

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

CARACTERIZACIÓN DE YEMAS DE *FESTUCA ARUNDINACEA* Y *LOLIUM PERENNE* BAJO DIFERENTES NIVELES DE ESTRÉS HÍDRICO EN VERANO Y OTOÑO EN UN AMBIENTE LIMITANTE PARA EL CRECIMIENTO

por

Sofía BLANCO CHACÓN
Victoria CARRERE GONZÁLEZ

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

MONTEVIDEO
URUGUAY
2026

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia

“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial – Sin Obra Derivada**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing Agr. (Mag.) Federico Pintos

Codirector/a:

Ing. Agr. (Mag.) Diego Michelini

Tribunal:

Ing. Agr. (Mag.) Diego Michelini

Ing. Alim. (Mag.) Paula Pedrozo

Ing. Alim. (Mag.) Gerónimo Cardozo

Fecha:

23 de marzo de 2026

Estudiante:

Sofía Blanco Chacón

Victoria Carrere González

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, queremos agradecer a nuestras familias y amigos, cuyo apoyo, compañía y aliento resultaron imprescindibles a lo largo de la carrera.

A nuestros tutores, Federico Pintos y Diego Michelini, por su orientación, dedicación y compromiso a lo largo de todo el proceso.

Asimismo, agradecemos a Lucía Boffano, así como a Agustín Pérez y Alfredo Hernández, por su colaboración durante el trabajo a campo y en las distintas etapas del experimento. También agradecemos a Paula Pedrozo por orientarnos en los análisis estadísticos. Hacemos extensivo este agradecimiento a la Estación Experimental de Facultad de Agronomía Salto por permitirnos alojarnos y proporcionar las condiciones necesarias para llevar adelante el trabajo experimental.

Finalmente, queremos agradecer a Fernando Lattanzi por acercarnos la oportunidad que dio origen a este proyecto.

TABLA DE CONTENIDOS

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	3
AGRADECIMIENTOS	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS.....	8
RESUMEN.....	9
ABSTRACT	10
1 INTRODUCCIÓN.....	11
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	12
2.1 GRAMÍNEAS PERENNES INVERNALES	12
2.2 FESTUCA ARUNDINACEA.....	12
2.2.1 Aspectos generales	12
2.2.2 Tipos de cultivares.....	12
2.2.3 Adaptación a ambientes específicos.....	13
2.2.4 Persistencia.....	13
2.2.5 Adaptaciones fisiológicas frente al estrés abiótico	14
2.2.6 Estrés hídrico y su interacción con temperaturas supraóptimas.....	14
2.2.7 Estrés por déficit hídrico: mecanismos adaptativos.....	14
2.2.8 Implicancias sobre la persistencia y dinámica de macollaje	14
2.3 LOLIUM PERENNE	15
2.3.1 Aspectos generales	15
2.3.2 Adaptación a ambientes específicos.....	15
2.3.3 Persistencia.....	15
2.3.4 Latencia estival.....	16
2.3.5 Adaptaciones fisiológicas frente al estrés abiótico	16
2.4 GENERALIDADES DE YEMAS Y MACOLLOS	16
2.4.1 Macollos	16
2.4.2 Tasa de aparición foliar y filocrón	17
2.4.3 Vida media foliar	18
2.4.4 Yemas axilares	18
2.4.5 Activación y supervivencia de yemas axilares	19
2.5 CLIMA.....	19
2.6 RESPUESTA DEL MACOLLAJE AL ESTRÉS HÍDRICO Y TÉRMICO	20
2.6.1 Estrés hídrico.....	20
2.6.2 Estrés por temperaturas supraóptimas	20
2.7 METODOLOGÍAS DE TINCIÓN PARA LA EVALUACIÓN DE LA VIABILIDAD DE YEMAS	20

2.7.1	Tetrazolio.....	20
2.7.2	Evans Blue	21
3	OBJETIVOS	22
3.1	OBJETIVO GENERAL.....	22
3.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
4	HIPÓTESIS	23
4.1	HIPÓTESIS 1	23
4.1.1	Predicciones.....	23
4.2	HIPÓTESIS 2	23
4.2.1	Predicciones.....	23
5	MATERIALES Y MÉTODOS	24
5.1	CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES.....	24
5.1.1	Ubicación y período experimental.....	24
5.1.2	Suelo	24
5.1.3	Manejo del ensayo	24
5.2	METODOLOGÍA EXPERIMENTAL.....	25
5.2.1	Tratamientos y diseño experimental	25
5.2.2	Ensayo a campo.....	25
5.2.3	Trabajo en laboratorio.....	27
5.3	METODOLOGÍA ANALÍTICA	28
5.3.1	Análisis correspondiente al objetivo específico 1	28
5.3.2	Variables evaluadas	29
5.3.3	Variables biológicas.....	29
5.3.4	Variables ambientales	30
5.3.5	Cuantificación y clasificación de las yemas/macollo, para cada tratamiento, estación, momento y especie.....	30
5.3.6	Análisis correspondiente al objetivo específico 2	30
5.3.7	Modelo estadístico.....	31
6	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	33
6.1	DINÁMICA DE YEMAS	33
6.1.1	Variación del número total de yemas según especie, estación, momento y tratamiento hídrico.....	33
6.1.2	Dinámica del banco de yemas en <i>Lolium perenne</i> bajo estrés hídrico	36
6.1.3	Dinámica del banco de yemas de <i>Festuca arundinacea</i> bajo estrés hídrico	38
6.2	PROPORCIÓN DE YEMAS	41

6.2.1	Proporción de yemas activas	41
6.2.2	Proporción de yemas dormantes	43
6.2.3	Proporción de yemas muertas	46
7	CONCLUSIÓN.....	49
8	BIBLIOGRAFÍA.....	50
	ANEXO.....	58

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1 Secuencia temporal del experimento y niveles de déficit hídrico	26
Tabla 2 Número total de yemas en macollos de <i>Festuca arundinacea</i> y <i>Lolium perenne</i> bajo estrés hídrico.....	35
Tabla 3 <i>Resultado del modelo binomial mixto ajusta para la proporción de yemas activas</i>	43
Tabla 4 Resultados del modelo binomial mixto ajustado para la proporción de yemas dormantes.....	45
Tabla 5 Resultado del modelo binomial mixto ajustado para la proporción de yemas muertas.....	47
Figura 1 Croquis del experimento en campo	27
Figura 2 Número total y distribución del estado fisiológico de las yemas de <i>Lolium perenne</i> en verano.....	36
Figura 3 Número total y distribución del estado fisiológico de las yemas de <i>Festuca arundinacea</i> en verano	38
Figura 4 Número total y distribución del estado fisiológico de las yemas de <i>Festuca arundinacea</i> en otoño	40

RESUMEN

Las gramíneas perennes invernales cumplen un rol clave en los sistemas pastoriles del Uruguay por su contribución a la sustentabilidad productiva, siendo la regeneración a partir de yemas axilares un componente central de su persistencia frente al estrés hídrico. El presente trabajo evaluó el número y el estado fisiológico de yemas en *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* bajo distintos niveles de déficit hídrico durante el verano y el otoño 2024-2025 en el litoral norte del país.

Se realizó un experimento a campo en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía (Salto), con tratamientos de riego y déficit hídrico moderado y severo. Se cuantificó el número total de yemas por macollo y se determinó su estado fisiológico (activas, dormantes y muertas) mediante técnicas de tinciones con Tetrazolio y Evans Blue. Para analizar la información recabada se ajustaron modelos lineales generales y lineales generalizados mixtos con covariables ambientales asociadas al estrés hídrico y térmico, y se implementaron tests ANOVA y pruebas de comparación de medias.

Los resultados evidenciaron que el número total y el estado fisiológico de las yemas estuvieron determinados por la interacción entre la especie, la estación del año, el tratamiento hídrico y el momento de evaluación. *Festuca arundinacea* presentó un banco de yemas más abundante y estable, especialmente durante el otoño, mientras que *Lolium perenne* mostró una mayor sensibilidad al estrés estival, evidenciada principalmente en un aumento en la proporción de yemas dormantes. El déficit hídrico se asoció principalmente con un aumento de la dormancia, mientras que las temperaturas supraóptimas favorecieron la activación de yemas, sin incrementos marcados en la mortalidad.

El estudio concluye que la persistencia de estas gramíneas perennes en ambientes con déficit hídrico y estrés térmico depende más de la capacidad de regular el estado fisiológico del banco de yemas que de su tamaño. *Festuca arundinacea* presenta estrategias morfofisiológicas intrínsecas que le confieren mayor estabilidad y capacidad de recuperación frente al estrés, mientras que *Lolium perenne* muestra una menor persistencia bajo estas condiciones. Estos resultados confirman las hipótesis planteadas y destacan el banco de yemas como un indicador clave para el manejo y la selección de especies forrajeras en sistemas pastoriles sometidos a condiciones climáticas restrictivas.

Palabras clave: *Festuca arundinacea*, *Lolium perenne*, persistencia, yemas, estrés hídrico

ABSTRACT

Winter perennial grasses play a key role in Uruguayan pasture systems due to their contribution to productive sustainability, with regeneration from axillary buds being a central component of their persistence under water stress. This study evaluated the number and physiological state of buds in tall fescue (*Festuca arundinacea*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*) under different levels of water deficit during the summer and autumn of 2024–2025 in the northern coastal region of the country.

A field experiment was conducted at the Experimental Station of the Faculty of Agronomy (Salto), with treatments of irrigation and moderate and severe water deficit. The total number of buds per tiller was quantified, and their physiological state (active, dormant, and dead) was determined using tetrazolium and Evans Blue staining techniques. To analyze the collected data, general linear and generalized linear mixed models were fitted with environmental covariates associated with water and heat stress, and ANOVA tests and mean comparison tests were implemented.

The results showed that the total number and physiological state of the buds were determined by the interaction between species, season, water treatment, and time of evaluation. Tall fescue (*Festuca arundinacea*) presented a more abundant and stable bud bank, especially during autumn, while perennial ryegrass (*Lolium perenne*) showed greater sensitivity to summer stress, evidenced mainly by an increase in the proportion of dormant buds. Water deficit was primarily associated with increased dormancy, while supraoptimal temperatures favored bud activation, without marked increases in mortality.

The study concludes that the persistence of these perennial grasses in environments with water deficit and heat stress depends more on their ability to regulate the physiological state of their bud bank than on its size. Tall fescue (*Festuca arundinacea*) exhibits intrinsic morphophysiological strategies that confer greater stability and recovery capacity under stress, while perennial ryegrass (*Lolium perenne*) shows less persistence under these conditions. These results confirm the hypotheses and highlight the bud bank as a key indicator for the management and selection of forage species in pasture systems subjected to restrictive climatic conditions.

Keywords: Tall fescue (*Festuca arundinacea*), perennial ryegrass (*Lolium perenne*), persistence, buds, water stress

1 INTRODUCCIÓN

En los sistemas pastoriles del Uruguay, las gramíneas perennes invernales desempeñan un papel fundamental en la sustentabilidad de la producción, ya que permiten sostener la oferta de forraje y mantener la cobertura del suelo a lo largo del tiempo. Además, contribuyen a mejorar las propiedades físicas y químicas del suelo, favoreciendo la retención de agua y nutrientes.

Sin embargo, la persistencia de estas especies se encuentra condicionada por factores ambientales, particularmente en regiones como el litoral norte del país, donde el período estival se caracteriza por la ocurrencia de déficit hídrico en combinación con temperaturas supraóptimas. Estas condiciones limitan el crecimiento de las plantas y pueden comprometer su supervivencia y capacidad de recuperación.

En este contexto, la persistencia de las gramíneas perennes depende en gran medida de la dinámica de los macollos y del banco de yemas, los cuales constituyen la base para la regeneración de nuevos brotes luego de eventos de estrés ambiental o defoliación (Carámbula, 2002). La supervivencia y la capacidad de activación de estas yemas resultan clave en situaciones donde el crecimiento activo se ve restringido, como ocurre bajo condiciones de déficit hídrico.

En particular, en ambientes donde el verano combina estrés hídrico y térmico, la supervivencia estival de los macollos adquiere un papel central en la persistencia y productividad de estas especies (Hannaway et al., 2009). En este sentido, el estado fisiológico de las yemas puede constituir un indicador relevante de la capacidad de las plantas para enfrentar condiciones ambientales limitantes y retomar el crecimiento cuando estas se revierten.

A pesar de su importancia, la información disponible sobre la viabilidad y el estado fisiológico de las yemas en gramíneas perennes templadas bajo condiciones de estrés hídrico y térmico es limitada, particularmente en ambientes como el litoral norte del Uruguay.

En este marco, el objetivo de este trabajo fue evaluar la viabilidad de las yemas como indicador de persistencia en dos gramíneas perennes invernales, *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne*, bajo condiciones de déficit hídrico y sin déficit, durante verano y otoño.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 GRAMÍNEAS PERENNES INVERNALES

Una mayor persistencia de las pasturas perennes se asocia con mayor sustentabilidad en los sistemas de producción, bajando los costos de producción (Chilibroste et al., 2010), y manteniendo el suelo cubierto durante todo el año, reduciendo la probabilidad de erosión (Formoso, 2010). Su utilización mejora las propiedades físicas (McCallum et al., 2004) y químicas del suelo (Formoso, 2010) favoreciendo su fertilidad y capacidad de retención de agua y nutrientes. Las gramíneas perennes son alternativas eficientes y estables en comparación a especies anuales.

2.2 FESTUCA ARUNDINACEA

2.2.1 Aspectos generales

Festuca arundinacea es una de las gramíneas perennes más utilizadas en la región, constituyendo un componente fundamental en la mayoría de las pasturas sembradas (Formoso, 2010; Lattanzi, 2024). Es una especie perenne e invernal, cuyo hábito de crecimiento es cespitoso con presencia de rizomas. Presenta una buena adaptación a suelos pesados y fértiles, así como a aquellos con elevada humedad, y muestra tolerancia tanto a suelos ácidos como alcalinos (Carámbula, 2002). Dado que tiene gran adaptabilidad en cuanto a condiciones climáticas y edáficas, *Festuca Arundinacea* se considera una especie estratégica para la conformación y estabilidad de pasturas en la región. Asimismo, la especie presenta una gran capacidad de producir forraje desde comienzos del otoño y hacia el final del invierno (Carámbula, 1977) con un valor nutritivo potencialmente alto (Callow et al., 2003), lo que le confiere un amplio rango de adaptabilidad y posibilidades de uso (Hannaway et al., 2009), siendo predominante en los sistemas ganaderos y lecheros de Uruguay (Formoso, 2010).

2.2.2 Tipos de cultivares

Festuca arundinacea presenta cultivares de orígenes mediterráneos y continentales (Hannaway et al., 2009), que difieren en su origen y en la distribución estacional de la producción de forraje. Los cultivares mediterráneos, presentan un buen potencial de crecimiento en otoño e invierno y tienden a entrar en latencia durante el verano, lo que les confiere una mayor tolerancia a condiciones de sequía (Formoso, 2010). Estos cultivares se caracterizan por tener hojas más estrechas que las de los genotipos continentales (Hopkins et al., 2009). Por su parte, los cultivares continentales, muestran un mayor crecimiento en primavera y verano, poseen un sistema radicular

más desarrollado (Garwood & Sinclair, 1979) y no entran en latencia durante el verano (Hopkins et al., 2009), lo que les permite aprovechar el agua disponible tanto de precipitaciones estacionales como del perfil del suelo para sostener la producción de forraje a lo largo de todo el año. Considerando el régimen de precipitaciones de Uruguay, los cultivares más adaptados al país son aquellos de tipo continental (Ayala et al., 2010).

2.2.3 Adaptación a ambientes específicos

En regiones templadas y subtropicales, el déficit hídrico estival constituye una de las principales limitantes para la supervivencia de las gramíneas perennes (Langworthy et al., 2019). *Festuca arundinacea* presenta una amplia adaptación, desde ambientes templado-fríos hasta subtropicales, tolerando mejor las restricciones hídricas y las temperaturas supraóptimas que especies más sensibles como *Lolium perenne* (Easton et al., 1994; Lattanzi & Wade, 2007). Su rango óptimo de crecimiento se sitúa entre 20 y 25 °C (Milne, 2009), con moderada resistencia a la sequía (García-Favre, 2003) y baja susceptibilidad a heladas (Carámbula, 2002; Langer, 1981), lo que les confiere una alta adaptabilidad a las condiciones climáticas de Uruguay (Formoso, 2010).

