

Correlaciones genotípicas de variables morfogénicas y estructurales con el rendimiento de forraje en festuca alta [Schedonorus phoenix (Scop.) Holub]

Trabajo Final de Grado de la Alumna

María Victoria Buratovich

El trabajo ha sido presentado como requisito para la obtención del título de:

INGENIERO AGRÓNOMO

Carrera:

Ingeniería Agronómica

Escuela de Ciencias Agrarias, Naturales y Ambientales.

Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires.

Pergamino, 13 de febrero de 2015.

Correlaciones genotípicas de variables morfogénicas y estructurales con el rendimiento de forraje en festuca alta [Schedonorus phoenix (Scop.) Holub]

Trabajo Final de Grado de la Alumna

María Victoria Buratovich

Director:

Julio Gabriel Velazco

Co-Director:

Jorge Omar Scheneiter

Carrera:

Ingeniería Agronómica

Escuela de Ciencias Agrarias, Naturales y Ambientales.

Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires.

Pergamino, 13 de febrero de 2015.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi Director Julio Gabriel Velazco y Co- Director Jorge Omar Scheneiter por su constante apoyo y dedicación.

A EEA- INTA Pergamino por abrirme sus puertas para desarrollar esta tesina.

A la Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires por formarme profesionalmente.

Al grupo de trabajo de Forrajeras por su colaboración: Emilce Martinez y Juan Carlos Parra.

A mi familia por ser mi gran sostén.

A mis amigos, los de siempre y los que me encontré en esta gran etapa, por su amistad incondicional.

ÍNDICE

	PÁG.
1. INTRODUCCIÓN.....	5
1.1. Características e importancia de la festuca alta.....	5
1.2. Crecimiento y desarrollo de la especie.....	7
1.3. Mejoramiento genético de la festuca alta.....	10
Hipótesis.....	15
Objetivos.....	15
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
2.1. Material vegetal y diseño del experimento.....	17
2.2. Caracteres evaluados.....	21
2.3. Análisis estadístico.....	23
2.4. Parámetros genéticos.....	25
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	28
3.1. Ajuste del modelo.....	28
3.2. Variabilidad genotípica y fenotípica.....	28
3.3. Correlaciones genotípicas y fenotípicas.....	31
3.4. Heredabilidades y respuesta a la selección.....	34
4. CONCLUSIONES.....	38
5. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	39
6. ANEXOS.....	47

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Características e importancia de la festuca alta

La festuca alta (*Schedonorus phoenix* = *Festuca arundinacea*) es la gramínea forrajera perenne más difundida y mejor adaptada de la región templada húmeda y subhúmeda de la Argentina (Agnusdei *et al.*, 2010; Rimieri *et al.*, 2006). Pertenece a la familia de las Poáceas, subfamilia Pooideas, tribu Festuceas (Parodi, 1958). Es una especie alohexaploide ($2n= 42$; $x=7$), lo cual implica oportunidades para la obtención de cultivares mejorados. Desde el punto de vista reproductivo, es una especie alógama, altamente autoincompatible y de polinización anemófila. Estas características determinan la estructura poblacional y los métodos de mejoramiento utilizados en festuca alta.

Las características agronómicas favorables que se le atribuyen incluyen su amplia adaptación geográfica, resistencia al pastoreo, adaptación a suelos ganaderos o no aptos para rendimientos agrícolas competitivos, resistencia a insectos y enfermedades, persistencia durante condiciones moderadas de sequía y crecimiento durante todo el año. Esto hace que la festuca alta sea particularmente apta para la producción pecuaria en ambientes marginales para la producción agrícola, aunque en suelos agrícolas expresa el potencial de producción de forraje. Crece en suelos que van desde los ácidos (pH 4,7) hasta los alcalinos (pH 8,0), posee un sistema radical extenso y profundo que la hace ideal para recuperar la estructura de suelos, particularmente los degradados por el uso agrícola intensivo y la erosión, aumentando la capacidad de retención hídrica (Pagano y Rimieri, 2001).

La festuca alta es nativa de Europa, norte de África, Oeste y centro de Asia. Puede ser encontrada en estado natural en la mayor parte de Europa, en la región de Túnez y en el oeste de Asia y Siberia (Terrell, 1979). Se introdujo con éxito y se ha distribuido en América del Norte, América del Sur, sur de Australia, Nueva Zelanda, y este de Asia.

Actualmente, es una de las gramíneas templadas más ampliamente cultivada y adaptada en el mundo.

En el mercado de semillas se dispone de ecotipos que responden a diferentes orígenes geográficos:

- “Tipo norte de Europa”: procedentes de Europa continental, con inviernos fríos, concentran su producción en primavera – verano, con bajas tasas de crecimiento durante el invierno.
- “Tipo Mediterráneas”: Originarias de las áreas que rodean al mar homónimo, con veranos secos y calientes e inviernos más benignos, se caracterizan por brindar, en determinadas condiciones agroecológicas, mayor producción de forraje en otoño – invierno.
- “Tipo Intermedias”: Son el resultado de cruzamientos entre festucas altas tipo norte de Europa y mediterráneas, y posterior recuperación de la fertilidad por duplicación cromosómica, con colchicina, del híbrido resultante.

El mejoramiento genético se ha enfocado en la festuca tipo norte de Europa, que es la más comúnmente utilizada en Argentina, Europa y Estados Unidos. En general, estas son potencialmente más productivas, si se considera la acumulación anual de forraje.

La principal área de adaptación de la festuca alta en la Argentina coincide con el ecosistema templado de la pampa húmeda. Está ampliamente distribuida en toda la Región Pampeana comúnmente consociada con alfalfa, tréboles y lotus como leguminosas acompañantes (Rimieri *et al.*, 2002; Scheneiter, 2002). La plasticidad para adaptarse a diversas condiciones de suelos de las regiones templadas y sus atributos como especie forrajera, han determinado que sea un componente frecuente de las

pasturas del norte de la provincia de Buenos Aires. La principal utilización de la festuca alta es la producción de carne y, ocasionalmente, la producción de leche.

1.2. Crecimiento y desarrollo de la especie

En el ciclo de vida de una célula, planta o cultivo transcurren dos tipos de procesos simultáneos e interdependientes, los cuales se encuentran bajo control genético y son regulados por factores ambientales: el crecimiento y el desarrollo (Wilhelm y Mc Master, 1995). El primero puede ser definido como el incremento de tamaño (área, volumen, masa) y, por lo tanto involucra cambios cuantitativos. El desarrollo, está relacionado con la sucesión progresiva de estados diferenciados fisiológica y/o morfológicamente, y da como resultado cambios cualitativos que se suceden durante el ciclo de vida (Salisbury y Ross, 1992).

La planta de festuca alta está formada por un conjunto de macollos originados a partir de un macollo primario (Briske, 1991). La ontogenia de un macollo puede ser dividida en cuatro períodos de crecimiento: vegetativo, elongación, reproducción y maduración de semillas (Moore *et al.*, 1991). Este órgano es considerado la unidad morfofisiológica adecuada para la cuantificación de los procesos denominados por Chapman y Lemaire (1993) como morfogénesis. Esta se define como la dinámica de la generación y expansión de órganos en el espacio (Chapman y Lemaire, 1993) y puede ser analizada como la tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis), su tasa de expansión (crecimiento), y su tasa de senescencia y descomposición. La cuantificación de dichos procesos brinda información básica y estratégica para: comprender la dinámica del rendimiento de forraje; producir en forma más eficiente y sustentable; y asistir al mejoramiento genético.

Para especies forrajeras templadas como la festuca alta y en condiciones vegetativas se definieron tres características morfogénicas que serían las más importantes y que están determinadas genéticamente e influenciadas directamente por el ambiente: tasa de aparición de hojas (TAH), tasa de elongación foliar (TEF) y vida media foliar (VMF) (Chapman y Lemaire, 1993).

En la Figura 1 se representa la asociación entre las variables morfogénicas y las características estructurales de la pastura. La tasa de aparición de hojas tiene un rol central debido a que controla, directa o indirectamente, todas las variables estructurales. También puede observarse, que las variables morfogénicas se encuentran gobernadas por factores ambientales controlables (nutrientes, agua) y no controlables (temperatura). Ello determina una incidencia directa de los mismos sobre la estructura de las pasturas, y con ello, sobre la expansión del área foliar.

