



Facultad de Ciencias Agrarias
Universidad Nacional Del Nordeste

Trabajo final de graduación

Modalidad Tesina

“Caracterización de la floración y producción de semillas de una colección de híbridos de *Acroceras macrum*.”

Autora: López, Gabriela Aymaré

Asesora: Dra. Ferrari Usandizaga, Silvana Consuelo

Lugar: EEA INTA Sombrerito-Corrientes

AÑO: 2019

Índice

Agradecimientos:	3
Introducción.....	4
Objetivos	6
Materiales y métodos	7
Resultados y discusión	10
Conclusiones.....	21
Bibliografía.....	22

Agradecimientos

Antes que nada quiero agradecer, en primer lugar a mis padres que me dieron la posibilidad de estudiar lo que me gusta, a mis compañeros, amigos y todas esas personas maravillosas que esta carrera me dejó.

A los profesores que siempre tuvieron la predisposición de responder a nuestras dudas. También un agradecimiento muy especial a la Dra. Silvana Consuelo Ferrari Usandizaga quien fue mi directora en este trabajo y que siempre me ha guiado, asesorado y corregido con la mejor predisposición.

A la Estación Experimental INTA de El Sombrerito-Corrientes, por haberme permitido realizar mi trabajo final de graduación allí.

Introducción

Acroceras macrum (comúnmente Pasto Nilo) es una gramínea forrajera nativa de regiones tropicales y subtropicales de África (Rhind y Goodenough, 1979). En África coloniza ambientes húmedos como los bordes de pantanos y riberas de ríos (Skerman y Riveros, 1992).

Si bien *A. macrum* es de ciclo estival y prospera en regiones cálidas, posee una estructura foliar no Kranz (Zuloaga et al., 1987). En las gramíneas la estructura no Kranz corresponde al metabolismo fotosintético C_3 y se relaciona con un valor nutritivo más alto que las gramíneas de estructura Kranz (C_4), típicas de los ambientes más cálidos.

Incluso en sus áreas de origen, la especie no se ha adoptado en gran escala por parte de los productores (Rhind y Goodenough, 1979). Esto puede deberse a que no se dispone de semilla comercial y aunque puede establecerse vegetativamente mediante rizomas y estolones, su establecimiento inicial es relativamente lento y poco competitivo con las principales malezas, por lo que si su plantación no se realiza con la densidad u homogeneidad adecuadas, puede dificultarse obtener una cobertura pura y densa del suelo. El uso de unos pocos genotipos de forma clonal, presenta además el peligro latente de la pérdida total ante la aparición de enfermedades o situaciones ambientales ante las cuales no han sido expuestos previamente.

Durante las décadas de 1980 y 1990, algunos productores del NEA hicieron las primeras introducciones de la especie en regiones con alfisoles y vertisoles, tales como los albardones del río Paraná y las zonas de malezales. Estas regiones se caracterizan por una fertilidad media textura arcillosa y problemas anegamiento (Garbulsky y Deregibus, 2004). El pastizal típico de estos suelos es de muy baja calidad, sin embargo la incorporación de esta especie generó potencial productivo muy interesante. En 1995 el INTA introdujo 54 líneas experimentales provenientes del Agricultural Research Council (ARC) de Sudáfrica, colección que se utilizó más adelante como base para los estudios y evaluaciones llevadas a cabo en conjunto por INTA y el IBONE, a fines de iniciar un programa de mejoramiento para generar materiales que respondan específicamente a las necesidades de la ganadería en los ambientes con problemas de anegamiento del norte de Argentina. Las principales conclusiones de esos estudios incluyen el modo de reproducción sexual y, fundamentalmente por alogamia para la especie y que la variabilidad del material contenida en el citotipo tetraploide ($2n = 4x = 36$) fue lo suficientemente amplia para generar cruzamientos fértiles, y por ende

incrementar la diversidad mediante la combinación de genotipos (Schedler et al. 2013; Ferrari Usandizaga, 2015). Si bien se determinó la presencia de posibles obstáculos que estarían dificultando la obtención de semillas, los genotipos tetraploides en polinización abierta presentaron una media de 34,5 % de semilla viable (Schedler et al. 2013, 2014; Ferrari Usandizaga et al., 2015; Ferrari Usandizaga, 2015).

La producción ganadera del NEA se basa, tradicionalmente, en el uso de los pastizales naturales y solo se cultivan especies forrajeras en aproximadamente un 10% del área destinada a la ganadería. La carga típica para el pastizal natural de esta región ronda los 0,5 vacas/ha, este valor puede incrementarse para hacer un uso más eficiente de la tierra mediante la incorporación de pasturas adaptadas a las condiciones específicas que presentan los diferentes ambientes (INTA, 2014).

Dado que se cuenta con variabilidad en el material disponible en Argentina y por las características reproductivas de la especie, es posible planificar su mejoramiento por la metodología recomendada para especies de reproducción sexual y alógama. En el caso de *A. macrum*, los intereses de mejoramiento están puestos en aumentar la producción de forraje, incrementar la calidad de la semilla y ampliar su área de adaptación, todo ello sin perder las características nutricionales que hacen de esta especie una forrajera de calidad. Aún hay muy pocos datos acerca de los potenciales de la especie en cuanto a la producción de semilla y los principales factores que la limitan y deben ser el objeto del mejoramiento. Esta tesina se realizó en el marco de los estudios básicos acerca de la producción de semillas que el INTA y el IBONE están llevando a cabo con una población de 169 líneas híbridas de *A. macrum* obtenidas a partir de cruzamientos.

Objetivos

Objetivo General

Caracterizar el comportamiento en relación a la floración y producción de semillas de una especie forrajera subtropical-tropical como lo es *Acroceras macrum* e identificar variables relacionadas a estas características que puedan ser de utilidad en futuros programas de mejoramiento de la especie, utilizando una población conformada 169 híbridos de la misma.

Objetivos específicos

- Determinar el momento (fecha, temperatura) en que las diferentes líneas alcanzan su pico de floración.
- Evaluar la producción de semillas de las diferentes líneas relativas a la media poblacional (más altas o más bajas que la media).
- Evaluar los porcentajes de llenado de semillas de las líneas relativos a la media poblacional.
- Estudiar caracteres morfológicos de las líneas relacionados a la producción de semillas: dimensiones de la hoja bandera y primera hoja en la vara floral, dimensiones de la panoja, número de semillas por panoja, largo de racimo basal, largo de inserción, cantidad de flores por panoja.

Materiales y métodos

Las prácticas y evaluaciones se llevaron a cabo en la Estación Experimental INTA (Sombrerito-Corrientes), sobre una población compuesta de 13 familias de hermanos completos (con diferente número de hermanos por familia) integrada en total por 169 líneas híbridas de *A. macrum*.

El ensayo sigue un modelo de bloques al azar (con un distanciamiento de 1,5m entre lineo y 1m entre plantas) con dos repeticiones, cada familia constituye un bloque y tiene un número variable de híbridos haciendo un total de 169 genotipos diferentes plantados como plantas individuales (**Figura 1**).

