tan clara como para los demás integrantes. (Figura 9)

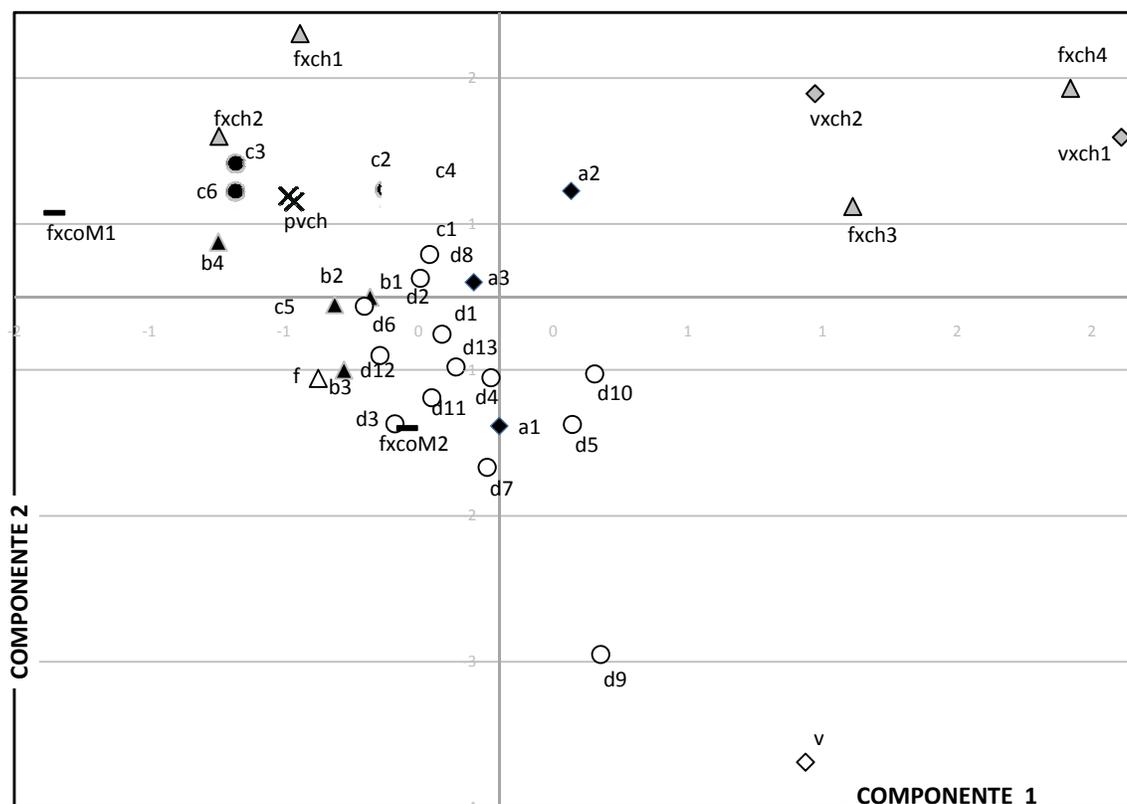


Figura 10: Ordenamiento bidimensional para los 39 clones perteneciente al ensayo, en base a los dos primeros componentes principales que explican el 52,2% de la variabilidad. Las series a, b, c y d corresponden a los grupos genéticos, las series f y v corresponden a los tetraploides (4x) sexuales fravescens y “Virasoro”, las series ch y u corresponden a los hexaploides (6x)

“Chirú” y “Uruguaiana”, las series restantes corresponden a las hibridaciones explícitas.

En la Figura 10 se observa que los clones hexaploides (ch y u) se separaron del resto ubicándose en el superior derecho, por otra parte los grupos a y b se encuentran cercanos a sus contrapartes sexuales, f en el caso de b y v en el caso de a el grupo b también se agrupó junto a los clones f y fxCoM los cuales si bien comparten sus fórmulas parentales con el grupo b se diferencian por tratarse de híbridos artificiales. Las hibridaciones realizadas con el clon Chirú se encuentran cercanos al mismo salvo aquéllas que se formaron a partir del clon Pf1s (fxch3 yfxch4).