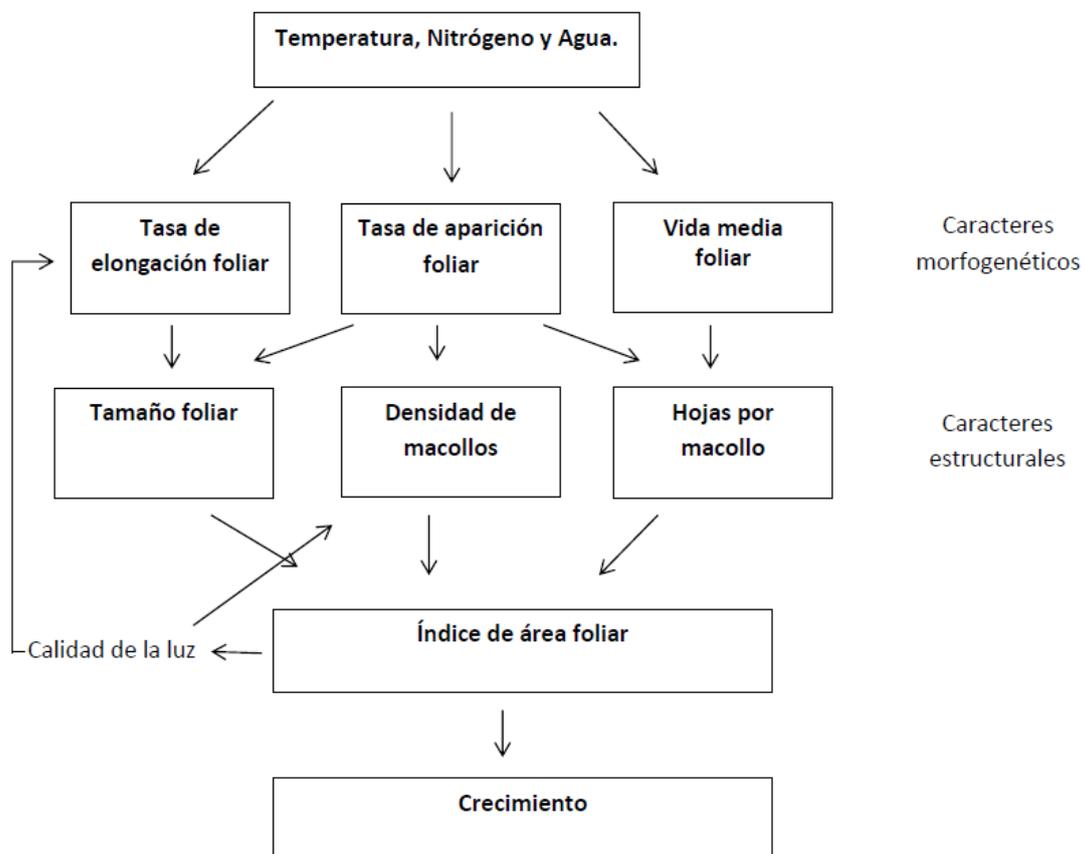


Figura 1. Relación entre las variables morfogénéticas y las características estructurales de la pastura. Adaptado de Lemaire y Chapman (1996).

En ausencia de limitaciones hídricas y nutricionales, el tallo principal produce sus hojas a un ritmo determinado genéticamente, el cual depende de la acción de la temperatura ambiente sobre el meristema apical (Watts, 1972; Peacock, 1975; Stoddart *et al.*, 1986). Cada hoja producida posee yemas axilares capaces de originar nuevos tallos con características idénticas al que le dio origen. La tasa a la cual las nuevas hojas se producen, se expresa por la tasa de aparición de hojas (TAH) la que es inversa al filocrono (hojas/°Cd.). Para cada especie, el filocrono es un parámetro aproximadamente constante cuando se expresa en términos de grados días sobre una temperatura base de crecimiento (Lemaire y Agnusdei, 2000).

La tasa de elongación foliar (TEF) mide el incremento en el largo individual de la hoja a través del tiempo. La modificación de esta, es función de dos características: el número de células que madura por día (división celular) y el cambio en el largo de las células (elongación celular) que ocurre entre la producción, la división y la maduración. La TEF también puede expresarse como el incremento en el largo foliar por unidad de incremento térmico (mm/°C) (Volenec y Nelson, 1983; Mac Adam *et al.*, 1989; Gastal *et al.*, 1992).

La vida media foliar (VMF) se puede medir en un macollo individual como el tiempo que transcurre entre la aparición de un tejido foliar verde y el comienzo de su amarillamiento. Ese tiempo representa el período en que la hoja acumula fitomasa sin pérdidas por senescencia.

Los caracteres morfogénéticos mencionados son las variables que determinan mayoritariamente los cambios estructurales de la pastura: número de hojas vivas por

individuo, densidad de macollos y tamaño de hojas (Davies, 1988). A su vez, estas últimas características definen el índice de área foliar, y con ello la capacidad de captar energía lumínica para la fotosíntesis y abastecer funciones de crecimiento

1.3. Mejoramiento genético de la festuca alta

El mejoramiento genético vegetal se basa en la existencia de variabilidad genética útil para los caracteres que se desea mejorar. La heredabilidad en sentido estricto de un carácter (h^2) es una de las medidas poblacionales más importantes para el mejoramiento genético. Se define como la proporción de varianza fenotípica presente en una población que es debida a efectos genéticos heredables, estos son los efectos genéticos aditivos. La función más importante de la heredabilidad es su papel predictivo ya que expresa la confiabilidad del valor fenotípico como indicador del mérito genético. De acuerdo a Stanfield (1971), los caracteres se consideran de heredabilidad alta cuando esta es mayor a 0,50, media entre 0,20 y 0,50 y baja si es menor a 0,20. Otra variable relevante en el mejoramiento genético es conocer el grado de correlación entre caracteres de interés y distinguir en qué medida es debido a la acción genética o a causas ambientales. Desde el punto de vista del mejoramiento, es importante predecir como la selección por un carácter afectará a otros caracteres correlacionados con el primero (Falconer, 1970). Esta respuesta correlacionada a la selección puede ser deseable cuando dos caracteres están asociados de manera favorable, así la selección por un primer carácter lograría mejorar a un segundo carácter. Contrariamente, puede ocurrir que cuando se selecciona sobre las poblaciones para un determinado carácter se “arrastre” involuntariamente a otro, normalmente no deseado (Cubero, 2003). Tanto la heredabilidad como la correlación genotípica entre caracteres de interés son los principales factores determinantes de la

respuesta directa e indirecta a la selección. El conocimiento de estas variables permite identificar los criterios de selección más eficientes para maximizar el avance genético.

Según Robinson y Cockerham (1965), la estimación de los parámetros genéticos permite obtener información para conocer la naturaleza de la acción génica en la herencia de los caracteres y proporciona las bases para la definición de las estrategias de mejoramiento de la población, además de dirigir adecuadamente los esquemas de selección y la evaluación de los progresos esperados a través de los mismos.

La cuantificación de la variabilidad fenotípica y genotípica presente en una población permite caracterizar y establecer de forma preliminar la potencialidad de los caracteres considerados en el contexto de un programa de mejoramiento (Barriga *et al.*, 1983).

El mejoramiento genético de la festuca alta en Argentina se inició en la EEA Pergamino (M.A.G.) a mediados del siglo pasado con la introducción y selección de germoplasma. Desde la década de 1990 el Programa de Mejoramiento de la INTA-EEA Pergamino ha sido el más importante para la obtención de cultivares referentes de festuca alta en el mercado varietal de Argentina (Rimieri, 2010). Sin embargo, tanto en Argentina como en el resto del mundo, las ganancias genéticas en rendimiento de forraje han sido muy limitadas en comparación con las ganancias obtenidas en el rendimiento de grano de los cereales (Casler y Brummer, 2008). Entre las causas de este atraso se destacan el uso de métodos de selección ineficientes y la dificultad para identificar criterios de selección efectivos que maximicen la respuesta sobre el carácter de interés. La falta de mejoramiento en la producción de forraje se debe en muchos casos a que simplemente no se ha seleccionado por el rendimiento *per se* (Brummer, 2005). El limitado énfasis a la selección directa por rendimiento por la inclusión de otros caracteres objetivos del mejoramiento y el poco éxito logrado en mejorar el rendimiento en pasturas densas por

selección sobre planta individual (Wilkins y Humphreys, 2003) han determinado que raramente se evalúe adecuadamente el rendimiento de forraje en pasturas densas, que es finalmente el carácter final que necesita el productor.

El sistema de mejoramiento más comúnmente utilizado en festuca alta es el de mejoramiento intra-poblacional por selección recurrente genotípica. En este, la selección se basa en el desempeño de la progenie, constituida por familias de medios hermanos (FMH). Dado que la variación entre FMHs está asociada a los efectos genéticos aditivos, el desempeño o valor genotípico de cada familia es indicador de la actitud combinatoria general (ACG) y del valor reproductivo (ACGx2) del genotipo parental (Falconer y Mackay, 1996). Este sistema es el más efectivo para forrajeras perennes de polinización abierta ya que no requiere castración o cruzamiento manual, permite explotar la naturaleza perenne y la propagación vegetativa de las plantas y, finalmente, maximizar la utilización de la variación genética aditiva en la población (Vogel y Pedersen, 1993).

En programas de mejoramiento de cultivos perennes como la festuca alta, la selección de genotipos se basa en datos obtenidos de múltiples mediciones repetidas en el tiempo sobre una misma unidad experimental. En estos trabajos, es fundamental reconocer la existencia de correlaciones temporales inducidas por la secuencia de observaciones. Un enfoque flexible y eficiente para el análisis de medidas repetidas en el tiempo es posible dentro del sistema de modelos mixtos basados en la Máxima Verosimilitud Restringida (REML) (Piepho, *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2007). Este análisis permite ajustar adecuadamente las correlaciones temporales a partir de estructuras de covariancias más complejas y realistas que el clásico Análisis de Variancia. Además, en el contexto de modelos mixtos, los valores genotípicos son estimados por el Mejor Predictor Lineal Insesgado (BLUP). Este método maximiza la correlación entre el valor genotípico predicho y el verdadero valor genotípico (Searle *et al.*, 1992), que constituye el principal

objetivo del mejorador. El BLUP es una herramienta clave en los programas de mejoramiento ya que reduce el sesgo en la selección al ponderar las medias de cada genotipo por un factor conceptualmente asociado a la heredabilidad. Esto permite obtener predicciones más precisas de los valores genotípicos y maximizar la eficiencia en la selección (Dutkowski *et al.*, 2002; Xiang y Li, 2003; Atlin *et al.*, 2011). Cuando la selección se basa en varios caracteres y en datos de distintos ambientes, la metodología BLUP multivariado permite combinar información de forma óptima para mejorar las predicciones del desempeño de los genotipos (Da Costa *et al.*, 2002; Persson y Andersson, 2004).

