

VARIACIÓN EN LA FENOLOGÍA DE LA FLORACIÓN Y EN EL ÉXITO REPRODUCTIVO EN *Setaria lachnea*

VARIATIONS IN FLOWERING PHENOLOGY AND REPRODUCTIVE SUCCESS IN *Setaria lachnea*

Eliana Exner, Juan M. Zabala, José F. Pensiero

Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Biología Vegetal, 86-Kreder 2805, (S3080HOF) Esperanza, Santa Fe. Argentina. (eexner@fca.unl.edu.ar), (jmzabala@fca.unl.edu.ar), (jfpensi@fca.unl.edu.ar).

RESUMEN

Setaria lachnea, moha perenne, es una gramínea nativa con excelentes cualidades forrajeras por lo que se recomienda su introducción al cultivo. Por tanto, en el presente estudio se analizó la variabilidad en la fenología de la floración y en el éxito reproductivo en genotipos de tres poblaciones argentinas, provenientes de distintos lugares por gradiente altitudinal, como aspectos de interés al seleccionar materiales. El diseño experimental fue completamente al azar, con 10 genotipos por población y 3 repeticiones por genotipo. Se analizó la fenología de la floración con las variables inicio de floración y mitad de floración; se cuantificó el número de panojas por observación, el número de panojas totales y el éxito reproductivo con el porcentaje de fructificación. Para el inicio de floración sólo se hallaron variaciones significativas ($p \leq 0.05$) intrapoblacionales. El 75 % de los genotipos inició su floración en noviembre del 2005. Para la mitad de floración hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) inter e intrapoblacionales. La variabilidad intrapoblacional encontrada permitirá seleccionar genotipos con un período vegetativo prolongado. El éxito reproductivo medido como porcentaje de fructificación promedio fue 41 % (alto para una especie no domesticada), con una variación de 3 % a 80 %. En los dos años (2005-2006) analizados, se hallaron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) inter e intrapoblacionales. Los genotipos de la población de menor altura se destacaron por su alto porcentaje de fructificación, siempre mayor a 40 %. Sin embargo, no hubo un patrón de variación asociado con la altitud. El inicio de floración no se correlacionó con el porcentaje de fructificación, por lo cual se podrá seleccionar materiales tardíos sin alterar el porcentaje de fructificación.

ABSTRACT

Setaria lachnea, moha perenne, is a native grass with excellent forage quality; thus, its introduction to cultivation has been recommended. Therefore, in the present study, the variability in flowering phenology and reproductive success of three Argentine populations from different places by altitudinal gradient have been analyzed, with respect to points of interest for selecting materials. A completely randomized experimental design was used, with 10 genotypes per population and 3 replications per genotype. Flowering phenology was analyzed through variables of flowering start and mid-flowering; the number of panicles was quantified by observation, the number of the total of panicles and reproductive success by fruiting percentage. For flowering start only significant ($p \leq 0.05$) intrapopulation variations were found. Seventy-five percent of the genotypes started flowering in November 2005. For mid-flowering, there were significant inter- and intra-population differences ($p \leq 0.05$). The intrapopulation variability observed will allow selecting genotypes with prolonged vegetative period. Reproduction success, measured as mean fruiting percentage, was 41 (high for a nondomesticated species), with variation from 3 % to 80 %. In the two analyzed years (2005-2006), significant inter- and intra-population differences ($p \leq 0.05$) were found. Genotypes of the population of less height stood out by their high fruiting percentage, always above 40 %; however, there was no variation pattern associated to altitude. Beginning of flowering was not correlated with fruiting percentage; therefore, it will be possible to select late-ripening materials, without altering fruiting percentage.

Key words: native forage, altitudinal gradient, moha perenne, interpopulation variability, intrapopulation variability.

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: Noviembre, 2009. Aprobado: Agosto, 2010.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 44: 779-789. 2010.

Palabras claves: forrajera nativa, gradiente altitudinal, moha perenne, variabilidad interpoblacional, variabilidad intrapoblacional.

INTRODUCCIÓN

S*etaria lachnea* (Nees) Kunth, moha perenne, es una gramínea nativa, perenne, frecuente en el centro y norte de Argentina, Paraguay, Uruguay, Bolivia, Perú, Venezuela, y rara en Brasil. Presenta un ciclo primavera-estivo-otoñal y se destaca por su producción y calidad forrajera, por lo que su introducción al cultivo ha sido recomendada (Covas y Frecentese, 1983). Su distribución es amplia en Argentina, desde el nivel del mar hasta 2250 m, en sitios con precipitaciones de 450 a 1300 mm anuales y en una amplia variedad de suelos, aunque no tolera los salinos (Pensiero, 1999).

Entre los aspectos reproductivos más importantes para la domesticación de una especie forrajera se destacan la concentración de la floración y un aumento del éxito reproductivo (Jain, 1975). El tiempo de floración puede afectar los mecanismos de polinización, la producción y el éxito reproductivo (Wright y Meagher, 2003; Stinson, 2004; Lacey *et al.*, 2003). El conocimiento fenológico de la floración de una especie de interés forrajero permite predecir la máxima producción en una estación de crecimiento (Slafer, 2003). El inicio de floración produce la disminución de la calidad forrajera debido a una reducción de la relación hoja/tallo y de la digestibilidad de hoja (Bruinenberg *et al.*, 2002). *Setaria lachnea* presenta forraje de buena calidad, con un contenido de proteína superior al 15 %, hasta el inicio de su floración (Covas y Frecentese, 1983). Dicha calidad disminuye al estado reproductivo, en el cual Guaita *et al.* (1989) hallaron 5.85 % de proteína en láminas. El inicio del ciclo reproductivo es un carácter altamente heredable en poblaciones naturales (Elzinga *et al.*, 2007) importante en programas de mejoramiento de gramíneas forrajeras (Casler, 1998).

