

Variabilidad fenotípica en progenies de *Bromus catharticus* Vahl. originadas de flores chasmógamas y cleistógamas (1)

María V García y MJ Arturi

Area de Genética y Mejoramiento Animal y Vegetal, Departamento de Biología y Ecología, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de La Plata, CC 31 (1900) La Plata, Argentina.

Recibido 15 de Mayo de 1992, aceptado 28 de Septiembre de 1992.

RESUMEN

El objetivo del trabajo fue analizar el sistema de fecundación natural en la cebadilla criolla (*Bromus catharticus* Vahl.) investigando diferencias de variabilidad dentro de pares de progenies originadas de flores chasmógamas (CH) y cleistógamas (CL). En la experiencia realizada se observó un leve predominio de mayor variabilidad en progenies CH, considerando en conjunto los caracteres: días hasta aparición de panoja, días hasta macollamiento, longitud de macollas, longitud de panojas, número de nudos, ancho de lámina, largo de lámina y número de espiguillas por panoja.

La segregación observada en progenies CL, para el carácter "hábito de crecimiento", sugiere una proporción de fecundación cruzada mayor que la informada en la literatura. La mayor calidad germinativa de las semillas de origen CH indicaría un mecanismo de ventaja adaptativa de los heterocigotas, para introducir en la población nuevas combinaciones genotípicas.

Palabras claves: *Bromus catharticus* Vahl., sistema de fecundación, floración chasmógama, floración cleistógama, variabilidad.

Phenotypic variability in progenies from chasmogamous and cleistogamous flowers of *Bromus catharticus* Vahl.

SUMMARY

The aim of this research was to analyze the breeding system of *Bromus catharticus* Vahl. searching for differences of variability within progenies originated from both chasmogamous (CH) and cleistogamous (CL) flowers. Data showed a minor tendency of increased variability in CH progenies for the traits: "days to panicle emergence", "days to tillering", "tiller length", "panicle length", "nodes number", "leaf width", "leaf length" and "number of spikelets per panicle".

The segregation observed in CL progenies for the trait "growth habit" suggests an outcrossing rate larger than that reported in the literature. The better germination quality of CH seeds should mean an adaptative advantage of heterozygotes, useful to introduce new genotypes into the population.

Key words: *Bromus catharticus* Vahl., breeding system, chasmogamous flowers, cleistogamous flowers, variability.

(1) Trabajo realizado con subsidios del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PID 3-0797/88) y de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.

INTRODUCCION

Bromus catharticus Vhal. (cebadilla criolla) es una gramínea indígena de la estepa pampeana de indudable importancia como forrajera, tanto en campos naturales como en pasturas artificiales. Por ese motivo ha recibido atención de fitomejoradores interesados en la selección de formas más productivas y mejor adaptadas. Surge, entonces, como requisito básico profundizar el análisis del sistema de fecundación y sus consecuencias genéticas y fenotípicas.

La cebadilla criolla se comporta como una especie preferentemente autógama y presenta la particularidad de producir, por influencia fotoperiódica, flores chasmógamas (CH) o cleistógamas (CL), según la época del año. La chasmogamia se ha observado en un período que se inicia a fines de Julio y concluye a principios de Octubre, con excepción de las cebadillas sembradas después de Abril, cuya chasmogamia puede prolongarse hasta Noviembre. Este período corresponde a longitudes del día de 10 h 30 min a 12 h 30 min. Antes y después de esos límites se observa cleistogamia exclusivamente (Ragonese y Marcó, 1943).

En la época del año en que se registra chasmogamia, las espiguillas son grandes, abiertas y bien desarrolladas. Las panojas emergen completamente fuera de las vainas antes de la antesis y las anteras maduras son grandes, derraman polen y sobresalen de las glumelas, que se presentan abiertas. En cambio, cuando se observa cleistogamia, las espiguillas son cerradas y menos desarrolladas. La antesis se produce apenas salen las panojas fuera de la vaina, las anteras maduras son muy pequeñas y las glumelas de todas las flores permanecen cerradas (Ragonese y Marcó, 1941). Usualmente la planta produce también panojas mixtas, donde se encuentran

flores de ambos tipos.

