RAPA Revista Argentina de Producción Animal

EVALUACIÓN DE CARACTERES ASOCIADOS AL CRECIMIENTO INVERNAL EN CULTIVARES DE *LOLIUM PERENNE* Y *BROMUS STAMINEUS*

Evaluation of traits related to winter growth capacity in cultivars of Lolium perenne and Bromus stamineus

Berone G.D. [1]*, Agnusdei, M.G.[1] y Colabelli, M.R.[2]
Unidad Integrada: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Balcarce – Universidad Nacional de Mar del Plata
Universidad Nacional de Río Negro, Argentina.

RESUMEN

El crecimiento de gramíneas en regiones templado húmedas es restringido durante el período de bajas temperaturas. *Bromus stamineus* mostró mayor productividad invernal que *Lolium perenne* a temperaturas relativamente bajas (*i.e.* 8 - 10 °C). Conocer las causas de estas diferencias inter-específicas tiene especial aplicabilidad y relevancia. Por ejemplo, este conocimiento puede ser utilizado en programas de mejoramiento genético y de selección de materiales interesados en mejorar el potencial de crecimiento de gramíneas templadas perennes durante la estación fría del año. En dos cultivares de *L. perenne* y dos de *B. stamineus* se analizaron variables asociadas al crecimiento individual, la capacidad de macollaje y la precocidad reproductiva con el objeto de entender los principales mecanismos involucrados en la superior capacidad productiva invernal de *B. stamineus*. En macollos individuales se estimó: la tasa de elongación foliar (TEF_M), la longitud de pseudotallo, el filocrono, el número de hojas vivas y en crecimiento, la aparición de macollos hijos y los macollos con hoja bandera. Finalmente, se estimó la densidad de macollos. *Bromus stamineus* mostró mayor TEF_M que *L. perenne* y esto se asoció positivamente con su mayor precocidad reproductiva, estimada a partir del momento en que comienza la elongación del pseudotallo. Contrariamente a lo esperado, la especie con menor valor de filocrono (*B. stamineus*) presentó menor densidad de macollos, y esto se asoció a una menor relación entre los macollos y hojas aparecidas (M_{AP}/H_{AP}) y a una mayor TEF_M. La asociación positiva entre crecimiento individual y precocidad reproductiva sugiere que la mayor productividad invernal de *B. stamineus* estaría explicada por el estatus fisiológico (*i.e.* ápice inducido/reproductivo) de los individuos que forman su canopia durante el período invernal, lo que le conferiría características más favorables para la producción de forraje (*i.e.* mayor capacidad fotosintética y mayor partición hacia órganos aéreos) durante dicho período de bajas temperaturas.

Palabras clave. productividad invernal, crecimiento por macollo, macollaje, precocidad reproductiva, *Bromus stamineus, Lolium perenne.*

SUMMARY

Growth of grass species in temperate-humid regions is restricted by low temperatures. At relatively low temperatures (*i.e.* ~ 8-10 °C) *Bromus stamineus* showed a higher winter productivity than *Lolium perenne.* Understanding the causes of inter-specific differences in winter productivity has high relevance. For instance, such knowledge could be used by breeding and selection programmes interested in improve the potential growth of temperate grasses during the cool season. In two cultivars of *L. perenne* and *B. stamineus* traits associated with individual growth, tillering capacity and reproductive precocity (*i.e.* anticipated flowering) were analyzed with the aim of gain knowledge about main mechanisms involved with the superior winter productivity of *B. stamineus*. The following variables were estimated at individual tillers: leaf elongation rate (TEF_M), pseudostem length, phyllochron, number of green leaves and number of growing leaves, daughter appeared tillers and tillers with flag leaf. Finally, tiller density was estimated. The higher TEF_M of *B. stamineus* respect than that of *L. perenne* was associated with the earlier reproductive maturity of the former. Contrary to the expected, the species with lower phyllochron (*B. stamineus*) showed a lower tiller density, and such result was associated to a lower appeared tillers/appeared leaves ratio (M_{AP}/H_{AP}) and a higher TEF_M. The positive association between individual growth and reproductive precocity observed at present research suggest that the higher winter productivity of *B. stamineus* can be explained by the physiological state (*i.e.* reproductive apex) of most individual composing their canopy during winter, which confer advantages for the forage production (*i.e.* a higher photosynthetic capacity and a higher assimilates partitioning to aerial organs) during this period of relatively low temperature.

Key words. winter productivity, growth per tiller, tillering, reproductive precocity, *Bromus stamineus, Lolium perenne*.

Recibido: septiembre de 2016
Aceptado: marzo de 2017

[1] Ing. Agr., Dr., Unidad Integrada: INTA EEA Balcarce-FCA, UNMdP. *E-mail: berone.german@inta.gob.ar
[2] Ing. Agr., Mg. Sc., Universidad Nacional de Río Negro, Sede Atlántica.