Para el estudio del llenado de semillas y la morfología de los tallos reproductivos, se redujo el número de genotipos estudiados a 96. Para ello se seleccionó una subpoblación buscando representar a todas las familias con su diversidad morfológica.



Figura 1: Ensayo experimental de 13 familias de hermanos completos, constituida por 169 híbridos de *Acroceras macrum*.

Determinación de pico de floración

Se realizó por conteo del número de espigas florecidas por planta en 4 diferentes fechas, 27 de octubre, 16 de noviembre, 29 de noviembre y 4 de diciembre de 2018. En la **Figura 2**, puede observarse una espiga de *A. macrum* con flores en antesis. Teniendo en cuenta la relación entre el número de varas florales y los tallos vegetativos remanentes (por estimación visual) se propuso una escala de acuerdo a: 0=0% tallos reproductivos; 1=0-25% tallos reproductivos; 2=25-50% tallos reproductivos; 3=50-75% tallos reproductivos y 4=75-50% tallos reproductivos (**Figura 3**). Se consideró el pico máximo de floración a la fecha en que la moda de la escala utilizada anteriormente, fue máxima para la población. Se estudiaron las relaciones entre la escala con la media del número de espigas de la población y los datos térmicos de las fechas. Se determinó el tiempo térmico para cada fecha evaluada, a través de la fórmula: $TT = \sum (T_m - T_b)$. Donde TT= tiempo térmico; T_m = temperatura media; T_b = Temperatura base.



Figura 2. Inflorescencia de *Acroceras macrum*

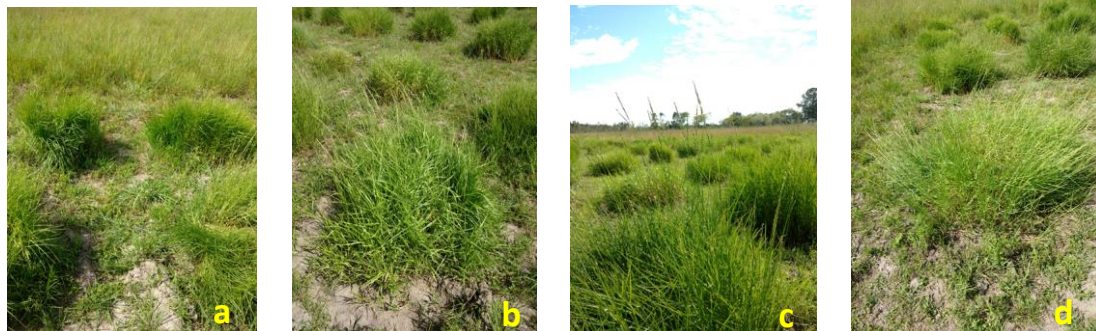


Figura 3. Escala utilizada para determinar el porcentaje de floración de *Acroceras macrum*. **a.**: 0 y 1. **b:**2. **c:** 3. **d:** 4.

Producción de semillas

En cada fecha en que se realizó el conteo de espigas, posteriormente a la evaluación del número de tallos reproductivos de *A. macrum*, se cosecharon manualmente las espigas con semillas maduras y luego se trillaron también de forma manual. El producto de la trilla se pesó y se sometió a una corriente de aire para separar las semillas llenas de las vanas. El remanente obtenido del soplado (enriquecido en semillas llenas) fue pesado.

Se realizó una selección visual de las semillas llenas dentro de la muestra soplada (% de llenado), estimándose el número de semillas llenas por peso de muestra y el peso promedio de 1000 semillas llena en cada muestra (**Figura 4**). Para estas variables se calculó la media poblacional y los valores máximos y mínimos. Se graficaron las variables en un gráfico multivariado de componentes principales.



Figura 4: Muestra de semillas llenas de *Acroceras. macrum*.

Evaluación morfológica de los tallos reproductivos

Se evaluaron las características morfológicas de los tallos reproductivos: largo y ancho de la hoja bandera y de la primer hoja por debajo de la bandera (hoja1); largo total de la panoja, largo del racimo basal, largo de la inserción de la panoja, número de racimos y cantidad de semillas por panoja. Se estudiaron tres tallos reproductivos por cada planta.

Análisis estadísticos

Todos los estudios estadísticos se realizaron con el programa InfoStat®. Se determinaron las medias poblacionales y coeficientes de variación poblacionales de la

producción de semillas y de las variables morfológicas estudiadas. Para estudiar el pico de floración se utilizó la Moda estadística. Para estudiar la variabilidad de las variables morfológicas observadas, se realizaron test de ANAVA con comparación de medias según Tukey y una significancia estadística del 5%. Las correlaciones entre pares de variables se obtuvieron según Pearson. Para los estudios multivariados de Componentes Principales se consideraron los dos primeros componentes principales y se obtuvo un gráfico de Biplot, con InfoStat.

Resultados y discusión

Determinación de pico de floración

Los porcentajes de tallos reproductivos observados (a través de la escala utilizada) fueron variables para las diferentes fechas (**Gráfico 1**) incrementándose en relación a los tiempos térmicos, durante el periodo evaluado.

La mayor proporción de plantas en floración plena se observó a finales del mes de diciembre (**Gráfico 1**), lo mismo sucedió en general con la cantidad de espigas contadas por híbrido (**Gráfico 2**). Por lo tanto, durante el periodo evaluado, puede considerarse a esta última fecha como el pico de floración, con un tiempo térmico de 524°C.

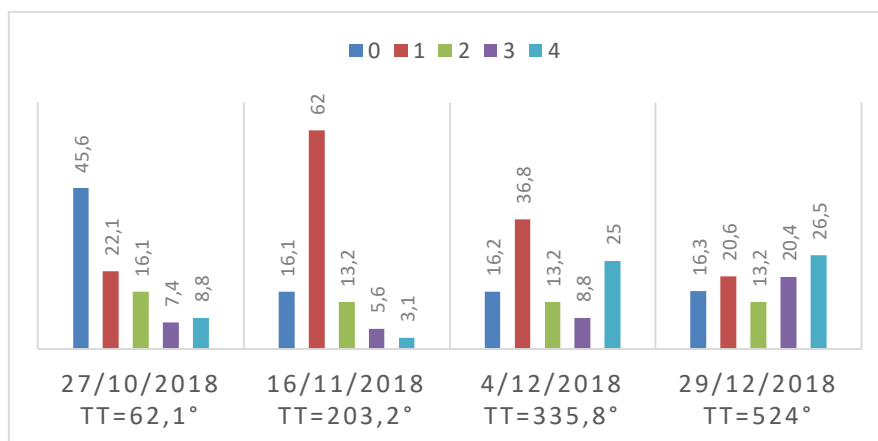


Gráfico 1. Estimación visual del porcentaje de tallos reproductivos para 4 fechas durante el periodo de floración 2018. TT: tiempo térmico correspondiente a cada fecha. Escala: 0= 0%, 1=0-25%, 2= 25-50%, 3 = 50-75%, 4= 75-100% de tallos reproductivos.

