

Efectos genéticos y ambientales sobre el comportamiento germinativo de poblaciones de *Moha perenne*

Gustavo E. Schrauf¹, Andrés Martino², Julio Giavedoni² y José F. Pensiero²

¹Facultad de Agronomía-UBA. Av. San Martín 4453 - 1417 Buenos Aires, Argentina. ²Facultad de Agronomía y Veterinaria de Esperanza- UNL. Av. R. P. Luis Kreder 2805 - 3080 Esperanza - Santa Fe, Argentina.

Resumen. Se analizó el comportamiento germinativo de las unidades de dispersión y de cariopses de tres poblaciones de *Setaria lachnea* (Nees) Kunth (Santa Fe, La Pampa y Jujuy). Con el objetivo de discriminar los efectos de barrera a la entrada de agua y oxígeno de la presencia de inhibidores, se incubaron para su germinación: I) cariopses vestidos con sus envolturas (espiguillas), II) cariopses desnudos con sus envolturas y III) cariopses desnudos. Además, se estimó el efecto de años de cosecha, de pretratamientos con una solución osmótica (Polietilenglicol (PEG) 25%) y de KNO_3 como sustrato, sobre el comportamiento germinativo para una de las poblaciones (Jujuy). La población de Santa Fe mostró la mayor germinación total (42%), mientras que la de Jujuy la más baja (15%). Estas diferencias fueron explicadas por la variación genética entre los materiales analizados. Las diferencias entre tratamientos permitieron determinar que la causa de dormición en estas poblaciones era la presencia de inhibidores en las envolturas que protegen al cariopse. El efecto barrera que imponen las envolturas mostró ser un factor secundario. El KNO_3 como sustrato redujo la germinación total tanto en las unidades de dispersión como en cariopses. El pretratamiento con PEG no afectó la germinación total, pero implicó una germinación más rápida. El año de cosecha afectó a la germinación tanto de los cariopses como de las unidades de dispersión. Los resultados muestran que el comportamiento germinativo de los materiales analizados de *Setaria lachnea* fue condicionado por el genotipo, el año de cosecha, las condiciones hídricas previas a la incubación y el nivel de nitratos durante la incubación.

Abstract. The germination behavior of dispersal units and caryopses was analyzed in three populations of *Setaria lachnea* (Nees) Kunth (Santa Fe, sub-humid central region of Argentina, La Pampa, temperate semi-arid region, and Jujuy, sub-humid northern region, m. o. s. 1650). In order to discriminate between the effects of barriers to the entrance of water and oxygen from the effects of inhibitors, seeds were incubated under the following treatments: I) dressed caryopses with their covers (spikelets), II) naked caryopses together with their covers, and III) naked caryopses. The effects of year of seed harvest, KNO_3 as germination substratum, and osmotic potential of the solution (PEG 25 %) on germination behavior were studied in one of the populations (Jujuy). The population from Santa Fe showed the highest germination (42%), while the population of Jujuy had the lowest (15%). This differential behavior was explained by genetic variation. The main cause of dormancy in these populations was the presence of inhibitors in the seed covers rather than the barrier effect. While KNO_3 as substratum reduced germination of both dispersal units and caryopses, PEG increased initial germination. The effect of year of harvest was significant. Germination behaviour depends on genotype, year of harvest, osmotic pre-conditioning, and nitrate level. The possible ecological implications of these results are discussed in relation to rangeland rehabilitation by the reseeded of this forage grass specie.

Introducción

La *Moha perenne*, *Setaria lachnea* (Nees) Kunth (sin: *Setaria leiantha* Hackel) es una gramínea nativa

ampliamente distribuida en Argentina (Pensiero 1993). Esta especie se caracteriza por su perennidad, velocidad de crecimiento y por vegetar durante el período libre de heladas, en un amplio rango de tipos de suelos. Diversos autores han destacado su producción y calidad forrajera (Covas y Frecentese 1983, Rabotnikof et al. 1986a,b, Guaita et al. 1989) y sus características como productora de semillas (Covas & Frecentese 1983, Pensiero et al. 1995). Covas (1978) señala la importancia de esta especie como forrajera y aconseja su estudio y conservación en bancos de germoplasma. Díaz et al. (1970) consideran que los pastizales donde esta especie es dominante son los más productivos del noroeste argentino. Para distintas poblaciones de esta especie, Pensiero (1995) halló que el 67% de las espiguillas contenían cariopses, un valor alto para especies megatérmicas. Hacker y Jones (1971) estimaron que para *Setaria sphacelata* sólo un 5-7 % de la producción potencial de semillas era cosechada.

