

## Efecto de la edad, el lavado y la temperatura sobre la germinación de las semillas inmaduras, el crecimiento radicular y el tiempo hasta la floración, de la soja

C.O. GOSPARINI<sup>1</sup>, E.N. MORANDI & C.A. CAIRO

Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, UNR  
CC 14, 2123 Zavalla, Santa Fe, Argentina

GOSPARINI C.O., E.N. MORANDI & C.A. CAIRO. 1997. Efecto de la edad, el lavado y la temperatura sobre la germinación de las semillas inmaduras, el crecimiento radicular y el tiempo hasta la floración, de la soja. Rev. Fac. de Agronomía, La Plata 102 (1): 1-9.

Se estudiaron los efectos de la edad, el lavado y la temperatura sobre la inducción de la germinación precoz, el crecimiento de la radícula, y el tiempo hasta la floración de plantas provenientes de semillas inmaduras de soja [*Glycine max* (L.) Merr.] cv. Williams. Las semillas se cosecharon a los 25, 30, 35 y 40 días después de antesis (DDA). Las mismas se lavaron durante: 0, 12, 24 y 48 h en agua destilada aireada a 20, 25, 30 y 35°C. La germinación se continuó luego en oscuridad, a las mismas temperaturas. Se utilizó un diseño factorial: 4 x 4 x 4 (edad x tiempo de lavado x temperatura) con dos repeticiones de 20 semillas. Para cada edad se agregó un testigo con semillas maduras y secas (>60 DDA). Tanto el porcentaje como la tasa de germinación aumentaron en proporción directa con la edad. El lavado, independientemente del tiempo, estimuló la germinación y los eventos postgerminativos tempranos. Temperaturas de 20 a 30°C no modificaron la tasa de germinación ni la de crecimiento radicular, pero ambas cayeron abruptamente a 35°C. Esta temperatura inhibió, además, el establecimiento de las plántulas provenientes de embriones de 25 y 30 DDA. A partir de los 35 DDA el porcentaje de plántulas establecidas se independizó de la temperatura. Los días hasta la floración aumentaron en proporción inversa a la edad de las semillas. El lavado redujo los días hasta la floración de las plantas provenientes de semillas inmaduras. Temperaturas de 20 a 30°C durante la germinación no tuvieron efecto sobre el tiempo hasta la floración.

**Palabras clave:** Soja, semillas inmaduras, germinación precoz, temperatura, floración.

GOSPARINI C.O., E.N. MORANDI & C.A. CAIRO. 1997. Effects of age, washing and temperature on the germination of immature seeds, the growth of the radicle, and the time to flowering, in soybean. Rev. Fac. de Agronomía, La Plata 102 (1): 1-9.

The effects of seed age, washing time and temperature on the precocious germination, radicle growth and time to flowering of immature soybean seeds [*Glycine max* (L.) Merr.] cv. Williams, were studied. Seeds of 25, 30, 35 and 40 days after anthesis (DAA) were used. Washing was done with distilled aerated water, during: 0, 12, 24 and 48 h, at 20, 25, 30 and 35°C. The germination of the seed was continued in Petri dishes, in the dark, at the same temperatures. A factorial design 4 x 4 x 4 (age x washing time x temperature) with two replicates of 20 seeds was used. A control of mature and dry seeds (> 60 DAA) was included. Both, germination percentage, and radicle growth rate increased with seed age. Washing stimulated germination and early post-germinative events independently of the washing time. Temperatures of 20 and 30 °C did not change neither germination rate nor radicle growth rate, but both parameters dropped abruptly at 35°C. This temperature also inhibited seedling survival of 25 and 30 DDA seeds. After 35 DAA the survival of seedlings became temperature independent. Days to flower increased inversely to the age of the seeds. Washing shortened the time to flowering in plants produced by immature seeds. Temperatures between 20 to 30°C during germination did not have an effect on flowering time.

**Key words:** Soybean, immature seeds, precocious germination, temperature, flowering.

<sup>1</sup> Becario del CONICET.

## INTRODUCCION

Semillas inmaduras de soja no germinan o lo hacen pobremente cuando se las coloca en condiciones normales de germinación. Sin embargo, estas semillas pueden ser estimuladas a germinar precozmente mediante tratamientos de lavado (Ackerson, 1984; Morandi & Gosparini, 1991; Gosparini *et al.*, 1992). El efecto estimulante del lavado sobre la germinación ha sido atribuido a la reducción en el contenido endógeno de ácido abscísico (ABA) (Ackerson, 1984). En semillas de soja en desarrollo el ABA alcanza su pico de concentración entre los 18 y 21 días después de anthesis (Ackerson, 1984; Schussler *et al.*, 1984; Morandi *et al.*, 1990), y decae luego llegando a valores extremadamente bajos a la madurez.