El logro de una alta eficiencia de los sistemas ganaderos actuales tiene como requisito principal el aumento en la productividad de las pasturas cultivadas. En este contexto, el desarrollo de cultivares de festuca alta de mayor capacidad productiva es imprescindible en los sistemas ganaderos sustentables, aportando rendimiento y estabilidad en la producción de forraje.

La acumulación de forraje en la festuca alta es un carácter complejo determinado por varias de las características morfológicas ya mencionadas. Por lo tanto, el mejoramiento genético debe estar basado en el conocimiento de estos procesos básicos de crecimiento y desarrollo de la especie. La cuantificación de estos procesos interrelacionados brinda información básica sobre los componentes del rendimiento y permite una mejor comprensión de la dinámica de producción de forraje (Lemaire y Agnusdei, 2000). La aplicación de esta información además brinda pautas de manejo con base ecofisiológica para obtener el mayor potencial productivo de los cultivares. Además, varios caracteres morfofisiológicos se han considerado en el mejoramiento de festuca alta y de otras especies forrajeras para aumentar el rendimiento de forraje por selección indirecta (Sleper, 1985; Ghesquière *et al.*, 1994; Hopkins *et al.*, (2009). Horst *et al.*, (1978) reportaron una fuerte asociación entre la tasa de elongación foliar (TEF) y el rendimiento

de forraje en festuca alta. Además, destacó que este carácter sería muy útil como criterio de selección para vigor de plántula, capacidad de rebrote y como estimador del rendimiento subsecuente de forraje cuando se evalúa un gran número de genotipos en las etapas tempranas de los programas de mejoramiento. La tasa de expansión de área foliar (TEAF) es un carácter determinado en gran parte por genes de acción aditiva (Reeder *et al.*, 1984). Este carácter ha sido utilizado para mejorar la producción de forraje en festuca alta (Nelson y Sleper, 1983) y su correlación positiva no fue afectada por el manejo, en donde la población con mayor TEAF fue la más productiva bajo dos frecuencias de corte contrastantes (Sleper y Nelson, 1989). Zarrouh *et al.*, (1983) encontraron que genotipos con alta TEAF tenían menos macollos por planta pero mayor rendimiento por macollo (g MS/macollo) y sugirieron seleccionar por rendimiento por macollo (Rend/mac) para mejorar el rendimiento de forraje en condiciones de pasturas densas cuando la densidad de macollos se estabiliza. Este último carácter es altamente heredable (Volenc *et al.*, 1984) lo que permitiría obtener distintos morfotipos de festuca alta según el manejo. Así, genotipos de festuca alta con alta TEAF (y alto Rend/mac) aumentaron el rendimiento de forraje en mezclas con leguminosas (Zarrouh *et al.*, 1983) y en cultivo puro de festuca alta (Nelson y Sleper, 1983). Otras variables estructurales como el área foliar específica (AFE) se han asociado a ventajas adaptativas, a la tolerancia a la defoliación y la tasa de crecimiento potencial (Garnier y Laurent, 1994; Dingkuhn *et al.*, 2001). Asimismo, MacAdam y Mayland (2003) encontraron que el ancho de lámina (AL) fue el carácter más asociado a la preferencia del ganado bovino en festuca alta y lo sugirieron como un criterio de selección práctico para ser usado en el mejoramiento para aumentar la preferencia en el pastoreo.

En el contexto del mejoramiento vegetal, se ha sugerido la identificación y el empleo de caracteres componentes como criterios de selección para acelerar la ganancia

genética en caracteres complejos (Sparnaaij y Bos, 1993). La aplicación de este enfoque en la festuca alta permitiría descomponer al rendimiento en componentes morfogénéticos y estructurales posiblemente determinados por un control genético más simple. De esta forma se podría lograr un mayor avance genético sobre el rendimiento de forraje del germoplasma local de festuca alta a través de la selección basada en la información de caracteres componentes con mayores heredabilidades y genéticamente correlacionados a este.

Debido a la escasa información existente en Argentina sobre las correlaciones genotípicas de las variables morfogénéticas y estructurales con la producción de forraje en festuca alta, resultó importante el desarrollo de este trabajo a fin de incrementar los conocimientos sobre este tema.

HIPÓTESIS

- Existe una asociación genética entre diferentes caracteres morfogénéticos y estructurales y el rendimiento de forraje en festuca alta.
- El empleo de variables morfogénéticas y estructurales como criterios de selección indirecta permiten obtener una mayor ganancia genética sobre el rendimiento de forraje que la selección por rendimiento *per se*.

OBJETIVOS

- Establecer el grado de correlación genotípica entre distintas variables morfogénéticas y estructurales medidas en el estado de plántulas y el rendimiento de forraje posreproductivo en festuca alta.

- Establecer el grado de correlación genotípica entre caracteres involucrados en la morfogénesis foliar de festuca alta y el rendimiento de forraje en pasturas densas obtenido bajo cortes frecuentes.
- Evaluar la efectividad de los caracteres morfogenéticos considerados en la selección indirecta para aumentar el rendimiento de forraje en festuca alta.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Las labores que se desarrollaron en este Trabajo Final de Grado comprendieron el primero y parte del segundo año de evaluaciones correspondientes al primer ciclo de selección genotípica en el marco del Programa de Mejoramiento de festuca alta de la EEA-INTA Pergamino.

2.1. Material vegetal y diseño del experimento

Se evaluaron 69 familias de medios hermanos (FMH) derivadas una población de mejoramiento de base genética amplia. Esta población fue generada a partir de 30 accesiones exóticas y locales provenientes del Banco Activo de Germoplasma de la EEA Pergamino y caracterizadas en aspectos morfofisiológicos y sanitarios (Velazco *et al.*, 2012a; Velazco *et al.*, 2012b).

El método de mejoramiento aplicado fue el de selección entre y dentro de FMH inicialmente propuesto por Vogel y Pedersen (1993) y, posteriormente modificado por Casler (2008). Bajo este método se selecciona entre familias por rendimiento de forraje en pasturas densas y dentro de familias por sobrevivencia de genotipos.

En el ensayo se dispusieron 72 tratamientos: 69 de familias de medios hermanos y los cultivares comerciales Luján INTA, Estanzuela Tacuabé y Quantum como testigos. Se utilizó un diseño experimental resoluble en bloques incompletos: diseño α (0, 1, 2) (Patterson y Williams, 1976) con dos repeticiones. Este diseño fue generado con el software ALPHAGEN (Scottish Agricultural Statistics Service, Edinburgh, UK). Cada unidad experimental fue una micro parcela de 0,96 m² formada por dos surcos de 1,60 m de largo y 0,30 m entre surcos sembrados con una densidad de 500 semillas viables por m² (Figura 2).

Cada repetición fue sembrada en una fecha diferente, la repetición I el 6 de junio y la repetición II el 13 de junio de 2013. De esta forma, se generaron diferentes condiciones ambientales a lo largo del ciclo de evaluación las cuales se detallan en el Cuadro 1. Se fertilizó a la siembra con 120 kg/ha de fosfato diamónico. A su vez, la repetición I recibió fertilizaciones posteriores de 35 y 50 kg/ha de Nitrógeno, el 17 de marzo y 3 de septiembre de 2014 respectivamente.

En cada unidad experimental se tomó una muestra de macollos representativos sobre los cuales se cuantificaron las variables morfogénicas y estructurales. Sobre un total de 15 macollos frescos cosechados por genotipo se midió la longitud y el ancho de las láminas (Figura 3). Luego, estos fueron secados en estufa hasta peso constante y se pesaron en balanza de precisión para registrar los valores de peso seco de lámina y peso seco de macollo (mg lámina^{-1} y mg macollo^{-1}). Durante el período de evaluación se realizaron cuatro muestreos de macollos. El primero en el estado de plántula y se consideró como el vigor de crecimiento inicial. Las tres cosechas posteriores se efectuaron durante el período posreproductivo y posfloración. Para la repetición I, los muestreos se realizaron el 4 de septiembre de 2013, 14 de febrero, 11 de abril y 18 de junio de 2014. En la repetición II, los muestreos fueron el 18 de septiembre de 2013, 6 de marzo, 5 de mayo y 7 de julio de 2014. El período total de evaluación fue de 381 y 388 días para la primera y segunda repetición, respectivamente. La frecuencia de muestreo se basó en la suma térmica correspondiente a la vida media foliar de la festuca alta (570°C) (Lemaire y Chapman, 1996). El promedio de suma térmica entre cosechas fue de $662,9$ y $635,1^{\circ}\text{C}$ para la repetición I y II, respectivamente.

Las sumas térmicas (ST) fueron calculadas como:

$$ST = \sum_{i=1} (T_{\text{máx}} - T_{\text{mín}}) / 2 - T_b$$

Donde $T_{\text{máx}}$ es la temperatura máxima diaria, T_{min} es a temperatura mínima diaria y T_b es la temperatura base de crecimiento de la festuca alta (4°C).

Adicionalmente, luego de cada muestreo de macollos se realizó la cosecha de forraje de cada parcela para estimar el rendimiento de materia seca (MS) forrajera. Del forraje fresco cosechado se tomó una muestra de 250 g que se secó en estufa a 62°C durante 48 horas para determinar el porcentaje de MS y luego calcular el rendimiento de forraje.