No obstante sus rasgos destacables, una de las principales limitantes para la difusión de esta especie se encuentra en su bajo poder germinativo. Pensiero (1995) halló que el promedio de germinación en poblaciones de *Setaria lachnea* de Argentina oscilaba en un rango de 6-38%. Ensayos realizados sobre las características reproductivas de poblaciones de esta especie, mostraron que las semillas provenientes de una autopolinización forzada mostraban una mayor germinación (15%) respecto a las provenientes de polinización libre (8,5%) (Pensiero et al. 1995). Estos autores adjudicaron los bajos niveles de germinación a la presencia de dormición, dado que hallaron muestras con altos niveles de viabilidad (80%). La presencia de dormición fue señalada para *Setaria viridis* (Vanden Born 1971, Schreiber y Oliver 1971) y *Setaria lutescens* (Norris y Schoner 1980, Lehle et al. 1983). Norris y Schoner (1980) hallaron que la germinación de poblaciones de *Setaria lutescens* variaba según la procedencia y aumentaba notoriamente luego de los 4-16 meses de su cosecha.

La presencia de dormición en una proporción alta de semillas de una especie no domesticada es un fenómeno usual (Heise 1988) y generalmente se la considera un modo de garantizar mejores condiciones ambientales para el éxito de su perpetuación (Harper 1977). Las semillas de especies no domesticadas poseen variados mecanismos de dormición (Bazzaz 1979). Entre ellos, las estructuras que protegen a la semilla pueden interferir con la absorción de agua e intercambio gaseoso (Whiteman y Mendra 1981, West y Marousky 1989), o contener inhibidores que afecten en distinto grado a la germinación (Ahring et al. 1975). En tal sentido, Ahring et al. (1975), demostraron que la remoción manual de dichas estructuras produjo un aumento de la germinación inicial y total de las semillas de especies del género *Bothriochloa*. Aunque es frecuente que los mecanismos que impiden la germinación se hallen en las estructuras que protegen las semillas (Hilhorst 1995), para *Setaria lachnea* no se ha determinado el efecto de éstas sobre la germinación. Tanto para la domesticación de esta especie, como para el conocimiento de su autoecología, resulta crucial estudiar el comportamiento germinativo de sus unidades de dispersión y cariopses.

Pensiero (comunicación personal) halló para algunas especies del género *Setaria* un incremento en la germinación con el agregado de KNO_3 como sustrato. Popay y Roberts (1970) hallaron una asociación entre la emergencia de *Senecio vulgaris* y el contenido de nitratos del suelo. Bazzaz (1979) considera que este tipo de respuesta estaría asociada a la percepción por parte de la semilla de señales de disturbios ambientales, los cuales pueden producir incrementos en los niveles de nitratos. Habiendo observado poblaciones de *Setaria lachnea* en ambientes disturbados como los costados de las rutas, resulta de interés estimar la respuesta de sus semillas al agregado de nitratos como sustrato.

Taylorson (1986), a través de pretratamientos que implicaban someter a las semillas a potenciales de agua negativos durante la imbibición (-0.5 Mpa) con soluciones de poliethylenglycol (PEG), halló incrementos en la germinación de *Setaria faberi*. Según este autor estos resultados podrían ser interpretados como una respuesta de la especie al "stress" hídrico. En otras gramíneas forrajeras se hallaron incrementos en la germinación inicial y total al pretratar sus semillas con soluciones osmóticas (Schrauf et al. 1995, Emmerich y Haedergree 1996, Muller 1996). Aunque resulta más claro analizar los efectos fisiológicos de las soluciones osmóticas (Bradford 1986) que a escala ecológica, ha sido remarcado que el "stress" hídrico a que está sometida la semilla en el suelo opera a través de los ciclos de humedad y secado (Freiser et al. 1983, Allen et al. 1995), y la respuesta a los pretratamientos con soluciones osmóticas se asociaría a dichos eventos (Taylorson 1986).