Los autores han informado sobre el efecto estimulante del lavado sobre la inducción de la germinación precoz de semillas inmaduras de soja de 25 a 45 DDA (Morandi & Gosparini, 1991; Gosparini *et al.*, 1992). Sin embargo, no se conoce con precisión la influencia del tiempo de lavado y de la temperatura sobre la inducción de la germinación precoz, ni sobre los eventos post-germinativos. Tampoco se conoce la efectividad de esos tratamientos en producir un cambio neto del programa de desarrollo seminal al de germinación. Al respecto, se ha informado de la coexistencia de procesos embriogénicos y germinativos durante la germinación precoz de embriones de *Brassica napus* L. (Finkelshtein & Crouch, 1984) y soja [*Glycine max* (L.) Merr.] (Dyer *et al.*, 1987) cultivados *in vitro*. Es decir que la germinación precoz, medida como la protrusión de la radícula, no indicaría necesariamente el pasaje neto de la fase embriogénica a la de germinación. También se han observado anomalías en las plántulas provenientes de embriones inmaduros de soja estimulados a germinar precozmente, aumentando el porcentaje de plántulas anormales en proporción inversa a la edad de las semi-

llas (Miles *et al.*, 1988). Sin embargo, en ninguno de estos casos se estudió el efecto del lavado y las temperaturas sobre estos procesos, ni su posible efecto posterior sobre el desarrollo.

Es un hecho conocido que, en semillas maduras sin dormición, la temperatura durante la germinación afecta tanto la capacidad como la tasa germinativa (Bewley & Black, 1994), y que este efecto temprano puede extenderse en el tiempo, condicionando la tasa de crecimiento y desarrollo posteriores de la planta (Bewley & Black, 1978). No se conoce si la temperatura tiene un efecto similar en el caso de semillas inmaduras.

El objeto del presente trabajo fue cuantificar la incidencia del tiempo de lavado y de la temperatura, sobre la germinación de semillas inmaduras, el crecimiento de la radícula y el tiempo hasta la floración de la nueva planta en soja.

## MATERIALES Y METODOS

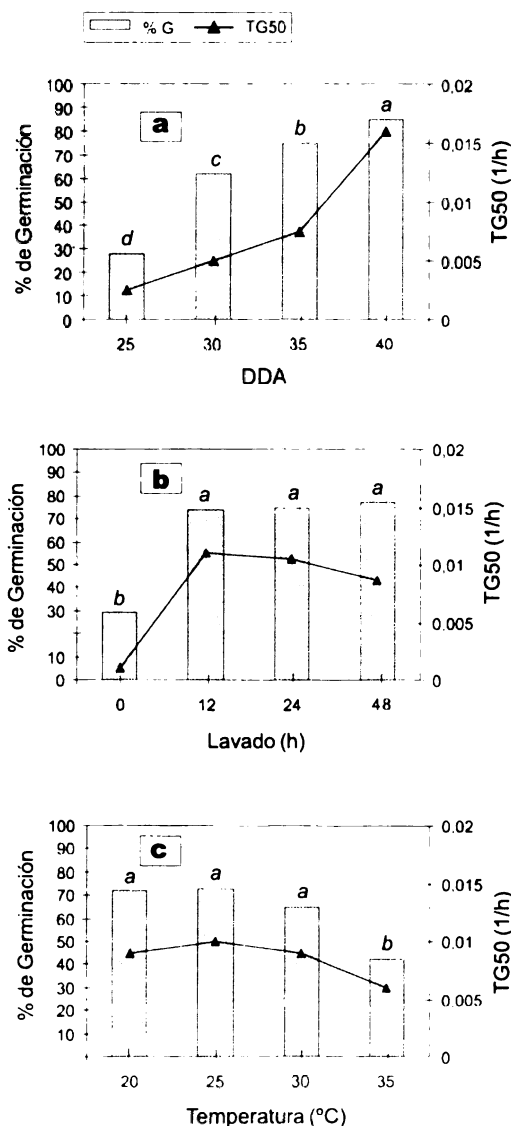
Semillas de soja, cv. Williams, Grupo Maduración (GM) III, se sembraron en invernáculo, en potes de 0,8 dm<sup>3</sup>, conteniendo una mezcla de tierra humifera-perlita-vermicompost (3:2:1, v/v/v). En cada pote se sembraron tres semillas, previamente tratadas con fungicida Benomil (metil-1-butylcarbamoil-2-bencimidazol carbamato) e inoculadas con *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) Jordan. Al estado de hojas unifolioladas expandidas se raleó a una planta por pote. Las temperaturas promedio durante el día y la noche fueron 25 ± 2°C y 18 ± 2°C, respectivamente. La densidad promedio de flujo de fotones fotosintéticamente activos durante el experimento fue de 600 µE. m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> (400-700 nm), medida con un radiómetro LI-COR 185A, utilizando un sensor 190s. El fotoperiodo (con crepúsculos incluidos) fue el natural para la latitud (33° 1' S) y época de siembra (21 de abril 1994), variando de la siguiente manera: 11 h