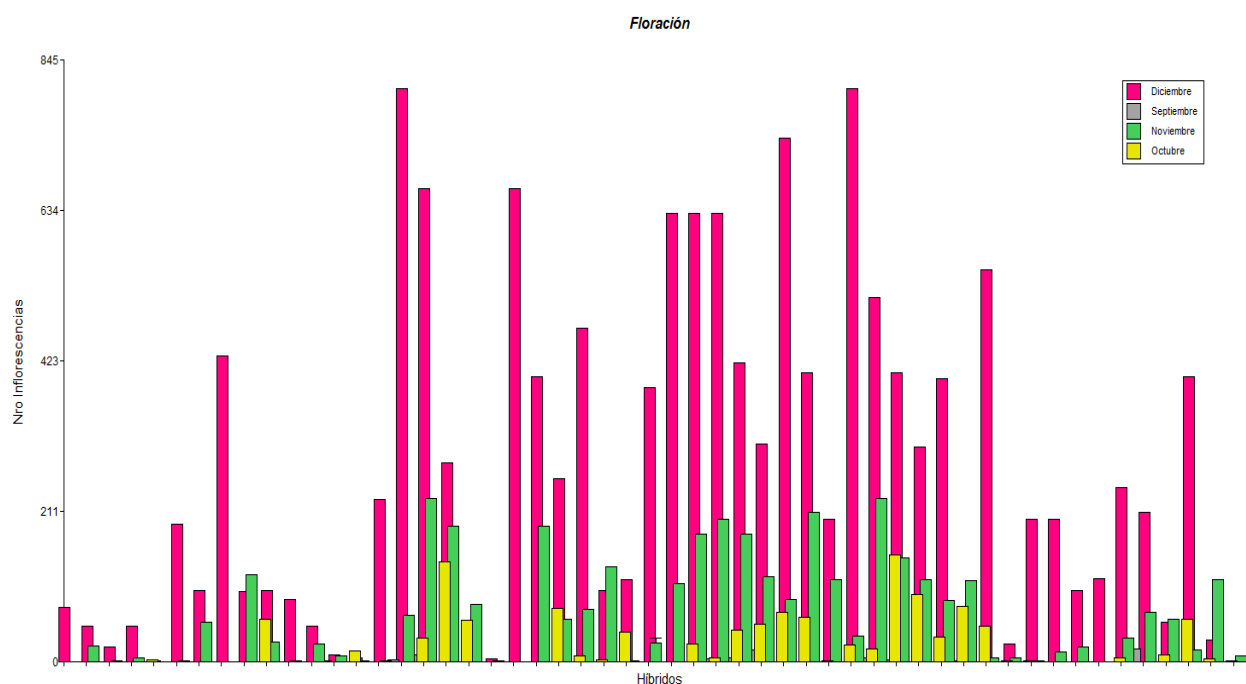


Grafico 2. Variabilidad en el número de inflorescencias de la población de *Acroceras. macrum*, para los diferentes híbridos y fechas evaluadas.

Producción de semillas

Los porcentajes de llenado de semillas de las espigas cosechadas fueron muy variables en la población, con una media de 5,25% y un máximo de 14,4%. Algunos genotipos no fueron cosechados por no presentar espigas con semillas maduras y otros porque no florecieron. El peso de 1000 semillas llenas en la muestra fue de 2,65 gramos en promedio (**Tabla 1**).

Tabla 1. Porcentaje de llenado y peso 1000 semillas llenas de una muestra cosechada de espigas para los genotipos de *Acroceras macrum* que presentaron espigas maduras en las diferentes fechas evaluadas. Se calculó la media poblacional, los valores máximos y mínimos y el coeficiente de variación poblacional (CV) de estas variables.

GENOTIPO	% LLENADO	PESO 1000 SEMILLAS
Amco 1	0,9	2,71
Amco 2	0,7	2,72
Amco 3	1,4	2,00

Amco 5	0,1	2,44
Amco 6	4,7	2,65
Amco 10	0,1	2,67
Amco 11	4,5	2,65
Amco 12	1,8	2,65
Amco 15	1,9	2,65
Amco 17	3,5	2,73
Amco 18	7,9	2,65
Amco 19	1,9	2,87
Amco 20	13,1	2,65
Amco 89	0,3	2,80
Amco 92	7,4	2,68
Amco 102	0,8	2,59
Amco 106	6,0	2,65
Amco 112	8,9	2,65
Amco 115	4,4	2,65
Amco 118	3,4	2,65
Amco 119	7,1	2,72
Amco 120	7,2	2,65
Amco 122	8,9	2,65
Amco 125	14,4	2,70
Amco 128	11,0	2,65
Amco 129	12,1	2,65
Amco 133	7,0	2,83
Amco 136	4,2	2,65
Amco 139	8,8	2,65

Amco 140	5,3	2,80
Amco 141	3,0	2,65
Amco 142	1,7	2,65
Amco 146	8,1	2,65
Amco 147	7,7	2,65
Amco 148	6,0	2,65
Amco 149	5,9	2,44
Amco 156	1,7	2,65
Amco 160	9,7	2,65
Amco 163	4,8	2,65
Amco 165	6,7	2,65
Amco 166	4,9	2,65
Amco 169	5,7	2,65
Amco 627	0,1	2,65
Media	5,25	2,65
Máximo	14,4	2,87
Mínimo	0,1	2,00
CV	71,4	4,8

Evaluación morfológica de los tallos reproductivos

Las variables estudiadas presentaron una importante diversidad en la población. Los valores medios por genotipo se informan en la **Tabla 2**. Algunas de estas variables estuvieron correlacionadas entre sí y la magnitud y significancia estadística de sus correlaciones se informa en la **Tabla 3**. En particular los anchos de la hoja bandera y la hoja 1, los largos de éstas, el ancho de la hoja 1 y la cantidad de flores por panícula, los

largos de hoja con el largo de la panícula y el largo de la panícula con el largo del racimo basal, se correlacionaron con mayor peso estadístico (**Tabla 3**).

Al graficar los primeros dos componentes principales de la distribución de las variables morfológicas de los tallos reproductivos y el % de llenado, queda representada un 56,9% la diversidad, con un coeficiente cofenético de 0,845. Los vectores que representan las variables tienen magnitudes importantes sobre ambos componentes y la población estudiada se distribuye ampliamente. El porcentaje de llenado queda representado por un vector con coordenadas (0,18;-0,39) sobre el CP1 y CP2, respectivamente. Según la distribución observada en el **Gráfico 3**, algunos genotipos podrían ser seleccionados con mayor porcentaje de llenado de acuerdo a las características morfológicas de sus tallos reproductivos (negros, con valores positivos del CP1 y negativos del CP2). Del mismo modo, algunos genotipos podrían descartarse de la población por su bajo rendimiento relacionado al llenado de semillas (blanco, con valores negativos del CP1 y positivo del CP2). El largo de la inserción, el largo de la hoja bandera, el largo de la primera hoja por debajo de la hoja bandera y el largo de la panícula, fueron las variables que mejor se correlacionaron gráficamente con el % de llenado de semillas (**Gráfico 3**). Al analizar las correlaciones según Pearson (**Tabla 3**), sólo el largo de la panícula y el largo y ancho de la primer hoja debajo de la bandera tuvieron correlaciones estadísticamente significativas con el llenado de semillas, por lo cual son esas tres las variables que podrían ser útiles como criterio de selección.