Los pastizales de la Argentina se caracterizan por presentar distinto grado de deterioro, posiblemente ocasionado por el pastoreo continuo de herbívoros (Deregibus 1988, Soriano 1991). El

éxito en la restauración de los campos en pastoreo depende del conocimiento que se obtenga de las gramíneas nativas que los integran (Tietema et al. 1991). Si la resiembra de una especie es considerada, resulta necesario el estudio de los patrones de dormición de sus unidades de dispersión y cariopses (Veenendaal y Ernst 1991), así como la respuesta a diferentes señales ambientales.

Se posee la hipótesis principal que el comportamiento germinativo varía de las unidades de dispersión a los cariopses, dependiendo a su vez del genotipo que se analice. Como hipótesis secundaria se considera que el comportamiento germinativo de un genotipo se modifica según las condiciones previas a la incubación o durante la misma. El objetivo del presente trabajo es determinar la existencia de efectos genéticos sobre la germinación y su interacción con la presencia de las estructuras (glumas y glumelas) que protegen al grano y constituyen las unidades de dispersión, intentando discriminar si éstas representan una barrera que impide la absorción de agua e intercambio gaseoso, o si las mismas contienen inhibidores que afectan la germinación. Por otra parte, se pretende estimar el efecto de: diferentes años de cosecha, pre-imbibición con soluciones de poliethylenglycol y KNO_3 como substrato sobre el comportamiento germinativo.

Materiales y Métodos

Se analizó el comportamiento germinativo de tres poblaciones de *Setaria lachnea*, estimándose la germinación total como la proporción de plántulas normales obtenidas luego de 28 días de incubación, mientras que la germinación inicial se estimó a través del índice de Maguire (1962). Se consideró dormición a la inhabilidad de las semillas para germinar aún cuando las condiciones ambientales resulten favorables para la germinación (Egley 1995). Las poblaciones analizadas fueron: una proveniente de la provincia de Jujuy, Dpto. La Capital, ruta 9, Lozano, 1580 m.s.m., 16-11-1987 (Nicora et al. 8755 -SF-), otra de la provincia de Santa Fe, Dpto. La Capital, Constituyente, 11-I-1987 (Pensiero 2784 -SF-), y la tercera perteneciente a la provincia de La Pampa, solicitada al INTA Anguil, bajo la denominación "Selección Anguil".

Estos materiales fueron multiplicados en el campo experimental de la Facultad de Agronomía y Veterinaria (UNL). Las semillas analizadas constituyeron la segunda generación de multiplicación en el campo experimental, reduciéndose de este modo los efectos de ambiente materno. Con similar objetivo, para cada ensayo se cosecharon inflorescencias contemporáneas.

En el Ensayo A, para cada una de las poblaciones se realizaron los siguientes tratamientos: I. Control: espiguillas (cariopse con sus envolturas -glumas y glumelas-). II. Cariopse desnudo más los restos de sus envolturas (las envolturas fueron separadas manualmente y colocadas en la misma caja de Petri). III. Cariopse desnudo sin sus envolturas. Se realizaron tres repeticiones por tratamiento, y en cada una de ellas se colocaron 30 semillas en cajas de Petri en estufa a 27EC "2E, durante 28 días. Para el cálculo de las causas de no germinación se procedió de la siguiente manera: Ninguna: $a = I$; Barrera causada por las envolturas: $b = II - I$; Presencia de inhibidores en las envolturas: $c = III - II$.

En el Ensayo B, sobre semillas producidas al año siguiente del Ensayo A y de la procedencia de JUJUY se estimó el comportamiento germinativo en condiciones similares al Ensayo A de los siguientes 6 tratamientos: I Control: cariopses con y sin envolturas. II PEG: cariopses con y sin envolturas pre-embtidas en una solución de poliethylenglycol (PEG 6000) al 25 % siguiendo la metodología de Schrauf et al. (1995). III KNO_3 : cariopses con y sin envolturas colocadas a germinar en una solución de KNO_3 al 0.2% (Johnston y Miller 1969) como substrato.