Introducción

En regiones templado-húmedas, el crecimiento de gramíneas suele estar limitado por bajas tasas de desarrollo del área foliar durante la estación fría de crecimiento (Ong y Baker, 1985) siendo esta una de las razones de los esfuerzos en selección genética para lograr un mejor crecimiento a bajas temperaturas (Kemp et al, 1989; Reed et al, 2004). *Bromus stamineus*, mostró ser una especie perenne altamente promisoria para suelos de adecuada fertilidad debido a una mayor productividad invernal respecto de *Lolium perenne* tanto en Nueva Zelanda (Stewart, 1992) como en Argentina (Berone y Bertolotti, 2009). Identificar los principales caracteres responsables de ese mayor crecimiento invernal puede ser de gran relevancia al momento de evaluar genotipos a ser utilizados en una región (Hoveland et al, 1974; Horst et al, 1978).

Debido a que en gramíneas, el crecimiento foliar es predominantemente unidireccional, paralelo al eje longitudinal de la hoja (Volenec y Nelson, 1981), evaluar el carácter tasa de elongación foliar por macollo (TEF_M) frente al factor limitante (*i.e.* bajas temperaturas) mostró ser de utilidad para analizar potenciales diferencias en la capacidad de crecimiento de genotipos a ser utilizados en una región (Hoveland et al, 1974). Trabajos realizados en Argentina demostraron que el mayor crecimiento invernal de los cultivares de *B. stamineus* puede ser explicado por su mayor TEF_M a bajas temperaturas (Berone et al, 2007). Es importante mencionar que dentro de los materiales de origen templado la superior TEF_M a bajas temperaturas estuvo positivamente asociada con diferencias en la precocidad reproductiva de los materiales (Peacock, 1976; Parsons y Robson, 1980; Kemp et al, 1989).

Debido a que el crecimiento por unidad de superficie de gramíneas es consecuencia del crecimiento por macollo y de la densidad de macollos (Briske, 1991), evaluar caracteres relacionados con la capacidad de macollaje es imprescindible para analizar potenciales diferencias entre genotipos. El análisis de las diferencias en capacidad de macollaje puede realizarse enmarcándose en el modelo conceptual propuesto por Chapman y Lemaire (1993) donde los procesos de morfogénesis vegetal se relacionan con los parámetros estructurales que conforman la cubierta de una pastura. Debido a que en cada hoja aparecida por macollo existe una yema axilar capaz de generar otro macollo, se propuso que especies con una mayor tasa de aparición foliar tienden a generar pasturas con mayor densidad de macollos (Chapman y Lemaire, 1993). En este sentido, la mayor tasa de aparición foliar (o lo que es lo mismo, el menor intervalo de aparición foliar: el menor 'filocrono') de *B. stamineus* respecto de *L. perenne*, observada en un trabajo de corto plazo realizado durante el otoño (Berone et al, 2008), sugiere que el mayor crecimiento invernal observado a nivel de cubierta de *B. stamineus* podría deberse no solo a su mayor capacidad de crecimiento individual (*i.e.* mayor TEF_M), sino también a una mayor capacidad de macollaje.

Por otra parte, trabajos previos mostraron que, inversamente a lo esperado, especies con menor filocrono (o lo que es igual: mayor tasa de aparición foliar) presentaron menor tasa de macollaje que especies de mayor filocrono (Hume, 1991; Agnusdei y Assuero, 2004). Esto último se explicó por una menor proporción de yemas axilares utilizadas para el macollaje (uso de sitios: estimado a partir de la relación entre macollos aparecidos y hojas aparecidas; M_{AP}/H_{AP}). En estos trabajos, la menor relación M_{AP}/H_{AP}, estuvo asociado negativamente con el crecimiento por macollo estimado a partir de la tasa de elongación foliar (TEF_M), y fue independiente del valor de filocrono.

En el presente trabajo, el comportamiento de variables asociadas al crecimiento individual (TEF_M), la precocidad reproductiva y la capacidad de macollaje (densidad de macollos, filocrono, M_{AP}/H_{AP}) fueron analizadas en genotipos de *L. perenne* y *B. stamineus* con el propósito de identificar los principales caracteres implicados en la mayor productividad invernal previamente reportada para pasturas de *B. stamineus* (Stewart, 1992; Berone y Bertolotti, 2009). Parte de los datos de TEF_M fueron publicados previamente (Berone et al, 2007). En este trabajo son utilizados para analizar de manera integrada las variaciones entre genotipos en crecimiento individual, precocidad reproductiva y capacidad de macollaje.

Materiales y Métodos

Sitio Experimental, Materiales Forrajeros y Condiciones Experimentales

La experiencia se desarrolló en el campo experimental de la empresa ®KWS ubicada en Balcarce, Argentina (37° 45′ Sur, 58° 18′ Oeste), entre el 2 de junio y el 6 de Setiembre de 2003. Los cultivares se establecieron en un suelo Argiudol típico, con un horizonte A de 25 cm, 6,2% de materia orgánica, un pH de 6,2 y un horizonte B textural. El clima del área es templado húmedo, la temperatura media anual es 14 ºC variando entre 20 ºC en enero a 7 ºC en julio. El período libre de heladas es de 280 días desde octubre a inicios de mayo. Los genotipos evaluados fueron dos cultivares comerciales de *B. stamineus* ('Zamba' y 'Gato') y dos cultivares de *L. perenne*, uno comercial ('Horizon') y uno experimental ('Exper').