Tabla 2. Variables morfológicas de tallos reproductivos para una subpoblación de genotipos de *Acroceras macrum* representando la diversidad de la población estudiada. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$). G: genotipo. L.P.: largo de la panícula. R/P: cantidad de racimos por panícula. L.Rb: largo del racimo basal de la panícula. L.HBn: largo de la hoja bandera. A.HBn: ancho de la hoja bandera. L.H1: largo de la primera hoja por debajo de la hoja bandera. A.H1: ancho de la primera hoja por debajo de la hoja bandera. L.In: largo de la inserción de la panícula (>0 : por arriba de hoja bandera y <0 por debajo de hoja bandera). F/P: cantidad de flores en la panícula.

Genotipo	L/P	R/P	L.Rb	L.HBn	A.HBn	L.H1	A.H1	L.In	F/P
1	19,80 ^{abcd}	5,6 ^{abcde}	7,34 ^{abcdefgghijk}	12,98 ^{abcdef}	0,36 ^{bcd}	17,18 ^{abcdefghi}	0,48 ^{abc}	13,76 ^{abcd}	66,75 ^{abcdefgghijklm}
2	19,83 ^{abcd}	6,0 ^{abcd}	8,80 ^{ab}	5,88 ^{abcdefg}	0,35 ^{bcd}	9,10 ^{efghijklm}	0,41 ^{bc}	- 0,22 ^{hi}	42,80 ^{klmnopqrstuvwxy}
3	12,30 ^{defghijkn}	5,0 ^{abcde}	3,78 ^{efghijkl}	3,90 ^{gh}	0,24 ^{bcd}	8,05 ^{ijklmn}	0,35 ^{bc}	2,73 ^{fghi}	45,25 ^{klmnopqrstuvwxyz}
4	17,50 ^{abcdefgghijklm}	7,0 ^a	8,13 ^{abcdefg}	6,20 ^{abcdefg}	0,38 ^{bcd}	10,38 ^{cdefgghijklmn}	0,55 ^{ab}	0,00 ^{hi}	83 ^{bcd}
5	16,73 ^{abcdefgghijklm}	6,75 ^{ab}	7,50 ^{abcdefgghijk}	5,65 ^{abcdefg}	0,34 ^{bcd}	9,78 ^{cdefgghijklmn}	0,55 ^{abc}	-1,65 ⁱ	86,5 ^b
6	17,24 ^{abcdefgghijklm}	6,25 ^{abcd}	8,37 ^{abcde}	11,07 ^{abcdefg}	0,38 ^{bcd}	16,64 ^{abcdefgghijkl}	0,51 ^{abc}	11,68 ^{abcdef}	76 ^{bcd}
7	17,14 ^{abcdefgghijklm}	4,75 ^{abcde}	8,46 ^{abcd}	8,19 ^{abcdefg}	0,32 ^{bcd}	15,45 ^{abcdefgghijklmn}	0,35 ^{bc}	5,61 ^{abcdefghi}	53,5 ^{fghijklmnopqrstuvw}
8	17,91 ^{abcdefgghijklm}	5,0 ^{abcde}	8,44 ^{abcd}	11,21 ^{abcdefg}	0,42 ^b	18,16 ^{abcde}	0,68 ^a	14,28 ^{abc}	54,63 ^{efghijklmnopqrstuv}
9	12,90 ^{abcdefgghijklm}	5,50 ^{abcde}	3,50 ^{ghijkl}	7,40 ^{abcdefg}	0,25 ^b	10,30 ^{cdefgghijklmn}	0,48 ^{abc}	8,60 ^{abcdefghi}	47 ^{ijklmnopqrstuvwxy}
10	18,35 ^{abcdefghij}	6,33 ^{abc}	7,66 ^{abcdefghij}	9,17 ^{abcdefg}	0,40 ^{bc}	13,85 ^{abcdefgghijklmn}	0,54 ^{abc}	7,65 ^{abcdefghi}	75,33 ^{bcd}
11	19,38 ^{abcde}	4,80 ^{abcde}	5,82 ^{abcdefgghijkl}	5,56 ^{abcdefg}	0,23 ^{bc}	9,84 ^{cdefgghijklmn}	0,34 ^{bc}	5,30 ^{abcdefghi}	56 ^{efghijklmnopqrstuv}
12	16,65 ^{abcdefgghijklm}	5,0 ^{abcde}	6,33 ^{abcdefgghijkl}	8,13 ^{abcdefg}	0,38 ^{bcd}	13,13 ^{abcdefgghijklmn}	0,45 ^{abc}	4,75 ^{abcdefghi}	53,75 ^{efghijklmnopqrstuvw}
13	14,60 ^{bcd}	5,0 ^{abcde}	6,77 ^{abcdefgghijkl}	5,07 ^{bcd}	0,37 ^{bcd}	10,80 ^{abcdefgghijklmn}	0,43 ^{bc}	11,63 ^{abcde}	64,67 ^{bcd}
14	18,60 ^{abcdefghij}	5,0 ^{abcde}	6,50 ^{abcdefgghijkl}	9,0 ^{bcd}	0,40 ^{bc}	14,30 ^{abcdefgghijklmn}	0,55 ^{ab}	1,0 ^{ghi}	50 ^{ghijklmnopqrstuvw}
15	10,58 ^{klmn}	4,25 ^{cde}	2,95 ^{kl}	4,15 ^{fgh}	0,25 ^{bc}	7,18 ^{mn}	0,40 ^{bc}	5,88 ^{abcdefghi}	33,75 ^{rstuvw}
16	17,65 ^{abcdefgghijklm}	5,0 ^{abcde}	3,80 ^{efghijkl}	10,90 ^{abcdefg}	0,35 ^{bcd}	12,85 ^{mn}	0,45 ^{abc}	14,6 ^a	32 ^{tuvw}
17	19,50 ^{abcde}	5,25 ^{abcde}	6,56 ^{abcdefgghijkl}	13,59 ^{abcd}	0,28 ^{bcd}	18,46 ^{abc}	0,36 ^{bc}	2,92 ^{fghi}	39 ^{opqrstuvw}
18	17,53 ^{abcdefgghijklm}	5,88 ^{abcde}	7,33 ^{abcdefgghijk}	9,20 ^{abcdefg}	0,32 ^{bcd}	15,50 ^{abcdefgghijklmn}	0,42 ^{bc}	8,33 ^{abcdefghi}	38 ^{pqrstuvw}
19	17,05 ^{abcdefgghijklm}	4,75 ^{abcde}	9,08 ^a	8,23 ^{abcdefg}	0,29 ^{bcd}	8,83 ^{fghijklmn}	0,50 ^{abc}	2,40 ^{fghi}	47,5 ^{ijklmnopqrstuvw}
20	19,65 ^{abcde}	5,50 ^{abcde}	8,73 ^{abc}	6,28 ^{abcdefg}	0,30 ^{bcd}	11,0 ^{cdefgghijklmn}	0,39 ^{bc}	6,90 ^{abcdefghi}	41,75 ^{nopqrstuvw}
21	22,33 ^{ab}	4,50 ^{bcde}	7,53 ^{abcdefgghijkl}	6,80 ^{abcdefg}	0,35 ^{bcd}	11,18 ^{cdefgghijklmn}	0,53 ^{abc}	2,40 ^{fghi}	46,40 ^{ijklmnopqrstuvw}
22	15,26 ^{bcd}	4,0 ^e	5,28 ^{abcdefgghijkl}	5,55 ^{abcdefg}	0,21 ^{bcd}	11,20 ^{bcd}	0,35 ^{bc}	4,73 ^{abcdefghi}	33 ^{stuvw}
30	14,20 ^{cdefgghijklmn}	4,0 ^{de}	5,50 ^{abcdefgghijkl}	6,17 ^{abcdefg}	0,37 ^{bcd}	9,67 ^{cdefgghijklmn}	0,43 ^{bc}	7,40 ^{abcdefghi}	54,33 ^{efghijklmnopqrstuv}