En ambos ensayos las semillas fueron cosechadas durante enero-febrero y almacenadas por un período de tres meses (marzo a mayo) a temperatura ambiente y baja humedad atmosférica (Herbario FAVE). Para estimar los efectos genéticos (procedencias), tratamientos (desglumados) y su interacción, se aplicó un ANVA factorial, habiendo transformado en percentiles a la germinación total (Blanco et al. 1995). Similar análisis se aplicó para el ensayo B, en el que los factores fueron envolturas y tratamientos. Para estimar el efecto del año de cosecha se comparó dentro de la población de JUJUY el comportamiento germinativo de las semillas de ambos ensayos con y sin envolturas. Se comprobó la normalidad de la distribución de las variables mediante la prueba de Wilk-Shapiro y la homogeneidad

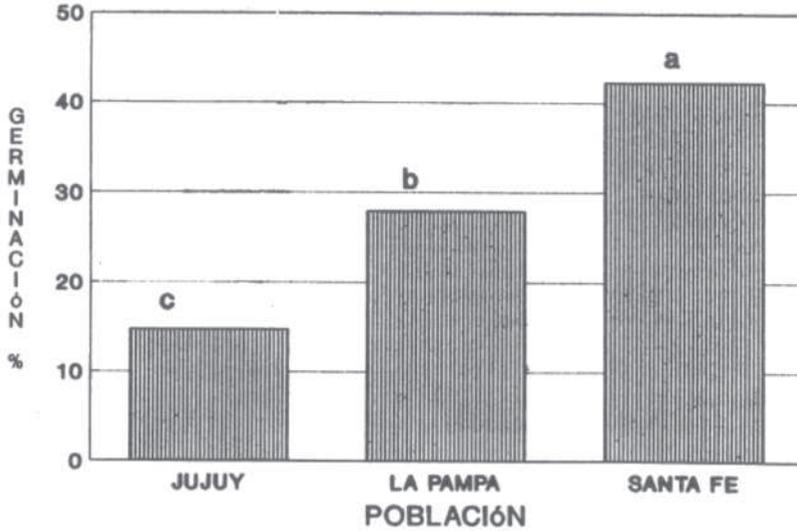


Figura 1. Promedio de la germinación total (%) de las poblaciones (letras distintas indican diferencias significativas, $P < 0.05$).

Figure 1. Mean total germination (%) of the populations (different letters indicate significant differences, $P < 0.05$).

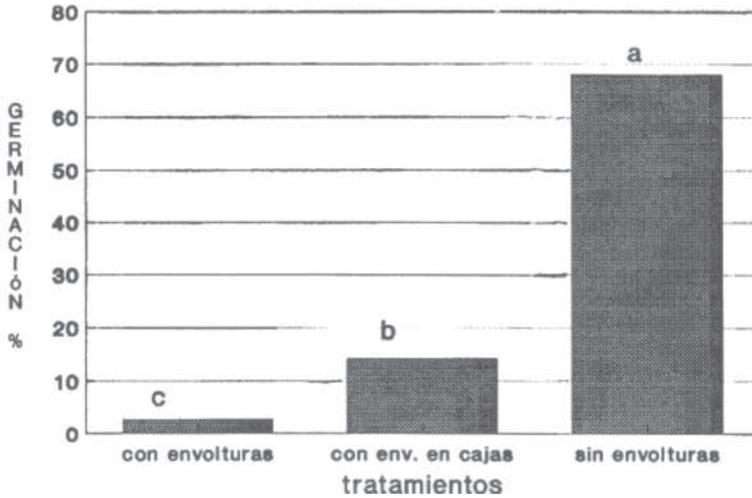


Figura 2. Promedio de germinación total (%) de los tratamientos.

Figure 2. Mean total germination for different treatments.

de la varianza por la prueba de Baralet.