El éxito reproductivo es un factor determinante de la producción de semillas en especies forrajeras no domesticadas (Fang *et al.*, 2004), en las que es necesario seleccionar materiales que combinen cantidad y calidad de forraje con una producción rentable de semillas (Cole y Johnston, 2006). Respecto a las características reproductivas de *S. lachnea*, Pensiero *et al.* (2005) señalan la ausencia de mecanismos de

INTRODUCTION

S*etaria lachnea* (Nees) Kunth, moha perenne is a native grass, frequent in the center and north of Argentina, Paraguay, Uruguay, Bolivia, Peru, Venezuela, and rare in Brazil. It has spring-summer-fall cycle and stands out by its forage production and quality, for which its introduction to cultivation has been recommended (Covas and Frecentese, 1983) It is widely distributed in Argentina from sea level up to 2250 m of altitude, at sites with 450-1300 mm of annual precipitation and great variety of soils, though it does not tolerate saline soils (Pensiero, 1999).

Among the reproduction aspects most important for domestication of a forage species, concentration of flowering and increase of reproductive success are outstanding (Jain, 1975). The time of flowering may affect polinization mechanisms, production, and reproductive success (Wright and Meager, 2003; Stinson, 2004; Lacey *et al.*, 2003). Phenological knowledge of flowering of a species of forage interest allows predicting the highest production in a growth season (Slafer, 2003). Flowering start produces a decrease in fodder quality, due to the reduction of leaf-stem relationship and of leaf digestibility (Bruinenberg *et al.*, 2002). *Setaria lachnea* presents forage of good quality with protein content of more than 15 %, until flowering start (Covas and Frecentese, 1983). Such quality diminishes at the reproductive state, in which Guaita *et al.* (1989) found 5.85 % of protein in leaf blades. The beginning of the reproductive cycle is a highly heritable trait in natural populations (Elzinga *et al.*, 2007) and important in breeding programs of forage grass (Casler, 1998).

Reproductive success is a determining factor of seed production in nondomesticated forage species (Fang *et al.*, 2004), where it is necessary to select materials which combine forage quantity and quality with profitable seed production (Cole and Johnston, 2006). With relation to the reproductive characteristics of *S. lachnea*, Pensiero *et al.* (2005) point out the absence of self-incompatibility mechanisms and proposed autogamy as the dominant reproduction system. Fruiting percentages found by Pensiero *et al.* (2005) for five *S. lachnea* populations were high being of nondomesticated species (67 % in some populations). Populations of numerous species corresponding to one altitudinal gradient, usually present marked differences in their flowering

autoincompatibilidad y postularon a la autogamia como el sistema reproductivo dominante. Los porcentajes de fructificación hallados por Pensiero *et al.* (2005) para cinco poblaciones de *S. lachnea* fueron altos (67 % en algunas poblaciones) para una especie no domesticada. Las poblaciones de numerosas especies que corresponden a un gradiente altitudinal suelen presentar marcadas diferencias en la fenología de su floración y fructificación (Jordano y Godoy, 2000; Yamagishi *et al.*, 2005). Esto ocurre más frecuentemente en especies herbáceas (Ohsawa y Ide, 2008; Vigouroux *et al.*, 2003).

La hipótesis fue que existe variabilidad (inter e intrapoblacional) en el inicio de la etapa reproductiva y en el éxito reproductivo de *S. lachnea*. El objetivo de este estudio fue analizar la variación (inter e intrapoblacional) en la fenología de la floración y en el éxito reproductivo en tres poblaciones provenientes de un gradiente altitudinal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los estudios se realizaron en 29 genotipos de tres poblaciones argentinas de *S. lachnea* procedentes de: 1) población 6221, provincia Santiago del Estero, departamento Aguirre, Malbrán (29° 21' S, 62° 27' O, 81 m); 2) población 6227, provincia Tucumán, departamento Trancas, Vipos (26° 29' S, 65° 21' O, 795 m); 3) población 6242, provincia Salta, departamento Chicoana, Escoipe (25° 06' S, 65° 38' O, 2250 m). Las claves 6221, 6227 y 6242 corresponden al número de colección de los ejemplares de referencia de cada población, depositados en el Herbario SF (FCA-UNL). Para cada población se recolectaron semillas mediante cosechas de plantas individuales, las cuales se conservaron en bolsas de papel y mantuvieron a temperatura ambiente (15-25 °C) hasta el momento de su siembra. La siembra de cada genotipo se realizó en bandejas individuales con una mezcla de tierra y arena (v/v 1:1). Después las plántulas se transplantaron en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias en Esperanza, provincia de Santa Fe, Argentina (31° 27' S, 60° 56' O), donde 10 genotipos de las poblaciones 6227 y 6221, y nueve de la 6242 fueron dispuestos en un diseño completamente aleatorizado. Cada genotipo estuvo representado por tres clones o repeticiones (unidades experimentales). Las 87 plantas estuvieron distanciadas a 0.50 m entre sí.

Fenología de la floración

Para cada clon se registró la fecha de emergencia de panojas y el número de panojas totalmente emergidas en cada observación,

and fruiting phenology (Jordano and Godoy, 2000; Yamagishi *et al.*, 2005). This happens more often in herbaceous species (Ohsawa and Ide, 2008; Vigouroux *et al.*, 2003).

The hypothesis was that there is variability (inter- and intra-population) at the beginning of the reproductive stage and in the reproduction success of *S. lachnea*. The objective of this study was analyzing inter- and intra-population variation in flowering phenology and in the reproductive success in three populations from one altitudinal gradient.