59 min en la siembra, 10 h 55 min en la cosecha de los primeros frutos y 11 h 01 min en la cosecha de los últimos frutos. Los frutos se cosecharon a los 25; 30; 35 y 40 días después de anthesis (DDA) y se sometieron a desinfección superficial con una solución de ClONa 0,5 % (p/v) durante aproximadamente media hora. La edad de las semillas se consideró igual a la edad de los frutos que las contenían. La extracción de las semillas inmaduras de sus respectivos frutos se realizó en condiciones asépticas, en una cámara de flujo laminar. Previo a ser sometidos a los distintos tratamientos, se esterilizó superficialmente a las semillas con ClONa al 0,5% (p/v) durante 1 min. El exceso de hipoclorito se eliminó mediante dos pasajes sucesivos por agua estéril. Los tratamientos consistieron en someter a las semillas a 0; 12; 24 y 48 h de lavado, a temperaturas de 20; 25; 30 y 35°C. El lavado se realizó sumergiendo las semillas en agua destilada, aireada mediante burbujeo a baja presión (Morandi & Gosparini, 1991). La germinación se continuó luego a la misma temperatura, en cajas de Petri con algodón y papel de filtro saturados con agua destilada. Para cada edad y temperatura se agregó un tratamiento testigo con semillas maduras y secas (>60 DDA). Cada 24 h se registró el porcentaje de semillas germinadas (%G). La tasa de germinación se calculó como la inversa del tiempo que tardaron en germinar el 50 % de las semillas (TG50). A los 7 días se midió la longitud de la radícula+hipocótulo de las semillas germinadas. La tasa promedio de crecimiento radicular (TCR, mm.sem<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>) se calculó al séptimo día, como la sumatoria de las longitudes de la radícula+hipocotilo, dividido por el número total de semillas y por el número de días al momento de la medición, menos el número promedio de días requeridos para la protrusión de la radícula. Se utilizó un diseño factorial 4 x 4 x 4 (edad x tiempo lavado x temperatura) con 2 repeticiones de 20 semillas cada una. Al séptimo día se trasplantaron las semillas germi-

nadas a potes con mezcla de tierra humifera-perlita (4:1, v/v), y se siguió su evolución en condiciones de invernáculo. A estas plantas se les determinó el porcentaje de supervivencia (%S) y el tiempo a la floración (dF, medido como el número de días entre el trasplante y la aparición de la primera flor). La tasa de avance hacia la floración se cuantificó como la inversa del tiempo a la floración (1/dF) (Haldley *et al.*, 1984). El fotoperiodo durante esta etapa fue de 12 h 17 min en el momento del trasplante de las semillas de 25 DDA, llegando a 14 h 26 min en el momento de la floración de las semillas de 40 DDA. A estas plantas se les midió la longitud y el número de nudos del tallo principal. El área foliar se midió al día 55 post-trasplante, utilizando un medidor de área Hayashi Denkoh AAC-400.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Fig. 1a se muestran los efectos de la edad sobre el %G y la TG50 de semillas inmaduras. Entre 25 y 40 DDA, tanto el %G como la TG50, aumentaron con la edad de las semillas. Pero mientras que en el %G el incremento mayor ocurrió entre los 25 y 30 DDA, aumentando gradualmente luego de 30 a 40 DDA, en la TG50 hubo un incremento lineal hasta los 35 DDA, elevándose significativamente a los 40 DDA, indicando una mayor energía germinativa para las semillas de esta edad. Al respecto cabe mencionar que las semillas de 40 DDA estaban muy próximas a la madurez fisiológica (MF), que en las condiciones de este experimento se alcanzó, aproximadamente, a los 45 DDA. Sin embargo, en ninguna de las edades ensayadas, las semillas inmaduras alcanzaron a las semillas maduras y secas, cuya TG50 promedio fue 0,029 h<sup>-1</sup>. Además, la LR y la TCR aumentaron linealmente con la edad, entre 25 y 40 DDA (Fig. 2b), lo que indica un aumento constante en la energía germinativa con el incremento de la edad de las semillas inmaduras.