Resultados y Discusión

Las tres poblaciones se diferenciaron en su comportamiento germinativo (Figura 1). La población de Jujuy, que se ha destacado como forrajera en otros ensayos (Giavedoni, comunicación personal), aquí presentó una deficiente germinación. Según Martín et al. (1995), el polimorfismo en la germinación puede obedecer a variaciones somáticas entre las semillas provenientes de una planta madre, o a diferencias genéticas entre plantas de distintos fenotipos. Si se considera que el ambiente materno y

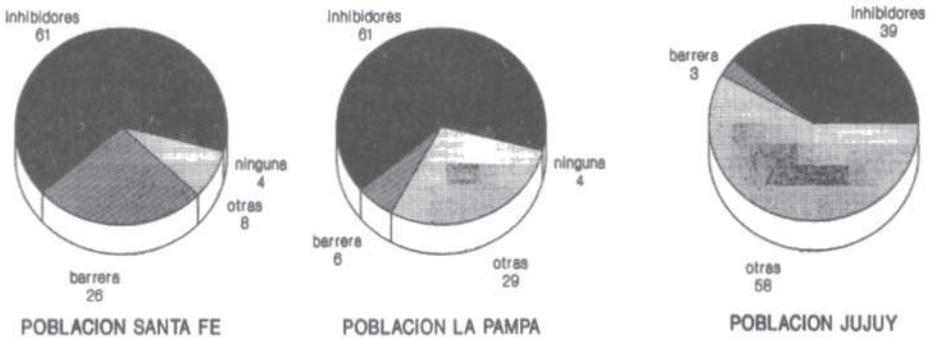


Figura 3. Causas de no germinación de las unidades de dispersión para cada población. **Figure 3.** Causes of non-germination of dispersal units for each population.

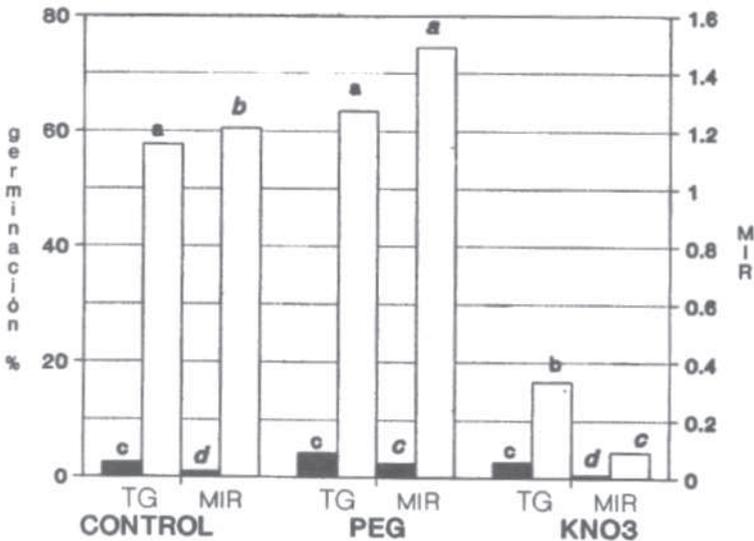


Figura 4. Efecto de tratamientos (PEG: pre-imbibición con solución osmótica, KNO₃: como sustrato, y control) sobre la germinación total (GT) e inicial (MIR) en la población de Jujuy. Unidades de dispersión (■) y cariopses (□). Letras distintas indican diferencias significativas, tipo normal para GT y cursivo para MIR, P<0.05.

Figure 4. Treatment effects (PEG: pre-imbibition with an osmotic solution, KNO₃ as substratum, and control) over total germination (GT) and initial germination (MIR) in the Jujuy population. Dispersal units (■) and caryopses (□). Different letters indicate significant differences, normal font for GT and italics for MIR, P<0.05.

las condiciones de incubación fueron similares, puede inferirse una base genética en las diferencias entre las poblaciones. En tal sentido, Norris y Schoener (1980) atribuyeron a un control genético las diferencias fisiológicas que afectaban la germinación en biotipos de *Setaria lutescens*. Coincidentemente, Pensiero (1995) halló variación en el comportamiento germinativo de 10 especies argentinas del género *Setaria*, encontrando además, diferencias fenotípicas significativas entre procedencias de *Setaria lachnea*. Esta información indicaría que es posible seleccionar a favor de un mejor comportamiento germinativo.