Cuadro 1. Temperaturas medias, precipitaciones acumuladas (PP. acum.) y días transcurridos entre: siembra y primera cosecha de forraje (S-C1), primera y segunda cosecha de forraje (C1-C2), segunda y tercera cosecha de forraje (C2-C3) y tercera y cuarta cosecha de forraje (C3-C4), para cada repetición.

Período	Temp. Medias		PP. acum.		Días transcurridos	
	Rep. I	Rep. II	Rep. I	Rep. II	Rep. I	Rep. II
S - C1	12,7	13,7	239,8	302,7	160	174
C1-C2	23,6	23,2	648,8	610,8	93	91
C2-C3	18,7	17,6	241,7	247,8	60	60
C3-C4	13,4	11,4	183,2	155,2	68	63
Promedio	16,4	16,2	1.316,5	1.340,5	381	388



Figura 2. Vista de una de las repeticiones del ensayo en la EEA Pergamino.



Figura 3. Macollo de festuca alta en estado vegetativo con dos hojas expandidas y una tercera que emerge.

2.2. Caracteres evaluados

A partir de los datos obtenidos en cada cosecha de macollos y de cada cosecha de forraje, se determinaron los siguientes caracteres:

Variables estructurales:

- Largo Medio de Lámina (LL): $(L_1 + \dots + L_{nE})/nE$; donde $nE = n^{\circ}$ de láminas completamente expandidas (con lígula visible). Unidad: mm.
- Ancho Medio de Lámina (AL): ancho en el medio de la lámina de una hoja completamente expandida. Unidad: mm.
- Superficie Media de Lámina (SL): $LL \times AL$. Unidad: mm^2
- Área Foliar por macollo (AF): $TLE \times AL$. Unidad: mm^2 . Donde $TLE =$ Total de Lámina Expandida por macollo $= L_1 + \dots + L_{nT}$; donde $L_i =$ largo de lámina y $nT = n^{\circ}$ total de láminas, expandidas y en expansión. Unidad: mm.
- Área Foliar Específica (AFE): SL/PL ; donde $PL =$ peso seco de la lámina medida. Unidad: mm^2/mg .
- Peso de Macollo (PM): peso seco del macollo. Unidad: mg.

Variables Morfogenéticas:

- Tasa de Elongación Foliar (TEF): TLE/PC ; donde $PC =$ período de crecimiento (desde la siembra al 1^o corte y entre cortes sucesivos) expresado como suma térmica. Unidad: $mm/^{\circ}Cd$.
- Tasa de Expansión de Área Foliar (TEAF): AF/PC ; Unidad: $mm^2/^{\circ}Cd$.

- Tasa de Aparición de Hoja (TAH): NH/PC. Unidad: hojas/°Cd. Donde NH= Número de Hojas por macollo: TLE/LL. Unidad: nº de hojas.

Rendimiento de forraje:

- Materia seca acumulada por parcela. Unidad: kg de MS /m².

Cuadro 2. Listado de abreviaturas de los diferentes caracteres evaluados.

Abreviatura	Descripción
RF	Rendimiento de forraje (kg MS/m ²)
LL	Largo medio de lámina (mm)
TEF	Tasa de elongación foliar (mm/mac/°Cd.)
SL	Superficie de lámina (mm ²)
PM	Peso de macollo (mg)
AF	Área foliar por macollo (mm ²)
TEAF	Tasa de expansión del área foliar (mm ² /°Cd)
AL	Ancho medio de lámina (mm)
AFE	Área foliar específica (mm ² /mg)
TAH	Tasa de aparición de hojas (hojas/°Cd.)
TLE	Total de lámina expandida por macollo (mm)

2.3. Análisis estadístico

En este trabajo, la información generada proviene de datos obtenidos de una serie de cosechas repetidas en el tiempo. Por este motivo se requirió de un método de análisis específico que tenga en cuenta una secuencia corta de medidas repetidas y permita acomodar las principales fuentes de variación y correlaciones temporales. Una parte importante de nuestro análisis es la determinación de los modelos apropiados de variancias y covariancias de los errores de parcela y de bloques incompletos.

Análisis de modelo mixto univariado

Los análisis estadísticos se realizaron mediante la aplicación de modelos lineales mixtos basados en estimaciones de máxima verosimilitud restringida (REML; Patterson y Thompson, 1971). El modelo mixto utilizado para el análisis de cada carácter incluyó a los factores: genotipo (GEN), repetición (REP), bloque incompleto dentro de repetición (BI(R)), parcela dentro de BI(R) (PAR) y cosecha (COS).

Inicialmente se formuló el modelo para una única cosecha de acuerdo al sistema de notación descrito en Piepho *et al.*, (2003, 2004):

$$\text{REP} : \text{GEN} + \text{BI(R)} + \text{BI(R)} \cdot \text{PAR} \quad [1]$$

Donde los dos puntos (:) separan los efectos fijos a la izquierda de los aleatorios a la derecha, mientras que el punto (·) define efectos cruzados. Los bloques incompletos fueron considerados aleatorios para recuperar información intrer-bloque y aumentar la precisión en la comparación de genotipos en el diseño α .

Luego se extendió el Modelo [1] a n_c cosechas repetidas en el tiempo concatenando cada efecto con el factor COS, derivando el modelo completo:

$$\text{COS} + \text{REP} + \text{COS} \cdot \text{REP} : \text{GEN} + \text{GEN} \cdot \text{COS} + \mathbf{BI(R) \cdot COS} + \mathbf{BI(R) \cdot PAR \cdot COS} \quad [2]$$

Bajo la notación del Modelo [2], los efectos aleatorios asociados al diseño de campo se indican en negrita, mientras que el factor repetido sobre estos efectos del diseño se expresan en negrita cursiva (Piepho y Eckl, 2013). Las observaciones repetidas en el tiempo sobre la misma unidad física ($\mathbf{BI(R)}$ y $\mathbf{BI(R) \cdot PAR}$) deben modelarse como correlacionadas ya que no pueden ser aleatorizadas. Así, los errores de las diferentes cosechas en la misma parcela ($\mathbf{BI(R) \cdot PAR \cdot COS}$) y los efectos de los bloques incompletos en las diferentes cosechas ($\mathbf{BI(R) \cdot COS}$) están razonablemente correlacionados en el tiempo.

Las correlaciones temporales de los errores y de los efectos de $\mathbf{BI(R)}$ pueden ser modeladas a través de diferentes estructuras de las matrices de (co)variancias. En este trabajo se consideraron las estructuras de: simetría compuesta (CS), Toeplitz de una banda (TOEP(1)), autoregresiva de primer orden (AR (1)), y desestructurada (UN) (Verbeke y Molenberghs, 2000). El modelo CS asume covariancias (y correlaciones) iguales entre todas las cosecha, mientras que el modelo TOEP(1) implica que no existen correlaciones entre estas. Modelos menos restrictivos como el AR(1) y el UN permiten modelar correlaciones que decaen con la distancia en el tiempo entre cosechas y correlaciones específicas para cada par de cosechas, respectivamente. Finalmente, se consideró en el análisis tanto la posibilidad homogeneidad como de heterogeneidad de variancias entre cosechas.

La selección del modelo para cada carácter se realizó en base al criterio de información de Akaike (AIC) (Verbeke y Molenberghs, 2000). Un valor bajo de AIC identifica el mejor modelo entre los considerados, es decir, el que mejor se ajusta a la estructura de los datos con el menor número de parámetros a estimar.

Análisis de modelo mixto multivariado

Las estimaciones de las correlaciones genotípicas y fenotípicas se obtuvieron a partir del análisis de modelo mixto multivariado (multi-caracter) basado en REML según Piepho y Möhring (2011). Este procedimiento permitió considerar adecuadamente la compleja estructura de los datos derivada del desbalance intrínseco al diseño y de las medidas repetidas. En este trabajo se amplió el Modelo [2] a los casos bivariados entre el rendimiento de forraje y el resto de los caracteres morfogenéticos y estructurales considerados.

Los análisis de modelo mixto uni- y multi-caracter se realizaron mediante el procedimiento MIXED (SAS Institute Inc., 2008) del SAS (SAS Institute, Cary, NC, EUA).

2.4. Parámetros genéticosVariancias genotípicas y fenotípicas:

A partir del análisis de modelo mixto univariado se estimaron los componentes de variancia genotípica (σ^2_G):

$$\sigma^2_G = \text{COV}_{\text{FMH}} = \frac{1}{4} \sigma^2_A$$

Dónde: COV_{FMH} es la covariancia entre las medias de FMH y σ^2_A es la variancia aditiva.

Asimismo, a partir de las variancias de la interacción genotipo x cosecha (σ^2_{GXC}) y la residual (σ^2_e) se calculó la variancia fenotípica (σ^2_F):

$$\sigma^2_F = \sigma^2_G + \sigma^2_{\text{GXC}} + \sigma^2_e$$

Coeficientes de variación genotípica (CV_G) y fenotípica (CV_F):

Estos se calcularon de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$CV_G = \frac{\sqrt{\sigma^2_G}}{\bar{x}} \cdot 100$$

$$CV_F = \frac{\sqrt{\sigma^2_F}}{\bar{x}} \cdot 100$$

Donde \bar{X} es la media del carácter.

Heredabilidad:

La heredabilidad en sentido estricto (h^2) basada en medias de FMH se calculó de acuerdo a Nguyen y Sleper, (1983):

$$h^2 = \sigma^2_G / (\sigma^2_G + \sigma^2_{G \times C} / n + \sigma^2_e / (n \cdot r))$$

Donde σ^2_G = variancia entre FMH, n = número de cosechas y r = número de repeticiones.