MATERIALS AND METHODS

The studies were carried out in 29 genotypes of three Argentine *S. lachnea* populations originating from: 1) population 6221, province of Santiago del Estero, Department Aguirre, Malbrán (29° 21' S, 62° 27' W, 81m); 2) population 6227, province of Tucumán, Department Trancas, Vipos (26° 29' S, 65° 21' W, 795 m); 3) population 6242, province of Salta, Department Chicoana, Escoipe (25° 06' S, 65° 38' W, 2250 m). The codes 6221, 6227, and 6242 correspond to the collection number of the reference specimens of each population deposited in the SF Herbarium (FCA-UNL). For each population, seeds were collected through harvests of individual plants which were kept in paper bags at environmental temperature (15-25 °C) until sowing time. Sowing of each genotype was carried out in individual trays with a mixture of soil and sand (v/v 1:1). Afterwards, the seedlings were transplanted in the experimental field of the Facultad de Ciencias Agrarias in Esperanza, province of Santa Fe, Argentina (31° 27' S, 60° 56' W), where 10 genotypes of populations 6227 and 6221, and 9 of population 6242 were arranged in a completely randomized design. Each genotype was represented by three clones or replicates (experimental units). The 87 plants were at 0.50 m distance from each other.

Flowering phenology

For each clone, date of emergence of panicles and the number of fully emerged panicles in every observation were recorded, without considering whether the panicle corresponded to a principal axis or to its ramifications. Since October 30th, 2005, to December 31st, 2005, three weekly recounts were made, and one recount per week, from January 1st, 2006, until April 3rd, 2006. The already counted panicles were marked wrapping their peduncles with tape.

Following the criterion proposed by Quinn and Wetherington (2002) and Fang *et al.* (2004), the date when each clone presented the first panicle fully emerged from the

sin importar si la panoja correspondía a un eje principal o a ramificaciones del mismo. Se realizaron tres recuentos semanales desde el 30 de octubre de 2005 hasta el 31 de diciembre de 2005 y un recuento semanal desde el 1 de enero de 2006 hasta el 3 de abril de 2006. Las panojas ya contabilizadas se marcaron envolviendo sus pedúnculos con cinta.

Según el criterio propuesto por Quinn y Wetherington (2002) y Fang *et al.* (2004), la fecha en que cada clon presentó la primera panoja totalmente emergida de la hoja bandera se consideró como inicio de floración. La mitad de la floración fue la fecha en que cada clon alcanzó la mitad de panojas totales producidas. Ambas variables se expresan en días desde el 30 de octubre de 2005.

La variable panojas totales de cada clon corresponde al número total de panojas producidas. La curva de floración de cada genotipo (promedio de sus tres clones) se graficó con el número de panojas emergidas por recuento.

Éxito reproductivo

El éxito reproductivo de los genotipos se evaluó para las cosechas 2005 y 2006. Las espiguillas de cada clon se cosecharon individualmente a medida que se observaba la madurez de las mismas. Las panojas se trillaron a mano y almacenaron en bolsas de papel. Para cada clon se analizó una muestra tomada al azar de 50 espiguillas ($n=150$ por genotipo), por lo que las poblaciones 6227 y 6221 estuvieron representadas por 1500 espiguillas cada una y la población 6242 por 1350 espiguillas.

El éxito reproductivo se expresó como el porcentaje de las flores que produjeron fruto (cariopsis) usando la variable porcentaje de fructificación; para ello y con microscopio estereoscópico se observó la presencia o ausencia de cariopsis en las espiguillas. En el género *Setaria*, como en la mayoría de las Paniceae, las espiguillas poseen dos antecios, uno basal, reducido y asexual, y otro apical, con flor hermafrodita y fructífero.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron mediante análisis de la varianza anidado, previo análisis de normalidad y homogeneidad de varianzas; las medias se compararon con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$). El efecto de los genotipos anidados en poblaciones se consideró aleatorio y se usó como fuente de variación para analizar el efecto del factor población. Se correlacionaron los datos de fenología de floración y éxito reproductivo con la correlación de Pearson ($p \leq 0.05$). Para cada análisis se usó el programa InfoStat (versión 2006).

flag leaf was considered as flowering start. Mid-flowering on the date when each clone reached half of the total of the produced panicles. Both variables are expressed in days since October 30th, 2005.

The variable total panicles per clone corresponds to the number of total produced panicles. The flowering curve of each genotype (the mean of its three clones) was plotted with the number of emerged panicles per recount.

Reproduction success

Genotype reproductive success was assessed for the crops of 2005 and 2006. Spikelets of each clone were harvested individually according to observed maturity. The panicles were threshed by hand and stored in paper bags. For each clone, one sample of 50 spikelets ($n=150$ per genotype) taken at random was analyzed, thus populations 6227 and 6221 were represented by 1500 spikelets each, and population 6242 by 1350 spikelets.

Reproductive success was expressed as percentage of flowers having produced fruit (caryopsis), using the variable fruiting percentage; to this purpose, presence or absence of caryopsis in spikelets was observed under stereoscopic microscope. In genus *Setaria*, like in most of Paniceae, spikelets have two florets, a basal one, reduced and asexual, and an apical one with hermaphroditic and productive flower.

Statistical analysis

The obtained data were analyzed by means of nested analysis of variance, previously, analysis of normality and homogeneity of variances; the means were compared using Tukey test ($p \leq 0.05$). The effect of genotypes nested in populations was considered random and used as source of variation for analyzing the effect of the population factor. The data of flowering phenology and reproductive success were correlated with Pearson's correlation ($p \leq 0.05$). For each analysis the InfoStat program (version 2006) was used.

RESULTS AND DISCUSSION

Flowering phenology

For variable flowering start there were no significant differences among populations ($p=0.66$), but there were significant intrapopulation variations ($p \leq 0.0001$) (Figure 1). Four percent of genotypes started flowering by the end of October, 75 % in November, 17 % in December, and 4 % in January. Population 6227 began flowering extended in time

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fenología de la floración

Para la variable inicio de floración no hubo diferencias significativas entre poblaciones ($p=0.66$), pero hubo variaciones significativas intrapoblacionales ($p\leq 0.0001$) (Figura 1). El 4 % de los genotipos iniciaron su floración a fines de octubre, 75 % en noviembre, 17 % en diciembre y 4 % en enero. La población 6227 presentó un inicio de floración extendido en el tiempo, con 84 d entre el primero y el último genotipo en mostrar al menos una panoja totalmente emergida; la población 6242 tuvo un inicio de floración más concentrado (16 d); y la población 6221 presentó un inicio de floración a los 27 d.