Los tratamientos del Ensayo A difirieron significativamente entre sí (Figura 2): la eliminación de las envolturas incrementó la germinación total. Reeder (1977) y Ernst et al. (1991) coinciden que las

envolturas (glumelas: lemma y pálea) tendrían un efecto deletéreo sobre la germinación de las gramíneas panicoides, ya que las mismas constituirían una barrera física al pasaje de oxígeno o agua. Schrauf et al. (1995) hallaron que esta barrera era sólo importante para la germinación de *Paspalum dilatatum* ante temperaturas subóptimas. Por otra parte, Ahring et al. (1975) y Okada (1985), hallaron para especies del género *Bothriochloa* y *Panicum disticum* respectivamente, que la dormición impuesta por las coberturas de las semillas se debía principalmente a la presencia de inhibidores en ellas.

En trabajos previos, Pensiero et al. (1995), hallaron que la mayoría de las semillas que no germinaban se mostraban viables, por lo que la no germinación estaría indicando presencia de dormición. En las condiciones del presente ensayo, la presencia de inhibidores en las envolturas que protegen a los cariopses resultaría el principal factor determinante de la dormición de las semillas (Figura 3). Las barreras físicas, impuestas por las envolturas, tendría escasa magnitud con excepción de la procedencia de Santa Fe (26%, Figura 3); mientras que la dormición debido a otras causas no contempladas en el presente ensayo fueron importantes para la procedencia de Jujuy (59%, Figura 3). Hilhorst (1995) enfatiza que los inhibidores no sólo se encuentran en las envolturas, sino también en el mismo cariopse (i.e. embrión, endosperma).

Al comparar la germinación total entre años de cosecha dentro de la población JUJUY se hallaron diferencias significativas (Germinación total sin envolturas año 1: 41 % b año 2: 58% a; con envolturas año 1: 0 % d año 2: 2.5% c [letras distintas P<0.05]). Durante la formación de las semillas en el primer año llovió 71mm y en el segundo año 145mm. Ernst et al. (1991) compararon en *Setaria verticillata* el comportamiento germinativo de las unidades de dispersión y cariopses entre un año seco y uno lluvioso, hallando un mayor nivel de dormición en los que procedían de un año seco. Los efectos del ambiente materno no necesariamente implican una respuesta adaptativa (Fenner 1991). No obstante, Hacker y Ratcliff (1989) al hallar un mayor nivel de dormición en semillas de ambientes más áridos la interpretaron como una adaptación a la sequía.

Cuando se analizó el efecto de los tratamientos de PEG y KNO_3 se halló que la germinación total no fue modificada por el pretratamiento con PEG pero sí por el substrato con KNO_3 (Figura 4). En este tratamiento se observó una disminución en la germinación de los cariopses sin envolturas. Goudey et al. (1988) hallaron que una concentración externa de nitratos podría tener efectos inhibitorios sobre la germinación. Similar respuesta hallaron Schrauf et al. (1995) en *Paspalum dilatatum*, mientras que Burton (1940) halló que la fertilización a la siembra en *Paspalum notatum* implicaba una menor emergencia de plántulas. Wedin y Tilman (1993) hallaron variación en la capacidad de colonizar de distintas especies ante un gradiente de nitrógeno. Quizás este resultado explique en parte la amplia difusión de Moha perenne en suelos poco fértiles. Tanto las unidades de dispersión como los cariopses al ser pretratados con PEG mostraron una germinación más rápida (estimada por MIR) (Figura 4). Harper (1977) y Grime (1979) consideran que un establecimiento rápido puede tener una importancia considerable sobre la dinámica de la competencia debido a que conlleva una diferencia en el tamaño de las plantas y en la captura de recursos. Consecuentemente el pre-tratar las semillas de Moha perenne con PEG podría acarrearles una mayor probabilidad de establecerse.

Si se planifica la mejora de un pastizal a través de la re-introducción de esta valiosa forrajera, como generalmente la siembra o intersembrado se realiza cuando las condiciones son favorables para su establecimiento, resulta necesario eliminar o reducir la dormición de las semillas sembradas (Veenedaal y Ernst 1991). La manipulación del ambiente materno y la aplicación de algún método de desglumado mecánico incrementarían la germinación; esto último sería especialmente válido para la población de Santa Fe.