Cada cultivar fue establecido el 1 de marzo de 2002 en dos líneas densas de 50 cm de ancho por 100 cm de longitud, quedando definido un diseño completamente aleatorizado, con 2 repeticiones por cultivar. El forraje acumulado fue cortado a intervalos mensuales a una altura de 5 cm desde el nivel del suelo, desde el 1 de junio de 2002 hasta el 2 de mayo de 2003. Luego, las plantas crecieron de manera in-interrumpida, bajo condiciones aproximadamente no limitantes de nitrógeno, fósforo y agua. Las mediciones comenzaron a los 29 días del último corte, es decir, el 2 de junio de 2003, y todos los cultivares acumularon, entre el 2 de mayo y el 2 de junio, una similar cantidad de biomasa en pié (~2500 kg/ha). De esta manera se trató de minimizar el riesgo de efectos confundidos entre la capacidad intrínseca de macollaje de las especies evaluadas y las condiciones lumínicas en la base de los macollos (Bos y Neuteboom, 1998).

Mediciones

Las mediciones se realizaron sobre 20 macollos por cultivar (10 por repetición) marcados de manera permanente con un anillo de plástico. Dentro de cada cultivar, los macollos seleccionados pertenecían a distintas plantas y tenían similar desarrollo (3-4 hojas vivas) y ubicación (centro) en la canopia. Con un intervalo de 4-7 días se registró el largo de lámina verde de hojas individuales en hojas completamente expandidas (distancia entre el extremo distal no clorótico hasta su propia lígula) y en hojas en crecimiento (distancia entre el extremo distal no clorótico hasta la lígula de la hoja más joven completamente expandida). A partir de estas mediciones, en cada intervalo, se estimó: *i)* tasa de elongación foliar por macollo (TEF_M). Además, en cada fecha de medición se registró, en cada macollo, el número de hojas vivas (N_{HV}, hojas que no presentaron senescencia) y en crecimiento (N_{HCR}, hojas que no mostraron su lígula); la aparición de hojas; la aparición de macollos hijos y la longitud del pseudotallo (*i.e.* distancia desde el suelo hasta la lígula de la hoja más joven completamente expandida). A partir de estas mediciones se estimó: *iii)* el cociente entre macollos hijos aparecidos y total de hojas aparecidas (M_{AP}/H_{AP}); y *iv)* filocrono (intervalo de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas). Al finalizar el período de mediciones (24 de Setiembre de 2003) se determinó, la proporción de macollos en el estado fenológico de hoja bandera. Finalmente, el 15 de octubre de 2003, se realizó un muestreo destructivo en marcos de 0,01 m^2 (2 marcos por cada repetición) para determinar la densidad de macollos.

En el presente trabajo se utilizó la metodología propuesta por Moore et al (1991), la que propone cuatro etapas primarias de desarrollo: 1) vegetativa, 2) elongación, 3) reproductivo, y 4) desarrollo y maduración de semillas. Las variables TEF_M, N_{HV}, N_{HCR}; filocrono y M_{AP}/H_{AP} fueron obtenidas durante el período 'vegetativo' y la finalización del mismo se determinó en el momento a partir del cual las diferencias en longitud del pseudotallo entre fechas sucesivas fueron positivas en forma constante. La longitud del pseudotallo fue registrada durante el período 'vegetativo' y durante parte del período de 'elongación', tomándose el último dato el 24 de setiembre de 2003.

La temperatura del aire fue registrada diariamente con una estación meteorológica portátil (LI-1200S, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE). El filocrono se expresó en tiempo térmico acumulado (*i.e.* grados días de crecimiento; °Cd), cuyo cálculo es la sumatoria de las temperaturas medias diarias de los días transcurridos entre la aparición de dos hojas sucesivas. Días con temperaturas menores a 4 °C no fueron incluidos en la sumatoria, debido a que dicha temperatura es la base para ambas especies evaluadas (Berone et al, 2007).

Análisis Estadístico

Los datos se analizaron mediante el análisis de la varianza (ANOVA) usando el procedimiento GLM de SAS (SAS Institute, Cary, NC, USA) y se utilizó el test de Tukey ($p<0,05$) para la comparación de medias. Además de esto, se realizó análisis de correlación de Pearson ($p<0,05$) entre TEF_M, filocrono, densidad de macollos y M_{AP}/H_{AP}.

Resultados

Desarrollo fenológico de los materiales genéticos

Bromus stamineus mostró mayor precocidad reproductiva que *L. perenne* y no se observaron diferencias entre cultivares dentro especie. Si bien la finalización del período 'vegetativo' difirió entre ambas especies (Figura 1a), la temperatura media diaria (~ 8 °C) y la distribución de las mismas (Figura 1b) de este período fue similar para ambas especies.