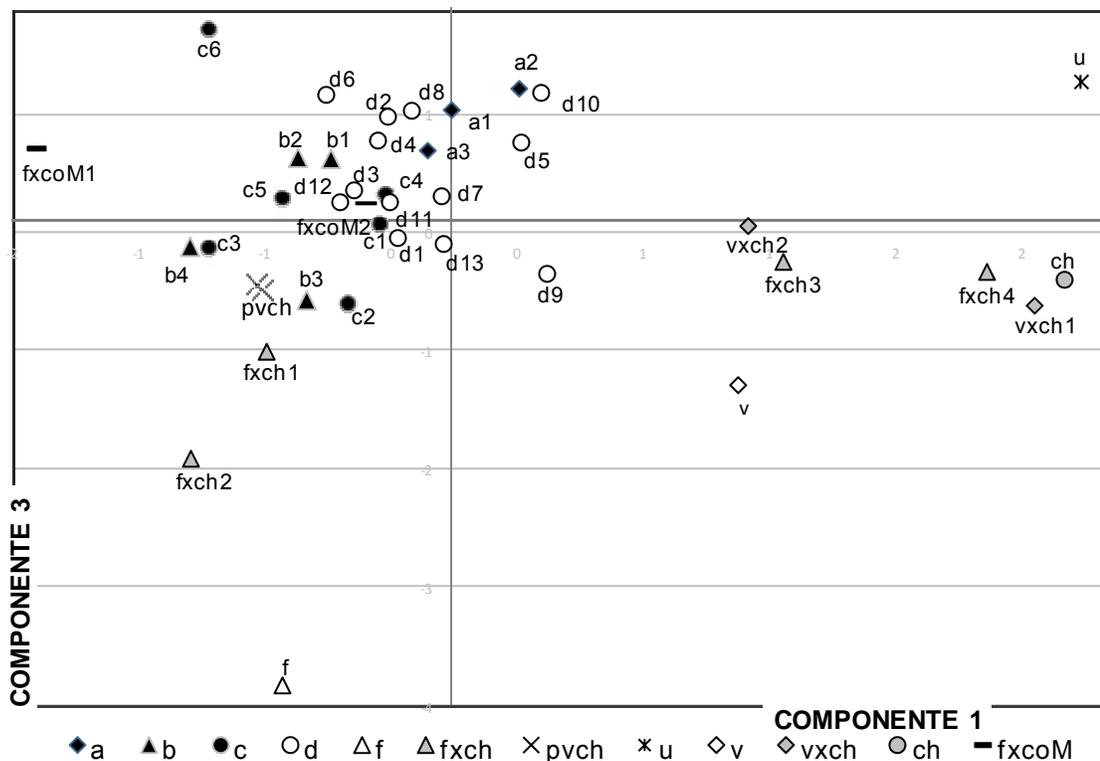


Figura 11: Ordenamiento bidimensional para los 39 clones perteneciente al ensayo, en base a los componentes principales 1 y 3. Las series a, b, c y d corresponden a los grupos genéticos, las series f y v corresponden a los tetraploides (4x) sexuales, las series ch y u corresponden a los hexaploides (6x), las series restantes corresponden a las hibridaciones explícitas.

En la Figura 11 se observa que los clones tetraploides (f y v) se alejaron del resto en base al componente 3, las hibridaciones que se formaron a partir del clon Pf1s (fxch1, fxch2 y pvch) se ubicaron cercanas al clon f, para esta dimensión el grupo a y el grupo d se encontraron agrupados determinado por ambos componentes.

V. DISCUSIÓN

Se evaluaron 31 características en 39 clones pertenecientes a la especie *Paspalum dilatatum* para las cuales se calcularon los parámetros de heredabilidad y repetibilidad.

En las mediciones realizadas en las características largo de primer racimo, largo de segundo racimo, largo del último racimo, número de racimos, largo de segunda hoja, número de nudos, ancho medio de la segunda hoja, largo de espiguilla, y ancho de espiguilla se registraron valores tanto mayores como menores a los propuestos por Lombardo (1984) como parámetros máximos y mínimos de la especie Tabla 6. Lo mismo ocurre con los reportes publicados por Zuloaga y Morrone (2005), estas diferencias se incrementan si la comparación se realiza tomando en cuenta a los clones hexaploides.

La característica largo de la segunda hoja (Lsh), la cual está directamente asociada a la capacidad de producir fotosíntesis y por lo tanto generar biomasa; presentó una fuerte dependencia al ambiente específico en el que se encuentra cada individuo. Tomando en cuenta que la heredabilidad está determinada por el valor resultante del cociente de la varianza genética sobre la varianza fenotípica y que la varianza fenotípica está conformada por la suma de la varianza genética y la varianza ambiental, el bajo valor de heredabilidad observado en esta característica permite visualizar que para esta variable la

varianza ambiental tiene un fuerte peso en la determinación del parámetro. Por contraparte Lsh presentó la máxima repetibilidad analizada en esta investigación (Tabla 7), este parámetro individual brinda una idea de la posibilidad de obtener datos repetidos, por lo cual estos valores de h^2 y r se deben tener en cuenta a la hora de realizar cálculos sobre disponibilidad forrajera en la especie.