Hubo diferencias significativas entre poblaciones ($p=0.002$) y dentro de poblaciones ($p\leq 0.0001$) para la variable mitad de floración (Figura 2). El 28.87 % de la variación fue explicada por diferencias interpopulacionales y el 50.67 % por diferencias intrapoblacionales.

Un aspecto interesante fue la variabilidad intrapoblacional encontrada en los caracteres fenológicos, ya que en especies autóгамas se espera que las diferencias interpopulacionales en caracteres adaptativos sean de mayor magnitud que las intrapoblacionales (Ramakrishnan *et al.*, 2004).

with 84 d between the first and the last genotype, presenting at least one fully emerged panicle; population 6242 had a more concentrated beginning of flowering (16 d), and population 6221 presented flowering start with 27 d.

There were significant differences among populations ($p=0.002$) and within populations ($p\leq 0.0001$) for variable mid-flowering (Figure 2). Twenty eight point eighty seven percent of the variation was explained by interpopulation and 50.67 % by intrapopulation differences.

Intrapopulation variability present in the phenological characteristics was an interesting aspect since in autogamous species it is expected that interpopulation differences in adaptive traits be of higher magnitude than the intrapopulation differences (Ramakrishnan *et al.*, 2004).

With respect to the altitudinal gradient, the population originating in intermediate heights (6227) presented the greatest variation at flowering start; but the populations from higher or lower altitude (6242 and 6221) showed less variation. The variation observed in the population from higher altitude could be due to the fact that they originate in environments where favorable growth periods, utilized by the plants to guarantee reproductive success, are short. Quinn and Wetherington (2002) report similar results for *Sporobolus cryptandrus* and

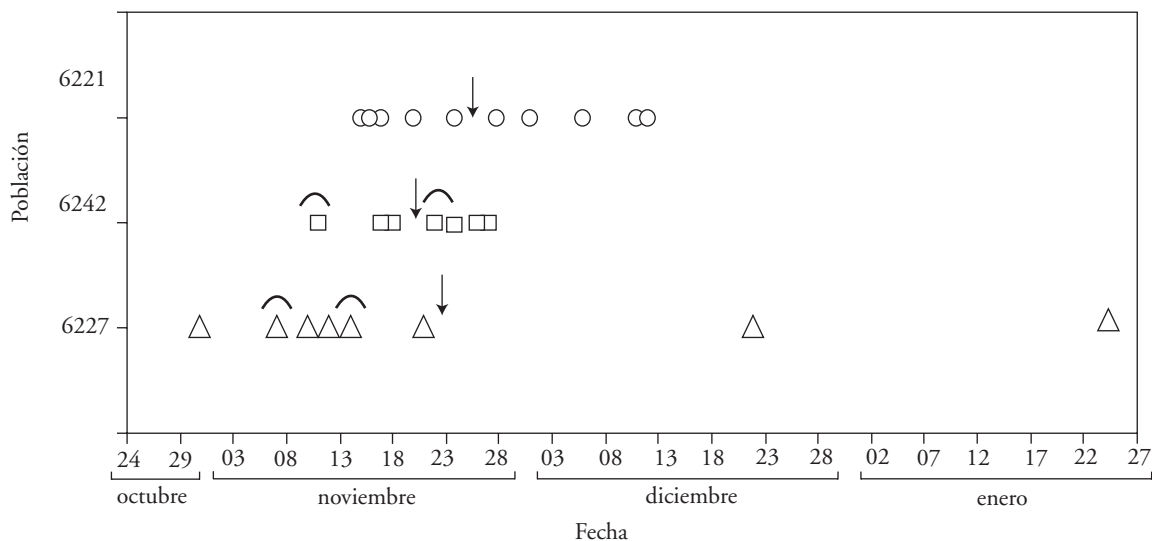


Figura 1. Fecha de inicio de floración por genotipo. Las flechas indican la fecha promedio de inicio de floración por población; el arco de bloque sobre los puntos indica que dos genotipos presentan la misma fecha de inicio de floración.

Figure 1. Date of flowering start per genotype. Arrows indicate mean date of flowering start per population; the block arc above points indicates that two genotypes present the same date of flowering start.