Correlaciones genotípicas y fenotípicas:

A partir de las variancias y covariancias derivadas del análisis de modelo mixto multivariado se estimaron los coeficientes de correlación genotípica (r_G) y fenotípica (r_F) entre rendimiento de forraje y el resto de los caracteres según:

$$r_G = \frac{\sigma_{GXY}}{\sqrt{\sigma^2_{Gx} \cdot \sigma^2_{Gy}}}$$

$$r_F = \frac{\sigma_{FXY}}{\sqrt{\sigma^2_{fx} \cdot \sigma^2_{Fy}}}$$

Respuesta directa a la selección:

La respuesta directa predicha (R_{RF}), cuando se selecciona por rendimiento de forraje en base a la media de FMH, se calcula por medio de la siguiente ecuación:

$$R_{RF} = i \cdot h_{RF} \cdot \sigma_{A(RF)}$$

Dónde: i = intensidad de selección (en este trabajo se tomó $i=1,554$ correspondiente a seleccionar el 15% superior de la población considerada), h_{RF} = es la raíz cuadrada de la heredabilidad del rendimiento de forraje y σ es la desviación estándar aditiva del rendimiento de forraje.

Respuesta correlacionada

La respuesta correlacionada (CR_{RF}) sobre RF cuando se selecciona por el carácter X se estimó según la siguiente ecuación:

$$CR_{RF} = i \cdot h_X \cdot \sigma_{A(RF)} \cdot r_{A(XRF)}$$

Dónde: h_X es la raíz cuadrada de la heredabilidad del carácter X y $r_{A(XRF)}$ es la correlación genética aditiva entre el carácter X y el rendimiento de forraje.

Ganancia genética:

Es la respuesta directa o correlacionada expresada en porcentaje en relación a la media del rendimiento de forraje:

$$G(\%) = \frac{R_{RF}}{\bar{x}} \cdot 100$$

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Ajuste del modelo

En este trabajo, para cada variable evaluada, se utilizó la estructura de Covariancias más apropiada (Ver Anexo N°2).

3.2. Variabilidad genotípica y fenotípica

Las asociaciones de las variables morfogénicas y estructurales con el crecimiento del forraje han sido establecidas desde un punto de vista conceptual por varios autores (Chapman y Lemaire, 1993; Bahmani *et al.*, 2000). En este trabajo se buscó establecer empíricamente la asociación genética entre estas variables y el rendimiento de forraje. Adicionalmente, la información aquí generada permitió considerar la utilidad de estos caracteres asociados a la morfogénesis de la festuca alta como criterio de selección para aumentar el rendimiento de forraje.

Las variancias fenotípicas (σ^2_F) y genotípicas (σ^2_G) y los coeficientes de variación fenotípicos (CV_F) y genotípicos (CV_G) son presentados en el Cuadro 3. Los niveles de variabilidad fenotípica fueron superiores a los niveles de variación genotípica en todos los caracteres. Los caracteres AFE, TAH y RF se destacaron por presentar valores de variancia fenotípica 35, 29 y 23 veces mayores que los de variancia genotípica, respectivamente. Los mayores valores de CV_F fueron observados en RF, PM, SL, AF y TEAF, siendo estos superiores al 20% mientras que los mayores CV_G se presentaron principalmente en PM, RF y SL, con valores próximos al 7% (Cuadro 3). Esto evidencia que los caracteres que exhibieron la mayor variación fenotípica no presentaron necesariamente los mayores niveles de variabilidad genética. Los resultados obtenidos en referencia a la variabilidad genotípica para el rendimiento de forraje se diferencian de los

reportados por Piano *et al.*, (2007) y por Majidi *et al.*, (2009) en poblaciones de festuca alta de tipo Mediterráneo y en genotipos de festuca alta originarias de Asia y Europa, respectivamente. En ambos estudios los CV_G estimados para RF fueron menores y cercanos al 4%. En coincidencia con nuestro trabajo, la tasa de aparición de hojas fue el carácter que presentó el menor CV_G en poblaciones de raigrás perenne (*Lolium perenne* L.) de origen francés (Ghesquiére *et al.*, 1994).

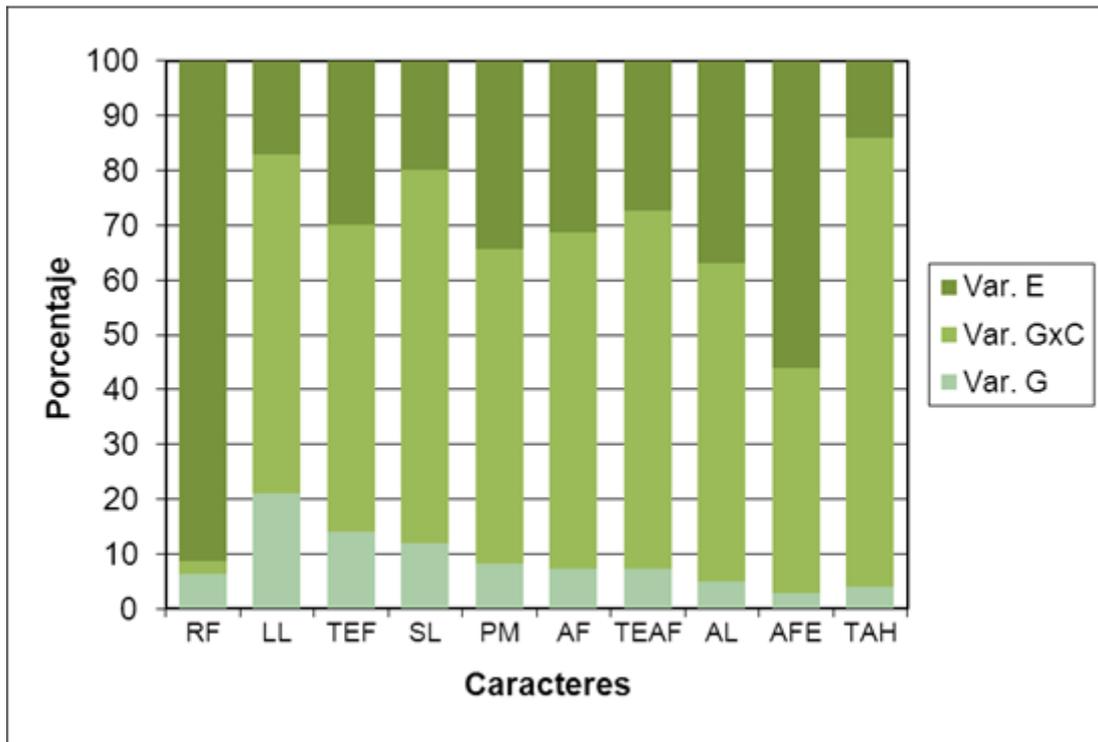
Cuadro 3. Variancias fenotípicas (σ^2_F) y genotípicas (σ^2_G) y coeficientes de variación fenotípicos (CV_F) y genotípicos (CV_G) para los diferentes caracteres evaluados.

Carácter *	σ^2_F	σ^2_G	$CV_F(\%)$	$CV_G(\%)$
RF	0,23	0,01	27,74	7,03
LL	3228,81	684,54	13,88	6,39
TEF	0,82	0,12	12,89	4,89
SL	394963	47052	20,05	6,92
PM	5180,48	425,53	25,03	7,17
AF	1012223	74304	20,66	5,60
TEAF	1,19	0,08	20,25	5,40
AL	0,39	0,02	8,73	1,97
AFE	47,51	1,34	19,14	3,21
TAH	2,00	0,07	7,37	1,38

*Ver significado de abreviaturas en Cuadro 2.

En el Gráfico 1 se muestran los porcentajes de variancias genotípicas, genotipo x cosecha y residuales para todos los caracteres. A partir de este puede observarse que RF fue el carácter que presentó el mayor porcentaje de variancia residual. Esta variancia asociada al error experimental comprende la variación de origen no genético o ambiental que no puede ser controlada y es de nula utilidad para el mejorador (Chaves, 2001). Cuando la variancia residual es alta en relación a la variabilidad total implica una mayor dificultad en la obtención de ganancia genética, es decir, cuanto mayor sea su proporción en relación a la variabilidad total, más difícil es una selección eficaz (Hartwig *et al.*, 2007). El largo de lámina se destacó por presentar la mayor proporción de variancia genotípica. Esta variabilidad se origina por las diferencias que existen entre los genotipos, por lo que cuando mayor sea el número de loci segregantes, mayor será el número de genotipos diferentes en la población (Molina, 1992). La TAH presentó la mayor variancia genotipo x cosecha (GxC). Esta variancia mide el comportamiento diferencial de los genotipos según el ambiente en el que se desarrollan (Chaves, 2001). En este caso la presencia de interacción GxC implica un comportamiento específico de cada genotipo en cada cosecha. Dado que esta interacción es un factor aleatorio, debe ser considerado como fluctuaciones ambientales que deben ser tratadas como una fuente de error que reduce la precisión en la selección. Esto se puede lograr aumentando el número de cosechas consideradas en el análisis.

Gráfico 1. Porcentaje de variancia genotípica (Var. G), variancia genotipo x cosecha (Var. GxC) y variancia residual (Var. E) para los diferentes caracteres evaluados.