El conocimiento de la característica largo de la segunda hoja (Lsh) radica en su importancia en la definición del área foliar y por lo tanto en determinar su valor forrajero (Alonso y Monterrubianesi, 2006). En el trabajo realizado por Alonso y Monterrubianesi (2006), con el objetivo de determinar la variación entre y dentro de subespecies en tamaño foliar y establecer la relación área/longitud, se observó que los clones de *P. dilatatum* ssp. *dilatatum* y ssp. *flavescens* presentan diferencias en largo, ancho y área foliar y que esta última puede estimarse a través de modelos sencillos basados en el largo. De acuerdo a los valores de los parámetros calculados en esta caracterización morfológica, si se recurre a determinar el área foliar con modelos sencillos a través del largo como el propuesto en el estudio de Alonso y Monterrubianesi (2006), se debe ponderar o tomar en cuenta, que para esta característica se encontró una gran variación entre sitios para un mismo individuo, evidenciado en el valor calculado en la heredabilidad de esta característica.

Para las características número de racimos, número de racimos dobles y distancia entre el último y el penúltimo racimo se observaron valores cercanos entre los parámetros heredabilidad y repetibilidad. Estas características se proponen como adecuadas para utilizar como descriptores para la especie. Número de nervaduras por espiguilla fue la característica que presentó mayor heredabilidad dentro de las medidas en espiguilla y antecio en el laboratorio, esta variable brindó un alto poder discriminante a la hora de detectar variación y también presenta particularidades para ser presentada como descriptor, estas características mencionadas presentaron significancia dentro de grupos como también dentro de clones en los análisis de varianza ANOVA (Tabla 8).

En el ACP realizado para los individuos pentaploides, las variables originales que presentaron mayor peso en la definición del primer componente (el cual explica la mayor proporción de la variabilidad total encontrada), están asociadas a los largos y distancias de panoja, específicamente: Lpr, Leje, Dpysr, Lsr, Distrac, Dunnyfe, Antl, Lur y Lp. Esto estaría determinando que existe una forma o combinación de formas específicas para cada grupo. Cabe destacar que todas estas variables originales contaron con una heredabilidad clasificada entre media y alta y una repetibilidad clasificada entre alta y muy alta en la población analizada, según los rangos publicados por Cardellino y Rovira (1988) para estos dos parámetros.

Los clones pertenecientes a cada grupo genético dentro del biotipo pentaploide se encontraron cercanos entre sí. El grupo a y b (variables del clon pentaploide dominante) que presentan una distribución geográfica asociada a la presencia de sus correspondientes posibles progenitores sexuales, *P. dilatatum* “Virasoro” y *P. dilatatum* ssp. *flavescens*, presentan en el gráfico límites poco definidos, solapándose en ocasiones, con el grupo d (clon dominante) Figura 8 y 9, el cual cuenta con una distribución geográfica amplia en todo el país. A pesar de esto, los miembros de cada grupo muestran una evidente asociación morfológica lo cual es congruente con su clasificación genotípica. Sería interesante explorar en futuras investigaciones, posibles asociaciones entre los grupos genéticos descritos por Speranza (2005), corroborados en este trabajo a nivel morfológico, con los grupos observados por Millot (1969) discriminados por él denominado “índice de estivalidad”.

El ACP es congruente con información fenotípica, corroborándose la propuesta realizada a través de datos genotípicos, que *P. dilatatum* ssp. *dilatatum* está compuesto por un clon dominante (grupo d) y algunas hibridaciones de clones recombinantes naturales entre este clon común y algunos componentes sexuales con diferente ploidia (grupos a, b y c) Figura 8 y 9. Si bien el ACP es un análisis exploratorio de datos, se realizó un análisis de varianza para cada variable individual que permite demostrar que las distancias

entre clones observadas en los gráficos resultantes del ACP cuentan con significancia estadística Tabla 8.