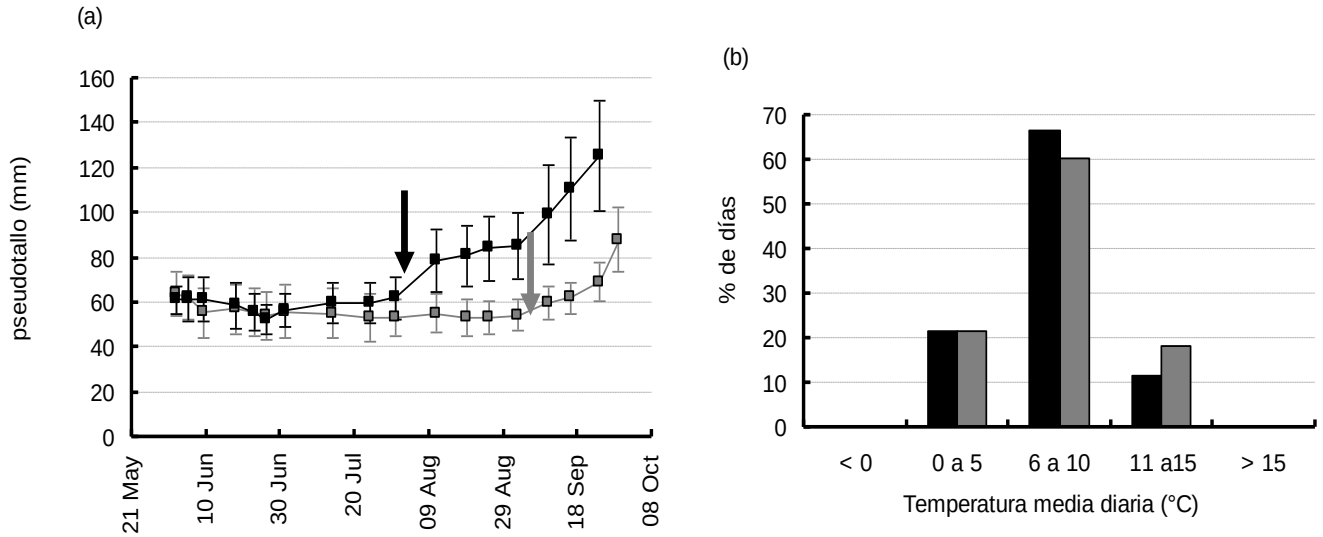

Figura 1. (a) Valor promedio y desvío estándar de la longitud del pseudotallo (mm), para los cultivares de *B. stamineus* (símbolos negros) y *L. perenne* (símbolos grises). Las flechas indican el fin del período 'vegetativo'. (b) Frecuencia de días con temperaturas media diarias entre 0-5 °C, 6-10 °C, 11-15 °C y mayor a 15 °C, para los cultivares de *B. stamineus* (barras negras) y los cultivares de *L. perenne* (barras grises) durante el período 'vegetativo'.

Figure 1. *(a) Mean value and standard deviation of pseudostem length (mm) of B. stamineus (black symbols) and L. perenne (grey symbols) cultivars. Arrows denote ending of 'vegetative' period. (b) Days frequency with a mean daily temperature between 0-5 °C, 6-10 °C, 11-15 °C and higher than 15 °C, for B. stamineus (black bars) and L. perenne (grey bars) cultivars during the 'vegetative' period.*

Elongación foliar, aparición foliar, número de hojas vivas y en crecimiento por macollo

Ambos cultivares de *B. stamineus* mostraron mayor tasa de elongación foliar por macollo (TEF_M; Cuadro 1) respecto de los cultivares de *L. perenne*. El filocrono de *L. perenne* fue 31 ± 8% superior al de *B. stamineus* y no se observaron diferencias a nivel intra-específico (Cuadro 1). Si bien el N_{HV} fue similar entre los genotipos evaluados, el N_{HCR} fue un 68 ± 14% superior en *B. stamineus* (Cuadro 1). Nuevamente, no se detectaron diferencias a nivel intra-específico para las variables N_{HV} y N_{HCR}.

Macollaje

Lolium perenne 'Exper' superó significativamente al resto de los cultivares en densidad de macollos, mientras que *L. perenne* 'Horizon' superó, no significativamente (valor p del ANOVA: 0,11), a ambos cultivares de *B. stamineus* quienes no difirieron entre sí (Cuadro 1). La relación entre los macollos aparecidos y las hojas aparecidas (M_{AP}/H_{AP}) no difirió entre cultivares de una misma especie, y ambos cultivares de *L. perenne* superaron en un 98 ± 38% a los de *B. stamineus* (Cuadro 1). Los cultivares de *B. stamineus* mostraron a finales de setiembre, una mayor proporción de macollos en hoja bandera respecto de los cultivares de *L. perenne* (Cuadro 1).

Correlaciones

La densidad de macollos se correlacionó de manera positiva con filocrono y con M_{AP}/H_{AP}, mientras que la TEF_M se asoció negativamente con la densidad de macollos, el filocrono y M_{AP}/H_{AP} (Cuadro 2).

