

GERMINACION Y DUREZA SEMINAL EN *STYLOSANTHES* *HAMATA* (LEGUMINOSAE)

GERMINATION AND HARDSEEDDEDNESS IN *STYLOSANTHES* *HAMATA* (LEGUMINOSAE)

Orlando Guenni^{1,4}, Don F. Cameron², Les A. Edye³ y Calvin Rose⁴

Dirección actual: Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto y Departamento de Botánica Agrícola. Apartado 4579, El Limón, Maracay 2101, Venezuela

² CSIRO, División de Pastos y Cultivos Tropicales, Brisbane, Australia

³ CSIRO, División de Pastos y Cultivos Tropicales, Townsville, Australia

⁴ Universidad de Griffith, Facultad de Ciencias Ambientales, Brisbane, Australia

RESUMEN

En el presente estudio se investigó el efecto de la temperatura sobre la germinación y del ambiente sobre la formación de semillas duras en una leguminosa forrajera tropical, *Stylosanthes hamata*. En las distintas líneas estudiadas se encontró una germinación relativamente similar y constante sobre un rango amplio de temperaturas (22–45 °C). Esto indica que el rango actual de distribución natural de la especie podría no estar limitado por requerimientos específicos de temperatura para la germinación. Variaciones a partir de este patrón general de germinación pudieran estar relacionadas con requerimientos específicos del medio ambiente de crecimiento. Por otro lado se encontró una amplia variación dentro de la especie en relación a la proporción de semillas duras producidas por las distintas líneas estudiadas. Esta variación no estuvo relacionada con el lugar de origen. Independientemente del nivel de ploidía en la especie, el desarrollo de la impermeabilidad en la cubierta seminal fue estimulado en ambientes con altas temperaturas ambientales durante la floración y maduración de la semilla en la planta. Sin embargo, el grado de expresión de este tipo de latencia bajo diferentes condiciones ambientales parece estar en gran medida, controlado por el nivel de ploidia dentro de la especie. Se discute el papel ecológico de este tipo de latencia seminal dentro de la especie, y se postula que su marcada variación en las líneas tetraploides pudiera estar asociada con la alta habilidad competitiva de estas plantas al comportarse como malezas en sus hábitats de origen.

PALABRAS CLAVE: Dureza, germinación, impermeabilidad, latencia, semilla, *Stylosanthes*, temperatura.

ABSTRACT

In the present study, experiments were carried out to assess the effect of temperature on germination and of the environment on hardseededness development of a tropical pasture legume, *Stylosanthes hamata*. A relatively similar and constant germination response over a wide range of temperatures (22–45 °C) was found among different accessions within the species. This may indicate that the species' natural range of distribution is not at present limited by specific temperature requirements for germination. Variations from this general pattern of germination may be related to specific requirements of the growing environment. On the other hand, a wide range of variation for hard seed content was observed among the different studied accessions within the species. This variation was not related to the place of origin. In general, growing environments with a high field temperature during flowering and seed development promoted high levels of seed coat impermeability in the species. However, the degree of expression of this type of seed dormancy under different environmental conditions seems to be basically controlled by ploidy level within the species. The ecological implications of this type of seed dormancy in the species are discussed. It is postulated that the marked variation in hardseededness among tetraploid accessions may be associated with their high competitive ability, since these plants grow as weeds in their natural environments.

KEYWORDS: Hardseededness, germination, dormancy, seed, *Stylosanthes*, temperature.

INTRODUCCION

El éxito obtenido con *Stylosanthes hamata* (L.) Taub. cv. Verano (Oram 1990) para incrementar en forma significativa la calidad de los pastizales en zonas subhúmedas y semiáridas de los trópicos y subtropicos (Australia, India y sureste de Asia), ha estimulado en los últimos años la recolección de un número mayor de genotipos dentro de la especie, con el objeto de tratar de extender su rango geográfico de adaptabilidad y resistencia a la antracnosis (*Colletotrichum gloeosporioides*, Lenné y Calderón 1984).

Con la finalidad de enriquecer esta diversidad genética dentro de la especie, la recolección de nuevo germoplasma efectuada en 1986 por la CSIRO-Australia en el norte de Venezuela y Colombia, permitió disponer de más de 200 líneas provenientes de altitudes entre 0–1.600 m s.n.m. y precipitaciones entre 350–2.300 mm anuales (Edye 1988, Edye *et al.* 1988).

Experimentos preliminares llevados a cabo en un ambiente tropical (Lansdown, noreste de Queensland) y otro subtropical (Samford, sureste de Queensland), han demostrado la existencia de una gran variabilidad en diversos atributos biológicos y agronómicos dentro de la colección (Guenni 1992). Esta variabilidad pudiera ser el reflejo de adaptaciones morfofisiológicas dentro de la especie a distintas condiciones ecológicas.

S. hamata es esencialmente una planta de vida corta (anual a bianual), por lo que requiere de una alta producción de semillas para su persistencia dentro del pastizal (Skerman *et al.* 1988, Mott *et al.* 1989). Como consecuencia, desde el punto de vista agronómico, es de vital importancia el conocimiento de los mecanismos biológicos que, a nivel de campo, controlan la germinación y producción de semillas en la especie.

En semillas que han pasado el período de latencia debido a inmadurez fisiológica, la temperatura y humedad se constituyen en factores determinantes para la germinación en el campo (Osborne 1981, Mayer y Poljakoff-Mayber 1982). Algunos estudios, provenientes en su mayoría de zonas templadas, han relacionado distintas

respuestas de germinación dentro de una especie con su distribución geográfica (Thompson 1973a, 1973b, 1981). Asimismo, en algunas especies tropicales se han observado diferencias en la germinación entre genotipos bajo el efecto de la temperatura, y a la vez estas diferencias también han sido asociadas con el sitio de origen (Mohamed *et al.* 1988).