**Figura 1.** Porcentajes (%G) y tasas (TG50) de germinación de semillas inmaduras de soja cv. Williams, en función de: **a.** Edad; **b.** Tiempo de lavado y **c.** Temperatura de germinación. Distintas letras difieren significativamente según Tuckey.  $P \leq 0.01$ .

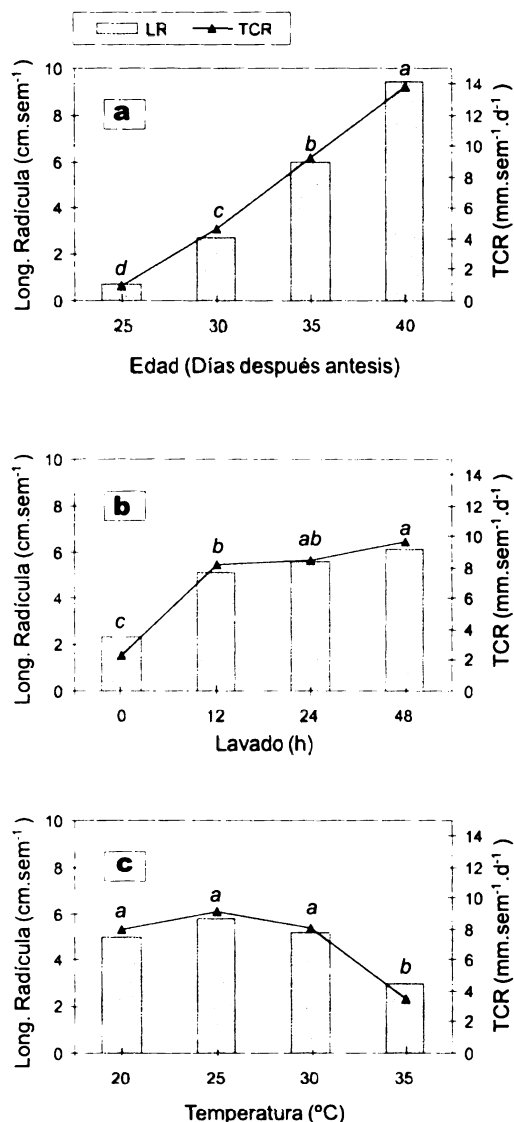
Germination percentages (%G) and rates (TG50) for immature soybean seeds, cv. Williams, as a function of: **a.** age; **b.** washing time and **c.** temperature of germination. Different letters indicate significant differences according to Tuckey test.  $P \leq 0.01$ .

Estos resultados confirman y amplían informes previos relativos al aumento del %G con la edad de las semillas de soja en desarrollo, y al marcado incremento en su energía germinativa al acercarse a la MF (Rosenberg & Rinne, 1986; Miles *et al.*, 1988; Morandi & Gosparini, 1991; Gosparini *et al.*, 1992).

La reducción en el contenido endógeno de ABA con la edad (Ackerson, 1984; Morandi *et al.*, 1990) podría ser uno de los factores involucrados en la respuesta observada. Por otro lado, se ha informado para soja (Eisenberg & Mascarenhas, 1985); nabo (Finkelshtein *et al.*, 1985); trigo (*Triticum aestivum* L.) (Walker-Simmons, 1987) y sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench.) (Steinbach *et al.*, 1995), que la sensibilidad al ABA disminuye con la edad de los embriones en desarrollo; por lo que este fenómeno podría también participar de la respuesta observada.

El lavado aumentó el %G y la TG50 respecto del testigo fresco (sin lavado) independientemente del tiempo empleado (Fig. 1b). Tanto la LR, como la TCR aumentaron en los tratamientos con lavado respecto al no lavado. Dentro de los tratamientos con lavado solo hubo diferencias entre 12 y 48 h (Fig. 2b). El efecto estimulante del lavado fue atribuido posiblemente a la eliminación de ABA por lixiviado (Ackerson, 1984). Sin embargo, resultados previos muestran que el tegumento de las semillas inmaduras es bastante impermeable al ABA, poniendo en duda la hipótesis de que el lavado pueda eliminar cantidades sustanciales de ABA por lixiviado (Gosparini *et al.*, 1992). Una hipótesis alternativa sería que la concentración de ABA endógeno cayera durante el lavado por aumento en su tasa de catabolismo. Esta hipótesis implicaría que en las semillas inmaduras opere un mecanismo análogo al informado para las hojas, donde el aumento de la turgencia produce un rápido incremento de la tasa de conversión de ABA en ácido faséico (Zeevaart & Creelman, 1988). Poner a prueba estas hipótesis requiere la cuantificación de los niveles endógenos y exó-