El período de chasmogamia ofrece, por lo tanto, la posibilidad de fecundación cruzada en cierto grado, con las consecuencias genéticas de mantener una proporción de loci heterocigotas y promover nuevas recombinaciones. Este sistema de floración mixta es frecuente entre las gramíneas (Clay, 1982) y se lo encuentra también en otras familias. Lord (1981) ha informado que por lo menos 287 especies de 56 familias son productoras de flores CH y CL.

El objetivo de este trabajo fue analizar el eventual sistema de fecundación en la cebadilla criolla, sobre la base de establecer si existen diferencias de variabilidad dentro de las progenies originadas de las flores CH y CL de una misma planta madre. Se trabajó con la hipótesis que, existiendo alogamia potencial debido a la floración CH, sería esperable observar mayor variabilidad dentro de las progenies de tales flores, mientras que las de origen CL se mantendrían con mayor uniformidad.

MATERIALES Y METODOS

La experiencia fue realizada en el campo experimental de Genética de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de La Plata. Se utilizaron 17 panojas de floración mixta, tomadas de la colección del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina y correspondientes a parcelas experimentales originadas de poblaciones naturales situadas en Pehuajó, 9 de Julio, Bragado y Castelli (Provincia de Buenos Aires). En cada panoja los flósculos fueron clasificados, con auxilio de una lupa binocular, en cuatro grupos: 1) sin anteras remanentes; 2) con anteras remanentes grandes; 3) con anteras remanentes medianas y 4) con anteras

remanentes pequeñas. Se consideró a los grupos 1) y 2) pertenecientes a flores CH, 3) de clasificación dudosa y 4) pertenecientes a flores CL. Para la experiencia se utilizaron semillas de los grupos 1) y 4), por considerarse que representan con mayor seguridad los dos tipos de floración.

Con el material disponible, previamente tratado con un fungicida, se realizaron dos tipos de siembra: una de asiento, directa a campo, en golpes distanciados a 0,20 m sobre surcos espaciados a 0,30 m y, otra, en macetas ubicadas dentro de un invernáculo para su posterior trasplante.

Para el ensayo a campo (de asiento), la siembra se realizó los días 14 y 15 de Junio de 1990 y el material se dispuso apareando las parcelas de origen CH y CL de la misma panoja. La siembra en macetas se realizó el 22 de Junio con semillas de las panojas Pehuajó-4, Pehuajó-5, 9 de Julio-6, Bragado-12 y Castelli-17. Una vez en estado de plántula fueron transplantadas al campo, en la vecindad del ensayo anterior, adoptando el diseño de parcelas apareadas.

Tanto en el material sembrado de asiento como en el de trasplante se realizaron observaciones individuales por planta en cada progenie. Sobre la parcela se registraron observaciones: de germinación, "hábito de crecimiento" (erecto y semi-erecto o postrado), "días hasta macollamiento" y "días hasta aparición de panoja", considerando para estas dos últimas observaciones el período transcurrido desde la siembra.

A partir del 26 de Octubre se comenzó a cortar una macolla reproductiva por planta. Sobre cada una se realizaron las siguientes mediciones: "Longitud de macolla (cm)", "longitud de panoja (cm)", "número de nudos", "ancho de lámina (cm)", "largo de lámina (cm)" y "número de espiguillas por panoja". Las observaciones "ancho de lámina" y "largo de

lámina" se tomaron sobre la hoja bandera.

El análisis de los datos obtenidos comprendió el cálculo de varianzas para los caracteres fenológicos y morfológicos considerados. Para discernir significación estadística entre varianzas de pares de progenies del mismo origen materno se aplicó la prueba de F. En el caso de datos de germinación para los mismos pares de progenies se aplicó la prueba no paramétrica del signo, utilizando como criterio para definir significación estadística la ecuación $\chi^2 = (n_1 - n_2)^2 / (n_1 + n_2)$ (Steel y Torrie, 1980). El valor n_1 representa la cantidad de pares de progenies en los cuales el poder germinativo de las semillas CH fue mayor, en tanto que n_2 se asigna a los pares con diferencias a favor de las semillas CL.