Por otro lado, factores biológicos como la latencia de la semilla debido a una impermeabilidad de la cubierta seminal (semillas duras), se constituye en un mecanismo efectivo para el control de la germinación en el tiempo, de manera de sincronizar el establecimiento de las plántulas bajo las condiciones de campo más favorables (McKeon y Mott 1984, Rice 1989). La característica de "semilla dura" está ampliamente difundida en el género *Stylosanthes* (McKeon y Mott 1984). Este atributo se manifiesta durante las últimas fases del desarrollo de la semilla en la planta madre y puede ser afectado por diversas condiciones ambientales como la temperatura del aire, humedad relativa, fotoperíodo y humedad y fertilidad del suelo (Rolston 1978, Argel 1979, Bewley y Black 1982, 1985).

Los objetivos de este estudio fueron: a) Estudiar el efecto de la temperatura en la germinación, así como del ambiente durante el crecimiento en la producción de semillas duras en *S. hamata*, y b) Establecer alguna asociación entre la respuesta observada y el lugar de origen del genotipo.

MATERIALES Y METODOS

Efecto de temperaturas constantes en la germinación de líneas de *Stylosanthes hamata*

En este experimento se estudiaron 18 líneas provenientes de un rango amplio de altitud (10–1.545 m s.n.m.), dentro del rango de distribución natural de la especie en el norte de Venezuela y Colombia (Tabla 1). Para los experimentos realizados en este estudio, se utilizaron solo semillas de la articulación superior de la vaina.

Las semillas escarificadas fueron puestas a germinar en cápsulas de Petri con agar al 1%. Las

cápsulas de Petri, cada una conteniendo 50 semillas por línea, fueron colocadas en un plato de germinación y expuestas a las siguientes temperaturas constantes (día/noche): 15, 19, 22, 26, 30, 35, 39 y 45 °C. Para cada tratamiento de temperatura se utilizaron 4 repeticiones/línea. El experimento se realizó dos veces consecutivas, utilizándose en cada caso dos repeticiones/línea.

Las semillas germinadas fueron retiradas cada 8, 12 y 24 h después del inicio de la prueba, y luego, diariamente, por un período de 14 días. Al final de este período, se aplicó una prueba de viabilidad (Holm 1973) a las semillas no germinadas. La germinación fue, por lo tanto, expresada en términos del número total de semillas viables. Con el fin de caracterizar aún más la respuesta de germinación en cada línea estudiada, se utilizaron distintas rectas de regresión para ajustar la relación existente entre la tasa de germinación ($1/t$, t = tiempo requerido para alcanzar máxima germinación) y la temperatura (Guenni 1992). Estas rectas de regresión fueron usadas, a su vez, para estimar las temperaturas cardinales (mínima T_b , óptima T_o y máxima T_m) para la germinación en cada línea estudiada.

Para la comparación entre líneas dentro de cada tratamiento de temperatura, se utilizó un análisis de varianza de dos vías (accesión x tiempo de muestreo; Zar 1984). Utilizando la información geográfica y ambiental existente sobre el lugar de recolección, se realizó un análisis de correlación lineal (Zar 1984) entre el porcentaje final de germinación a 15 y 45 °C, y los valores de altitud y precipitación anual del sitio de origen.

Efecto del medio ambiente en la producción de semillas duras de líneas de *Stylosanthes hamata*

Para este experimento se evaluaron un total de 171 líneas (80 tetraploides y 91 diploides), las cuales incluyen alrededor del 70% del germoplasma recolectado en el norte de Venezuela y Colombia durante 1986 (Edye 1988). Dentro de este germoplasma evaluado se encuentran también

otras 32 líneas (5 tetraploides y 27 diploides) provenientes de colecciones anteriores.

Las semillas de cada línea fueron sembradas en dos ambientes contrastantes, uno tropical (Lansdown, 19° 40' S; 146° 50' E) y el otro subtropical (Samford, 27° 22' S; 152° 53' E). En cada sitio se utilizó un diseño de bloques aleatorizados, con 3 repeticiones por línea (Edye 1988). Posteriormente, las semillas cosechadas de las respectivas plantas al final de la estación de crecimiento, fueron agrupadas por línea y almacenadas en una cava a 10 °C y 25% de humedad relativa antes de las pruebas de germinación.

El porcentaje de semillas duras fue estimado en semillas a las que se les separó la vaina. La misma fue separada de la semilla usando una trilladora mecánica ajustada, de manera tal de minimizar posibles daños en la cubierta seminal. En el experimento se utilizaron dos repeticiones de 50 semillas cada una por línea. Estas semillas fueron puestas luego a germinar a una temperatura constante de 30°/25 °C (día/noche) por un total de 10 días.

El porcentaje de semillas duras fue expresado en base al total inicial de semillas. Con el objeto de determinar el grado de independencia entre el ambiente y el nivel de ploidía, en términos de producción de semillas duras, los datos provenientes del número total de semillas duras producidas por todas las líneas diploides y tetraploides en los dos ambientes estudiados, fueron arreglados en una tabla de contingencia (2 x 2) y sometidos a un análisis de frecuencias (Zar 1984). Asimismo, los valores del porcentaje de semillas duras fueron transformados mediante la fórmula del arcoseno y analizados mediante un análisis de varianza de dos vías (líneas x ambiente; Zar 1984).