2.2.4 Persistencia

La persistencia puede verse comprometida por distintos factores de estrés, tanto bióticos como abióticos (Milne, 2009). Entre ellos, el estrés hídrico suele ser uno de los más determinantes. Si bien esta especie posee un sistema radicular profundo que le confiere cierta tolerancia a la sequía (Langer, 1981), esta característica por sí sola no garantiza su persistencia en el largo plazo. En este sentido, resulta fundamental promover el desarrollo y mantenimiento de un sistema radicular activo y funcional, especialmente desde fines de invierno y durante la primavera.

Durante la primavera tardía y el verano, la especie suele presentar una disminución en la densidad de macollos, lo que repercute directamente sobre su productividad y persistencia. Esta reducción se asocia principalmente al estrés térmico y a las elevadas tasas de evapotranspiración que superan habitualmente las precipitaciones, generando un déficit hídrico en el suelo que afecta negativamente la persistencia (Easton et al., 1994; Milne, 2009), disminuyendo la tasa de aparición de nuevos macollos y aumentan la mortalidad de los existentes. Diversos estudios han reportado este comportamiento tanto en ambientes templados como subtropicales, lo que evidencia la sensibilidad de la especie frente a condiciones estivales adversas (Jáuregui et al., 2017; Lattanzi & Wade, 2007; Lowe et al., 1999).

2.2.5 Adaptaciones fisiológicas frente al estrés abiótico

Las plantas forrajeras enfrentan diversos factores de estrés abiótico que condicionan su crecimiento y persistencia. Entre ellos, el déficit hídrico y las temperaturas elevadas son los más relevantes, generando respuestas fisiológicas adaptativas que permiten mitigar sus efectos (Chapman et al., 2011; Lattanzi, 2024).

2.2.6 Estrés hídrico y su interacción con temperaturas supraóptimas

La baja disponibilidad de agua constituye uno de los principales factores que limitan el crecimiento y la productividad de las pasturas templadas (Chapman et al., 2011; Peterson et al., 1992; Thomas, 1984). A medida que disminuye el contenido de agua en el suelo, las plantas reducen su capacidad de transpiración, lo que limita su habilidad para regular la temperatura foliar bajo condiciones de alta radiación solar. Esta situación incrementa el estrés térmico y puede derivar en un aumento de la mortalidad de macollos (Lattanzi, 2024).

2.2.7 Estrés por déficit hídrico: mecanismos adaptativos

Festuca arundinacea, debido a su carácter de especie “templada cálida” (Lee et al., 2013), presenta una elevada tolerancia a la sequía, superior a la de *Lolium perenne* (Boschma & Scott, 2000; Nie et al., 2008). Entre los mecanismos adaptativos que permiten mitigar la pérdida de agua se encuentra el enrollamiento de las hojas, el cual contribuye a reducir la superficie expuesta y a generar un microclima con mayor humedad relativa en el interior del dosel (Johns, 1978), así como el desarrollo de un sistema radicular profundo que favorece la exploración de agua en el perfil del suelo (Langer, 1981). Asimismo, se han reportado respuestas fisiológicas como el ajuste osmótico, asociado a la acumulación de solutos que permiten mantener la turgencia celular bajo condiciones de déficit hídrico (Chaves et al., 2003; Volaire et al., 1998). Estas características le otorgan ventajas comparativas en ambientes donde los períodos de restricción hídrica son frecuentes.

2.2.8 Implicancias sobre la persistencia y dinámica de macollaje

El mantenimiento de una alta densidad de macollos, especialmente durante la primavera, es un factor determinante para la persistencia de las pasturas perennes (Edwards & Chapman, 2011). En este sentido, los genotipos continentales de *Festuca arundinacea* muestran la capacidad de mantener el crecimiento durante el verano, lo que les permite competir de forma más efectiva con malezas estivales que suelen contribuir al proceso de degradación de las pasturas (Callow et al., 2003).

2.3 LOLIUM PERENNE

2.3.1 Aspectos generales

Lolium perenne es una gramínea de ciclo de producción invernal, de hábito cespitoso, originaria de Europa y del norte de África. Se adapta principalmente a regiones de clima templado y húmedo, donde encuentra condiciones favorables para su desarrollo. Su crecimiento óptimo se alcanza en suelos fértiles y bien drenados, su productividad se ve reducida bajo condiciones de sequía (Carámbula, 2002). Su adaptabilidad en estas condiciones refleja que es una especie de alto potencial productivo, aunque su dependencia de buenas condiciones hídricas limita su uso en regiones más secas y con temperaturas supraóptimas.

2.3.2 Adaptación a ambientes específicos

Las condiciones climáticas del verano en Uruguay no resultan favorables para el desarrollo de esta especie (Carámbula, 2002), debido a las elevadas temperaturas y la limitada disponibilidad hídrica. Estas condiciones reducen significativamente su tasa de crecimiento y condicionan su producción posterior. Además, la especie tiende a comportarse como bianual, mostrando una buena producción durante el primer año y una marcada disminución o desaparición en el segundo (García-Favre, 2003). Como consecuencia, *Lolium perenne* presenta dificultades para mantener su persistencia bajo las condiciones estivales de Uruguay, lo que limita la estabilidad productiva de las pasturas que la incluyen.

El *Lolium perenne* presenta buena capacidad de crecimiento y establecimiento bajo condiciones templadas. La especie presenta crecimiento a partir de temperaturas cercanas a los 5 °C, con un rango óptimo entre 18 °C y 20 °C (Muslera & Ratera, 1991), aunque su desarrollo se ve limitado cuando las temperaturas superan los 30 °C (Langworthy et al., 2018). Posee rápida implantación (García-Favre, 2003). Presenta una alta capacidad de macollar, pudiendo generar un gran número de macollos y contribuir a la persistencia de la pastura (Carámbula, 2002)

2.3.3 Persistencia

La capacidad de persistencia del *Lolium perenne* varía según el cultivar, la intensidad de pastoreo y las condiciones climáticas a las que se encuentra expuesto (Langworthy et al., 2019). La principal limitante a su expansión hacia nuestra región ha sido la poca persistencia debido a las altas temperaturas estivales y déficits hídricos frecuentes (Gutiérrez et al., 2023). Otra de las limitantes observadas es el comportamiento sanitario, observándose una alta susceptibilidad a royas y manchas

foliares, lo que representa otra restricción importante para su utilización sostenida en sistemas pastoriles (Gutiérrez et al., 2023).

2.3.4 Latencia estival

El *Lolium perenne* no presenta latencia estival (García-Favre, 2003), lo que condiciona su desempeño durante los meses cálidos. Durante el verano, la planta reduce drásticamente su crecimiento y prioriza la conservación de energía para sobrevivir al estrés hídrico (Laude, 1953). Como consecuencia, al inicio del otoño presenta tasas de crecimiento inferiores respecto a otras especies perennes más adaptadas (García-Favre, 2003). Esta combinación de ausencia de latencia y limitada capacidad de recuperación restringe su persistencia y productividad en regiones con veranos cálidos y secos, como ocurre en Uruguay.

2.3.5 Adaptaciones fisiológicas frente al estrés abiótico

Lolium perenne presenta adaptaciones fisiológicas que determinan su respuesta y capacidad de supervivencia frente al déficit hídrico estival. Al sur de Francia, se llevó a cabo un experimento donde se evaluó la supervivencia de *Lolium perenne* frente a un déficit hídrico estival durante 80 días. Las características más fuertemente asociadas con una mayor supervivencia fueron: (a) un sistema radicular profundo y una mayor absorción de agua en profundidad; (b) bajos potenciales hídricos y osmóticos en las láminas supervivientes, es decir, una mejor tolerancia a la deshidratación (Volaire, Thomas, & Lelièvre, 1998). Estos resultados evidencian que la persistencia de la especie bajo condiciones de estrés hídrico depende en gran medida de su capacidad para mantener la funcionalidad del tejido foliar y acceder a fuentes de agua profundas, lo que constituye un mecanismo clave para su adaptación en regiones con veranos cálidos y secos.

2.4 GENERALIDADES DE YEMAS Y MACOLLOS

2.4.1 Macollos

El macollo constituye la unidad morfológica básica de las gramíneas y se origina a partir de la yema situada en la axila de cada hoja del macollo ontogenéticamente anterior, donde comienzan a diferenciarse sucesivamente los fitómeros compuestos por hoja, nudo, entrenudo y meristemas axilar e intercalar (Briske, como se cita en Colabelli et al., 1998; Skinner & Nelson, 1994). La existencia de un macollo comienza en la yema en cada axila en la base de la hoja (Skinner & Nelson, 1994) iniciando así la formación de brotes laterales que sostienen el crecimiento vegetativo y la regeneración de la planta.

El desarrollo y activación de yemas axilares resultan esenciales porque determinan la dinámica de macollaje, proceso mediante el cual la planta recompone su área foliar tras la defoliación, mantiene la cobertura del suelo y mejora su capacidad competitiva frente a malezas (Jewiss, 1972). En este sentido, la cantidad y supervivencia de macollos condicionan en gran medida la persistencia y el rendimiento de la pastura (Lemaire & Chapman, 1996).

En síntesis, la interacción entre yemas axilares y macollos define la arquitectura, la productividad y la resiliencia de las gramíneas forrajeras, constituyendo un componente central para su recuperación frente al manejo y a las variaciones ambientales.

A partir de esta unidad estructural, la dinámica de crecimiento y persistencia de las gramíneas forrajeras se explica mediante un conjunto de componentes morfogénicos, tales como la tasa de aparición foliar, la tasa de elongación foliar y la duración de vida de las hojas. Estos procesos determinan componentes estructurales del macollo y del dosel, como el número de hojas vivas por macollo, el tamaño foliar y la densidad de puntos de crecimiento, constituyendo la base para analizar la respuesta de la pastura frente a las condiciones ambientales y de manejo (Chapman & Lemaire, 1993).

2.4.2 Tasa de aparición foliar y filocrón

La tasa de aparición foliar (TAF) expresa el número de hojas que se desarrollan por unidad de tiempo y actúa como una escala temporal clave para analizar la morfogénesis de las gramíneas (Lemaire & Agnusdei, 2000). Cualquier modificación en la TAF, ya sea por cambios en la temperatura o en la calidad espectral de la luz, repercute sobre el tamaño final de la hoja, el número máximo de hojas por macollo y la densidad de macollos del sistema (Lemaire, 2001). Además, en gramíneas templadas, la TAF se encuentra fuertemente regulada por la temperatura del aire, mostrando incrementos dentro del rango óptimo y una prolongación del filocrón cuando las temperaturas se ubican por encima o por debajo del mismo (Frank & Bauer, 1995; Kirby, 1995; Wilhelm & McMaster, 1995). La variación en la TAF, principalmente modulada por factores ambientales como la temperatura y la calidad de la luz, determina procesos morfofisiológicos centrales que influyen en la estructura y dinámica de la planta, impactando así en su capacidad de crecimiento y producción.

El filocrón se define como el intervalo de tiempo que transcurre entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo (Rickman & Klepper, 1995; Wilhelm & McMaster,

1995). Este proceso cumple un rol estratégico en la adaptación morfológica de las gramíneas a la defoliación, ya que determina la dinámica de aparición foliar y, en consecuencia, permite definir el momento, la intensidad y la frecuencia con que puede realizarse la defoliación (Bohomme, como se cita en Ferri et al., 2008; Lemaire, 2001). Durante cada filocrón, la planta incorpora un nuevo fitómero al tallo, unidad fundamental del desarrollo y crecimiento en las gramíneas (Wilhelm & McMaster, 1995). Según la síntesis presentada por Colabelli et al. (1998), *Festuca arundinacea* presenta un filocrón cercano a los 220 °C·día por hoja, lo que evidencia una menor velocidad de aparición foliar y un crecimiento más lento. En contraste, *Lolium perenne* presenta valores próximos a 110 °C·día por hoja, indicando una aparición foliar más rápida y una mayor capacidad de renovación del dosel. Estas diferencias morfogenéticas influyen directamente en la dinámica de recuperación post-defoliación y justifican la necesidad de estrategias de manejo diferenciadas entre ambas especies.

2.4.3 Vida media foliar

La vida media foliar es el período durante el cual una hoja permanece activa y verde antes de iniciar la senescencia, y constituye un rasgo clave para la acumulación de biomasa por macollo (Lemaire & Agnusdei, 2000). Este parámetro determina el número máximo de hojas vivas por macollo, relativamente constante y de base genética: aproximadamente 3–3,5 hojas en *Lolium perenne* (Davies, 1977) y 2,5 en *Festuca arundinacea* (Lemaire & Chapman, 1996). Dado su vínculo con la tasa de aparición foliar, especies con mayor vida media foliar y menor tasa de aparición, como *Festuca arundinacea*, tienden a acumular hojas más largas y numerosas, expresando un mayor potencial de rendimiento (Lemaire, 1999; Lemaire & Agnusdei, 2000). En conjunto, la vida media foliar regula la estructura del macollo y condiciona el rendimiento máximo de las especies forrajeras.

2.4.4 Yemas axilares

Las yemas axilares constituyen estructuras meristemáticas ubicadas en la axila de cada hoja, donde ésta se une al tallo, y funcionan como el punto de partida para la formación de nuevos brotes laterales. En las gramíneas perennes, cada fitómero contiene una de estas yemas, que posee el potencial de originar un nuevo macollo, por lo que representan la base del macollaje y de la multiplicación vegetativa de la planta (Briske, 1991), fundamental para la persistencia de pasturas. La activación o permanencia en latencia de estas yemas depende tanto de factores fisiológicos, como la dominancia apical y la disponibilidad de carbohidratos, como de condiciones

ambientales relacionadas con la luz, la temperatura y la disponibilidad hídrica (Lemaire & Chapman, 1996).

2.4.5 Activación y supervivencia de yemas axilares

Bajo situaciones de estrés, como defoliaciones severas, sombra o sequía, muchas yemas entran en estado de dormancia o mueren, reduciendo la capacidad de emitir nuevos macollos y comprometiendo la recuperación del dosel (Matthew et al., 2000). En contraste, bajo condiciones favorables estas yemas se activan, permitiendo sostener una densidad adecuada de macollos, aspecto clave para mantener la productividad y la longevidad de la pastura. Las yemas axilares son componentes estructurales esenciales en las gramíneas, ya que determinan su capacidad de crecimiento lateral, regulan la dinámica de renovación de macollos y definen la persistencia de los sistemas pastoreados a lo largo del tiempo (Colabelli et al., 1998).

2.5 CLIMA

Uruguay se ubica entre los 30° y 35° de latitud sur, dentro de una zona subtropical templada (Castaño et al., 2011). La temperatura media anual es de aproximadamente 17,7 °C, con valores que varían desde cerca de 16,6 °C en la costa sur hasta alrededor de 19,8 °C en el noroeste del país. Las temperaturas extremas medias del aire aumentan progresivamente de sur a norte, con diferencias cercanas a 5 °C en las máximas y 4 °C en las mínimas, siendo la región noroeste (Artigas, Salto y Paysandú) la más cálida (Castaño et al., 2011). Esta variación térmica interna condiciona el comportamiento de las especies forrajeras, ya que las temperaturas más elevadas del norte pueden resultar limitantes para el crecimiento de especies templadas.

El clima uruguayo presenta frecuentes déficits hídricos estivales, intensificados por altas tasas de evapotranspiración (Boggiano et al., 2014). Las precipitaciones muestran una marcada variabilidad interanual, con promedios anuales entre 1200 y 1600 mm, siendo menores en el suroeste (Colonia) y mayores en el noreste del país (Rivera y Artigas) (Castaño et al., 2011). Esta variabilidad, junto con los déficits hídricos de verano, condiciona la productividad y persistencia de las pasturas templadas (Castaño et al., 2011)

Si bien a escala anual el balance hídrico en Uruguay suele ser positivo, dado que las precipitaciones superan la evaporación, durante el período estival esta relación se invierte. En esta estación, la evaporación excede las precipitaciones, generando un déficit hídrico estacional que reduce la disponibilidad de agua en el suelo y condiciona el crecimiento de las pasturas (Barreiro et al., 2020). Estas condiciones de restricción

hídrica, frecuentemente asociadas a elevadas temperaturas, constituyen un escenario de estrés particularmente relevante para las gramíneas forrajeras templadas, afectando su crecimiento, persistencia y capacidad de recuperación.