RESULTADOS

Como puede observarse en la Tabla 1, los porcentajes de germinación de las semillas de origen CH y CL, en la siembra a campo, resultaron superiores para las primeras en 12 pares de progenies; en 4 pares la germinación fue mayor en semillas CL y en el restante no hubo diferencias. La aplicación de la prueba del signo para muestras apareadas resultó en un valor de $\chi^2 = 4.0$, significativo al nivel $p = 0.05$. En las semillas sembradas en maceta en el invernáculo, la germinación fue cercana al 100% para todas las muestras, sin diferencias entre CH y CL.

El registro del carácter "hábito de crecimiento" fue tomado sobre la progenie CL como indicador para inferir el grado de homocigosis del material paterno. Cuatro de las procedencias (23,5%) mostraron segregación para ese carácter, con un predominio de plantas erectas y semi-erectas sobre las postradas (Tabla 2).

Las varianzas calculadas a partir de los

Tabla 1: Porcentaje de germinación en semillas de origen CH y CL.
Germination percentage in CH and CL seeds.

Población panoja	Flósculos Chasmógamos		Flósculos Cleistógamos		
	Semillas sembradas	Porcentaje germinación	Semillas sembradas	Porcentaje germinación	
Pehuajó	1	9	77,7	19	57,8
	2	100	79,0	13	53,8
	3	12	58,3	33	63,6
	4	100	80,0	48	83,3
	5	72	86,1	72	76,3
9 de Julio	6	100	95,0	60	93,3
	7	79	51,8	12	50,0
	8	60	45,0	15	13,3
	9	39	38,4	19	78,9
	10	11	63,6	13	46,1
Bragado	11	32	62,5	15	40,0
	12	72	65,4	72	69,4
	13	13	38,4	26	50,0
Castelli	14	44	54,5	36	25,0
	15	38	89,4	19	78,9
	16	15	53,3	42	40,4
	17	60	86,6	60	83,3

datos registrados para los caracteres "días hasta aparición de panoja", "días hasta macollamiento", "longitud de macolla", "longitud de panoja", "número de nudos", "ancho de lámina", "largo de lámina" y "número de espiguillas por panoja", se presentan en la Tabla 3. De los 136 pares de varianzas que se incluyen en esa Tabla, 10 muestran diferencias significativas de progenies CH sobre CL y 4 en sentido inverso.

DISCUSION

El conocimiento del sistema natural de fecundación resulta de particular interés para

obtener inferencias sobre la estructura genética de las poblaciones y para planificar, sobre bases racionales, eventuales programas de mejoramiento. En cebadilla criolla la existencia de dos tipos de floración facilita las bases para el establecimiento de un sistema reproductivo mixto, con proporciones variables de alogamia y autogamia. De acuerdo con trabajos previos (Cladera y von der Pahlen, 1984; Morant, 1990) la tasa de alogamia en esta especie se ubicaría en niveles no superiores al 2 %, propios de autógamas estrictas, con las consecuencias lógicas de alta homocigosis y baja variabilidad intra-familiar.

En el presente estudio diversos caracteres morfológicos y fisiológicos de la cebadilla

criolla han sido considerados para obtener información sobre el sistema reproductivo y la estructura genética. Para varios de ellos, consignados en la Tabla 3, el análisis de la variabilidad fenotípica en pares de progenies CH y CL no muestra una definición clara, aunque sí una tendencia en favor de mayor variación en las progenies CH, evidenciada por cierto predominio de diferencias significativas. En *Danthonia spicata*, una gramínea con producción mixta de flores, similar a *B. catharticus*, Clay y Antonovics (1985) tampoco encontraron marcadas desviaciones entre progenies CH y CL, sino solo una tendencia a mayor variabilidad en las CH.

En cambio, el carácter "hábito de crecimiento" permitió obtener definiciones más precisas, ya que fue posible clasificar las plantas del experimento en dos categorías erectas y semi-erectas o postradas. La variación en este carácter tiene una alta proporción de componente genético y su expresión es clara cuando las plantas se cultivan en baja densidad. Los resultados revelan segregación en aproximadamente el 23 % de las progenies de origen CL, indicando un nivel de heterocigosis en las poblaciones originales mayor que el que podría esperarse con una tasa muy baja de fecundación cruzada.