Cuadro 1. Valor promedio de tasa de elongación foliar por macollo (TEF_M), filocrono, número de hojas vivas (N_{HV}), número de hojas visibles en crecimiento (N_{HCR}), densidad de macollos (DM), relación entre macollos aparecidos y hojas aparecidas (M_{AP}/H_{AP}) y proporción de macollos en estado de hoja bandera (HB) para los cultivares de *B. stamineus* y *L. perenne* evaluados.
Table 1. *Mean value of leaf elongation rate per tiller (TEF_M), phyllochron, number of live leaves (N_{HV}), number of visible growing leaves (N_{HCR}), tiller density (DM), ratio between appeared tillers and appeared leaves (M_{AP}/H_{AP}) and proportion of tillers in flag leaf stage (HB), for cultivars of B. stamineus and L. perenne.*

	TEF_M [1] (mm/d)	Filocrono[2] (°Cd)	N_{HV}	N_{HCR}[1]	DM[3] (macollos/m²)	M_{AP}/H_{AP}	HB[3]
B. stamineus 'Zamba'	9,1 **a**[4]	89 **a**	2,6 **a**	2,3 **a**	6035 **b**	0,33 **b**	0,72 **a**
B. stamineus 'Gato'	10,6 **a**	83 **a**	2,7 **a**	2,3 **a**	6484 **b**	0,24 **b**	0,81 **a**
L. perenne 'Horizon'	3,6 **b**	115 **b**	2,4 **a**	1,3 **b**	12918 **b**	0,52 **a**	0,12 **b**
L. perenne 'Exper'	3,9 **b**	110 **b**	2,5 **a**	1,4 **b**	23133 **a**	0,58 **a**	0,11 **b**

[1] Datos previamente publicados (Berone et al 2007); [2]Temperatura base utilizada: 4°C; [3]Datos obtenidos al final del período experimental; [4]Letras diferentes denotan diferencias significativas (valor p<0,05).
[1] Data previously published (Berone et al 2007); [2]Base temperature used: 4°C; [3]Data obtained at the end of the experimental period; [4]Different letters denote significant differences (p value < 0,05).

Cuadro 2. Analisis de correlación entre tasa de elongación foliar por macollo (TEF_M, mm/d), filocrono (°Cd), densidad de macollos (DM, macollos/m²) y relación entre macollos aparecidos y hojas aparecidas (M_{AP}/H_{AP}).
Table 2. *Correlation analysis between leaf elongation rate per tiller (TEF_M, mm/d), phyllochron (°Cd), tiller density (DM, tillers/m²) and the ratio between appeared tillers and appeared leaves (M_{AP}/H_{AP}).*

Correlación	r[1]
filocrono (°Cd) – DM (macollos/m²)	0,89
TEF_M (mm/d) – DM (macollos/m²)	-0,82
TEF_M (mm/d) – filocrono	-0,89
DM (macollos/m²) – M_{AP}/H_{AP}	0,81
TEF_M (mm/d) – M_{AP}/H_{AP}	-0,95

[1]Todas las correlaciones fueron significativas (valor p<0,05; n=8, 4 cultivares con 2 repeticiones por cultivar).
[1]All correlations were significant (p value < 0,05; n=8, 4 cultivars with 2 replications per cultivar).

Discusión

Crecimiento individual y precocidad reproductiva

Los cultivares de *B. stamineus* se anticiparon un mes en la elongación del pseudotallo con respecto a los cultivares de *L. perenne* (Figura 1a), lo que refleja un desarrollo reproductivo más temprano de la primera especie. En *L. perenne*, la transición de vegetativo a reproductivo es gobernada principalmente por la acumulación de horas de frío y los requerimientos son mayores a medida que se incrementa la latitud de origen del germoplasma (Aamlid et al, 2000). Este comportamiento es similar al de los géneros *Festuca* y *Agrostis* y distinto del de los géneros *Bromus, Dactylis* y *Phalaris*, quienes cambian el estado del ápice (inducción primaria) principalmente ante la presencia de días cortos (Heide, 1994). En tal sentido, el desarrollo reproductivo más temprano observado en los cultivares de *B. stamineus* podría indicar que mientras los cultivares de *L. perenne* se encontraban aún acumulando horas de frío, los de *B. stamineus* ya se habrían inducido en respuesta al acortamiento de los días de otoño.

Las diferencias en TEF_M entre ambas especies podrían explicarse por el efecto estimulante de la inducción floral. Dado que la diferenciación reproductiva del ápice ocurre con anterioridad a la elongación del pseudotallo (Parsons y Robson, 1980), es posible deducir que durante el período 'Vegetativo', *B. stamineus* estuvo proporcionalmente más tiempo bajo inducción floral que *L. perenne*.

La asociación entre inducción floral e incrementos en la respuesta de la TEF a la temperatura fue informada para diversas especies forrajeras (Peacock, 1975c; 1976; Parsons y Robson, 1980; Kemp et al, 1989). Al respecto, la literatura muestra que macollos bajo inducción floral poseen mayor eficiencia fotosintética (Parsons y Robson, 1981a) y mayor partición de asimilados hacia parte aérea (Parsons y Robson, 1981b). Vale la pena mencionar, adicionalmente, que la precocidad en el desarrollo reproductivo ha sido propuesta como una vía efectiva para incrementar la capacidad de crecimiento a bajas temperaturas (fin de invierno-inicio de primavera) en programas de mejoramiento de gramíneas forrajeras (Kemp et al, 1989).