Al igual que en el experimento anterior, los valores del porcentaje de semillas duras obtenidos en los dos ambientes y los datos de precipitación anual y altitud del sitio de recolección fueron sometidos a un análisis de correlación lineal simple (Zar 1984).

En ambos experimentos, todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el paquete estadístico SAS/STAT (SAS Inst. Inc. 1987).

RESULTADOS

Aunque se encontraron diferencias significativas ($0,05 < p < 0,001$) entre líneas en cada tratamiento de temperatura, se observó, en general, un alto porcentaje de germinación ($> 60\%$) entre 22 y 45 °C, con una disminución marcada de la germinación a 15 °C (Figuras 1 y 2). La excepción a este patrón general de respuesta fue la línea diploide CPI 110107 (Figura 2c), la cual provino de zonas altas (Tabla 1). La germinación en esta línea fue significativamente reducida ($p < 0,0001$) a temperaturas por encima de 30 °C, con un porcentaje final de germinación de solo 11%, comparado con un rango de 65–95% para el resto de las accesiones. El cultivar Amiga tuvo el más alto porcentaje de germinación a 15 °C con un valor de 45%, mientras que a 45 °C todas las líneas, a excepción de CPI 110119, 110125, 110166, 110110, 109331, 110190, 110207 y 110107, tuvieron una germinación mayor o igual al 90%.

El tiempo medio de germinación para todas las líneas ($t_{50\%}$, datos no presentados) varió entre 0,7 (30 °C) y 3,3 (19 °C) días. A 15 °C, $t_{50\%}$ se retardó grandemente, con una variación entre 5 (CPI 110077) y 12 (CPI 109331) días. Se observó un patrón de variación característico en la tasa de germinación con respecto a la temperatura, con un incremento en el valor de $1/t$ entre T_b y T_o , seguido por una disminución en la tasa de germinación entre T_o y T_m .

Los valores estimados de T_b oscilaron entre 4 °C (CPI 110190, 110107) y 17 °C (CPI 110207), con valores medios de 10 y 15 °C para líneas diploides y tetraploides respectivamente. Los valores de T_o variaron entre 21 (CPI 110110) y 39 °C (CPI 110205), con un valor medio entre 28 (diploides) y 33 °C (tetraploides). Los valores de T_m tuvieron un rango mayor de variación. En este caso la temperatura máxima para la germinación estuvo entre 40 (CPI 110110) y 58 °C (cultivar Verano), con un valor medio para todas las líneas de 50 °C (Tabla 2).

No se encontró ninguna correlación lineal, estadísticamente significativa, entre la capacidad de

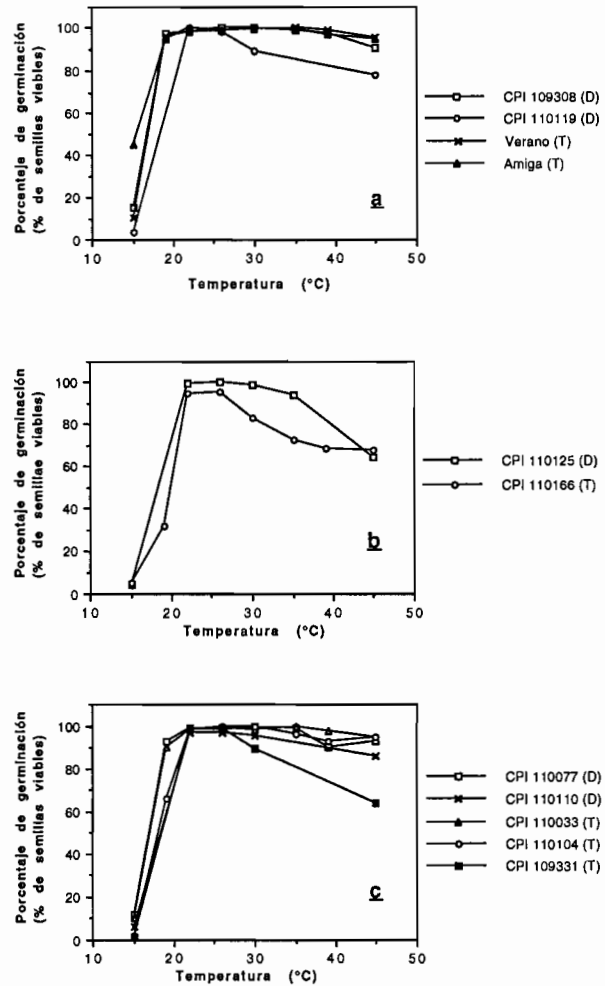


Figura 1. Porcentaje final de germinación a diferentes temperaturas constantes. Líneas provenientes de zonas bajas. a: B–PB, b: B–PM, c: B–PA.

germinación a temperaturas bajas (15 °C) y altas (45 °C) y parámetros ambientales tales como altitud y precipitación anual del sitio de recolección. Sin embargo, se observó una ligera tendencia en las líneas provenientes de zonas bajas y semiáridas (grupo B–PB) a tener un mayor valor de T_m (Tabla 2). Asimismo se observó en todas las líneas de zonas con baja precipitación (grupos B–PB y A–PB), una tendencia a mostrar un mayor rango entre T_b y T_m (Tabla 2).