32	13,33 ^{cdefghijklmn}	4,0 ^{de}	5,28 ^{abcde}	11,52 ^{abcde}	0,34 ^{bcd}	15,98 ^{abcde}	0,44 ^{bc}	7,22 ^{abcde}	47 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
33	18,80 ^{abcde}	4,75 ^{abcde}	7,73 ^{abcde}	13,25 ^{abcde}	0,39 ^{bcd}	18,18 ^{abcd}	0,54 ^{abc}	8,30 ^{abcde}	62,5 ^{bcde}
35	15,08 ^{bcde}	5,0 ^{de}	6,33 ^{abcde}	5,76 ^{abcde}	0,23 ^{bcd}	7,04 ⁿ	0,34 ^{bc}	6,75 ^{abcde}	57,60 ^{defghijklmnopqrstu}
36	10,98 ^{ijklmn}	5,0 ^{de}	3,60 ^{abcde}	5,20 ^{bcde}	0,23 ^{bcd}	9,98 ^{cdefghijklmn}	0,38 ^{bc}	5,43 ^{abcde}	39,25 ^{opqrstuvwxyz}
41	13,38 ^{ijklmn}	4,67 ^{bcde}	5,58 ^{abcde}	5,78 ^{abcde}	0,25 ^{bcd}	10,20 ^{cdefghijklmn}	0,39 ^{bc}	4,61 ^{abcde}	51 ^{ghi}
42	13,58 ^{cdefghijklmn}	4,40 ^{cde}	6,34 ^{abcde}	4,04 ^{gh}	0,32 ^{bcd}	8,56 ^{ghijklmn}	0,43 ^{bc}	7,32 ^{abcde}	71,20 ^{bcde}
44	10,40 ^{cdefghijklmn}	5,0 ^{abcde}	3,93 ^{defghijkl}	3,85 ^{gh}	0,35 ^{bcd}	8,07 ^{ijklmn}	0,45 ^{abc}	3,78 ^{defghi}	78,5 ^{bcde}
45	11,95 ^{efghijklmn}	4,0 ^{abcde}	4,93 ^{abcde}	4,84 ^{defgh}	0,26 ^{bcd}	8,95 ^{efghijklmn}	0,43 ^{bc}	4,91 ^{abcde}	38,75 ^{opqrstuvwxyz}
47	16,60 ^{abcde}	7,0 ^a	6,80 ^{abcde}	5,20 ^{bcde}	0,35 ^{bcd}	10,10 ^{cdefghijklmn}	0,55 ^{ab}	1,0 ^{ghi}	87 ^b
49	17,02 ^{abcde}	4,33 ^{cde}	6,67 ^{abcde}	9,95 ^{abcde}	0,32 ^{bcd}	16,17 ^{abcde}	0,46 ^{abc}	6,22 ^{abcde}	58,5 ^{cdefghijklmnopqrs}
53	12,43 ^{defghijklmn}	5,0 ^{abcde}	3,73 ^{abcde}	5,40 ^{bcde}	0,25 ^{bcd}	8,33 ^{abcde}	0,39 ^{bc}	2,33 ^{fghi}	38 ^{pqrstuvwxy}
56	11,80 ^{efghijklmn}	4,50 ^{bcde}	3,50 ^{ghijkl}	6,85 ^{abcde}	0,28 ^{bcd}	13,45 ^{cdefghijklmn}	0,35 ^{bc}	2,90 ^{fghi}	37,5 ^{pqrstuvwxy}
57	15,90 ^{bcde}	5,0 ^{bcde}	6,95 ^{abcde}	5,50 ^{abcde}	0,25 ^{bcd}	6,95 ⁿ	0,40 ^{bc}	9,15 ^{abcde}	57,5 ^{defghijklmnopqrstu}
59	15,20 ^{bcde}	4,50 ^{bcde}	5,90 ^{abcde}	5,25 ^{bcde}	0,25 ^{bcd}	11,90 ^{abcde}	0,45 ^{abc}	7,25 ^{abcde}	47,5 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
64	13,25 ^{bcde}	4,5 ^{bcde}	3,95 ^{defghijkl}	3,70 ^{gh}	0,25 ^{bcd}	8,25 ^{ijklmn}	0,45 ^{abc}	7,65 ^{abcde}	58,5 ^{cdefghijklmnopqrs}
65	13,03 ^{defghijklmn}	5,0 ^{bcde}	4,80 ^{defghijkl}	7,10 ^{gh}	0,26 ^{bcd}	11,50 ^{bcde}	0,42 ^{bc}	4,28 ^{bcde}	48,8 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
66	13,40 ^{defghijklmn}	5,0 ^{bcde}	3,25 ^{ijkl}	5,05 ^{bcde}	0,35 ^{bcd}	9,40 ^{cdefghijklmn}	0,43 ^{bc}	1,80 ^{fghi}	55,5 ^{efghijklmnopqrstuvw}
68	12,65 ^{defghijklmn}	5,50 ^{abcde}	4,98 ^{ijkl}	5,33 ^{bcde}	0,28 ^{bcd}	9,25 ^{defghijklmn}	0,46 ^{abc}	2,88 ^{fghi}	54,5 ^{efghijklmnopqrstuvw}
69	12,33 ^{defghijklmn}	4,50 ^{bcde}	4,20 ^{bcde}	6,28 ^{abcde}	0,29 ^{bcd}	10,18 ^{cdefghijklmn}	0,38 ^{bc}	4,28 ^{bcde}	49,75 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
70	13,50 ^{defghijklmn}	4,50 ^{bcde}	4,85 ^{abcde}	2,95 ^h	0,15 ^d	7,05 ⁿ	0,35 ^{bc}	5,90 ^{abcde}	30,5 ^{wxyz}
71	12,13 ^{defghijklmn}	5,0 ^{abcde}	5,09 ^{abcde}	3,55 ^{gh}	0,20 ^{bcd}	8,50 ^{ghijklmn}	0,35 ^{bc}	3,34 ^{efghi}	36,25 ^{pqrstvwxyz}
72	10,80 ^{ijklmn}	5,0 ^{abcde}	3,10 ^{ijkl}	4,35 ^{fgh}	0,20 ^{bcd}	8,50 ^{ghijklmn}	0,35 ^{bc}	3,70 ^{defghi}	32 ^{tuvwxyz}
73	11,75 ^{efghijklmn}	4,0 ^{de}	3,20 ^{ijkl}	5,70 ^{fgh}	0,33 ^{bcd}	7,85 ^{klmn}	0,38 ^{bc}	7,10 ^{abcde}	43 ^{lmnopqrstuvwxyz}
75	11,30 ^{ghijklmn}	4,0 ^{de}	3,93 ^{defghijkl}	3,80 ^{gh}	1,5 ^a	8,30 ^{hijklmn}	0,33 ^{bc}	0,60 ^{ghi}	42 ^{mnopqrstuvwxyz}
80	11,30 ^{ghijklmn}	4,50 ^{bcde}	3,13 ^{defghijkl}	4,88 ^{defgh}	0,22 ^a	8,58 ^{ghijklmn}	0,34 ^{bc}	3,88 ^{defghi}	25 ^{yz}
81	10,40 ^{lmn}	6,25 ^{abcd}	3,45 ^{hijkl}	8,63 ^{abcde}	0,36 ^a	14,53 ^{abcde}	0,40 ^{bc}	6,35 ^{abcde}	38,5 ^{opqrstvwxyz}
82	15,03 ^{bcde}	4,75 ^{abcd}	5,43 ^{abcde}	8,35 ^{abcde}	0,39 ^a	11,18 ^{cdefghijklmn}	0,48 ^{abc}	2,10 ^{fghi}	45,5 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}