3.3. Correlaciones genotípicas y fenotípicas

Desde el punto de vista del mejoramiento de esta población de festuca alta, es importante conocer cómo la selección sobre un carácter puede causar modificaciones simultáneas en otro carácter de interés agronómico. Por lo tanto, el conocimiento de la magnitud, la dirección y las causas de la correlación entre éstos determinará el posible éxito del mejorador (Kearsey y Pooni, 1996). En este trabajo, el interés estuvo puesto en cómo fue la correlación de los efectos genéticos aditivos o de los valores reproductivos del rendimiento de forraje con variables morfogenéticas y estructurales de la pastura.

La estimación de las correlaciones genotípicas entre las variables morfogenéticas y estructurales en el estado de plántula y el rendimiento de forraje en el período posreproductivo (r_G') se presentan en el Cuadro 4. La determinación de estas

correlaciones podría ser de utilidad para predecir el rendimiento de forraje a partir de caracteres asociados al vigor de crecimiento inicial. Si bien los valores de r_G' fueron estadísticamente significativos para LL y TEF, en todos los casos, las correlaciones fueron relativamente bajas. Horst *et al.*, (1978) destacaron la importancia de conocer la relación entre la tasa de elongación foliar de las plántulas y el rendimiento subsiguiente de la planta adulta en festuca alta. Si esta fuera positiva sería posible utilizar este criterio de selección para evaluar en forma rápida un gran número de genotipos en etapas tempranas del mejoramiento. Sin embargo, las limitadas asociaciones genéticas aditivas encontradas en este trabajo, determinarían una baja eficiencia para aumentar el rendimiento de forraje a través de la selección sobre caracteres de vigor inicial. Aun así, cabe destacar que estas inferencias son preliminares ya que se aplican sólo a nuestra población de mejoramiento, en un único ambiente y a un período de evaluación relativamente corto. Las correlaciones genotípicas fueron altas y estadísticamente significativas para los caracteres LL, TEF, SL PM, AF y TEAF (mayores a 0,80), aunque fueron muy bajas y no significativas para AL, AFE y TAH. Las fuertes asociaciones genéticas estimadas en la mayoría de los caracteres serían indicadoras de su potencial como criterios de selección para aumentar el rendimiento de forraje. La alta correlación genotípica encontrada para TEF coincide con Horst *et al.* (1978) quienes reportaron una alta asociación entre este carácter y el rendimiento de forraje posreproductivo en festuca alta. La misma correlación TEF-RF debida a causas genéticas fue identificada por otros autores en raigrás perenne (*Lolium perenne* L.) (Van Loo, 1992; Bahmani *et al.*, 2000; Sartie *et al.*, (2011). Las correlaciones fenotípicas entre el rendimiento de forraje y las variables estudiadas fueron bajas (entre 0,04 y 0,32). Las limitadas correlaciones fenotípicas estimadas de TEF, TAH, LL y PM con el rendimiento concuerdan con las reportadas por Sartie *et al.*, (2011) en raigrás perenne. Esta diferencia en magnitud se explicaría en parte por la gran influencia de los efectos ambientales y de los efectos

genéticos no aditivos sobre la covariación observada entre los caracteres. Esto determina que las correlaciones fenotípicas estén influenciadas en mayor medida por las correlaciones ambientales. Además, indicarían que las fuentes de variación genética y ambiental afectan a los caracteres a través de mecanismos fisiológicos diferentes (Falconer y Mackay, 1996).

Cuadro 4. Correlaciones genotípicas entre las diferentes variables morfogenéticas y estructurales en el estado de plántula y el rendimiento de forraje del período posreproductivo (r_G'). Correlaciones genotípicas (r_G) y fenotípicas (r_F) de los caracteres evaluados con el rendimiento de forraje considerando todas las cosechas.

Carácter ¹	r_G'	r_G	r_F
LL	0,32**	0,92***	0,32
TEF	0,29*	0,98***	0,29
SL	0,17	0,87***	0,25
PM	0,19	0,82***	0,29
AF	0,13	0,85***	0,25
TEAF	0,16	0,94***	0,23
AL	0,00	0,32ns	0,10
AFE	0,01	0,15ns	-0,04
TAH	0,11	-0,01ns	0,04

¹ Ver significado de abreviaturas en Cuadro 2.

*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

3.4. Heredabilidades y respuesta a la selección

En este trabajo las heredabilidades de los caracteres considerados presentaron valores de moderados a bajos (Cuadro 5). El largo de lámina y la tasa de elongación foliar se destacaron por presentar las mayores heredabilidades (0,55 y 0,45 respectivamente). Estas pueden ser explicadas por la mayor proporción de variabilidad asociada a los efectos genéticos aditivos que presentaron ambos caracteres en relación a la variación fenotípica total. Las heredabilidades de TEAF y sus componentes (TEF y AL) fueron mayores a las determinadas por Sleper *et al.* (1977) en genotipos derivados de cultivares de festuca alta tradicionales de Estados Unidos. Si bien las heredabilidades reportadas por estos autores para los tres caracteres fueron muy variables en los dos años de evaluación, en ningún caso superaron una heredabilidad de 0,23. Ghesquiere *et al.*, (1994) reportaron una alta heredabilidad para LL (0,674) pero muy baja para TEF (0,16) en *Lolium perenne*. En este trabajo, la estimación de la heredabilidad para RF arrojó valores moderados (0,35) de igual manera que los resultados reportados por Piano *et al.*, (2007) en poblaciones de festuca alta de tipo Mediterráneo. Sin embargo, Majidi *et al.*, (2009) obtuvieron valores cercanos a 0,70 para este carácter en genotipos de festuca alta originarios de Asia y Europa. Los caracteres AFE y TAH serían los de menor utilidad para el mejoramiento genético de esta población dado que presentaron muy bajas heredabilidades. Esto coincide con el estudio de Ghesquière *et al.*, (1994) quienes estimaron una muy baja heredabilidad (0,096) para TAH en *Lolium perenne*.

A partir del conocimiento de las heredabilidades y la correlación genética entre los diferentes caracteres evaluados, se pudo predecir la respuesta sobre el rendimiento de forraje cuando se selecciona por un carácter correlacionado (Falconer, 1970; Kearsey y Pooni, 1996). Las mayores respuestas predichas sobre el rendimiento de forraje se obtuvieron mediante la selección indirecta por TEF y LL (Cuadro 5). Estas respuestas

correlacionadas superaron en magnitud a las obtenidas por selección directa sobre RF. Esto se explicaría porque ambos caracteres presentan mayores heredabilidades que rendimiento de forraje y porque presentaron correlaciones genotípicas muy altas con este.

La estimación de la ganancia genética expresa en qué proporción puede aumentarse la media poblacional luego de un ciclo de selección y permite comparar en forma teórica las eficacias relativas de los diferentes métodos de selección. Las ganancias genéticas estimadas en el rendimiento de forraje por selección directa, además de ser menores a las obtenidas por selección directa sobre LL y TEF, fueron limitadas en relación a otros estudios en festuca alta. Por ejemplo, Piano *et al.*, (2007) reportaron ganancias del 10,5% cuando seleccionaron directamente por RF en poblaciones de tipo mediterráneo mientras que, Majidi, *et al.*, (2009) obtuvieron ganancias genéticas cercanas al 35% luego de dos años de selección en plantas individuales originarias de Asia y Europa. La relación entre la respuesta correlacionada y la respuesta directa a la selección ($CR_{(RF)}/R_{(RF)}$) es un indicador de la eficiencia relativa de la selección indirecta (Kearsey y Pooni, 1996). Los caracteres largo de lámina y tasa de elongación foliar se destacaron por ser los únicos que presentaron valores mayores a 1 (1,16 y 1,12 respectivamente). Esto implica que la selección indirecta sobre alguno de estos caracteres sería más efectiva que la selección directa ya que tanto LL como TEF presentaron una fuerte asociación genética con el rendimiento y heredabilidades en sentido amplio mayores que la del carácter de interés. De esta forma, mediante el empleo de estos caracteres como criterios de selección indirecta, y asumiendo que se puede aplicar la misma intensidad de selección (i), se obtendrían respuestas 16% y 12% superiores a la que se podría lograr por selección directa sobre el rendimiento de forraje. Una razón adicional que podría justificar el uso de LL y TEF como criterios de selección está asociada a las menores dificultades técnicas y logísticas para la medición de estos

caracteres en relación a la medición del rendimiento de forraje. La ventaja relativa de utilizar uno u otro criterio dependerá aspectos tales como la disponibilidad de maquinaria para cosechar forraje, estufas y del número de genotipos que se requiera evaluar.

Cuadro 5. Heredabilidades (h^2), respuesta a la selección directa (sombreada) y respuestas correlacionadas sobre el rendimiento de forraje ($R_{(RF)}$), ganancias genéticas (%G) y relación entre la respuesta correlacionada y la respuesta directa a la selección ($CR_{(RF)}/R_{(RF)}$).

Carácter *	h^2	$R_{(RF)}$	%G	$CR_{(RF)}/R_{(RF)}$
RF	0,35	112	6,45	1,00
LL	0,55	129	7,45	1,16
TEF	0,45	125	7,21	1,12
SL	0,38	101	5,86	0,91
PM	0,31	86	4,96	0,77
AF	0,28	85	4,90	0,76
TEAF	0,26	91	5,25	0,81
AL	0,21	28	1,61	0,25
AFE	0,14	11	0,61	0,09
TAH	0,14	-1	-0,06	-0,01

*Ver significado de abreviaturas en Cuadro 2.