En el ACP realizado con la totalidad de los materiales utilizados en esta investigación, los clones del grupo a se ubicaron en la misma región del gráfico que “Chirú” (ch) concordando con el esquema sugerido por Speranza (2009), que propone al pentaploide del “grupo a” como posible parental de “Chirú” en conjunto con un diploide desconocido aún no identificado Figura 4. Las hibridaciones artificiales realizadas a partir de Chirú se ubicaron cercanas y compartiendo el mismo cuadrante con él, salvo aquellas que presentaban como otro progenitor al clon Pf1s (fxch1, fxch2 y pvch) Figura 10 y 11. Teniendo en cuenta que “Chirú” fue seleccionado por sus atributos morfológicos como cultivar, la observación de esta información toma relevancia. “Chirú” también se ubicó cercano al otro clon hexaploide Uruguiana (clon u).

El análisis multivariado de la varianza (Manova), detectó variabilidad para todas las características medidas en este trabajo Tabla 9 y 10, un análisis de varianza realizado para cada variable individual determinó la existencia de significancia estadística, por lo cual se propone que existe en forma natural un gran reservorio para la especie, el cual no ha sido explotado aún.

VI. CONCLUSIONES

Mediante un análisis de caracteres fenotípicos, se observó que la variabilidad morfológica de los clones pentaploides (5x) analizados está distribuida entre y dentro de los grupos genéticos, observándose entre los grupos un solapamiento parcial. Este análisis morfológico es congruente con la clasificación genética realizada con marcadores moleculares.

La separación de los grupos fenotípicos es consistente tanto en los métodos estadísticos multivariados exploratorios (análisis de componentes principales ACP) como en los métodos basados en pruebas de hipótesis (análisis discriminante MANOVA). A nivel general se determina la existencia de variabilidad fenotípica y genotípica para proyectar en un futuro cercano una línea de producción de cultivos en esta especie, ya que existe en forma natural un gran reservorio no explotado.

La variabilidad detectada mediante análisis de datos confirma la hipótesis planteada (Speranza, 2005), que la varianza intergrupala es mayor a la varianza intragrupal en el caso de los individuos pentaploides apomícticos.

Con información fenotípica se corrobora la hipótesis planteada a través de datos genotípicos, que propone que *P. dilatatum* ssp *dilatatum* está compuesto por un clon dominante y algunas hibridaciones recombinantes naturales entre el clon común y otros componentes sexuales con diferente ploidia.

Algunas características registraron valores tanto mayores como menores a los propuestos para la especie por Lombardo (1984) como valores mínimos y máximos, dado el nuevo conocimiento existente para la especie se debería tal vez reportar valores actualizados para las variables que difieren con lo publicado por Lombardo (1984), lo mismo ocurre con algunas de las características reportadas por Zuloaga y Morrone (2005), si se toman en cuenta los valores de los biotipos hexaploides la diferencia se incrementa aún más.

Las variables número de racimos (NoR), número de racimos dobles (NoRd), distancia entre último y penúltimo racimo (Duypr) y número de nervaduras (Nodenerv) presentan características tanto en sus parámetros poblacionales como individuales, que les permiten ser consideradas como buenos descriptores de la especie.

Para las variables originales que aportaron mayor peso en la generación del primer componente, en el ACP realizado con los individuos pentaploides (asociadas a los largos y distancias de panoja), la generación de modelos o patrones en posteriores investigaciones aportaría una herramienta de gran valor para trabajos de colecta y selección.

La variable Lsh presentó uno de los menores valores de heredabilidad de las características medidas, pero el mayor valor de repetibilidad, dejando de manifiesto su dependencia a la combinación de los componentes del ambiente en el que se encuentre la planta.

VII. RESUMEN

Paspalum dilatatum (Poir). es una gramínea, perenne, estival, cuyo centro de diversidad se ubica en Uruguay, centro–este de Argentina y sur de Brasil. El potencial de esta especie radica en que, como componente perenne estival dentro de una pradera sembrada, ocupa un nicho no ocupado por otra especie, contribuyendo a una mayor producción de forraje y mejora de la distribución estacional. El biotipo pentaploide ($2n=5x=50$) común presenta un mecanismo de reproducción apomítico obligado y está constituido por un único clon dominante y algunos clones recombinantes de frecuencia restringida. Estos clones recombinantes se han encontrado en las regiones en que el biotipo común ocurre en simpatría con los biotipos sexuales tetraploides. Varios de estos clones son híbridos entre el clon dominante y alguno de los biotipos sexuales existentes. Un análisis realizado con microsatélites mostró una clara correspondencia genética entre los clones menores y el biotipo sexual simpátrico. En este trabajo se presenta una caracterización morfológica de 39 clones que incluyen los clones pentaploides dominantes y las variantes mutacionales de los mismos, los tetraploides sexuales parentales existentes, clones hexaploides relacionados, como así también algunas hibridaciones artificiales existentes. Para un ensayo de plantas aisladas instaladas en 2 bloques completamente aleatorizados, con dos repeticiones por bloque. Se estimaron las heredabilidades y las repetibilidades de las variables y se realizó