2.6 RESPUESTA DEL MACOLLAJE AL ESTRÉS HÍDRICO Y TÉRMICO

2.6.1 Estrés hídrico

El estrés hídrico reduce la tasa de macollaje y la cantidad de yemas vivas en un macollo. En condiciones de déficit hídrico, la elongación celular es más afectada que la división celular, lo que disminuye el tamaño de las hojas y afecta negativamente la capacidad de la planta para generar nuevos brotes (Turner & Begg, 1978). Asimismo, las plantas modifican su patrón de crecimiento como mecanismo de adaptación, priorizando el desarrollo del sistema radicular en detrimento de la parte aérea, lo que reduce la producción foliar y, en consecuencia, la disponibilidad de asimilados para el crecimiento de nuevos macollos (Chaves et al., 2003). En conjunto, estos procesos limitan el desarrollo vegetativo, comprometen la renovación de macollos y reducen la persistencia y el potencial productivo de la pastura.

2.6.2 Estrés por temperaturas supraóptimas

El estrés por temperaturas supraóptimas afecta significativamente el desempeño fisiológico y productivo de las plantas, deteriorando su fisiología, metabolismo y productividad, en función de la duración y severidad del estrés (Loka et al., 2019; Porter & Semenov, 2005). En gramíneas forrajeras, las altas temperaturas alteran la formación de macollos, aceleran la senescencia foliar y reducen el crecimiento vegetativo al priorizarse la supervivencia (Thomas et al., 1980). En condiciones extremas, la disminución de la capacidad fotosintética limita la producción foliar y la formación de nuevos macollos (Turner & Begg, 1978), reduciendo el rebrote, la generación de yemas y, en consecuencia, la persistencia y productividad de las pasturas.

2.7 METODOLOGÍAS DE TINCIÓN PARA LA EVALUACIÓN DE LA VIABILIDAD DE YEMAS

2.7.1 Tetrazolio

El uso de cloruro de trifeníl tetrazolio (TTC) es una metodología ampliamente utilizada para evaluar la viabilidad de meristemas en gramíneas perennes, debido a su capacidad para detectar respiración celular. En el estudio de Busso et al. (1989), el TTC fue el método principal para estimar la proporción de yemas axilares metabólicamente activas en *Agropyron desertorum* y *A. spicatum* bajo condiciones de sequía y defoliación. Los autores incubaron longitudinalmente las bases de los tallos en una

solución tampón con TTC a 30 °C durante 15 h, observando que las yemas vivas reducían el reactivo y mostraban una coloración rojiza, mientras que aquellas sin respiración detectable permanecían incoloras. Según Busso et al. (1989), la tinción con TTC permitió diferenciar con precisión las yemas activas de aquellas en estado de dormancia profunda, constituyendo un indicador robusto del potencial de rebrote a corto plazo de las plantas sometidas a estrés.

Otro uso del cloruro de trifenil tetrazolio (TTC) ha sido la evaluación de la viabilidad de semillas en el control de calidad de lotes. En el estudio realizado por Ruiz (2009) en cebadilla chaqueña, la prueba de tetrazolio se empleó para estimar la viabilidad fisiológica de los embriones, basándose en la reducción del TTC por la actividad de enzimas deshidrogenasas en tejidos vivos, lo que genera una coloración roja en el embrión de semillas viables. Los resultados obtenidos mostraron una alta correspondencia con los ensayos de germinación, validando al tetrazolio como una herramienta rápida y confiable para la determinación de viabilidad en gramíneas forrajeras (Ruiz, 2009).

2.7.2 Evans Blue

Dado que el TTC únicamente detecta yemas con actividad respiratoria en curso, Busso et al. (1989) incorporó la tinción con Evans Blue como método complementario para discriminar entre yemas muertas y yemas dormantes pero viables. El colorante Evans Blue permite estudiar la permeabilidad de la membrana celular (Hamer et al., 2002) sin penetrar las membranas intactas (Gaff & Okong'O-Ogola, 1971); por lo tanto, la presencia de tinción azul intensa indica pérdida de integridad celular y, en consecuencia, muerte tisular. En su trabajo, Busso et al. (1989) aplicaron Evans Blue al material que no había teñido con TTC, demostrando que muchas yemas sin respiración aparente no estaban muertas, sino vivas, pero en estado de dormancia, lo que habría llevado a sobreestimar la mortalidad si solo se hubiera usado TTC. Esta combinación metodológica permitió refinar la estimación de la viabilidad de las yemas y comprender mejor los efectos acumulativos de la sequía y la defoliación en la capacidad de rebrote.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Analizar el efecto combinado del déficit hídrico y de temperaturas supraóptimas sobre el número y el estado fisiológico de las yemas de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne*.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Conocer el número de yemas por macollo y definir el estado de las yemas (viva, dormante o muerta) en las dos especies.
2. Analizar cómo el déficit hídrico en combinación con temperaturas supraóptimas impacta en el número de yemas activas, dormantes y muertas post-estrés de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne*.

4 HIPÓTESIS

4.1 HIPÓTESIS 1

El número de yemas por macollo se verá afectado por la especie, la estación del año (otoño y verano) y el momento de medición dentro de cada estación.

4.1.1 Predicciones

- El banco de yemas es mayor en *Lolium perenne* que en *Festuca arundinacea*.
- En verano *Festuca arundinacea* presenta menor número de yemas por macollo en comparación con otoño.
- Para cada estación, el número de yemas por macollo varía según el momento de medición.

4.2 HIPÓTESIS 2

El estado de las yemas (activa, dormante o muerta) estará determinado por la especie, el déficit hídrico y días con temperaturas supraóptimas.

4.2.1 Predicciones

- Un déficit hídrico superior afectará en mayor medida al número de yemas dormantes de *Lolium perenne* en comparación con *Festuca arundinacea*.
- A mayor déficit hídrico acumulado, mayor número de yemas dormantes.
- En el otoño habrá menos yemas dormantes en *Festuca arundinacea* que en verano.

5 MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

5.1.1 Ubicación y período experimental

El experimento se realizó en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS), ubicada en la ruta 31 km 21,5. (31° 22 '31'' S, 57° 42'54'' O, altitud 78 msnm). El período experimental abarcó desde noviembre de 2024 hasta junio de 2025, incluyendo evaluaciones durante las estaciones de verano y otoño.

5.1.2 Suelo

El suelo predominante es un Brunosol Éútrico Típico, de color pardo a pardo oscuro, textura franco arcillo-limosa, alta fertilidad y drenaje moderadamente bueno. El ambiente presenta lomadas suaves con valles cóncavos y suelos asociados como Vertisoles y Litosoles, con uso pastoril-agrícola y aptitud agrícola limitada. Corresponde al grupo CONEAT 12.11, con un IP de 162 (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca [MGAP], s.f.). Perteneciente a la Unidad Itapebí-Tres Árboles con 60 cm de profundidad (MGAP, s.f.).

5.1.3 Manejo del ensayo

La siembra del ensayo se realizó el 26 de junio de 2024, utilizando una densidad de siembra de 18 kg ha⁻¹ para *Festuca arundinacea* y 20 kg ha⁻¹ para *Lolium perenne*. La implantación se llevó a cabo mediante siembra en línea, con una distancia entre hileras de 0,16 m, empleando una sembradora experimental de chorrillo. Los cultivares utilizados fueron *Festuca arundinacea* cv. Rizar y *Lolium perenne* cv. Virazón.

Previo a la siembra, se realizó una fertilización de base con 200 kg ha⁻¹ de P₂O₅ y 150 kg ha⁻¹ de K₂O, asegurando condiciones sin limitantes nutricionales. Durante el ciclo del cultivo se efectuaron dos cortes, aplicándose 150 kg ha⁻¹ de urea por corte como fertilización nitrogenada.

5.2 METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

5.2.1 Tratamientos y diseño experimental

El experimento se llevó a cabo bajo un diseño completamente aleatorizado, utilizando parcelas rectangulares de 4 m de largo por 1 m de ancho como unidades experimentales. Se trabajó con las especies *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* bajo condiciones de déficit hídrico. Las parcelas fueron asignadas aleatoriamente a los tratamientos bajo condiciones ambientales y edáficas homogéneas. El número de parcelas varió según la estación, utilizándose 18 parcelas en verano y 6 en otoño, donde solo se evaluó *Festuca arundinacea*, configurando un diseño factorial incompleto.

Los tratamientos fueron los siguientes: un tratamiento control (T1) sin limitantes hídricas, un tratamiento con un déficit hídrico moderado (T2) hasta alcanzar un 30% de senescencia foliar y, por último, un tratamiento con déficit hídrico severo (T3) hasta lograr un 70% de senescencia foliar. Durante el verano se aplicaron tres tratamientos (T1, T2 y T3) en *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne*, con un diseño de tres repeticiones por tratamiento: tres parcelas asignadas a T1, tres a T2 y tres a T3. En cada parcela se cosecharon cinco macollos, lo que resultó en un total de 45 observaciones por especie en esta estación.

El suministro de agua se proporcionará a través de riego por goteo (NETAFIM) autocompensantes, con un caudal de 1.6 L/hs. El criterio para el manejo del riego fue mediante balance diario de agua en el suelo según FAO-56 (Allen et al., 1998). Asimismo, durante los períodos de evaluación en verano y otoño, se controló el ingreso de agua proveniente de riego y precipitaciones mediante el uso de carpas de nylon, con el fin de generar condiciones de déficit hídrico.

En la estación de otoño se evaluó únicamente *Festuca arundinacea*, manteniendo la misma estructura de muestreo: dos tratamientos (T1 y T2) con tres parcelas por tratamiento, y cinco macollos muestreados por parcela. En este caso, el total de observaciones fue de 30.

5.2.2 Ensayo a campo

Previo a la imposición del déficit no se evaluaron ni controlaron posibles diferencias en el estado inicial de la pastura entre tratamientos. En consecuencia, no puede descartarse que las diferencias observadas se deban tanto a la respuesta a los tratamientos de estrés hídrico como a variaciones preexistentes en el estado inicial de las pasturas. A continuación, se describen con mayor detalle las fechas de inicio y

finalización del experimento para las dos estaciones, junto con el déficit hídrico acumulado en cada momento.

A partir del inicio del déficit hídrico, se definieron dos momentos de medición de yemas, denominados momento 1 y momento 2, que corresponden a la primera y segunda fecha de evaluación, respectivamente. Estos momentos no representan intervalos temporales fijos, sino que reflejan diferentes condiciones de estrés hídrico alcanzadas durante el desarrollo del experimento en cada estación (Tabla 1).

Tabla 1

Secuencia temporal del experimento y niveles de déficit hídrico

Fecha	Evento	Momento	Tratamiento	DHA (mm)
24/11/24		Inicio del experimento (verano)		
22/01/25	Evaluación verano	1	T2 y T3	247
16/02/25	Evaluación verano	2	T3	399
28/02/25		Inicio del experimento (otoño)		
04/04/25	Evaluación otoño	1	T2	83
27/06/25	Evaluación otoño	2	T2	172

Nota. Secuencia temporal del experimento, indicando el inicio del experimento en verano y otoño, los momentos de evaluación y el déficit hídrico acumulado (DHA, mm) correspondiente al tratamiento T2 y T3.

En enero se realizó la primera lectura de yemas, correspondiente al primer momento de medición, la cual permitió caracterizar el estado de las yemas durante una etapa del experimento en la que los tratamientos ya se encontraban en desarrollo.

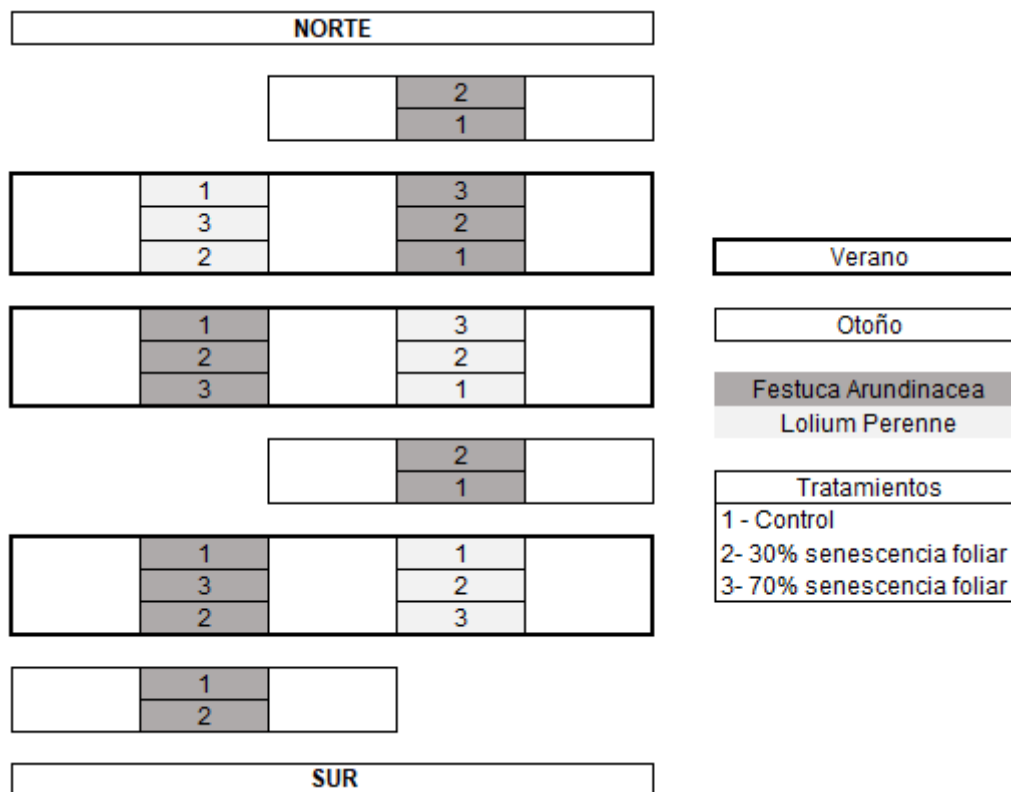
En febrero se realizó la segunda lectura (momento 2). Previamente, el tratamiento 2 había alcanzado su nivel crítico de déficit hídrico (30 % de senescencia foliar), por lo que se restableció el riego y no se efectuaron nuevas mediciones sobre dicho tratamiento. En ese mismo momento, el tratamiento 3 finalizó al alcanzarse el objetivo de 70 % de senescencia foliar.

En abril se realizó la primera lectura de yemas correspondiente a la estación de otoño, la cual se definió como el momento 1. La segunda lectura se llevó a cabo en junio, correspondiente al momento 2, fecha en la que finalizó el experimento y se alcanzaron nuevamente los objetivos establecidos para el tratamiento 2.

Finalizado el periodo de muestreo a campo, se procede al laboratorio para llevar a cabo el análisis de la viabilidad, clasificando además el estado de las yemas (dormantes o muertas).

Figura 1

Croquis del experimento en campo



Nota. Esquema del diseño experimental de las parcelas, indicando los tratamientos aplicados, la estación de evaluación y la especie correspondiente.

5.2.3 Trabajo en laboratorio

1- Selección y preparación del material vegetal

A partir de las muestras recolectadas a campo, se seleccionaron cinco macollos por tratamiento. Con el fin de eliminar restos vegetales y tejidos senescentes, cada unidad se limpió manualmente empleando tijeras de punta fina y pinzas de disección. Durante este procedimiento se removieron todas las hojas y vainas, conservando exclusivamente la primera hoja completamente expandida y aquellas en activo crecimiento.

2- Observación inicial

Una vez preparados, los macollos se observaron individualmente bajo una lupa Nikon SMZ745T. Durante esta observación se identifica, contabiliza y registra el número total de yemas presentes por macollo.

Esta información es importante ya que permite posteriormente contrastar los resultados de viabilidad obtenidos con las tinciones.

3- Tinción con tetrazolio

Tras la observación inicial, los macollos se sumergen completamente en una solución tampón de fosfato con Tetrazolio (TTC), siguiendo la metodología descrita por Busso et al. (1989). Las muestras permanecen en esta solución durante 24 horas a temperatura ambiente (20°C), en total oscuridad.