Las asociaciones genotípicas identificadas en este trabajo requerirán de un mayor período y ambientes de evaluación para confirmar sus implicancias en el mejoramiento genético de la festuca alta.

4. CONCLUSIONES

- Las correlaciones genotípicas del rendimiento de forraje en el período posreproductivo fueron bajas con el largo de lámina y la tasa de elongación de lámina durante el estado de plántula y muy bajas con el resto de los caracteres. Esto limitaría el uso de las características de la plántula como predictor del rendimiento futuro.
- Existió una fuerte asociación genética positiva entre los caracteres componentes de la tasa de expansión de área foliar por macollo y del peso de macollo con la producción de forraje bajo cortes frecuentes en condiciones de pastura densa.
- El empleo del largo de lámina y la tasa de elongación foliar sería particularmente útil como criterio de selección indirecta ya que se podrían lograr mayores ganancias genéticas sobre el rendimiento de forraje que las que se obtendrían al seleccionar directamente por rendimiento.

5. BIBLIOGRAFÍA CITADA

- **Agnusdei, M.G., O.N. Dimarco, A. Marino, P. Errecart y J. Insúa.** 2010. Festuca alta: una mirada ecofisiológica para entender y manejar la producción, calidad y eficiencia de utilización del forraje. En Pasturas base festuca: Producción y Manejo. XII Reunión Anual sobre Forrajeras. INTA-EEA Pergamino (Eds.).
- **Atlin, G.N., N. Palacios, R. Babu, B. Das, S. Twumasi-Afriye, D.K. Friesen, H. De Groote, B. Vivek, K.V. Pixley.** 2011. Quality protein maize: Progress and prospects. In: J. Janick, editor, Plant breeding reviews. Vol. 34. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ. p. 83–129.
- **Bahmani, I., Hazard, L., Varlet-Grancher, C., Betin, M., Lemaire, G., Matthew, C., Thom, E. R.** 2000. Differences in tillering of long and short leaved perennial ryegrass genetic lines under full light and shade treatments. Crop Sci. 40: 1095-1102.
- **Barriga B., R. Fuentes P., B. Carrillo L. C., Jobet, F.,** 1983. Heredabilidad de algunos caracteres agronómicos y morfofisiológicos en triticale hexaploide. Agrosur 11 (1): 43-48.
- **Briske, D. D.** 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. In: Heitschmidt, R.K.; Stuth, J.W. eds. Grazing management – An ecological perspective. Timber Press, Portland, Oregon, USA. pp 85-108.
- **Brummer, E. C.** 2005. Thoughts on breeding for increased forage yield. p. 63. En F.P. O'Mara et al (ed.) 20th Int. Grassland Congress: Offered Papers.
- **Casler, M. D.** 2008. Among-and-within-family selection in eight forage grass populations. Crop Sci. 48:434–442.
- **Casler, M. D. y Brummer, E. C.** 2008. Theoretical Expected Genetic Gains for Among and Within Family Selection Methods in Perennial Forage Crops. Crop Sci. 48:890–902.
- **Chapman, D. y Lemaire, G.** 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. En M. Baker ed. Grasslands for Our World. SIR Publishing. p. 55-64.

- **Chaves, L. J.** 2001. Interação de genótipos com ambientes. In.: Nass, L.L.; Valois, A.C.C.; Melo, I.S.; Valadares-Inglis, M.C. (eds.) Recursos genéticos e melhoramento - Planta. Rondonópolis: Fundação MT. pp. 673 - 713.
- **Cubero, J. I.** 2003. Introducción a la Mejora Genética Vegetal. 2ª ed. Editorial Mundi-Prensa, Madrid.
- **Davies, A.** 1988. The regrowth of grass swards. In: Jones, M. B. and Lazenby, A. (eds.) The Grass Crop: The Physiological Basis of Production. Chapman and Hall, London, pp. 85-127.
- **Da Costa, R. B., Resende, M. D. V., Goncalves, P. S., Silva, M. A.** 2002. Individual multivariate REML/BLUP in the presence of genotype x environment interaction in rubber tree breeding. Crop Breed. Appl. Biotechnol. 2, 131—140
- **Dingkuhn, M., Tivet, F., Siband, P., Asch, F., Audebert, A., Sow, A.** 2001. Varietal differences in specific leaf area: a common physiological determinant of tillering ability and early growth vigor? En: S. Peng y B. Hardy (ed.). Rice research for food security and poverty alleviation. Metro Manila: IRRI, pp. 95-108.
- **Dutkowski, G.W., Costa e Silva, J., Gilmour, A. R., Lopez, G. A.** 2002. Spatial analysis methods for forest genetic trials. Can. J. For. Res. 32: 2201- 2214.
- **Falconer, D. S.** 1970. Introducción a la genética cuantitativa. Trad. F. Marquez S. CECSA, México. 430 p.
- **Falconer, D. S. y Mackay, T. F.** 1996. Introduction to quantitative genetics. Preintice Hall. Londres. 464 p
- **Garnier, E. y Laurent, G.** 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. New Phytologist. 128:725-736.
- **Gastal, F., Belanger, G., Lemaire, G.** 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. Annals of Botany 70:437-442.

- **Ghesquière, M., Hazard, L., Betin, M.** 1994. Breeding for management adaptation in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). II. Genetic variability and heritability of leaf morphogenesis components. *Agronomie*. 14:267-272.
- **Hartwig, I., González da Silva, J. A., Félix de Carvalho, F. I., Costa de Oliveira, Bertan, I., Pires Valério, I., Olegário da Silva, G., Ribeiro, G., Finatto, T., Da Silveira, G.** 2007. Variabilidade fenotípica de caracteres adaptativos de aveia branca (*Avena sativa* L.) em cruzamentos dialélicos. *Ciência Rural* 37:337-345
- **Hopkins, A., Saha, M., Wang, Z.** 2009. Breeding, Genetics end Cultivars. En H. Fribourg, D. Hannaway, y C. West (ed.). Tall fescue for the twenty-first century. *Agron. Monogr.* 53:339-366.
- **Horst, G., Nelson, C., Asay, K.** 1978. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotypes. *Crop Sci.* 18:715-719.
- **Kearsey, M. J., Pooni, H. S.** 1996. The genetical analysis of quantitative traits. Chapman & Hall, London, pp. 381.
- **Lemaire, G., Agnusdei, M.** 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P. Carvalho, y C. Nabinger. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CAB International. p. 265-287.
- **Lemaire, G. y Chapman, D.** (1996) Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J. and Illius, A.W. (eds). *The Ecology and Management of Grazing Systems*. pp. 3-36. (CAB International: Wallingford)
- **MacAdam, J. W. y Mayland, H. F.** 2003. The relationship of leaf strength to cattle preference in tall fescue cultivars. *Agron. J.* 95:414-419.
- **Mac Adam, J. W., Volenec, J. J., Nelson, C. J.** 1989. Effects of nitrogen of mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Phisiology* 89(2):549-556.

- **Majidi, M. M., Mirlohi, A., Amini, F.** 2009. Genetic variation, heritability and correlations of agro- morphological traits in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Euphytica* 167: 323- 331.
- **Molina, G. J. D.** 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia). AGT Editores. México, DF. 349 pp.
- **Moore, K. J., Moser, L. E., Vogel, K. P., Waller, S. S., Johnson, B. E., Pedersen, J. F.** 1991. Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses. *Agronomy Journal* 83: 1073-1077
- **Nelson, C. y Sleper, D.** 1983. Using leaf-area expansion rate to improve yield of tall fescue. p. 413-416. En Proc. XIV Int. Grassl. Congr. Lexington, KY.
- **Nguyen, H. T., y Sleper, D. A.** 1983. Theory and application of halfsib matings in forage breeding. *Theor Appl Gen* 64:187-196.
- **Pagano, E. y Rimieri, P.** (2001). Genética y mejoramiento de especies forrajeras. Pp 357-388. En: Forrajeras y pasturas del ecosistema templado húmedo de la Argentina. Eds. Maddaloni J y Ferrari L. INTA, Universidad Nacional de Lomas de Zamora.
- Parodi, L. R.** 1958. Gramíneas bonaerenses. Clave para la determinación de los géneros y enumeración de las especies. 5a ed. Acme, Buenos Aires.
- **Patterson, H. D. y Williams, E. R.,** 1976. A new class of resolvable incomplete block designs. *Biometrika* 63, pp. 83-92.
- **Patterson, H. D. and Thompson, R.** 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58, 545-554
- **Peacock, J. M.** 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology* 12:685-697.
- **Persson, T. y Andersson, B.** 2004. Accuracy of single- and multiple-trait REML evaluation of data including non-random missing records. *Silvae Genetica* 53: 135–139

- **Piano, E., Annicchiarico, P., Romani, M., Pecetti, L.** 2007. Genetic variation and heritability of forage yield in Mediterranean tall fescue. *Plant Breeding* 126, 644-646.
- **Piepho, H. P., Buchse, A., Emrich, K.** 2003. A hitchhiker's guide to the mixed model analysis of randomized experiments. *J. Agron Crop Sci* 189:310–322
- **Piepho, H. P., Busche, A., Ritcher, C.** 2004. A mixed modelling approach for randomized experiments with repeated measures. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190, 230-247.
- **Piepho, H. P. y Eckl, T.** 2013. Analysis of series of variety trials with perennial grasses. *Grass Forage Sci.* 2013;69:431–440.
- **Piepho, H. P. y Möhring, J.** 2011. On estimation of genotypic correlations and their standard errors by multivariate REML using the MIXED procedure of the SAS System. *Crop Science* 51, 2449–2454.
- **Reeder, L., Sleper, D., Nelson, C.** 1984. Response to selection for leaf area expansion rate of tall fescue. *Crop Sci.* 24:97-100.
- **Rimieri, P.** 2010. Mejoramiento genético tradicional de festuca alta. p. 59-65. En *Pasturas base festuca: producción y manejo*. INTA-EEA Pergamino Ediciones.
- **Rimieri, P., Rosso, B., Carrete, J., Pagano, E. M., Cattoni, M. I., Biagioli, C., Cuyen, A. R., Rios, R. D.** 2006. Características agronómicas, nutricionales y moleculares de una colección de germoplasma de festuca alta (*Festuca arundinacea Schreb.*). 29º Congreso argentino de producción animal 2006. PP 58.
- **Rimieri, P.; Scheneiter, J. O., Carrete, J. R.** 2002. Pasturas cultivadas en la Región Pampeana húmeda. *Idia XXI.* N° 2:19-22.
- **Robinson, H. F. y Cockerham, C. C.** 1965. Estimación y significación de los parámetros genéticos. *Fitotecnia Latinoamericana, Caracas*, 2: 23-38
- **Salisbury, F. B. y Ross, C.** 1992. *Plant physiology*. Wadsworth. P. Vermont CA.