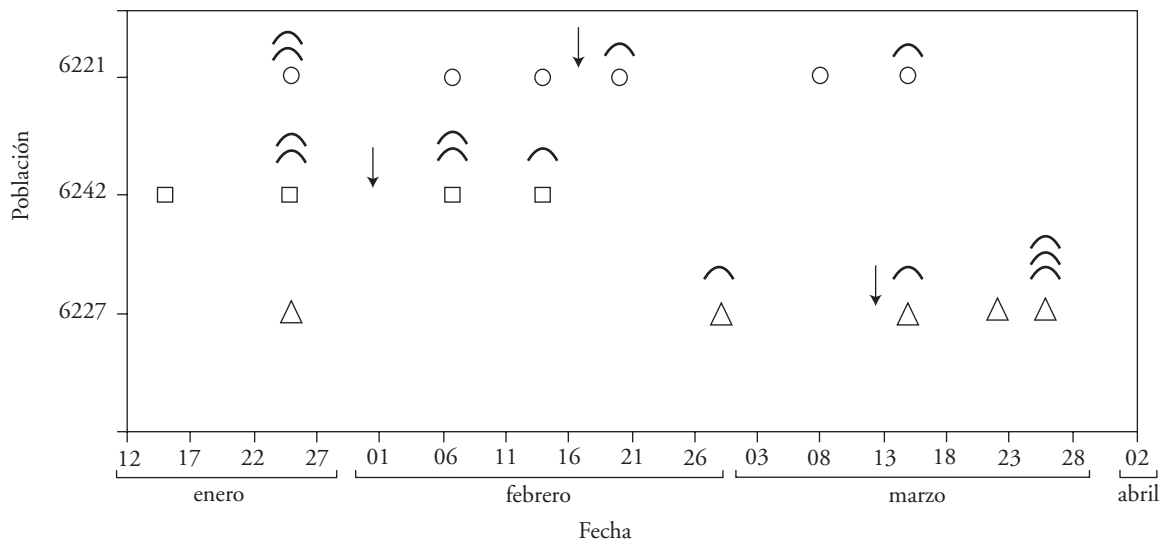


Figura 2. Fecha de mitad de floración por genotipo. Las flechas indican la fecha promedio de mitad de floración por población; el arco de bloque sobre los puntos indica que dos genotipos presentan la misma fecha de mitad de floración, el doble arco indica tres genotipos y triple arco cuatro genotipos con la misma fecha de mitad de floración.

Figure 2. Date of mid-flowering per genotype. The arrows indicate mean date of mid-flowering per population; the block arc above the points indicates that two genotypes present the same date of mid-flowering, double arc indicates three genotypes, and triple arc, four genotypes with the same date of mid-flowering.

Respecto al gradiente altitudinal, la población proveniente de altura intermedia (6227) presentó la mayor variación en el inicio de floración; pero las poblaciones provenientes de mayor y menor altura (6242 y 6221) mostraron menor variación. La variación observada en la población de mayor altura podría deberse a que provienen de ambientes con un corto período favorable de crecimiento, que las plantas aprovechan para asegurar su éxito reproductivo. Quinn y Wetherington (2002) muestran resultados similares para *Sporobolus cryptandrus* y *Panicum virgatum*. En ambientes con un mayor período de condiciones óptimas para el crecimiento, la diversificación de la fenología podría favorecer el éxito reproductivo.

En relación con la domesticación de esta especie, su variabilidad permitirá seleccionar genotipos con un período vegetativo más prolongado, seleccionando aquellos con un inicio de floración más tardío, lo que permitiría extender la producción de forraje de mejor calidad (Guaita *et al.*, 1989; Pontes *et al.*, 2007).

En la variable panojas totales hubo variaciones interpoblacionales ($p=0.0028$) e intrapoblacionales ($p\leq 0.0001$) (Figura 3). El 27.53 % de esta variación se explica en términos de diferencias interpoblacionales y el 48.27 % por diferencias intrapoblacionales.

Panicum virgatum. In environments with a longer period of optimum growth conditions, phenology diversification could favor reproduction success.

Related to domestication of this species, its variability may allow selecting genotypes with a longer vegetative period, choosing those that have later flowering start, which could extend forage production of better quality (Guaita *et al.*, 1989; Pontes *et al.*, 2007).

In the variable total panicles, there were interpopulation ($p=0.0028$) and intrapopulation ($p\leq 0.0001$) variations (Figure 3). Twenty-seven point fifty-three percent of this variation is explained in terms of interpopulation and 48.27 % by intrapopulation differences.

Genotype flowering curves of the three populations show rising tendency, since panicle production increases until the first frost, when the aerial plant part dries up to resprout next spring (Figure 4). In the fall, flowering grows from axillary ramifications, to a large extent. These continue emerging while plant growth conditions are favorable, allowing for flowering and continuous seed production (Dekker, 2004), which could be considered as a strategy of guaranteeing successful reproduction (Doust and Kellogg, 2006). This kind of architecture differs from the typical one, present in

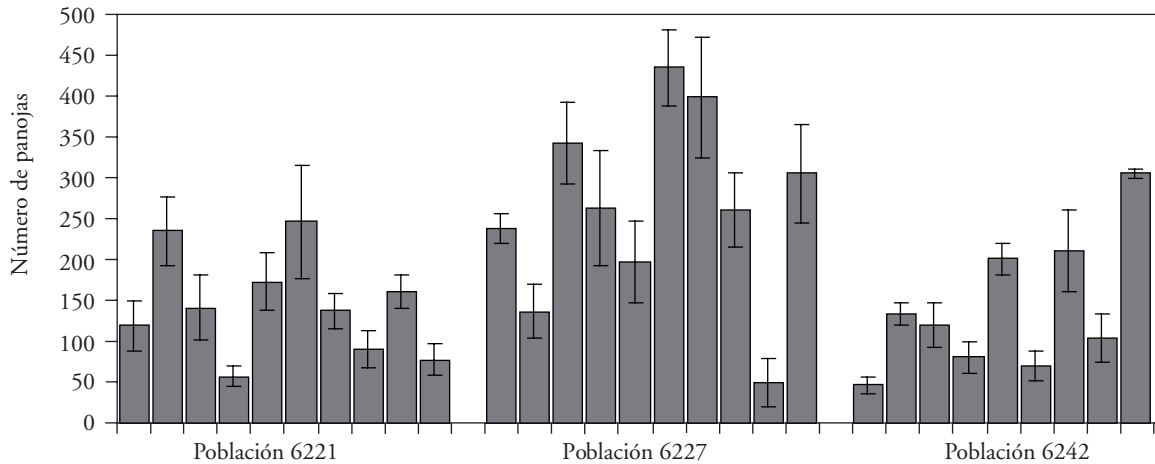


Figura 3. Panojas totales de 29 genotipos de tres poblaciones de *S. lachnea*.
Figure 3. Total panicles of 29 genotypes from three *S. lachnea* populations.