En general, las temperaturas máximas y mínimas del aire durante el período de desarrollo de la semilla en la planta madre (floración a madurez

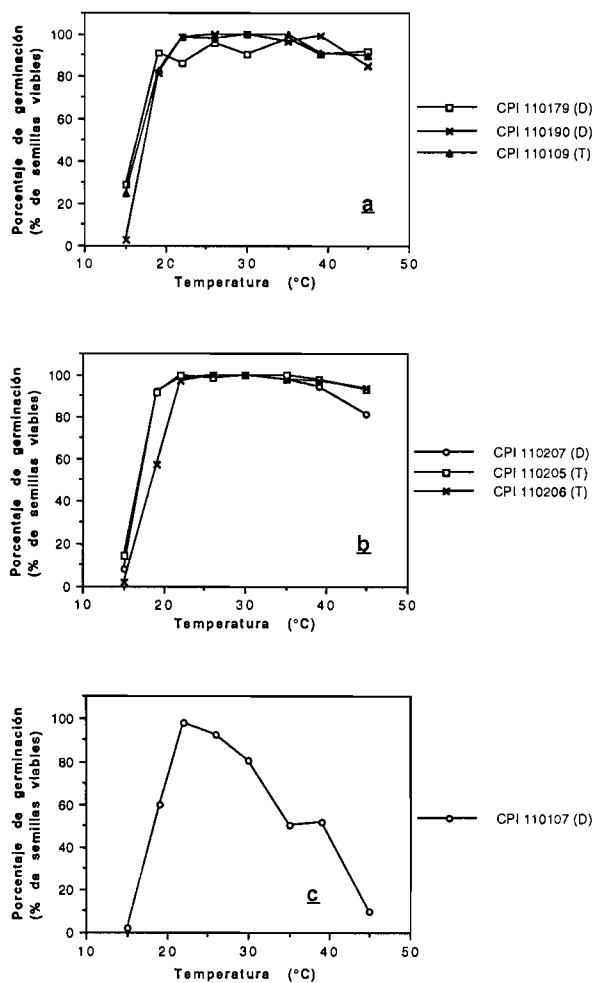


Figura 2: Porcentaje final de germinación a diferentes temperaturas constantes. Líneas provenientes de zonas altas. a: A-PB, b: A-PM, c: A-PA.

de la semilla) fueron mayores en el sitio tropical (Lansdown) que en el subtropical (Samford). La temperatura media durante el período de observación (enero – agosto 1988) varió entre 21 y 29 °C, y entre 15 y 25 °C para el sitio tropical y subtropical respectivamente (Guenni 1992).

El nivel de semillas duras desarrollado por las líneas diploides y tetraploides en cada uno de los dos ambientes estudiados, es señalado en el Tabla 3. Una lista completa del porcentaje de semillas duras obtenido en cada una de las líneas estudiadas es presentada en Guenni (1992). Aún cuando este porcentaje de semillas duras es dado en términos

del total de semillas en la muestra, experimentos previos (Guenni 1992) señalaron que la viabilidad de la semilla en todas las líneas fue bastante alta (mayor de un 85% en todos los casos), con más del 70% de las accesiones teniendo un 100% de viabilidad.

El resultado del análisis de frecuencias ($X^2 = 58,825$) indicó que la producción de semillas duras en cada ambiente fue altamente dependiente del nivel de ploidía en la especie. Esto fue confirmado con el análisis de varianza efectuado. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre ambos niveles de ploidía en cuanto al porcentaje de semillas duras producido. Estas diferencias fueron marcadamente dependientes del ambiente de crecimiento, tal como fue indicado por la significancia ($p < 0,01$) de la interacción ambiente x nivel de ploidía en el análisis de varianza.

Se observó además un rango amplio de variación en el contenido de semillas duras producido dentro de cada ambiente (Tabla 3), aunque algunas líneas como CPI 110179, 110125 y 110207 produjeron un contenido de semillas duras similar en ambos ambientes (82/83%, 80/88%, 88/85%, tropical/subtropical respectivamente). Sin embargo, en general, el nivel de semillas duras fue mayor ($p < 0,01$) en el ambiente tropical, con una media de 85% sobre accesiones diploides y tetraploides, y un rango entre 59 y 98%. En el ambiente subtropical, el contenido alcanzado de semillas duras fue de alrededor del 58%, con un rango entre 0 y 90% (Tabla 3). Cuando las líneas fueron comparadas dentro de cada ambiente, se observó en condiciones tropicales una ligera tendencia en los individuos tetraploides de producir un mayor contenido de semillas duras ($p < 0,01$) que los diploides (87% y 83% respectivamente), mientras que en el subtropico se observó lo contrario, con las líneas diploides produciendo una mayor ($p < 0,01$) proporción de semillas duras que las tetraploides (64 y 51% respectivamente).

Al igual que en el experimento anterior, no se encontró ninguna correlación lineal significativa entre el porcentaje de semillas duras producido y la altitud o precipitación anual del sitio de recolección.

GERMINACION EN *STYLOSANTHES HAMATA***Tabla 1.** Líneas de *Stylosanthes hamata* usadas en el presente estudio para los experimentos de germinación. Las líneas fueron agrupadas de acuerdo a la precipitación y altitud del sitio de recolección.

Línea (CPI #)	Nivel de ploidia ^a	Altitud	Precipitación anual (mm)	Grupo
109308	D	10	560	B ^b -PB ^d
110119	D	100	355	B-PB
Verano	T	66	490	B-PB
Amiga	T	66	490	B-PB
110125	D	35	824	B-PM ^e
110166	T	436	881	B-PM
110077	D	130	1.100	B-PA ^f
110110	D	360	1.200	B-PA
110033	T	100	1.400	B-PA
110104	T	118	1.081	B-PA
109331	T	10	2.220	B-PA
110179	D	1.545	569	A ^e -BP
110190	D	1.100	542	A-BP
110109	T	613	516	A-BP
110207	D	835	873	A-PM
110205	T	626	748	A-PM
110206	T	1.035	837	A-PM
110107	D	1.250	1.050	A-PA

^a D = Diploides; T = Tetraploides; ^b B = Bajo (< 500 m); ^c A = Alto (≥ 500 m); ^d PB = Precipitación baja (300–600 mm); ^e PM = Precipitación mediana (700–900 mm); ^f PA = Precipitación alta (> 1000 mm).