**Figura 2.** Longitud promedio (LR) y tasa de crecimiento (TCR) de la radícula de semillas inmaduras de soja cv. Williams, en función de: **a**, edad; **b**, tiempo de lavado y **c**, Temperatura de germinación. Distintas letras difieren significativamente según Tuckey,  $P \leq 0,01$ .

Radicle average length (LR) and growth rate (TCR) of immature soybean seeds, cv. Williams, as a function of: **a**, age; **b**, washing time and **c**, temperature of germination. Different letters indicate significant differences according to Tuckey test,  $P \leq 0.01$ .

genos de ABA antes y después del lavado, así como la determinación de su tasa de catabolismo en semillas inmaduras, a distintos niveles de turgencia.

Temperaturas entre 20 y 30°C no mostraron diferencias en cuanto a la germinación y el crecimiento radicular, pero sí se registró una brusca caída a 35°C (Figs. 1c y 2c). La temperatura de 35°C aumentó, además, significativamente la pérdida de solutos orgánicos en el agua de lavado (datos no presentados). Considerando las características del fenómeno, puede inferirse que a 35°C ocurrieron cambios importantes en la permeabilidad de las membranas celulares y hasta algún posible daño celular, los que afectaron la germinación, tal como se ha citado para semillas de otras especies (Bewley & Black, 1994).

En la Tabla 1 se muestran los %S de plántulas provenientes de semillas germinadas, trasplantadas a los 7 días y cultivadas en invernáculo. Los %S de las semillas inmaduras

**Tabla 1.** Efecto de la edad de las semillas y de la temperatura de germinación, sobre la supervivencia de plántulas de soja cv. Williams, trasplantadas a los siete días de germinadas, y cultivadas en invernáculo.

Effect of the seed age and temperature of germination on the survival of soybean seedlings cv. Williams, transplanted after seven days of germination to greenhouse conditions.

Edad días	Temperatura (°C)			
	20	25	30	35
	%			
25	14	2	—	—
30	27	17	22	—
35	53	37	34	48
40	50	51	41	42
>60 <sup>(1)</sup>	85	77	87	87

<sup>(1)</sup> Semillas maduras y secas.

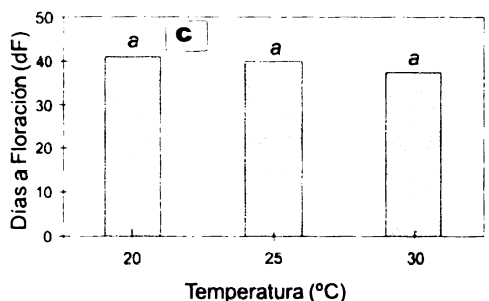
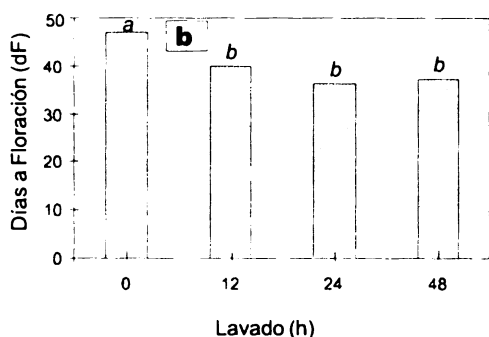
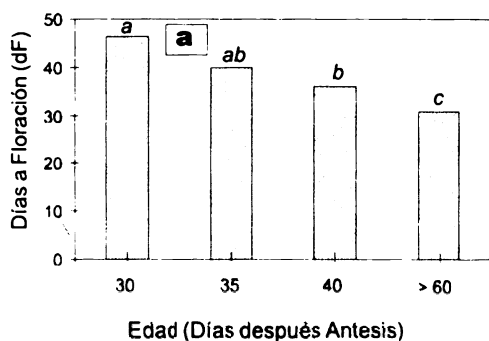
<sup>(1)</sup> Mature and dry seeds.

fueron bajos, especialmente en las semillas de menor edad germinadas a temperaturas altas. Ninguna de las plántulas de semillas de 25 DDA germinadas a 30 y 35°C sobrevivieron al trasplante. Para 30 DDA, no sobrevivieron plántulas del tratamiento de 35°C, pero sí a las demás temperaturas, mientras que para 35 y 40 DDA se establecieron plántulas provenientes de todas las temperaturas (Tabla 1). En general, el %S aumentó con la edad de las semillas, especialmente luego de los 35 DDA, y a partir de esa edad las temperaturas altas (30-35°C) durante la germinación no afectaron la supervivencia de las plántulas. No obstante, los %S de semillas inmaduras estuvieron por debajo de las del testigo maduro y seco (Tabla 1). El tiempo de lavado no afectó el %S (datos no presentados).