Las curvas de floración de los genotipos de las tres poblaciones muestran una tendencia ascendente ya que la producción de panojas aumenta hasta las primeras heladas, momento en el que la parte aérea de la planta se seca para luego rebrotar en la próxima primavera (Figura 4). En el otoño la floración se produce, en gran parte, desde ramificaciones axilares. Estas continúan iniciándose mientras haya condiciones favorables para el crecimiento de las plantas, permitiendo una floración y producción de semillas continua (Dekker, 2004), lo que podría considerarse como una estrategia para asegurar el éxito reproductivo (Doust y Kellogg 2006). Este tipo de arquitectura difiere de la típica encontrada en las especies domesticadas que poseen pocos macollos y sin ramificaciones axilares con inflorescencias (Harlan, 1992; Doust y Kellogg, 2006). En futuros trabajos será necesario evaluar el efecto de las ramificaciones axilares en la producción de semilla de esta especie. En especies de *Setaria* domesticadas, el acortamiento de la fenología de la floración ha llevado a la pérdida de ramificaciones axilares, característica importante para el manejo y la cosecha (Harlan, 1992).

Éxito reproductivo

El porcentaje de fructificación promedio fue 41 %, con una variación de 3 a 80 %. En los dos años evaluados hubo diferencias consistentes y significativas interpopulacionales e intrapopulacionales ($p \leq 0.0001$) (Cuadro 1; Figura 5). El 45 % de la variación puede explicarse a nivel poblacional y el 21 % a nivel de genotipos. Los genotipos de la población

domesticated species, having few tillers and without axillary ramifications with inflorescence (Harlan, 1992; Doust and Kellogg, 2006). In future studies, it will be necessary to evaluate the effect of axillary ramifications on seed production of this species. In domesticated *Setaria* species, shortening of flowering phenology has caused loss of axillary ramifications, important characteristic for management and harvest (Harlan, 1992).

Reproductive success

Fruiting mean percentage was 41 % with variation from 3 to 80 %. In the two evaluated years there were consistent and significant inter- and intra-population differences ($p \leq 0.0001$) (Table 1; Figure 5). Forty-five percent of the variation may be explained at

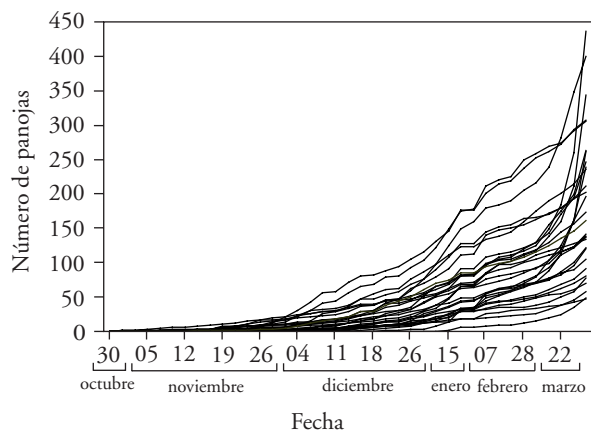


Figura 4. Curvas de floración de 29 genotipos de *S. lachnea*.
Figure 4. Flowering curves of 29 *S. lachnea* genotypes.

6221 se destacaron por su elevado porcentaje de fructificación, superior en todos los casos al 40 %.

Los resultados obtenidos indican la existencia de variabilidad interpoblacional e intrapoblacional para el carácter porcentaje de fructificación, aspecto importante para seleccionar materiales de interés agronómico. Además, estos valores son altos por tratarse de una especie no domesticada. Pensiero *et al.* (2005), para cinco poblaciones de *S. lachnea*, hallaron en algunas un promedio de 67 % de fructificación, coincidiendo con los valores de fructificación obtenidos aquí para la población 6221. Se han registrado variaciones importantes en la producción de semillas de distintas especies del género *Setaria* (Steel *et al.*, 1983). Haar (1998) considera que en este género la producción de semillas es muy plástica y fuertemente dependiente de la acumulación de biomasa en la planta, nivel de macollaje y de la arquitectura de sus inflorescencias. Clark y Pohl (1996), para *Setaria faberi* y *S. viridis*, reportan que el número de espiguillas fértiles por panoja es variable y plástico en respuesta a las condiciones ambientales. Según Covas y Frecentese (1983), en *S. lachnea* si bien hay pérdida de semillas debido a la caída de espiguillas con sus cariopsis maduros, la misma no resultaría significativa en relación al total de semillas retenidas en la panoja.

Correlación entre los caracteres evaluados

El análisis de correlación por población mostró, para la población 6221, una correlación negativa y significativa (-0.64, $p \leq 0.001$) entre inicio de floración y panojas totales. Esto es lógico debido a la

Cuadro 1. Porcentajes de fructificación en poblaciones de *S. lachnea*.

Table 1. Fruiting percentages in *S. lachnea* populations.

Población	Fructificación (%)	
	Año 2005	Año 2006
6221	66.7 (18.9) a	74.5 (17.7) a
6227	28.7 (15.6) b	36.1 (17.4) b
6242	28.7 (20.6) b	40.1 (23.1) b

Promedios y desviaciones estándar entre paréntesis. Promedios con distinta letra en una columna son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$) ♦ Means and standard deviations in parentheses. Means with different letter in a column are statistically different ($p \leq 0.05$).

population level and 21 % at genotype level. The genotypes of population 6221 stood out by their high fruiting percentage, in each case superior by 40 %.