83	13,40 ^{bcdefghijklmn}	5,0 ^{bcde}	4,48 ^{abcde}	8,70 ^{abcde}	0,28 ^{bcd}	13,18 ^{abcde}	0,31 ^c	13,39 ^{abcde}	44,5 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
84	14,05 ^{cdefghijklmn}	5,0 ^{abcde}	5,20 ^{abcde}	7,5 ^{abcde}	0,33 ^{bcd}	12,15 ^{abcde}	0,35 ^{bc}	9,15 ^{abcde}	55 ^{efghijklmnopqrstuvwxyz}
85	10,15 ^{mn}	4,50 ^{bcde}	3,65 ^{ghijkl}	3,60 ^{gh}	0,23 ^{bcd}	7,25 ^{mn}	0,35 ^{bc}	5,75 ^{abcde}	39 ^{opqrstuvwxyz}
86	12,95 ^{mn}	5,5 ^{abcde}	4,68 ^{abcde}	7,12 ^{gh}	0,30 ^{bcd}	13,28 ^{abcde}	0,41 ^{bc}	8,09 ^{abcde}	50,83 ^{ghijklmnopqrstuvwxyz}
87	12,30 ^{mn}	4,0 ^{de}	5,85 ^{abcde}	3,60 ^{gh}	0,18 ^{cd}	14,05 ^{abcde}	0,35 ^{bc}	8,50 ^{abcde}	58 ^{defghijklmnopqr}
88	15,80 ^{bcde}	5,5 ^{de}	4,75 ^{abcde}	4,50 ^{efgh}	0,20 ^{cd}	12,30 ^{abcde}	0,35 ^{bc}	1,72 ^{fghi}	45,5 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
89	15,80 ^{bcde}	5,0 ^{de}	5,75 ^{abcde}	6,0 ^{abcde}	0,25 ^{cd}	9,75 ^{cde}	0,48 ^{abc}	2,85 ^{fghi}	63 ^{bcde}
90	11,05 ^{hijklmn}	4,5 ^{de}	3,68 ^{ghijkl}	3,85 ^{gh}	0,22 ^{cd}	7,40 ^{lmn}	0,45 ^{abc}	1,85 ^{fghi}	46 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
92	11,21 ^{hijklmn}	5,75 ^{abcde}	3,58 ^{ghijkl}	7,88 ^{abcde}	0,32 ^{bcd}	12,54 ^{abcde}	0,44 ^{bc}	5,90 ^{abcde}	44 ^{klmnopqrstuvwxyz}
94	15,18 ^{bcde}	5,0 ^{abcde}	5,90 ^{ghijkl}	10,28 ^{abcde}	0,34 ^{bcd}	14,55 ^{abcde}	0,49 ^{abc}	9,58 ^{abcde}	44,5 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
95	14,85 ^{bcde}	5,0 ^{abcde}	4,70 ^{abcde}	7,50 ^{abcde}	0,30 ^{bcd}	12,80 ^{abcde}	0,45 ^{abc}	11,35 ^{abcde}	34,5 ^{rstuvwxy}
96	12,05 ^{bcde}	4,0 ^{de}	3,65 ^{ghijkl}	5,05 ^{bcde}	0,33 ^{bcd}	10,5 ^{cde}	0,50 ^{abc}	2,80 ^{fghi}	44,5 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
100	6,90 ⁿ	7,0 ^a	2,15 ^l	3,55 ^{gh}	0,35 ^{bcd}	7,80 ^{klmn}	0,42 ^{bc}	5,65 ^{abcde}	28 ^{xyz}
102	14,65 ^{bcde}	4,0 ^{de}	4,65 ^{abcde}	7,88 ^{gh}	0,29 ^{bcd}	10,60 ^{cde}	0,44 ^{bc}	8,55 ^{abcde}	60 ^{cde}
106	12,48 ^{defghijklmn}	4,25 ^{cde}	3,60 ^{ghijkl}	4,40 ^{fgh}	0,26 ^{bcd}	8,30 ^{hijklmn}	0,36 ^{bc}	4,30 ^{bcde}	47 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
112	12,93 ^{defghijklmn}	5,13 ^{abcde}	4,69 ^{abcde}	8,81 ^{fgh}	0,35 ^{bcd}	12,96 ^{hijklmn}	0,53 ^{abc}	11,54 ^{abcde}	37,5 ^{pqrstuvwxyz}
114	16,53 ^{abcde}	5,0 ^{abcde}	5,73 ^{abcde}	8,79 ^{fgh}	0,38 ^{bcd}	15,18 ^{abcde}	0,43 ^{bc}	3,75 ^{defghi}	68,50 ^{bcde}
115	15,56 ^{bcde}	4,63 ^{bcde}	6,39 ^{abcde}	7,45 ^{abcde}	0,28 ^{bcd}	13,40 ^{abcde}	0,36 ^{bc}	6,79 ^{abcde}	31,5 ^{uvwxy}
116	13,76 ^{cde}	4,88 ^{bcde}	5,80 ^{abcde}	7,53 ^{abcde}	0,29 ^{bcd}	11,69 ^{abcde}	0,43 ^{bc}	4,79 ^{abcde}	43 ^{lmnopqrstuvwxyz}
118	16,21 ^{abcde}	4,75 ^{bcde}	4,80 ^{abcde}	11,24 ^{abcde}	0,28 ^{bcd}	12,60 ^{abcde}	0,48 ^{abc}	6,28 ^{abcde}	52 ^{ghijklmnopqrstuvwx}
119	20,40 ^{abc}	5,50 ^{abcde}	5,30 ^{abcde}	8,30 ^{abcde}	0,30 ^{bcd}	12,45 ^{abcde}	0,38 ^{bc}	4,0 ^{cde}	55,50 ^{efghijklmnopqrstuvw}
120	16,58 ^{abcde}	4,0 ^{bcde}	8,03 ^{abcde}	10,30 ^{abcde}	0,32 ^{bcd}	12,08 ^{abcde}	0,38 ^{bc}	14,55 ^{ab}	46 ^{ijklmnopqrstuvwxyz}
122	15,33 ^{bcde}	4,0 ^{bcde}	5,69 ^{abcde}	6,58 ^{abcde}	0,24 ^{bcd}	8,23 ^{ijklmn}	0,38 ^{bc}	6,97 ^{abcde}	34,5 ^{rstuvwxy}
123	16,27 ^{abcde}	5,5 ^{bcde}	5,87 ^{abcde}	11,23 ^{abcde}	0,30 ^{bcd}	15,35 ^{abcde}	0,32 ^{bc}	7,20 ^{abcde}	49 ^{hijklmnopqrstuvwxyz}
125	17,28 ^{abcde}	4,75 ^{bcde}	6,33 ^{abcde}	10,43 ^{abcde}	0,32 ^{bcd}	17,35 ^{abcde}	0,45 ^{abc}	10,85 ^{abcde}	76 ^{bcde}
128	17,51 ^{abcde}	5,25 ^{bcde}	5,61 ^{abcde}	11,91 ^{abcde}	0,28 ^{bcd}	16,34 ^{abcde}	0,39 ^{bc}	5,28 ^{abcde}	84,50 ^{bc}