Transcurrido el tiempo de tinción, los macollos se enjuagan con agua destilada para eliminar el exceso de colorante y se observan nuevamente bajo la lupa. En esta segunda observación se determinó el estado metabólico de cada yema (activa, dormante o muerta). Se consideró que las yemas estaban activas cuando se tiñeron de un rosa brillante.

4- Tinción con Evans Blue

Posteriormente, los mismos macollos utilizados en la prueba de tetrazolio se colocan en una solución de Evans Blue al 0,25 % p/v, siguiendo el procedimiento descrito por Busso et al. (1989). Las muestras se mantienen sumergidas durante 20 minutos a temperatura ambiente (20°C).

Tras el período de tinción, los macollos se enjuagan con agua destilada y se procede a una tercera observación en la lupa. Esta etapa permite confirmar los resultados del Tetrazolio mediante el uso de Evans Blue, el cual permitió diferenciar entre yemas dormantes (viables) y yemas muertas, estas últimas identificadas por la coloración azul.

5.3 METODOLOGÍA ANALÍTICA

5.3.1 Análisis correspondiente al objetivo específico 1

El análisis inferencial se planteó considerando a cada macollo como una unidad experimental independiente. Para evaluar el efecto de los tratamientos, especies, estaciones y momentos sobre el número total de yemas, se ajustó un modelo lineal y se

realizó un análisis de varianza (ANOVA) y, cuando correspondió, se aplicó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey. La elección de este método se justificó porque la variable “yemas totales” constituye un conteo moderado, sin ceros y con variabilidad suficiente entre individuos. Luego de verificar el cumplimiento de los supuestos de normalidad de los residuos (QQplot, Anexo Figura 2) y homogeneidad de las varianzas (gráfica de Residuos vs Predichos, Anexo Figura 3), el modelo lineal resultó adecuado y permitió interpretar diferencias reales entre tratamientos sobre la producción total de yemas.

Este enfoque no se aplicó a las variables medidas yemas activa (A), dormante (D) y muerta (M) ni a sus proporciones, porque estos valores dependen directamente del total de yemas de cada macollo. Es decir, un tratamiento que produce más yemas totales necesariamente tendrá más yemas activas, dormantes o muertas simplemente por mayor disponibilidad estructural. Comparar conteos o proporciones sin haber iniciado con un mismo número de yemas totales por macollo generaría inferencias sesgadas y biológicamente incorrectas, ya que el número total puede influir en el estado de las yemas (debido a competencia por recursos, limitaciones de tamaño, etc.).

5.3.2 Variables evaluadas

Las variables evaluadas fueron biológicas, orientadas a determinar el estado de cada yema, y ambientales, destinadas a generar condiciones de déficit hídrico y térmico. A continuación, se detallan cada una de ellas.

5.3.3 Variables biológicas

Se registraron siguientes variables:

Yema/macollo: La variable yema/macollo corresponde a la categoría asignada a cada yema de un macollo (activa, dormante o muerta).

Yema activa (A): Las yemas clasificadas como activas se determinan mediante la tinción con Tetrazolio. La presencia de una coloración rosada brillante indica viabilidad metabólica, por lo que la yema se codifica como A.

Yema dormante (D): Las yemas que no presentan una tinción rosada completa con Tetrazolio son posteriormente evaluadas con Evans Blue. Si no se tiñen de azul, se consideran viables, pero con actividad metabólica reducida, clasificándose como dormantes (D).

Yema muerta (M): Aquellas yemas que se tiñen completamente de azul tras la tinción con Evans Blue se consideran no viables y se clasifican como muertas (M).

5.3.4 Variables ambientales

Con el fin de cuantificar la intensidad del estrés térmico e hídrico en cada período, se definieron dos variables ambientales continuas:

Días con temperatura supraóptima (TSO): número de días con temperatura máxima superior a 28°C, calculado a partir de registros meteorológicos diarios utilizado como indicador de estrés térmico acumulado en cada período de evaluación.

Déficit hídrico acumulado (DHA): estimado mediante el balance hídrico diario del suelo (evapotranspiración menos precipitaciones y/o riego), acumulado durante el período de evaluación.

Estas variables se incorporaron como covariables continuas para representar gradientes reales de estrés y complementar los tratamientos experimentales.

5.3.5 Cuantificación y clasificación de las yemas/macollo, para cada tratamiento, estación, momento y especie

Para el análisis de los datos, se cuantificaron las yemas totales y por categoría (A, D y M) para cada especie, tratamiento y estación. Los valores se obtuvieron mediante la sumatoria de las yemas correspondientes a cada unidad de evaluación en los dos momentos del periodo (inicio y fin), procediéndose luego a realizar el análisis descriptivo de las variables.

5.3.6 Análisis correspondiente al objetivo específico 2

El análisis estadístico se diseñó para evaluar cómo el estrés hídrico y térmico afecta el estado de las yemas (activas, dormantes y muertas) en *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne*, considerando la estructura del experimento y las condiciones ambientales reales. Dado que la respuesta consiste en conteos de yemas clasificados en estados mutuamente excluyentes y acotados por un total de yemas variable, el interés se centró en modelar la probabilidad de ocurrencia de cada estado, descartando el uso de modelos lineales normales.

Cada estado de yema se analizó mediante un modelo binomial, en el que el número de yemas correspondientes a cada estado se consideró como el número de éxitos sobre el total de yemas observadas en cada unidad de muestreo, mientras que el resto se interpretó como fracasos. El análisis se realizó de forma independiente para yemas activas, dormantes y muertas, lo que permitió estimar la probabilidad de que una

yema se encontrara en un determinado estado en relación con el total de yemas observado. Para contemplar la falta de independencia entre observaciones provenientes de una misma parcela, se incorporó un efecto aleatorio de parcela, resultando en un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con enlace logit.

Como efectos fijos se incluyeron la estación (verano/otoño), la especie y el tratamiento. Además, se incorporaron como covariables continuas las variables ambientales TSO y DHA, junto con su interacción, para representar la intensidad del estrés. La variable “momento” fue excluida del modelo final debido a colinealidad con TSO y DHA.

Los modelos se ajustaron por máxima verosimilitud en el software R, con covariables estandarizadas. Este enfoque permitió analizar de forma integrada cómo los factores experimentales y ambientales influyen en la probabilidad de que las yemas se encuentren en cada estado, respetando la naturaleza de los datos y la estructura jerárquica del experimento.

5.3.7 Modelo estadístico

De manera general, el modelo ajustado puede expresarse como:

$$\begin{aligned} \text{logit}(\pi_{ijp}) = & \beta_0 + \alpha_{\text{estación}} + \gamma_{\text{especie}_j} + \tau_{\text{tratamiento}_k} + \beta_1 \text{TSO}_{ijp} + \beta_2 \text{DHA}_{ijp} \\ & + \beta_3 (\text{TSO}_{ijp} \times \text{DHA}_{ijp}) + b_p \end{aligned}$$

En esta ecuación, el intercepto β_0 representa la probabilidad basal de que una yema se encuentre en un determinado estado, considerando como referencia a *Festuca arundinacea* en otoño y bajo el tratamiento sin limitante hídrica (T1). Los efectos fijos asociados a estación, especie y tratamiento reflejan las diferencias sistemáticas vinculadas a estas condiciones experimentales, mientras que las covariables continuas TSO (días con temperatura supraóptima) y DHA (déficit hídrico acumulado) cuantifican la intensidad del estrés térmico e hídrico, incluyendo su interacción para identificar posibles efectos combinados no aditivos. Por su parte, el efecto aleatorio de parcela b_p captura la variabilidad entre unidades experimentales no explicada por los factores fijos ni las covariables, permitiendo analizar de manera integrada cómo los factores experimentales y ambientales influyen en la probabilidad de cada estado de yema. Esta ecuación constituye el modelo general utilizado, aplicándose de manera independiente a yemas activas, dormantes y muertas.

6 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 DINÁMICA DE YEMAS

6.1.1 Variación del número total de yemas según especie, estación, momento y tratamiento hídrico.

El análisis inferencial del número total de yemas mostró diferencias significativas entre especies, estaciones, momento y tratamientos, así como una interacción de cuarto orden Estación x Momento x Especie x Tratamiento ($p < 0,001$).

La presencia de esta interacción indica que la respuesta al tratamiento hídrico no fue consistente entre especies ni estable entre estaciones o momentos de evaluación, por lo que los efectos no pueden interpretarse. En consecuencia, los resultados se analizan considerando cada combinación de especie, estación y momento.

Dado que la variable yemas totales corresponde a un conteo discreto y presentó distribuciones asimétricas, los valores se presentan en términos de mediana, valor mínimo y valor máximo.

Festuca arundinacea presentó consistentemente un mayor número total de yemas que *Lolium perenne* durante el verano. En este período, *Lolium perenne* emitió macollos hijos, fenómeno no observado en *Festuca arundinacea*. Esta mayor dinámica de macollaje en *Lolium perenne* podría explicar el menor número de yemas por macollo, dado que la baja tasa de aparición foliar en ambas especies durante el verano limita la generación de nuevas yemas. En este contexto, la emisión de macollos hijos implica el uso del banco de yemas preexistente sin una reposición equivalente, tal como ha sido reportado para *Lolium perenne* bajo condiciones estivales (Bahmani et al., 2003). En contraste, el mayor número de yemas observado en *Festuca arundinacea* se asocia a una menor producción de macollos durante la primavera tardía y el verano, favoreciendo la conservación del banco de yemas y su activación posterior en otoño (Jáuregui et al., 2017). Particularmente en esta especie, se observaron valores superiores en el tratamiento con disponibilidad hídrica (T1) respecto a los tratamientos con déficit hídrico (T2 y T3), evidenciando el efecto restrictivo del estrés hídrico sobre el banco de yemas. Específicamente, en el primer momento se observaron medianas entre 4 y 10 yemas, mientras que en el segundo los valores aumentaron a medianas entre 17 y 20 ($p < 0,05$). Bajo condiciones de déficit hídrico, la disminución en la viabilidad y disponibilidad de yemas en macollos durante el período estival restringiría el proceso de macollaje y, en

consecuencia, la persistencia estructural de la pastura (Assuero et al., 2002; West et al., 1993).

Durante el verano, el número total de yemas en *Festuca arundinacea* fue menor que el registrado en otoño. En el primer momento de evaluación de esta estación se observaron medianas entre 4 y 10 yemas, mientras que en el segundo momento los valores aumentaron a medianas entre 17 y 20. Estas diferencias entre momentos dentro de la estación de verano resultaron estadísticamente significativas. Este incremento podría sugerir que, bajo condiciones de estrés hídrico, la planta priorizaría la generación de hojas de crecimiento restringido y no visibles, las cuales contribuirían al aumento del número total de yemas.

En otoño, los macollos de *Festuca arundinacea* alcanzaron medianas entre 25 y 27 yemas, en el primer como en el segundo momento de evaluación respectivamente, ubicándose como los grupos de mayor producción total, diferenciándose estadísticamente del resto de las combinaciones evaluadas. Al tratarse de una especie C3, durante el otoño se dan las condiciones ambientales más favorables para el crecimiento vegetativo, promoviendo una mayor tasa de aparición foliar y la emisión de nuevos macollos a partir de yemas preexistentes. Estudios previos sugieren que el macollaje de *Festuca arundinacea* ocurre mayormente en otoño (Jáuregui et al., 2017; Matthew et al., 1993), coincidiendo con condiciones de menor estrés térmico e hídrico.

Durante el verano, para *Lolium perenne* las medianas de yemas totales oscilaron entre 8 y 12 yemas en el primer momento y entre 14 y 17 yemas en el segundo momento. Si bien se observó un incremento entre momentos, este fue de menor magnitud que el registrado en *Festuca arundinacea*, lo que podría atribuirse a la menor tolerancia de *Lolium perenne* al estrés hídrico y a una capacidad más limitada para sostener la generación y supervivencia de yemas bajo condiciones estivales. En este contexto, si bien operarían mecanismos similares vinculados a la formación de estructuras foliares no visibles, su contribución al mantenimiento del banco de yemas sería más restringida.

En *Lolium perenne*, en verano, los tratamientos mostraron variaciones más moderadas, con una amplia superposición entre rangos y medianas, lo que indica una menor diferenciación entre tratamientos en términos del número total de yemas. Este comportamiento se explica por la estrategia de persistencia característica de la especie durante el período estival, basada en una alta tasa de macollaje a partir de yemas preexistentes (Matthew et al., 1993), más que en la acumulación de yemas en el banco.

En *Lolium perenne*, la emisión de macollos hijos ha sido descrita como un posible mecanismo de compensación frente a condiciones ambientales limitantes (Matthew et al., 2000). Sin embargo, en condiciones estivales, la estabilidad en el número total de yemas podría responder tanto a un mecanismo compensatorio frente a la mortalidad de hojas y macollos como a una menor capacidad de ajuste o sensibilidad al estrés ambiental.

En conjunto, los resultados indican que *Festuca arundinacea* tiende a conservar el banco de yemas durante el verano, favoreciendo su activación posterior en otoño, mientras que *Lolium perenne* utiliza activamente las yemas para la emisión de macollos hijos bajo condiciones estivales. Estas diferencias reflejan estrategias contrastantes de persistencia frente al estrés hídrico.

Tabla 2

Número total de yemas en macollos de Festuca arundinacea y Lolium perenne bajo estrés hídrico

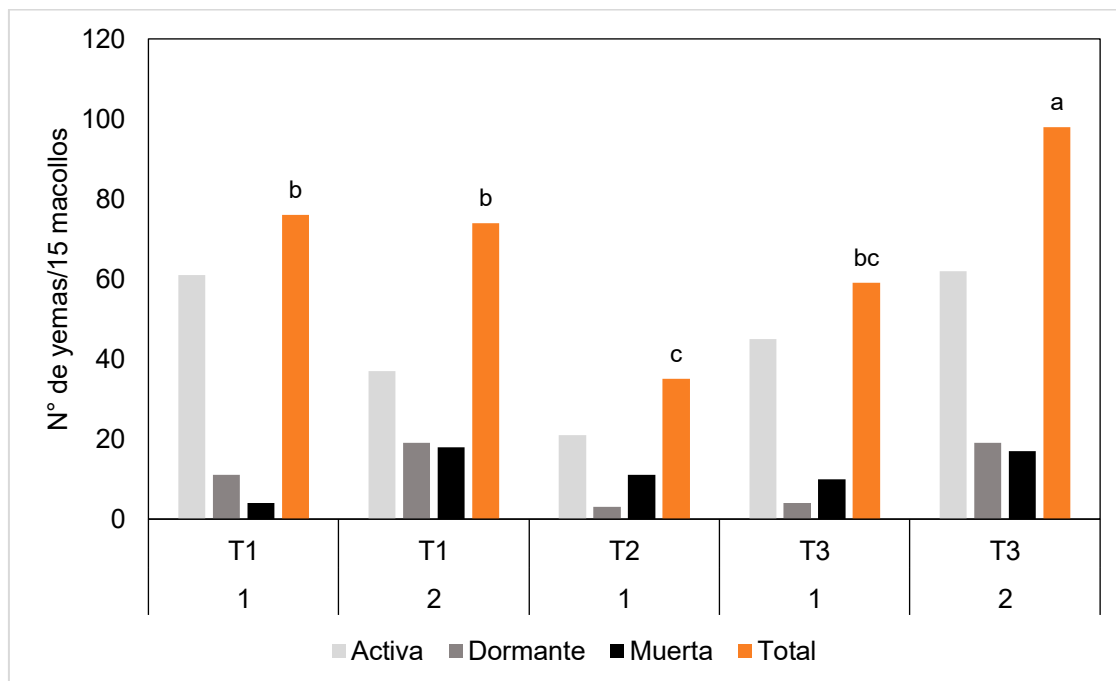
Especie	Estación	Momento	Tratamiento	Mediana	Mínimo	Máximo							
Festuca arundinacea	Otoño	2	T1	25	23	30	A						
Festuca arundinacea	Otoño	1	T1	27	21	28	A	B					
Festuca arundinacea	Otoño	2	T2	25	16	29	A	B					
Festuca arundinacea	Verano	1	T1	23	18	25	A	B	C				
Festuca arundinacea	Verano	2	T1	20	18	23	A	B	C	D			
Festuca arundinacea	Otoño	1	T2	20	15	22		B	C	D			
Lolium perenne	Verano	2	T3	20	17	22		B	C	D			
Festuca arundinacea	Verano	2	T3	17	14	18			C	D	E		
Lolium perenne	Verano	1	T1	16	9	23				D	E		
Lolium perenne	Verano	2	T1	14	11	19				D	E		
Lolium perenne	Verano	1	T3	12	8	14					E	F	
Festuca arundinacea	Verano	1	T3	10	8	11					E	F	G
Lolium perenne	Verano	1	T2	8	4	10						F	G
Festuca arundinacea	Verano	1	T2	4	3	4							G

Nota. T1, T2 y T3 corresponden a distintos niveles de déficit hídrico; los valores 1 y 2 indican el primer y segundo momento de evaluación de las yemas, respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,01$).