La Figura 3 muestra la relación encontrada entre la diferencia en el contenido de semillas duras en los dos ambientes (Lansdown-Samford) y la altitud del sitio de recolección. En general, se observó un rango amplio de reducción en la cantidad de semillas duras del ambiente tropical al subtropical para las líneas provenientes de altitudes menores a los 200 m s.n.m., rango de altitud del cual provienen la mayoría de las líneas recolectadas en el norte de Suramérica. Igualmente se observó que reducciones mayores al 20% en el nivel de semillas duras producido, fueron más comunes en las líneas tetraploides.

DISCUSION

Los resultados del presente estudio indican que la semilla de *S. hamata* es capaz de germinar bajo un rango amplio de temperaturas, lo cual es también característico en otras especies de *Stylosanthes* (McIvor 1976) y, en general, en muchas especies tropicales (Yoshiyama y Ono 1979, García-Huidobro *et al.* 1982, Covell *et al.* 1986, Mohamed *et al.* 1988). Este rango de temperaturas cubre desde 10–15 °C hasta 45–50

Tabla 2. Estimados de las temperaturas cardinales ($^{\circ}\text{C}$) T_b = base, T_o = óptima y T_m = máxima para la tasa de germinación 1/t en diferentes líneas de *Stylosanthes hamata*.

Línea (CPI #)	Grupo	T_b	T_o	T_m
109308 (D)	B-PB	11,9	36,7	53,4
110119 (D)		12,2	31,8	56,3
Verano (T)		16,1	30,8	57,5
Amiga (T)		11,6	33,3	NE ^b
\bar{X}		13,0	33,2	55,7 ^a
110125 (D)	B-PM	11,6	21,9	44,2
110166 (T)		15,7	27,9	48,8
\bar{X}		13,7	24,9	46,5
110077 (D)	B-PA	13,4	26,5	50,9
110110 (D)		7,4	21,4	39,9
110033 (T)		14,1	36,7	49,0
110104 (T)		15,2	31,6	47,3
109331 (T)		13,4	27,9	50,3
\bar{X}		12,7	28,8	47,5
110179 (D)	A-PB	6,2	22,1	51,6
110190 (D)		4,4	35,1	50,9
110109 (T)		16,1	34,6	47,7
\bar{X}		8,9	30,6	50,1
110207 (D)	A-PM	16,5	30,3	46,8
110205 (T)		16,2	38,5	49,8
110206 (T)		12,7	34,0	48,8
\bar{X}		15,1	34,3	48,5
110107 (D)	A-PA	4,4	25,2	54,2
Diploides		9,8	27,9	49,8
Rango		4,4–16,5	21,4–36,7	39,9–56,3
Tetraploides		14,6	32,8	49,9

^a Cultivar Amiga no incluida; ^b El respectivo valor no fue estimado.

Tabla 3. Contenido medio de semillas duras (como % del N° total de semillas) en *Stylosanthes hamata* cuando es cultivada en dos ambientes contrastantes.

	Tropical (Lansdown)	Subtropical (Samford)
Diploides	83.0 (66.5)	64.3 (53.4)
Rango	59–97	0–90
Tetraploides	86.7 (69.2)	51.2 (45.7)
Rango	64–98	21–81

Nota: Los valores en paréntesis representan las respectivas medias de los valores de la transformación angular. Nivel de significancia para las comparaciones: a) entre ambientes, 1%; b) entre niveles de ploidía, 5% y c) entre niveles de ploidía dentro de un mismo ambiente, 1%.

°C (Guenni 1992). La capacidad de germinación dentro del rango de temperaturas estudiado fue bastante homogénea en todas las líneas, con un porcentaje final de germinación de más del 80% en casi todos los casos, y con un tiempo para completar la germinación en el 50% de la población ($t_{50\%}$) el cual fue mínimo dentro del rango 19°–40°C (Guenni 1992). Mott *et al.* (1976) y McKeon (1978) han señalado que una germinación rápida podría tener un valor adaptativo muy importante, porque permitiría un rápido establecimiento en ambientes semiáridos o de relativa poca precipitación anual.

Por otro lado, la heterogeneidad observada en la tasa de germinación entre muestras de semillas dentro de cada línea (Guenni 1992), ha sido postulada como un mecanismo de latencia para garantizar una mayor dispersión de la germinación en el tiempo, lo cual disminuiría los riesgos de mortalidad en plántulas asociados con poblaciones de semillas que germinan en forma sincronizada en el banco de semillas del suelo (Grime 1979, Bewley y Black 1982). Este mecanismo de germinación contribuiría, en parte, a asegurar la persistencia de una fracción de las semillas germinables en el suelo, cuando las condiciones para el establecimiento en el campo vuelvan a ser favorables.