129	18,67 ^{abcde} ghi	5,0 ^{bcde}	6,15 ^{abcde} ghijkl	10,53 ^{abcde} gh	0,26 ^{bcd}	17,57 ^{abcde} fg	0,37 ^{bc}	7,13 ^{abcde} ghi	44,5 ^{ijklmnopqrstuvwxy} z
133	19,08 ^{abcde} fg	5,0 ^{abcde}	5,53 ^{abcde} ghijkl	12,08 ^{abcde} fg	0,33 ^{bcd}	16,0 ^{abcde} ghijklmn	0,44 ^{bc}	4,63 ^{abcde} ghi	70 ^{bcde} ghijk
136	19,29 ^{abcde} f	5,25 ^{abcde}	7,74 ^{abcde} ghi	10,25 ^{abcde} gh	0,30 ^{bcd}	14,81 ^{abcde} ghijklmn	0,39 ^{bc}	9,06 ^{abcde} gh	61,5 ^{bcde} ghijklmnopq
137	17,92 ^{abcde} ghijklm	4,67 ^{bcde}	6,94 ^{abcde} ghi	10,63 ^{abcde} gh	0,36 ^{bcd}	13,22 ^{abcde} ghijklmn	0,43 ^{bc}	5,72 ^{abcde} ghi	45 ^{ijklmnopqrstuvwxy} z
138	23,99 ^a	5,75 ^{abcde}	8,14 ^{abcde} f	13,88 ^a	0,32 ^{bcd}	16,79 ^{abcde} ghijk	0,44 ^{bc}	5,61 ^{abcde} ghi	68,5 ^{bcde} ghijkl
139	18,18 ^{abcde} ghijkl	5,25 ^{abcde}	7,26 ^{abcde} ghijk	8,86 ^a	0,25 ^{bcd}	15,24 ^{abcde} ghijk	0,35 ^{bc}	10,61 ^{abcde} f	44,5 ^{ijklmnopqrstuvwxy} z
140	16,20 ^{abcde} ghijklm	3,75 ^e	5,80 ^{abcde} ghijk	8,73 ^a	0,26 ^{bcd}	14,96 ^{abcde} ghijk	0,32 ^{bc}	9,65 ^{abcde} gh	35 ^{rstuvwxy} z
141	16,36 ^{abcde} ghijklm	4,13 ^{cde}	6,16 ^{abcde} ghijkl	10,08 ^a	0,29 ^{bcd}	16,96 ^{abcde} ghij	0,38 ^{bc}	7,23 ^{abcde} ghi	42,5 ^{lmnopqrstuvwxy} z
142	17,61 ^{abcde} ghijklm	4,38 ^{cde}	6,25 ^{abcde} ghijkl	14,33 ^a	0,33 ^{bcd}	20,26 ^{ab}	0,38 ^{bc}	6,20 ^{abcde} ghi	47 ^{ijklmnopqrstuvwxy} z
144	15,73 ^{bcde} ghijklm	5,0 ^{cde}	6,47 ^{abcde} ghijkl	10,17 ^{abcde} gh	0,33 ^{bcd}	14,02 ^{abcde} ghijklmn	0,54 ^{abc}	7,93 ^{abcde} ghi	67,5 ^{bcde} ghijklmn
146	14,43 ^{cde} ghijklm	4,88 ^{cde}	4,59 ^{abcde} ghijkl	7,09 ^{abcde} gh	0,24 ^{bcd}	12,13 ^{abcde} ghijklmn	0,34 ^{bc}	10,63 ^{abcde} f	47 ^{ijklmnopqrstuvwxy} z
147	18,38 ^{abcde} ghij	5,50 ^{cde}	5,90 ^{abcde} ghijkl	10,06 ^{abcde} gh	0,30 ^{bcd}	17,87 ^{abcde} f	0,46 ^{abc}	4,68 ^{abcde} ghi	70,5 ^{bcde} ghij
148	17,41 ^{abcde} ghijklm	5,0 ^{abcde}	6,38 ^{abcde} ghijkl	13,75 ^{abc}	0,36 ^{bcd}	20,74 ^a	0,43 ^{bc}	6,35 ^{abcde} ghi	80 ^{bcde}
149	16,66 ^{abcde} ghijklm	5,0 ^{abcde}	6,45 ^{abcde} ghijkl	8,80 ^{abc}	0,23 ^{bcd}	16,15 ^{abcde} ghijklm	0,34 ^{bc}	4,09 ^{cde} ghi	61,5 ^{bcde} ghijklmnopq
156	12,78 ^{abcde} ghijklm	4,0 ^{de}	5,30 ^{abcde} ghijkl	4,93 ^{cde} gh	0,33 ^{bcd}	9,08 ^f ghijklmn	0,46 ^{abc}	4,0 ^{cde} ghi	68 ^{bcde} ghijklmn
159	17,75 ^{abcde} ghijklm	4,50 ^{bcde}	6,0 ^{abcde} ghijkl	9,0 ^{cde} gh	0,25 ^{bcd}	14,0 ^{abcde} ghijklmn	0,35 ^{bc}	5,80 ^{abcde} ghi	Sd*
160	13,23 ^{abcde} ghijklm	5,13 ^{abcde}	5,71 ^{abcde} ghijkl	6,30 ^{abcde} gh	0,23 ^{bcd}	10,45 ^{cde} ghijklmn	0,33 ^{bc}	7,79 ^{abcde} ghi	68,25 ^{bcde} ghijklm
165	13,02 ^{abcde} ghijklm	4,0 ^{de}	3,40 ^{hijkl}	5,50 ^{abcde} gh	0,36 ^{bcd}	9,53 ^{cde} ghijklmn	0,42 ^{bc}	7,77 ^{abcde} ghi	23,5 ^z
166	16,28 ^{abcde} ghijklm	5,0 ^{abcde}	3,75 ^{ef} ghijkl	8,80 ^{abcde} gh	0,36 ^{bcd}	14,10 ^{abcde} ghijklmn	0,45 ^{abc}	2,25 ^{fghi}	62 ^{bcde} ghijklmnopq
169	15,95 ^{bcde} ghijklm	5,0 ^{abcde}	3,70 ^f ghijkl	7,15 ^{abcde} gh	0,33 ^{bcd}	11,0 ⁿ	0,48 ^{abc}	5,75 ^{abcde} ghi	43 ^{bcde} ghijklmnopqrstuvwxyz
627	14,78 ^{bcde} ghijklm	14,78 ^{bcde} ghijklm	4,0 ^{de} ghijkl	9,78 ^{abcde} gh	0,35 ^{bcd}	12,0 ⁿ	0,46 ^{abc}	6,48 ^{abcde} ghi	54 ^{ef} ghijklmnopqrstuvw
Media	16,4		5,9	8,6	0,3	13,2	0,4	6,5	53,8
CV	15,3		26,9	31,2	15,8	27,0	14,4	52,6	29,0