6.1.2 Dinámica del banco de yemas en *Lolium perenne* bajo estrés hídrico

Figura 2

Número total y distribución del estado fisiológico de las yemas de *Lolium perenne* en verano



Nota. T1 (sin limitantes hídricas), T2 y T3 (con déficit hídrico). Los valores 1 y 2 corresponden al primer y segundo momento de evaluación de las yemas, respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,01$).

En el tratamiento 1 (sin deficiencias hídricas), se observó una disminución del número de yemas activas desde el primer al segundo momento de evaluación, acompañada por un incremento de yemas dormantes. Este patrón sugiere una estrategia de persistencia de *Lolium perenne* frente al estrés térmico estival, en la que parte de las yemas activas reducen su actividad metabólica y pasan a estados de dormancia, mientras que otras son utilizadas para la emisión de macollos hijos. Paralelamente, el número de yemas muertas fue mayor en el segundo momento de medición, lo que indicaría una mayor afectación de las estructuras más sensibles hacia el final del verano. En ambientes subtropicales húmedos, se ha reportado que el estrés térmico puede resultar más perjudicial para la supervivencia de gramíneas perennes que el déficit hídrico en sí mismo (Jiang & Huang, 2001; Su et al., 2007; Volaire & Thomas, 1995).

En el tratamiento 2 (estrés hídrico moderado), evaluado únicamente en el primer momento, se observó una mayor proporción de yemas muertas y un menor número de yemas dormantes en comparación con el tratamiento sin deficiencias hídricas (T1), mientras que las yemas activas constituyeron la fracción predominante del banco de yemas. Este comportamiento sugiere que, ante la disponibilidad hídrica moderadamente restrictiva para el T2, la especie promovió la diferenciación y retención de yemas como estrategia de persistencia, priorizando la conservación de yemas activas en la base del macollo, a pesar del incremento en la mortalidad de las estructuras más expuestas o sensibles al estrés estival.

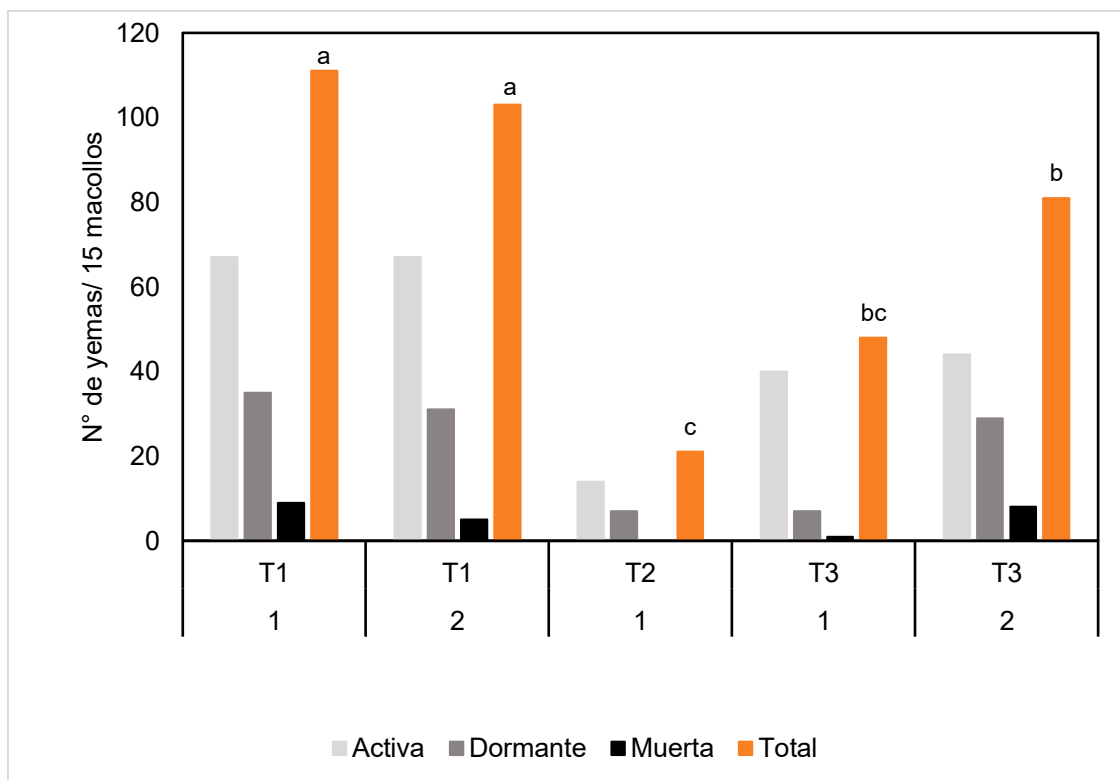
En el tratamiento 3 (estrés hídrico severo), el segundo momento de evaluación mostró un aumento en el número total de yemas respecto al primer momento, con incrementos en yemas activas, dormantes y muertas. Este patrón se asoció a una fuerte reducción de la actividad morfogénica durante el verano, que limitó la expansión foliar y la emisión de nuevos macollos. En este contexto, la combinación de déficit hídrico y estrés térmico podría haber inducido un estado de latencia fisiológica, reflejado en una disminución de la actividad de crecimiento más que en una latencia estival propiamente dicha. El incremento de yemas dormantes sugiere que el mayor número total de yemas respondió a un mecanismo de conservación, mediante la acumulación de estructuras viables en estado de baja actividad metabólica. Por otro lado, el aumento de yemas muertas podría estar asociado a la pérdida de viabilidad de yemas activas que no lograron desarrollar macollos hijos bajo condiciones de estrés estival.

En conjunto, los resultados indican que, durante el verano, *Lolium perenne* presenta cambios en la dinámica de su banco de yemas en función de la intensidad del estrés hídrico y térmico, combinando la utilización de yemas para macollaje, la transición hacia estados de menor actividad metabólica y el incremento de la mortalidad estructural, lo que se traduce en una reducción considerable del número de macollos. La coexistencia de estas respuestas, con magnitudes variables según el tratamiento, refleja una estrategia de persistencia basada en una alta plasticidad fisiológica, más que en una acumulación funcional de yemas, lo que contribuye a explicar la ausencia de respuestas lineales al gradiente de estrés hídrico.

6.1.3 Dinámica del banco de yemas de *Festuca arundinacea* bajo estrés hídrico

Figura 3

Número total y distribución del estado fisiológico de las yemas de *Festuca arundinacea* en verano



Nota. T1 (sin limitantes hídricas), T2 y T3 (con déficit hídrico). Los valores 1 y 2 corresponden al primer y segundo momento de evaluación de las yemas, respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,01$).

El tratamiento 1 (sin deficiencias hídricas) presentó un comportamiento muy similar entre el inicio y el final del período evaluado, y mantuvo valores altos y relativamente estables en el número total de yemas. Esto sugirió que, bajo ese nivel de disponibilidad hídrica, *Festuca arundinacea* había logrado conservar su estructura de macollaje, sin cambios marcados en la proporción de yemas activas, dormantes o muertas, evidenciando su capacidad de persistencia.

El tratamiento 2 (estrés hídrico moderado) se caracterizó por la ausencia de yemas muertas, lo que indica que el nivel de estrés impuesto no superó un umbral crítico de daño. Sin embargo, presentó un número considerablemente menor de yemas activas y dormantes en comparación con el resto de los tratamientos. Este patrón sugiere que,

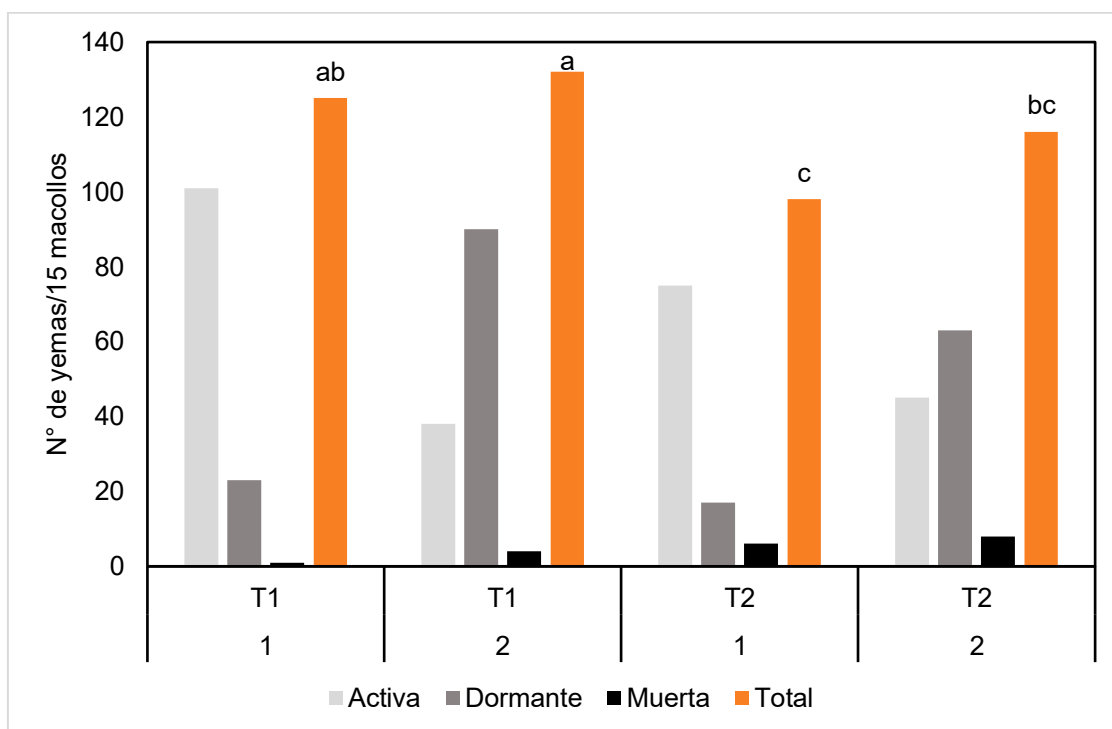
bajo condiciones de estrés moderado, la formación y/o el mantenimiento del banco de yemas se verían restringidos (Bahmani et al., 2003).

En el tratamiento 3 (estrés hídrico severo) se registró, hacia el final del experimento, un incremento en todos los estados de yema. El mayor número de yemas activas podría estar asociado a la generación de estructuras foliares no visibles, que contribuirían al mantenimiento del banco de yemas bajo condiciones de estrés hídrico severo. Asimismo, el número de yemas muertas aumentó en el momento 2, lo que sugiere que una proporción de las yemas inicialmente activas no logró completar el proceso de macollaje y terminó muriendo. En contraste, se observó un mayor valor en las yemas dormantes en términos descriptivos, lo que podría sugerir una tendencia hacia este estado como posible mecanismo de supervivencia bajo condiciones más restrictivas. En conjunto, este patrón sugiere que la planta conserva meristemas viables, pero reduce su actividad metabólica, priorizando la persistencia por sobre el crecimiento activo, una estrategia previamente documentada en gramíneas perennes sometidas a déficit hídrico prolongado (Rogers et al., 2019; Volaire, Thomas, Bertagne, et al., 1998).

En el momento 1, T2 y T3 presentaron el mismo déficit hídrico acumulado, sin detectarse diferencias estadísticamente significativas en el número total de yemas entre ambos tratamientos. Este comportamiento podría asociarse a diferencias en la acumulación de reservas, como los carbohidratos, si bien es probable que también intervengan otros mecanismos fisiológicos y de regulación hormonal (Chapman & Lemaire, 1993; Loka et al., 2019). En este contexto, las diferencias observadas entre tratamientos podrían estar influenciadas por la variabilidad experimental, más que por el efecto del déficit hídrico por sí solo.

Figura 4

Número total y distribución del estado fisiológico de las yemas de *Festuca arundinacea* en otoño



Nota. T1 (sin limitantes hídricas) y T2 (con déficit hídrico). Los valores 1 y 2 corresponden al primer y segundo momento de evaluación de las yemas, respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,01$).

En otoño, *Festuca arundinacea* presentó diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos, mientras que no se detectaron variaciones significativas entre los momentos de evaluación. En el tratamiento T1, el primer momento se caracterizó por un elevado número de yemas, con predominio de yemas activas y baja mortalidad, lo que sugiere un alto potencial de macollaje, asociado a la acumulación de yemas activas que no se expresaron de forma inmediata en crecimiento vegetativo (Rogers et al., 2019). En el segundo momento, si bien el número total de yemas aumentó, se observó una modificación en su distribución, con una mayor proporción de yemas dormantes y una menor proporción de yemas activas. Este comportamiento sugiere que parte de las yemas activas dio origen a nuevos macollos y que, con el avance del otoño, condiciones hídricas y térmicas más favorables promovieron un ajuste fisiológico orientado a la conservación del banco de yemas para etapas posteriores del ciclo (Jáuregui et al., 2017).

En el tratamiento 2, el número total de yemas fue inferior al observado en T1, con mayor proporción de yemas activas al inicio del período evaluado, lo que indica una respuesta inicial más orientada al mantenimiento de la actividad foliar. En el momento 2 se observó el mismo patrón general de transición que en el tratamiento sin déficit hídrico, con una disminución de yemas activas y un aumento de yemas dormantes. En este contexto, se observó un leve incremento de la mortalidad, lo que concuerda con antecedentes que indican que, bajo condiciones de estrés hídrico, las yemas no necesariamente mueren de forma inmediata, sino que pueden sufrir daños subletales que reducen su viabilidad (Busso et al., 1989; Volaire, Thomas, Bertagne, et al., 1998). Asimismo, se ha reportado que, con la mejora de las condiciones en otoño, se activa el banco de yemas y ocurre un proceso de selección fisiológica, en el cual las yemas funcionales originan nuevos macollos, mientras que aquellas fisiológicamente debilitadas no logran activarse y finalmente mueren. A pesar de estos cambios, la dinámica general de los estados fisiológicos de las yemas se mantuvo relativamente estable, lo que evidencia la persistencia del macollaje (Lattanzi, 2024) y la capacidad de *Festuca arundinacea* para conservar yemas viables durante el período estival y reactivarlas en el otoño.

6.2 PROPORCIÓN DE YEMAS

6.2.1 Proporción de yemas activas

El modelo utilizado para el análisis de las yemas activas puede expresarse como:

$$\begin{aligned} \text{logit}(\hat{\pi}_{A,ijp}) = & 1,135 - 1,737 * \text{Estación}_{\text{Verano}} + 0,322 * \text{Especie}_{\text{Lolium}} + 0,514 \\ & * \text{Tratamiento}_{T_2} + 1,310 * \text{Tratamiento}_{T_3} + 1,038 * \text{TSO} - 0,638 * \text{DHA} \\ & + 0,014 * (\text{TSO} * \text{DHA}) + b_p \end{aligned}$$

Los resultados del modelo indicaron una alta probabilidad basal de encontrar yemas activas bajo las condiciones de referencia. La estación tuvo un efecto significativo, con una probabilidad de activación menor en verano en comparación con el otoño, comportamiento esperable en gramíneas perennes invernales, debido a que presentan un ciclo de producción otoño-invierno-primaveral (Carámbula, 2002). La especie no mostró un efecto significativo, lo que podría sugerir tendencias de respuesta similares entre *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* bajo las condiciones evaluadas, aunque la posible presencia de interacciones no evaluadas podría limitar esta interpretación.