Estos resultados plantean el interrogante de porqué, en las semillas más jóvenes (25-30 DDA), se logra inducir la germinación precoz y los eventos postgerminativos tempranos, pero luego el proceso se detiene, impidiendo el pasaje a la etapa autótrofa. Mientras que en las de mayor edad (35-40 DDA) este proceso continúa, pero a una tasa menor que la normal. Al respecto se ha citado que la deshidratación es una condición necesaria para la expresión de enzimas claves en el proceso de removilización de las reservas protéicas y lipídicas en soja, poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) y ricino (*Ricinus communis* L.). Estas enzimas no están presentes ni en las semillas inmaduras frescas, ni en las semillas maduras, y son sintetizadas *de novo* durante la imbibición solamente cuando las semillas experimentan deshidratación previa (Adams *et al.*, 1983; Misra *et al.*, 1985; Kermode & Bewley, 1985). Se desconoce cual es la situación respecto de estas enzimas, en el caso de las semillas inmaduras de soja, inducidas a germinar prematuramente mediante lavado. Estas semillas no pasan por una etapa previa de deshidratación, más aún, las mismas aumentan su peso fresco promedio

un 5 % por absorción de agua durante el lavado (Gosparini *et al.*, 1996). La estimulación de la germinación precoz es un efecto característico del lavado (Ackerson, 1984; Morandi & Gosparini, 1991; Gosparini *et al.*, 1992 y resultados de este trabajo). Es evidente, entonces, que la primera interferencia en el crecimiento de estas plántulas ocurre durante la etapa postgerminativa. Este es un período heterótrofo, durante el cual el crecimiento de la plántula depende exclusivamente de la utilización de las reservas acumuladas en la semilla. Luego, la determinación de la actividad de las enzimas involucradas en la removilización de las reservas, mejoraría la comprensión de los procesos que reducen la tasa de crecimiento de las plántulas provenientes de semillas inmaduras sometidas a lavado. Otro aspecto a considerar, es el efecto del lavado sobre la evolución de los niveles de ABA en los tejidos de semillas inmaduras durante las etapas germinativa y postgerminativa. Al respecto cabe mencionar que la cantidad inicial de ABA en semillas inmaduras de soja, de la misma variedad y similar edad a las utilizadas en este estudio, es dos órdenes de magnitud mayor en los cotiledones que en el eje embrional (Gosparini, Busilacchi & Morandi, resultados no publicados).

Todas las plantas que sobrevivieron florecieron. Sin embargo, los días hasta la floración, dF, fueron inversamente proporcionales a la edad de las semillas inmaduras. Los dF promedios fueron: 46; 40; 36 y 31 d, para semillas de 30; 35; 40 y >60 DDA, respectivamente (Fig. 3a). Curiosamente el acortamiento promedio en el tiempo hasta la floración de plantas provenientes de semillas cosechadas entre 30 y 40 DDA fue de 10 días, una diferencia igual a la diferencia de edad entre estas semillas. El lavado redujo los dF de las plantas provenientes de semillas inmaduras, no registrándose diferencias entre los distintos tiempos empleados (Fig. 3b). Temperaturas de 20 a 30°C durante la germinación no tuvieron influencia en los dF (Fig. 3c).



**Figura 3.** Días a la floración de plantas provenientes de semillas inmaduras de soja cv. Williams, en función de: **a**, Edad; **b**, Tiempo de lavado y **c**, Temperatura de germinación. Distintas letras difieren significativamente según Tuckey,  $P \leq 0,01$ .

Days to flowering of soybean plants, cv. Williams, originated from immature seeds as a function of: **a**, age; **b**, washing time and **c**, temperature of germination. Different letters indicate significant differences according to Tuckey test,  $P \leq 0,01$ .