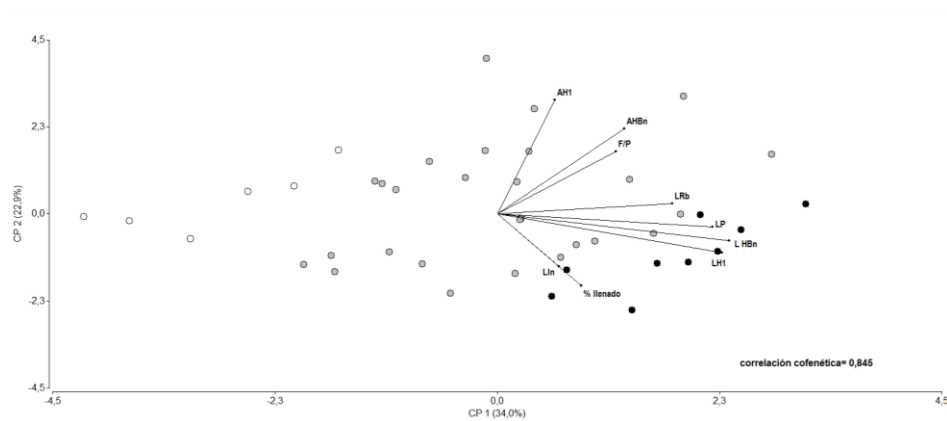


Grafico 3: Grafico de los dos primeros componentes principales representando en un 56,9% la distribución de las variables morfológicas de los tallos reproductivos y el porcentaje de llenado de semillas de una subpoblación de *Acroceras macrum*. L.P.: largo de la panícula. R/P: cantidad de racimos por panícula. L.Rb: largo del racimo basal de la panícula. L.HBn: largo de la hoja bandera. A.HBn: ancho de la hoja bandera. L.H1: largo de la primer hoja por debajo de la hoja bandera. A.H1: ancho de la primer hoja por debajo de la hoja bandera. L.In: largo de la inserción de la panícula. F/P: cantidad de flores en la panícula. % llenado: porcentaje de llenado de semillas cosechadas

Tabla 3. Correlaciones estadísticamente significativas entre variables morfológicas de tallos reproductivos y el llenado de semillas para una subpoblación compuesta de 96 genotipos representativos de la diversidad total de la población de *Acroceras macrum* en estudio. En cada fila se indica el par de variables correlacionadas con el valor del coeficiente de correlación (Pearson) con su significancia estadística (*: p valor < 0,05; **: p valor < 0,01)

Variable(1)	Variable(2)	Pearson
% Llenado	LP	0,31*
% Llenado	LH1	0,32*
% Llenado	AH1	-0,31*
% Llenado	Espigas/planta	0,38*
AHBn	LHBn	0,33*
AHBn	AH1	0,70**
LHBn	LP	0,54**
LHBn	LRb	0,31*
LHBn	AHBn	0,33*
LHBn	L In	0,33*

LHBn	LH1	0,89**
LHBn	Espigas/planta	0,28*
LH1	LP	0,52**
AH1	F/P	0,41**
LP	LRb	0,69**
Peso 1000 semillas	Lp	0,31*
Espigas/planta	Peso 1000 semillas	0,4*

Conclusiones

La gran mayoría de varas florales de la población de *Acroceras macrum* en estudio, alcanzó su pico máximo de floración a mayores sumas térmicas, a inicios y finales de diciembre.

Los porcentajes de llenado de la semilla obtenida en la cosecha fueron bajos, aunque variables. Esta característica es una de las más importantes desde el punto de vista del mejoramiento y será menester estudiar qué factores (ambientales / genéticos) la afectan.

En general, las características evaluadas, presentaron una amplia diversidad en la población, La característica más uniforme fue el peso de 1000 semillas llenas, lo que indica que a la cosecha la semilla llena retenida tendría características de tamaño y densidad bastante definidas, que podrían relacionarse con su madurez fisiológica.

Algunas líneas superaron a la media poblacional y otras fueron estadísticamente inferiores a ésta en las características morfológicas evaluadas, indicando que dichas variables podrían seleccionarse en programas de mejoramiento.

Se encontró correlación entre variables, un dato valioso para futuros estudios de heredabilidad.

Las dimensiones de la primera hoja por debajo de la bandera, presentaron la mayor correlación con el llenado de semillas.

La utilidad de estas características para la selección del llenado de semillas debe estudiarse con mayor profundidad.

Bibliografía

- Ferrari Usandizaga, S. C; Brugnoli, E. A., Weiss, A. I., Zilli, A. L., Schedler, M., Pagano, E. M., y otros. (2015). Genetic and morphological characterization of *Acroceras macrum* Stapf. Grass and Forage Science 70 (4), 695–704.
- Ferrari Usandizaga, S. C. (2015). Sistemas genéticos y diversidad en *Acroceras macrum* Stapf. Tesis Doctoral, UNR, Doctorado en Cs. Agrarias, Zaballa, Santa Fe.
- Garbulsky, M. F., & Deregibus, V. A. (2004). Perfiles de Recursos de Pastoreo-Forraje del País : Argentina. Recuperado en Marzo de 2016
<http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Counprof/Argentina/argentina.htm>.
- Rhind J.M.L.C., Goodenough D.C.W. (1979). *Acroceras macrum* Stapf (Nile grass), a review. Proceeding of Grassland Society of South Africa, 14, 27-36.
- Skerman P.J., Riveros F. (1992). Gramíneas tropicales. FAO, Rome, Italy.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., Saenz, A. A. (1987). Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poacea: Paniceae). Darwiniana, 28 (1-4), 191-217.