La relativa alta variabilidad observada en la

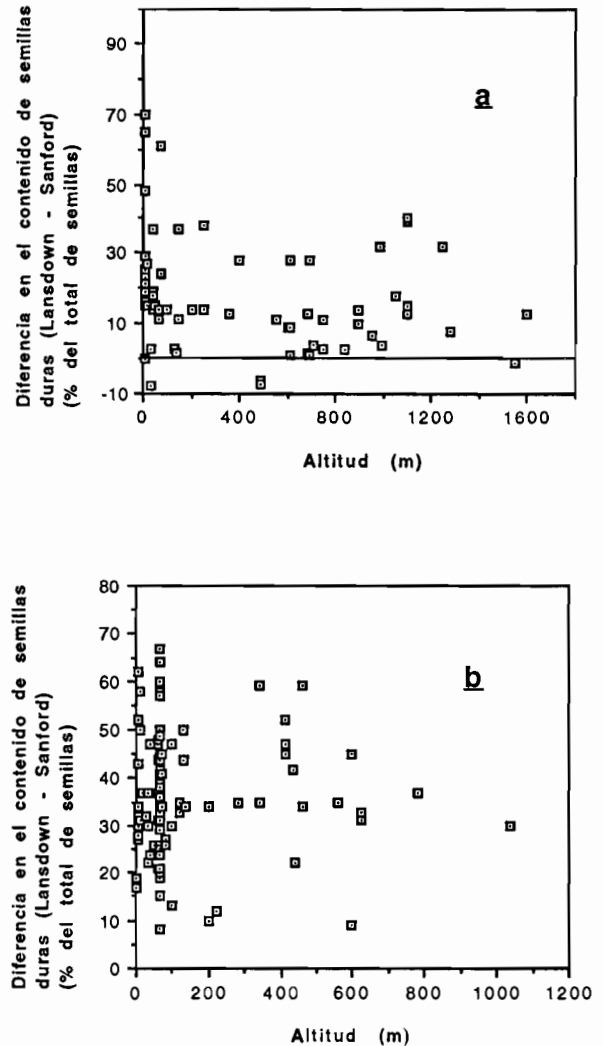


Figura 3: Distribución de la diferencia en el contenido de semillas duras entre un ambiente tropical (Lansdown) y subtropical (Samford), como función de la altitud del sitio de recolección. a: Líneas diploides; b: Líneas tetraploides.

germinación dentro de cada grupo climático de líneas estudiado (Guenni 1992; Figuras 1, 2 y Tabla 2), no permitió establecer ninguna relación entre la respuesta de germinación a la temperatura y las características del sitio de recolección. Por otro lado, dado que para las líneas estudiadas no se dispone de información detallada sobre la variación anual en parámetros microclimáticos como temperatura y contenido de humedad en la superficie del suelo, resulta entonces difícil poder

establecer alguna asociación entre la respuesta de germinación observada y las condiciones del hábitat en el lugar de origen. Sin embargo, esto pudiera sugerir la existencia de requerimientos específicos para la germinación dentro de la gran diversidad de ambientes donde se distribuye naturalmente la especie (Guenni 1992). El mayor rango observado entre T_b y T_m para la germinación en las líneas provenientes de zonas semiáridas, pudiera estar asociado con una mayor fluctuación en la temperatura media diaria en esos ambientes, tal y como ha sido encontrado en genotipos de *Pennisetum typhoides* (Mohamed *et al.* 1988). Por otro lado, la línea CPI 110107 proveniente de zonas altas mostró un óptimo para la germinación relativamente restringido (20–25 °C), así como, una germinación muy baja a 15 °C. Koller (1964) ha postulado que la restricción de la germinación a un rango estrecho de temperaturas puede ser considerado como un mecanismo de adaptación el cual permitiría el establecimiento de plántulas en ciertos períodos favorables durante el año. En el caso de CPI 110107, su patrón de germinación pareciera acoplarse a las condiciones de temperatura existentes en zonas altas, a la vez que restringiría su germinación a épocas más favorables durante el año. Condiciones favorables de temperatura y humedad para la germinación en el campo fueron encontradas sólo en períodos muy restringidos durante el año en tres especies de gramíneas de praderas templadas (Bokhari *et al.* 1975).

La variabilidad observada entre líneas pareciera estar, sin embargo, más asociada al nivel de ploidía. En general los individuos tetraploides requirieron de un tiempo menor para completar la germinación a temperaturas por debajo de la óptima (Guenni 1992). Los individuos tetraploides no fueron encontrados solamente en regiones de baja precipitación, sino que se comportaban como malezas en muchos tipos de ambientes (Edye 1988). Harper (1965) ha señalado que una rápida germinación y establecimiento de plántulas son quizás los atributos biológicos más importantes que determinan el éxito de las malezas en la colonización de nuevos hábitats. Estos atributos son asociados también con

plantas cuya estrategia adaptativa, en términos de adquisición de recursos del medio ambiente, es de tipo competitiva (Grime 1979).

Thompson (1973b) ha argumentado que cuando las especies presentan un patrón de germinación relativamente homogéneo como el observado en este estudio con *S. hamata*, son las variaciones en la latencia de la semilla las que determinan en mayor grado la supervivencia de las mismas en diversos ambientes. Esto ha sido confirmado por McKeon (1978) en *S. humilis* y *S. hamata*, por Mott *et al.* (1989) en el cultivar Verano, y en este estudio. Por otro lado, en este estudio se ha demostrado que la latencia de la semilla, producida por impermeabilidad de la cubierta seminal, es una característica que varía considerablemente dentro de *S. hamata* como en otras leguminosas forrajeras (Cameron 1965, 1967, Quinlivan 1965), leguminosas de grano (Lush y Evans 1980, Lush *et al.* 1980) y algunas gramíneas tropicales (Hacker 1984, Hacker y Ratcliff 1989).