un análisis de componentes principales para 32 variables originales. Este análisis morfológico de datos fenotípicos es congruente con la clasificación realizada con marcadores moleculares. La separación de los grupos fenotípicos es consistente tanto en los métodos estadísticos multivariados (análisis de componentes principales ACP) como en los métodos probabilísticos (análisis de MANOVA). La variabilidad morfológica está distribuida entre y dentro de los grupos, observándose un solapamiento parcial entre los mismos. Las variantes mutacionales del clon dominante presentaron un alto grado de variabilidad. Los clones que auspiciaron en algún momento como padres se ubicaron cercanos a los grupos que generaron. La varianza interpoblacional o intergrupala fue mayor a la varianza intrapoblacional o intragrupal para el caso de los individuos pentaploides apomícticos. A nivel general se determina la existencia de suficiente variabilidad fenotípica y genotípica para proyectar en un futuro cercano una línea de producción de cultivos en esta especie, ya que existe en forma natural un gran reservorio no explotado.

Palabras clave: *Paspalum dilatatum*; Forrajeras; Caracterización morfológica;

Recursos genéticos; Variabilidad.

VIII. SUMMARY

Paspalum dilatatum (Poir.) is a warm-season, perennial grass native to Uruguay, central-eastern Argentina and southern Brazil. The agronomic potential of this species is based on the fact that as a warm-season component within a pasture it occupies a niche not filled by other species commercially available in Uruguay, promoting a higher yield and more even seasonal distribution. The pentaploid common biotype ($2n=2x=50$) reproduces by obligate apomixis and it consists of a single widespread dominant clone and some narrowly distributed recombinant clones. These recombinant clones have been found in areas where the common biotype co-occurs sympatrically with sexual tetraploid biotypes. Several of these clones are hybrids between the dominant clone and the known sexual biotypes. An analysis based on microsatellite markers showed a clear genetic correspondence between the minor clones and their sympatric sexual biotype. In this study, we show the results of a morphological characterization of 39 clones including all the minor clones identified, several mutational variants of the dominant pentaploid clone, sexual tetraploid biotypes, related hexaploid clones and some artificial hybrids. Individual plants were arranged in two completely randomized blocks, with two replicates per genotype within blocks. We estimated broad sense heritabilities and repeatabilities for all the measured variables and performed Principal Component Analysis (PCA) on the 32 original variables. The results of the

morphological analysis are congruent with the classification of clones based on molecular markers. The separation among the genetic groups is consistent both with multivariate statistical analysis (PCA) and probabilistic approaches (Discriminant Analysis and Multivariate Analysis of Variance). Morphological variability is distributed among and within groups with partial overlapping among them. Mutational variants of the dominant clone showed a considerable degree of variability. Clones used as progenitors in artificial crosses appeared close to their progenies. Inter-group variability was greater than intra-group variability for the pentaploid clones. In general, a high degree of phenotypical and genotypical variability is contained in this collection which can be used for the selection of new cultivars of this species.

Keywords: *Paspalum dilatatum*; Forage; Morphological characterization;

Genetic resources; Variability

IX. BIBLIOGRAFÍA

1. ABADIE, T.; BERRETTA, A. 2001. Caracterización y evaluación de recursos fitogenéticos. In: Berreta, A.; Rivas, M. eds. Estrategia en recursos fitogenéticos para los países del Cono Sur. Montevideo, IICA/PROCISUR. pp. 1-8
2. ACOSTA, G.; DEREGIBUS, V.A.; ZUCCHINI, F. 1994. Inclusión de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir) en pasturas. Revista Argentina de Producción Animal. 14(3-4): 175-186.
3. ALONSO, S.; CLAUSEN, A. M.; GARITA, F. G. 2003. Caracterización morfológica de clones de dos supespecies de *Paspalum dilatatum* de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: IICA-Regensur. Avances de investigación en recursos genéticos en el cono sur II. Buenos Aires. pp. 27-36.
4. _____.; MONTERUBBIANESI, M. G. 2006. Phenotypic variability in leaf length, width and area and their relationships in clones of two subspecies of *Paspalum dilatatum* during summer and autumn. New Zealand Journal of Agricultural Reserch. 49: 25 – 33.