- Sartie, A. M., Matthew, C., Easton, H. S., Faville, M. J.** 2011. Phenotypic and QTL analyses of herbage production- related traits in perennial ryegrass (*Lolium perenne L.*). *Euphytica* 182: 295- 315.
- **SAS Institute Inc.** 2008. *SAS/STAT® 9.2 User's Guide- The MIXED Procedure*: 3886-4078. Cary, NC: SAS Institute Inc.
 - **Scheneiter, J. O.** (2002). Producción de forraje y de carne en pasturas de Festuca alta fertilizadas con N o asociadas a trébol blanco. Reunión anual de forrajeras. EEA Pergamino INTA. 8 de noviembre 2002. Pergamino.
 - **Searle, S. R., Casella, G., McCulloch, C. E.** 1992. *Variance Components*, Wiley & Sons, N. Y.
 - **Sleper, D. A.** 1985. Breeding tall fescue. *Plant Breed Rev.* 3:313-342.
 - **Sleper, D. A., Nelson, C. J., Asay, K. H.** 1977. Diallel and path coefficient analysis of tall fescue (*Festuca arundinacea*) regrowth under controlled conditions.
 - **Sleper, D. y Nelson, C.** 1989. Productivity of selected high and low leaf area expansion *Festuca arundinacea* strains. En Proc. XVI Int. Grassl. Cong. Nice, France, 379-380.
 - **Smith, D. M., Cusack, S., Colman, A. W., Folland, C. K., Harris, G. R., Murphy, J. M.** 2007. Improved surface temperature prediction for the coming decade from a global climate model. *Science* 317:796–799.
 - **Sparnaaij, L. D. y Bos, I.** 1993. Component analysis of complex characters in plant breeding. 1. Proposed method for quantifying the relative contribution of individual components to variation of the complex character. *Euphytica* 70:225–235.
 - **Stanfield, W. D.** 1971. *Genética. Teoría y 440 problemas resueltos*. Segunda ed. Serie Schaum, McGraw-Hill, México. 405 pp.
 - **Stoddart, J. L., Thomas, H., Lloyd, E. J., Pollock, C. J.** 1986. The use of a temperature- profiled position transducer for the estudy of low temperature growth in Graminae. *Planta* 167: 359-363.

- **Terrel, E. E.** 1979. Taxonomy, morphology, and phylogeny. P. 31-39. In: R.C. Buckner and L.P. Bush (eds.), Tall fescue. Amer. Soc. Agron., Madison, WI.
- **Van Loo, E. N.** 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials
- **Velazco, J. G., Rosso, B., Rimieri, P.** 2012a. Análisis de la incidencia de roya del tallo en festuca alta con un modelo lineal mixto generalizado. Actas XV Congreso Latinoamericano de Genética, XLI Congreso Argentino de Genética y XLV Congreso de la Sociedad de Genética de Chile. *J. of Basic and Applied Genetics*. Vol. XXIII Suppl. 2012, p. 265. ISSN: 1852-6233.
- **Velazco, J. G., Martinez, E. S., Rosso, B., Rimieri, P.** 2012b. Análisis de datos fenotípicos ordinales en el programa de pre-mejoramiento de festuca alta del INTA-EEA Pergamino. Jornadas Latinoamericanas de Recursos Genéticos, Mejoramiento y Biotecnología de Especies Forrajeras.
- **Verbeke, G. y Molenberghs, G.** 2000. Linear mixed models for longitudinal data. New York: Springer.
- **Vogel, K. P. y Pedersen, J. F.** 1993. Breeding systems for cross-pollinated perennial grasses. *Plant Breed. Rev.* 11:251–274.
- **Volenec, J. J. y Nelson, C.**; 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science* 23:720-724.
- **Volenec, J., Nguyen, H, Nelson, C., Sleper, D.** 1984. Potential for genetically modifying dark respiration of tall fescue leaves. *Crop Sci.* 24:938-943.
- **Watts, W. R.** 1972. Leaf extension in *Zea mays*. II. Leaf extension in response to independent variation of the temperature of the apical meristem, of the air around temperature of the apical meristem, of the air around the leaves, and the root zone. *Journal of Experimental Botany* 23 (76): 713-721.

- **Wilhelm, W. W., Mc Master, G. S.** 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science* 35: 1-3.
- **Wilkins, P. W., y Humphreys, M. O.** 2003. Progress in breeding perennial forage grasses for temperate agriculture. *J. Agric. Sci.* 140:129–150.
- **Xiang, B. y Li, B.** 2003. Best linear unbiased prediction of clonal breeding values and genetic values from full-sib mating designs. *Can. J. For. Res.* 33: 2036–2043.
- **Zarrouh, K. M., Nelson, C. J., Coutts, J. H.** 1983. Relationship between tillering and forage yield of tall fescue. I. Yield. *Crop Sci.* 23:333-337.

6. ANEXOS

Anexo N°1. Temperaturas medias, Precipitaciones acumuladas (Pp. Acum.) y días transcurridos en los diferentes períodos, para cada repetición.

	Período	Temp. Media (°C)	Pp. Acum. (mm.)	Días transcurridos
	Muestreo 1	9,89	36,9	89
	Corte 1	12,69	239,8	160
	Muestreo 2	23,6	648,8	93
	Corte 2	23,6	648,8	93
Repetición I	Muestreo 3	19,06	241,7	56
	Corte 3	18,7	241,7	60
	Muestreo 4	13,38	183,2	68
	Corte 4	13,38	183,2	68
	Promedio	16,43	1.316,5	
	Muestreo 1	10,31	45,9	97
	Corte 1	13,67	302,7	174
	Muestreo 2	23,2	610,8	91
	Corte 2	23,2	610,8	91
Repetición II	Muestreo 3	17,6	247,8	60
	Corte 3	17,6	247,8	60
	Muestreo 4	11,43	155,2	63
	Corte 4	11,43	155,2	63
	Promedio	16,18	1.340,5	

Anexo N°2. Estructuras de las matrices de (co)variancias para los efectos de los bloques incompletos (BI(R)) y del error de parcela (E) para los diferentes caracteres evaluados.

Carácter *	BI (R)	E
AL	AR (1)- Het.	CS- Hom.
LL	CS- Hom.	CS- Hom.
SL	CS- Hom.	CS- Hom.
AF	CS- Hom.	CS- Hom.
AFE	CS- Hom.	TOEP (1)- Het.
PM	TOEP (1)- Het.	CS- Hom.
TEF	TOEP (1)- Het.	AR (1)- Het.
TEAF	TOEP (1)- Het.	CS- Hom.
TAH	CS- Hom.	CS- Hom.
RF	TOEP (1)- Het.	AR (1)- Het.

* Ver significados de abreviaturas en Cuadro 2.

¹AR (1), autoregresiva de primer orden; CS, simetría compuesta; TOEP (1), Toeplitz de una banda; Het, heterogeneidad de variancias; Hom, Homogeneidad de variancias.

En el Anexo N°2 se presentan las estructuras de variancias y covariancias para los efectos residuales (E) y de bloques incompletos (BI(R)) utilizados para cada carácter. Asimismo se indica la presencia de variancias homogéneas (Hom) o heterogéneas (Het) entre cosechas. Estos modelos fueron seleccionados por su bondad de ajuste en base al criterio de información de Akaike.

La estructura de (co)variancias de mejor ajuste para los efectos residuales y de BI(R) fue la de simetría compuesta homogénea (CS-Hom) sólo para los caracteres LL, SL, AF y TAH. Este modelo implica que para estos caracteres las variancias de estos efectos como así también las correlaciones fueron iguales entre todas las cosechas. Contrariamente, en

el caso del resto de los caracteres las variancias del error de parcela o de bloques incompletos en cada cosecha fueron heterogéneas. Asimismo, para estos caracteres o bien no existieron correlaciones entre las cosechas (modelo TOEP (1)) o bien presentaron una estructura autoregresiva de primer orden (AR (1)). Lo anterior revela que el modelo más restrictivo análogo al análisis de variancia hubiera sido inadecuado para el análisis de la mayoría de los caracteres evaluados. Este primer paso para acomodar adecuadamente los diferentes estratos de error permite obtener mejores estimaciones de las variancias genotípicas y fenotípicas y de los parámetros genéticos derivados.