Las diferencias significativas entre los

porcentajes de germinación de semillas de origen CH y CL evidencian una mejor calidad germinativa en las primeras, que podría interpretarse como una ventaja adaptativa de los heterocigotas. Al respecto es interesante destacar que esas diferencias se apreciaron en el material sembrado de asiento y, por consiguiente, sujeto a mayor estrés ambiental durante el proceso germinativo. No sucedió lo mismo con las siembras bajo vidriera donde, como ya se ha mencionado, se registraron diferencias entre porcentajes de germinación de progenies CH y CL.

Por lo tanto, si bien para algunos caracteres cuantitativos no se registraron diferencias contundentes en favor de una mayor variabilidad promovida por la CH, puede inferirse por los datos de hábito de crecimiento y de germinación, que la fecundación cruzada y su consecuencia, el aumento de heterocigosis, juegan un papel de importancia en las estrategias adaptativas de la especie. Como dato complementario debe señalarse que empleando parte de la información sobre variabilidad obtenida en el experimento, se ha estimado una tasa mínima de alogamia en el orden del 10 al 20 % para el período de floración CH (García, 1991). Este valor debe ser considerado como provisorio y sujeto a reajuste con la incorporación de resultados adicionales.

Tabla 2: Hábito de crecimiento de las progenies de floración cleistógama (%)
Growth habit of cleistogamous progenies (%)

Población	Pehuajó				9 de Julio				Bragado				Castelli				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Panoja																	
Erectas y semi-erectas	100	100	100		76,1	85,7	50	100	100	100	100	100	100	100	100	58,8	100
Postradas				100	21,2	14,2	50									41,1	

Tabla 3: Varianzas de 8 caracteres en progenies originadas de floraciones CH y CL
Variances of 8 traits in CH and CL progenies

Progenie	Flor	N	DP	DM	LM	LP	NN	AL	LL	Exp
Pehuajó -1	CH	7	10,20	13,99	193,52	2,36	0,61	0,016	8,23	27,23
	CL	11	12,16	13,96	211,78	10,72*	0,27	0,011	7,29	21,37
Pehuajó -2	CH	79	25,47	141,24	154,87	10,20	0,53*	0,009	10,62	29,32
	CL	7	12,28	0	175,64	5,27	0,14	0,006	3,32	29,14
Pehuajó -3	CH	7	2,28	0	124,41	6,47	0,47	0,006	9,48	107,23
	CL	21	19,68*	12,59	113,58	15,86	0,35	0,012	23,78	88,34
Pehuajó -4	CH	80	14,74	2,52	153,36	15,46*	0,32	0,003	9,13	44,74
	CL	40	9,02	0	121,92	8,83	0,35	0,002	9,64	36,80
Pehuajó -5	CH	62	12,51	3,19	383,96	17,83	0,47	0,003	7,68	38,55
	CL	55	9,41	7,82*	271,24	11,28	0,43	0,003	7,91	49,21
9 de Julio -6	CH	95	10,00	25,40*	167,93	10,60	0,36	0,133*	29,94*	24,10
	CL	56	13,44	6,67	210,15	8,82	0,31	0,003	12,47	18,99
9 de Julio -7	CH	41	20,35	6,32	289,61	7,25	0,46	0,011*	9,24	46,90
	CL	6	6,28	14,69	146,16	8,41	0,29	0,002	9,94	77,75
9 de Julio -8	CH	27	21,68	87,45	415,91	31,27	0,64	0,008	15,65	56,28
	CL	2	0	0	9,24	21,77	0	0	14,04	40,48
9 de Julio -9	CH	15	14,06	10,26	157,29	9,10	0,39	0,021	7,99	56,83
	CL	15	29,63	11,66	245,32	10,39	0,42	0,011	15,80	53,95
9 de Julio -10	CH	7	43,14*	8,57	83,97	5,24	0,28	0,012	5,69	23,80
	CL	6	6,39	9,59	117,98	17,64	0,26	0,017	7,44	86,16
Bragado -11	CH	20	18,62	40,23	268,68	22,88*	0,68	0,005	15,90	63,03
	CL	6	5,99	23,99	70,05	4,66	0,56	0,010	4,91	50,66
Bragado -12	CH	50	33,30	60,91	140,42	12,10	0,57	0,003	22,12	39,81
	CL	50	26,23	68,91	204,14	15,88	0,66	0,002	26,40	42,96
Bragado -13	CH	5	21,49	14,69	535,21	12,26	1,19	0,019	7,81	40,99
	CL	13	9,56	12,56	291,65	22,51	1,25	0,004	23,32	73,25
Castelli -14	CH	24	25,41	107,73	300,24	20,54	0,43	0,006	12,80	47,08
	CL	9	13,24	62,99	148,7	21,13	0,52	0,006	13,35	24,24
Castelli -15	CH	34	17,00	10,48	148,11	8,95	0,34	0,011	15,17	77,95
	CL	15	15,68	12,59	232,90	18,47*	0,26	0,014	17,66	95,54
Castelli -16	CH	8	7,12	13,12	201,28	15,55	0,28	0,018	7,17	51,41
	CL	17	7,37	12,60	508,34	13,07	0,38	0,011	12,62	51,99
Castelli -17	CH	52	28,79	138,50*	210,74*	9,94	0,70	0,002	12,23	50,76
	CL	50	17,75	56,08	87,17	8,73	0,41	0,002	11,24	49,53