5. BANDYOPADHYAY, R. F., FREDERICKSON, N.; McLAREN, G.; ODVODY G.; RYLEY M. 1998. Ergot; a new disease threat to sorghum in the Americas and Australia. *Plant Disease*. 82: 356 – 367.
6. BASHAW, E. C.; HOLT, E.C. 1958. Megasporogenesis, embryo sac development and embryogenesis in dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. *Agronomic Journal*. 50: 753 – 756.
7. BERTINO, M.; BERTONI, R.; TAJAM, H.; YAFFÉ, J. 2001. El cambio estructural a través de los sectores. Montevideo, Instituto de Economía. 48 p. (Serie Documentos de Trabajo DT 6/01)
8. BOCK, R. D. 1975. *Multivariate statistical methods in behavioral research*, New York, Mc Graw Hill. 623 p.
9. BURSON, B.L.; LEE, H. S. ; BENNETT, H. W. 1973. Genome relations between tetraploid *Paspalum dilatatum* and four diploid *Paspalum* species. *Crop Science*. 13: 739 - 743.
10. _____. 1991. Genome relationships between tetraploid and hexaploid biotypes of dallisgrass, *Paspalum dilatatum*. *Botanical Gazette*. 152: 219 – 223.
11. CARAMBULA, M. 1977. *Producción y manejo de pasturas sembradas*. Montevideo, Hemisferio Sur. 464 p.

12. _____. 1982. Producción de semillas de plantas forrajeras, Montevideo, Hemisferio sur. 518 p.
13. _____. 2002. Potenciales y alternativas para producir forraje, Montevideo, Hemisferio Sur. 357 p.
14. CARDELINO, R.; ROVIRA, J. 1988. Mejoramiento genético animal, Montevideo, Hemisferio Sur. 253 p.
15. CICARDINI, E; IRAZAGUI, J.M. ; ORBEA. J.R.1984. Curvas de producción y calidad de forraje de ocho ecotipos de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir.). Revista Argentina de Producción Animal 4: 411 – 421.
16. COLL, J. 1991. Producción de semillas de *Paspalum dilatatum*. Montevideo, INIA. 20 p. (Serie Técnica. no. 4).
17. COLMAN, R. L. 1971. Quantity of pasture and forage crops for dairy production in the tropical regions of Australia. Tropical Grasslands (Australia). 5 (3): 181 – 194.
18. CHATFIELD, C.; COLLINS, A. J. 1992. Introduction to multivariate analysis. New York, Capman and Hall. 246 p.
19. DURÁN, H.; LA MANNA, A. 2009. Criterios para rehacer las rotaciones forrajeras en el tambo. Revista INIA (Argentina). 17: 48-50.

20. FALCONER, D. S.; MC KAY F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics. Edimburgo, Olyver and Boyd. 365 p.
21. FORMOSO, F. 2003. El pasto miel: una alternativa para las pasturas de la región pampeana. Importancia de *Paspalum dilatatum* en Uruguay. In: Congreso Argentino de Producción Animal (25º., 2002, Buenos Aires). Trabajos presentados. Revista Argentina de Producción Animal. 23: 134–136.
22. FRANCO, T. L.; HIDALGO, R. 2003. Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. IPGRI. Boletín Técnico. 8: 89.
23. FUTRELL, M. C.; WEBSTER, D. J. 1965. Ergot infection and sterility in grain sorghum. Plant Disease 49: 680 - 683.
24. GALLI, J. R. 2004. Producción animal en Pastoreo. (en línea). In: Curso de Posgrado Actualización en Invernada (2004, Balcarce). Planificación forrajera. Balcarce, INTA. cap. 9, pp. 1-7. Consultado 20 abr. 2010. Disponible en http://www.produccionanimal.com.ar/producciony_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/86lanificacion_forrajera.pdf.
25. GARCIA, J. A. 1995. Gramilla y praderas. Montevideo, INIA. 14 p. (Serie Técnica no.67)