En cuanto a los tratamientos, únicamente T3 presentó un efecto positivo significativo respecto a T1, mientras que T2 no presentó diferencias. El incremento en la proporción de yemas activas bajo T3, sumado al efecto de la TSO, indicaría que las condiciones térmicas estivales no fueron lo suficientemente severas como para limitar la emisión foliar ni la formación de yemas axilares. Esto es consistente con el hecho de que, en gramíneas perennes invernales el umbral térmico crítico se sitúa en torno a 28 °C (Cooper & Tainton, como se cita en Luberriaga & Robuschi, 2019). Dado que cada hoja formada constituye un sitio de origen de una yema axilar, valores elevados de TSO pueden actuar como un estímulo fisiológico, favoreciendo la salida de la dormancia y promoviendo la activación de estas.

Por otro lado, durante el verano se observó una menor proporción de yemas activas en un periodo de déficit hídrico acumulado (DHA), sin que se detectara una asociación estadística con los tratamientos. En otoño, el banco de yemas mostró una recuperación en la proporción de yemas activas, coincidiendo con condiciones hídricas y térmicas más favorables. Esta recuperación fue consistente con la dinámica estacional de gramíneas perennes invernales, donde el otoño representó una etapa clave para la reactivación del crecimiento (Lowe et al., 1999) y reorganización del macollo. En este período, las yemas axilares originadas previamente, que habían permanecido en dormancia estival, se activaron, incrementando la probabilidad de formación de nuevos macollos. Este comportamiento indica que las variaciones observadas en la proporción de yemas activas entre estaciones no implicaron una pérdida irreversible del banco de yemas, sino cambios transitorios en su estado fisiológico. Finalmente, la interacción TSO × DHA no resultó significativa, lo que indicó que ambos factores actuaron de manera aditiva sobre la activación.

Tabla 3

Resultado del modelo binomial mixto ajusta para la proporción de yemas activas

Efecto	Estimación (β)	Error estándar	Valor z	p-valor	Interpretación
Intercepto	1,135	0,464	2,448	0,014	Probabilidad basal alta de yemas activas en condiciones en referencia
Estación	-1,737	0,447	-3,887	< 0,001	Disminuye la probabilidad de yemas activas en verano
Especie	0,322	0,229	1,405	0,16	No se detecta diferencias significativas entre especies
T2	0,514	0,437	1,175	0,24	No difiere del control
T3	1,31	0,622	2,105	0,035	Incrementa la probabilidad de yemas activas respecto al control
TSO	1,038	0,158	6,584	< 0,001	El estrés térmico incrementa la activación de yemas
DHA	-0,638	0,278	-2,298	0,022	El déficit hídrico reduce la activación de yemas
TSO x DHA	0,014	0,159	0,087	0,931	Interpretación no significativa
Efecto aleatorio	Var= 0,091	-	-	-	Variabilidad basal moderada entre parcelas

Nota. T2 y T3 corresponden a los tratamientos 2 y 3, respectivamente; TSO indica el número de días con temperatura supraóptima y DHA el déficit hídrico acumulado.

En términos generales, los resultados obtenidos mediante el modelo fueron coherentes con lo esperado a partir del análisis descriptivo previo, donde se había observado una menor activación en verano y una reducción asociada al déficit hídrico acumulado, lo que confirmó el rol limitante. Este comportamiento coincidió con lo reportado para *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* bajo estrés estival (Rogers et al., 2019). La ausencia de efectos significativos de la especie indicó que ambas especies presentaron respuestas similares en términos de activación una vez considerados el ambiente y el tratamiento. Asimismo, el efecto positivo de T3 y de la TSO sugirió que, a pesar de haberse alcanzado una temperatura supraóptima de 28 °C no resultó lo suficientemente alta como para inhibir la activación del banco de yemas, permitiendo la salida de la dormancia de una fracción de las yemas axilares.

6.2.2 Proporción de yemas dormantes

El análisis de las yemas dormantes se realizó mediante el siguiente modelo:

$$\begin{aligned} \text{logit}(\hat{\pi}_{D,ijp}) = & -1,179 - 1,439 * \text{Estación}_{\text{Verano}} - 0,906 * \text{Especie}_{\text{Lolium}} - 0,615 \\ & * \text{Tratamiento}_{T2} - 1,119 * \text{Tratamiento}_{T3} - 0,979 * \text{TSO} + 0,547 * \text{DHA} \\ & + 0,014 - 0,046 * (\text{TSO} * \text{DHA}) + b_p \end{aligned}$$

Los resultados arrojan una baja probabilidad basal de dormancia en las condiciones de referencia, lo que sugirió que, en ausencia de restricciones hídricas, las yemas tendieron a permanecer mayoritariamente activas. La estación tuvo un efecto

significativo, con mayor probabilidad de dormancia en verano en comparación con otoño, lo que reflejó un ajuste estacional del banco de yemas frente al estrés estival.

La diferencia en dormancia entre especies se asoció al destino diferencial de las yemas dentro del banco, donde una fracción de yemas murió y otra contribuyó al macollaje. En este sentido, *Festuca arundinacea* mostró una mayor tendencia a conservar yemas en estado dormante, manteniendo una menor proporción relativa de yemas muertas y un reclutamiento posterior hacia nuevos macollos, aumentando su persistencia. Edwards y Chapman (2011) afirman que mantener altas densidades de macollos, particularmente durante la primavera y el verano, es un factor clave para asegurar la persistencia de las pasturas.

Por su parte, *Lolium perenne* evidenció una regulación más dinámica de su banco de yemas. En campo se observó que, durante el verano, no se registró un incremento en la activación de yemas, sino una mayor producción de macollos hijos originados a partir de yemas preexistentes. Este comportamiento es consistente con lo reportado por Bahmani et al. (2003), quienes señalan que aumenta la densidad total de macollos, incluso fuera de la estación principal de macollaje. En contraste, en *Festuca arundinacea* el macollaje ocurre mayormente en otoño, a partir de los macollos que sobreviven al estrés estival (Jáuregui et al., 2017; Matthew et al., 1993), lo que explica su mayor persistencia y su capacidad de regeneración post-verano en ambientes con estrés hídrico y térmico estival

Asimismo, el incremento de la dormancia observado en verano podría estar asociado a una expansión transitoria del banco de yemas, como consecuencia de una mayor formación de primordios y/o macollos, aunque este comportamiento no fue cuantificado en el modelo. Esta expansión generaría un banco de mayor tamaño, del cual una fracción significativa de yemas permanece en dormancia hasta el otoño. En conjunto, los resultados sugieren que las variaciones estacionales observadas en el estado de las yemas no implicaron una pérdida irreversible del banco, sino cambios transitorios en su dinámica fisiológica.

Los tratamientos hídricos no presentaron efectos significativos sobre la dormancia, lo que indicó que el tratamiento hídrico no explicó de forma directa los cambios en este estado fisiológico. Esto reforzó que la dormancia respondió principalmente a la integración de señales ambientales a escalas del macollo, más que a niveles discretos del tratamiento. En este sentido, las covariables ambientales fueron determinantes en la regulación del banco de yemas. El incremento de TSO redujo significativamente la proporción de yemas dormantes, lo que indicó que las

temperaturas supraóptimas registradas, actuaron como una señal fisiológica moderada que favoreció la activación de yemas previamente dormantes, impulsando el desarrollo de la planta. En cambio, el incremento de DHA elevó la proporción de yemas dormantes, lo que sugirió una limitación temporal del desarrollo, con menor capacidad de emisión de nuevos macollos durante periodos de estrés hídrico acumulado. Estos factores actuaron de manera independiente y aditiva, sin interacción significativa entre TSO y DHA, lo que confirmó que cada tipo de estrés moduló el banco por vías distintas. El efecto aleatorio evidenció variabilidad basal entre parcelas, reflejando diferencias no explicadas por los factores fijos incluidos en el modelo.

En conjunto, el modelo y las observaciones confirmaron que el verano se asoció con un aumento de la dormancia, vinculado a una expansión transitoria del banco potencial de yemas. El incremento de los días con temperaturas supraóptimas (TSO) promovió la activación de yemas previamente dormantes, mientras que el déficit hídrico acumulado (DHA) sostuvo temporalmente la dormancia, limitando la emisión de nuevos macollos. Estos procesos se expresaron de manera diferencial entre especies, con *Festuca arundinacea* mostrando una mayor tendencia a la dormancia en comparación con *Lolium perenne*, sin que ello implicara una interrupción definitiva de la dinámica del macollo.

Tabla 4

Resultados del modelo binomial mixto ajustado para la proporción de yemas dormantes

Efecto	Estimación (β)	Error estándar	Valor z	p-valor	Interpretación
Intercepto	-1,179	0,521	-2,263	0,024	Probabilidad basal baja de yemas dormantes
Estación	1,439	0,496	2,904	0,004	Incrementa la probabilidad de dormancia en verano
Especie	-0,906	0,278	-3,261	0,001	Menor dormancia en Lolium respecto a Festuca
T2	-0,615	0,493	-1,246	0,213	No difiere significativamente del control
T3	-1,119	0,741	-1,51	0,131	No difiere significativamente del control
TSO	-0,979	0,171	-5,741	<0,001	El estrés térmico reduce la dormancia
DHA	0,547	0,318	1,721	0,085	Tendencia a mayor dormancia con estrés hídrico
TSO x DHA	-0,046	0,176	-0,259	0,796	Interacción no significativa
Efecto aleatorio	Var=0,151	-	-	-	Variabilidad basal moderada entre parcelas

Nota. T2 y T3 corresponden a los tratamientos 2 y 3, respectivamente; TSO indica el número de días con temperatura supraóptima y DHA el déficit hídrico acumulado.

6.2.3 Proporción de yemas muertas

En tercer lugar, el modelo ajustado para la proporción de yemas muertas puede expresarse de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \text{logit}(\hat{\pi}_{M,ijp}) = & -4,214 + 1,935 * \text{Estación}_{\text{Verano}} + 1,031 * \text{Especie}_{\text{Lolium}} - 0,022 \\ & * \text{Tratamiento}_{T2} - 0,971 * \text{Tratamiento}_{T3} - 0,568 * \text{TSO} + 0,519 * \text{DHA} \\ & + 0,061 * (\text{TSO} * \text{DHA}) + b_p \end{aligned}$$

La probabilidad basal de mortalidad de yemas fue muy baja bajo las condiciones de referencia. La estación mostró un efecto sobre la mortalidad, observándose una mayor tendencia durante el verano, mientras que los tratamientos hídricos y las covariables ambientales (TSO y DHA), así como su interacción, no mostraron efectos significativos. Esto sugiere que las condiciones estivales ya impusieron un nivel elevado de estrés para la especie, a partir del cual la mortalidad de yemas no se incrementó adicionalmente. De manera similar, la ausencia de efecto significativo de la temperatura sugiere que la diferencia entre estaciones refleja principalmente la severidad de las condiciones estivales, más que variaciones térmicas puntuales.

El efecto de la especie fue significativo, *Lolium perenne* presentó una mayor proporción de yemas muertas que *Festuca arundinacea*, lo que coincidió con diferencias conocidas en la tolerancia al estrés estival. *Festuca arundinacea* conservó mejor la viabilidad de sus yemas, evidenciando baja mortalidad, y solo se habrían visto afectadas bajo estrés hídrico o térmico muy intenso. En cambio, *Lolium perenne* mostró un aumento de yemas muertas en verano, afectando yemas activas y dormantes, lo que redujo el banco y podría haber limitado la emisión de nuevos macollos. Aun así, se observaron macollos de *Lolium perenne* con apariencia de muerte que mantenían yemas viables, lo que sugiere que este patrón podría estar asociado a mecanismos de resistencia al estrés hídrico. Entre estos se incluyen la regulación estomática (Farquhar & Sharkey, 1982) y la reducción de la transpiración (Chaves et al., 2002), aunque dichos mecanismos no fueron evaluados en el presente experimento. *Festuca arundinacea*, por su parte, no presentó macollos con apariencia de muerte, lo que resulta consistente con las estrategias de evasión del estrés características de la especie, tales como el enrollado foliar, que contribuye a reducir la pérdida de agua y la exposición a temperaturas elevadas (Johns, 1978). Además, la supervivencia del macollo también podría estar influenciada por su sistema radicular más profundo y desarrollado (García-Favre et al., 2023; Garwood & Sinclair, 1979), que le permitiría acceder a horizontes con mayor disponibilidad hídrica (Carrow, 1996), aspecto no fue evaluado en el experimento.

En síntesis, estos resultados mostraron que la respuesta al estrés estival no fue homogénea: *Festuca arundinacea* tendió a preservar estructuras viables, mientras que *Lolium perenne* fue más sensible a la mortalidad de yemas bajo el estrés ambiental acumulado del verano, en línea con antecedentes que señalan su alta susceptibilidad a las restricciones hídricas y temperaturas elevadas en verano (Hannaway et al., 2009).

El efecto aleatorio evidenció variabilidad basal entre parcelas, reflejando diferencias no explicadas por los factores fijos incluidos en el modelo.

En conjunto, los resultados indican que la mortalidad de yemas fue baja durante todo el período evaluado y que, en este contexto, representa principalmente un factor diferenciador entre especies, con *Lolium perenne* mostrando una mayor tendencia a la pérdida de yemas en comparación con *Festuca arundinacea*.

Tabla 5

Resultado del modelo binomial mixto ajustado para la proporción de yemas muertas

Efecto	Estimación (b)	Error estándar	Valor z	p-valor	Interpretación
Intercepto	-4,214	1,053	-4,004	< 0,001	Mortandad basal muy baja de yemas
Estación	1,935	1,105	1,752	0,08	Tendencia a mayor mortandad en verano
Especie	1,031	0,342	3,015	0,003	Mayor mortandad en Lolium
T2	-0,022	0,801	-0,028	0,978	No difiere del control
T3	-0,971	1,062	-0,915	0,36	No difiere del control
TSO	-0,568	0,409	-1,391	0,164	Sin efecto significativo
DHA	0,519	0,509	1,019	0,308	Sin efecto significativo
TSO x DHA	0,061	0,306	0,2	0,841	Interaccion no significativa
Efecto aleatorio	Var = 0,108	-	-	-	Variabilidad basal moderada entre parcelas

Nota. T2 y T3 corresponden a los tratamientos 2 y 3, respectivamente; TSO indica el número de días con temperatura supraóptima y DHA el déficit hídrico acumulado.

Los resultados obtenidos permiten integrar la información descriptiva y los análisis inferenciales, ofreciendo una visión conjunta de la dinámica del banco de yemas tanto desde un enfoque cuantitativo como funcional. Los cambios observados en el número total de yemas no se explican principalmente por procesos de mortalidad, sino por modificaciones en la proporción de yemas funcionales en respuesta a las condiciones ambientales (Busso et al., 1989; Volaire, Thomas, & Lelièvre, 1998).

En este sentido, los altos valores de yemas totales observados en *Festuca arundinacea*, especialmente en otoño, se asocian con una mayor proporción de yemas dormantes en contextos menos favorables, lo que refuerza su estrategia conservadora orientada a la persistencia (Callow et al., 2003; Formoso, 2010). Por el contrario, *Lolium perenne*, que presentó un banco de yemas de menor tamaño, mostró una mayor proporción relativa de yemas activas bajo condiciones favorables y una mayor probabilidad de mortalidad, lo que es coherente con una estrategia más activa, de mayor recambio, pero con menor capacidad para amortiguar situaciones de estrés prolongado (Matthew et al., 2000; Rogers et al., 2019).

Asimismo, las diferencias observadas en el número total de yemas entre tratamientos y momentos pueden interpretarse a partir de los resultados de los modelos estadísticos, que ponen en evidencia el rol de las condiciones ambientales acumuladas. En particular, el estrés térmico se asoció con una mayor activación de yemas y una reducción de la dormancia, mientras que el déficit hídrico tendió a favorecer el mantenimiento de yemas en estado dormante, sin incrementar de forma marcada la mortalidad. Esto sugiere que, aun cuando los tratamientos hídricos no siempre se tradujeron en diferencias claras en el tamaño del banco de yemas, sí influyeron de manera indirecta a través de las condiciones ambientales que regulan el estado fisiológico de las yemas (Loka et al., 2019; Thomas, 1984).

En conjunto, los resultados obtenidos muestran que la persistencia de estas gramíneas perennes frente al estrés hídrico y térmico se sustenta principalmente en la regulación funcional del banco de yemas, más que en cambios abruptos en su tamaño o en pérdidas de viabilidad. Esta integración refuerza la idea de que la dormancia y la activación de yemas constituyen mecanismos clave de ajuste fisiológico, con estrategias contrastantes entre especies, que explican las diferencias en su estabilidad y persistencia frente a condiciones ambientales variables (Chapman & Lemaire, 1993; Lattanzi, 2024).