Los resultados de este estudio indican también que en *S. hamata* la habilidad de desarrollar semillas duras está íntimamente relacionada con el nivel de ploidía y su interacción con el medio ambiente, en este caso la temperatura del aire. En los géneros *Stylosanthes* y *Trifolium* existe evidencia de que la proporción de semillas duras producidas en condiciones de campo, está positivamente correlacionada con la temperatura ambiental existente durante el desarrollo de las semillas en la planta madre (Quinlivan 1965, Gardener 1975). Guenni (1992) confirmó estos resultados en *S. hamata*, al obtener una reducción significativa en el porcentaje de semillas duras a medida que la temperatura disminuía bajo condiciones de campo hacia el final de la estación de crecimiento en un clima subtropical. Evidencia concluyente acerca del efecto positivo de altas temperaturas en la formación de semillas duras es presentada por Argel (1979) en sus estudios con *S. hamata* cultivar Verano.

La mayor proporción de semillas duras producidas por ambos niveles de ploidía en el ambiente tropical, podría entonces ser explicada por las altas

temperaturas presentes durante el desarrollo y maduración de las semillas. Sin embargo, el efecto relativo de la temperatura parece depender de nuevo del nivel de ploidía, dado que reducciones de más del 20% en el porcentaje de semillas duras fueron mucho más frecuentes en los individuos tetraploides cuando crecieron en el ambiente subtropical (Figura 3). El mayor grado de variación en la producción de semillas duras por parte de los individuos tetraploides podría estar también asociado a su alta capacidad como malezas para invadir nuevos hábitats.

La ausencia de correlaciones significativas entre las diferencias observadas en la producción de semillas duras en los dos niveles de ploidía y el clima de origen (Figura 3), se debió principalmente a la alta variación en el grado de dureza de la semilla para las líneas provenientes de bajas altitudes (< 200 m s.n.m.). En dichos ambientes, se puede encontrar una gran diversidad de hábitats, los cuales están asociados en gran medida con el patrón de distribución anual de las lluvias (Guenni 1992). Esto podría sugerir que la interacción entre la temperatura y la combinación de otros parámetros ambientales estaría, en gran medida, determinando el nivel de dureza de la semilla en los distintos hábitats naturales donde se distribuye la especie.

El patrón de germinación relativamente homogéneo mostrado por las distintas líneas diploides y tetraploides de *S. hamata* sugiere que la especie posee el potencial para establecerse en una variedad diversa de ambientes, especialmente a lo largo del gradiente altitudinal dentro del cual la misma se distribuye en el norte de Sur América. Variaciones a partir de este patrón general de respuesta pudieran significar adaptaciones particulares al medio ambiente.

El presente estudio ha señalado también que existe una variación genética dentro de la especie en relación con el grado de impermeabilidad al agua desarrollado en la semilla. Este tipo de latencia está determinada principalmente por el nivel de ploidía y, en segundo término, por la interacción entre este factor genético y las

condiciones ambientales (especialmente temperatura) a la cual se expone la semilla durante su desarrollo.

Para garantizar la supervivencia de la especie a largo plazo, uno de los mecanismos más determinantes en el control espacial y temporal de la germinación en condiciones naturales parece entonces estar asociado con variaciones en el desarrollo de semillas duras. Los individuos tetraploides están naturalmente distribuidos en un rango mucho más amplio de ambientes debido quizás a su comportamiento como malezas, lo cual implicaría una mayor plasticidad en el grado de desarrollo y posiblemente de ablandamiento de semillas duras en condiciones naturales.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de la tesis doctoral del primer autor, la cual fue parcialmente financiada por el Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias y la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho. A los asistentes de investigación, Sr. Bill Messer (CSIRO, Townsville) y Sr. Graeme Backholm (Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad de Griffith), por su valiosa colaboración y asistencia técnica en la recolección de semillas en el campo y la realización de las pruebas de germinación respectivamente. Al Dr. Zdravko Baruch y a dos de los árbitros anónimos de este trabajo, por sus valiosos consejos y críticas para el mejoramiento del contenido y redacción de las primeras versiones del manuscrito.

Literatura Citada

- ARGEL, P.J. 1979. Climatic factors affecting hardseededness and seed formation in *Stylosanthes hamata* cv. Verano. PhD thesis. University of Queensland, Australia.
- BEWLEY, J.D. y M. BLACK. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination, 1st ed. Vol. 2. Viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag. Berlín.
- BEWLEY, J.D. y M. BLACK. 1985. Seeds. Physiology of development and germination, 1st ed. Plenum Press. New York.
- BOKHARI, U.G., J.S. SINGH y F.M. SMITH. 1975. Influence of temperature regimes and water stress