26. GARCIA, M. V.; ARTURI, M. J.; ANSIN, O. E. 2002. Variabilidad fenotípica y genética en poblaciones de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir). *Agricultura Técnica*. 62 (2): 237–244.
27. HINTHUM VAN, T. J. L. 1995. Hierarchical approaches to the analysis of genetic diversity in crop plants. *In*: Hodgking, T.; Brown, A.; Morales, E.; Hinthum Van, T. eds. *Core collections of plant genetic resources*. New York, John Wiley. pp. 23–34.
28. HOFSTADTER, R.; MILLOT, J.; GONNET, M. 1982. Efectos de diferentes regímenes hídricos del suelo sobre la producción de semilla de *Paspalum dilatatum* Poir. *In*: Reunión Técnica de la Facultad de Agronomía (5ª, 1982, Montevideo). *Trabajos presentados*. Montevideo, Facultad de Agronomía. pp. 1-57.
29. HOLT, E.; BASHAW, E. 1963. Factors affecting seed production of dallisgrass. Texas Agricultural Experimental Station. Bull 662: 1-8.
30. INASE. 2010. Registro nacional de cultivares de especies forrajeras. (en línea). Montevideo. 20 p. Consultado 5 jun. 2010. Disponible en <http://www.inase.org.uy/files/docs/7EB368BDD7768C56.pdf>
31. JUDD, B. I. 1975. New world tropical forage grasses and their management. *World Crops*. 27 (3): 113–117.
32. LOMBARDO, A. 1984. *Flora Montevidiensis*. Montevideo, IMM. 465 p.

33. MACHADO, A. C.; VALLS J. F.; PEÑALOZA A.; SANTOS S. 2005. Novos biótipos pentaplóides do grupo Dilatata de Paspalum L. (Gramineae) no Sul do Brasil. Revista Ciencia Rural. 35 (1): 56-61.
34. MILLOT, J. C. 1969. Mejoramiento de gramíneas forrajeras. In: Reunión Técnica Producción y conservación de forraje (5º, 1969, Colonia). Trabajos presentados. Colonia, Ministerio de Ganadería y Agricultura, Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger. pp. 101–110.
35. _____. 1977. Sexuality in *Paspalum dilatatum* Poir. ssp. Dilatatum. In: Latin America Congress Genetic (3rd, 1977, Montevideo). Aspects of the chromosome organization and function. Montevideo, Ministerio de Educación y Cultura. pp. 2-12.
36. _____.; RISSO, D.; METHOL, R. 1987. Relevamiento de pasturas y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
37. MORALES, E. M. 2003. Caracterización agronómica y variabilidad fenotípica de accesiones de *Agrostis apillaris* L., colectadas de cuatro unidades edafoclimáticas de la Décima Región. Tesis Ing. Agr. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. 161 p.

38. MORALES NIETO, C. 2008. Caracterización morfológica de poblaciones nativas de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] en México. *Agrociencia*. 42: 767 - 775.
39. ORBEA, J. R.; CAUHEPE, M. A. 1982. Forrajeras de la Pampa deprimida. Balcarce, Buenos Aires, INTA. 6 p. (Informe para extensión no. 150)
40. PÉREZ, C. 2004. Técnicas de análisis multivariante de datos; aplicaciones con SPSS. Madrid, Prentice Hall. 672 p.
41. PLÁ, L. E. 1986. Análisis multivariado; método de componentes principales. Washington, D.C., OEA. 94 p.
42. RIVAS, M. 1989. Búsqueda de sexualidad en *Paspalum dilatatum* Poir. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 123 p.
43. ROSENGURTT, B., ARRILLAGA, B.R.; IZAGUIRRE P. 1968. Especies nuevas y notas taxonómicas de gramíneas en Uruguay y Paraguay. Facultad de Agronomía (Montevideo). Boletín no. 2. 103 p.
44. _____. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, UDELAR. División Publicaciones y Ediciones Facultad de Agronomía. Montevideo. 86 p.
45. RYLEY, M. 1997. Effects of sorghum ergot on grain sorghum production: a preliminary climatic analysis. *Australian Journal of Agricultural Research*. 48 (8): 124–1248.

46. SANTIÑAQUE, F. 1979. Estudios sobre la productividad y comportamiento de distintas mezclas forrajeras. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 88 p.
47. SAS INSTITUTE. Año de publicación. SAS 9.1 Procedures guide. Cary, NC. 4 v.
48. SCHRAUF, G. E.; BLANCO, M. A. 1993. Efecto del pastoreo y la inundación sobre el comportamiento germinativo de poblaciones de *Paspalum dilatatum* Poir. Trabajo de intensificación. Tesis Ing. Agr. Buenos Aires, Argentina. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. 28 p.
49. _____. 2003. Hibridación interespecífica e ingeniería genética en el mejoramiento de pasto miel. Revista Argentina de Producción Animal. 23: 153 – 159.
50. SPERANZA, P. 1995. Caracterización morfológica y citogenética del híbrido interespecífico “cundidor”. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 112 p.
51. _____. 2005. Los desafíos de la exploración de los recursos genéticos en plantas apomícticas: lecciones del caso de *Paspalum dilatatum*. Agrociencia. 9 (1-2): 73–76.