7 CONCLUSIÓN

El presente trabajo permitió analizar la dinámica del banco de yemas de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* bajo distintos niveles de déficit hídrico y temperaturas supraóptimas, en el litoral norte del Uruguay. Los resultados demostraron que el número total de yemas y su estado fisiológico estuvieron determinados por la interacción entre la especie, la estación del año, el tratamiento hídrico y el momento de evaluación, reflejando respuestas complejas frente al estrés ambiental.

Festuca arundinacea presentó un banco de yemas más abundante y estable que *Lolium perenne*, particularmente durante el otoño, lo que se asocia a una mayor capacidad de regulación fisiológica y conservación de estructuras viables frente al estrés estival. En contraste, *Lolium perenne* evidenció una mayor sensibilidad a las condiciones estivales, con una menor estabilidad del banco de yemas y una estrategia de persistencia basada principalmente en la utilización de yemas preexistentes para el macollaje.

El déficit hídrico acumulado se vinculó principalmente con un aumento de la dormancia de las yemas, más que con un incremento marcado de la mortalidad, lo que sugiere que la dormancia constituye un mecanismo clave de tolerancia al estrés. Asimismo, las temperaturas supraóptimas influyeron en la activación de yemas, destacando la necesidad de considerar de forma conjunta el estrés hídrico y térmico para comprender la dinámica del macollaje y la persistencia de las pasturas.

En conjunto, los resultados indican que la persistencia de estas gramíneas perennes depende más de la capacidad de regular el estado fisiológico del banco de yemas que de su tamaño. *Festuca arundinacea* presentó una dinámica más estable en la proporción de estados fisiológicos de las yemas y una recuperación del banco en otoño tras el período estival, mientras que *Lolium perenne* mostró mayores limitaciones para sostener su persistencia en ambientes con déficit hídrico y altas temperaturas. Estos hallazgos refuerzan el valor del banco de yemas como indicador funcional para el manejo y la selección de especies forrajeras en sistemas pastoriles sometidos a variabilidad climática.

8 BIBLIOGRAFÍA

- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. (1998). *Crop evapotranspiration: Guidelines for computing crop water requirements*. FAO.
- Assuero, S. G., Matthew, C., Kemp, P. D., Barker, D. J., & Mazzanti, A. (2002). Effects of water deficit on Mediterranean and temperate cultivars of tall fescue. *Australian Journal of Agricultural Research*, 53(1), 29-40.
- Ayala, W., Bemhaja, M., Cotro, B., Docanto, J., García, J., Olmos, F., Real, D., Rebuffo, M., Reyno, R., Rossi, C., & Silva, J. (2010). *Forrajeras: Catálogo de cultivares 2010*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/3217/1/Catalogo-de-cultivares.Forrajeras.18429300810155513.pdf>
- Bahmani, I., Thom, E., Matthew, C., Hooper, R., & Lemaire, G. (2003). Tiller dynamics of perennial ryegrass cultivars derived from different New Zealand ecotypes: Effects of cultivar, season, nitrogen fertiliser, and irrigation. *Crop and Pasture Science*, 54(8), 803-817.
- Barreiro, D., Arizmendi, M., & Trinchin, S. (2020). *Variabilidad observada del clima en Uruguay (E2)*. Universidad de la República; MVOTMA; Cooperación Española. https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/2020-08/Variabilidad%20observada%20del%20clima%20en%20Uruguay%200320_0.pdf
- Boggiano, P., Zanoniani, R., Cadenazzi, M., Giménez, L., Formoso, D., Aguirre, S. N., Otegui, I., Arce, M., Fernández, P., Riccetto, S., & Sosa, M. (2014). Evaluación de la respuesta al riego suplementario de gramíneas perennes durante el período estival. En M. Sosa & R. Zanoniani (Eds.), *Riego suplementario en cultivos y pasturas* (pp. 29-43). INIA.
- Boschma, S., & Scott, J. (2000). Measuring and predicting the consequences of drought for a range of perennial grasses on the Northern Tablelands of New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 40(2), 285-297.
- Briske, D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. En R. K. Heitschmidt & J. W. Stuth (Eds.), *Grazing management: An ecological perspective* (pp. 85-108). Timber Press.
- Busso, C. A., Mueller, R. J., & Richards, J. H. (1989). Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. *Annals of Botany*, 63(4), 477-485.

- Callow, M., Lowe, K., Bowdler, T., Lowe, S., & Gobius, N. (2003). Dry matter yield, forage quality and persistence of tall fescue cultivars compared with perennial ryegrass in a subtropical environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 43, 1093-1099.
- Carámbula, M. (1977). *Producción y manejo de pasturas sembradas*. Hemisferio Sur.
- Carámbula, M. (2002). *Pasturas y forrajes: Vol. 1. Potenciales y alternativas para producir forraje*. Hemisferio Sur.
- Carrow, R. (1996). Drought avoidance characteristics of diverse tall fescue cultivars. *Crop Science*, 36(2), 371-377.
- Castaño, J. P., Giménez, A., Ceroni, M., Furest, J., & Aunchayna, R. (2011). *Caracterización agroclimática del Uruguay 1980–2009*. INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2538/1/18429021211104157.pdf>
- Chapman, D. F., & Lemaire, G. (1993). Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. En M. J. Baker (Ed.), *Proceedings of the XVII International Grassland Congress: Grasslands for our world* (pp. 55-64). SIR Publishing.
- Chapman, D. F., Edwards, G. R., & Nie, Z. N. (2011). Plant responses to climate and relationships with pasture persistence. *Grassland Research and Practice Series*, 15, 99-108.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239-264.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T., & Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(7), 907-916.
- Chilibroste, P., Soca, P., Bentancur, O., & Mattiauda, D. A. (2010). Estudio de la conducta en pastoreo de vacas Holando de alta producción: Síntesis de 10 años de investigación sobre la relación planta–animal–suplemento en la Facultad de Agronomía–EEMAC. *Agrociencia (Uruguay)*, 14, 101-106.

- Colabelli, M., Agnusdei, M., Mazzanti, A., & Labreveux, M. (1998). *El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso_crecimiento.pdf
- Davies, A. (1977). Structure of the grass sward. En B. Gilsenan (Ed.), *Proceedings of the 29th Meeting on Annual Production from Temperate Grassland* (pp. 36-44). An Foras Taluntais.
- Easton, H. S., Lee, C. K., & Fitzgerald, R. D. (1994). Tall fescue in Australia and New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 37(3), 405-417.
- Edwards, G., & Chapman, D. (2011). Plant responses to defoliation and relationship with pasture persistence. En A. J. Popay & E. R. Thom (Eds.), *Pasture Persistence Symposium* (pp. 39-47). New Zealand Grassland Association.
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345.
- Ferri, C. M., Strizler, N. P., & Pagella, H. J. (2008). Tasa de aparición de hojas durante tres temporadas de crecimiento en *Panicum coloratum* L. cv Verde. *Revista Argentina de Producción Animal*, 28(3), 193-200.
- Formoso, F. (2010). *Festuca arundinacea: Manejo para producción de forraje y semillas*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2529/4/18429081210150440.pdf>
- Frank, A. B., & Bauer, A. (1995). Phyllochron differences in wheat, barley, and forage grasses. *Crop Science*, 35(1), 19-23.
- Gaff, D. F., & Okong'O-Ogola, J. (1971). The use of non-permeating pigments for testing the survival of cells. *Journal of Experimental Botany*, 22(72), 756-758.
- García-Favre, J. A. (2003). *Crecimiento y calidad de gramíneas forrajeras en La Estanzuela*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2878/1/15630191107142500.pdf>

- García-Favre, J. A., López, I. F., Cranston, L. M., Donaghy, D. J., Kemp, P. D., & Ordóñez, I. P. (2023). Functional contribution of two perennial grasses to improve pasture production and drought resistance under a defoliation criterion of leaf regrowth stage. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 209(1), 144-160.
- Garwood, E. A., & Sinclair, J. (1979). Use of water by six grass species: 2. Root distribution and use of soil water. *Journal of Agricultural Science*, 93(1), 25-35.
- Gutiérrez, F., Lattanzi, F., Reyno, R., Rossi, C., Nolla, F., & Do Canto, J. (2023). Virazón: Primer cultivar de raigrás perenne seleccionado en Uruguay. *Revista INIA*, (72), 40-43. <https://inia.uy/sites/default/files/publications/2024-10/Revista-INIA-72-marzo-2023-12.pdf>
- Hamer, P. W., McGeachie, J. M., Davies, M. J., & Grounds, M. D. (2002). Evans blue dye as an in vivo marker of myofibre damage: Optimizing parameters for detecting initial myofibre membrane permeability. *Journal of Anatomy*, 200(1), 69-79. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8782.2001.00008.x>
- Hannaway, D. B., Daly, C., Halbleib, M. D., James, D., West, C. P., Volenec, J. J., Chapman, D., Li, X., Cao, W., Shen, J., Shi, X., & Johnson, S. (2009). Development of suitability maps with examples for the United States and China. En H. A. Fribourg, D. B. Hannaway, & C. P. West (Eds.), *Tall fescue for the twenty-first century* (pp. 33-47). ASA; CSSA; SSSA.
- Hopkins, A. A., Saha, M. C., & Wang, Z. Y. (2009). Breeding, genetics, and cultivars. En H. A. Fribourg, D. B. Hannaway, & C. P. West (Eds.), *Tall fescue for the twenty-first century* (pp. 339-366). ASA; CSSA; SSSA.
- Jáuregui, J. M., Michelini, D. F., Agnusdei, M. G., Baudracco, J., Sevilla, G. H., Chilbroste, P., & Lattanzi, F. A. (2017). Persistence of tall fescue in a subtropical environment: Tiller survival over summer in response to flowering control and nitrogen supply. *Grass and Forage Science*, 72(3), 454-466.
- Jewiss, O. R. (1972). Tillering in grasses: Its significance and control. *Journal of the British Grassland Society*, 27(2), 65-82.
- Jiang, Y., & Huang, B. (2001). Physiological responses to heat stress alone or in combination with drought: A comparison between tall fescue and perennial ryegrass. *HortScience*, 36(4), 682-686.

- Johns, G. (1978). Transpirational, leaf area, stomatal and photosynthetic responses to gradually induced water stress in four temperate herbage species. *Functional Plant Biology*, 5(1), 113-125.
- Kirby, E. J. M. (1995). Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Science*, 35(1), 11-19.
- Langer, R. H. M. (1981). *Las pasturas y sus plantas*. Hemisferio Sur.
- Langworthy, A. D., Rawnsley, R. P., Freeman, M. J., Corkrey, R., Pembleton, K. G., Harrison, M. T., Lane, P. A., & Henry, D. A. (2019). Effect of stubble height and irrigation management on the growth, botanical composition and persistence of perennial ryegrass, tall fescue, and chicory swards in cool-temperate Tasmania. *Crop and Pasture Science*, 70(2), 169-182.
- Langworthy, A. D., Rawnsley, R. P., Freeman, M. J., Pembleton, K. G., Corkrey, R., Harrison, M. T., Lane, P. A., & Henry, D. A. (2018). Potential of summer-active temperate (C3) perennial forages to mitigate the detrimental effects of supraoptimal temperatures on summer home-grown feed production in south-eastern Australian dairying regions. *Crop and Pasture Science*, 69(8), 808-820. <https://doi.org/10.1071/CP17291>
- Lattanzi, F. (2024). Persistencia productiva de gramíneas forrajeras templadas en ambientes subtropicales. En M. E. A. Canozzi & J. M. Clariget (Eds.), *Recría y engorde de bovinos: Avances tecnológicos de alimentación y manejo* (pp. 31-37). INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/18117/1/Lattanzi-st-269-2024-p31-37.pdf>
- Lattanzi, F., & Wade, M. H. (2007). Seasonal animal production of temperate and Mediterranean tall fescue cultivars under continuous variable stocking with close control of sward state. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58(3), 203-213.
- Laude, H. M. (1953). The nature of summer dormancy in perennial grasses. *Botanical Gazette*, 114(3), 284-292.
- Lee, J., Clark, A., & Roche, J. (2013). Climate-change effects and adaptation options for temperate pasture-based dairy farming systems: A review. *Grass and Forage Science*, 68(4), 485-503.

- Lemaire, G. (1999). Les flux de tissus foliaires au sein des peuplements prairiaux: Éléments pour une conduite raisonnée du pâturage. *Fourrages*, 159, 203-222.
- Lemaire, G. (2001). Ecophysiology of grassland: Dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. En J. A. Gomide, W. R. S. Mattos, & S. C. da Silva (Eds.), *Proceedings of the XIX International Grassland Congress* (pp. 29-38). FEALQ. <https://uknowledge.uky.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=4058&context=igc>
- Lemaire, G., & Agnusdei, M. (2000). Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. Moraes, C. Nabinger, & F. Carvalho (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 265-287). CABI.
- Lemaire, G., & Chapman, D. (1996). Tissue flows in grazed plant communities. En J. Hodgson & A. W. Illius (Eds.), *The ecology and management of grazing systems* (pp. 3-36). CAB International.
- Loka, D. A., Harper, J. A., Humphreys, M., Gasior, D., Wootton-Beard, P. C., Gwynn-Jones, D., Scullion, J., Doonan, J., Kingston-Smith, A. H., Dodd, R., Wang, J., Chadwick, D. R., Hill, P., Jones, D. L., Mills, G., Hayes, F., & Robinson, D. A. (2019). Impacts of abiotic stresses on the physiology and metabolism of cool-season grasses: A review. *Food and Energy Security*, 8(1), Artículo e00152. <https://doi.org/10.1002/fes3.152>
- Lowe, K. F., Bowdler, T. M., Casey, N. D., & Moss, R. J. (1999). Performance of temperate perennial pastures in the Australian subtropics 1: Yield, persistence and pasture quality. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 39(6), 663-676.
- Luberriaga, J., & Robuschi, M. (2019). *Respuesta a la intervención de un campo natural sobre la producción primaria y composición botánica* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/29404>
- Matthew, C., Assuero, S. G., Black, C. K., & Sackville Hamilton, N. R. (2000). Tiller dynamics of grazed swards. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P. C. de F. Carvalho, & C. Nabinger (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 127-150). CABI.
- Matthew, C., Black, C., & Butler, B. (1993). Tiller dynamics of perennation in three herbage grasses. En M. J. Baker, J. R. Crush, & R. J. Humphreys (Eds.), *Proceedings of the XVII International Grassland Congress* (pp. 141-143). SIR.

- McCallum, M., Kirkegaard, J., Green, T., Cresswell, H., Davies, S., Angus, J., & Peoples, M. (2004). Improved subsoil macroporosity following perennial pastures. *Animal Production Science*, 44(3), 299-307.
- Milne, G. (2009). Management in New Zealand, Australia, and South America. En H. A. Fribourg, D. B. Hannaway, & C. P. West (Eds.), *Tall fescue for the twenty-first century* (pp. 101-117). CSSA; SSSA.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. (s.f.). *Descripción de grupos de suelos CONEAT*. https://vieragro.com.uy/wp-content/uploads/2019/05/descripcion_de_grupos_de_suelos_coneat-1.pdf
- Muslera, E., & Ratera, C. (1991). *Praderas y forrajes: Producción y aprovechamiento* (2ª ed. rev. y amp.). Mundi-Prensa.
- Nie, Z. N., Miller, S., Moore, G. A., Hackney, B. F., Boschma, S. P., Reed, K. F. M., Mitchell, M., Albertsen, T. O., Clark, S., Craig, A. D., Kearney, G., Li, G. D., & Dear, B. S. (2008). Field evaluation of perennial grasses and herbs in southern Australia: 2. Persistence, root characteristics and summer activity. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 48(4), 424-435.
<https://www.publish.csiro.au/an/EA07136>
- Peterson, P., Sheaffer, C., & Hall, M. (1992). Drought effects on perennial forage legume yield and quality. *Agronomy Journal*, 84(5), 774-779.
- Porter, J. R., & Semenov, M. A. (2005). Crop responses to climatic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1463), 2021-2035.
- Rickman, R. W., & Klepper, B. L. (1995). The phyllochron: Where we go in the future? *Crop Science*, 35(1), 44-49.
- Rogers, M. E., Lawson, A. R., & Kelly, K. B. (2019). Summer production and survival of perennial ryegrass and tall fescue genotypes in northern Victoria under differing irrigation management. *Crop and Pasture Science*, 70(12), 1163-1174.
<https://doi.org/10.1071/CP18542>
- Ruiz, M. A. (2009). *El análisis de tetrazolio en el control de calidad de semillas: Caso de estudio: Cebadilla chaqueña*. EEA INTA Anguil.