Finalmente, el hecho de que bajo el rango de temperaturas observadas durante el presente trabajo (6-11 ºC), la TEF_M de *L. perenne* fue similar a la obtenida por otros autores (Peacock, 1975a; b; c; 1976; Parsons y Robson, 1980; Kemp et al, 1989), bajo similares condiciones de crecimiento (*i.e.* sin limitantes de agua y nutrientes) permiten remarcar que la superioridad de *B. stamineus* no se debió a una pobre performance de *L. perenne.*

Macollaje

Dado que a cada yema foliar y por ende a cada hoja aparecida, le corresponde una yema axilar que potencialmente puede generar un macollo, el mayor filocrono de *L. perenne* debería haberse correspondido con una menor densidad de macollos (Chapman y Lemaire, 1993). Sin embargo, la densidad de macollos de *L. perenne* duplicó y triplicó (según el cultivar) los valores estimados para *B. stamineus* (Cuadro 1) lo que derivó en una asociación positiva, y relativamente inesperada, entre filocrono y densidad de macollos (Cuadro 2). Esto resultados concuerdan con comparaciones entre *L. perenne* y *B. willdenowii*, un congénere de *B. stamineus* (Hume y Lucas, 1987; Hume, 1990) y confirman que la relación 'menor valor de filocrono - mayor densidad de macollos' propuesta (Chapman y Lemaire, 1993; Lemaire y Chapman, 1996), no es generalizable.

Un factor que puede afectar el uso de sitios potenciales de macollaje es la partición de asimilados en la planta. En este sentido, Begg y Wright (1964) propusieron que la iniciación y el crecimiento de hojas constituyan el destino prioritario de los asimilados disponibles. En la misma línea, Zarrough et al (1984) plantearon que el rápido crecimiento foliar puede generar una alta demanda de carbono respecto de un crecimiento foliar más lento y, a su vez, que ello podría ir en detrimento de la producción de macollos. En concordancia, diversos trabajos mostraron que las diferencias genotípicas en densidad de macollos se asociaron negativamente con la TEF_M (Nelson y Zarrough, 1981; Zarrough et al, 1984).

Es necesario enfatizar que los resultados del presente estudio mostraron asociaciones negativas no sólo entre la TEF_M y la densidad de macollos, sino también entre la TEF_M y el filocrono (Cuadro 2). Esta última asociación sugiere que si hubiera algún efecto negativo de la TEF_M sobre el macollaje o sobre la densidad poblacional, dicho efecto no operaría por una limitación en la disponibilidad de yemas axilares sino, tal como se planteara en el párrafo previo, por una mayor demanda de carbono por parte del crecimiento foliar. En este sentido, *B. stamineus* muestra, respecto de *L. perenne*, no solo un mayor número de hojas creciendo simultáneamente (NH_{CR}), sino también una mayor proporción de hojas en crecimiento (NH_{CR}/NH_V). Estos resultados indicarían que macollos con mayor proporción de hojas en crecimiento podrían hacer un menor uso de los sitios disponibles de macollaje. Cabe señalar que en el presente estudio hubo una correlación positiva y significativa entre la densidad de macollos y la relación M_{AP}/H_{AP} y que M_{AP}/H_{AP} también se asoció en forma negativa con la TEF_M (Cuadro 2).

Entre los factores adicionales, e interrelacionados, que pueden haber contribuido a las diferencias observadas en densidad de macollos entre *L. perenne* y *B. stamineus* podemos mencionar dos: *i)* diferencias entre ambas especies en las condiciones lumínicas en la base de sus macollos y/o, *ii)* diferencias en el estatus feno-fisiológico de los macollos de los cultivares evaluados.

Respecto del primero, si bien muchas de las diferencias en densidad de macollos deberían ser explicadas por diferencias en la calidad lumínica que incide en la base de las plantas (Casal et al, 1985; Deregibus et al, 1985), es altamente probable que las condiciones lumínicas (intensidad y calidad) no hayan diferido ampliamente entre los cultivares evaluados en el presente trabajo. En este sentido, si bien no se dispone de mediciones sobre intensidad y calidad de luz en la zona basal de los cultivares evaluados, la disposición (líneas densas) y la ausencia de defoliaciones durante un período prolongado (inicios de mayo a inicios de setiembre) sugieren que las condiciones lumínicas fueron similares entre los cultivares evaluados.

Con respecto al segundo factor adicional, las diferencias observadas en densidad de macollos podrían ser explicadas

por diferencias entre especies en precocidad reproductiva (*i.e.* comienzo de elongación de pseudotallo) y magnitud de la expresión reproductiva (*i.e.* proporción de macollos en hoja bandera). Es conocido que en la medida que el desarrollo reproductivo procede y el ápice del macollo principal se encuentra en estado reproductivo (*i.e.* durante el período de elongación de tallos) se produce una supresión del macollaje (Laidlaw y Berrie, 1974) debido a que el macollo principal retiene el carbono, en lugar de exportarlo a los macollos axilares subsidiarios (Ryle, 1970; Ong et al, 1978). En este sentido tanto la mayor precocidad (Figura 1) como la mayor expresión reproductiva (Cuadro 1) de *B. stamineus* contribuirían a explicar su menor densidad de macollos observada en el presente trabajo.