La temperatura 35°C no se incluyó en este análisis por falta de plantas de 25 y 30 DDA que sobrevivieran a esa temperatura (Tabla 1). El retraso en la floración de las plantas provenientes de semillas inmaduras respecto del tiempo normal para plantas provenientes de semillas maduras (Fig. 3a) fue un resultado inesperado. Es importante destacar que las plantas crecieron en fotoperíodos menores que el crítico para la floración del cv. utilizado, y que las temperaturas post-trasplante tampoco fueron limitantes para la floración. Esto quedó evidenciado por el hecho que las plantas provenientes de semillas >60 DDA, usadas como testigo, no modificaron su tiempo hasta la floración para ninguna de las fechas de trasplante (datos no presentados)

En la Tabla 2 se muestran algunos parámetros del crecimiento de plantas provenientes de semillas inmaduras de distinta edad y de plantas provenientes de semillas maduras y secas (>60 DDA).

**Tabla 2.** Efecto de la edad de las semillas sobre parámetros del crecimiento de plantas de soja cv. Williams, cultivadas en invernáculo.

Effect of seed age on growth parameters of soybean plants, cv. Williams, growing in greenhouse conditions.

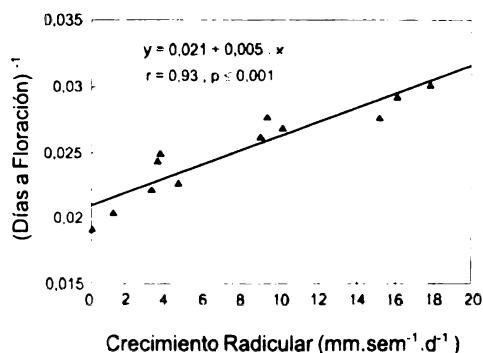
Edad	Longitud Tallo	N° Nudos Tallo	Área Foliar
días	cm		cm <sup>2</sup>
30	11,3 b	4,5 b	36,6 c
35	20,5 a	5,1 a	46,8 bc
40	22,9 a	5,4 a	57,1 ab
> 60	24,8 a	5,6 a	72,6 a

Dentro de cada variable, los valores seguidos de distinta letra difieren significativamente según el test de Tuckey,  $P \leq 0,01$ .

Within each variable, values followed by different letter are significantly different according to Tuckey test,  $P \leq 0,01$

La longitud y el número de nudos del tallo principal mostraron una tendencia similar, y sólo las plantas provenientes de semillas de 30 DDA tuvieron valores significativamente menores que el testigo >60 DDA. En cuanto al área foliar, sólo las plantas provenientes de las semillas de 40 DDA alcanzaron valores similares al testigo >60 DDA (Tabla 2). Todas las plantas que florecieron cuajaron sus frutos, y habían iniciado el llenado de sus semillas en el momento de la cosecha (datos no presentados).

Cuando se comparó la tasa de avance a la floración,  $dF^{-1}$ , con la TCR, se encontró que la relación entre ambas tasas fue lineal y positiva. A mayores TCR le correspondieron mayores  $dF^{-1}$  (menor número de días hasta la floración), con un alto grado de asociación entre ambas,  $r = 0,93$ ,  $P \leq 0,001$  (Fig. 4). La estrecha correlación encontrada entre la TCR y la  $dF^{-1}$  indica claramente que este retraso inicial en el crecimiento se trasladó en el tiempo, produciendo un retraso posterior en el desarrollo; o sea que cuanto menor fue la edad de las semillas inmaduras, mayor fue el tiempo requerido por sus respectivas plantas para alcanzar la floración. Este razonamiento implica una menor tasa de desarrollo del meristema reproductivo en las plantas provenientes de semillas más jóvenes. Alternativamente, el retraso observado en la floración podría ser un efecto indirecto, derivado de la menor tasa de crecimiento inicial de estas plántulas. Esto a su vez redujo la tasa de crecimiento posterior de la planta y la generación de área foliar, retrasando así el momento en que se alcanzó la madurez para captar el estímulo fotoperiódico. Al respecto, es importante señalar que a menores edades de las semillas le correspondieron áreas foliares más reducidas (Tabla 2). Comprobar estas hipótesis requiere de la observación microscópica de los meristemas, para caracterizar su estado de desarrollo durante el período previo a la floración, y de la medición simultánea de las tasas de expansión foliar.



**Figura 4.** Relación entre la tasa de crecimiento radicular y la tasa de floración, para plantas de soja cv. Williams provenientes de semillas inmaduras. Los puntos son valores promedio para semillas de 30; 35 y 40 DDA, sometidas a 0; 12; 24 y 48 h de lavado.