Bibliografía

- Ahring, R.M., J. D. Estin y C. S. Carrison. 1975. Seed appendages and germination of two Asiatic Bluestems. *Agron. J.* 67: 321-325.
- Allen P.S., D.B. White y A.H. Markhart 111. 1993. Germination of perennial ryegrass and annual bluegrass seeds subjected to hydration-dehydration cycles. *Crop Sci.* 33:1020-1025.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:351-371.

- Blanco, M.A., G.E. Schrauf y V.A. Deregibus 1995. Efectos de condiciones de incubación y pre-incubación sobre el comportamiento germinativo de poblaciones *Paspalum dilatatum* de la Pampa deprimida-Argentina. *Ecología Austral* 5:149-155.
- Bradford, K.J. 1986. Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions. *HortScience* 21:1105-1112.
- Burton, G.W. 1940. The establishment of bahia grass. *J. Am. Soc. Agron.* 32:545-549.
- Covas, G. 1978. Forrajeras indígenas. especies que requieren un plan de conservación de germoplasma. *Ciencia e Investigación* 34: 209-213.
- Covas, G. y M. Frecentese. 1983. *Setaria leiantha* Hackel, un pasto nativo para integrar pasturas perennes en la región semiárida. *Agrarius* 1: 16-17.
- Deregibus, V.A. 1988. La importancia de los pastizales naturales en nuestro país, situación presente y perspectivas futuras. *Rev. Arg. de Prod. An.* 8: 67-78.
- Díaz, H.B., E.D. Lagomarsino, I. Prette y J.C. Rodríguez Rey. 1970. Productividad de las pasturas naturales en zonas ganaderas de Tucumán. *Rev. Agr. N.O.Argentino*, VII:675-726.
- Egley, G.H. 1995. Seed germination in soil: dormancy cycles. In: *Seed development and germination* J.Kigel & G.Gallili. pp. 529-543.
- Emmerich, W. E. y S. P. Haedegree. 1996. Partial and full dehydration impact on germination of 4 warm-season grasses. *J. Range Manage.* 49:87-92.
- Ernst, W.H.O., A.T. Kuiters y D.J. Tolsma. 1991. Dormancy of annual and perennial grasses from a savanna of southeastern Botswana. *Acta Oecologica* 12:727-739
- Fenner, M. 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. A review. *Seed Sci. Res.* 1:75-84
- Frasier, G.W., J.R. Cox y D.A. Woolhiser 1985. Emergence and survival response of seven grasses for six wet-dry sequences. *J. Range Manage.* 38:372-377.
- Goudey, J.S., H.S. Saini y M.S. Spencer. 1988. Role of nitrate in regulating germination of *Sinapsis arvensis* L. *Plant Cell and Environment* 11:9-12
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. Chichester England.
- Guaíta, M.S., H.H. Fernandez y I.N. Tiranti. 1989. Calidad forrajera de *Setaria leiantha* en estado reproductivo. *Rev. UNRC* 9: 105-108.
- Hacker, J.B. y R.J. Jones 1971. The effect of nitrogen fertilizer and row spacing on seed production in *Setaria sphacelata*. *Tropical Grasslands* 5:61-73.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic press, London. 892 pp
- Heise, C. B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37:77-81.
- Hilhorst, H.W.M. 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research* 5: 61-73.
- Johnston, M.E.H. y J.G. Miller. 1964. Investigations into techniques for the germination of *Paspalum dilatatum*. *Proc. Int. Seed Test. Ass.* 29:145-148.
- Maguire, J.D. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Sci.* 2:176-177.
- Martin, A., V. Grzeskowiak y S. Puech. 1995. Germination variability in three species in disturbed Mediterranean environments. *Acta Oecologica* 16: 479-490.
- Muller, D.M. 1996. Germination and root growth of four osmoconditioned cool-season grasses. *J. Range Manage.* 49: 117-120.
- Norris, R.F. y C.A. Schoner. 1980. Yellow Foxtail (*Setaria lutescens*) biotype studies: Dormancy and germination. *Weed Science* 28:159-163.
- Okada, T. 1985. Studies on green panic seed: VIII. Improvement of germination. *Journal of the Japan Society of Grassland Science* 31: 6-10.
- Pensiero, J. F. 1993. Notas sobre el género *Setaria* (*Poaceae: Paniceae*). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 29: 53-66.
- Pensiero, J.F. 1995. Sinopsis morfológica y taxonómica de las especies sudamericanas del género *Setaria* (*Poaceae, Paniceae*). Tesis doctoral. Fac. Cs. Exactas, Físicas y Nat. Universidad Nacional de Córdoba. 326 pp.
- Pensiero, J. F., G.D. Marino y G.E. Schrauf. 1995. Características reproductivas de *Setaria lachnea* (Nees) Kunth (*Poaceae, Paniceae*). *Revista de la Facultad de Agronomía -UBA-* 15: 59-66.
- Popay, A.I. y E.H. Roberts. 1970. Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik and *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behaviour. *J. Ecol.* 58:123-139.
- Rabotnikof, C.M., O.A. Hernández, N.P. Stritzler, M. Gallardo, E. Funes y C.A. Villar. 1986a. Evaluación de especies forrajeras estivales en la región pampeana semiárida. Determinación de pared celular, lignina y desaparición de materia seca en bolsitas de *Bothriochloa intermedia*, *Eragrostis curvula*, *Digitaria eriantha*, *Panicum antidotale* y *Setaria leiantha* bajo condiciones de diferimiento. *Rev. Agr. Prod. Anim.* 6: 47-56.
- Rabotnikof, C.M., N.P. Stritzler y O.A. Hernandez. 1986b. Evaluación de especies forrajeras estivales en la región pampeana semiárida. II. Determinación de producción de materia seca, persistencia, proteína y digestibilidad