¿Por qué B. stamineus es más productiva que L. perenne durante el invierno?

Los resultados del presente trabajo sugieren que las especies no deberían diferir grandemente en productividad invernal, ya que el mayor crecimiento por macollo de *B. stamineus* sería contrarestado por la mayor densidad de macollos de *L. perenne*. Sin embargo, las diferencias en productividad invernal reportadas han sido considerables y consistentes, superando *B. stamineus* a *L. perenne* en al menos un 50 % (Stewart, 1992; Berone y Bertolotti, 2009). Estos resultados indicarían que, en las evaluaciones comparativas de rendimiento reportadas, prevalecieron las diferencias observadas entre especies en capacidad de crecimiento individual (*i.e.* la mayor TEF_M de *B. stamineus*) y se minimizaron las diferencias entre especies en capacidad de macollaje (*i.e.* la mayor densidad de macollos de *L. perenne*).

Si bien las evaluaciones comparativas de rendimiento (Stewart, 1992; Berone et al, 2009) no brindan información a nivel de detalle de dichos componentes del rendimiento (*i.e.* TEF_M y densidad de macollos) un trabajo de corto plazo realizado en otoño, permite deducir que bajo adecuadas condiciones de manejo y defoliación, *B. stamineus* tiene la capacidad de sostener una densidad de macollos similar a *L. perenne*, manteniendo su superioridad en TEF_M (Berone et al, 2008). Esto sugiere que la menor densidad de macollos de *B. stamineus* reportada en el presente trabajo, y atribuida a su mayor proporción de hojas en crecimiento, habría sido exacerbada, como fuera previamente discutido, por algún factor adicional (ver sección *Macollaje* de la presente Discusión).

Conocer las causas de estas diferencias inter-específicas tiene enorme relevancia. Por ejemplo, este conocimiento puede ser utilizado en programas de mejoramiento genético y de selección de materiales interesados en mejorar el potencial de crecimiento de gramíneas templadas perennes durante la estación fría del año. A su vez, pueden orientar sobre la potencial respuesta de un determinado genotipo en un determinado momento frente a, por ejemplo, el agregado de un insumo (*i.e.* agregado de fertilizantes).

Conclusiones

El presente trabajo sugiere que la mayor productividad invernal de *B. stamineus* respecto de *L. perenne* obedecería a una mayor capacidad intrínseca (*i.e.* genotípica) en crecimiento individual (TEF_M) a temperaturas relativamente bajas. La asociación positiva entre crecimiento individual y precocidad reproductiva sugiere que la mayor productividad invernal de *B. stamineus* estaría explicada por su estatus fisiológico (*i.e.* ápice inducido) que le conferiría a sus individuos características más favorables (*i.e.* mayor capacidad fotosintética y mayor partición hacia órganos aéreos) para el crecimiento durante dicho período.

Agradecimientos

Agradecemos a KWS Argentina por ceder el campo experimental y los cultivares, a Víctor Burghi, Nicolás Bertolotti, Alejandra Marino y Adriana Cano por la asistencia técnica. El presente trabajo fue financiado por INTA.

Bibliografía

AAMLID, T.S., HEIDE, O.M. and BOELT, B. 2000. Primary and secondary induction requirements for flowering of contrasting european varieties of *Lolium perenne*. Annals of Botany 86: 1087-1095.

AGNUSDEI, M.G. and ASSUERO, S.G. 2004. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the humid pampas of Argentina. *In*: Pizarro, E.; Carvalho, P.C.F.; Silva, S.C. da; Dittrich, J.R. (Ed.). II Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology, Curitiba, CD-ROOM.

BEGG, J.E. and WRIGHT, M.J. 1964. Relative effectiveness of top and basal leaves for the growth of vegetative shoots of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L). Crop Science 4: 607-609.

BERONE, G.D., LATTANZI, F.A., COLABELLI, M.R. and AGNUSDEI, M. 2007. A comparative analysis of the Temperature–response of leaf elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* plants in the field: intrinsic and size-mediated effects. Annals of Botany 100: 813-820.

BERONE, G.D., LATTANZI, F.A., AGNUSDEI, M.G. and BERTOLOTTI, N. 2008. Growth of individual tillers and tillering rate of *Lolium perenne* and *Bromus stamineus* subjected to two defoliation frequencies in winter in Argentina. Grass and Forage Science 63: 504-512.

BERONE, G.D. y BERTOLOTTI, N. 2009. Análisis del crecimiento anual y estacional de *Lolium perenne* y *Bromus stamineus*. Revista Argentina de Producción Animal 29 (1): 559-560.

BOS, H.J. and NEUTEBOOM, J.H. 1988. Morphological analysis of leaf and tiller number dynamics of wheat (*Triticum aestivum* L.): Responses to temperature and light intensity. Annals of Botany 81: 131-139.

BRISKE, D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. In Heitschmidt, R.K. and Stuth, J.W. ed. Grazing management – An ecological perspective. Timber Press, Portland, Oregon, USA. pp 85-108.