*Relationship between radicle growth rate and flowering rate, for soybean plants cv. Williams, originated from immature seeds. Values are averages for 30; 35 and 40 DDA seeds pretreated with 0; 12; 24 and 48 h of washing.*

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), y la Universidad Nacional de Rosario, Argentina.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackerson R.C.** 1984. Abscisic acid and precocious germination in soybeans. *Journal of Experimental Botany* 35: 414-421.
- Adams C.A., M.C. Fjerstad & R.W. Rinne.** 1983. Characteristic of soybean seeds maturation: Necessity for slow dehydration. *Crop Science* 23: 265-267.
- Bewley J.D. & M. Black.** 1978. *Physiology and Biochemistry of Seeds*. Vol. 1. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. 306 pp.
- Bewley J.D. & M. Black.** 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. 2nd Ed, Plenum Press, New York 445 pp.
- Dyer D.J., C.D. Cotterman & J.C. Cotterman.** 1987. Comparison of *in situ* and *in vitro* regulation of

- soybean growth and development. *Plant Physiology* 84: 298-303.
- Eisenberg A.J. & J.P. Mascarenhas.** 1985. Abscisic acid and the regulation of synthesis of specific seed proteins and their messenger RNAs during culture of soybean embryos. *Planta* 166: 505-514.
- Finkelstein R.R. & M.L. Crouch.** 1984. Precociously germinating rape seed embryos retain characteristics of embryogeny. *Planta* 162: 125-131.
- Finkelstein R.R., K.M. Tenbarger, J.E. Shumway & M.L. Crouch.** 1985. Role of ABA in maturation of rapeseed embryos. *Plant Physiology* 78: 630-636.
- Gosparini C.O., C.A. Cairo & E.N. Morandi.** 1992. Inducción de la germinación de embriones inmaduros de soja: I. Efecto del lavado, tegumento y ABA. Actas XIX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Huerta Grande, Córdoba pp. 175-176.
- Gosparini C.O., E.N. Morandi & C.A. Cairo.** 1996. Premature germination of developing soybean seeds. *Plant Physiology and Biochemistry*, Special Issue, pp. 30-31.
- Hadley P., E.H. Roberts, R.J. Summerfield & F.R. Minchin.** 1984. Effects of temperature and photoperiod on flowering in soya bean [*Glycine max* (L.) Merrill]: a quantitative model. *Annals of Botany* 53: 669-681.
- Kermode A.R. & J.D. Bewley.** 1985. The role of maturation drying in the transition from seed development to germination II. Post-germinative enzyme production and soluble protein synthetic pattern changes within the endosperm of *Ricinus communis* L. seeds. *Journal of Experimental Botany* 36: 1916-1927.
- Miles D.F., D.M. TeKrony & D.B. Egli.** 1988. Changes in viability, germination and respiration of freshly harvested soybean seed during development. *Crop Science* 28:700-704.
- Misra S., A. Kermode & J.D. Bewley.** 1985. Maturation drying as the «switch» that terminates seed development and promotes germination. In: L van Vloten-Doting, GSP Groot and TC Hall (eds). *Molecular form and function of the plant genome*. Plenum Publishing Corp. pp. 113-128.
- Morandi E.N., J.R. Schussler & M.L. Brenner.** 1990. Photoperiodically induced changes in seed growth rate of soybean as related to endogenous concentrations of ABA and sucrose in seed tissues. *Annals of Botany* 66: 605-611.
- Morandi E.N. & C.O. Gosparini.** 1991. Utilización de efectores físico-químicos para inducir la germinación de embriones inmaduros de soja. Actas Primera Reunión Nacional de Oleaginosos. Bolsa de Comercio de Rosario. pp. 137-143.
- Rosenberg L.A. & R.W. Rinne.** 1986. Moisture loss as a pre-requisite for seedling growth in soybean seeds [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Journal of Experimental Botany* 37:1663-1674.
- Schussler J.R., M.L. Brenner & W.A. Brun.** 1984. Abscisic acid and its relationship to seed filling in soybeans. *Plant Physiology* 76: 301-306.
- Steinbach H.S., R.L. Benesch-Arnold, G. Kristof, R.A. Sánchez & S. Marcucci-Poltri.** 1995. Physiological basis of preharvestsprouting resistance in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. ABA levels and sensitivity in developing embryos of sprouting-resistant and -susceptible varieties. *Journal of Experimental Botany* 46: 701-709.
- Walker-Simmons M.** 1987. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiology* 84: 61-66.
- Zeevaert J.A.D. & R.A. Creelman.** 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39: 439-473.