- Skinner, R. H., & Nelson, C. (1994). Crop physiology and metabolism: Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Science*, 34(1), 71-75.
- Su, K., Bremer, D., Keeley, S. J., & Fry, J. D. (2007). Effects of high temperature and drought on a hybrid bluegrass compared with Kentucky bluegrass and tall fescue. *Crop Science*, 47(5), 2152-2161.
- Thomas, H. (1984). Effects of drought on growth and competitive ability of perennial ryegrass and white clover. *Journal of Applied Ecology*, 21(2), 591-602.
- Thomas, H., Potter, H., & Stoddart, J. L. (1980). Temperature responses of membrane-associated activities from spring and winter oats. *Plant, Cell & Environment*, 3(4), 271-277.
- Turner, N. C., & Begg, J. E. (1978). Responses of pasture plant to water deficits. En J. R. Wilson (Ed.), *Plants relations in pastures* (pp. 50-66). CSIRO.
- Volaire, F., & Thomas, H. (1995). Effects of drought on water relations, mineral uptake, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany*, 75(5), 513-524.
- Volaire, F., Thomas, H., & Lelièvre, F. (1998). Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist*, 140(3), 439-449. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00288.x>
- Volaire, F., Thomas, H., Bertagne, N., Bourgeois, E., Gautier, M. F., & Lelièvre, F. (1998). Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: II. Water status, solute accumulation, abscisic acid concentration and accumulation of dehydrin transcripts in bases of immature leaves. *New Phytologist*, 140(3), 451-460. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00287.x>
- West, C., Izeckor, E., Turner, K., & Elmi, A. (1993). Endophyte effects on growth and persistence of tall fescue along a water-supply gradient. *Agronomy Journal*, 85(2), 264-270.
- Wilhelm, W. W., & McMaster, G. (1995). Symposium on the phyllochron: Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science*, 35(1), 1-3.

ANEXO**Tabla A1**

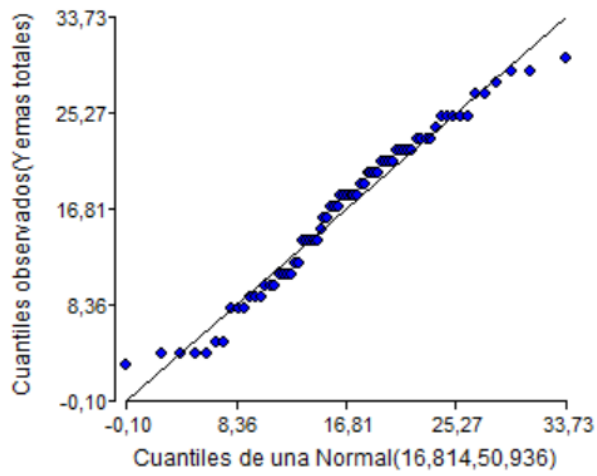
Comparación de filocronos para distintas especies forrajeras y condiciones experimentales

Genotipo	Filocrono	Autor	Condiciones experimentales
<i>Bromus willdenowii</i> (cebadilla)	123 103	Hume, 1991 Labreveux, 1998	15°C. PLA T: 8,7 a 14°C. PLA
<i>Festuca arundinacea</i>	220 168 204	Lemaire, 1985 Gao y Wilman, 1998 Labreveux, 1998	T: 14.5°C T:8,7 a 14°C. PLA
<i>Hordeum stenostachys</i>	200 179 185	Rodriguez Palma, 199 Agnusdei et., al 1997 Labreveux, 1998	T: 14.5°C, pc T:5.5 - 17°C T: 8,7 a 14°C
<i>Lolium perenne</i>	140 110	Berenton et al., 1985 Davies, 1993	T: 6°C
<i>Lolium multiflorum</i>	168 114 160 a 107 157 a 185 139 149	Hume, 1991 Gao y Wiliam 1994 Lattanzi et al., 1997 Rodriguez Palma, 1998 Agnusdei et al., 1997 Labreveux, 1998	T: 14.5°C ONa250N T: 14.5. pc T:5.5- 17°C T: 8.7 a 14. PLA
<i>Stipa neesiana</i>	290 400 185	Rodriguez Palma, 1998 Agnusdei et., al 1997 Labreveux, 1998	T: 14.5. pc T: 5.5 a 17°C T: 8.7 a 17. PLA
<i>Dactylis glomerata</i>	110 85, 120, 130 114	Calviere y Duru, 1995 Gounoy y Yu, 1989 Labreveux, 1998	T: 8.4°C. PLA
<i>Falaris acquatica</i>	161	Labreveux, 1998	T: 8.7°C a 14°C. PLA
<i>Poa lanigera</i>	185	Labreveux, 1998	T: 8.7°C A 14°C. PLA

Nota. Tomado de Colabelli et al. (1998).

Figura A1

Verificación del supuesto de normalidad de varianza (QQPlot) para la variable yemas totales

**Figura A2**

Verificación del supuesto de homogeneidad de residuos (Residuos vs predichos) para la variable yemas totales

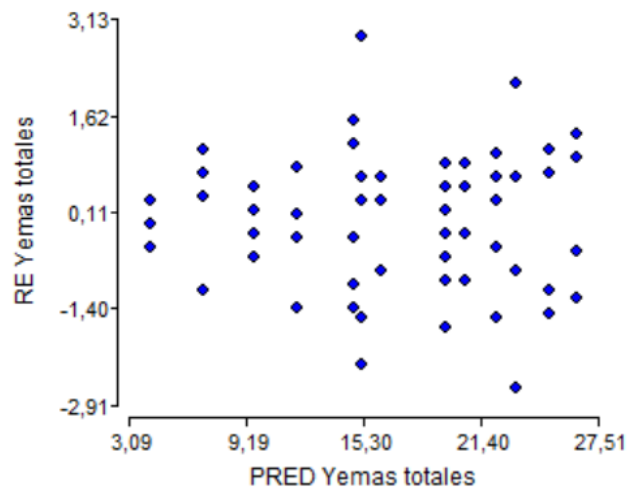
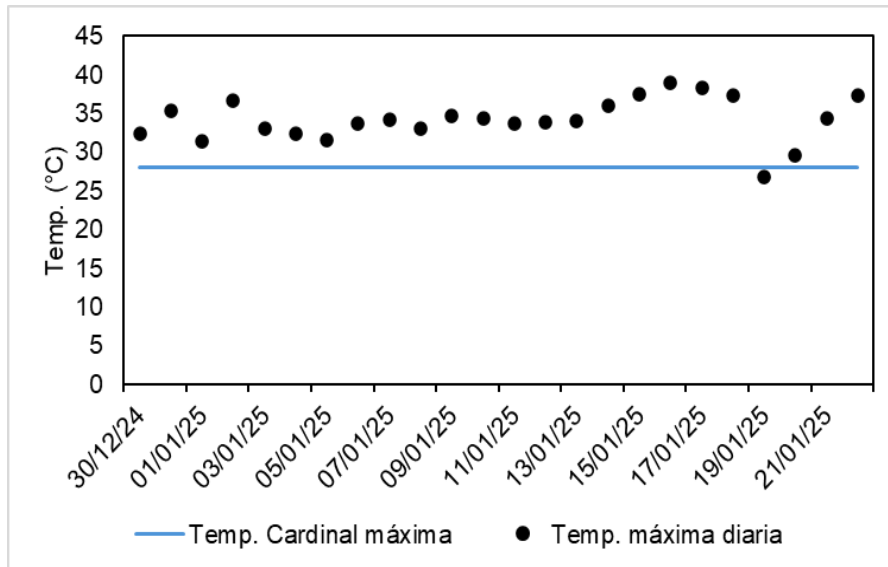


Figura A3

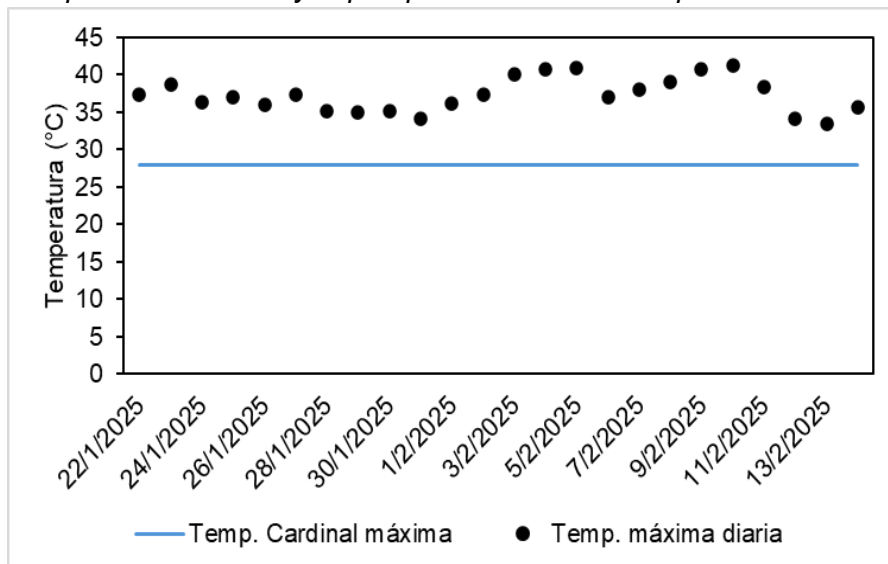
Temperaturas máximas y supraóptimas en los 24 días previos al momento 1 en verano



Nota. Temp. = temperatura. Nivel de la temperatura máxima diaria en relación con la temperatura cardinal máxima (Temp. card.) de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* durante los 24 días previos al segundo muestreo de macollos en otoño. Se consideró una temperatura cardinal máxima de 28 °C para ambas especies.

Figura A4

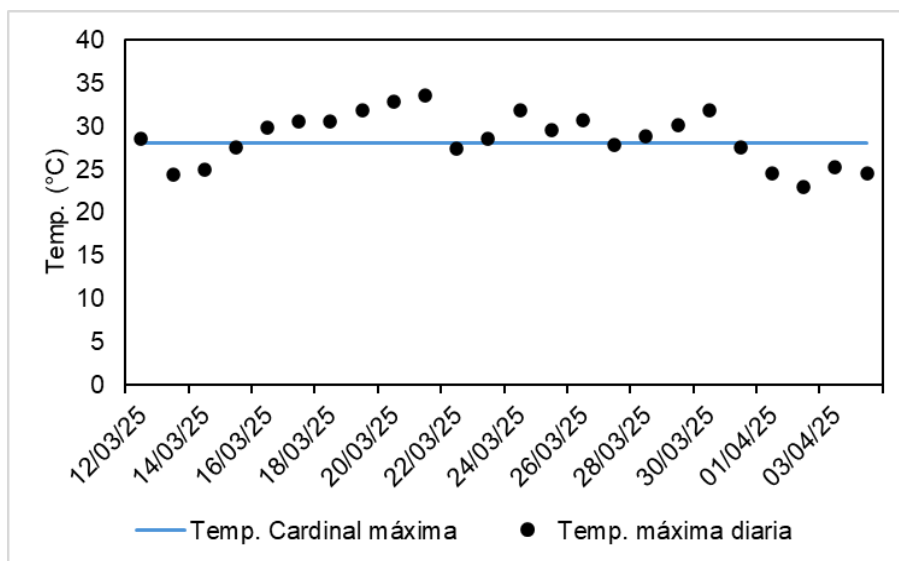
Temperatura máxima y supraóptima en los 24 días previos al momento 2, en verano



Nota. Temp. = temperatura. Nivel de la temperatura máxima diaria en relación con la temperatura cardinal máxima (Temp. card.) de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* durante los 24 días previos al segundo muestreo de macollos en otoño. Se consideró una temperatura cardinal máxima de 28 °C para ambas especies.

Figura A5

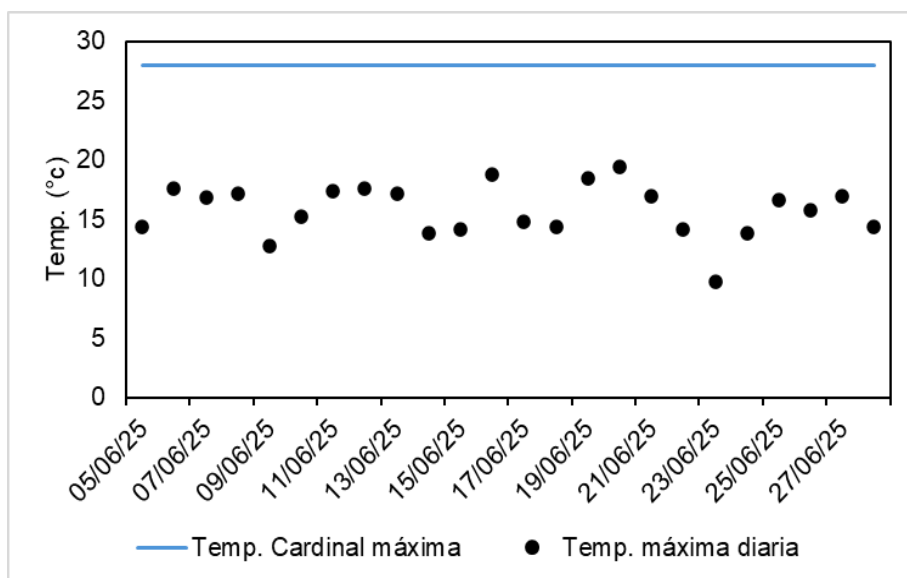
Temperaturas máximas y supraóptimas en otoño durante los 24 días previos al momento 1



Nota. Temp. = temperatura. Nivel de la temperatura máxima diaria en relación con la temperatura cardinal máxima (Temp. card.) de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* durante los 24 días previos al segundo muestreo de macollos en otoño. Se consideró una temperatura cardinal máxima de 28 °C para ambas especies.

Figura A6

Temperatura máxima y supraóptima en otoño durante los 24 días previo al momento 2



Nota. Temp. = temperatura. Nivel de la temperatura máxima diaria en relación con la temperatura cardinal máxima (Temp. card.) de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* durante los 24 días previos al segundo muestreo de macollos en otoño. Se consideró una temperatura cardinal máxima de 28 °C para ambas especies.

Calidad del ajuste de los modelos estadísticos

La calidad de ajuste de los modelos binomiales mixtos fue adecuada para las tres categorías de yemas, según R^2 marginal y condicional, AIC y diagnósticos de residuos. Los R^2 marginales indicaron que los efectos fijos explicaron una proporción sustancial de la variabilidad (0,39–0,54), mientras que los R^2 condicionales aumentaron al incorporar el efecto aleatorio de la parcela (0,48–0,62), justificando su inclusión. Los valores de AIC y las comparaciones con modelos nulos respaldaron la estructura de los modelos ajustados. Los diagnósticos DHARMA no evidenciaron problemas de sobre dispersión ni de inflación de ceros, confirmando la validez de los supuestos. En términos comparativos, el modelo de yemas muertas presentó la mayor capacidad explicativa, seguido por el de yemas dormantes y, en menor medida, el de yemas activas, aunque todos mostraron un ajuste satisfactorio.

Tabla A2

Calidad del ajuste de los modelos binomiales mixtos ajustados para el estado de las yemas

Modelo	R^2 marginal	R^2 condicional	AIC
Yema activa	0,39	0,48	646
Yema dormante	0,46	0,58	574
Yema muerta	0,54	0,62	337

Nota. El R^2 marginal representa la variabilidad explicada por los efectos fijos del modelo, mientras que el R^2 condicional incluye además el efecto aleatorio de la parcela. El AIC se utiliza para la comparación de modelos, donde valores menores indican un mejor ajuste relativo.

Referencia bibliográfica Anexo A

Colabelli, M., Agnusdei, M., Mazzanti, A., & Labreveux, M. (1998). *El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso_crecimiento.pdf