CASAL, J.J., DEREGIBUS, V.A. and SANCHEZ, R.A. 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiforum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. Annals of Botany 56: 553-559.

CHAPMAN, D.F. and LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In Baker, M.J. ed. Grasslands for Our World. SIR Publishing, Wellington. pp. 55-64.

DEREGIBUS, V.A., SANCHEZ, R.A., CASAL, J.J. and TRLICA, M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. Journal of Applied Ecology 22: 199-206.

HEIDE, O.M. 1994. Control of flowering and reproduction in temperate grasses. New Phytologist 128: 347-362.

HORST, G.L., NELSON, C.J. and ASAY, K.H. 1978. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotypes. Crop Science 18: 715-719.

HOVELAND, C.S., FOUTCH, H.W. and BUCHANAN, G.A. 1974. Response of phalaris genotypes and other cool-season grasses to temperature. Agronomy Journal 66: 686-690.

HUME, D.E. and LUCAS, R.J. 1987. Effects of winter cutting management on growth and tiller numbers of six grass species. New Zealand Journal of Experimental Agriculture 15: 17-22.

HUME, D.E. 1990. Growth of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and Westerwolds ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) at Wageningen, The Netherlands. Grass and Forage Science 45: 403-411.

HUME, D.E. 1991. Leaf and tiller production of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and two ryegrass (*Lolium*) species. Annals of Botany 67: 111-121.

KEMP, D.R., EAGLES, C.F. and HUMPHREYS, M.O. 1989. Leaf growth and apex development of perennial ryegrass during winter and spring. Annals of Botany 63: 349-355.

LAIDLAW, A.S. and BERRIE, A.M.M. 1974. The influence of expanding leaves and the reproductive stem apex on apical dominance in *Lolium multiflorum.* Annals of Applied Biology 78: 75-82.

LEMAIRE, G. and CHAPMAN, D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In J. Hodgson, J and Illus, A.W. ed. The Ecology and Management of Grazing Systems. CAB International. pp. 3-36.

MOORE, K.J., MOSER, L.E., VOGEL, K.P., WALLER, S.S., JOHNSON, B.E. and PEDERSEN, J.F. 1991. Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses. Agronomy Journal 83: 1073-1077.

NELSON, C.J. and ZARROUGH, K.M.1981. Tiller density and tiller weight as yield determinants in vegetative swards. In Wright, C.E. ed. Plant Physiology and Herbage Production. British Grassland Society Occasional Symposium 13, British Grassland Society, Hurley, UK. pp. 25-29.

ONG, C.K., MARSHALL, C. and SAGAR, G.R. 1978. The physiology of tiller death in grasses. 2. Cause of tiller death in a grass sward. Journal of the British Grassland Society 33: 205-211.

ONG, C.K. and BAKER, N.R. 1985. Temperature and leaf growth. *In*: Baker, N.R. and others, ed. Control of leaf growth. Cambridge, UK: Cambridge University Press. pp. 175-199.

PARSONS, A.J. and ROBSON, M.J. 1980. Seasonal changes in the physiology of S.24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. Annals of Botany 46: 435-444.

PARSONS, A.J. and ROBSON, M.J. 1981a. Seasonal changes in the physiology of S.24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 2. Potential leaf and canopy photosynthesis during the transition from vegetative to reproductive growth. Annals of Botany 47: 249-258.

PARSONS, A.J. and ROBSON, M.J. 1981b. Seasonal changes in the physiology of S.24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 3. Partition of assimilates between root and shoot during the transition from vegetative to reproductive growth. Annals of Botany 48: 733-744.

PEACOCK, J.M. 1975a. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. I. The thermal microclimate: its measurement and relation to crop growth. Journal of Applied Ecology 12: 99-114.

PEACOCK, J.M. 1975b. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. II. The site of temperature perception. Journal of Applied Ecology 12: 115-123.

PEACOCK, J.M. 1975C. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III. Factors affecting seasonal differences. Journal of Applied Ecology 12: 685-697.

PEACOCK, J.M. 1976. Temperature and leaf growth in four grasses species. Journal of Applied Ecology 13: 225-232.

REED, K.F.M., CLEMENT, S.L., FEELY, W.F. and CLARK, B. 2004. Improving tall fescue (*Festuca arundinacea*) for cool-season vigour. Australian Journal of Experimental Agriculture 44: 873–881.

RYLE, G.J.A. 1970. Partition of assimilates in annuals and perennial grass. Journal of Applied Ecology 7: 217-227

STEWART, A.V. 1992. 'Grasslands Gala' grazing brome (*Bromus stamineus* Desv.)-a new dryland pasture grass. New Zealand Journal of Agricultural Research 35: 349-353.

VOLENEC, J.J. and NELSON, C.J. 1981. Cell dynamics in leaf meristems of contrasting tall fescue genotypes. Crop Science 21: 381-385.

ZARROUGH, K.M., NELSON, C.J. and SLEPER, D.A. 1984. Interrelationships between rates of leaf appearance and tillering in selected tall fescue populations. Crop Science 24: 565-569.