* Estadísticamente significativa al nivel p = 0,05
 * Significant at p = 0,05 level

DP = Días a aparición de macolla DP = Days to panicle emergency
 DM = Días a macollamiento DM = Days to tillering
 LM = Longitud de macolla LM = Tiller length
 LP = Longitud de panoja LP = Panicle length
 NN = Número de nudos NN = Nodes number
 AL = Ancho de lámina AL = Leaf width
 LL = Largo de lámina LL = Leaf length
 Exp = Nº de espiguillas / panoja Exp = Nº of spikelets / panicle

Con esa perspectiva, *Bromus catharticus* puede definirse como una especie preferentemente autógama y, como tal, es presumible que dentro de una población en su ambiente normal, la selección natural favorece los genotipos homocigotas de valor adaptativo cercano al óptimo. No obstante, poblaciones parcialmente alógamas contarían con la ventaja de generar una diversidad de genotipos por continua recombinación y segregación, de particular relevancia si el tamaño efectivo de las poblaciones fuera pequeño (Lande y Schemske, 1985). La mayor calidad germinativa demostrada por semillas de floración CH, re-

sultaría así una expresión fenotípica heterótica con función de favorecer la introducción de nuevas combinaciones génicas en la población, que aseguren una capacidad de respuesta a posibles cambios en el ambiente y, en relación con esto, una mayor aptitud para la colonización de nuevas áreas.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos a la Lic. Mónica B. Aulicino la provisión de semillas para realizar la experiencia.

BIBLIOGRAFIA

- Cladera JL and A von der Pahlen (1984) Genetic and population study of estereases on *Bromus catharticus* Vahl. Bol. Genético, INTA, 12: 25-30
- Clay K (1982) Environmental and genetic of cleistogamy in a natural population of the grass *Danthonia spicata*. Evolution 36: 734-741
- Clay K and J Antonovics (1985) Quantitative variation of progeny from chasmogamous and cleistogamous flowers in the grass *Danthonia spicata*. Evolution 39: 335-348
- García MV (1991) Sistemas de fecundación y variación genética en poblaciones de cebadilla criolla (*Bromus catharticus* Vahl.) Trabajo Final de Graduación. Univ. Nac. de Misiones, Argentina
- Lande K and DW Schemske (1985) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I-Genetic models. Evolution 39: 29-40
- Lord E (1981) Cleistogamy: A tool for the study of floral

- morphogenesis function and evolution. The Bot. Rev. 47: 421-449
- Morant AE (1990) Determinación del porcentaje de fecundación cruzada en cebadilla criolla (*Bromus catharticus* Vahl.) Resumen de Tesis de Magister en Mejoramiento Genético Vegetal. INTA. Pergamino, Argentina
- Ragonese AR y PR Marcó (1941) Observaciones sobre la biología floral de la cebadilla criolla. Rev. Arg. de Agronomía 8: 196-199
- Ragonese AR y PR Marcó (1943) Influencia del fotoperíodo sobre la formación de flores cleistógamas y chasmógamas en cebadilla criolla. Rev. Arg. de Agronomía 10: 178-185
- Steel RG and JH Torrie (1980) Principles and procedures of statistics. Mc Graw Book Company Inc.