52. _____. 2009. Evolutionary patterns in the Dilatata group (*Paspalum*, Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 282 (1-2): 43–56.
53. STEVENS, F. L. 1910. Three interesting species of *Claviceps*. *Botanical Gazette*. 50: 460-463.
54. STEINER, N.; DUCROQUET, J. P. H. J.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O. 2005. Domesticação da goiabeira-serrana (*Acca sellowiana*) no sul do Brasil. *Agrociencia*. 9: (1-2) 29 - 33.
55. URUGUAY. MINISTERIO DE GANADERIA, AGRICULTURA Y PESCA. DIRECCIÓN DE INVESTIGACIONES ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS. 2010. Anuario Estadístico Agropecuario 2009. (en línea). Montevideo. 240 p. Consultado 15 abr. 2010. Disponible en http://www.mgap.gub.uy/Dieaanterior/Anuario2009/pages/DIEA-Anuario-2009-cd_068.html
56. VENUTO, B. C. 2003. Forage yield, nutritive value, and grazing tolerance of Daliisgrass biotypes. *Crop Science*. 43: 295 – 301.
57. VILLAR, A. D. 1985. Evaluación de germoplasma de forrajeras nativas y su aprovechamiento en el mejoramiento genético. *Paspalum dilatatum*. INTA PT. 30: 2296.
58. VON BOTHMER, R.; SEBERG, O. 1995. Strategies for the collecting of wild species. *In*: Guarino, L.; Ramanatha Roa, V.; Reid, R. eds. *Collecting*

plant genetic diversity; technical guidelines. Roma, IPGRI. pp. 93 - 111.

59. ZULOAGA, F. O.; MORRONE, O. 2005. Revisión de las especies de *Paspalum* para América del sur austral (Argentina, Bolivia, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Missouri, Missouri Botanical Garden Press. 297 p.

X. ANEXOS

Tabla 14: Clave para identificación de los clones.

Nombre asignado	Clon	No. accesión	Sitio
a1	*	*	*
a2	113	7674	R 31 a 30 km de Tacuarembó
a3	108	7618	Camino a Cañada del pueblo. A 4,5 km de R26
b1	*	*	*
b2	67	7543	Brio. Sta. Ana, Colonia
b3	59A	7656	797 m de entrada a V. Serrana R8 km 145
b4	73	7440	R12 a 600 m de R9
b5	CoM	7404	Melilla. Hamilton y Las Pitas
	Pf1	7205	Millán y Sayago.
b6	CoM	7405	Melilla. Hamilton y Las Pitas
	Pf1	7205	Millán y Sayago.
c1	109	7563	R 96 y 95 banquetas
c2	33	7346	Quebrada de los Cuervos
c3	*	*	*
c4	44	7609	R26 km 400 der.
c5	*	*	*
c6	33	7346	Quebrada de los Cuervos
ch	*	*	*
d1	33	7346	Quebrada de los Cuervos
d2	109	7563	R 96 y 95 banquetas
d3	63	7528	Pta. Espinillo 3,5 km de km 20 R2
d4	28	7540	R8 km 242 der. 33°35'S54°35'W
d5	111	7673	Masoller
d6	114	7619	Tacuarembó ciudad
d7	58	7465	Entrada a V. Serrana R8 km 145
d8	*	*	*
d9	42b	7606	R 42. Bifurcación hacia Polanco del Yí o R6. Arroyo Castro

d10	59	7367	Entrada a V. Serrana R8 km 145
d11	117	7525	San Gregorio de Polanco
d12	59C	7657	Entrada a V. Serrana R8 km 145
d13	49	7529	R26 km 400 der.
f1	72	7439	R12 a 600 m de R9
fxCh1	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	Pf1s	7218	R 10 km 0,200.
fxCh2	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	Pf1s	7218	R 10 km 0,200.
fxCh3	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	Pf1	7205	Millán y Sayago.
fxCh4	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	Pf3s	7219	R 10 km 0,200.
u	Una	7195	CENARGEN V12388
v	V	7207	Quarín
vxCh1	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	V	7207	Quarín
vxCh2	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	V	7207	Quarín
pvCh	Ch4	7197	Estanzuela, Semillero Fundación
	Pf1s	7218	R 10 km 0,200.