- on the germination of three range grasses and its possible ecological significance to a shortgrass prairie. *Journal of Applied Ecology* 12:153–163.
- CAMERON, D.F. 1965. Variation in flowering time and in some growth characteristics of Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis*). *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 5:49–53.
- CAMERON, D.F. 1967. Hardseededness and seed dormancy of Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis*) selections. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 7:237–240.
- COVELL, S., R.H. ELLIS, E.H. ROBERTS y R.J. SUMMERFIELD. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. I. A comparison of chickpea, lentil, soyabean and cowpea at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany* 37:705–715.
- EDYE, L.A. 1988. *Stylosanthes* collecting in Colombia and Venezuela. 16/01/86 to 05/09/86. Final Report. CSIRO, Townsville, Australia.
- EDYE, L.A., T. HALL, C.H. MIDDLETON, N. KLEPACKI y C. PIGGIN. 1988. Variation in *Stylosanthes* spp., p.85–86. En: CSIRO. Div. of Tropical Crops and Pastures. Annual Report 1987–1988. CSIRO, Brisbane, Australia.
- GARCIA-HUIDOBRO, J., J.L. MONTEITH y G.R. SQUIRE. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany* 33: 287–295.
- GARDENER, C.J. 1975. Mechanisms regulating germination in seeds of *Stylosanthes*. *Australian Journal of Agricultural Research* 26: 281–294.
- GRIME, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes, 1st ed. Chichester Pub. Wiley. New York.
- GUENNI, O. 1992. Phenotypic variability in *Stylosanthes hamata* in relation to seed dormancy, growth and reproductive behaviour. PhD thesis. Faculty of Environmental Sciences, Griffith University. Brisbane, Australia.
- HACKER, J.B. 1984. Genetic variation in seed dormancy in *Digitaria milanjiana* in relation to rainfall at the collection site. *Journal of Applied Ecology* 21: 947–959.
- HACKER J.B., y D. RATCLIFF. 1989. Seed dormancy and factors controlling dormancy breakdown in Buffel grass accessions from contrasting provenances. *Journal of Applied Ecology* 26: 201–212.
- HARPER, J.L. 1965. Establishment, aggression, and cohabitation in weedy species, p. 245–268. En: H.G. Baker y G.L. Stebbins (eds.), *The genetics of colonizing species. Proceedings of the First International Union of Biological Sciences Symposia on General Biology*. Academic Press. New York.
- HOLM, A.McR. 1973. Laboratory procedures for germinating Townsville stylo seed pods. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Sciences* 39: 75–76.
- KOLLER, D. 1964. The survival value of germination-regulating mechanisms in the field. *Herbage Abstract* 34: 1–7.
- LENNE, J.M. y M.A. CALDERON. 1984. Disease and pest problems of *Stylosanthes*. p. 279–293. En: H.M. Stace y L.A. Edye (eds.), *The Biology and Agronomy of Stylosanthes*. Academic Press. Sydney.
- LUSH, W.M. y L.T. EVANS. 1980. The seed coat of cowpeas and other grain legumes: Structure in relation to function. *Field Crops Research* 3: 267–286.
- LUSH, W.M., L.T. EVANS y L.T. WIEN. 1980. Environmental adaptation of wild and domesticated cowpeas (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) *Field Crops Research* 3: 173–187.
- MAYER, A.M. y A. POLJAKOFF-MAYBER. 1982. *The germination of seeds*. 3rd ed. Pergamon Press. Oxford.
- McIVOR, J.G. 1976. Germination characteristics of seven *Stylosanthes* species. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 16: 723–72.
- McKEON, G.M. 1978. Seed dynamics of some pasture species in a dry monsoonal climate. PhD thesis. Griffith University. Brisbane, Australia.
- McKEON, G.M. y J.J. MOTT. 1984. Seed Biology of *Stylosanthes*, p. 311–318. En: H.M. Stace y L.A. Edye (eds.), *The Biology and Agronomy of Stylosanthes*. Academic Press. Sydney.
- MOHAMED, H.A., J.A. CLARK y C.K. ONG. 1988. Genotypic differences in temperature responses of tropical crops. I. Germination characteristics of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) and pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). *Journal of Experimental Botany* 39: 1121–1128.
- MOTT, J.J., G.M. McKEON y C.J. MOORE. 1976. Effects of seed bed conditions on the germination of four *Stylosanthes* species in the Northern Territory. *Australian Journal of Agricultural Research* 27: 811–823.
- MOTT, J.J., W.H. WINTER y R.W. McLEAN. 1989. Management options for increasing the productivity of tropical savanna pastures. IV. Population biology of introduced *Stylosanthes* spp. *Australian Journal of Agricultural Research* 40: 1227–1240.

- OSBORNE, D.J. 1981. Physiological and biochemical events in seed development, p. 9–42. En: J.R. Thomson (ed.), *Advances in research and technology of seeds. Part 6. International Seed Testing Association. Pudoc, Wageningen.*
- ORAM, R.N. 1990. Register of Australian herbage plant cultivars. 3rd ed. Division of Plant Industry. CSIRO, Australia.
- QUINLIVAN, B.J. 1965. The influence of the growing season and the following dry season on the hardseededness of subterranean clover in different environments. *Australian Journal of Agricultural Research* 16: 277–291.
- RICE, K.J. 1989. Impacts of seed banks on grassland community structure and population dynamics, p. 211–230. En: M.A. Leck, V.T. Parker y L.R. Simpson (eds.), *Ecology of soil seed banks. Part 3. Academic Press. San Diego.*
- ROLSTON, M.P. 1978. Water impermeable seed dormancy. *Botanical Review* 44: 365–396.
- SAS Institute Inc. 1987. SAS/STAT™ Guide for Personal Computers. Version 6. NC: SAS Institute Inc. Cary.
- SKERMAN, P.J., D.G. CAMERON y F. RIVEROS. 1988. Tropical forage legumes. *FAO Plant Production and Protection Series. No. 2, 2nd ed. FAO, Rome.*
- THOMPSON, P.A. 1973a. Geographical adaptation of seeds, p. 31–58. En: W. Heydecker (ed.), *Seed Ecology. Butterworths. London.*
- THOMPSON, P.A. 1973b. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution, p. 93–119. En: V.H. Heywood (ed.), *Taxonomy and ecology. Academic Press, London.*
- THOMPSON, P.A. 1981. Ecological aspects of seed germination, p. 9–42. En: J.R. Thomson (ed.), *Advances in research and technology of seeds. Part 6. International Seed Testing Association. Pudoc. Wageningen.*
- YOSHIYAMA, T. y S. ONO. 1979. Germination characteristics of tropical grasses and legumes. *Journal of Japan Grassland Science* 24: 296–302.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall International Inc. New Jersey.*