- in vitro de *Bothriochloa intermedia*, *Digitaria eriantha*, *Setaria leiantha*, *Eragrostis curvula* y *Panicum antidotale* bajo condiciones de diferimiento. Rev. Arg. Prod. Anim. 6: 57-66.
- Reeder, J.R. 1977. The germination flap in certain *Gramineae*. Madroño 24: 123-124.
- Schreiber, M.M. y L.R. Oliver 1971. Two new varieties of *Setaria viridis*. Weed Sci. 18:424-427.
- Schrauf, G.E., P.S. Cornaglia, V.A. Deregibus y M.G. Ríssola. 1995. Improvement in germination behaviour of *Paspalum dilatatum* Poir. seeds under different pre-conditioning treatments. New Zealand J. Agr. Res. 38:501-509.
- Soriano, A. 1991. Río de La Plata grasslands. In: R.T. Coupland Ed. Ecosystems of the world VIII. Natural Grasslands. Elsevier p. 367-407.
- Taylorson, R.B. 1986. Water stress-induced germination of Giant Foxtail (*Setaria faberi*) seeds. Weed Science 34: 871-875
- Tietema, T., D.J. Tolsma, E.M. Veenendaal y J. Schroten. 1991. Plant responses to human activities in the tropical savanna ecosystem of Botswana. In: Rozema, J. y A.C. Verkleij (eds.): Ecological responses to environmental stresses. 262-276. Kluwer Academic Publishers, The Hague.
- Vanden Born, W.H. 1971. Green foxtail: seed dormancy, germination and growth. Can. J. Pl. Sci. 51:53-59.
- Veenendaal, E.M. y W.O. Ernst. 1991. Dormancy patterns in accessions of caryopses from savanna grass species in South Eastern Botswana. Acta Bot. Neerl. 40: 297-309
- Wedin, D. y D. Tilman 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient initial conditions and mechanisms of competition Ecol. Monographs 63 199-229.
- West S.H. y F. Marousky. 1989. Mechanism of dormancy in Pensacola bahiagrass. Crop Sci. 29:787-791.
- Whiteman, P.C. y K. Mendra. 1981. Effect of storage and seed treatments on germination of *Brachiaria decumbens*. Seed Sc. and Technol. 10: 233-242.

Recibido: Diciembre 22, 1997

Aceptado: Mayo 22, 1998