The obtained results indicate existence of inter- and intra-population variability for the trait fruiting percentage, important aspect for selecting materials of agronomic interest. Besides, these values are high because of being about a nondomesticated species. Pensiero *et al.*(2005) found an average of 67 % in fruiting for some of five *S. lachnea* populations, which agrees with fruiting values obtained in this study for population 6221. Variations have been recorded, important in seed production of different species of genus *Setaria* (Steel *et al.*, 1983). Haar (1998) considers that seed production in this genus is very plastic and strongly dependent on biomass

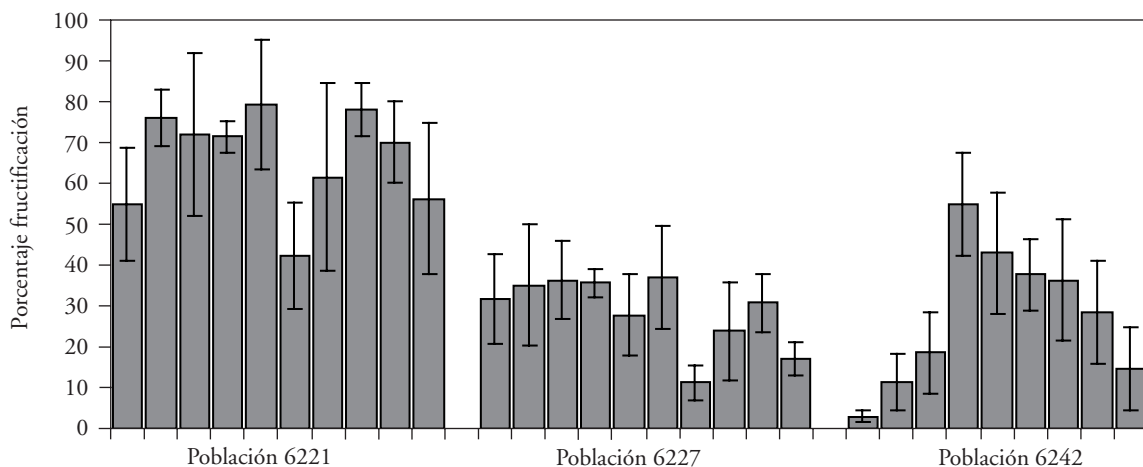


Figura 5. Porcentaje de fructificación en genotipos de tres poblaciones de *S. lachnea*.
Figure 5. Fruiting percentage in genotypes of three *S. lachnea* populations.

longitud del período reproductivo mostrado por los genotipos analizados. El porcentaje de fructificación no se correlacionó con ninguna de las otras variables.

La población 6227 presentó también una correlación negativa y significativa (-0.70 ; $p \leq 0.001$) entre inicio de floración y panojas totales. A diferencia de la anterior, en esta población la correlación fue positiva y significativa (0.43 ; $p = 0.02$) entre mitad de floración y porcentaje de fructificación. Los genotipos de esta población, que más tarda en llegar a mitad de floración, producen gran cantidad de panojas que podría compensar su menor porcentaje de fructificación.

No se hallaron correlaciones significativas para la población 6242.

Debido a que el inicio de floración no está correlacionado con el porcentaje de fructificación, podrían seleccionarse materiales más tardíos sin afectar el porcentaje de fructificación.

En el género *Setaria* se ha mostrado una correlación negativa entre extensión del período reproductivo y producción de semilla. Hacker y Cuany (1997) indican que en *S. sphacelata* una floración extendida provocó falta de uniformidad en la aparición de panojas, menor retención de frutos y, por consiguiente, una menor producción de semillas.

Hubo una correlación positiva significativa (0.87 ; $p \leq 0.001$) entre los porcentaje de fructificación de los dos años estudiados, manteniéndose el comportamiento de las poblaciones. Esto sugiere que una parte importante de la variabilidad observada en este carácter sería de origen genético y por ello factible de mejorar por selección.

CONCLUSIONES

La variabilidad hallada y la falta de correlación entre inicio de floración y porcentaje de fructificación permitirán seleccionar materiales con un período vegetativo más prolongado, sin afectar el porcentaje de fructificación.

Setaria lachnea posee una notable variabilidad intrapoblacional para los caracteres inicio de floración, mitad de floración, panojas totales y porcentaje de fructificación, lo cual es poco común en especies autóгамas.

El porcentaje de fructificación promedio es alto por tratarse de una especie no domesticada.

Para los caracteres analizados *Setaria lachnea* no presenta patrones de variación asociadas con la altitud.

accumulation in the plant, on the level of tillering and the structure of its inflorescence. Clark and Pohl (1996) report, with respect to *Setaria faberi* and *S. viridis*, that the number of fertile spikelets per panicle is variable and plastic in response to environmental conditions. According to Covas and Frecentese (1983), there is seed loss in *S. lachnea*, due to the fall of spikelets with their mature caryopsis, but this will not be significant with respect to the total of seeds retained in the panicle.

Correlation among the assessed traits

The analysis of correlation per population showed negative and significant correlation (-0.64 , $p \leq 0.001$) between flowering start and total of panicles for population 6221. This is obvious due to the length of the reproduction period shown by the analyzed genotypes. Fruiting percentage did not correlate with any of the other variables.

Population 6227 also presented negative and significant correlation (-0.70 ; $p \leq 0.001$) between flowering start and total of panicles. Unlike the aforementioned, in this population correlation was positive and significant (0.43 ; $p = 0.02$) between mid-flowering and fruiting percentage. The genotypes of this population, which is the latest for reaching mid-flowering, produce a great many panicles which could compensate their lesser fruiting percentage.

For population 6242, significant correlations were not observed.

Due to the fact that flowering start is not correlated to fruiting percentage, late-ripening materials could be selected without affecting fruiting percentage.

In genus *Setaria* negative correlation between extension of the reproduction period and seed production has been shown. Hacker and Cuany (1997) point out that in *S. sphacelata* a long flowering period caused lack of uniformity in the emergence of panicles, lesser retention of fruits, and consequently, lower seed production.

There was positive significant correlation (0.87 ; $p \leq 0.001$) among fruiting percentage during the two years of research, maintaining the performance of populations. This suggests that an important part of the variability observed in this trait may be of genetic origin and therefore feasible of improving by selection.

LITERATURA CITADA

- Bruinenberg, M. H., and H. Valk. Korevaar and P.C.Struik. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass Forage Sci.* 57: 292-301.
- Casler, M. D. 1998. Genetic variation within eight populations of perennial forage grasses. *Plant Breeding* 117: 243-249.
- Clark, L. G., and R.W. Pohl. 1996. *Agnes Chase's First Book of Grasses*. Smithsonian Institution Press. Washington and London: 4th ed. 127 p.
- Cole, I. A., and W. H. Johnston. 2006. Seed production of Australian native grass cultivars: an overview of current information and future research needs. *Austr. J. Exp. Agric.* 46:361-373.
- Covas, G., y M. Frecentese. 1983. *Setaria leiantha* Hackel, un pasto nativo para integrar pasturas perennes en la región semiárida. *Agrarius* 1:16-17.
- Dekker, J. 2004. Evolutionary biology of the foxtail (*Setaria*) species-group. In: Inderjit, ed. *Weed Biology. Management*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. pp: 65-114.
- Doust, A. N., and E. A. Kellogg. 2006. Effect of genotype and environment on branching in weedy green millet (*Setaria viridis*) and domesticated foxtail millet (*Setaria italica*) (Poaceae). *Molecular Ecol.* 15:1335-1349.
- Elzinga, J. A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A. E. Weis, and G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 22: 432-439.
- Fang, C., T. S. Aamlid, O. Jorgensen, and O. A. Rognli. 2004. Phenotypic and genotypic variation in seed production traits within a full-sib family of meadow fescue. *Plant Breeding* 123:241-246.
- Fang, X., P. K. Subudhi, B. C. Venuto, S. A. Harrison, and A. B. Ryan. 2004. Influence of flowering phenology on seed production in smooth cordgrass (*Spartina alterniflora* Loisel.). *Aquatic Bot.* 80:139-151.
- Guaita, M. S., H. H. Fernández, e I. N. Tiranti. 1989. Calidad forrajera de *Setaria leiantha* en estado reproductivo. *Rev. Univ. Nac. Río Cuarto* 9:105-108.
- Hacker, J. B., and R. L. Cuany. 1997. Genetic variation in seed production and its components in four cultivars of the pasture grass *Setaria sphacelata*. *Euphytica* 93:271-282.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and Man*. In: 2nd edn. Am. Soc. Agron. and Crop Sci. Soc. Am.(eds). Madison, Wisconsin. 268 p.
- Haar, J. M. 1998. Characterization of foxtail (*Setaria* spp.) seed production and giant foxtail (*Setaria faberii*) seed dormancy at abscission. Ph. D. dissertation. Iowa State University, Ames, Iowa, USA. 122 p.
- INFOSTAT 2006. Versión p.2. Software estadístico Infostat. Grupo Infostat. Estadística y Biometría. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba (FCA. UNC). CD.
- Jain, S. K. 1975. Population structure and the effects of breeding system. In: Frankel, O. H., and J. G. Hawkes (eds). *Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow*. International Biological Programme Synthesis Series 2. Cambridge, Great Britain. pp: 15-36.

CONCLUSIONS

The variability detected and the lack of correlation between flowering start and fruiting percentage allow for selecting materials with prolonged vegetative period, without affecting fruiting percentage.

Setaria lachnea has remarkable intrapopulation variability for the traits of flowering start, mid-flowering, total of panicles and fruiting percentage, not very common in autogamous species.

Mean fruiting percentage is high for being of a nondomesticated species.

With respect to the analyzed traits *Setaria lachnea* does not present variation patterns associated to altitude.

—End of the English version—

---*---

- Jordano, P., and J. A. Godoy. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecol.* 9: 1293-1305.
- Lacey, E. P., D. A. Roach, D. Herr, S. Kincaid, and R. Perrott. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology* 84:2462-2475.
- Oshawa, T., and I. Ide. 2008. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Global Ecol. Biogeogr.* 17:152-163.
- Pensiero, J. F. 1999. Las especies sudamericanas del género *Setaria* (Poaceae, Paniceae). *Darwiniana* 37(1-2): 37-151.
- Pensiero, J. F., H. F. Gutiérrez, y E. Exner. 2005. Sistema de polinización y su efecto sobre la producción y el peso de semillas en nueve especies sudamericanas del género *Setaria*. *Interiencia* 30(8):495-500.
- Pontes, L. S., P. Carrere, D. Andueza†, F. Louault, and J. F. Soussana. 2007. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass Forage Sci.* 62:485-496.
- Quinn, J. A., and J. D. Wetherington. 2002. Genetic variability and phenotypic plasticity in flowering phenology in populations of two grasses. *J. Torrey Bot. Soc.* 129: 96-106.
- Ramakrishnan, A P., S. E. Meyer, J. Waters, M. R. Stevens, C. E. Coleman, and D. J. Fairbanks. 2004. Correlation between molecular markers and Adaptively significant genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae), an inbreeding annual grass. *Am. J. Bot.* 91:797-803.
- Slafer, G. A. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142:117-128.
- Steel, M. G., P. B. Cavers, and S. M. Lee. 1983. The biology of Canadian weeds. 59. *Setaria glauca* (L.) Beauv. and *S. verticillata* (L.) Beauv. *Can. J. Plant Sci.* 63:711-725.

- Stinson, K. A. 2004. Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *Am. J. Bot.* 91:531–539.
- Vigouroux, Y., Y. Matsuoka, and J. Doebley. 2003. Directional evolution for microsatellite size in maize. *Molecular Biol. Evolution* 20:1480-1483.
- Wright, J. W., and T. Meagher. 2003. Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology* 84:2062-2073.
- Yamagishi, H., T. D. Allison, and M. Ohara. 2005. Effect of snowmelt timing on the genetic structure of an *Erythronium grandiflorum* population in an alpine environment. *Ecol. Res.* 20:199-204.